

THÈSE PRÉSENTÉE

POUR OBTENIR LE GRADE DE

**DOCTEUR DE
L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX**

**ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS
SPÉCIALITÉ ÉCOLOGIE ÉVOLUTIVE, FONCTIONNELLE ET DES
COMMUNAUTÉS**

Par **Myriam GARROUJ**

**Restauration écologique des prairies alluviales par transfert de
matériel biologique : importance des premières étapes sur les
trajectoires des communautés végétales.**

Sous la direction de : **Didier ALARD**
(co-encadrante : **Marie-Lise BENOT**)

Soutenue le **16 décembre 2019**

Membres du jury :

M. MULLER, Serge	Professeur	MNHN, Paris	Président du jury
M. DUTOIT, Thierry	Directeur de recherches	IMBE, Avignon	Rapporteur
M. ALARD, Didier	Professeur	BIOGECO, Bordeaux	Directeur
Mme GREULICH, Sabine	Maître de Conférence	Univ. De Tours	Examinatrice
Mme DELALOY, Catherine	Directrice de service	Bordeaux Métropole	Invitée

Restauration écologique des prairies alluviales par transfert de matériel biologique : importance des premières étapes sur les trajectoires des communautés végétales.

Résumé :

Les prairies humides alluviales abritent une faune et une flore originales et diversifiées du fait de leur hétérogénéité spatio-temporelle et apportent de nombreux services aux êtres humains (services écosystémiques).

Pourtant, ces milieux qui résultent d'activités agricoles traditionnelles sont soumis à divers types de menaces, telles que l'urbanisation ou l'intensification des activités agricoles, associées au drainage ou à la mise en culture et au labour. Ces écosystèmes sont également soumis à des modifications des processus de dispersion des espèces. Dans un contexte de régression des zones humides au niveau mondial et national, l'enjeu de conservation et de restauration de certains sites doit s'accompagner d'une connaissance approfondie du fonctionnement de ces milieux.

L'écologie de la restauration est une discipline basée sur les théories et les concepts fondamentaux de l'écologie des communautés, fonctionnelle et du paysage. Les connaissances en découlant permettent la définition de protocoles de gestion des milieux. L'écologie de la restauration constitue en retour un moyen de tester les concepts d'écologie fondamentale. Parmi les processus qui entrent en jeu dans l'assemblage d'une communauté, les filtres écologiques (de dispersion, environnementaux et de co-existence) occupent un rôle clé. Leur compréhension est nécessaire pour l'atteinte des objectifs de restauration écologique.

Sur la base des approches issues des assemblages des communautés végétales, cette thèse a permis d'identifier des processus intervenant dans les premières phases de restauration écologique des prairies alluviales. Nous avons ainsi pu approfondir les connaissances relatives

à la préparation des conditions initiales via un travail du sol, aux effets des types d'apport biologique, de plus en plus complets, et au rôle de la gestion sur les trajectoires des cortèges floristiques au cours des premières années de restauration écologique.

Premièrement, nos résultats tendent à soutenir le fait qu'une préparation des conditions initiales du milieu à restaurer favorisait l'installation des espèces végétales cibles. En revanche, cette préparation ne semble pas nécessiter une intervention lourde (comme un labour profond du sol). Des interventions plus légères, comme une fauche et un hersage, semblent suffisants pour permettre le recrutement et l'installation des espèces cibles. Ensuite, nos résultats ont montré que le transfert de matériel biologique, qu'il s'agisse d'un semis de graines, de transfert de foin ou de transfert de blocs de sol, permettait de contourner la limitation de dispersion et de disponibilité des graines des espèces cibles des prairies humides alluviales, vérifiant les résultats observés dans la littérature. De faibles différences ont néanmoins été détectées entre les types de matériel biologique transféré, mais nécessiteraient des investigations à plus long terme pour être confirmées. Enfin, nos observations ont permis d'apporter des éléments sur les effets de la gestion sur les trajectoires des communautés végétales lors des toutes premières phases de restauration. Ainsi, le maintien d'une perturbation mécanique sur des périodes adaptées permet de renforcer la dynamique des communautés vers celles de la référence.

Les acteurs de la société (politiques, gestionnaires) sont de plus en plus impliqués dans la mise en place de programmes de restauration et toutes ces connaissances nous ont permis d'apporter des éléments concrets pour la restauration des prairies humides alluviales.

Mots clés :

Ecologie de la restauration ; Trajectoire ; Communautés floristiques ; Prairies humides alluviales ; Règles d'assemblages

Ecological restoration of alluvial floodplain by transfer of biological material: importance of the initial phases on the plant communities trajectories.

Abstract :

Floodplains house an original and diversified fauna and flora thanks to their spatio-temporal heterogeneity and provide many services to human beings (ecosystem services).

However, these ecosystems are subject to various types of threats, such as urbanization or intensification of agricultural activities. These ecosystems are also subject to changes in the processes of species dispersal and proliferation of invasive species influencing their plant communities. In a context of global and national wetland regression, their conservation and restoration is a challenge.

The ecological restoration is a discipline based on theories and concepts of fundamental ecology. The ecological restoration is in return a way of testing the concepts of fundamental ecology. Among the processes taking place in the assembly of the community, ecological filters play a key role. Their understanding is necessary to achieve the goals of restoration.

On the basis of the approaches of assemblages of plant communities, we identified the processes involved in the first phases of ecological restoration of alluvial floodplains. We learned more about the preparation of initial conditions through tillage, the effects of different types of biological inputs, more and more complete, and the role of the management on trajectories of plant communities during the first years of ecological restoration.

First, our results underlined the positive effects of the preparation of the initial soil conditions. It favored the installation of the target plant species. However, this preparation does not need a heavy intervention, such as deep tillage. Interventions, such as mowing and harrowing, are

sufficient to enable the recruitment and installation of target species. Our results showed that the transfer of biological material, from seed sowing to soil transfer, enabled to limit the dispersal and availability of wet grassland species, as described in the literature. Finally, our observations highlighted the management effects on plant community trajectories during the first restoration phases. Thus, the maintenance of the mechanical disturbance enables to reinforce the dynamics of the communities towards those of the reference.

The different actors of the society (policy manager, stakeholders) are more and more involved in the implementation of restoration programs and this thesis brings concrete elements for the restoration of alluvial floodplains.

Keywords :

Ecological restoration ; Trajectory ; Plant communities ; Floodplain ; Assembly rules

Unité de recherche

Université de Bordeaux

UMR INRA 1202 – Biodiversité, Gènes et Ecosystèmes

Bâtiment B2, Allée Geoffroy Saint-Hilaire

CS 50023

F-33615 Pessac Cedex

REMERCIEMENTS

Ce travail a été possible grâce à la contribution de beaucoup de monde, et c'est avec plaisir que je rédige ces lignes (les dernières du manuscrit !).

Tout d'abord, je tiens à remercier la ville de Bordeaux, l'Agence de l'eau et le conseil départemental de Gironde pour avoir financé cette thèse.

Merci ensuite Serge Muller et Thierry Dutoit pour l'intérêt porté à mon travail et pour avoir accepté d'en être les rapporteurs. Merci également à Sabine Greulich d'avoir accepté d'examiner mes travaux de recherches.

Je remercie également tous les membres de mon comité de suivi : Bastien Castagneyrol, Emmanuel Corcket, Renaud Jaunatre, Estelle Langlois, vous avez accompagné ce travail et apporté de précieux conseils pour son bon déroulement.

J'avais poussé les portes de BIOGECO en master 1 pour découvrir ce qu'était la recherche : est-ce que ça allait être pour moi ? Cinq ans plus tard, me voilà à rédiger des remerciements pour un manuscrit de thèse. Marie-Lise, tu m'as mis le pied à l'étrier en master 1. En apparence c'était mal parti : les suivis floristiques sur l'Île de Raymond m'auront mise à l'épreuve. Ce qui ne tue pas rend plus fort dit-on, mais tout le monde se pose encore la question de la raison de mon acharnement à travailler sur les prairies en étant (très) allergique aux graminées. En tout cas, merci pour ta douceur et ta gentillesse infaillibles, ton soutien et ta confiance tout au long de ces années. Didier, merci aussi pour ta confiance et tous tes conseils pendant cette thèse, les recentrages quand je m'égarais dans des voies scientifiques sans issues. Un (intrinsèquement) grand merci de m'avoir permis d'accomplir cette thèse.

Bastien et Lilian, les 6 mois de stage recherche à vos côtés ont été parfaits. Plus que les aspects scientifiques, les conseils, la patience et toute la bonne humeur dont vous avez fait preuve m'ont

permis de confirmer mon projet académique. Et pendant la thèse, vos encouragements et votre soutien m'ont touchée.

Cette thèse n'aurait jamais pu aboutir sans l'aide technique de toute une équipe. Tout d'abord les botanistes, un grand merci à Didier, Jennifer, Marie-Lise et Pablo (*SOLNU-HELMINTOTEC-RANUSAR* nous auront beaucoup inspiré). Merci pour ces journées passées sur le terrain et au labo, à déterminer ces petites plantes. Merci à Chantal pour toutes ces heures passées à s'occuper du foin et des graines. Merci également aux appuis techniques de Xavier pour les aspects SIG et Yannick pour son savoir-faire sur le terrain. Ensuite, un grand merci à Gilles Mathieu et Thomas Corval, ainsi que toutes les personnes composant votre équipe au parc floral. Vous m'avez énormément facilité les conditions de travail sur le parc des Barails. Merci pour votre disponibilité, votre gentillesse et l'intérêt que vous avez porté à mes travaux de recherche. De même, merci à Ghislain Poncin, Florian Bousquet, Lucie Henriot et Bastien Campistron pour leur aide, leur intérêt et leur enthousiasme pour la restauration de l'Île de Raymond. Vous avez toujours été disponibles et nos échanges ont été bénéfiques pour l'avancement de mon travail.

L'aide se traduit également par la participation de stagiaires. Merci à Audrey, Valentin, Thomas F., Thomas V., Paul, Morgane et Lorenzo. Merci à tous pour votre bonne humeur constante, votre motivation sur le terrain qu'il fasse un soleil de plomb ou sous une pluie battante. Merci pour les moments partagés plus globalement au cours de vos stages. Un merci particulier à Audrey, ma toute première stagiaire, avec qui j'ai partagé des moments précieux en début de thèse. Et on les aura sillonnés ce parc floral et ses environs (pendant que certains jouaient au golf !) !!

Merci à toutes les personnes du labo avec qui j'ai pu partager de beaux moments. En particulier, merci Virgil pour tous ces échanges qui m'ont beaucoup apportée. Merci Sophie aussi d'avoir

su m'ouvrir un horizon plus large et nos discussions philo. Fred B. pour tes conseils, ta disponibilité et tes éclairages stats. Fred R., Sylvia et Chantal pour votre bonne humeur.

Merci à Marion et Myriam, « thésardes de choc », pour nos beaux moments. Marion merci pour toute ta bienveillance et tous tes conseils. Myriam, camarade de bureau, on finit ça y est ! On a pu refaire le monde ! Thomas, je te félicite pour tous tes progrès en lancée, on partait de loin. La communauté est fière de toi. Je ne préciserai rien de plus. Merci Elena, Agathe et Séverin pour tous les beaux moments qu'on a pu partager. Merci Ludo, pour ta bonne humeur et ton soutien, je te souhaite une très belle thèse. Merci également pour tous les bons moments partagés avec David et Idir, je vous souhaite plein de réussite. Merci Pauline L. pour tous les bons moments passés dans ces couloirs (quel chemin depuis la L3 !).

Plus intimement, merci à toutes les personnes dont je suis entourée à l'extérieur. Mes amies de toujours, Pascaline, Jess, Aurore, Alizée, Anaïs, Maureen : les retours (trop rares) en Bretagne et nos retrouvailles, mais surtout toutes les heures au téléphone ont été de véritables bouffées d'air. Maureen, tu es aussi sur la fin de thèse, je te souhaite de finir en beauté. Simo merci pour ton soutien. Tu as été présent dans des moments clés, de même je te souhaite plein de belles choses pour ta thèse et tes projets. Pauline, merci de m'avoir écoutée toute cette fin de thèse, et on se fera une petite virée dès que possible ! Paul, mon acolyte de sport, merci pour tout (« *fais moins de bruit, je pense...* ») et on y retournera dans le grand froid !

Merci, et plus encore, à toute ma famille. Mes parents, Abbas et Saida, merci de m'avoir laissée entreprendre ce qui me tenait à cœur et nous avoir appris, à nous trois, que rien n'est impossible. Cette thèse c'est aussi la vôtre. Merci à mes frères Amin et Elias, vous savez être présents quand il le faut. Khali Driss et Solange, vous avez été mes piliers à Bordeaux, merci. A vous tous de l'autre côté de la méditerranée, vos pensées et votre soutien me sont parvenus, merci.

Enfin merci à Basem, pour tout ce que tu m'apportes. Merci en particulier pour ton écoute et ta bienveillance ces dernières semaines, pour la thèse mais pas que.

Merci à ceux que j'ai malencontreusement oublié de citer et qui ont participé à l'aboutissement de ce travail.

Merci à tous !

P.S. : merci à Nabil, sans qui cette thèse n'aurait techniquement pas pu être rédigée dans d'aussi bonnes conditions !

Sommaire

Introduction générale.....	1
1. Contexte de l'étude.....	1
2. Objectifs de la thèse	5
3. Organisation du manuscrit	6
Chapitre 1 : Contexte général de l'étude	7
1. L'étude des écosystèmes dans le contexte de l'écologie de la restauration	7
2. Les apports de l'écologie des communautés, de l'écologie fonctionnelle et l'écologie du paysage dans l'écologie de la restauration	8
3. L'écologie des communautés : bases fondamentales de l'écologie de la restauration....	8
3.1 Les règles d'assemblages d'une communauté	8
3.2 La théorie déterministe et contingence historique dans l'assemblage d'une communauté	10
4. Les processus d'assemblages dans la dynamique des communautés.....	12
5. Les moteurs de la régénération des communautés	15
5.1 La Banque de graines du sol	15
5.2 La dispersion des espèces	16
5.3 L'importance de la connectivité à l'échelle des paysages	17
5.4 Les effets de priorités	18
6. Les espèces invasives	19
7. Les traits fonctionnels dans l'assemblage des communautés.....	21
8. L'écologie de la restauration : application des concepts fondamentaux	23

8.1	Définition générale.....	23
8.2	L'état de référence et la trajectoire d'un écosystème à restaurer	23
Chapitre 2 : Sites d'études et méthodologie.....		28
1.	Techniques de restauration.....	29
1.1	Succession spontanée.....	29
1.2	Semis de graines	30
1.3	Transfert de foin.....	30
1.4	Transfert des horizons supérieurs du sol.....	31
2.	Préparation des conditions initiales du site à restaurer : travail du sol	32
3.	Gestion appliquée lors des premières phases d'installation des communautés végétales	32
3.1	Fauche	32
3.2	Pâturage.....	33
4.	Contexte écologique de l'étude	34
4.1	Les prairies humides alluviales atlantiques et subatlantiques.....	34
4.2	Les prairies humides en cours de restauration écologique dans et à la périphérie de la métropole bordelaise	35
5.	Méthodologie	54
5.1	Relevés de végétation	54
5.2	Métriques de suivi des cortèges floristiques	56
Chapitre 3 : Short-term of the experimental combination of soil preparation and biological inputs completeness on a floodplain grassland restoration.		59

1. Abstract	59
2. Introduction	60
3. Materials and methods	64
3.1 Study site.....	64
3.2 Reference site.....	64
3.3 Experimental design.....	65
3.4 Vegetation monitoring	66
3.5 Statistical analysis.....	67
4. Results	69
5. Discussion	73
6. Conclusion.....	77

Chapitre 4 : The effects of management on vegetation trajectories during the early stage restoration of previously arable land after hay transfer..... 79

1. Abstract	79
2. Introduction	81
3. Materials and methods	84
3.1 Study site.....	84
3.2 Experimental design.....	85
3.3 Monitoring of vegetation	87
3.4 Data analysis	87
4. Results	90
5. Discussion	94

6. Conclusion and perspectives: recommendations for restoration operations	98
Chapitre 5 : Transfert et applications des connaissances de restauration, site d'Olives	101
1. Introduction	101
2. Rappel concernant les opérations mises en place sur le site	102
3. Etude de la végétation en place	103
4. Pistes de restauration	108
4.1 Préparation des conditions initiales	108
4.2 Transfert de matériel biologique	109
4.3 Dispositif expérimental d'inoculation.....	113
5. Gestion appliquée	115
6. Protocole de suivi	116
6.1 Suivi de la dynamique de la végétation par recolonisation spontanée de la parcelle prairiale (restauration passive)	117
6.2 Suivi de la dynamique de la végétation et de la colonisation à partir des inoculums	118
7. Conclusion.....	119
Discussion générale et synthèse.....	121
Bibliographie	130
Annexes	148
1. Annexes Chapitre3	148
2. Annexes Chapitre 4	157

Liste des figures

Figure 1. Représentation schématisée des filtres écologiques conduisant à la formation d'une communauté locale d'après Keddy (1992).	9
Figure 2. Banques de graines et pluie de graines (Alard et al., 1998).	16
Figure 3. Formalisme théorique des trajectoires d'un écosystème vers sa référence d'après Bradshaw (1984).	25
Figure 4. Localisation des sites d'études et de leurs références (celle d'Olives reste à être déterminer).	36
Figure 5. Variation d'altitude observée au Parc des Barails.	37
Figure 6. Représentation schématique de l'expérimentation du Parc des Barails (Chapitre 3).	38
Figure 7. Variation d'altitude observé sur l'Île de Raymond.	39
Figure 8. Représentation de l'occupation du sol sur l'Île de Raymond avec la présentation des placettes expérimentales sur la partie prairiale (Chapitre 4).	41
Figure 9. Parc intercommunal des Jalles et localisation du site d'Olives en encadré rouge (A'Urba 2004).	43
Figure 10. Réseau hydraulique du site Olives (ARTELIA, 2016).	45
Figure 11. Variations d'altitude observées sur le site d'Olives (Langlois, 2019).	46
Figure 12. Evaluation de la profondeur de la nappe en période (a) hivernale, (b) estivale, si aucune action de pompage n'est effectuée (ARTELIA, 2018).	48
Figure 13. Evaluation de la profondeur de la nappe en période (a) hivernale, (b) estivale, suite aux travaux hydrauliques (ARTELIA 2018).	48
Figure 14. Délimitations des trois secteurs du site d'Olive et les travaux de merlonnage en découlant (ARTELIA, 2018).	49
Figure 15. Modèle d'organisation spatiale des sols sur le site d'Olives (Alary et al., 2017). ...	49
Figure 16. Carte pédologique du site d'Olives.	50
Figure 17. Habitats identifiés sur le site d'Olives avant toute opération de restauration écologique (BIOTOPE, 2016).	51
Figure 18. Représentation simplifiée des premières actions de restauration écologique menées sur le site d'Olives (BIOTOPE, 2017).	52
Figure 19. Représentation schématique d'un relevé et de ses cinq quadrats réalisés selon la méthode de Domin scale. Le marquage GPS permet de retrouver les placettes dans le cadre des suivis temporels.	55
Figure 20. Mean (\pm SE) species richness (A) and evenness (B) for non tilled soil (NT, (white), and tilled soil (T, grey) according to the five biological inputs. "C" : control, "LD": low diversity seed mixture, "HD": high diversity seed mixture, "Hay": hay transfer, "SB":soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.	69
Figure 21. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) axis 1 - axis 2 plot based on the Bray-Curtis dissimilarity of species composition (10 plots \times 5 biological inputs \times 2 soil treatment \times 90 species). Vegetation records are grouped according to biological input and soil treatment. "C " : control, "LD": low diversity seed mixture, "HD": high diversity seed mixture, "Hay": hay transfer, "SB":soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.	71

Figure 22. Mean (\pm SE) percentage of species ranged into their corresponding species group (Deg: degraded, Ref: reference and Other: other species group), according to each experimental treatment.. “C ”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.	72
Figure 23. Mean (\pm SE) community structure integrity index (CSII) values for non tilled soil (NT, (white), and tilled soil (T, grey) according to the five biological inputs. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.	73
Figure 24. Mean (\pm SE) community structure integrity index (CSII) values in 2015 (white) and 2017 (grey) according to the five experimental treatments. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing. Different letters indicate significant differences between treatments.	91
Figure 25. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) plot based on the Bray-Curtis dissimilarity of vegetation monitoring means under experimental treatments regarding species composition (40 plots \times 5 treatments \times 67 species); NMDS axis 1 is horizontal and NMDS axis 2 is vertical. Vegetation records are grouped according to year and management treatment. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing; 15: year 2015, 17: year 2017. Arrows represent vegetation dynamics between 2015 and 2017. ..	92
Figure 26. Ternary plot of group species represented in each modality during the two monitoring years, 2015 (circles) and 2017 (triangles). Arrows represents the dynamic of each treatment between 2015 and 2017. “RSp”: Reference species group, “ISp”: Initial species group, “OSp”: Other species group. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing.	94
Figure 27. Positionnement des points de relevés sur la partie prairiale (Est) du site d’Olives, avec le secteur à vocation naturelle encadré en rouge.....	103
Figure 28. Positionnement des points de relevés sur la partie prairiale (Est) du site d’Olives, avec le secteur à vocation naturelle encadré en rouge. La flèche jaune symbolise le transect le long duquel seraient effectués les inoculum. Les points de relevés floristiques permettront le suivi de la dynamique du milieu	114
Figure 29. Représentation schématique du dispositif de suivi des inoculations de matériel biologique sur le secteur prairial	117
Figure 30. Représentation ternaire représentant chaque modalité de gestion pour les années de suivis en 2015 (cercles), 2017 (triangles) et 2019 (carrés). Les flèches représentent la dynamique de chaque modalité de 2015 à 2019.	124
Figure 31. Graphique de NMDS, basée sur la distance de Bray-Curtis, des moyennes des relevés de végétation de chaque modalité expérimentale suivant la composition spécifique (40 plots \times 5 modalités \times 67 espèces); l’axe 1 de la NMDS est horizontale et l’axe 2 de la NMDS est vertical. Les relevés de végétation moyens sont regroupés selon la gestion appliquée et l’année de suivi : 2015 constitue le point de départ (cercle), 2017 est représenté par le cercle intermédiaire et 2019 par l’extrémité fléchée. « T » : Témoin , « D » : pâturage différé, « F » : fauche, « FT » : fauche tardive et « PI » :pâturage initial.	125

Liste des tables

Table 1. Dominant species for each combination of experimental treatments. The group to which each species belongs is indicated into brackets with “Dsp” : Degraded species group ; “Osp” : Other species group and “Rsp” : Reference species group. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.....	70
Table 2. Mean \pm SE species richness and evenness under each experimental treatment in 2015 and 2017. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing. Lower case letters indicate significant differences.	90
Table 3. Richesse spécifique des relevés et répartition des occurrences et des abondances relatives entre les espèces semées initialement et les autres espèces.	106
Table 4. Liste des espèces recensées et de leur nombre d’occurrence sur les 17 relevés	107
Table 5. Récapitulatif des différentes pistes de restauration écologiques présentant pour chacune leurs avantages et leurs inconvénients.	114

Listes des figures supplémentaires en annexes

Figure S1. Calendar of experimental design set up (Parc des Barails).	148
Figure S2. Map of the Parc des Barrails grassland representing the 100 experimental plots and the corresponding combination treatments. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : nontilled soil, T : tilled soil.	149
Figure S3. Soil nutrient gradient detected by PCA on the soil and the three depth analysed (Prof1: 15 cm ; Prof2: 30 cm ; Prof3: 45 cm).	150
Figure S4. Soil tillage prior to biological inputs on experimental plots.	151
Figure S5. Biological inputs, from left to right : seed sowing, hay scattering and soil transfer.	153
Figure S6. Sampling methods for vegetation monitoring: location of the four 1 x 1 m pin-point quadrats (in yellow), and of the four soil blocks transfer (in red) centered in each corner of the sampling area.....	155
Figure S7. Map of the Ile de Raymond grassland representing the eight enclosure, the location of the 40 experimental plots and the corresponding management treatments.	157
Figure S8. Hay scattering in the experimental plots after the transfer from the reference grassland.....	158
Figure S9. Calendar of hay transfer and experimental events.....	159
Figure S10. Sampling methods for vegetation monitoring: location of the four 1 x 1 m pin-point quadrats (in red), and of the two metallic pins (green crosses) materializing the first quadrat position.	160

Liste des tables supplémentaires en annexes

Table S1. Low Diversity (LD) and High Diversity (HD) species seed mixtures.....	152
Table S2. Composition of the reference ecosystem recorded in 2013, 2014 and 2015 (Data from RNN, see Chapter 2 section 5.2 for relevés methods).	154
Table S3. Degraded grassland species lists.	156
Table S4. Composition of the reference ecosystem (Cadajac) recorded in 2013 (see Chapter 2 section 5.2 for relevés methods).....	161
Table S5. List of species encountered in experimental design at both years 2015 and 2017.	168
Table S6. Raunkiaer types (G geophytes, Hc hemicryptophytes, Th Therophytes), growing period (main period, which can extend from / to months indicated into brackets) and main habitats (from Tison and de Foucault 2014) for species identified as either dominant or indicator species for each management treatment and year (see Table S3). The family and group (Reference species group, Initial species group, Other species group) are also indicated.....	171
Table S7. Cumulative number of species in each treatment (at both dates 2015 and 2017) and the reference grassland.	172
Table S8. Dominant and indicator species for each experimental treatments in 2015 and 2017. The five experimental treatments are « M », mowing, « LM », late mowing, « DG », differed grazing, « IG », initial grazing and « C », control.....	173
Table S9. Species group represented on monitoring samples in percentage for each treatment in 2015 and 2017. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing. The letters show significant differences.	174

Introduction générale

1. Contexte de l'étude

A l'interface entre les milieux aquatiques et terrestres, les zones humides recouvrent une diversité d'écosystèmes. Selon la convention de RAMSAR (1971), une zone humide correspond à « *une étendue de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres* ». D'après cette définition, volontairement très large, le facteur clé de ces écosystèmes est la présence d'eau et concerne ainsi aussi bien les estuaires, mangroves, récifs coralliens, étangs ou lacs, que les prairies inondables, marais ou encore les tourbières. Certaines définitions permettent d'affiner les critères définissant les zones humides. Dans la législation française, l'article L.211-1 du code de l'Environnement définit les zones humides comme étant « *des terrains inondés ou non, gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire ; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* ».

Bien que les zones humides ne représentent que 6% des écosystèmes à l'échelle planétaire (Skinner and Zalewski, 1995), elles figurent parmi les plus riches en biodiversité aussi bien en termes de faune que de flore. Elles constituent également des habitats à la fois pour des espèces sédentaires ainsi que des espaces de repos pour des espèces migratrices (Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005). Environ 40% des espèces actuellement connues sont dépendantes de ces milieux, y vivant et/ou s'y reproduisant. Les zones humides constituent l'habitat d'environ 30% des espèces connues de poissons. Ces écosystèmes représentent également des lieux de halte pour environ 50 millions d'oiseaux migrateurs, qui y trouvent de la nourriture, de l'eau et du repos au cours de leur migration (RAMSAR.org). Les zones

humides jouent également un rôle dans la protection des habitats et des paysages. Les prairies humides alluviales par exemple préviennent les inondations en agissant comme des éponges lors des crues et constituent des réservoirs en relarguant l'excédent d'eau lors des périodes de sécheresse (Barnaud and Fustec, 2007). Certaines zones humides limitent également les phénomènes d'érosion. C'est le cas par exemple des berges des fleuves ou des côtes marines protégées par les récifs coralliens (Guannel et al., 2016; Narayan et al., 2016).

Cette thèse s'intéresse aux prairies humides alluviales. Ce sont des écosystèmes semi-naturels très productifs, situés dans des plaines inondables pour l'essentiel issues de travaux d'endiguement des grands fleuves depuis plusieurs siècles et gérés par une agriculture extensive. Elles sont caractérisées par des inondations périodiques d'eau douce ou saumâtre, ou une nappe phréatique élevée pendant au moins une partie de l'année. Cette hydrologie influence suffisamment l'écosystème pour orienter les communautés végétales et la diversité biologique associée s'y installant (Grevilliot et al., 1998).

Depuis plusieurs siècles, en Europe, les prairies humides alluviales sont le résultat d'une gestion traditionnelle par pâturage et/ou fauche, intégrant ces prairies dans un contexte paysager agricole. Ce contexte favorise l'installation et l'expression d'une biodiversité originale (Habel et al., 2013; Henle et al., 2008).

Les prairies humides alluviales fournissent de nombreux services écosystémiques, notamment l'atténuation des inondations, la recharge des eaux souterraines, le stockage des sédiments, le recyclage des éléments nutritifs, la protection contre l'érosion et ont aussi une valeur esthétique. Ces écosystèmes forment ainsi des milieux à fort enjeu dans la mise en place de sociétés durables ne compromettant pas le fonctionnement naturel des écosystèmes desquels ces sociétés dépendent (Bischoff et al., 2018). Dans les milieux urbains et péri-urbains, les prairies humides alluviales contribuent fortement au bien-être de la population puisqu'elles permettent de tamponner les phénomènes de sécheresse, d'inondations, ainsi que d'élévation

de températures en jouant leur rôle de rétention d'eau, d'îlots de fraîcheur et d'espace récréatif (Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005, RAMSAR.org).

Ces milieux sont menacés à l'échelle nationale et mondiale et les atteintes d'origine anthropique sont de plus en plus importantes, menaçant leur intégrité et leur fonctionnement (Asselen et al., 2013; J. M. R. Benayas et al., 2009; Dobson et al., 1997; Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005).

L'observatoire des zones humides établi par la convention de RAMSAR, le « Global Wetland Outlook », a souligné la tendance dramatique de disparition des zones humides naturelles lors d'un rapport publié en 2018 (GWO, 2018), avec une diminution de leur surface totale d'au moins 35% observée entre 1970 et 2015. Malgré l'attention qui leur est portée et leur prise en compte dans divers documents d'aménagement et de réglementations, ces écosystèmes continuent actuellement de se dégrader. Les taux de perte annuels estimés montrent une accélération de la disparition de ces écosystèmes et de la biodiversité qui leur est associée au cours des deux dernières décennies. Ainsi, depuis 1970, le déclin des populations d'espèces peuplant les zones humides intérieures est estimé à 81%. De même, il est estimé que 36% des effectifs d'espèces marines et côtières ont diminué. Au cours du siècle dernier, 70% de la surface des zones humides naturelles ont disparu. Cette diminution concerne aussi bien les zones humides intérieures (prairies humides, lacs, fleuves et rivières, tourbières etc.), que côtières et marines. Cette tendance a des impacts importants sur la sécurité alimentaire des populations directement dépendantes de ces milieux (e.g. pêcheries), l'accès à de l'eau de qualité destinée en particulier à la consommation et les besoins domestiques, ainsi qu'à la protection naturelle contre les inondations (GWO, 2018 ; Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005).

Les menaces qui contribuent à la détérioration ou la destruction de ces écosystèmes sont aujourd'hui bien connues et, dans le cas des prairies humides alluviales, la menace principale

est le changement d'usage des terres (Dobson et al., 1997; Török et al., 2018). En Europe, c'est l'agriculture intensive qui a mené à l'importante diminution des surfaces occupées par les prairies humides alluviales (Henle et al., 2008; Verhoeven, 2014). En raison de leur fonctionnement (disponibilité en eau, niveaux trophiques élevés), ces prairies ont été massivement converties en terres cultivées. Ces activités modifient en profondeur les prairies humides alluviales puisqu'elles viennent modifier les conditions édaphiques (structure du sol, humidité et pH du sol) et/ou les niveaux trophiques à travers respectivement le travail mécanique et l'apport d'intrants augmentant le rendement des cultures. Dans la plupart des cas, la monoculture accentue la perte de biodiversité. Les changements d'usage concernent également l'abandon des terres. Dans ces cas, les terrains concernés ont cessé d'être utilisés par l'agriculture pour des raisons économiques ou sociales. En fonction de l'historique et des conditions écologiques, le terrain abandonné peut être colonisé par des communautés végétales très généralement caractéristiques de friches, aboutissant à terme vers un boisement du milieu. Dans ce contexte, les espèces recolonisant le milieu peuvent ne pas correspondre aux espèces naturellement attendues dans les prairies humides alluviales (Dawson et al., 2019; Török et al., 2016).

Aujourd'hui pourtant, la préservation de ces milieux suscite un intérêt grandissant de la part des différents acteurs de la société, au regard des services que les prairies humides alluviales, et plus largement les zones humides rendent aux sociétés humaines.

Dans ce contexte, l'écologie de la restauration est une discipline qui suscite un intérêt croissant de la part de tous les acteurs impliqués dans les enjeux de préservation des écosystèmes et de leurs biodiversités. Ainsi, la préservation et la restauration des zones humides, inscrites dans la convention internationale de RAMSAR (1971), sont de plus en plus intégrées dans les politiques des collectivités locales. La convention de Ramsar est entrée en vigueur en France en décembre 1986 et le pays compte actuellement 48 sites qualifiés de zones

humides d'importance internationale (RAMSAR.org). Cela représente une surface totale d'un peu plus de 3 millions d'hectares actuellement.

Les opérations menées dans les programmes de restauration écologique de ces écosystèmes sont de multiples natures. Elles peuvent simplement agir sur la source de dégradation et laisser le milieu reprendre sa dynamique, ou se traduire par des actions de génie écologique majoritairement fondées sur des techniques de transfert de matériel biologique (graines, foin). Des actions plus lourdes, comme du transfert de sol ou les modifications des conditions hydrauliques, peuvent également être préconisées lorsque les écosystèmes ont subi des dégradations trop importantes. L'écologie de la restauration, par le développement de concepts propres s'appuyant entre autres sur les connaissances théoriques de l'écologie, dont l'écologie des communautés et fonctionnelle, offre un cadre scientifique pour ces opérations de restauration.

2. Objectifs de la thèse

Ce travail, qui vise à contribuer à l'identification des processus écologiques en jeu dans la dynamique de restauration prairies humides alluviales, se fonde principalement sur les processus d'assemblages des communautés végétales. Plus particulièrement l'objectif est d'améliorer la compréhension de ces processus lors des premières phases de la restauration écologique. Ces recherches visent à mieux cerner les trajectoires de restauration possibles pour les prairies humides alluviales, en vue notamment de fournir aux gestionnaires des préconisations et outils de restauration de ces milieux.

L'étude s'articule autour de trois prairies humides alluviales de la région bordelaise (Gironde, France) pour lesquelles les opérations de restauration sont diverses et à des stades différents : réhabilitation du site réalisée en 2010 et expérimentation de restauration initiée en 2014 (Île de Raymond, Paillet), expérimentation de restauration écologique initiée en 2017

(Parc des Barails, Bordeaux) et réhabilitation en 2018 (Olives, Parempuyre). Cette étude synchrone nous permet de disposer d'éléments à différentes échelles temporelles pour la calibration des trajectoires observées en fonction des facteurs traités.

3. Organisation du manuscrit

Le premier Chapitre de ce manuscrit présente les concepts et théories de l'écologie de la restauration ainsi que les aspects de l'écologie des communautés et fonctionnelle sur lesquels elle repose. Il se termine par les questions de recherche testées dans cette thèse.

Le deuxième chapitre présente les sites d'études et la méthodologie des expérimentations permettant de tester les hypothèses définies dans cette thèse.

Le troisième chapitre traite de l'importance de la préparation du sol et du gradient de complétude de l'apport biologique sur l'installation des communautés végétales lors des phases initiales de restauration écologique. Il est composé d'un article scientifique rédigé en anglais qui présente les résultats d'une expérimentation *in situ* évaluant les effets de la combinaison de ces deux facteurs.

Le quatrième chapitre étudie les effets de la gestion appliquée lors des premières années de restauration écologique sur la dynamique des communautés végétales. Il est rédigé sous la forme d'un article scientifique en anglais et examine, plus particulièrement, les effets du type et de la période de gestion prairiale (fauche, pâturage) sur l'installation et la trajectoire des communautés végétales suite à une opération écologique de transfert de foin.

Le cinquième chapitre aborde les perspectives d'application des connaissances tirées des deux premières expérimentations sur un site de la métropole bordelaise à restaurer.

Le sixième chapitre constitue la discussion générale et la synthèse de cette thèse.

Chapitre 1 : Contexte général de l'étude

1. L'étude des écosystèmes dans le contexte de l'écologie de la restauration

L'écologie de la restauration est une discipline scientifique finalisée. Elle définit le cadre conceptuel et théorique de la restauration écologique et en fournit également les fondements pratiques d'application grâce à un corpus d'études et d'expérimentations de plus en plus important. Les techniques de restauration écologique prennent racine au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles (Bradshaw, 1984). Elles se nourrissent de plusieurs disciplines scientifiques telles que l'écologie des communautés et fonctionnelle, ou encore l'écologie du paysage. Les connaissances tirées de ces champs disciplinaires permettent de mieux adapter et traduire les différents concepts écologiques en des protocoles pratiques de gestion des milieux. De par ses aspects pratiques, l'écologie de la restauration peut également être considérée comme un moyen de tester les concepts d'écologie théorique, tels que les règles d'assemblages des communautés, et permettre une meilleure appréhension des systèmes écologiques (Choi et al., 2008; Dobson et al., 1997; Temperton, 2004; Wainwright et al., 2018). Dans le contexte actuel d'environnement changeant, l'intervention sur les composantes d'un écosystème ou leurs interactions (espèces, propriétés des sols, niveaux trophiques) impliquent une compréhension adéquate de ces concepts pour ajuster les objectifs finaux des opérations de restauration écologique (Benayas et al., 2009; Dobson et al., 1997; SER, 2004).

En retour, il existe un consensus sur l'idée que l'élaboration des programmes de restauration écologique prenant en compte l'écologie théorique permet la mise en place d'objectifs plus réalistes avec des applications méthodologique plus efficaces et répliquables, ainsi que des succès de restauration plus importants (Wainwright et al., 2018).

2. Les apports de l'écologie des communautés, de l'écologie fonctionnelle et l'écologie du paysage dans l'écologie de la restauration

Un écosystème englobe, dans sa mise en place et dans son fonctionnement, les processus écologiques relevant de l'écologie des communautés et de l'écologie fonctionnelle. Ces disciplines apportent les connaissances nécessaires sur les diverses interactions entre organismes, ainsi qu'entre ces organismes et leur environnement abiotique. De même, il est nécessaire de replacer l'écosystème dans son contexte paysager. Les éléments relatifs à la connectivité des écosystèmes dans un paysage donné et la dispersion des organismes sont des processus incontournables dans la restauration des milieux dégradés. Pour pouvoir prédire le succès de la restauration, il est fondamental de pouvoir identifier les différents moteurs et limitations intervenant dans l'arrivée, la sélection et l'installation des espèces pouvant potentiellement s'établir (Engst et al., 2017).

3. L'écologie des communautés : bases fondamentales de l'écologie de la restauration

3.1 Les règles d'assemblages d'une communauté

Au sein d'un écosystème, une communauté biotique résulte d'un assemblage d'espèces qui arrivent et s'établissent dans un milieu donné (Figure 1). Les règles d'assemblage d'une communauté visent à caractériser les limitations, appelées filtres. Ces filtres déterminent les espèces qui sont susceptibles de s'installer dans la communauté (Andel and Aronson, 2012; Keddy, 1992; Temperton, 2004). Les filtres se succèdent de manière hiérarchique et agissent à des échelles spatio-temporelles différentes. Ils peuvent être séparés en trois groupes. Le premier concerne le filtre de dispersion qui détermine la capacité d'une espèce à arriver sur le milieu et englobe la structure du paysage (e.g. contexte historique de l'usage des terres, fragmentation du milieu, isolement du milieu). Viennent ensuite les filtres environnementaux qui déterminent

si une espèce donnée peut ou non tolérer et coloniser le milieu selon les conditions en place. Ils englobent les paramètres relatifs au climat (e.g. gradient de température, de pluviométrie) et aux caractéristiques du substrat (e.g. fertilité du milieu, disponibilité en eau, toxicité). Enfin le filtre de coexistence biotique concerne les interactions entre espèces (règles d'assemblages *sensu stricto*, (Wilson, 1999) en particulier la compétition, les potentialités d'invasions biologiques, effets de priorités.

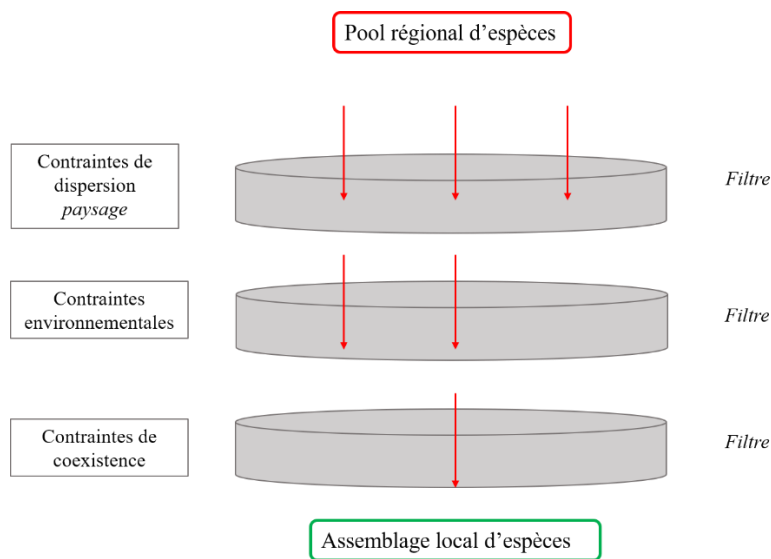


Figure 1. Représentation schématisée des filtres écologiques conduisant à la formation d'une communauté locale d'après Keddy (1992).

Les filtres écologiques permettent donc d'aborder les interactions intra/inter-spécifiques, les relations trophiques, la disponibilité en propagules (et en particulier la dispersion), les régimes de perturbations (historiques et actuels) et la composition spécifique du milieu (en place et en lien avec le passé du milieu).

Pour permettre aux espèces de s'installer, le milieu doit leur fournir les ressources adéquates. La niche écologique d'une espèce correspond à l'étendue écologique décrivant l'ensemble des ressources de l'écosystème que l'espèce peut exploiter pour s'installer et se reproduire de manière pérenne dans un site particulier (niche fondamentale, Hutchinson 1957) (Grubb, 1977). La niche est caractérisée par son amplitude et sa position moyenne le long du

gradient d'un paramètre écologique donné (e.g. lumière, humidité, pH du sol) (Schoener, 1989). Ce concept décrit ainsi la gamme de variations écologiques dans laquelle une espèce peut se développer (Banta et al., 2012; Boulangeat et al., 2012; Slatyer et al., 2013) ce qui constitue une information essentielle pour établir des risques d'extinction dans un écosystème donné (Gaston and Fuller, 2009). Les espèces qui présentent des gammes de variations étroites (i.e. spécialistes) sont moins susceptibles de se maintenir dans un écosystème soumis à de fortes variations (Thuiller et al., 2005) et vont par conséquent représenter plus d'exigences dans les programmes de restauration des milieux. Ces espèces peuvent donc être des prédicteurs intéressants dans l'appréhension des dynamiques de trajectoires de restauration des écosystèmes les plus vulnérables (Laughlin et al., 2017). En ce qui concerne les espèces présentant des gammes de variations plus importantes (i.e. généralistes), elles jouent également un rôle déterminant puisqu'elles permettent une meilleure résilience du milieu grâce à leur capacité à être plus plastique face aux changements environnementaux. Ces espèces, souvent matricielles, i.e. dominantes dans les communautés, colonisent plus aisément les écosystèmes.

3.2 La théorie déterministe et contingence historique dans l'assemblage d'une communauté

L'assemblage d'une communauté peut être considéré soit d'un point de vue déterministe soit contingent à l'histoire du site (Verhoef and Morin, 2010). La théorie déterministe prédit que les communautés végétales convergent vers une structure commune précise (par exemple le climax), du fait des conditions environnementales qui régissent le milieu. Cette vision de la succession des communautés a largement influencé la pratique de la restauration de la biodiversité (Young et al., 2005). Elle met l'accent sur la recréation de conditions abiotiques à l'échelle locale dans lesquelles les communautés végétales s'expriment. Cette vision constitue la théorie classique en écologie et se base sur le concept de succession écologique jusqu'au climax de Clements (1916). Dans ce cas, l'histoire de l'immigration n'influence pas la

composition finale des espèces de la communauté. Cette théorie suppose un lien de causalité entre les processus (environnement abiotique, interactions biotiques,) et la présence et l'abondance des espèces dans le milieu (Chase and Leibold, 2003).

En revanche, si les communautés sont historiquement contingentes, les conditions environnementales ne prédestinent pas une seule communauté climacique. De plus en plus d'études montrent que l'assemblage des plantes ne dépend pas seulement des conditions locales du site, mais également des caractéristiques du paysage et des processus historiques (Bischoff et al., 2009; Helsen et al., 2013; Young et al., 2005). Ainsi, même si deux écosystèmes présentent les mêmes conditions environnementales, ils peuvent contenir des cortèges d'espèces différents selon leurs histoires de dispersion. Dans cette approche, les espèces sont considérées comme similaires en ce sens qu'elles requièrent les mêmes ressources et sont identiques tant du point de vue des taux de naissance, de mortalité, de dispersion que d'extinction et de spéciation. Lorsque ces individus meurent, leur remplacement a lieu de manière aléatoire par des individus de la même ou d'une autre espèce. Cette approche est dite neutraliste et a été développée pour de nombreux modèles d'étude, notamment les forêts tropicales (Hubbell, 2001). Dans cette approche c'est donc simplement le filtre de la dispersion qui est à l'œuvre, les autres filtres liés à la niche (poids de l'environnement et des interactions biotiques) étant considérés comme négligeables.

Dans l'approche des règles d'assemblages régies par la niche, les conditions créées dans l'écosystème restauré doivent coïncider avec la niche écologique de l'espèce (Kraft et al., 2015) pour espérer voir celle-ci s'établir. Mais les conditions abiotiques ne suffisent pas à elles seules à expliquer les succès d'installation des espèces (Bischoff, 2002). Le recrutement et l'installation d'une espèce relève également de ses caractéristiques intrinsèques, notamment ses facultés à éviter l'exclusion compétitive des espèces co-occurentes (Kraft et al., 2015; Mayfield and Levine, 2010).

Quelle que soit la gamme de variations écologiques de la niche d'une espèce, son recrutement dans l'écosystème à restaurer requiert l'ouverture des fenêtres d'opportunités, qui constitue une étape clé à surmonter pour la restauration d'un écosystème (Balke et al., 2014).

4. Les processus d'assemblages dans la dynamique des communautés

Dans cette approche, les écosystèmes peuvent apparaître comme étant stables dans le temps, pourtant ils tendent vers un état théorique stable « mature ». La dynamique de l'écosystème vers cet état théorique résulte de la réponse de ce milieu à son contexte biotique et abiotique. Elle est définie en écologie comme étant la succession écologique de l'écosystème, suivant une trajectoire. Cette succession écologique décrit tous les processus naturels de réponse et de développement de l'écosystème de son stade initial à son stade supposé stable ou climacique. Or, les milieux, même climaciques, sont soumis à des perturbations. Évidemment, cette trajectoire vers le climax suppose un attracteur simple, non modifié par une quelconque perturbation, ce qui est rarement le cas.

La perturbation (herbivorie, effets climatiques...) est une caractéristique intervenant naturellement au sein des écosystèmes (White & Jentsch 2004) qui joue un rôle majeur dans la dynamique des communautés. Une perturbation, du point de vue dynamique, est définie comme étant « tout évènement relativement discret dans le temps qui bouleverse un écosystème, une communauté ou une population et change les niveaux de ressources, leur disponibilité ou l'environnement physique » (White & Pickett 1985). Du point de vue mécaniste, la perturbation est par contre définie comme un évènement qui engendre une perte totale ou partielle de la biomasse en place dans une communauté (Grime, 1979; Huston, 1994).

Les perturbations dynamiques peuvent être d'origine exogène, lorsque les modifications rencontrées sont issues de sources extérieures au milieu (de plus en plus d'origine anthropique, e.g. la conversion d'une prairie extensive en monoculture), ou endogène, lorsque les

modifications du milieu sont issues de processus internes au milieu (e.g. chute d'un arbre sénéscent) (McIntyre and Hobbs, 1999).

Les perturbations mécanistes peuvent permettre une remise à disposition des nutriments et créent de nouvelles opportunités pour les organismes par la création de nouvelles niches exploitables (Grubb, 1977). En fonction du type, de l'intensité, de la fréquence et de l'échelle spatiale à laquelle elles agissent, ces perturbations jouent fortement sur les capacités de résilience du milieu.

Dans les opérations de restauration écologique, les perturbations peuvent être manipulées. Les perturbations dynamiques sont utilisées pour initier une nouvelle trajectoire au milieu dégradé, vers la référence. Des actions sur le sol peuvent être mises en place (hersage, excavation d'horizons supérieurs du sol). Les perturbations peuvent aussi être utilisées en tant que modalités de gestion récurrente, comme la fauche ou le pâturage. Ces dernières, en maintenant la dynamique du milieu, en influencent la trajectoire. Ainsi une fauche appliquée dans un milieu prairial permet d'orienter et de maintenir la dynamique de ce milieu vers celle d'une prairie de fauche. Cette prairie n'est alors pas considérée comme perturbée par l'évènement de fauche, mais au contraire elle est maintenue dans sa dynamique. On parle ici de régime de perturbation. Le changement de pratique (e.g. arrêt de la fauche) entraînerait par contre une perturbation dynamique, conduisant l'écosystème vers un état alternatif.

Face à ces perturbations, la résilience écologique est définie par Westman (1978) comme étant le degré, la manière et le rythme de rétablissement de la structure et de la fonction de l'écosystème après une perturbation. Elle correspond à l'amplitude maximale de la modification du paramètre considéré pour laquelle il y a une réponse réversible possible de l'écosystème. La résilience écologique en tant que phénomène d'un écosystème peut être décomposée en attributs complémentaires : l'échelle, la capacité d'adaptation, les seuils et les états stables alternatifs. Ces attributs englobent la complexité inhérente aux écosystèmes.

L'échelle, dans le concept de résilience écologique, correspond à l'organisation hiérarchique des écosystèmes dans laquelle les structures, les fonctions et les processus sont compartimentés spatialement et temporellement de manières distinctes (Allen et al., 2014). Les espèces peuvent différer par leurs capacités de colonisation et de dispersion, et leur phénologie, fournissant toute une gamme de modèles de réponse aux perturbations dans l'assemblage d'une communauté, à une échelle - spatiale et/ou temporelle - donnée (Allen et al., 2014; Elmqvist et al., 2003; Tomimatsu et al., 2013).

La capacité d'adaptation qui peut être définie comme la capacité d'ajustement de l'écosystème face aux effets engendrés par la perturbation (Baho et al., 2017). Cette notion est généralement reliée à la diversité génétique et biologique, notamment la redondance fonctionnelle. Ces caractéristiques permettent aux écosystèmes de conserver les processus clés et ainsi leur fonctionnement lorsque les conditions du milieu changent ou évoluent (Angeler and Allen, 2016).

Les seuils de changements d'un écosystème reflètent quant à eux, la capacité d'un écosystème à surmonter un changement abrupt ou un changement de régime lorsque des épisodes critiques de perturbation surviennent (Suding and Hobbs, 2009). Lorsque des perturbations ont entraîné le franchissement d'un ou plusieurs seuils, l'écosystème n'est plus résilient. Il ne peut plus reprendre le cours de sa dynamique naturelle : la capacité d'un milieu à s'adapter aux perturbations et à y faire face est dépassée, l'écosystème est orienté vers un autre type de succession. Ces seuils écologiques abrupts, ne présentent pas de linéarité dans les changements de composition et/ou de fonctions écologiques des communautés en place dans l'écosystème antérieurement à la perturbation. Ce sont toutes les caractéristiques citées précédemment qui sont alors impactées, de la structure du milieu à son fonctionnement. L'écosystème se réorganise brusquement et s'oriente selon une nouvelle dynamique, dotée de nouvelles structures, fonctions et processus. Cet attribut illustre le point clé de la réorganisation

dynamique du milieu. Les états stables alternatifs, quant à eux, mettent l'accent sur l'état de l'écosystème lorsqu'il s'est stabilisé après le franchissement d'un seuil. Les seuils et les états stables alternatifs permettent de découper la succession d'un écosystème en différentes séries (Hobbs and Cramer, 2008). Cette thèse se concentrant sur les phases initiales de la restauration écologique, les études menées et présentées n'aborderont pas ces notions. Cependant, les processus qui se jouent dans les tous premiers stades peuvent influencer ces états par la suite.

Le défi actuel de la restauration écologique consiste à orienter la dynamique du milieu de manière à ce que la structure et les fonctions se rétablissent, en agissant sur les seuils écologiques permettant à l'ensemble des espèces des communautés ciblées de s'installer (Dobson et al., 1997). Cela implique l'identification des seuils de changements des écosystèmes, qui constituent essentiellement les barrières empêchant la régénération des systèmes dégradés. Ces barrières peuvent résulter de facteurs biotiques (e.g., invasion biologique, herbivorie, déficit en pollinisation) ou des facteurs abiotiques (par exemple, modifications de l'hydrologie ou de la structure et des processus du sol) (Hobbs and Cramer, 2008).

5. Les moteurs de la régénération des communautés

Cette thèse aborde principalement les filtres biotiques, notamment se rapportant à la banque de graines du sol, et à la capacité de dispersion des espèces. Elle aborde également l'étude des effets des perturbations mécanistes sur la régénération des communautés d'organismes.

5.1 La Banque de graines du sol

Les plantes qui ne sont plus présentes dans la communauté végétale établie dans un milieu peuvent persister dans la banque de graines du sol. La banque de graines d'un sol peut ainsi constituer la mémoire d'un milieu : des semences d'anciennes communautés végétales sur le site peuvent encore être présentes dans le sol après la disparition de l'espèce du couvert végétal

(Andel and Aronson, 2012; Bossuyt and Honnay, 2008). La contribution de la banque de graines au processus de régénération dépend principalement de la présence, de l'abondance et de la fréquence d'apparition d'opportunités d'installation (e.g. ouverture de la végétation) (Luzuriaga et al., 2005; Rogers et al., 2001). Elle participe aux processus de régénération et d'expression des espèces, la rendant significative dans l'assemblage d'une communauté (Kalamees and Zobel, 2002). Cette opportunité de régénération est intéressante en particulier après un phénomène de perturbation ou de changement d'usage des terres (Andel and Aronson, 2012), fournissant une source de graines non négligeable (Bossuyt and Honnay, 2008). Ainsi, la banque de graines du sol peut influencer la trajectoire de la succession secondaire à l'échelle de la communauté (Bossuyt and Honnay, 2008). Cette banque de graines est non seulement alimentée par les graines produites par la végétation mais peut également être influencée par les graines dispersées, qualifiée de pluie de graines (Figure 2).

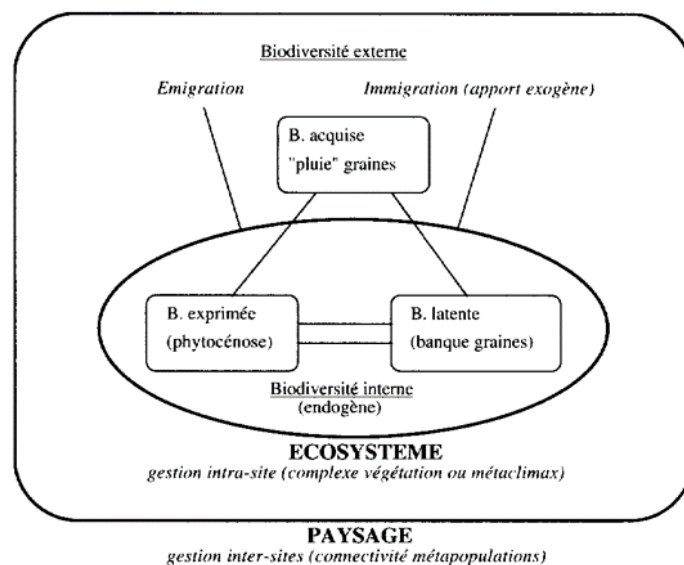


Figure 2. Banques de graines et pluie de graines (Alard et al., 1998).

5.2 La dispersion des espèces

La dispersion des espèces est indispensable dans l'établissement d'un écosystème. Ce processus écologique est fondamental dans la dynamique des communautés puisqu'il détermine

l'installation et l'assemblage des communautés. Il contrôle les mécanismes déterminant la distribution des espèces et la biodiversité établie dans un écosystème (Baasch et al., 2016; Bischoff et al., 2009; Conradi et al., 2017; Keddy, 1992; Kraft et al., 2015; Smith et al., 2017). Le manque de propagules sur un écosystème donné, dû au fait que la dispersion des graines est limitée, est un des éléments limitant la restauration d'écosystèmes (Bischoff et al., 2009).

Ce filtre joue un rôle primordial dans les prairies humides alluviales, caractérisées par une importante biodiversité, car les espèces caractéristiques de ces milieux sont peu ou pas représentées dans la banque de graines du sol suite à plusieurs années de cultures intensives (Scotton, 2016). Dans la démarche de restauration d'un écosystème, la dispersion doit être abordée selon des critères à la fois d'ordre écologique (composition, richesse spécifique) et technique (densité de graines, proportion d'espèces dans le matériel apporté) (Scotton, 2016). Les propagules doivent également être acheminées vers des microsites appropriés pour l'établissement des semis, telles que des espaces vides dans des zones denses.

5.3 L'importance de la connectivité à l'échelle des paysages

Pour restaurer les écosystèmes dégradés, la prise en compte du contexte paysager dans les efforts de compréhension et de gestion de la dispersion est indispensable. Pour permettre le maintien de la biodiversité du milieu, la fragmentation des habitats doit être prise en compte par les acteurs de la restauration (Benayas et al., 2009; Helsen et al., 2013). Dans le contexte actuel, les paysages ont la particularité d'être en mutation constante et les zones urbaines et agricoles sont particulièrement soumises aux modifications (artificialisation des terres, réaménagement des espaces). Les écosystèmes dégradés peuvent être considérés comme des sites distincts dans une matrice paysagère au sein de laquelle les flux de graines et de propagules sont limités. Leur gestion s'oriente autour des questions de connectivité et de la perméabilité des mouvements des espèces et des processus clés tels que le débit et le niveau hydrologique

entre les différents écosystèmes (Hobbs et al., 2014). La connectivité correspond au degré auquel un paysage facilite ou entrave le mouvement des organismes entre autres entre les différents habitats qui le constituent.

Si la connectivité des prairies reste faible, la restauration peut être retardée et avoir pour résultat une communauté végétale différente de la communauté cible. La communauté est alors appauvrie et/ou caractérisée par de nouveaux cortèges floristiques. Ce changement floristique, inscrit dans une dimension temporelle de la dynamique du milieu, correspond à la notion de turn-over (Vellend, 2001). Cet état final peut être interprété comme un état stable alternatif et peut s'avérer très persistant contre les pratiques de restauration ultérieures (Suding et al., 2004). L'incorporation de la configuration spatiale dans les schémas de restauration revêt donc une grande importance, car elle permet de prédire le résultat des efforts de restauration écologique (Helsen et al., 2013). La connectivité des milieux vient donc en complément des études abordant les filtres de dispersion des espèces et des effets de priorités (Hobbs et al., 2014). Néanmoins, la connectivité en tant que telle ne sera pas prise en compte dans le manuscrit. Seuls les aspects concernant la dispersion seront approfondis dans le manuscrit au travers de la manipulation des apports exogènes.

5.4 Les effets de priorités

Outre la dispersion, l'ordre d'arrivée des espèces dans un écosystème est un facteur non négligeable dans l'assemblage des communautés. Ainsi, l'ordre d'arrivée peut donner un avantage conséquent aux espèces qui arrivent tôt, appelé effet de priorité (Sarneel et al., 2016). Les espèces, adaptées aux conditions en vigueur dans l'écosystème, sont alors favorisées dans leur recrutement et installation, leur croissance et leur reproduction au sein de l'écosystème par rapport aux espèces qui arriveront plus tard. Ces espèces sont les premières à avoir accès aux ressources (e.g. lumière, nutriments) et peuvent moduler le milieu en fonction de leur

environnement direct et limiter l'installation des espèces arrivant ensuite (Sarneel et al., 2016). Les effets de priorité peuvent constituer de puissants moteurs de la structure et du fonctionnement de la communauté (Fukami et al., 2005; Sarneel et al., 2016; Stuble et al., 2017). Ils sont supposés être indépendants de l'espèce (Helsen et al., 2013). Les effets peuvent être plus ou moins durables dans le temps, maintenant le milieu dans un état alternatif dont les seuils écologiques propres à la dynamique originelle ne sont plus franchissables et induisant une composition spécifique différente de la cible attendue (Chase and Leibold, 2003).

6. Les espèces invasives

Un cas particulier d'effet de priorité peut être représenté par la problématique liées aux invasions biologiques. Ces dernières sont en constante augmentation dans les écosystèmes et constituent un processus de dégradation et de transformation des milieux qu'il faut prendre en compte.

Les espèces invasives sont des espèces non-natives d'un milieu qui s'y sont naturalisées, dont la distribution, la reproduction et l'extension ne sont plus limitées par les paramètres du sol, les prédateurs etc., et dont l'expansion en termes d'abondance et de distribution s'effectue de manière importante (Andel and Aronson, 2012). L'installation de ces organismes induit de nombreuses conséquences sur les populations et les communautés des écosystèmes natifs. Les processus et les mécanismes jouant dans les invasions biologiques induisent de nombreux effets.

Les espèces invasives remplacent généralement les espèces établies dans un écosystème donné et/ou les empêchent de s'y établir et s'y maintenir. Le remplacement dans la communauté s'effectue à travers la compétition pour les ressources, via des changements des propriétés physiques et/ou chimiques du sol, une altération des communautés microbiennes du sol ou encore des effets allélopathiques (Chen et al., 2017). Même si des espèces natives arrivent sur

le milieu, elles doivent faire face à l'occupation de l'espace par les espèces invasives et leur accaparement des ressources du milieu. Des espèces invasives peuvent transformer le milieu à leur avantage (Andel and Aronson, 2012). Ainsi, certaines espèces vont pouvoir augmenter la quantité ou la disponibilité en ressources qui sont en temps normal limitantes dans le milieu (e.g. nutriments) ou encore modifier les cycles biogéochimiques (accumulation d'azote) induisant également un changement de composition des communautés (e.g. communauté microbienne du sol) (Stratégie nationale relative aux espèces exotiques envahissantes).

Les espèces invasives ont des effets sur les performances et les traits phénotypiques des plantes des autres espèces (réduction de croissance ou de capacité reproductive, changements morphologique désavantageux). L'effet le plus commun à l'échelle de la communauté est la perte de richesse et de diversité spécifiques. La structure et la composition de l'écosystème peuvent également être touchées. Des effets non négligeables sur la composition de la banque de graines du sol sont observables, en en diminuant la diversité et la richesse. Sur le long-terme, les espèces natives ne peuvent plus s'établir face à ces plantes invasives (Chen et al., 2017).

Les espèces invasives sont une composante importante des sites sur lesquels nous avons travaillé. En effet, les anciennes cultures et friches sur lesquelles nous établissons des protocoles de restauration sont des terrains propices à l'établissement de telles espèces herbacées (*Paspalum sp.*, *Sporobolus sp.*, *Senecio inaequidens*, etc.) ou ligneuses (*Baccharis*). Ces espèces présentes dans les cortèges n'ont pas été traitées dans cette thèse en tant qu'espèces invasives particulières mais considérées comme l'ensemble des espèces « adventices » dans les communautés. Ce volet des invasives constituera néanmoins un domaine de recherches complémentaires à nos travaux.

7. Les traits fonctionnels dans l'assemblage des communautés

L'écologie fonctionnelle se concentre sur les rôles ou fonctions que les espèces, populations ou communautés remplissent dans leur écosystème considéré dans sa dynamique originelle. Cette discipline de l'écologie a pour but de caractériser les réponses ou le rôle rempli par les différentes espèces et comment ces contributions individuelles participent au fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble (Dawson et al., 2017). Les organismes constituant les communautés végétales des écosystèmes peuvent être caractérisés selon la fonction qu'ils remplissent.

L'assemblage d'une communauté peut être considérée comme déterministe même si elle présente des composantes fortement stochastiques du point de vue des espèces via les paramètres de dispersion ou d'effets de priorité par exemple (Fukami et al., 2005). Le recrutement d'espèces remplissant une ou des fonctions précises orientent la trajectoire de l'écosystème par l'intermédiaire des traits fonctionnels de ces espèces. Les traits fonctionnels englobent l'ensemble des caractéristiques morphologiques, biochimiques, physiologiques, structurelles, phénologiques ou comportementales d'une espèce influençant sa réponse à l'environnement ou ses effets sur l'écosystème (Díaz et al., 2013; Violle et al., 2007). Ils déterminent la construction et l'orientation des assemblages des communautés face aux opérations de restauration (Laughlin et al., 2017; Zirbel et al., 2019) et à la résilience des écosystèmes (Mori et al., 2013). En fonction des objectifs de restauration, l'approche via les traits fonctionnels permet d'évaluer les effets des traitements appliqués sur les assemblages d'espèces (Hedberg et al., 2014; Pywell et al., 2002). Les traits fonctionnels affectent différentes étapes du cycle de vie d'une espèce, telles que la germination, la persistance, la reproduction et la dispersion. Contrairement aux analyses basées sur les espèces, les analyses basées sur les traits représentent un potentiel pour clarifier les modèles d'assemblage, qui peuvent être transférables vers d'autres sites de restauration, indépendamment de l'historique du site ou de la

composition taxonomique du pool d'espèces (Helsen et al., 2013; Pywell et al., 2002). L'utilisation de ce cadre permet de traduire des cibles fonctionnelles (efficacité d'utilisation des ressources, résistance à l'invasion, par exemple) correspondant à des recommandations concrètes pour les praticiens (Laughlin et al., 2017). Ainsi, le cadre des traits fonctionnels a fourni une base solide des combinaisons d'espèces pour repeupler des sites de restauration afin d'atteindre de multiples cibles fonctionnelles. Il est peu probable que la réussite de l'établissement d'une espèce dans un projet de restauration ne dépende que d'un seul trait. Tout comme différentes combinaisons d'espèces fonctionnellement similaires peuvent produire la même richesse en espèces ou la même structure physique dans un projet de restauration, différentes combinaisons d'abondance d'espèces peuvent produire les mêmes mesures basées sur des traits (Helsen et al., 2013; Laughlin et al., 2017). Les métriques basées sur les traits fonctionnels constituent aujourd'hui des mesures plus générales et utiles quant au succès de la restauration en complément aux autres métriques telle que la composition taxonomique (Brancalion and Holl, 2016).

Les métriques basées sur les traits fonctionnels des communautés floristiques sont des bons moyens d'appréhender les assemblages dans la restauration et notamment les mécanismes de convergence-divergence floristique et/ou fonctionnelle (Engst et al., 2017; Fukami et al., 2005; Laughlin et al., 2017). L'établissement de ces règles d'assemblages (par exemple la convergence fonctionnelle en réponse à un régime de perturbation) est néanmoins un processus qui s'inscrit sur le moyen-long terme. Il est détecté au bout de huit ans dans une expérimentation portant sur l'établissement de communautés prairiales (Fukami et al., 2005). Notre plus « vieille » expérimentation datant de 2014, et l'étude de ce type de processus étant tributaire d'un certain degré de maturation des communautés, elle devra compléter rapidement nos approches basées essentiellement sur les compositions spécifiques et leurs interprétations.

8. L'écologie de la restauration : application des concepts fondamentaux

8.1 Définition générale

L'écologie de la restauration est l'étude des principes et théories s'appliquant à restaurer la structure, la composition et le fonctionnement d'un écosystème considéré comme dégradé, endommagé ou détruit (Andel and Aronson, 2012; Rohr et al., 2018 ; SER 2004). Elle vise ainsi à initier ou accélérer la trajectoire d'un écosystème considéré en mauvais état vers une dynamique qui lui permettra de se maintenir de manière pérenne (Andel and Aronson, 2012; Czerwiński et al., 2018). L'écologie de la restauration aspire à prendre en compte l'écosystème dans sa globalité dans les actions menées en incluant son contexte historique et paysager (Jackson and Hobbs, 2009). La principale ligne directrice de cette discipline est que, pour pouvoir restaurer une fonction écologique ou un certain niveau de biodiversité, c'est la compréhension et la restauration de l'ensemble du milieu qui doit être mise en œuvre (Hobbs and Cramer, 2008).

8.2 L'état de référence et la trajectoire d'un écosystème à restaurer

La notion d'écosystème de référence est centrale en écologie de la restauration. Aronson (1993) définit cette notion comme étant « la norme à partir de laquelle un projet de restauration va être comparé et évalué ». Il constitue ainsi l'objectif à atteindre et le point de repère pour l'évaluation du succès de l'opération mise en place (SER 2004). La référence peut être de deux natures différentes. Lorsque des données historiques existent, la référence peut être construite à partir de ces informations (Falk et al., 2006; Wagner et al., 2000). Les informations collectées pour définir cet état historique concernent les composantes biotiques et abiotiques avant la perturbation, collectées à partir de différentes sources d'informations disponibles (relevés, comptes-rendus, cartographies ou encore photographies) (Andel and Aronson, 2012).

Si les données historiques ne sont pas accessibles, alors la référence peut être identifiée parmi les écosystèmes déjà existants et environnants à l'écosystème à restaurer présentant une dynamique et un fonctionnement souhaités similaires à ce qui est attendu (Clewell et al., 2013). Cette notion de référence fait appel indirectement aux sciences de la conservation. Les références en écologie de la restauration se basent souvent sur des écosystèmes inscrits dans des dynamiques de conservation et de préservation, primordiales en écologie de la restauration puisque garantes d'un bon fonctionnement. En effet, les écosystèmes sélectionnés comme référence sont souvent classés dans les programmes de protection des milieux et/ou classés comme étant des écosystèmes sensibles et d'intérêts (ex : ENS, Natura 2000, ZNIEFF).

Une fois que la référence est établie, l'objectif est que l'écosystème dégradé suive une trajectoire vers cet état, évaluée grâce à différentes métriques. Le concept de trajectoire est multiple et englobe l'ensemble des attributs de l'écosystème considéré, biotiques et abiotiques. Elle n'est ainsi pas restreinte ou spécifique, et incarne à la fois la dynamique au cours du temps d'un écosystème ainsi que toutes les autres que peut emprunter cet écosystème lorsqu'il est soumis à des interventions (Floc'h & Aronson 1995, SER 2004). La trajectoire inclut tous les états stables alternatifs que l'écosystème peut prendre et ces étapes doivent être prises en considération pour orienter la construction du schéma de restauration pour atteindre la référence.

Bradshaw (1984) formalise les trajectoires de l'écosystème sur la base de leur structure (espèces et complexité) et de leurs fonctions (biomasse et nutriments) (Figure 3). Cette formalisation ne comprend pas la dimension temporelle. Le temps est inclus dans la description des variations des états de l'écosystème selon le schéma de Hobbs et Norton (1996). Suding (2004) établit un schéma incluant les variables de perturbations et d'interactions biotiques pour représenter les trajectoires et étudier les états stables alternatifs des écosystèmes. L'intégration des variables environnementales a été utilisée pour la description des écosystèmes dans le

contexte plus global de l'écologie des communautés par Huston & Huston (1994). La littérature scientifique fournit de nombreuses études analysant ces concepts de trajectoires sur périodes temporelles allant du court/moyen au long terme (respectivement entre 5-10 ans à 15-25 ans) (Auestad et al., 2015; Chenot et al., 2017; Fukami et al., 2005; Matthews et al., 2009; Rinella et al., 2016; Rydgren et al., 2019; Smith et al., 2017). Le très court terme en revanche, de quelques mois à environ à 3 ans de restauration reste très peu documenté dans la littérature scientifique. Or les toutes premières phases, qui ne sont que très peu ou pas étudiées, semblent être primordiales dans l'initiation des trajectoires puisqu'elles influencent la mise en place des communautés qui influence à son tour la construction et l'orientation de l'écosystème en cours de restauration (Török et al., 2011b).

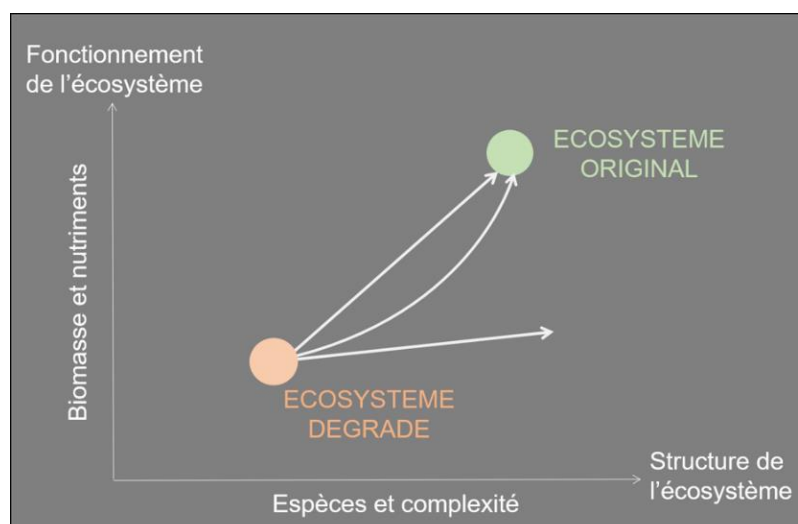


Figure 3. Formalisme théorique des trajectoires d'un écosystème vers sa référence d'après Bradshaw (1984).

Les objectifs de restauration sont le plus souvent représentés par une communauté végétale de référence ou cible qui guide les pratiques de restauration (Matthews and Spyreas, 2010). Cette approche suppose implicitement qu'après le rétablissement de conditions abiotiques appropriées, une communauté s'orientera vers un état cible fixe (Matthews and Spyreas, 2010), conformément au concept classique de succession (Clements 1916 ; Helsen

2013). Cependant, différents paramètres biotiques interviennent, au même titre que les paramètres abiotiques, dans l'assemblage des communautés (Keddy, 1992).

Plusieurs approches ont été utilisées pour vérifier si la disponibilité des propagules détermine l'assemblage de la communauté (Bischoff et al., 2009; Brudvig, 2011) et sont présentés dans le chapitre 2.

La notion même d'écosystème de référence et la possibilité de l'atteindre au cours de la restauration écologique est encore en débat dans la communauté scientifique. En fonction des niveaux de dégradation des écosystèmes, des changements globaux et leurs effets sur la dynamique des milieux, les références peuvent être difficilement atteignables (Aronson et al., 1995). De plus, comme décrit précédemment, un écosystème peut suivre plusieurs trajectoires. Lors de la mise en place d'une opération de restauration écologique, pour un même protocole appliqué, un écosystème pourra présenter des succès de restauration différents en fonction de l'année de mise en place (Stuble et al., 2017). Ainsi, pour pouvoir prédire avec plus de précisions le succès d'une opération de restauration écologique il est nécessaire d'affiner la compréhension des processus et le rôle des facteurs dans l'initiation et le maintien des trajectoires de restauration.

Cette thèse s'est concentrée sur l'étude de la mise en place des communautés floristiques dans les écosystèmes prairiaux à restaurer. Les études ont été centrées sur l'initiation et les toutes premières phases des trajectoires de restauration. Pour cela des expérimentations ont été orientées selon les axes de recherche suivants, en lien avec les filtres de dispersion, environnementaux et de coexistence biotique précédemment cités :

- Les effets du type et de la complétude d'apport biologique sur le recrutement et l'installation des espèces pendant les premières phases de restauration (Chapitre 3)

- Le rôle de la préparation des conditions initiales antérieures à tout transfert de matériel biologique dans l'installation des communautés végétales (Chapitre 3).

- Les effets de la perturbation via la gestion par fauche et pâturage sur la trajectoire du milieu pendant les premières années de restauration (Chapitre 4).

Enfin, un dernier axe de travail a consisté à remobiliser les connaissances ainsi développées pour fournir des outils de réflexion et des options de restauration à l'échelle d'un site à restaurer.

Chapitre 2 : Sites d'études et méthodologie

La plupart des prairies européennes sont considérées comme des communautés plagioclimaciques maintenues grâce aux activités extensives de pâturage ou de fauche (Green, 1990). La composition spécifique de ces écosystèmes dépend de multiples facteurs, incluant le climat, les conditions du sol et la gestion (Bakker and Berendse, 1999; Bischoff et al., 2009; Härdtle et al., 2006). L'ensemble de ces facteurs s'organise classiquement en une succession de filtres (paysagers, environnementaux, biotiques) qui, chacun, peuvent expliquer les conditions requises pour le maintien de ces communautés, et dans le cas contraire l'origine des dégradations de ces écosystèmes. La restauration écologique vise à rétablir les processus dégradés, éventuellement à compenser certains processus non pilotables par la gestion locale, allant jusqu'au transfert de matériel biologique. Les différents filtres intervenant dans l'assemblage des espèces d'une communauté sont alors pris en compte pour l'élaboration des protocoles de restauration. La première étape est liée au processus de dispersion, c'est-à-dire l'arrivée des propagules de la communauté visée sur le site à restaurer. Dans des cas d'isolement paysager, ou simplement pour accélérer cette dispersion, différentes méthodes de transfert de matériel biologique existent comme le semis de graines, le transfert de foin ou le transfert de sol (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b). La seconde étape qui suit la dispersion est liée aux processus d'installation des plantes dans un nouvel environnement. L'évaluation des conditions environnementales sur le site à restaurer, en particulier concernant le compartiment du sol, permettent de définir les conditions propices à la germination et l'installation des propagules, autrement dit la niche de régénération des plantes visées (Grubb, 1977; Engst et al., 2017). Pour maintenir ces communautés, le protocole de restauration doit enfin tenir compte de la gestion appliquée, c'est-à-dire le régime de perturbations (fauche, pâture) qui va sélectionner les plantes sur leurs traits morphologiques, et de régénération.

De nombreuses techniques de restauration écologique existent et ont été expérimentées (Hedberg and Kotowski, 2010a; Kiehl, 2010; Török et al., 2011b). Les techniques les plus couramment décrites dans la littérature et appliquées dans cette thèse sont présentées dans ce chapitre.

1. Techniques de restauration

1.1 Succession spontanée

Lorsque que les facteurs à l'origine de la détérioration d'un milieu ont été supprimés (par exemple le drainage d'une zone humide), celui-ci peut être ensuite laissé à une recolonisation spontanée. Cette méthode basée sur la succession spontanée du milieu est, dans beaucoup de cas, lente, de l'ordre d'une dizaine d'années (Rupprecht et al., 2016; Stadler et al., 2007), et/ou manque de prédictibilité (Török et al., 2011b). C'est la méthode la plus simple et la moins coûteuse à mettre en œuvre. Seuls les milieux dégradés encore proches des sources donneuses de propagules, riches en biodiversité, présentent un potentiel intéressant pour cette méthode. Les espèces qui colonisent le milieu sont alors adaptées aux conditions locales (Prach and Hobbs, 2008). Cependant, dans un contexte de fragmentation des habitats, le processus de dispersion des espèces est généralement un facteur limitant pour cette voie de restauration.

La succession spontanée est intéressante à appliquer lorsque le milieu soumis à cette voie de restauration n'a pas franchi de seuils d'irréversibilité trop importants, l'éloignant des conditions en place dans l'écosystème de référence et à condition qu'il ne soit pas trop isolé des sources de propagules (Jones et al., 2018). Dans les cas contraires, une intervention plus conséquente pour restaurer le milieu peut s'avérer nécessaire (Prach and Hobbs, 2008; Török et al., 2011b). En particulier, sous réserve que les conditions abiotiques convergent avec celles du milieu de référence, des apports de matériel biologique peuvent être appliquées. Ces techniques sont présentées dans les paragraphes suivants.

1.2 Semis de graines

La technique de semis de graines consiste en l'introduction de graines du cortège floristique souhaité sur le milieu dégradé. Les graines sont apportées sous forme de mélange (généralement simplifié) dont les proportions de chaque espèce reflètent celle de la communauté exprimée dans l'écosystème de référence (Hedberg and Kotowski, 2010a). En général, toutes les plantes de la communauté cible ne sont pas intégrées dans ce mélange, ne serait-ce que pour des questions de disponibilité des graines. Ces graines peuvent provenir de sites naturels ou de semenciers spécialisés. Lorsqu'un apport de graines est privilégié, il est recommandé de veiller à la provenance locale de celles-ci. Préserver cette localité permet d'assurer l'adaptation de la graine apportée aux conditions du milieu à restaurer (écotype) (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b). Cependant, elles peuvent être produites en quantité souvent limitantes pour certains programmes de restauration. L'option qui se présente est de s'approvisionner dans une autre région en prenant soin de collecter les graines dans des milieux proches de la référence (Albert et al., 2019; Kiehl et al., 2014).

1.3 Transfert de foin

Le transfert de foin est une méthode communément appliquée dans les restaurations de prairies humides alluviales (Bischoff et al., 2018), et d'autres écosystèmes comme les prairies sèches (Buisson et al., 2015), les marais (Klimkowska et al., 2010) ou encore les steppes méditerranéennes (Coiffait-Gombault et al., 2011; Jaunatre et al., 2014). Elle présente un fort potentiel du fait de son faible rapport coût / bénéfice. La méthode consiste dans le prélèvement d'un volume de biomasse contenant des inflorescences et infrutescences mûres d'un site donneur à étaler sur le site receveur le plus rapidement possible. Le transfert de foin est intéressant dans le cadre d'inoculum de sites de petites surfaces sur le milieu à restaurer. Il est admis dans la littérature que le ratio entre le site récepteur et le site donneur est compris entre

1:2 et 1:10 (Török et al., 2011b) ; dans la présente thèse le ratio 1:3 a été appliqué (Scotton, 2016). Aucun équipement particulier n'est privilégié. L'inconvénient de cette méthode réside dans le fait qu'elle ne peut être appliquée qu'une seule fois dans l'année, à moins que le foin ne soit prélevé à des endroits différents (sur une partie de la même prairie donneuse ou dans le cas où il y a plusieurs prairies donneuses). La période de prélèvement de foin, lorsque les plantes visées ont grainé, est donc indispensable à définir. Pour les milieux prairiaux humides, la période appropriée aux prélèvements est comprise entre juillet et fin août, à adapter en fonction des conditions climatiques (Török et al., 2011b). Contrairement au semis de graines, le transfert de foin est considéré comme non-sélectif puisqu'il permet d'apporter toutes les graines des espèces étant arrivées à maturité lors du prélèvement du foin (Albert et al., 2019; Kiehl et al., 2006; Kiehl and Pfadenhauer, 2007; Sengl et al., 2017).

1.4 Transfert des horizons supérieurs du sol

La restauration écologique d'une prairie peut aussi s'effectuer via un transfert de la couche supérieure du sol. Cela consiste à transférer le substrat et sa végétation depuis la prairie donneuse vers celle en restauration. Cette méthode inclut également le transfert de mycorhizes et la faune associées à la communauté floristique (Hedberg and Kotowski, 2010a) permettant une installation plus efficace de la végétation (Török et al., 2011b). En effet, le transfert de sol implique l'apport d'une communauté intacte et établie, gardant ses attributs fonctionnels particuliers sur le site à restaurer (Vécrin and Muller, 2003).

A noter que cette méthode de restauration endommage voire détruit certaines parties de la prairie donneuse. Elle est donc généralement préconisée sous forme d'inoculum dans le site à restaurer, afin de limiter au maximum la surface prélevée.

2. Préparation des conditions initiales du site à restaurer : travail du sol

Dans bien des cas, une fois que les graines arrivent sur le milieu, les conditions initiales du site à restaurer peuvent entraver l'établissement des espèces. Lors des expérimentations de restauration de prairies, les apports biologiques peuvent être précédés d'un travail du sol. Le sol peut être travaillé superficiellement *via* un hersage ou travaillé plus en profondeur *via* un labour. Ces méthodes de perturbation mécanique du sol visent à supprimer l'ancien couvert végétal et à contribuer à l'inhibition de la banque de graines contenant des espèces non désirables (Edwards et al., 2007; Pywell et al., 2007; Schnoor et al., 2015). La diminution du couvert végétal voire les ouvertures ainsi créées dans la végétation induisent une diminution de la compétition interspécifique, permettant aux espèces apportées une installation plus efficace. La préparation du sol permet en outre de se rapprocher des exigences de levée de dormance, de germination et d'établissement, tandis que les effets des prédateurs, des compétiteurs et des agents pathogènes sont réduits (Grubb, 1977).

3. Gestion appliquée lors des premières phases d'installation des communautés végétales

Dans le cas de la restauration de milieux prairiaux, la gestion par la fauche et le pâturage sont essentielles pour maintenir le milieu ouvert et d'orienter sa trajectoire vers les milieux prairiaux de référence.

3.1 Fauche

La fauche est une technique de gestion qui peut être facilement appliquée dans les programmes de restauration. Elle est utile pour lutter contre les espèces non désirées dans les milieux en cours de restauration et réduire la compétition interspécifique entre les espèces non cibles et les espèces cibles des communautés végétales (Grubb, 1977). Elle exige en revanche d'être appliquée à une période de développement qui soit la plus destructive pour les espèces non

cibles et la moins néfaste pour les espèces cibles de la communauté de référence (Valliere et al., 2019). En plus de la période, il est également nécessaire de considérer l'intensité et la fréquence de la fauche appliquée (Novák et al., 2016)

Dans cette thèse, la gestion par fauche est abordée dans le chapitre 4. Il s'agit d'une fauche annuelle et deux périodes différentes ont été testées pour étudier leurs effets sur la trajectoire des communautés végétales : fin juin d'une part (traitement « fauche ») et fin août – début septembre d'autre part (traitement « fauche tardive »).

3.2 Pâturage

Pour réduire la compétition par les espèces non cibles et favoriser l'installation des espèces des communautés de référence, le pâturage est également une technique de gestion facilement applicable (Buisson et al., 2015; Novák et al., 2016). Le troupeau, en prélevant les organes végétatifs aériens (feuilles, tiges notamment) permet la diminution de la compétition interspécifique et induit l'ouverture du milieu pour la régénération des espèces cibles de la communauté de référence (Grubb, 1977). Le piétinement peut également générer l'ouverture de trouées. Appliqué immédiatement après le transfert de graines, il peut contribuer à leur germination (Winkel and Roundy, 1991).

De même que pour la fauche, il est nécessaire d'établir le protocole de gestion en tenant compte de la durée, l'intensité et de la période de pâturage (Eldridge et al., 2016; Török et al., 2018).

Dans cette thèse, la gestion par pâturage est également abordée dans le chapitre 4. Il s'agit d'un pâturage extensif par un troupeau de moutons de race Scottish Blackface testé pour étudier l'effet de cette pratique sur la trajectoire des communautés végétales.

4. Contexte écologique de l'étude

La vallée de la Garonne est un axe fluvial majeur du territoire national français et européen. Autour de Bordeaux, la vallée est caractérisée par différents types de milieux : bocages herbagers, forêts alluviales, réseaux de canaux, fossés et pièces d'eaux, offrant une multitude d'opportunités pour la flore et la faune de coexister en zone péri-urbaine. Cette mosaïque d'habitats se distribue selon un gradient *centre urbain – zone rurale*. La persistance et la restauration de certains habitats constitutifs de ce gradient soulève des questionnements sur les enjeux de biodiversité à la fois au sein de l'agglomération et dans les zones plus périphériques. Ces enjeux sont d'autant plus importants que ces milieux abritent des espèces patrimoniales telles que la loutre d'Europe, le vison d'Europe ou encore la cistude d'Europe pour la faune, et l'Angélique des estuaires et de nombreuses plantes de marais, prairies humides et forêts alluviales pour la flore.

Depuis quelques années, le Département de la Gironde et l'Agence de l'eau Adour-Garonne soutiennent des projets de réhabilitation des prairies humides dans le lit majeur de la Garonne (GEREA, 2010). L'ambition de Bordeaux Métropole est de participer à ces démarches en renforçant le réseau d'écosystèmes fonctionnels dans cette portion de la vallée de la Garonne et reconstituer ainsi une partie de la trame verte associée aux zones humides alluviales.

4.1 Les prairies humides alluviales atlantiques et subatlantiques

Les prairies humides alluviales atlantiques et subatlantiques sont des milieux semi-naturels basiclines à acidiclinales gérées extensivement par des activités de pâturages et/ou de fauche. Elles se retrouvent sur des sols riches en nutriments. Elles sont caractérisées par de nombreuses communautés végétales pouvant héberger, entre autres, les espèces suivantes : *Epilobium parviflorum* Schreb., *Lychnis flos-cuculi* L., *Mentha aquatica* L., *Bromus racemosus* L., *Fritillaria meleagris* L., *Bisorta officinalis* Delarbre, *Jacobeia aquatica* (Hill) G.Gaertn.,

B.Mey. & Scherb., *Lotus pedunculatus* Cav., *Trifolium dubium* Sibth., *Equisetum palustre* L., *Myosotis scorpioides* L., *Deschampia cespitosa* (L.) P.Beauv., *Angelica sylvestris* L., *Oenanthe silaifolia* M.Bieb., *Dactylorhiza majalis* (Rchb.) P.F.Hunt & Summerh., *Ranunculus acris* L., *Rumex acetosa* L., *Holcus lanatus* L., *Alopecurus pratensis* L., *Schedonorus pratensis* (Huds.) P.Beauv., *Juncus effusus* L. (Devillers et al., CORINE biotopes manual, 1991). Elles sont rattachées à l'habitat E3.41 « prairies atlantiques et subatlantiques humides » de la classification EUNIS (habitat 37.21 selon CORINE BIOTOPES ; Louvel et al., 2013).

4.2 Les prairies humides en cours de restauration écologique dans et à la périphérie de la métropole bordelaise

Les expérimentations et études développées dans le cadre de cette thèse ont concerné trois sites : le parc des Barails situé sur la commune de Bordeaux, l'île de Raymond à Paillet et le site Olives à Parempuyre. Dans le cadre de deux expérimentations, deux sites de référence ont également été définis : les prairies de la réserve naturelle nationale des marais de Bruges et les prairies du bocage de Cadaujac (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

4.2.1 Le parc des Barails

Le parc Barails, est une plaine inondable urbaine de 15 ha située à environ 7 km au nord du centre de la ville de Bordeaux. Elle est située entre la Garonne (à un kilomètre à l'est de la plaine inondable) et la réserve naturelle nationale des marais de Bruges, RNNB (à trois kilomètres et demi à l'ouest de la plaine inondable). Le parc des Barails fait aujourd'hui partie de la réserve écologique des Barails instaurée en 2018 par la métropole bordelaise couvrant un total de près de 160 Ha. Il se situe au cœur de l'ancien Grand marais de Bordeaux, secteur riche en zones humides et bénéficiant de périmètres de protections (zone Natura 2000, ZNIEFF, RNN des marais de Bruges).



Figure 4. Localisation des sites d'études et de leurs références (celle d'Olives reste à être déterminer).

Depuis le XVI^{ème} siècle, le secteur a connu de grands bouleversements, à commencer par des travaux d'assèchement et de maîtrise des zones humides (construction de digues, creusements de fossés, modification des cours d'eau). Jusqu'à la moitié du XX^{ème} siècle, les zones humides étaient nombreuses et les usages variés (zones naturelles, cultures et productions diversifiées). Par la suite, près de 90 % du marais a fait l'objet d'aménagements à l'origine de son remblayage (zones industrielles, de loisirs et de logements, intensification de l'agriculture).

En 1989, une partie des anciennes prairies alluviales (15 ha environ) a été convertie en cultures de maïs et de tournesol jusqu'à l'abandon des cultures en 2014 (Renon, 2015). Suite à la destruction de zones humides liées à la construction d'un centre de maintenance du tramway

et du Stade Matmut Atlantique à proximité immédiate du site, les services de la ville de Bordeaux ont inclus cette parcelle anciennement agricole pour l'intégrer dans un programme de mesures compensatoires après la construction de nouvelles infrastructures urbaines. La ville vise à restaurer une fonction de plaine inondable en vue de pouvoir accueillir une biodiversité correspondante et d'assurer la continuité écologique pour certaines espèces telles que le vison d'Europe, *Mustela lutreola* (L.). Sur cette parcelle, bordée par des jalles¹ au Nord et à l'Est, le régime des inondations est lié aux remontées de nappe. L'altitude varie entre 1 m et 2.8 m avec une zone légèrement plus basse au Sud-Ouest de la parcelle (Figure 5). Des analyses de sol réalisées en 2015 ont mis en évidence une texture argileuse, une capacité d'échange cationique (CEC) très élevée et un pH légèrement acide (autour de 6 – 6,2) (Eric Pesme, Bordeaux Métropole, communication personnelle). Laissés en friche depuis l'arrêt de la maïsiculture et gérés par simple fauche, ces terrains font actuellement l'objet d'interrogations quant aux opérations de restauration écologique à y mettre en place.

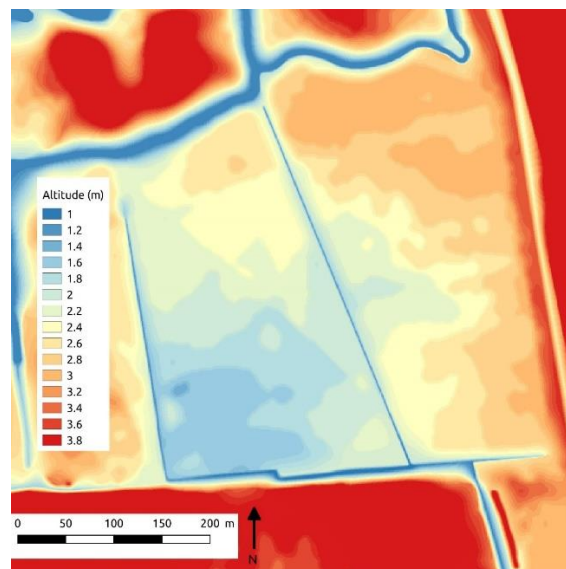


Figure 5. Variation d'altitude observée au Parc des Barails.

1 Le terme de jalle, d'origine gascogne, est employé dans le Médoc pour désigner les cours d'eau.

Ainsi, au nord de l'ancienne parcelle agricole du parc des Barails, a été délimitée notre zone expérimentale (environ 0.5 ha). Cette expérimentation, décrite dans le chapitre 3, vise à identifier les effets de la combinaison d'un travail du sol (labour profond sur 40 cm) et d'apports biologiques simples ou complexes (semis de graines à deux niveaux de diversité et de densité, transfert de foin et transfert de blocs – monolithes – de sol) sur l'initiation de la restauration d'une prairie humide alluviale. Pour ce faire, 10 réplicats des 10 traitements expérimentaux ont été alloués de manière aléatoire sur 100 placettes expérimentales de 16m² (Figure 6).

Dans le cadre de cette expérimentation, deux prairies humides de la réserve naturelle nationale des marais de Bruges (ci-après RNNB) ont été sélectionnées en tant que prairies sources et de référence. La RNNB est constituée d'une mosaïque d'habitats (haies, plaines inondables, étangs) couvrant 280 ha le long de la Garonne. Elle a été créée en 1983. Les prairies alluviales donneuses sont gérées extensivement par pâturage mixte (équidé et bovin) par des races locales rustiques (poney landais, vache marine) et fauche.



Figure 6. Représentation schématique de l'expérimentation du Parc des Barails (Chapitre 3).

4.2.2 L'Île de Raymond

L'île de Raymond, est une île fluviale d'une quarantaine d'hectares située à 60 km en amont de l'estuaire de la Gironde et à une vingtaine de kilomètres à vol d'oiseau du cœur de la ville de Bordeaux, sur la commune de Paillet (Gironde). Elle est bordée par la Garonne à l'ouest et est séparée de la rive à l'est par un bras secondaire étroit et peu actif de la Garonne appelé « La Petite Rivière ». L'île résulte de la fusion de plusieurs petites îles, suite à des travaux de chenalisation du fleuve à partir des années 1830. Son altitude varie entre 2 et 10 m (Figure 7), et le sol présente une certaine hétérogénéité due à l'agrégation d'alluvions au fil du temps (fluviosol limoneux et sableux). À partir du début des années 1900, l'île était propice aux activités de pêcheries et divers usages agricoles, avec une mosaïque de cultures, de vergers, de prairies et de forêts (Thébault, 2012).

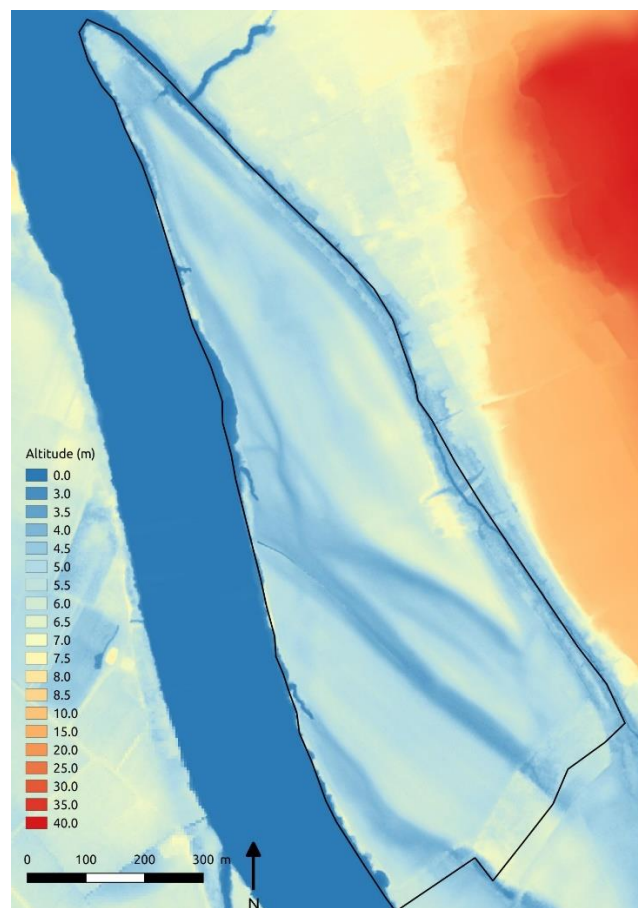


Figure 7. Variation d'altitude observé sur l'Île de Raymond.

A partir de la révolution verte dans les années 1970 et des progrès techniques en agriculture, les terres ont été converties pour entreprendre la production intensive de maïs. Ces activités agricoles ont duré près de 30 ans jusqu'à ce que la communauté de communes du Vallon de l'Artolie² acquiert les 44 hectares du site en 2010 dans le cadre d'un projet de restauration écologique. En raison de son histoire agricole et de son contexte local, ce projet incluait le maintien des activités agricoles sous la forme de pâturage extensif. Cela a nécessité la conversion d'une partie (32 ha) de l'île en prairies, ce qui a conduit à un programme de restauration écologique comprenant la réhabilitation de toutes ces prairies et le lancement de l'expérimentation par transfert de foin (Figure 8).

L'étape de réhabilitation fonctionnelle de l'écosystème prairial (environ 32 ha) a été menée en 2010 par semis d'un mélange de graines d'espèces fourragères en vue de la reprise rapide d'une activité pastorale. Ont ainsi été semées trois Fabaceae (*Lotus corniculatus* L., *Trifolium repens* L., et *Trifolium hybridum* L.) et trois Poaceae (*Lolium perenne* L., *Schedonorus arundinaceus* Schreb., et *Dactylis glomerata* L.). Depuis lors, la prairie est gérée par pâturage ovin extensif par des moutons de race Scottish Blackface. Le troupeau est constitué d'environ 200 animaux, présents sur le site sur des durées variables en fonction des années. Ainsi, la période de pâturage peut commencer entre mai et août et se termine généralement en novembre. Les années d'arrivée tardive du troupeau sur le site, une fauche est réalisée en juin et le pâturage a lieu sur le regain. Afin de permettre la rotation du troupeau, la prairie est divisée en 8 parcs (Figure 8).

2 actuellement, l'île de Raymond appartient à la communauté de communes Convergence Garonne

Le transfert de foin a été réalisé sous la forme d'inoculum dans 32 placettes de 100m² réparties sur l'ensemble de la prairie (Figure 8). Le foin provient d'une prairie située dans le bocage de Cadaujac, site établi comme donneur et référence dans cette expérimentation.

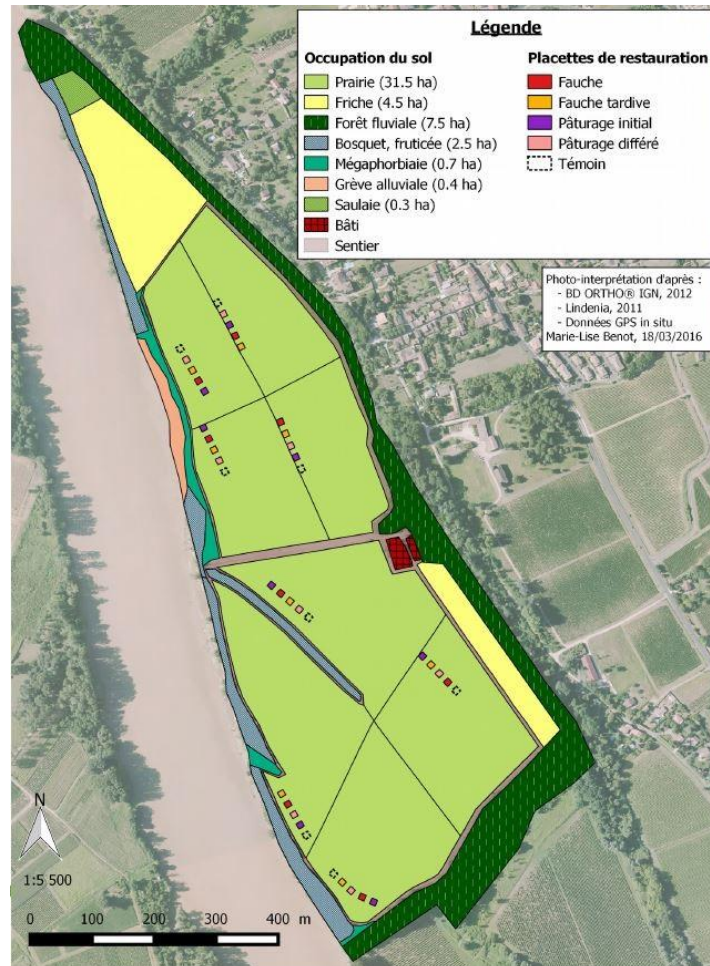


Figure 8. Représentation de l'occupation du sol sur l'Île de Raymond avec la présentation des placettes expérimentales sur la partie prairiale (Chapitre 4).

Il est situé à une quinzaine de kilomètres en aval de l'Île de Raymond et est classé comme zone spéciale de conservation, ZSC (site N2000 Bocage humide de Cadaujac et Saint-Medard-d'Eyrans) et, pour partie, comme Espace Naturel Sensible (ENS) du département de la Gironde. Ce site de référence est constitué de prairies de plaines inondables, gérées extensivement par fauche mécanique et par pâturage. Les prairies s'y trouvant sont caractérisées par une richesse conséquente en espèces, incluant des espèces protégées telles que *Fritillaria meleagris* L. ou *Oenanthe silaifolia* M.Bieb (Caze et al., 2006).

L'expérimentation mise en place sur l'île de Raymond, décrite dans le chapitre 4, vise à comprendre les effets de la gestion appliquée (pâturage immédiat, pâturage différé d'une année, fauche en juin, fauche tardive en août – septembre ; Figure 8) suite à une opération de transfert de foin sur les trajectoires de la végétation pendant les premières phases de restauration écologique.

4.3 Olives

4.3.1 Contexte géographique

Situé au nord de la métropole bordelaise sur la commune de Parempuyre (environ 13 km à vol d'oiseau du cœur de Bordeaux), le site d'Olives est une zone humide localisée sur la rive gauche de la Garonne (Figure 9). Il est intégré dans le parc intercommunal des Jalles, un espace naturel de 4 500 ha ayant pour objectif de préserver l'intérêt patrimonial et paysager menacé par l'agriculture intensive et l'urbanisation³. Olives se situe également au sein du réservoir de biodiversité appartenant à la trame des milieux humides considérée comme « à préserver » dans le SRCE (Biotope, 2016 ; Langlois, 2019). Le site d'Olives représente donc un potentiel naturel d'importance pour la métropole.

3 A noter que, dans cette optique de préservation des milieux naturels et agricoles, un projet d'OAIM (opération d'aménagement d'intérêt métropolitain) sur un périmètre élargi (6000 ha s'étendant sur 10 communes) est actuellement piloté par la Direction de la Nature de Bordeaux Métropole.

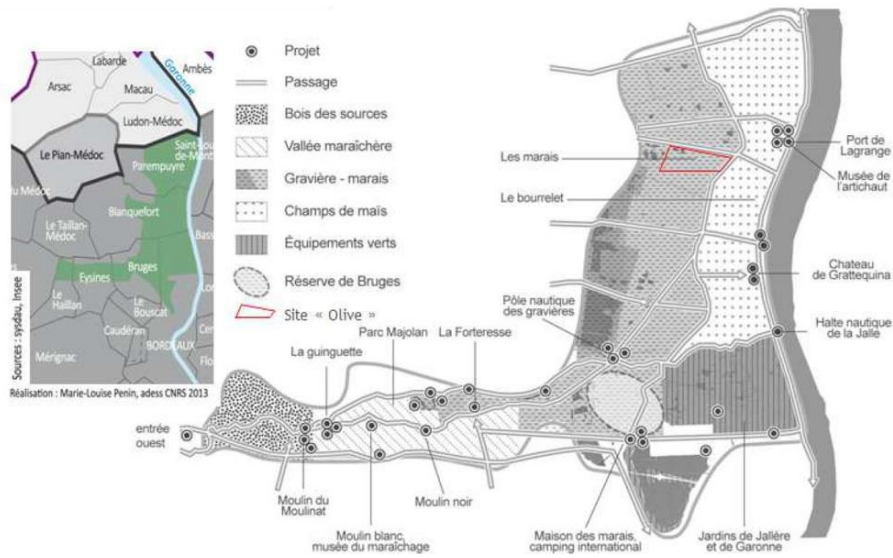


Figure 9. Parc intercommunal des Jalles et localisation du site d'Olives en encadré rouge (A'Urba 2004).

La métropole de Bordeaux, dans le cadre d'une reconquête de la nature en milieu urbain et péri-urbain, a pu établir diverses conventions avec les acteurs agricoles locaux et la Société d'Aménagement Foncier et d'Établissement Rural (SAFER). La métropole s'est portée candidate dans l'acquisition de terrains situés sur son territoire (Biotope, 2016 ; Langlois, 2019). Ainsi, Bordeaux Métropole a pu acquérir le site d'Olives le 22 décembre 2016 et a exprimé sa volonté de restaurer ces terrains en maintenant une activité agricole extensive compatible avec son caractère humide.

Trois objectifs sont affichés pour le site d'Olives (Langlois 2019) :

- Restaurer la fonction écologique et hydraulique des parcelles du site pour permettre sa reconnexion avec le secteur de marais dans lequel se situent les parcelles.
- Installer une activité agricole extensive compatible avec la nature humide du site, permettant de valoriser et d'intégrer la zone humide dans un circuit court et local de production.
- Valoriser le site d'Olives pour le public en créant un projet de sensibilisation sur les marais, sur la partie la plus basse, non destinée aux activités agricoles.

Pour permettre de remplir ces objectifs, Bordeaux Métropole, porteur du projet, s'est entouré de plusieurs acteurs. Le bureau d'étude ARTELIA a apporté son expertise pour les études hydrauliques. Un inventaire de la biodiversité a été réalisé par le bureau d'études BIOTOPE. Une étude pédologique menée par des étudiantes de Bordeaux Sciences Agro a pu définir les différents types de sols rencontrés sur le site et leur potentialité écologique et agricole pour le projet. Enfin le laboratoire BIOGECO a été mobilisé pour l'aide à la décision quant aux opérations de restauration écologique.

Le site d'Olives couvre une surface de 86 ha, localisée à environ 1.6 km à l'Ouest de la Garonne (N44.953249, W0.581395). Cette zone humide est entièrement située entre le canal de Bordes et la Jalles d'Olives (Figure 10). Elle est caractérisée par un environnement péri-urbain avec des milieux ouverts (cultures, friches, prairies) qui la bordent à l'Est, le bourg de Parempuyre à l'Ouest et des milieux appartenant aux marais du Médoc essentiellement tournés vers l'agriculture (parcelles en herbe) au Nord et au Sud.

Des habitats d'origine anthropique s'ajoutent également au paysage : tonnes de chasse, jalles⁴, fossés (Biotope, 2017 ; Langlois, 2019).

De même que pour le Parc des Barails et l'Île de Raymond, le site d'Olives a connu un changement de gestion conséquent dans les années 1970 avec la révolution agricole entraînant de nouvelles pratiques, plus intensives. Les terrains ont été utilisés pour des activités de maïsiculture intensive de 1974 à 2004, endommageant le milieu. Des systèmes de drainages, des fossés et digues toujours en place actuellement, ont été installés avec pour conséquence la déconnexion du site du reste du réseau de canaux du marais. Ces fossés modifient l'écoulement des eaux et un drainage intensif, via un système de pompage, a pris place. Les eaux s'écoulent

4 Le terme de jalle, d'origine gasconne, est employé dans le Médoc pour désigner les cours d'eau.

vers les canaux de Bordes à l’Ouest des parcelles (Figure 10). En 2004 le site a été racheté par un agriculteur ayant conduit des cultures plus raisonnées, jusqu’en 2011.

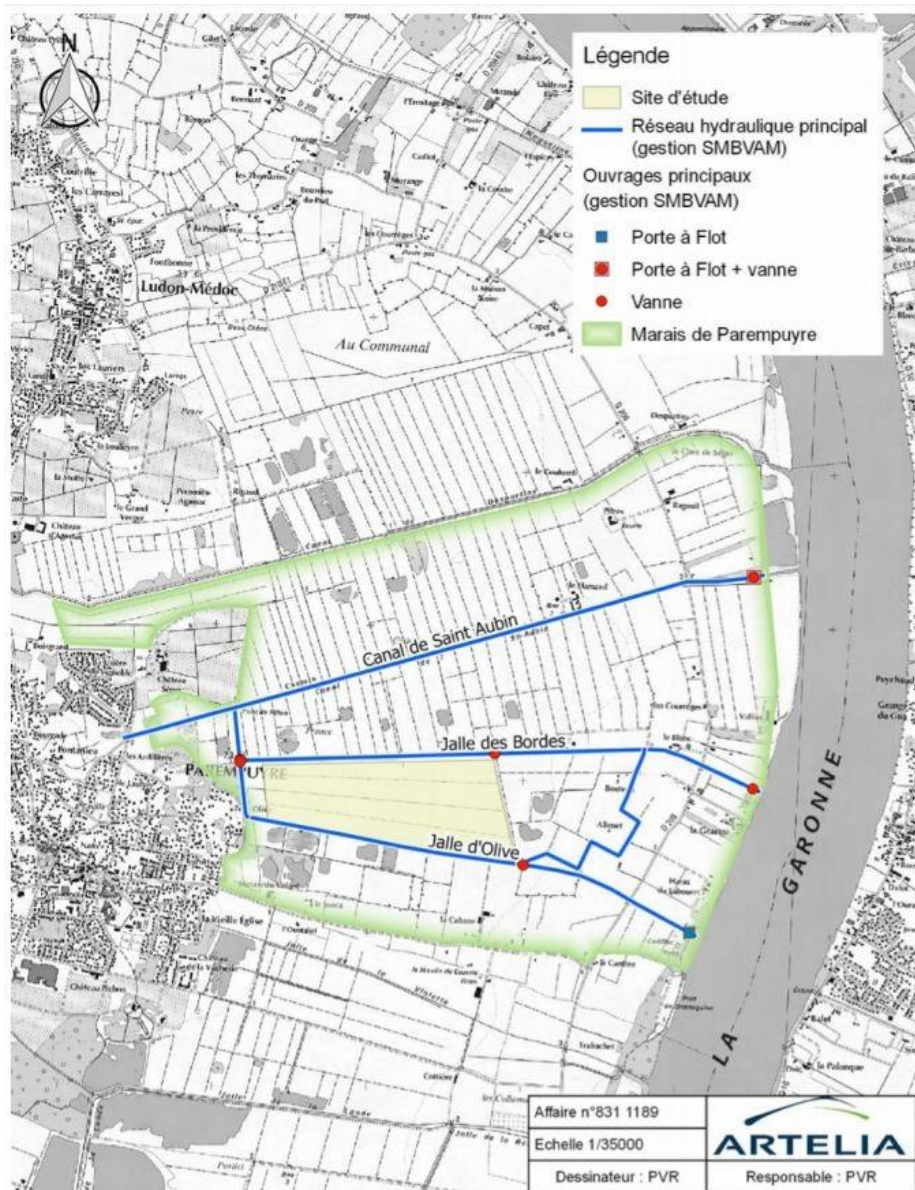


Figure 10. Réseau hydraulique du site Olives (ARTELIA, 2016).

Cette modification des conditions du milieu a eu plusieurs conséquences. La mise en culture a favorisé la minéralisation de la tourbe qui a induit un affaissement du sol et la perte des fonctions de zones humides. Le pompage et le drainage important ont induit en parallèle un abaissement de la nappe qui a renforcé la minéralisation de la tourbe et créé un affaissement du sol. Cet affaissement du sol est évalué à deux mètres par rapport aux parcelles du pourtour

(Lavigne 2015). La poursuite de ces deux facteurs combinés, la mise en culture plus ou moins intense et le drainage, destinerait le milieu à perdre environ 25 à 40 % de l'épaisseur du sol en seulement 15 ans (Alary et al., 2017).

4.3.2 Conditions abiotiques du milieu

4.3.2.1 Fonctionnement hydraulique

Le site d'Olives présente un gradient topographique avec une baisse du niveau topographique de l'Est vers l'Ouest ; les points les plus hauts au Nord-Est se trouvant à environ 1.5m NGF et les plus bas à l'Ouest à environ -0.75m NGF (Figure 11).

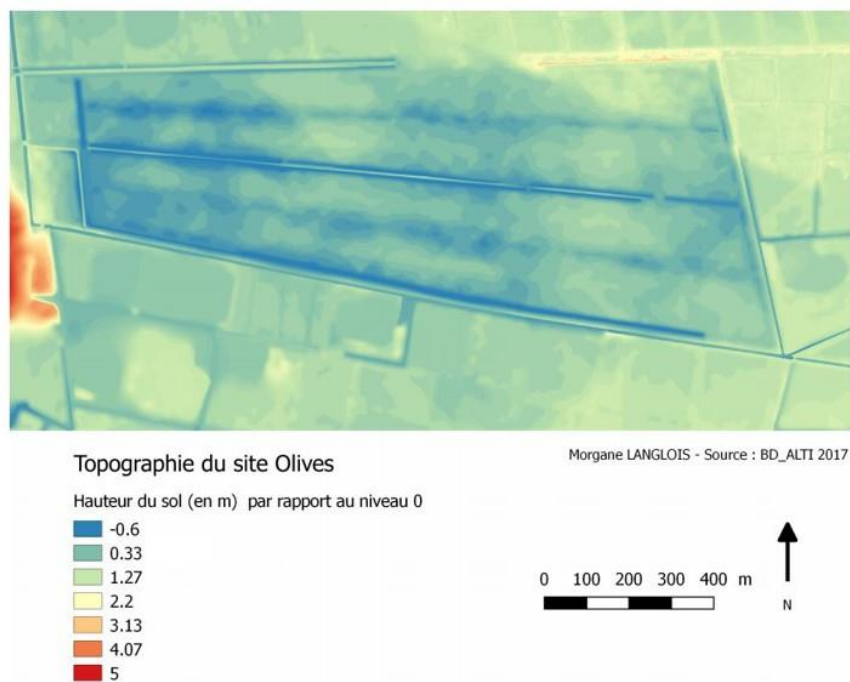


Figure 11. Variations d'altitude observées sur le site d'Olives (Langlois, 2019).

L'alimentation en eau du site s'effectue par les précipitations, les remontées de nappes, les infiltrations par le fond des canaux et par les inondations de la Garonne. Plusieurs canaux entourent la zone humide et remplissent un rôle spécifique d'alimentation et d'évacuation des eaux en provenance de la Garonne (Figure 10). Ce réseau permet la régulation du débit selon les saisons, assurant l'alimentation en eau du marais si besoin.

L'évacuation des eaux s'effectue par ouverture des clapets des canaux lorsque les niveaux internes du marais sont trop importants, mais également par pompage et évapotranspiration au printemps et à l'été. L'eau arrive dans les parcelles du site d'Olives via le canal de Bordes à l'Est et est répartie ensuite dans la jalle d'Olives et le canal Saint-Aubin. Olives n'est pas soumis au marnage car l'ensemble des marais est géré à cette fin par le Syndicat Mixte des Bassins Versants de l'Artigue et de la Maqueline (SBVAM) (Langlois, 2019).

Suite aux études hydrauliques menées par ARTELIA et aux discussions lors des concertations entre l'ensemble des acteurs du projet, il a été décidé de déplacer la pompe présente sur le site. Actuellement située à l'Ouest de la parcelle, elle sera déplacée et déconnectée du réseau de fossés. Cela induira un contrôle des inondations seulement sur la partie Est. En effet, sans pompage, la majorité de la parcelle d'Olives serait immergée pendant une grande partie de l'année et les activités menées sur cette partie Est ne serait plus possibles (Figure 12). Ainsi, le maintien du pompage aurait pour seul but de limiter la durée des inondations au cours de la période hivernale et permettre un pâturage extensif pendant le printemps et l'été (Figure 13). A l'Ouest du site, de topographie plus basse, une variation plus naturelle des niveaux d'eaux est ainsi prévue. Cette zone reste néanmoins soumise à des seuils à ne pas franchir (20-30 cm d'eau) pour ne pas inonder les alentours ni les infrastructures prévues pour le public autour de cette zone. Le ressuyage naturel sera privilégié.

Le déplacement de la pompe et les travaux hydrauliques permettront de créer trois secteurs hydrauliques indépendants au sein de la parcelle d'Olives (Figure 14). Sur le tiers situé le plus à l'Ouest, le plus bas du site, le secteur aura une vocation non agricole (marais à hélrophytes). Sur le secteur intermédiaire Sud, où le contrôle des inondations sera moindre, une zone prairiale, à vocation de réservoir de biodiversité, sera installée. Enfin, le dernier secteur regroupant la zone intermédiaire Nord et tout la zone Est, auront vocation à devenir des prairies

gérées par pâturage. Ce troisième secteur verra ses niveaux d'eaux contrôlés par le pompage pour s'affranchir des évolutions naturelles des niveaux d'eaux au cours de l'année.

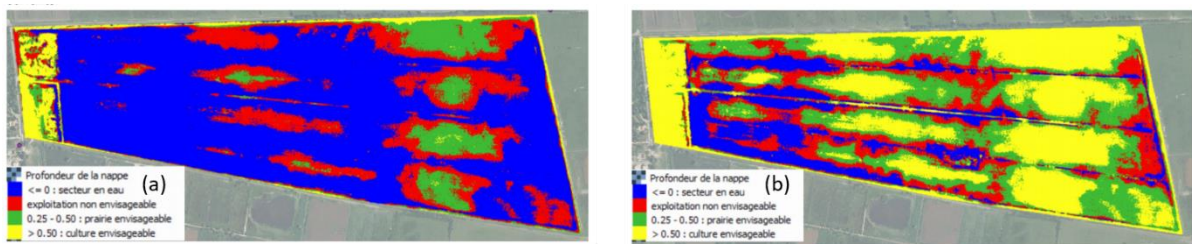


Figure 12. Evaluation de la profondeur de la nappe en période (a) hivernale, (b) estivale, si aucune action de pompage n'est effectuée (ARTELIA, 2018).

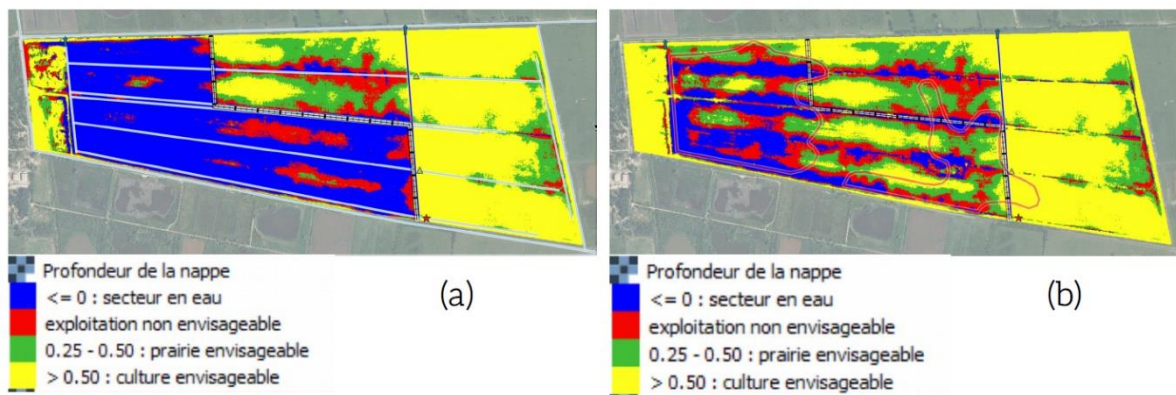


Figure 13. Evaluation de la profondeur de la nappe en période (a) hivernale, (b) estivale, suite aux travaux hydrauliques (ARTELIA 2018).

4.3.2.2 Pédologie

Les secteurs délimités ont été établis sur la base des types de sols caractérisés sur le site d'Olives. A l'Ouest, dans le secteur le plus humide, le sol est composé de deux horizons : de la tourbe en surface et du gley en profondeur. La zone intermédiaire présente également deux horizons différents : des limons argileux en premier horizon et du gley en profondeur. Sur la zone intermédiaire sud, se retrouvent de la tourbe en surface et une couche de gley plus épaisse que celles des deux zones précédemment décrites. Enfin la zone la plus à l'Est est caractérisée par une succession de limons argileux sur un horizon de tourbe et un dernier horizon de gley (Figure 15).

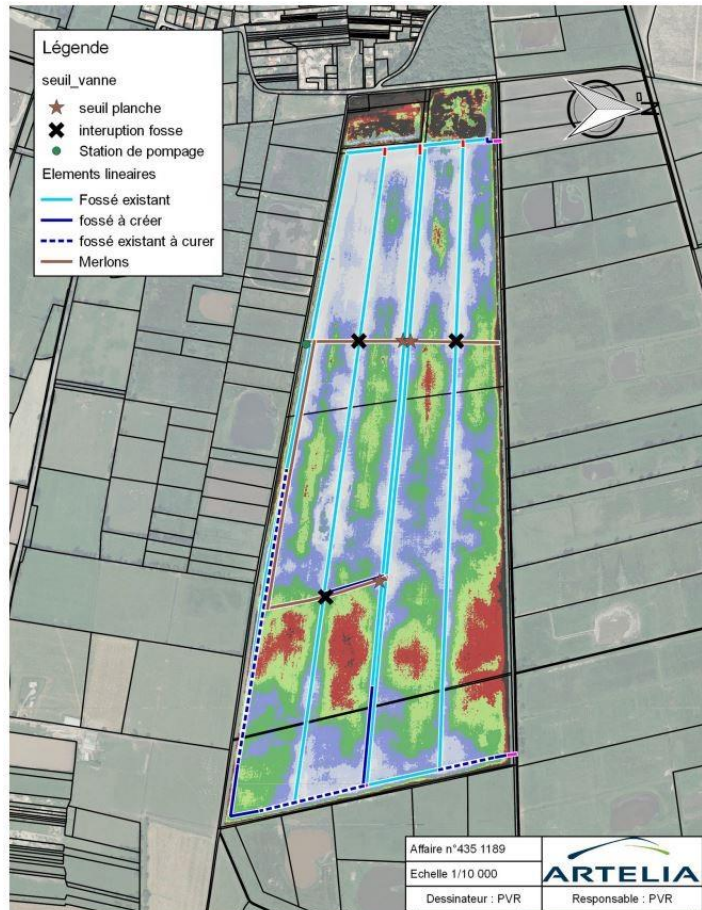


Figure 14. Délimitations des trois secteurs du site d'Olive et les travaux de merlonnage en découlant (ARTELIA, 2018).

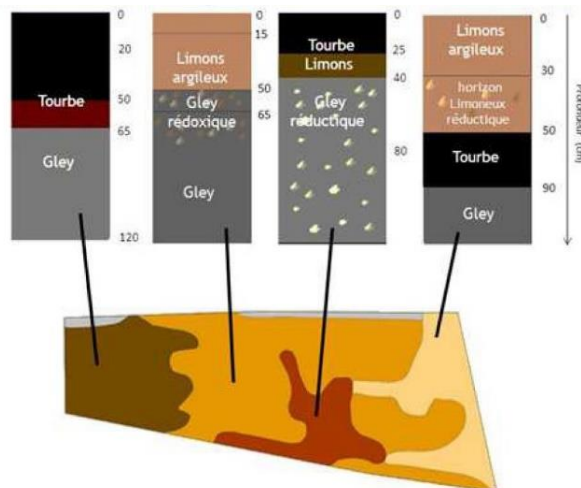


Figure 15. Modèle d'organisation spatiale des sols sur le site d'Olive (Alary et al., 2017).

Ainsi, les sols qui présentent une importante épaisseur de tourbe en surface sont des histosols. Pour les sols contenant du gley, ils sont qualifiés de réductiques. Les sols contenant

des limons en surface sont pour le site d'Olives soit des brunisols, soit des fluvisols (Figure 16) (Alary et al., 2017).

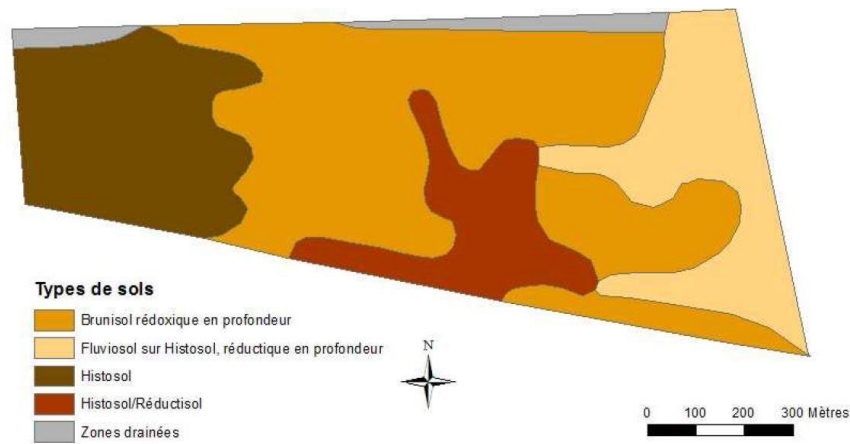


Figure 16. Carte pédologique du site d'Olives.

4.3.3 Conditions biotiques du milieu

Le bureau d'études BIOTOPE a identifié 19 types de végétation lors de leur inventaire au printemps 2016 (BIOTOPE, 2016), parmi lesquels 13 sont des friches post-culturelles humides (Figure 17).

Une espèce protégée au niveau national a été inventoriée : *Ranunculus ophioglossifolius* Vill. (Renoncule à feuilles d'Ophioglosse).



Bordeaux Métropole - Tous droits réservés - Sources : © Bordeaux Métropole 2012, orthophotographies de Bordeaux Métropole - Reproduction interdite - Convention n°027/GIP ATGéri - Cartographie Biotope 2016

Habitats présents sur le site Olives en 2016

Habitats

- Chemin
- Digue et friche nitrophile haute
- Digue et friches nitrophiles haute et basse
- Faciès de recolonisation de Saules
- Fossé en eau
- Friche herbacée à Paspale digité
- Friche herbacée à Renoncule sarde
- Friche herbacée à Renoncule sarde et faciès graminéen
- Friche herbacée à Renoncule sarde et Renoncule à feuilles d'Ophioglosse
- Friche herbacée à Vergerettes
- Friche herbacée et faciès à Jonc diffus
- Friche herbacée et repousses de Phragmites
- Friche post-culturelle (chaumes)
- Friche post-culturelle (repousses de Sarrasin)
- Friche sur faciès vaseux longuement inondé
- Friche sur faciès vaseux longuement inondé et faciès à Jonc diffus
- Friche nitrophile haute
- Haie arborée de Frênes
- Patch de roselière à Phragmites



Figure 17. Habitats identifiés sur le site d'Olives avant toute opération de restauration écologique (BIOTOPE, 2016).

Les relevés ont également permis de recenser 13 espèces végétales d'origine exotique, classées Espèces Exotiques Envahissantes (Caillon et Lavoué, 2016): *Acer negundo* L. (érable négondo) *Ambrosia artemisifolia* L. (ambrosie), *Baccharis halimifolia* L. (sénéçon en arbre), *Bidens frondosa* L. (bident à fruits noirs), *Erigeron* sp. L. (vergerettes), *Galega officinalis* L. (galéga officinal), *Ludwigia grandiflora* Michx., *Ludwigia peploides* Kunth. (jussies), *Myriophyllum aquaticum* Vell. (myriophylle du Brésil), *Paspalum digitatum* L. (paspale à deux épis), *Phytolacca americana* L. (raisin d'Amérique), *Robinia pseudoacacia* L. (robinier faux-acacia), *Senecio inaequidens* DC. (sénéçon du Cap). Des espèces non présentes sur le site mais

retrouvées à proximité présentent aussi une potentialité d’envahissement sur le site : *Azolla filiculoides* Lam. (azollé fausse-fougère), *Buddleja davidi* L. (buddleia du père David), *Cortaderia selloana* Asch. & Graebn. (herbe de la pampa) (Biotope, 2017).

4.3.4 Premières étapes de restauration écologique

Un semis prairial a été effectué à l’automne 2016 sur les 2/3 du site (Figure 18) pour rétablir une prairie fonctionnelle, sauf sur le secteur le plus humide à l’Ouest. Le semis était composé de quatre Poaceae (*Lolium hybridum* Hausskn. à 30%, *Schedonorus arundinaceus* Schreb. à 20%, *Lolium perenne* L. à 10% et *Dactylis glomerata* L. à 10%) et deux Fabaceae (*Trifolium repens* L. à 10% et *Trifolium pratense* L. à 10%).

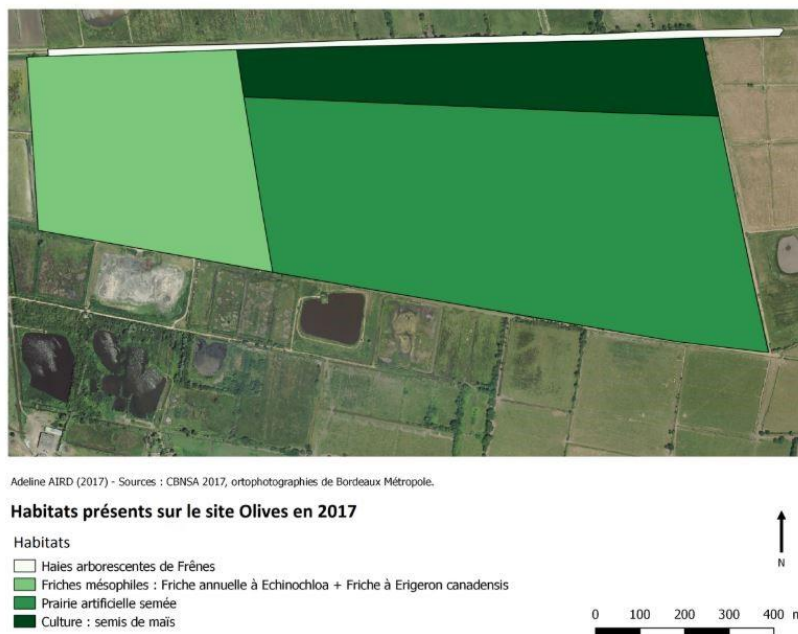


Figure 18. Représentation simplifiée des premières actions de restauration écologique menées sur le site d'Olives (BIOTOPE, 2017).

La cartographie simplifiée réalisée par le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique en 2017 mentionne un semis de maïs (Figure 18). En effet, sur la partie Nord Est du site, une bande de maïs a été cultivée cette année-là et le semis prairial n’a été mis en place que l’année suivante.

Pour favoriser la biodiversité et créer des zones de refuges, de reproduction et des corridors pour la faune (oiseaux, chauves-souris, reptiles, insectes etc.), des haies et des bosquets ont été plantés. Les haies ont été implantées en 2017, les bosquets en 2018. Ces actions ont été menées par l'association "Arbres et Paysages", qui a également aidé au choix des essences. Ces dernières ont été choisies pour leur caractère local et leur adaptation écologique aux conditions du milieu. Les haies sont composées de cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.), prunelier (*Prunus spinosa* L.), aubépine monogyne (*Crataegus monogyna* L.), églantier (*Rosa canina* L.), sureau noir (*Sambucus nigra* L.), érable champêtre (*Acer campestre* L.), aulne glutineux (*Alnus glutinosa* L.), saule blanc (*Salix alba* L.), saule roux (*Salix atrocinerea* L.), saule cendré (*Salix cinerea* L.), orme champêtre (*Ulmus campestris* Mill.), frêne commun (*Fraxinus excelsior* L.), peuplier noir (*Populus nigra* L.), chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) (Arbres et Paysages, 2018).

Les bosquets sont composés de 80 plants de peuplier noir (*Populus nigra* L.), peuplier blanc (*Populus alba* L.), aulne glutineux (*Alnus glutinosa* L.), saule roux (*Salix atrocinerea* L.), saule cendré (*Salix cinerea* L.), sureau noir (*Sambucus nigra* L.), cornouiller sanguin (*Cornus sanguinea* L.) (Arbres et Paysages, 2018).

Les connaissances développées au cours de ce travail de thèse ont été remobilisées dans le chapitre 6 dont l'objectif est d'ouvrir et de discuter des pistes de restauration envisageables sur le site d'Olives, en particulier sur la zone à vocation de prairie naturelle, aux niveaux d'eau non ou peu contrôlés par pompage.

5. Méthodologie

5.1 Relevés de végétation

5.1.1 Relevés des sites expérimentaux

Dans le but d'avoir une méthodologie précise objective et reproductible, l'ensemble des relevés effectués sur nos sites expérimentaux l'ont été en utilisant la méthode du point-contact (Stampfli, 1992, 1991). Le quadrat de base pour cette méthode est une surface d'un m² et possède un quadrillage à 16 points espacés de 25 cm. L'ensemble de nos suivis, sur le Parc des Barails et l'Île de Raymond, ont été effectués sur une surface totale de 4 m² positionnée au centre de chaque unité expérimentale (une unité expérimentale étant un plot de 16 m² pour l'expérimentation au Parc des Barails, Chapitre 3, et une placette de 100 m² pour l'expérimentation sur l'Île de Raymond, Chapitre 4). Au total, 64 points ont été suivis pour chaque unité expérimentale. Au niveau de ces points une tige métallique a été placée verticalement. Les espèces en contact avec cette tige ont été notées et avaient un coefficient de 1. Les espèces qui n'étaient pas en contact avec la tige mais présentes dans le quadrat ont également été notées et un coefficient de 0,5 leur a été attribué, et, dans le cas de l'expérimentation sur le Parc des Barails un coefficient de 0.25 a été attribué aux espèces présentes dans le carré expérimental hors de la surface totale relevée.

5.1.2 Relevés des sites de références

Les relevés de végétations des sites de références, prairies de la RNBB et de Cadaujac, avaient pour objectif la caractérisation des communautés végétales (principales espèces présentes et abondances relatives).

Les relevés ont été réalisés entre 2013 et 2015 sur la RNNB (données internes RNNB, communication personnelle) et en 2013 et 2017 sur les prairies de Cadaujac à partir de la méthode mise en place par le laboratoire BIOGECO pour le suivi de zones humides girondines

dans le cadre de la thèse d'Elsa Alfonsi (Alfonsi 2016). Cette méthode répertorie l'ensemble des espèces présentes sur une surface de 16m² via cinq quadrats d'un m² au sein du carré total (Figure 19). Les relevés ont été positionnés de manière systématique sur les parcelles échantillonnées, à raison d'un relevé tous les 50 m et en prenant soin d'éviter les bordures.

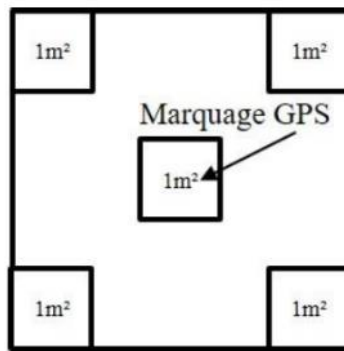


Figure 19. Représentation schématique d'un relevé et de ses cinq quadrats réalisés selon la méthode de Domin scale. Le marquage GPS permet de retrouver les placettes dans le cadre des suivis temporels.

Des coefficients de recouvrement sont attribués aux espèces pour chaque m² selon l'échelle de dominance suivante (Hill, 2005) :

- 1 : quelques individus présents dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 2 : individus peu nombreux dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 3 : individus très nombreux dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 4 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 4 et 10%
- 5 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 11 et 25%
- 6 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 26 et 35%
- 7 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 36 et 50%
- 8 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 51 et 75%
- 9 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 76 et 90%
- 10 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 91 et 100%

A l'échelle du relevé de 16m², le recouvrement moyen est calculé. Toute espèce absente des cinq quadrats mais présentes dans le périmètre du relevé est notée 0,5.

5.2 Métriques de suivi des cortèges floristiques

Les relevés de végétation effectués sur les différents carrés expérimentaux et sur les sites de référence nous ont permis de calculer différentes métriques. Ces métriques sont la richesse spécifique, l'équitabilité et l'indice d'intégrité de la structure des communautés (*community structure integrity index* ; Jaunatre et al., 2013). Les relevés de végétations ont également permis l'élaboration d'un diagramme ternaire à partir de la composition spécifique des espèces rencontrées *in situ*. Ces métriques nous ont permis de suivre l'installation des cortèges végétaux durant les phases initiales de ces opérations.

5.2.1 Richesse spécifique

La richesse spécifique mesurée correspond au nombre d'espèces recensées dans les relevés de végétation. La richesse spécifique cumulée pour chacune des modalités établies dans nos expérimentations a également été calculée.

5.2.2 Equitabilité

L'équitabilité décrit le degré de diversité d'une communauté végétale atteint par rapport au maximum théorique (Blondel, 1979). Elle est définie comme suit :

$$R = \frac{H}{\text{Log}_2(S)}$$

avec H l'indice de Shannon et S la richesse spécifique. Cet indice est compris entre 0 et 1, le maximum théorique.

5.2.3 Community structure integrity index

La métrique du *Community Structure Integrity Index* (CSII), développée par Jaunâtre et al. (2013), permet de déterminer le succès de la restauration, dans les toutes premières phases pour notre étude. Cet indice quantifie la proportion moyenne d'abondance des espèces des

communautés de référence représentées dans la communauté restaurée. Il est défini comme suit :

$$CSII = \left[\frac{\sum_{i=1...S} (n_i - \Delta_{i,j}^-)}{\sum_{i=1...S} n_{i,j}} \right]$$

Avec n_i correspondant à l'abondance des espèces dans la communauté restaurée et $n_{i,j}$ dans la communauté de référence. Le delta $-\Delta_{i,j}^-$ correspond quant à lui à la différence absolue entre les abondances dans les communautés restaurées et de référence lorsque l'abondance est plus faible dans la communauté évaluée que dans la communauté de référence, et S est le nombre total d'espèces dans la communauté. Le CSII varie entre 0 et 1. Lorsque l'indice prend la valeur de 1, alors toutes les espèces de la communauté restaurée sont au moins aussi abondante que dans la communauté de référence, au contraire, l'indice prend une valeur de 0 lorsqu'il n'existe aucune espèce commune dans les communautés restaurées et de référence (Jaunatre et al., 2013). Le CSII permet ainsi de se concentrer sur le déficit d'abondance des espèces de référence dans la communauté en cours de restauration.

5.2.4 Diagramme ternaire

Pour caractériser la composition spécifique des cortèges floristiques suivis et représenter les trajectoires des modalités testées au cours de nos expérimentations, nous avons développé un diagramme ternaire sur la base du statut des espèces. A partir de la liste des espèces présentes sur le site à restaurer antérieurement à l'expérimentation et de la composition en espèces végétales de l'écosystème de référence (prairies donneuses), trois groupes d'espèces différents ont pu être discriminés. Le groupe d'espèces de référence (RSp) qui comprend toutes les espèces rencontrées dans les prairies donneuses. Le groupe des espèces déjà présentes sur le milieu avant toute opération de restauration écologique, correspondent à la situation notée dégradée (DSp) pour le parc des Barails et à la situation notée initiale (ISp) pour l'Île de Raymond. Et enfin le groupe des espèces restantes n'appartenant à aucun de ces groupes constituaient le

groupe « autres espèces » (Other en anglais, OSp). Le pourcentage d'espèces appartenant à chaque groupe a été calculé pour chaque modalités testées.

Chapitre 3 : Short-term of the experimental combination of soil preparation and biological inputs completeness on a floodplain grassland restoration.

La chapitre 3 est présenté sous forme d'un article de recherche scientifique. Il est en cours de préparation pour sa soumission à une revue scientifique.

L'écologie de la restauration est fondée sur les concepts et théories de l'écologie fondamentale (des communautés et fonctionnelle principalement). Les connaissances théoriques de l'écologie permettent de mieux définir les protocoles pratiques de gestion des milieux. En retour, l'écologie de la restauration représente un moyen de tester les concepts d'écologie théorique (Choi et al., 2008; Wainwright et al., 2018). Plusieurs éléments entrent en jeu dans l'assemblage d'une communauté, en particulier, les filtres écologiques et il est important de bien cerner leur rôle dans la mise en place ainsi que l'atteinte des objectifs de restauration. La dispersion et les contraintes locales (notamment la compétition par la végétation en place) sont les deux filtres considérés dans ce chapitre.

Cette étude vise à déterminer les effets de la complétude de l'apport biologique d'une part, et de la préparation des conditions du sol via un labour profond d'autre part, sur le recrutement et l'installation des communautés végétales lors des phases initiales de restauration écologique. Le site d'étude est le Parc des Barails, plaine humide alluviale située au nord de la métropole bordelaise.

1. Abstract

Fundamental ecology provides the conceptual and theoretical framework for restoration schemes. Indeed, it enables to improve the definition of restoration objectives and protocols. In turn, restoration ecology represents a way to test the concepts established in theoretical ecology (Choi et al., 2008; Wainwright et al., 2018). Many filters are determinant to consider in

restoration schemes, and this study focuses on dispersion and local filters (especially competition by standing vegetation and seed bank) and their role during first stages of restoration. The early stages of restoration are known to be of great importance at least for the short-term dynamics of the restored grassland. In particular, the modification of soil properties and the complexity of the biological input are likely to influence the establishment of the desired community. In order to test the combined effect of soil treatment and biological input complexity on restoration dynamics, we set up, in 2017, a field experiment on a former crop culture. We combined two soil treatments (no treatment and 40 cm-deep ploughing) with five biological inputs (common grassland species seeds, specific grassland seeds, hay, soil blocks and control) tested on 100 plots of 16 m². On the one hand, we assumed that soil treatment will control non-target species present on the site and the soil seed bank. On the other hand, we assumed that more complete biological inputs will accelerate the initiation of the ecological restoration trajectory towards the reference. The effect of the interaction between soil treatments and biological input complexity had been evaluated by the means of floristic monitoring during spring 2019. Our results enabled to detect low and emergent signals of the effects of biological inputs and soil tillage on plant communities during the first stage of restoration. To confirm these signals, longer-term monitoring is required.

Key-words: Ecological restoration; Plant community; Soil labour; Ecological filters; Hay transfer; Soil transfer; Seed mixtures.

2. Introduction

Fundamental ecology provides many keys to ecological restoration applications. Fundamental concepts define the framework of restoration schemes and restoration constitutes in return the opportunity to validate theoretical models (Wainwright et al., 2018). After damage, many filters are determinant to achieve restoration processes (Halassy et al., 2016).

First of all, the efficient dispersion of species is essential. Species of standing vegetation prior to damage can hardly re-establish because of the loss of these species from current vegetation and from soil seed banks (Donath et al., 2007; Muller et al., 2014). Furthermore, the dispersion and recruitment of plant seeds may represent one of the main limiting processes (Halassy et al., 2016; Pywell et al., 2002; Woodcock et al., 2011). Second, lands previously used for cropping generally present high levels of nutrient stemmed from agricultural activities, favouring competitors, competitive exclusion and ruderal species from the seed bank (Grubb, 1977). The inhibition of interspecific competition via soil treatment for the reduction of nutrient availability enables to create a competition-free window favouring the seedlings emergence of plant species constituting the former community (Muller et al., 2014).

Several restoration methods applied in post agricultural lands seek to compensate for seed limitation, decrease competition from undesired species or improve the abiotic conditions (Jaunatre et al., 2014; Kiehl, 2010; Török et al., 2011b). To counteract the lack of target species, biological inputs are often needed and seeds and plant material transfer is one possible method to re-introduce target communities (Bischoff, 2002; Muller et al., 2014; Török et al., 2011b). Composition drives the community assembly (Fukami et al., 2005) but restoration success is highly dependent of the sowing rates (density and diversity) applied on the restored site (Applestein et al., 2018). Low diversity (LD) seed mixtures are generally constituted of few species, which represent dominant or matricial species of the target habitat, while high diversity (HD) seed mixtures are constituted of more than 10 species, containing rarer or interstitial species (Török et al., 2011b). Hay transfer from source ecosystems is another technique commonly used in restoration schemes. Apart from the transfer of an expected complete seed mixture representative of the target community, hay provides physical protection to many grassland plants (Gibson, 2009) and it also constitutes an herbaceous litter, which enables to keep soil surface moisture, promoting seedlings emergence (Czerwiński et al., 2018). However,

this technique gives variable results, as it strongly depends on the fruiting season, which influences the occurrence and abundance of seeds of target species (Albert et al., 2019; Bischoff et al., 2018; Kiehl, 2010; Scotton, 2016). Although costly to set up and rather destructive of the source ecosystem, topsoil transfer enables to translocate not only seeds from the seed bank, standing vegetation and vegetative buds, but also potentially macrofauna and micro-organisms to the restored site, i.e. species of importance in plant-soil interactions (Bulot et al., 2014; Török et al., 2011b).

In addition to biological inputs, the field preparation of the restored site has also largely been suggested to improve the efficiency of ecological restoration action on plant community (Czerwiński et al., 2018). It often consists in suppressing the established vegetation by mowing, ploughing and/or harrowing to open competition free windows (Albert et al., 2019; Czerwiński et al., 2018). This step is expected to be favourable to the installation of the biological input brought in the restored site (Czerwiński et al., 2018; Fenner, 2000; Grubb, 1977). Many studies focused on the potential of topsoil removal, which is proposed mainly for a rapid and efficient reduction of nutrient availability (Emsens et al., 2015; Gilhaus et al., 2015; Jaunatre et al., 2014; Olsson and Ödman, 2014). It also eliminates standing vegetation and topsoil seed bank, thus preventing re-establishment of competitive, fast-growing species. Topsoil removal is usually applied on a relatively small scale due to its high initial cost. (Hedberg et al., 2014; Klimkowska et al., 2015). This method can thus be difficult to apply in all restoration schemes and tillage can be an alternative (Glen et al., 2017). At a larger scale, deep tillage of the soil can remove the cultural soil profile without extracting it. Deep tillage can also be preferred to topsoil removal as the removal of soil layers, by lowering land altitude, could induce modifications of hydrological functioning especially in floodplain grasslands. Moreover, topsoil removal is more difficult and costly to set up than tillage, which would be easier to apply on a whole grassland surface. Like the topsoil removal, deep tillage also supposes a destruction of the vegetation of

non-target species and also their seedbank (Jaunatre et al., 2014; Muller et al., 2014). However, tillage and its effects on soil conditions for plant community establishment during a floodplain grassland restoration has remained quite unexplored (Czerwiński et al., 2018).

Deep tillage can be used prior to any biological inputs, such as seed sowing, hay transfer or soil transfer, which have been proven to be efficient (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b), but never been confronted along a completeness gradient of biologic inputs within a common restoration scheme. This completeness gradient ranges from the simplest biological input (i.e., low diversity seed sowing), to hay transfer and finally the most complete soil transfer. Increasing input completeness can be expected to constrain and fasten the restoration trajectory towards the target plant community. However, the effects of this completeness gradient combined with a soil treatment by deep tillage has not been yet explored.

The objective of the present study is to investigate the effects of (1) the type and completeness of biological input, (2) soil preparation through deep tillage and (3) their combination in the initiation of restoration trajectory during the very first stage of a floodplain grassland restoration after several decades of maize cropping.

In that purpose, an *in situ* experimental design was set up, that aimed testing the following hypotheses: (H1) deep soil tillage controls non-target species present on the site and the soil seed bank, including invasive species, thereby weakening their potential competitive effect, (H2) more complete biological inputs enable to get closer to the reference site plant community. Deep soil tillage consisted in a 40-cm depth tillage, while four biological inputs based on three of the main known methods (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b) have then been tested: seeds sowing (either low or high seed diversity mixtures), hay and soil blocks transfers.

3. Materials and methods

3.1 Study site

The study site, the Barrails Park, is an urban floodplain of 15 ha located at the North of Bordeaux City, France (44.901644, -0.556966). It is located between the Garonne River (approximately one kilometre at the East of the floodplain) and the National Natural Reserve of Bruges wetlands (approximately three kilometres and a half at the West of the floodplain). The flood regime is regulated by rising groundwater. The experimental area (ca. 0.5 ha) presents a topographic elevation of 40 cm from the South to the North.

In 1989, the former alluvial grassland was converted into maize crops until the abandonment of cropping in 2014. Bordeaux City services reclaimed the area in a compensatory measure program after the construction of new urban infrastructures. The city aims at the recovery of a floodplain function to host specific biodiversity (such as European mink, *Mustela lutreola* (L.)).

Since the abandonment of the maize cropping, the plant community has mainly been dominated by *Erigeron* sp., *Ranunculus sardous* Crantz and *Helminthotheca echioides* L. (Holub.) (Hoang-Duc, 2014). Before any experimental treatment, vegetation was cut and exported in late August 2017.

3.2 Reference site

Due to the absence of historical data on the site, we selected two wet grasslands in the National Natural Reserve of Bruges (NNRB) wetlands as a tangible reference for restoration. This reserve is constituted by a habitat mosaics (hedgerows, floodplains, ponds) covering 280 ha along the Garonne River. This reserve was created in 1983. The hydrological functioning of

floodplains in the reserve are considered as similar as the Parc de Barrails. Most of the reserve surface is composed of alluvial meadows that are principally managed by grazing and mowing.

Vegetation monitoring conducted on both reference grasslands had been led according to the Domin Scale method (Hill et al., 2005) from 2013 to 2015 on the donor grasslands. Domin Scale consisted in repertoring vegetation on five quadrats of 1 m² distributed inside a square of 16 m² (NNRB data, 2013 – 2015).

3.3 Experimental design

A fully randomized plot experiment was set up in September 2017 (Figure S1) on 0.5 ha, located at the Northwest of the floodplain (Figure S2).

Before any experimental treatment, vegetation was mown and exported in late August 2017.

We combined a soil treatment with biological inputs of different completeness. The soil treatment consisted in either (1) no action on the soil or (2) deep tillage at 40 cm depth. Four types of biological inputs and a control were tested. Each combination of soil treatment and biological input was replicated 10 times on 16m² square plots (N = 100). Plots were separated from each other from at least 2m. Paths of 7m-wide were also included in the experimental design to enable machine passage.

Soil treatment modality has been designed in order to reduce nutrient gradient as indicated by soil analysis (Figure S3). Deep tillage was carried out with a backhoe by the technical services of the Barrails Park in September 2017 (Figure S1 and **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**4). Attention was payed not to drive the machines on experimental plots to avoid soil compaction (see delimitation pathways Figure S2). The first biological input (low diversity, LD) was a common grassland seed mixture containing two Fabaceae, *Lotus corniculatus* L., *Trifolium repens* L. and three Poaceae, *Lolium perenne* L., *Schedonorus arundinaceus* Schreb.

and *Dactylis glomerata* L.. This LD mixture also constituted the basis for the three other modalities. The second biological input (high diversity, HD) consisted of the LD mixture and the addition of species abundant in the reference floodplain grasslands: *Holcus lanatus* L., *Arrhenatherum elatius* L., *Anthoxantum odoratum* L., *Centaurea dicipiens* Thuill., *Oenanthe pimpinelloides* L., *Leucanthemum vulgare* Lamk., *Alopecurus pratensis* L., *Elymus repens* L.. These two mixtures were prepared based on the presence and the frequencies of the species in the reference site retrieved from former phytosociological records (RNN data, 2013 - 2015) (Table S1 and Table S2). All the species but *Centaurea dicipiens* Thuill. and *Oenanthe pimpinelloides* L. which have been collected *in situ* in Cadaujac grasslands, have been ordered from the commercial organic labelled ABE Pinault society (Brittany, France). Both LD and HD seed mixtures were hand sown in October 2017 (Figure S55). The third biological input consisted of a hay transfer from the reference site. The hay was harvested in July 2017 and transferred as bales to the experimental site where it has been stocked until its hand display in October 2017 (Figure S55). The fourth biological input consisted of soil blocks transfers from the reference site. Soil blocks of 20 cm side and 20 cm depth were extracted from the reference site. Four soil blocks were transferred in each Soil Blocks experimental plots ($n_{\text{Soil Blocks}} = 80$). They were positioned in each corner of the plots, one meter apart the plot side in November 2017 (Figure S55 and Figure S66).

3.4 Vegetation monitoring

In order to enable a precise, objective and easily reproducible monitoring/characterisation of vegetation changes, vegetation records using the pin-point method (Stampfli, 1991; 1992) were carried out. Vegetation records consisted in a 1 x 4 m quadrat located at the centre of each experimental plot in order (Figure S66). In order to prevent any side effect, vegetation records were positioned at the centre of each experimental plot, 1m apart from the plot side. Vegetation monitoring was performed twice: in June 2018 and June 2019 (Figure S1). The pin-points were

positioned every 25 cm, resulting in 64 points within the quadrat. A coefficient of 1 was attributed to the species contacted by a metal rod inserted vertically at each point, a coefficient of 0.5 was attributed for species present inside the quadrat but not contacted, and a coefficient of 0.25 was attributed for species outside the quadrat but present in the plot.

3.5 Statistical analysis

For each plot, the pin-point coefficients were transformed into relative abundance, with relative abundance of species i in quadrat k calculated as follows:

$$A_{ik} = N_{ik} / \sum_{i=1}^S (N_{ik})$$

where N_{ik} corresponds the total pinpoint coefficient of species i in quadrat k and S is species richness recorded within quadrat k . For each plot, species richness, Pielou's evenness and the Community Structure Integrity Index, CSII (Jaunatre et al., 2013) were calculated to characterize the short term restoration trajectory. The CSII quantifies the average proportion of species abundance in the reference communities represented in the restored community and is defined as:

$$CSII = \left[\frac{\sum_{i=1}^S (n_i - \Delta_{i,j}^-)}{\sum_{i=1}^S n_{i,j}} \right]$$

With n_i the abundance of species in the restored community and $n_{i,j}$ in the reference community, $-\Delta_{i,j}^-$ the absolute difference between the abundance in the restored and reference community when the abundance is lesser in the assessed community than in the reference, and S the total number of species of the community. This index varies between 0 and 1: it takes a value of 1 when all species in the restored community are at least as abundant as in the reference community, and a value of 0 when there are no common species in the restored and reference communities (Jaunatre et al., 2013). Thus, CSII makes it possible to focus on the abundance deficit of reference species in the community under assessment.

From the initial situation on the study site and the reference ecosystem (donor grassland), three different species groups were discriminated. The *Reference* species group (*RSp*) gathered all the species encountered in the reference grassland. The species encountered in the Non-tilled Control plots constituted the *Degraded* species group (*DSp*) (Table S3). Remaining species that were included in neither of these groups constituted the *Other* species group (*OSp*). The percentage of species belonging to either group was calculated for each plot based on the presence-absence of species.

To assess the effect of the biological input and soil treatment on vegetation-related metrics we used general linear model (GLM) on species richness and the percentages of each species group, and linear models (LM) on Pielou's evenness and CSII index. We used a log link with a Poisson error distribution for species richness and an identity link with a normal error distribution for the other variables (Crawley, 2013).

For each management treatment, the three most dominant species i.e., species with the highest average abundance, and the three species with the highest indicator value, were selected. Indicator values were calculated using the *indval* function from package *labdsv* (Roberts, 2016). The indicator value (IndVal) is a quantitative index that enables identification of the most characteristic species of a given combination treatment CT (a combination of soil treatment and biological input) based on species fidelity (i.e., the degree to which the species is present in all members of a CT) and specificity (i.e., the degree to which the species is only present in a CT only) (Dufrêne & Legendre, 1997).

All analyses were performed using the R statistical software (version 3.4.3 R Development Core Team, 2019). LMs were run using *lmer* function from package *lmerTest* (Kuznetsova, Brockhoff & Christensen 2017). GLMs were run using *glm* function from package *stats* (R Core Team, 2019). When necessary, multiple comparisons were run using the *glht* function from the package *multcomp* (Hothorn et al., 2019).

4. Results

The average species richness per plot ranged from 17.00 ± 3.23 to 25.30 ± 3.16 depending on the biological inputs (Figure 20 A). Species richness was not significantly affected by the soil treatment (p-value > 0.05), whereas it significantly increased with the completeness of the biological inputs (Figure 20 A). Differences were significant between the control and all the biological inputs on the one hand, and the low diversity seed mixture (LD) and the soil blocks transfer (SB) (p-value < 0.05). As for species richness, Pielou's evenness was significantly affected by biological inputs (p-value < 0.05) but not by the soil treatment applied on plots. The lowest value was observed for the control plots, with values of 0.68 ± 0.06 (non-tilled) and 0.66 ± 0.04 (tilled plots). The highest values were observed for high diversity density seed mixture (HD) and soil blocks transfer (SB) (Figure 20 B).

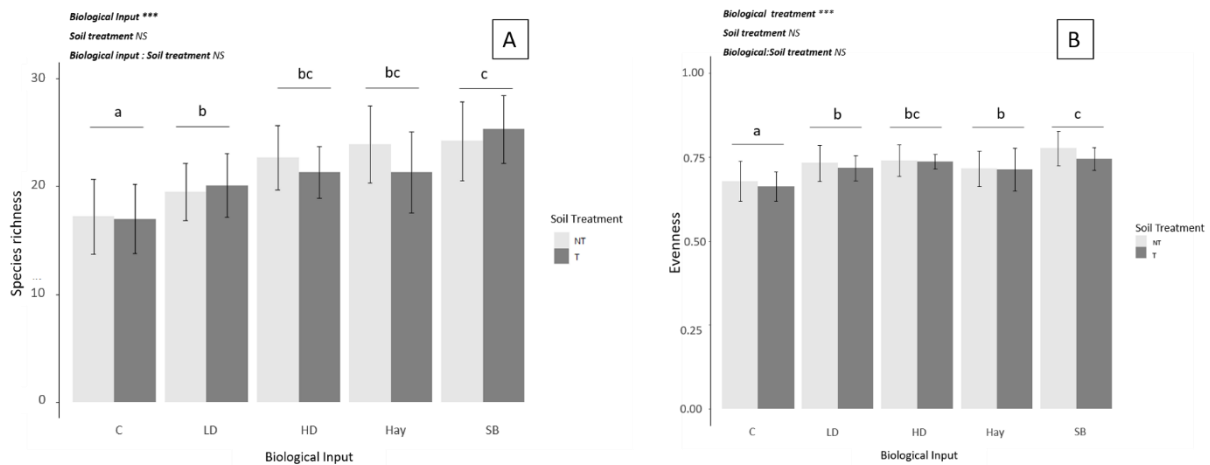


Figure 20. Mean (\pm SE) species richness (A) and evenness (B) for non tilled soil (NT, (white), and tilled soil (T, grey) according to the five biological inputs. "C": control, "LD": low diversity seed mixture, "HD": high diversity seed mixture, "Hay": hay transfer, "SB": soil blocks transfer; NT: non-tilled soil, T: tilled soil.

After the first post-treatment year, dominant species characterized the experimental combination treatments, but no significant indicator species were recorded yet (Table 1). All combinations of experimental treatments were dominated by *Helminthotheca echioides*, which belong to the degraded species group (Table 1). The control treatments were also dominated by two other species belonging to the degraded species group, *Erigeron sp.* and *Poa annua*, both

on non-tilled and tilled soil. In addition to *H. echioides*, all dominant species in the non-tilled and tilled hay plots also belonged to the degraded species group: *Erigeron sp*, *Phragmite australis* and *Cirsium arvense* (Table 1). For both LD and SB plots, two of the three dominant species belonged to reference species group: *Lolium perenne* and *Dactylis glomerata*. Finally, *Holcus lanatus*, from the reference species group, was also dominant in tilled HD plots (Table 1).

Table 1. Dominant species for each combination of experimental treatments. The group to which each species belongs is indicated into brackets with “Dsp” : Degraded species group ; “Osp” : Other species group and “Rsp” : Reference species group. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.

Soil treatment	Biological Input	Dominant species (species group)	Mean relative abundance
NT	C	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,40
NT	C	<i>Erigeron sp</i> (DSp)	0,15
NT	C	<i>Poa annua</i> (DSp)	0,12
NT	LD	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,28
NT	LD	<i>Lolium perenne</i> (RSp)	0,21
NT	LD	<i>Dactylis glomerata</i> (RSp)	0,08
NT	HD	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,30
NT	HD	<i>Lolium perenne</i> (RSp)	0,11
NT	HD	<i>Erigeron sp</i> (DSp)	0,08
NT	Hay	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,33
NT	Hay	<i>Erigeron sp</i> (DSp)	0,20
NT	Hay	<i>Phragmites australis</i> (DSp)	0,09
NT	SB	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,22
NT	SB	<i>Lolium perenne</i> (RSp)	0,14
NT	SB	<i>Dactylis glomerata</i> (RSp)	0,08
T	C	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,50
T	C	<i>Erigeron sp</i> (DSp)	0,11
T	C	<i>Poa annua</i> (DSp)	0,07
T	LD	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,30
T	LD	<i>Dactylis glomerata</i> (DSp)	0,19
T	LD	<i>Lolium perenne</i> (RSp)	0,19
T	HD	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,31
T	HD	<i>Holcus lanatus</i> (RSp)	0,14
T	HD	<i>Dactylis glomerata</i> (RSp)	0,13
T	Hay	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,40
T	Hay	<i>Cirsium arvense</i> (Osp)	0,07
T	Hay	<i>Phragmites australis</i> (DSp)	0,06
T	SB	<i>Helminthotheca echioides</i> (DSp)	0,31
T	SB	<i>Dactylis glomerata</i> (RSp)	0,12
T	SB	<i>Lolium perenne</i> (RSp)	0,10

Projection of the plots on the NMDS axis 1–NMDS axis 2 factorial plane revealed a distinction between the biological inputs but not the soil treatments, despite heterogeneity within each combination of treatments and year (Figure 21). NMDS axis 1 mostly reflected a biological input effect, with a small shift between C and Hay plots on the one hand, and a more substantial one between those plots and HD, LD and SB ones on the other hand, directed towards the positive side of this axis. NMDS axis 2 mainly seemed to discriminate between the soil treatments, with the T plots on the positive side of the NMDS axis 2 and NT ones mostly on its negative side (Figure 21).

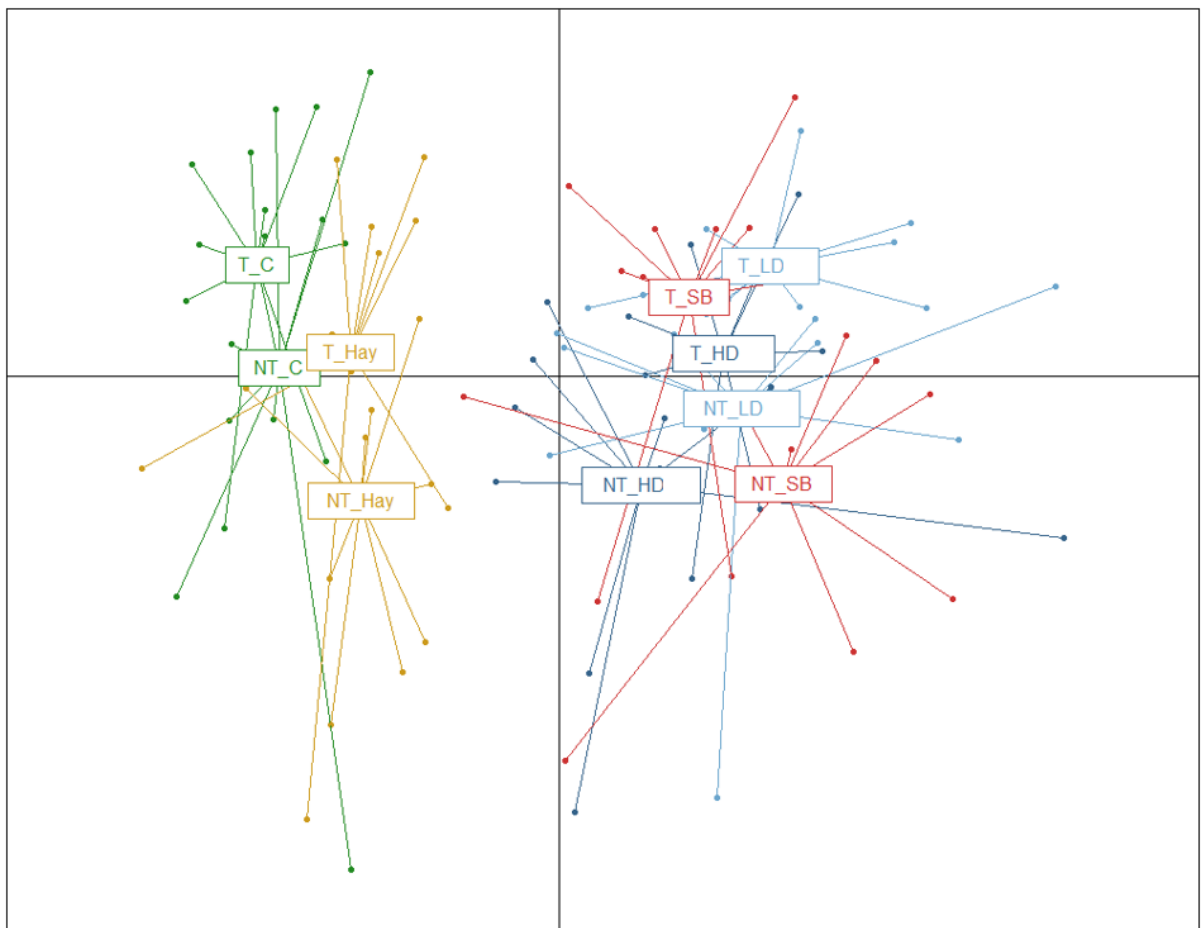


Figure 21. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) axis 1 - axis 2 plot based on the Bray-Curtis dissimilarity of species composition (10 plots \times 5 biological inputs \times 2 soil treatment \times 90 species). Vegetation records are grouped according to biological input and soil treatment. “C ”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.

The species discrimination in three groups (Degraded, Reference and Other) enabled to evaluate the composition of each experimental combination treatment after one year of

restoration. For both soil treatments, NT and T, vegetation under the control treatment (no biological input) was mainly composed of the *degraded species group* which represented respectively $77.58 \pm 10.92 \%$ and $75.33 \pm 12.10 \%$ of the species, and contained respectively $10.50 \pm 10.7\%$ and 6.92 ± 4.90 of species from the *reference species group* (Figure 22, Table SX). Hay transfer did not induce any increase in the proportion of reference species whatever soil treatment applied but a gain in species from the other species group. Compared to the C and Hay treatments, LD, HD and SB treatments showed an important increase in reference species group, especially on tilled soil (Figure 22, Table SX). The most important increase was recorded for HD inputs with $22.42 \pm 11.80 \%$ reference species on non-tilled soil and $41.30 \pm 9.48 \%$ on tilled soil.

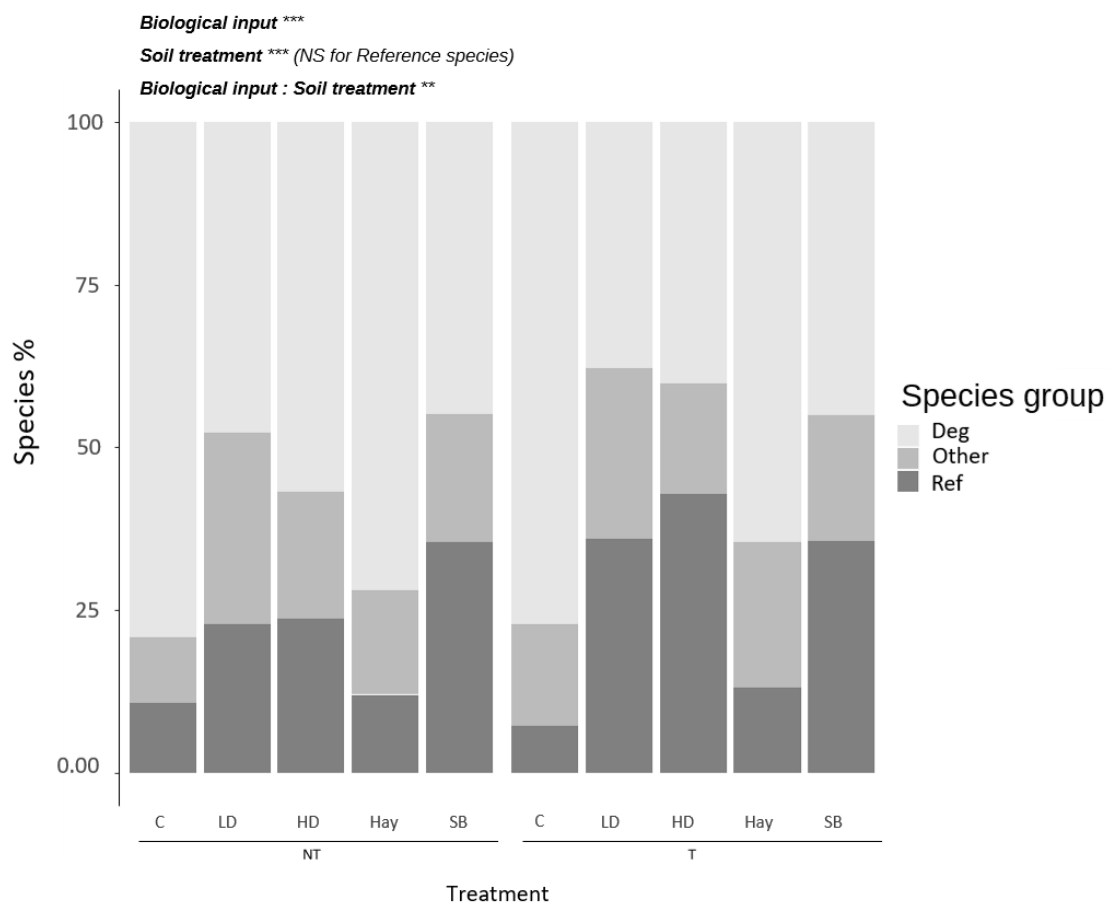


Figure 22. Mean (\pm SE) percentage of species ranged into their corresponding species group (Deg: degraded, Ref: reference and Other: other species group), according to each experimental treatment.. "C": control, "LD": low diversity seed mixture, "HD": high diversity seed mixture, "Hay": hay transfer, "SB":soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.

The community structure integrity index (CSII) showed significant differences between biological inputs (p -value < 0.05) but not for the soil treatment (Figure 23). For the first post-treatment year, values however remained very low with a maximum of 0.10 ± 0.04 for HD biological input, followed by SB with 0.07 ± 0.06 .

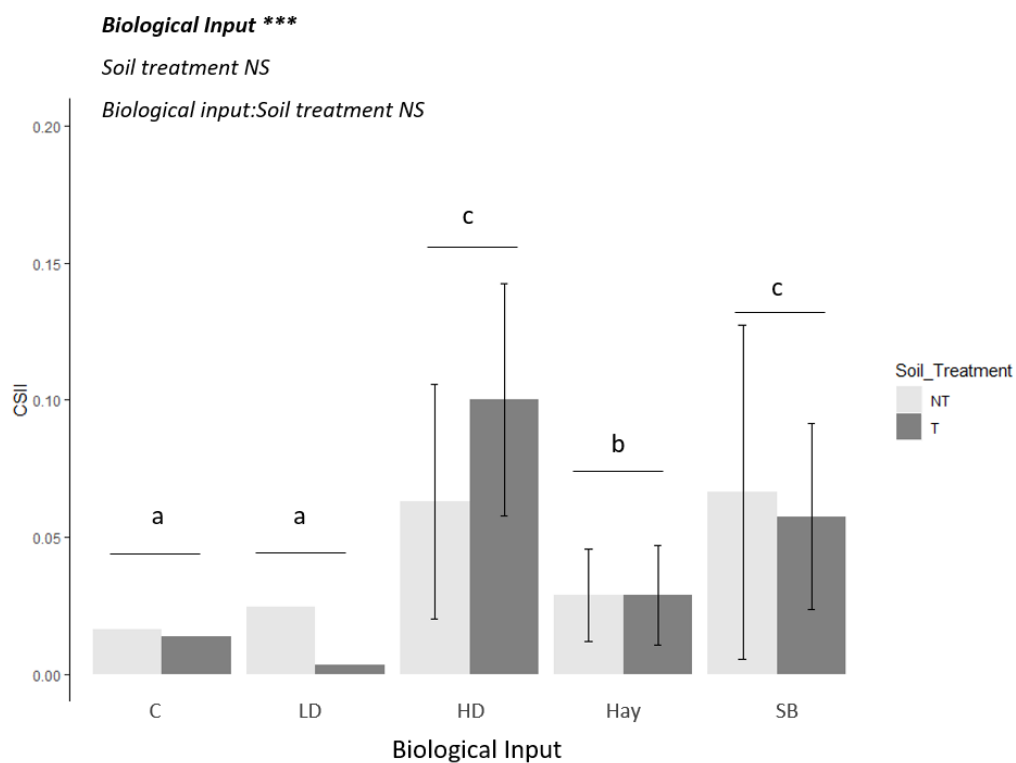


Figure 23. Mean (\pm SE) community structure integrity index (CSII) values for non tilled soil (NT, (white), and tilled soil (T, grey) according to the five biological inputs. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : non-tilled soil, T : tilled soil.

5. Discussion

A weak effect of deep soil tillage

Our first hypothesis that deep soil tillage would control the recruitment and installation of non-target species was only very slightly supported. Based on species composition, tilled plots tended to be distinguished from the non-tilled ones (Figure 21), but deep soil tillage did not significantly affect any of the other metrics investigated (i.e., species richness, evenness, CSII and percentage of the three species groups). One possible explanation could be that deep

soil tillage did not completely destroy vegetative organs of standing vegetation, such as *Phalaris arundinacea* rhizomes. However, apart from this species, most of the species classified within the *Degraded* group did not produce such strong vegetative organs and were mostly present as seeds in the seed bank (data not shown). Consequently, our results prove that deep soil tillage alone may not be sufficient to inhibit germination of non-target species contained in the seed bank. As this technique can also have negative effects on soil (e.g. erosion, biological processes, soil organisms) (Johnston et al., 2018), its relevancy for former arable land restoration seems rather questionable. However, longer-term survey would be necessary to confirm this conclusion, as some studies showed an increase in the of semi-natural grasslands target species in tilled soils, about 4 years after restoration operations (Schnoor et al., 2015).

Completeness of biological inputs and the beginning of trajectory

Our results showed that the transfer of biological material tended to overcome seed and dispersal limitation of floodplain grassland species during the early stages of restoration, especially for the more complete inputs.

After one year of restoration, every biological inputs resulted in significant differences with control plots, for all metrics except CSII. For all biological inputs except hay transfer, at least one dominant species originated from the LD seed mixture sown as vegetation matrix on every plot.

Regardless of its density (LD or HD), sowing resulted in an increase in species richness and evenness compared to the control treatment, which has already been described on other ecosystems (e.g., Coiffait-Gombault et al., 2012). As already described in literature, seed sowing enabled a rapid and significant installation of target (*Reference*) species together with a decrease of the occurrence of non-target (*Degraded*) species (Kiehl, 2010; Sengl et al., 2017; Török et al., 2012, 2011b). Some differences between low and high diversity density were

detected in species composition. Such divergence in community composition between low and high diversity seed mixture was already reported (Fukami et al., 2005; Török et al., 2011b). In our study, HD led to a higher proportion of *Reference* species than LD but only on tilled soil. Surprisingly, a higher proportion of *Degraded* species was recorded for HD than LD on non-tilled soils but not on tilled ones. However, this difference may be in part explained by the higher proportion of *Other* species in LD than in HD plots. Although these species were not considered as indicators of the degraded plant community, they neither belong to the reference community and could reflect a dynamic towards other plant communities. The small differences observed during the initial species establishment can result in priority effects with permanent impacts in community composition (Czerwiński et al., 2018).

Apart from an increase in species richness, evenness and CSII, and contrary to our expectations, hay transfer did not induce significant changes in community composition compared to the control treatment. Contrary to other biological inputs, the dominant species for hay transfer were all non-target species, mostly from the *Degraded* species group (Table 1). Moreover, the CSII after hay transfer remained lower than the values reached by soil blocks transfer and even HD seed sowing. Hay transfer is however commonly known as one of the most efficient methods tested in floodplain restoration (Bischoff et al., 2018; Donath et al., 2007; Engst et al., 2016; Garrouj et al., 2019; Kiehl, 2010; Klimkowska et al., 2007; Sengl et al., 2017; Török et al., 2011b). Indeed, this method enables the transfer of seeds and fruits still present on the stem and branches (Albert et al., 2019) for a large set of species constituting the community. In our study, high precipitation in spring 2018 i.e., a few months after hay transfer, may have been responsible for a low germination and installation of the biological material transferred on the plots, mostly through long-lasting soil water saturation and flooding. This might have prevented the hay to decompose and seeds to germinate. However, such conditions should have impacted sown seeds as well as those transferred within hay. Another explanation lies within

the fact that the vegetation litter can act as an inhibitor for seed germination (Albert et al., 2019; Donath et al., 2007). While this litter effect can enable to lower the ruderal species cover (Albert et al., 2019), hay transfer resulted, in our study, in the highest proportion of non-target *Degraded* species. Germination tests of the hay-transferred biologic material led in laboratory showed both very low germination rate, suggesting that the hay transferred might have been of bad quality. This explanation finally seems to be the most plausible one, although it would require longer-term monitoring. In particular, as the seeds were incorporated in plant material, here hay mulch, they can show an extended germination period (Donath et al., 2007).

Soil blocks transfer led to a significant increase in species richness, evenness, proportion of *Reference* species (which represented about 33% of species recorded) and CSII compared to control, LD and Hay treatments. These results thus suggest the good installation of blocks, which were expected to contain not only vegetative buds but also by viable seeds (Bulot et al., 2014; Fowler et al., 2015; Jaunatre et al., 2014). Yet, even if *Reference* species are well represented in SB plots, this only traduced only their presence in the transferred blocks. NMDS (Figure 21) showed few differences between SB, HD and LD. Thus, while these species are indeed present on SB plots, their relative abundance remain low and they would probably need several years to colonize whole plots.

Combination of soil tillage and biological inputs on the first phases of restoration

Our result did not provide evidence that the combination of deep soil tillage and more complete biological input initiate more efficiently the plant community trajectory towards the reference community. As stated above, deep soil tillage tended to affect species composition in a similar direction regardless of the biological input (Figure 21), whereas its effect on the proportion of *Reference* species in the plant community depended on the biological input (Figure 22, Table S2). In particular none of the plant community metrics measured on SB (i.e., the most complete biological input) plots was significantly affected by deep soil tillage. This observation suggests

that a severe disturbance such as deep tillage is not necessary to improve the installation of species transferred by biological input. The dominant species established on each experimental combination treatment strengthen this observation as it was established in the tilled and non-tilled soils (Table 1). The effects of soil tillage might express at a longer term. For instance, Bischoff et al. (2018) showed that after eight years of restoration, the soil tillage positively affects the recruitment and establishment of species transferred via seeds sowing and hay.

6. Conclusion

The type and completeness of the biological inputs rather than soil disturbance appeared to affect the plant community trajectory during the very early stage of restoration. We observed an important recruitment of *Reference* species in high density diversity and soil blocks transfer comparing to other experimental combination treatments. Contrary to our expectations, hay transfer failed to initiate the community trajectory towards the reference community. These results prove that the success of this well-known and commonly applied restoration technique is strongly dependent on the quality of hay e.g., in relation with plant species seed production and phenology. As it enables the transfer of not only seeds but also vegetative buds, soil block transfer seems to be less dependent on external factors that could hamper seed production (e.g., previous climatic conditions) and proved to be the most efficient biological input. However, this technique can only be applied on very small scales as it is the most damaging for the donor site and difficult to set up. The success of this technique at larger scales would further depend on plant colonization abilities after their installation.

This first time of plant community installation is crucial in restoration operations. The recruitment of species during the first phases of restoration shape the long-term trajectories of community and can determine the final tendency of the restoration project (Czerwiński et al., 2018). Our study enabled to detect low and emergent signals of the effects of biological inputs

and soil tillage on plant community changes. Longer-term monitoring is now required to confirm that these signals will translate into significant restoration trajectories towards the reference community. For instance, after one year of restoration, indicator species cannot be recorded yet, it is necessary to monitor during the next phases of restoration to observe their emergence (Garrouj et al., 2019).

Chapitre 4 : The effects of management on vegetation trajectories during the early stage restoration of previously arable land after hay transfer.

Le chapitre 4 est présenté sous forme d'article de recherche scientifique. Il a été accepté dans la revue *Ecology and Evolution*.

Dans le cadre de la restauration écologique des prairies alluviales, de nombreux outils opérationnels ont pu être testés. Parmi eux, le transfert de foin est la méthode la plus communément utilisée. Cette méthode permet d'atténuer les effets liés à la limitation de la dispersion et du recrutement des espèces sur une prairie à restaurer. Pour améliorer cette méthode, nous devons encore comprendre comment le transfert de foin peut affecter les trajectoires des communautés végétales.

Cette étude vise à appréhender les effets de la gestion (par fauche et pâturage) sur les trajectoires des communautés végétales pendant les toutes premières phases de restauration sur la base des concepts de l'écologie des communautés.

Nous avons mis en place une expérience de conception de blocs randomisés et quantifié plusieurs mesures liées à la communauté afin de formaliser les trajectoires de restauration pendant trois ans après le transfert de foin sur une île alluviale auparavant arable dans le sud-ouest de la France.

1. Abstract

The restoration of floodplain grasslands has benefited from many studies of the underlying mechanisms. Among the operational tools that resulted, hay transfer is now used increasingly to alleviate the effects of limited seed dispersal and recruitment. To improve this method, we

still need to understand how it can affect restoration trajectories, and particularly their direction and magnitude during the early stages of restoration.

Based on concepts from the field of community ecology theory, we investigated the effects of early-stage management through grazing or mowing on restoration trajectories after soil harrowing and hay transfer. We established a randomized block design experiment and quantified several community-related metrics to formalise restoration trajectories for three years after hay transfer on a previously arable alluvial island in South-Western France.

Whatever the management treatment, the species richness and evenness were significantly higher in hay-inoculated than in control plots. This effect was linked to the recruitment of species originating not only from the reference grassland through hay transfer, but also from the seed bank, a well-known effect of soil harrowing.

Although generally oriented towards the reference grassland, the origin, direction and magnitude of the trajectory of hay-inoculated plots all depended on the management applied. Sheep grazing applied at the same time as hay transfer enhanced the recruitment of reference species as from the first experimental year, because it controlled aboveground competition and maintained the window of opportunity open for a sufficiently longer period of time.

Our findings show that the type of management applied simultaneously to hay transfer influences the origin of a grassland trajectory, while its direction and magnitude are dependent on the management applied in subsequent years. Grazing immediately after hay transfer may be appropriate to accelerate the recruitment of species from the reference grassland.

Keywords: Ecological restoration, Community-related metrics, Grazing, Mowing, Trajectory

Nomenclature: Tison J.M. and de Foucault B. (2014) *Flora Gallica*. Biotopie Editions, France.

2. Introduction

During recent decades in Europe, agriculture intensification has led to dramatic losses of natural and semi-natural habitats (Henle et al., 2008; Tschardt et al., 2005). In large river floodplains, this process started with the loss of pristine wetland habitats due to agricultural use and the construction of river embankment during past centuries, thus affecting the semi-natural grasslands that resulted from traditional agricultural land use. These threatened ecosystems can offer high levels of species diversity and are considered as priority habitats by the European Natura 2000 network (Henle et al., 2008; Verhoeven, 2014, Council Directive 92/43/EEC). In that context, river floodplains have since been targeted for ecological restoration programmes according to two major options with respect to “reference ecosystems”: the pristine organisation of riverine systems on the one hand, and traditionally used semi-natural grasslands on the other (Dufour and Piégay, 2009; Poudevigne et al., 2002; Verhoeven, 2014).

The restoration of grasslands from previously arable lands has been the subject of numerous studies focused on the ecological mechanisms underlying restoration successes or failures (Muller et al., 1998; Pywell et al., 2002; Török et al., 2011b). Experimental approaches have considerably strengthened the conceptual bases of restoration ecology by testing hypotheses from the field of community ecology (Wainwright et al., 2018) and exploring key processes in restoration operations such as biotic interactions or disturbances (Buisson et al., 2015). One of the principal processes that affects restoration success is the limited dispersal and recruitment of plant seeds in a context of habitat fragmentation (Pywell et al., 2002; Woodcock et al., 2011), particularly after a long history of intensive agricultural practices that has reduced the number of floodplain grassland species seeds stored in the seed bank (Bischoff et al., 2009; Hedberg and Kotowski, 2010a; Scotton, 2016).

This has led to several restoration methods (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b), amongst which hay transfer is being increasingly applied and has the potential to be used worldwide (Albert et al., 2019; Coiffait-Gombault et al., 2011; Hedberg and Kotowski, 2010a; Klimkowska et al., 2007). Although the hay transfer method is now well established for the restoration of semi-natural grasslands, there remain gaps in our knowledge and unexplored issues, especially regarding the early stages of the restoration process and their effects on long-term dynamics. Many studies have presented short term community trajectories after restoration; the advantage is that they have described contrasted and dramatic changes but they have been limited by weak long term predictability from these short-term results (Auestad et al., 2015). The question of whether initial seed transfer can only accelerate a predicted succession or has a major and permanent influence on the long-term trajectory is a crucial and still underestimated issue (Young et al., 2005). In particular, we still need to understand whether and how initial restoration and management choices (e.g. grazing, mowing) can explain different trajectories (Pywell et al., 2011; Rinella et al., 2016; Woodcock et al., 2011) and affect the direction and magnitude of the restoration trajectory.

The efficiency of hay transfer depends on the ability of the degraded ecosystem to enable a lasting installation of the transferred species, starting with seed germination and seedling recruitment (regeneration niche *sensu*, Grubb, 1977). Restoration operations may be required to improve and maintain site conditions during a period of sufficient length to offer a window of opportunity for seedling recruitment (Balke et al., 2014). In floodplain ecosystems, high water availability and nutrient levels lead to strong inter-species competition (Donath et al., 2007; Pywell et al., 2011), which may hamper these initial recruitment steps. By decreasing competition from vegetation already standing on the degraded ecosystem or from seeds contained in the seed bank, soil preparation (e.g., topsoil removal, ploughing or harrowing) has been shown to improve the recruitment of transferred species (Jaunatre, 2012; Klanderud et al.,

2017; Klimkowska et al., 2010; Schmiede et al., 2012; Török et al., 2011b). Mowing or grazing can also control aboveground biomass and litter accumulation and may therefore be relevant tools for grassland restoration (Billeter et al., 2008; Coiffait-Gombault et al., 2011; Dostálek and Frantík, 2008; Pykälä, 2003; Török et al., 2011b). However, canopy opening may also favour the germination of undesirable species from the seed bank (Török et al., 2011b), while grazing can induce severe damage to seedlings through defoliation or trampling (Milchunas et al., 1988). Although mowing or grazing are essential to support grassland vegetation dynamics during restoration, the question thus arises as to how they can influence restoration trajectories, particularly through their effects on the recruitment of plant communities following hay transfer.

The aim of the present study was to determine the effects of early stage management through grazing and mowing on the restoration trajectory of previously arable land after a hay transfer operation. For that purpose, a randomised block design experiment was set up on an alluvial floodplain that had been used for intensive maize cropping for several decades. Three hypotheses were tested using this experimental design: (H1) the initiation of a restoration trajectory is strongly dependent on seed availability (dispersal) and the regeneration niche, thus the addition of seeds from the reference community (through hay transfer) associated with the control of standing vegetation and the creation of free space for germination (through harrowing) should open a window of opportunity and initiate the restoration trajectory towards the reference community; (H2) the early stages of colonisation are extremely vulnerable to disturbance (trampling, grazing), thus a period without any disturbance immediately after hay transfer is necessary to prevent damage to young seedlings and keep the window of opportunity open; the recruitment of hay-transferred species in plots protected from grazing should then be improved, and (H3) the type and timing of disturbance is likely to select differently species and therefore influence species turnover, thus the type of management (grazing or mowing) and the

timing of subsequent treatments (late-early) should affect both the magnitude and direction of the restoration trajectory.

In restoration ecology, the quality of the prediction of a trajectory will depend on both the number and relevance of the measures on which this trajectory is based (Laughlin et al., 2017). At the community level, these measures can be both quantitative (e. g. species richness and evenness) and qualitative (e. g. specific composition) and inform about different ecosystem properties (Brudvig, 2017). Therefore, for the sake of precision, several community-related measures/metrics were used during this study.

3. Materials and methods

3.1 Study site

The study site was Raymond Island, part of a 100-ha fluvial island located 60 km upstream of the Gironde estuary in south-western France (44°40'38.4"N, 0°22'02.0"W). It is bordered by the main channel of the Garonne river on its west side and separated from the bank on the east by a narrow and little active Garonne annex. The island results from the connection of several small islands caused by river channelling works started in 1830. Its altitude ranges from 2 to 10 m a.s.l., and the soil displays some heterogeneity due to the aggregation of alluvium over time (silty and sand fluviosol). From the early 1900s, the island was used for fishing and agricultural activities, with a mosaic of crops, orchards, grasslands and forests (Thébault, 2012). In the 1970s, the land was converted to intensive maize production. These farming activities lasted for almost 30 years until local government authorities acquired the 44 hectares of Raymond Island in 2010 for an ecological restoration project. Because of its agricultural history and local context, this project included the maintenance of farming activities in the form of extensive sheep grazing. This required the conversion of part of the island into grassland, which led to an

ecological restoration operation which included rehabilitation of all this grassland and initiation of the experiment (Corcket et al. 2015).

After the last maize harvest in 2009/2010, about 30.5 ha were left as fallow in mid-September 2010; all vegetation was destroyed by grinding with three disk crossings. A commercial organic-labelled mixture of grassland plant species from ABE Pinault (Brittany, France) was then sown in October 2010 to rehabilitate the land. The mixture contained three Fabaceae species (*Lotus corniculatus* L., *Trifolium repens* L. and *Trifolium hybridum* L.) and three Poaceae species (*Lolium perenne* L., *Schedonorus arundinaceus* Schreb. and *Dactylis glomerata* L.). Since spring 2011, the grassland has been managed by the grazing of Scottish Blackface sheep and mechanical mowing. The flock comprises around 150-200 sheep which graze on average from March to October, although the grazing period may depend on meteorological and flooding conditions. Depending on the year and vegetation height, mechanical mowing may be performed in early summer. The grassland surface is divided into eight enclosures (four in the south of the island, numbered P1 to P4, and four in the north, numbered P5 to P8), enabling rotation of the flock during the grazing season.

3.2 Experimental design

A randomised block experiment was set up in July 2014, with one block corresponding to one enclosure. Within each enclosure ($n = 8$), we established five plots of ca. 100 m², 10 m distant from each other and determined linearly following the topography so that plots within a particular enclosure were positioned at a similar altitude ($n = 40$ plots; Figure S7). Because even minor topographical variations may have substantial consequences on flooding and soil moisture patterns, the topographical position of each experimental plot was referenced by recording the altitude of each of the four plot corners using Trimble Geo 7X, and then averaged. Within each enclosure, each plot was randomly assigned to one of the five management

treatments under test: four plots were inoculated with hay and managed differently i.e., initial grazing (IG), delayed grazing (DG), mowing (M) and late mowing (LM), and a control without hay transfer (C).

The hay donor site was floodplain grassland managed by cattle grazing and mechanical mowing, located 15 km downstream from Raymond Island (44°45'41.6"N, 0°31'41.0"W). It is part of a “bocage” composed of species-rich alluvial grasslands traditionally managed by cattle grazing and mowing, where protected species such as *Fritillaria meleagris* L. or *Oenanthe silaifolia* M.Bieb (Caze et al., 2006) are also found. The composition of plant species in the donor grassland was determined from four 16 m² plots studied in June 2013.

In order to increase the chances of transferred seed germination and seedling establishment, the standing vegetation was mown and the soil harrowed prior to hay transfer on all the experimental plots except the controls (C). The equipment consisted in 16 vertical rotary discs that each stripped the first 5 cm of soil over a width of 75 cm. Hay was collected from the donor site on 13 August 2014, when most of the species were producing seeds, and then transferred immediately to the experimental plots on the study site. The area of the hay donor grassland was approximately 9500m². Hay transfer was based on a ratio of about 3 to 1 on 32 plots of 100m². On 13 and 14 August 2014, about 1 m³ of freshly mown hay was spread by on each experimental plot (initial grazing, delayed grazing, mowing and late mowing) except for control plots (C) (see image in Figure S8).

The experimental plots differed in terms of the management method applied from the time of hay transfer. The control and initial grazing plots were not fenced so they received the same management as the entire enclosure. In particular, sheep present in the enclosure could move freely through the initial grazing plots immediately after hay transfer. The delayed grazing plots were only fenced during the first year of experiment, after which they were opened to sheep grazing in June 2015 and the fences were finally removed at the end of 2015. The

mowing and late mowing plots were fenced permanently to prevent any grazing. These plots were mowed yearly from 2015, in early summer (June) or late summer (late-August to early September) respectively (see Figure S9 for mowing dates). Depending on the year and flooding conditions, annual management of the grassland may consist of sheep grazing from April to October or mowing in June followed by sheep grazing from late July – early August to October.

3.3 Monitoring of vegetation

In order to obtain an accurate, objective and easily repeatable survey of changes to the vegetation, monitoring was performed using the pin-point method (Stampfli, 1992, 1991). The position of the data collection frame was marked using two permanent metallic pins indicating the diagonal of a 1 x 1 m² quadrat. Monitoring started at this initial position and then the 1 x 1 m² quadrat was moved successively three times to enable the monitoring of the whole 1 x 4 m² area (Figure S10), which corresponded to the minimum survey surface for grassland.

The 1 x 4 m² monitoring area was positioned at the centre of each experimental plot in order to avoid any side effects (Figure S10). Vegetation monitoring was performed twice, once in May-June 2015 and once in May 2017 (Figure S9). The pin-points were positioned every 25 cm, resulting in 64 points within the quadrat (Figure S10). A coefficient of 1 was attributed to the species contacted by a metal rod inserted vertically at each point and a coefficient of 0.5 was attributed to species present within the quadrat but not touched by the rod.

3.4 Data analysis

In each plot, raw coefficients of the sampled species were transformed into relative abundances.

The relative abundance of species *i* in quadrat *k* was calculated as follows:

$$A_{ik} = N_{ik} / \sum_{i=1}^S (N_{ik})$$

where N_{ik} corresponds the total pinpoint coefficient of species i in quadrat k and S is species richness recorded within quadrat k . For each plot, species richness and Pielou's evenness and the Community Structure Integrity Index, CSII (Jaunâtre et al., 2013) were calculated to determine the short-term success of restoration. The CSII quantifies the average proportion of species abundance in the reference communities represented within the restored community and is defined as:

$$CSII = \left[\frac{\sum_{i=1...S} (n_i - \Delta_{i,j}^-)}{\sum_{i=1...S} n_{i,j}} \right]$$

With n_i the abundance of species in the restored community and $n_{i,j}$ in the reference community, $-\Delta_{i,j}^-$ the absolute difference between abundances in the restored and reference communities when abundance is lower in the assessed community than in the reference community, and S is the total number of species in the community. CSII ranges from 0 to 1: it takes a value of 1 when all species in the restored community are at least as abundant as in the reference community, and a value of 0 when there are no common species in the restored and reference communities (Jaunatre et al., 2013). CSII thus makes it possible to focus on the abundance deficit of reference species in the community under assessment.

From the initial list of species sown for grassland rehabilitation in 2010, and the plant species composition of the reference ecosystem (donor grassland) determined in 2013 (Table S4), three different species groups could be discriminated. Species recorded during the experiment in both 2015 and 2017 were classified according to these three categories (Table S5). The *Reference* species group (*RSp*) included all species encountered in the donor grassland, except for those sown on the study site during the grassland rehabilitation in 2010. These six latter species constituted the *Initial* species group (*ISp*). The remaining species that did not belong to either of these groups constituted the *Other* species group (*OSp*). The percentage of species belonging to each group was calculated for each plot based on their presence or absence.

To assess the effects of management methods and years of monitoring on species richness, Pielou's evenness, CSII index and the percentages of each species group, linear mixed effect models (LMM) were used, with the management treatment, year and their interactions as fixed factors and the enclosure and topography as random factors. We used a log link with a Poisson error distribution for species richness and an identity link with a normal error distribution for the other variables (Crawley, 2013).

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was carried out on the whole (2015 and 2017) [quadrat x species] abundance matrix in order to detect the principal differences between management treatments according to their temporal trajectories. The total frequency of each species was calculated regardless of the management treatment. Species whose total frequency of occurrence was below 5% were removed from the database, whether they were targeted in the community or not.

For each management treatment, the three most dominant species (i.e. those with the highest average abundance), and the three species with the highest indicator values, were selected (Table S6). Indicator values were calculated using the *indval* function in the *labdsv* package (Roberts, 2016). The indicator value (IndVal) is a quantitative index that enables identification of the species most characteristic of a group (in this case, a management treatment) based on its fidelity (i.e., the species is present in most plots of this group) and specificity (i.e., the species is found mostly in this group of species belonging to a group) (Dufrêne & Legendre, 1997).

All analyses were performed using R statistical software (version 3.4.3 R Development Core Team, 2017). LMMs were run using the *lmer* function in the *lmerTest* package (Kuznetsova, Brockhoff & Christensen 2016). When necessary, multiple comparisons were run using the *CLD* function from the *emmeans* package (Lenth et al. 2019). NMDS was performed

using the *metaMDS* function from the *vegan* package (Oskanen et al. 2018) and the results were plotted using the *s.class* function from *ade4* (Chessel et al. 2004).

4. Results

The average species richness per plot ranged from 8.63 ± 1.06 to 21.37 ± 7.56 in 2015 depending on the management treatment, and increased significantly in 2017 (p-value <0.05), with values ranging from 11.13 ± 4.97 to 21.25 ± 4.59 (Table 2). Regardless of the experimental management treatment and year, the species richness of the hay-inoculated plots was significantly higher than in control plots (p-value <0.01) (Table 2, see Table S7 for cumulative species richness). Pielou's evenness was significantly affected by interactions between the year and management treatment (p-value <0.05). The lowest evenness was recorded for the control management treatment in 2017 and the highest values were reached under the initial grazing and late mowing management treatments in 2017 (Table 2).

Table 2. Mean \pm SE species richness and evenness under each experimental treatment in 2015 and 2017. "C": control, "DG": delayed grazing, "IG": initial grazing, "M": mowing, "LM": late mowing. Lower case letters indicate significant differences.

		Treatment				
		C	IG	DG	LM	M
Species	2015	8.63 ± 1.06	21.37 ± 7.56	18.37 ± 3.66	15.87 ± 3.23	15.75 ± 6.25
	2017	11.13 ± 4.97	21.25 ± 4.59	20.25 ± 4.98	18.37 ± 4.44	18.75 ± 4.23
Evenness	2015	$0.66^{bc} \pm 0.10$	$0.70^{ab} \pm 0.05$	$0.72^{ab} \pm 0.05$	$0.69^{abc} \pm 0.04$	$0.73^{ab} \pm 0.05$
	2017	$0.61^c \pm 0.05$	$0.75^a \pm 0.07$	$0.73^{ab} \pm 0.04$	$0.75^a \pm 0.03$	$0.72^{ab} \pm 0.03$

Both dominant and indicator species reflected temporal changes to the vegetation and management effects (Table S8). In 2015, the vegetation under all management treatments was dominated by *S. arundinaceus*, *D. glomerata* or *L. perenne*, corresponding to the *initial species group*, and *P. trivialis*, which belonged to the *other species group* (Table S6 and Table S8). In 2015, no indicator species was recorded under delayed grazing, late mowing and mowing

treatments, and only one species, which belonged to the *initial species group* (*S. arundinaceus*) was an indicator of the control treatment, while initial grazing was the only treatment characterised by three grassland species belonging to the *reference species group* (*Oenanthe pimpinelloides*, *Holcus lanatus* and *Hordeum secalinum*). In 2017, the three strongest indicator species under the initial grazing treatment still came from the *reference species group*, while *S. arundinaceus* remained one of the indicator species of the control treatment. At that date, indicator species under the mowing and late mowing treatments also emerged: while the late mowing treatment was characterised by species belonging to the *reference species group*, the mowing treatment was characterised by ruderal species from the *other species group*. No indicator species was detected with the delayed grazing management treatment. Finally, in 2017, while *S. arundinaceus* remained dominant regardless of the treatment, some *reference species* also became dominant in all treatments, except the control.

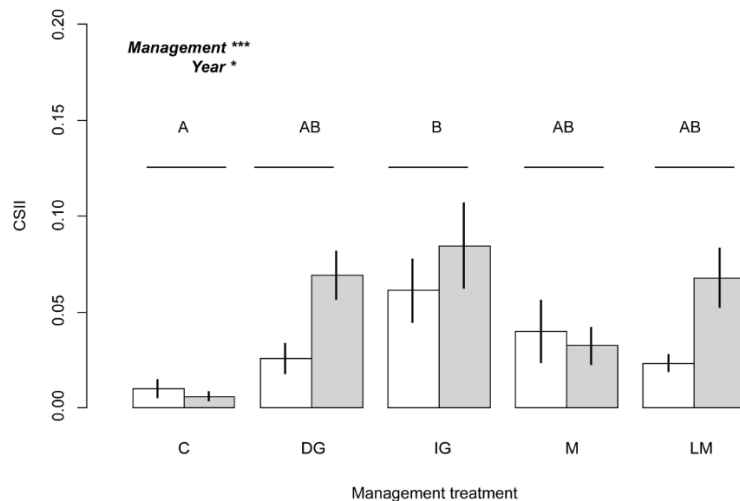


Figure 24. Mean (\pm SE) community structure integrity index (CSII) values in 2015 (white) and 2017 (grey) according to the five experimental treatments. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing. Different letters indicate significant differences between treatments.

The community structure integrity index (CSII) was significantly higher in 2017 than in 2015 (p -value <0.05) regardless of the management treatment applied (Figure 24). Whatever the year, the CSII was significantly higher under the initial grazing treatment than with the

control treatment. However, the maximum average CSII value after three years of monitoring was still low (0.09 ± 0.06 with the initial grazing management treatment).

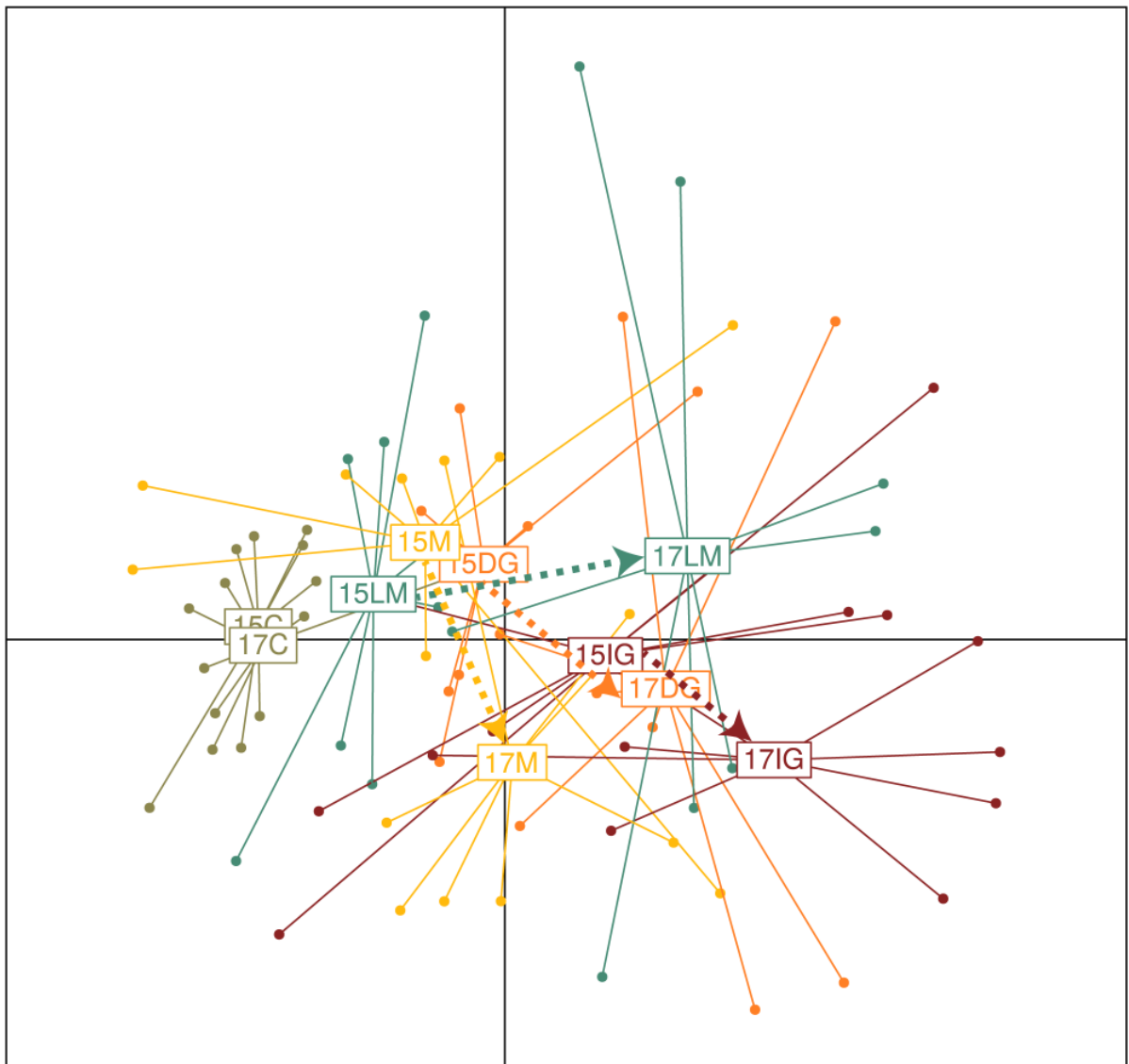


Figure 25. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) plot based on the Bray-Curtis dissimilarity of vegetation monitoring means under experimental treatments regarding species composition (40 plots \times 5 treatments \times 67 species); NMDS axis 1 is horizontal and NMDS axis 2 is vertical. Vegetation records are grouped according to year and management treatment. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing; 15: year 2015, 17: year 2017. Arrows represent vegetation dynamics between 2015 and 2017.

Projection of the plots on the NMDS axis 1–NMDS axis 2 factorial plane revealed a distinction between the years and management treatments, despite heterogeneity within each management treatment and year (Figure 25). NMDS axis 1 mostly reflected a year effect, with a shift between 2015 and 2017 directed towards the positive side of this axis, while NMDS axis 2 mainly seemed to discriminate between the management treatments (Figure 25). However,

these patterns, and particularly the magnitude and direction of temporal change, were dependent on the management treatment. First, almost no temporal change was observed with the C treatment, which remained on the negative side of NMDS axis 1. Plots within this control treatment appeared to be quite homogeneous. The temporal changes affecting the mowing, delayed grazing and initial grazing treatments occurred along both the NMDS axis 1 and NMDS axis 2, being even more marked along this second axis for mowing, while the shift tended to occur along the NMDS axis 1 for the late mowing treatment. In 2015, both axes enabled discrimination between the management treatments. The control and initial grazing treatments were separated from each other and from the three other management treatments, which were less clearly discriminated. Initial grazing in 2015 was positioned at the level of the NMDS axis 1, similar to the other hay-inoculated treatments in 2017. In 2017, all treatments were more clearly discriminated from each other, along both NMDS axis 1 and NMDS axis 2.

The ternary plot enabled formalisation of the temporal trajectory of the five treatments in terms of species proportions. In both 2015 and 2017, vegetation under the control treatment was mainly composed of the *initial species group* but also contained $21.3 \pm 10.8\%$ of species from the *other species group* (Figure 26, Table S8). Compared to the control treatment, hay inoculation significantly increased the proportion of the *reference species group*, with the initial grazing treatment only in 2015 but also with all other hay-inoculated treatments in 2017 (Figure 26, Table S9). For all treatments except the control, the temporal dynamics from 2015 to 2017 were oriented towards the *reference species group*, but to different degrees (Figure 26). This was reflected by a significant reduction in the proportion of the *initial species group* under delayed grazing (from $51.7 \pm 13.3\%$ to $33.5 \pm 10.4\%$) and late mowing (from $54.9 \pm 5.9\%$ to $34.3 \pm 11.0\%$), and a significant increase in the proportion of the *reference species group* under initial grazing (from $23.8 \pm 17.2\%$ to $47.7 \pm 17.5\%$), delayed grazing (from $15.9 \pm 5.5\%$ to 38.8

$\pm 12.4\%$) and late mowing (from $11.4 \pm 7.3\%$ to $44.5 \pm 12.2\%$), whereas no significant temporal change to the proportions of species was recorded for mowing plots (Table S9).

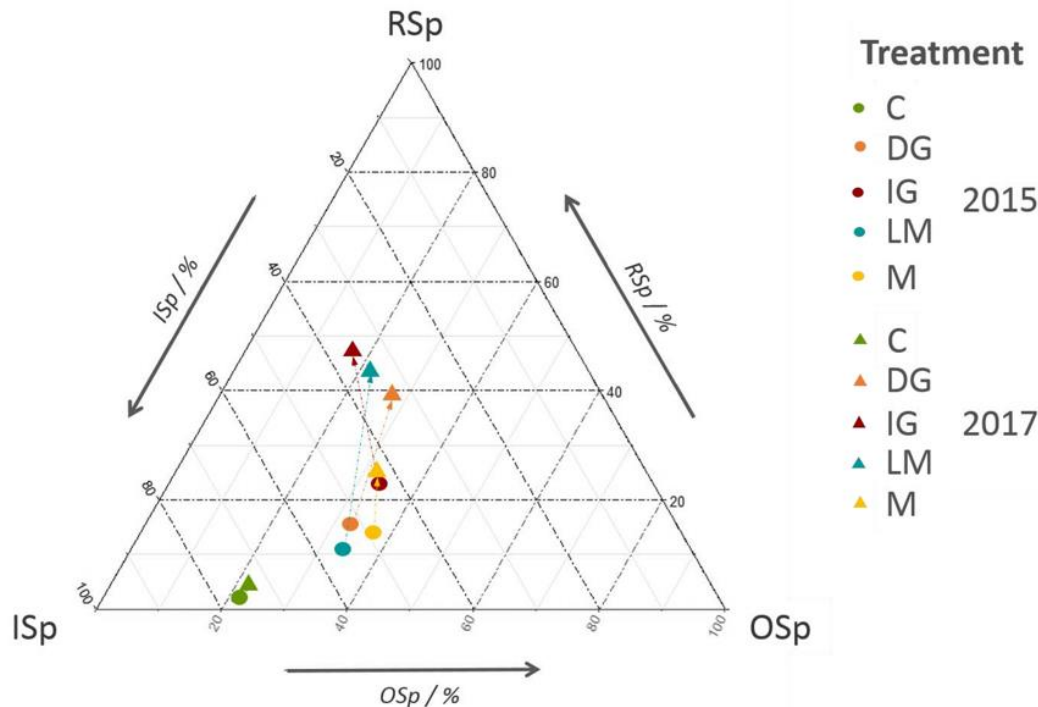


Figure 26. Ternary plot of group species represented in each modality during the two monitoring years, 2015 (circles) and 2017 (triangles). Arrows represents the dynamic of each treatment between 2015 and 2017. “RSp”: Reference species group, “ISp”: Initial species group, “OSp”: Other species group. “C”: control, “DG”: delayed grazing, “IG”: initial grazing, “M”: mowing, “LM”: late mowing.

5. Discussion

Effects of harrowing and hay transfer: opening a window of opportunity for seedling recruitment

Ten months after hay transfer and regardless of the treatment, the vegetation was still dominated by the grasses sown during the initial rehabilitation stage four years previously, i.e. *S. arundinaceus* and *D. glomerata*. These results confirm the strong influence of the vegetation matrix constituted during rehabilitation, which could exert a competitive effect and act as an efficient filter against plant re-colonisation. However, a few other species, such as *Poa trivialis*, *Helminthotheca echioides* or *Sonchus asper*, which originated from either the seed bank or seed

rain, also managed to establish themselves, probably favoured by regeneration niches opened up by sheep grazing during the four years after the rehabilitation stage (Török et al., 2011b).

In accordance with hypothesis H1, our results showed that hay transfer was able to initiate changes in the vegetation, as reflected by significantly higher species richness and evenness, along with a generally lower proportion of species sown during the rehabilitation stage (*initial species group*) in all hay-inoculated plots when compared to control plots. Such anticipated positive effects of hay transfer have been widely reported in wet grasslands (Klimkowska et al., 2007; Moreno-Mateos et al., 2015; Sengl et al., 2017), at mine sites (Baasch et al., 2012), mediterranean (Coiffait-Gombault et al., 2011; Jaunatre, 2012) and in calcareous grasslands (Kiehl et al., 2006). During our experiment, this hay transfer effect was linked to an increase in the proportion of both *reference (RSp)* and *other (OSp)* species, most of which are characteristic of fallow plant communities. Thus, the gain in species richness observed as from the first year of the experiment did not only result from hay transfer but also from expression of the seed bank that had probably been prevented previously by the strongly competitive vegetation cover generated by rehabilitation. This suggests that soil harrowing prior to hay transfer generated suitable site conditions for seedling recruitment (regeneration niche *sensu* Grubb, 1977) and opened a window of opportunity that benefited both inoculated and soil seed bank species (Hofmann and Isselstein, 2004; Török et al., 2011b).

First-year management effects on the window of opportunity

The grassland under study has been managed by sheep grazing since its rehabilitation in 2010. Because defoliation and trampling linked to grazing can cause direct damage to plants (Belsky, 1987; Lagendijk et al., 2017; Milchunas et al., 1988), enclosure of the hay-inoculated plots, at least during the first months after transfer (delayed grazing, late mowing and mowing plots), was expected to favour seedling recruitment by protecting young seedlings from such negative

grazing effects (hypothesis H2). But contrary to this expectation, initial grazing was the only hay-inoculated treatment that resulted in a significantly higher proportion of *reference species group* and CSII than the control treatment. The initial grazing treatment was also characterised by three indicator species from the *reference species group*, as from the first year of the experiment. Thus, as early as 2015, this management treatment appeared to be characterised by plant species assemblages similar to those attained under other hay-inoculated treatments in 2017 (as reflected by their positions along NMDS axes). By contrast, in 2015, fenced plots (delayed grazing, late mowing and mowing) were intermediate between the control and initial grazing plots in terms of several vegetation structure and composition metrics (e.g., position on the NMDS axis, proportions of different species groups, CSII, indicator species). These results suggest that rather than negative direct effects on seedlings, sheep grazing immediately after hay transfer exerted a positive effect on the germination and installation of seedlings. These unexpected results were probably linked to the timing of grazing, which had been applied on the experimental plots for a few months immediately after hay transfer (August to October 2014) i.e., a period during which the germination of seeds contained in the hay had not yet been initiated. Not only did trampling probably favour seed germination (Winkel and Roundy, 1991), but defoliation did not directly impact the transferred species at that development stage. On the contrary, it is likely that defoliation controlled the regrowth of standing vegetation, especially from vegetative buds that had not been destroyed by harrowing, although it could stimulate plant growth in the short term (Corcket and Moulinier, 2012). Under such conditions, the window of opportunity was kept open by the grazing-induced control of aboveground competition rather than by a disturbance-free period, as might have been expected (e.g., Balke et al. 2014).

Three-year management effects on the restoration trajectory

We expected the type and timing of management (grazing or mowing) applied to influence the magnitude and direction of the restoration trajectory (hypothesis H3). Because the delayed grazing, late mowing and mowing treatments were all applied as from spring 2015, their effects could only be reflected by the 2017 survey. Accordingly, the discrimination of plant species assemblages among these three management treatments could only be assessed in 2017. While the vegetation of all hay-inoculated treatments displayed temporal dynamics, species assemblages in the control plots tended to be similar in 2015 and 2017, and the proportion of each species group did not change significantly between 2015 and 2017. Indeed, grassland dynamics following the cessation of cropping, and even rehabilitation towards reference ecosystems is known to last for at least a few decades if no additional restoration operations are implemented (Török et al., 2011a, b). Long-term monitoring of our plots is continuing in order to confirm the trajectory imprinted by the control plots without any hay transfer.

Unlike the control treatment, the temporal dynamics of the community composition of hay-inoculated plots were of greater magnitude and resulted in 2017 in the dominance of at least one *reference species (RSp)* under all hay-inoculated treatments and a significantly higher proportion of *reference species (RSp)* in 2017 than in 2015, except for the mowing treatment. As for the indicator species in 2017, three of them were in the *other species group* characteristic of post-cultural fallow plant communities (*Convolvulus arvensis*, *H. echinoides* and *S. asper*) under the mowing treatment. By contrast, two *reference species* were indicators of late mowing and three *reference species* were indicators of the initial grazing treatment. These results suggest that the establishment of *reference species* was not only affected by the window of opportunity opened during the very early stages of the restoration operation but also by the type of management applied subsequently. While sheep grazing and mowing are expected to reduce aboveground competition and create regeneration niches (Grubb, 1977; Klimešová et al., 2010;

Török et al., 2016) for both established species and those from the seed bank, these effects may vary depending on several factors, such as their intensity or timing. For instance, sheep grazing likely maintains regeneration niches throughout the growing season, leading to a reduction in competition between species, while mowing has a short-term effect by consistently removing biomass (Hofmann and Isselstein, 2004; John et al., 2016; Tälle et al., 2016). The only difference between the mowing and late mowing treatments lies within their timing (June and September, respectively): because it is applied earlier in the growing season, mowing is likely to damage early-growing species and favour those with late growth, while late mowing will mainly remove the biomass of late-growing species, thereby creating regeneration niches for the germination of seeds dispersed earlier in the season. However, even if a *reference* species is present in the community, its relative abundance does not necessarily reflect the reference grassland, as suggested by very low community structure integrity index values.

6. Conclusion and perspectives: recommendations for restoration operations

Soil harrowing and the regeneration filters induced by the management treatments applied during our *in situ* experiment exerted significant effects on seedling recruitment. We nevertheless found evidence of the effects of management methods applied during the early stages of grassland restoration by hay transfer regarding the initiation of plant community dynamics towards reference ecosystems. In particular, although the early temporal dynamics of plant communities after hay transfer were roughly oriented towards reference ecosystems, we observed a divergence of floristic composition between the four hay-inoculated treatments. If a restoration operation is designed to accelerate the establishment of *reference* species, one can strongly recommend management techniques that will keep windows of opportunity open between seed transfer and germination. During the present study, this was achieved by sheep grazing, which probably also had positive effects on seeds due to trampling (initial grazing treatment). This method should however be applied with caution and match the timing between

hay transfer and seedling recruitment, in order not to damage young seedlings. Traditional grassland management based on defoliation by grazing or mowing may further support community dynamics towards reference ecosystems.

Practitioner managing restoration operations should therefore consider three essential features of these trajectories: origin, magnitude and direction. In our experiment, the origin of a trajectory was determined not just by the hay transfer operation but also by the management applied at the same time. Subsequent management treatments seemed to influence both the magnitude and direction of the trajectory. Future investigations are therefore necessary and would, in particular, benefit from functional approaches. Monitoring of our study plots is continuing in order to determine the importance of these initial stages of restoration to long-term trajectories.

Authors' contributions

E.C., M.-L.B. and D.A. conceived the idea and designed the experiment. E.C., M.-L.B. and D.A. took part in installing the experiment. All authors collected field data. M.G., M-L.B and D.A analysed the data and wrote the manuscript. All the authors contributed to the draft and gave final approval to the manuscript.

Acknowledgments

The article formed part of the REZOH project, which was funded by Bordeaux Métropole, Agence de l'Eau Adour Garonne and the Département de la Gironde. The study also received financial support from the French Ministry for Ecology (AAP "Restauration de milieux remarquables ou sensibles" from Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020) and from the Communauté de Communes du Vallon de l'Artolie and Communauté de Communes Convergence Garonne. M.G. also received a grant from French MESR.

The authors would like to thank Armin Bischoff for his help in designing the experiment, and Pablo Massart, Mélanie Thierry and Audrey Castagnos for their assistance with field data collection. We are also grateful to the Communauté de Communes du Vallon de l'Artolie for organising the hay transfer operation, the Département de la Gironde for providing access to the reference grassland in Cadaujac and Inge van Halder, Julie Chenot, Antoine Corcket, Maxime Corcket and the AMAP de l'Artolie for field assistance during the hay transfer operation. We thank Victoria Hawken for the English corrections.

Data accessibility: We agree to deposit our data in a public repository.

Chapitre 5 : Transfert et applications des connaissances de restauration, site d'Olives.

1. Introduction

Le site d'Olives est localisé sur la commune de Parempuyre, au nord de la métropole bordelaise. Il s'étend sur 86 Ha sur la rive gauche de la Garonne, entre le canal de Bordes et la Jalle d'Olives (Figure 10, Chapitre 2) en zone basse inondable. De 1974 à 2004, le site a été exploité pour des activités de maïsiculture intensive. Son rachat en 2004 a été caractérisé par une activité agricole plus raisonnée et une diversification de cultures. Bordeaux Métropole a acquis ce site en 2016 avec, pour rappel, trois objectifs (Langlois 2019) :

- Restaurer la fonction écologique et hydraulique des parcelles du site pour permettre sa reconnexion avec le secteur de marais dans lequel se situent les parcelles.
- Installer une activité agricole extensive compatible avec la nature humide du site, permettant de valoriser et d'intégrer la zone humide dans un circuit court et local de production.
- Valoriser le site d'Olives pour le public en créant un projet de sensibilisation sur les marais, sur la partie la plus basse, non destinée aux activités agricoles.

Pour remplir ces objectifs, Bordeaux Métropole, porteur du projet, s'est entouré de plusieurs acteurs. Le bureau d'étude ARTELIA a apporté son expertise pour les études hydrauliques. Un inventaire de la biodiversité a été réalisé par le bureau d'études BIOTOPE. Une étude pédologique menée par des étudiantes de Bordeaux Sciences Agro a pu définir les différents types de sols rencontrés sur le site et leur potentialité écologique et agricole pour le projet. Enfin le laboratoire BIOGECO a été mobilisé pour l'aide à la décision quant aux opérations de restauration écologique. Notre contribution a eu pour but d'apporter l'expertise

de restauration écologique en proposant des pistes de protocoles de restauration. Ce chapitre présente les éléments concernant la restauration écologique de la partie à vocation prairiale du site d'Olives. Les pistes de réflexion sont basées sur les études précédemment présentées. En parallèle, des réflexions ont été menées sur une autre zone du site, non destinée à des activités agricoles (vocation de roselières, mégaphorbiaies notamment), en particulier dans le cadre du stage de Morgane Langlois (2019). Cet aspect ne sera pas traité dans le présent document.

2. Rappel concernant les opérations mises en place sur le site

Suite aux discussions avec les différents partenaires et parties sollicitées lors des comités de pilotage, il a été décidé de gérer le site selon trois secteurs en lien notamment avec la réalisation de travaux hydrauliques et le déplacement de la pompe : (1) une zone à l'Ouest de la parcelle déconnectée de toute influence de la pompe, à vocation de marais à héliophytes ; (2) une zone de prairie naturelle sous faible contrôle hydraulique dans le secteur intermédiaire Sud du site ; (3) une zone à vocation de prairie gérée par pâturage et soumise aux actions de pompage dans le secteur intermédiaire Nord et la partie Est du site (voir Chapitre 2).

Tandis que la zone Ouest est laissée en libre évolution depuis l'arrêt de la maïsiculture, la zone intermédiaire et Est, à vocation agricole, a été ensemencée en 2017 et 2018 par un mélange commercial de quatre Poaceae (*Lolium hybridum* Hausskn, *Schedonorus arundinaceus* Schreb, *Lolium perenne* L. à 10% et *Dactylis glomerata* L. à 10%) et deux Fabaceae (*Trifolium repens* L. et *Trifolium pratense* L.) (Figure 18, Chapitre 2) sur le modèle de la réhabilitation de l'Ile Raymond.

C'est sur cette base que l'étude de la végétation réalisée par BIOGECO en 2019 ainsi que les scénarios de restauration et options de suivis présentés ci-après ont été élaborés.

3. Etude de la végétation en place

Un dispositif d'échantillonnage de la végétation a été mis en place en 2019 afin de caractériser les communautés végétales présentes sur le site et en vue du suivi de la dynamique de ces communautés suite au réensemencement de la prairie (Langlois, 2019). Pour ce faire, des relevés de végétation ont été établis de façon systématique, espacés de 150 m. Sur cette base, l'échantillonnage a été stratifié par type de sol (Figure 16, Chapitre 2), celui-ci étant supposé influencer les dynamiques à venir de la végétation. Ainsi, les relevés à l'intersection de deux types de sols différents ont été supprimés. Au total, 17 relevés floristiques de 16 m² ont été réalisés (Figure 27) les 13 et 14 mai 2019 (Langlois 2019) à raison de 5 quadrats d'1m² positionnés à chaque angle et au centre du relevé (cf. Chapitre 2, Alfonsi 2016).

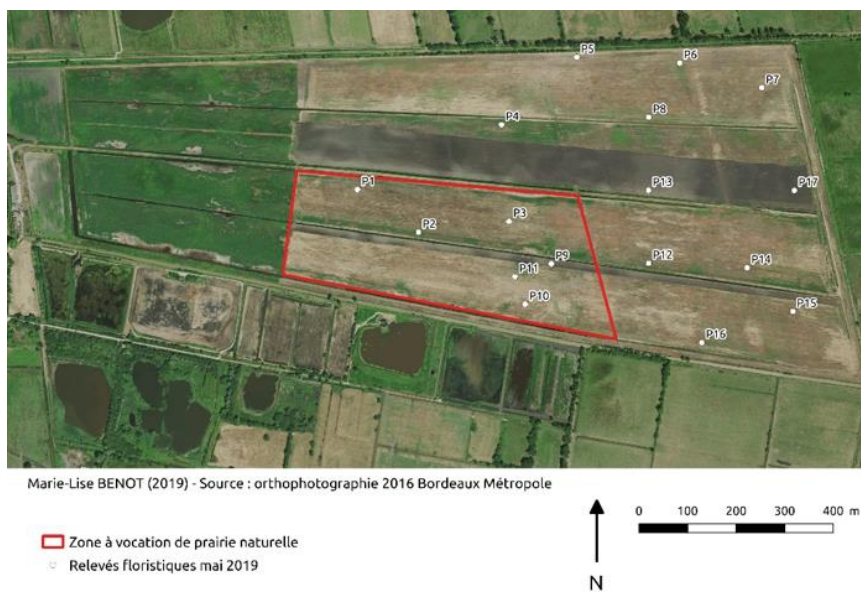


Figure 27. Positionnement des points de relevés sur la partie prairiale (Est) du site d'Olives, avec le secteur à vocation naturelle encadré en rouge.

Dans chaque quadrat, les espèces présentes et leur coefficient d'abondance (échelle de dominance ou Domin scale, cf. Chapitre 2, Alfonsi 2016) ont été notés. Cette méthode présentée dans le chapitre 2, se base sur des classes d'abondance des espèces et permet de quantifier l'hétérogénéité de la végétation au sein des relevés. La majeure partie des relevés

floristiques a été réalisée sur végétation fauchée (la réalisation de la fauche ayant eu lieu juste avant ou en même temps que les relevés floristiques). De fait, malgré la relative homogénéité de la végétation, du faible nombre d'espèces rencontrées et de l'utilisation de l'échelle de dominance pour la quantification de l'abondance des espèces, la précision des relevés floristiques s'est trouvée limitée par cette date de fauche relativement précoce. En particulier, les critères végétatifs ont été utilisés pour les déterminations et n'ont pas toujours permis d'identifier de manière certaine les espèces rencontrées.

Au total, 33 espèces ou groupes d'espèces ont été recensés sur les 17 relevés floristiques (Table 3). Les espèces issues du semi initial représentent en moyenne $62,3 \pm 6,9$ (se) % des occurrences et $94,2 \pm 4,5$ (se) % des abondances relatives (Table 3). Parmi celles-ci, seules les Poaceae ont été majoritairement retrouvées, *T. repens* n'ayant été rencontré que dans un relevé et *T. pratense* n'ayant pas été recensé. En particulier, *D. glomerata* a été recensé dans tous les relevés et *S. arundinaceus* dans 16 relevés (Table 4). A elles seules, ces deux Poaceae représentent $67,1 \pm 7,1$ (se) % de l'abondance relative des espèces recensées dans les relevés (Table 3). Les relevés floristiques ont montré une très forte homogénéité de la végétation liée au semis. Seuls quelques relevés se distinguent. En premier lieu, les relevés P5 à P8 sont les seuls présentant une forte abondance des ray-gras, notamment *L. hybridum*. Ces relevés sont positionnés dans la zone la plus au nord, occupée par de la maïsiculture en 2017 et n'ayant été ensemencée qu'en 2018 (Figure 18, Chapitre 2). Cette différence par rapport aux autres relevés s'explique soit par le fait que le mélange semé en 2018 présentait en réalité des différences de composition spécifique par rapport au semis de 2017, soit par une différence temporelle dans la dynamique du mélange (disparition du ray-gras au profit du dactyle notamment). Le relevé P1, situé le plus à l'Ouest du site contient plusieurs espèces non semées (Table 3), notamment la houlque laineuse (*Holcus lanatus*) et la vergerette (*Erigeron sp.*), espèces également retrouvées sur la partie Ouest du site (Langlois 2019). Le relevé P5, de par sa position en

bordure Nord du site Olives, présente également quelques espèces certainement issues de la lisière boisée, telles que la ravenelle (*Synapsis arvensis* – détermination à confirmer), le gaillet grateron (*Galium aparine*) ou la luzerne tachetée (*Medicago arabica*). Une situation similaire est rencontrée pour le relevé P10, au Sud du site, bien que les espèces non semées soient différentes (*Cerastium glomeratum*, *Erigeron sp.*, *Poa annua*, *P. trivialis*) Enfin, le relevé P6 est localisé dans une petite dépression où la végétation est dominée par le grand plantain (*Plantago major*) et où la présence de la renoncule à feuille d'ophioglosse (*Ranunculus ophioglossifolius*), espèce protégée au niveau national, est suspectée (cette donnée nécessitera néanmoins une confirmation, une confusion avec la renoncule flammette, *Ranunculus flamula* étant possible).

Table 3. Richesse spécifique des relevés et répartition des occurrences et des abondances relatives entre les espèces semées initialement et les autres espèces.

Relevé	Richesse spécifique	Occurrence des espèces semées (%)	Occurrence des autres espèces (%)	Abondance relative des espèces semées (%)	Abondance relative des autres espèces (%)
P1	10	30,0	70,0	92,5	7,5
P2	4	50,0	50,0	99,5	0,5
P3	5	40,0	60,0	98,7	1,3
P4	5	60,0	40,0	99,4	0,6
P5	13	38,5	61,8	95,9	4,1
P6	16	25,0	75,0	23,3	76,7
P7	7	57,1	42,9	98,8	1,2
P8	5	60,0	40,0	98,2	1,8
P9	2	100,0	0,0	100,0	0,0
P10	8	25,0	75,0	96,6	3,4
P11	3	66,7	33,3	99,7	0,3
P12	3	66,7	33,3	99,6	0,4
P13	2	100,0	0,0	100,0	0,0
P14	2	100,0	0,0	100,0	0,0
P15	4	50,0	50,0	99,5	0,5
P16	2	100,0	0,0	100,0	0,0
P17	2	100,0	0,0	100,0	0,0

Table 4. Liste des espèces recensées et de leur nombre d'occurrence sur les 17 relevés

Nom scientifique	Nombre d'occurrences
<i>Atriplex cf. prostrata</i>	1
<i>Caryophyllaceae</i> indéterminée	3
<i>Cerastium cf. glomeratum</i>	4
<i>cf. Synapsis arvensis</i>	1
<i>Cirsium arvense</i>	1
<i>Dactylis glomerata</i>	17
<i>Epilobium tetragonum</i>	1
<i>Erigeron sp.</i>	5
<i>Fraxinus excelsior</i>	1
<i>Galium aparine</i>	1
<i>Helminthotheca echoides</i>	1
<i>Holcus lanatus</i>	1
<i>Hypochaeris sp.</i>	1
<i>Lolium perenne</i>	6
<i>Lolium hybridum</i>	4
<i>Medicago arabica</i>	1
<i>Plantago major</i>	1
<i>Poa annua</i>	2
<i>Poa trivialis</i>	6
<i>cf. Ranunculus ophioglossifolius</i>	1
<i>Ranunculus cf. sardous</i>	2
<i>Ranunculus sp.</i>	1
<i>Rumex crispus</i>	1
<i>Rumex sp.</i>	1
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	16
<i>Sonchus asper</i>	5
<i>Taraxacum officinale</i>	1
<i>Trifolium repens</i>	1
<i>Verbena officinalis</i>	1
<i>Veronica sp.</i>	3
Non déterminée 1	1
Non déterminée 2	1

4. Pistes de restauration

Les éléments de réflexion qui suivent concernent les pistes de restauration écologique de la zone intermédiaire Sud (Figure 14). Cette zone fait une quinzaine d'hectares et a pour vocation de constituer la partie prairie naturelle du site d'Olives. Nos propositions sont basées sur les études menées sur les parcelles anciennement utilisées pour de la maïsiculture du Parc des Barails et de l'Île de Raymond.

De manière similaire aux opérations réalisées sur l'Île de Raymond, la zone à vocation prairiale du site Olives a connu une phase de réhabilitation par semis d'espèces fourragères (Chapitre 2). Cette étape a permis l'établissement d'un couvert végétal prairial répondant aux attentes de l'agriculteur, à savoir la production de fourrage. Néanmoins, à partir de la matrice prairiale ainsi obtenue, plusieurs scénarios de restauration peuvent être envisagés, de la restauration passive, à des opérations plus ou moins interventionnistes (préparation des conditions initiales, apports biologiques). Étant donnée la surface du site (plus de 60 ha pour l'ensemble de la zone à vocation prairiale dont environ 15 ha à vocation de prairie naturelle), la mise en oeuvre d'opérations de restauration active, si elle constitue l'option choisie, ne se fera pas sur l'ensemble de la zone, mais sur de plus petites surfaces.

4.1 Préparation des conditions initiales

Dans le cadre de la restauration, la préparation des conditions initiales du milieu est mise en place pour permettre une meilleure installation des espèces (Czerwinski et al., 2018). Cette préparation peut passer par différentes méthodes : de la simple fauche à une excavation du sol (Albert et al., 2019 ; Czerwinski et al., 2018 ; Klimkowska et al., 2015). Dans cette thèse, les méthodes de fauche (Chapitre 3) et de retournement de sol (Chapitre 4) ont été développées et testées séparément ou de façon combinée. Dans le contexte du site d'Olives, la méthode de

fauche tardive est à privilégier. L'étude effectuée sur l'Île de Raymond a pu démontrer les aspects intéressants de la fauche avec export combinée au hersage : l'ouverture du milieu par celui-ci a permis aux espèces de la communauté visée de s'installer dès les premières phases de restauration (Chapitre 4). Ces deux techniques effectuées avant tout apport sont facilement applicables sur une grande surface, et ne présentent pas les aspects négatifs potentiellement associés au labour profond (e.g., déstructuration et érosion du sol, impacts sur les communautés biotiques). Compte tenu de l'affaissement du sol observé sur la parcelle d'Olive et le type de sol tourbeux caractéristique du secteur intermédiaire Sud, le retournement de sol n'a pas été préconisé étant donné le risque de dégradation supplémentaire qu'il induirait. De plus, le retournement du sol, même profond (40 cm), n'a pas été concluant sur l'efficacité de l'installation des espèces apportées sur les parcelles retournées par rapport à celles non retournées (Chapitre 3).

4.2 Transfert de matériel biologique

La restauration passive se base sur les processus de succession spontanée. Cette dernière dépend des conditions du milieu et nécessite que des seuils d'irréversibilité n'aient pas été franchis, éloignant le milieu des conditions de l'écosystème de référence. Cette méthode pré-requiert également une proximité avec les sources de propagules (Jones et al., 2018), permettant ainsi la recolonisation spontanée. Le site d'Olives s'inscrit dans un paysage diversifié avec des sources de propagules aux alentours, rendant la recolonisation spontanée envisageable. Des espèces pourront s'installer au fur et à mesure de la dynamique naturelle du milieu par dispersion, particulièrement aux bordures du secteur. Néanmoins, cette recolonisation spontanée prend généralement de nombreuses années : environ une dizaine d'années pour que la composition en espèces et leur dominance s'approche du milieu de référence (Rupprecht et al., 2016 ; Stadler et al., 2007). Ainsi, le transfert de matériel biologique peut représenter une alternative ou une solution complémentaire pertinente pour accélérer la trajectoire de

restauration du milieu. Comme nous l'avons vu précédemment, plusieurs types de transferts de matériel biologique peuvent être envisagés.

4.2.1 Semis de graines

Cette méthode se base sur l'apport de graines sous forme de mélange reflétant, dans la mesure du possible, les proportions de chaque espèce de la communauté exprimée dans l'écosystème de référence (Hedberg and Kotowski, 2010a). Ces mélanges sont souvent simplifiés car ils sont fortement dépendant de la disponibilité des graines des espèces à intégrer. Les semis apportés dans l'expérimentation du Parc des Barails a testé deux niveaux de densité et de diversité d'espèces (Chapitre 3). Les résultats ont été concluants sur l'installation des espèces apportées par les deux types de semis par rapport aux carrés expérimentaux dans lesquels aucun apport n'a été effectué.

Le niveau le plus bas testé dans cette expérimentation (LD) correspond (à quelques différences près dans les choix d'espèces) aux semis effectués lors des opérations de réhabilitation tant sur le site Olives que sur l'Île de Raymond. Si ce type de semis permet une réhabilitation rapide des fonctions prairiales ainsi que l'initiation de la trajectoire de restauration vers l'écosystème de référence lors des premiers stades de restauration, la dynamique de la végétation à plus long terme restera dépendante de l'enrichissement du milieu en espèces par des processus de dispersion et de colonisation spontanée. Les opérations menées jusqu'à maintenant sur le site d'Olives ont fait que la situation actuelle est similaire à la situation initiale considérée dans l'expérimentation sur l'Île de Raymond (Chapitre 4). Or, les placettes de contrôle dans l'expérimentation menée sur l'Île de Raymond, sur lesquelles seul ce semis prairial initial a eu lieu, ont montré très peu d'évolution en termes de composition spécifique par rapport aux placettes expérimentales inoculées de foin. Cela est également soutenu par la

littérature qui a démontré le caractère lent ou peu prédictible de cette méthode dans beaucoup de cas (Török et al., 2011b).

Ainsi, un semis de graines plus complet, c'est-à-dire contenant un nombre plus important d'espèces caractéristiques du milieu de référence, pourrait être mis en place sous forme d'inoculum. Néanmoins, cette méthode pose la question de l'origine des graines semées. Dans la mesure du possible, les graines d'espèces cibles devraient être collectées localement, sur des parcelles aux alentours du site à restaurer. Cette méthode s'avère donc très coûteuse en temps, puisqu'elle nécessite une collecte manuelle ciblée sur les espèces d'intérêt. De plus, elle s'avère très dépendante de la phénologie des espèces, et du niveau de maturité des graines qui semble être un paramètre important pour leur germination, mais qui demeure à ce jour mal connu (Emilie Chammard, CBNSA, communication personnelle). Bien qu'étendue à des territoires de surface relativement importante, la filière « Végétal Local » (vegetal-local.fr) représente une bonne opportunité de fourniture de graines pour des opérations de restauration. Ainsi, que les graines soient collectées manuellement aux alentours du site ou issues de filières de production locale, des inoculums pourraient être envisagés. Les placettes à inoculer seraient préalablement fauchées et hersées afin de limiter la compétition par la végétation en place et de favoriser l'installation des espèces semées.

4.2.2 Transfert de foin

Le transfert de foin est une méthode qui se base sur le prélèvement d'un volume de biomasse contenant des inflorescences et infrutescences mûres en provenance d'un site donneur, qui est ensuite étalé sur le site receveur. Cette action doit s'effectuer le plus rapidement possible après collecte pour garantir la bonne qualité du foin et notamment minimiser les pertes de graines qui peuvent avoir lieu lors du séchage, de la manipulation et du stockage du foin, ou par fermentation dans le cas de foin frais. Le ratio de surface site récepteur:site donneur est établi

dans la littérature entre 1:2 et 1:10 (Török et al., 2011b). Dans l'expérimentation menée sur l'Île de Raymond (Chapitre 4) et le parc des Barails (Chapitre 3) le ratio 1:3 a été appliqué (Scotton, 2016). Les résultats n'ont pas abouti aux mêmes résultats dans les deux expérimentations menées, avec un succès net sur l'Île de Raymond alors que cette modalité d'apport biologique s'est avérée être la moins efficace dans le cas de l'expérimentation sur le parc des Barails. Cette différence peut s'expliquer en premier lieu par la méthode de prélèvement. En effet, la fauche du foin via des appareils agricoles puis leur mise en balles comme cela a été le cas pour le foin collecté sur les prairies de la RNN des marais de Bruges puis inoculé au Parc des Barails, peut influencer la qualité du foin en causant la perte des graines. Au contraire, sur l'Île de Raymond, le foin a été également fauché mécaniquement, mais il a été immédiatement transféré sur le site à restaurer et étalé *in situ* (Corcket et al. 2015, Figure S8). Dans les deux cas, une fauche tardive a été effectuée pour correspondre aux périodes de prélèvements appropriées aux zones humides et aux plantes associées (de juillet à fin août) (Török et al., 2011b). Contrairement au semis de graines, le transfert de foin est considéré comme non-sélectif puisqu'il permet d'apporter toutes les graines des espèces étant arrivées à maturité lors du prélèvement du foin (Albert et al., 2019; Kiehl and Pfadenhauer, 2007; Sengl et al., 2017). La communauté transférée est ainsi fortement dépendante de la saison de même que de l'année de prélèvement. Outre le mode de prélèvement, la qualité du foin transféré sur l'expérimentation du Parc des Barails a très probablement été influencée par la quantité d'inflorescences produites lors de l'année de prélèvement (2017), qui s'est révélée être une année peu productive (observations personnelles).

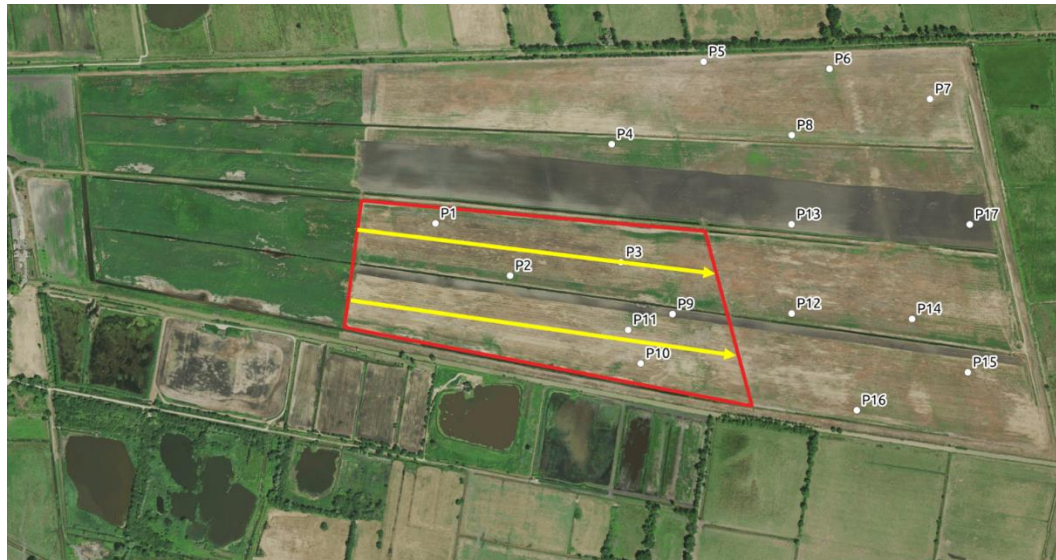
4.2.3 Transfert de monolithe de sol

Le transfert de monolithes de sol consiste à transférer le substrat, le sol, et sa végétation depuis la prairie donneuse vers celle en restauration, incluant les mycorhizes et la faune associées à la communauté floristiques (Hedberg and Kotowski, 2010a). Comme déjà démontré dans la littérature (e.g., Török et al. 2011b), le transfert de monolithes sol effectué sur le Parc des

Barails (sous forme d'inoculums de 20 x 20 x 20 cm³) s'est avéré être la méthode la plus efficace car les espèces présentes dans les blocs de sol transférés se sont bien exprimées lors de la saison de végétation suivant la mise en place de l'opération. De plus, comme elle permet le transfert non seulement des graines contenues dans le sol, mais également de bourgeons végétatifs viables, cette technique peut s'avérer moins dépendante des aléas climatiques et de la phénologie que celles basées uniquement sur le transfert de graines (semis, transfert de foin). Cependant, un suivi de la colonisation des espèces présentes dans le bloc vers le reste du milieu reste à explorer. En effet, deux ans après le transfert, la colonisation s'est avérée très limitée (observations personnelles). Cette colonisation doit être caractérisée en termes de temps et de surface colonisée autour du bloc de transfert. Pour rappel, cette méthode peut être particulièrement destructive pour la prairie donneuse selon les volumes à transférer et demeure de fait limitée à de très petites surfaces.

4.3 Dispositif expérimental d'inoculation

Des inoculums pourront être entrepris sur le secteur. Une méthode intéressante serait de les mettre en place selon un transect Ouest-Est au centre de la prairie à restaurer. Les inoculums pourront être espacés de 10 à 50 m entre eux en fonction de la surface inoculée (entre 16 et 100 m², surfaces testées respectivement dans les expérimentations des chapitres 3 et 4) (Figure 28). La prairie de référence et donneuse du matériel biologique à apporter pourra être choisie en concertation avec les différents acteurs du projet et des sites à proximité. Les prairies donneuses des expérimentations précédentes pourront être envisagées.



Marie-Lise BENOT (2019) - Source : orthophotographie 2016 Bordeaux Métropole

- Zone à vocation de prairie naturelle
- Relevés floristiques mai 2019

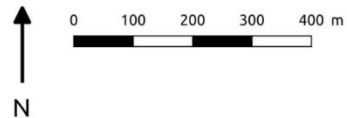


Figure 28. Positionnement des points de relevés sur la partie prairiale (Est) du site d'Olives, avec le secteur à vocation naturelle encadré en rouge. La flèche jaune symbolise le transect le long duquel seraient effectués les inoculums. Les points de relevés floristiques permettront le suivi de la dynamique du milieu

Un tableau récapitulatif des pistes de restauration a été établi pour faciliter la prise de décision (Table 5)

Table 5. Récapitulatif des différentes pistes de restauration écologiques présentant pour chacune leurs avantages et leurs inconvénients.

Méthode de restauration	Avantages	Inconvénients
Restauration passive (faisant suite à la réhabilitation fonctionnelle)	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Aucune intervention à prévoir pour sa mise en place ✓ Les espèces s'installant sur le site sont adaptées aux conditions écologiques locales (écotype) 	<ul style="list-style-type: none"> ✗ Prend du temps (≈ 10 à 15 ans) ✗ Dépendant des milieux environnants et de la capacité de dispersion des espèces
Semis de graines	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Facile à mettre en place ✓ Apport d'espèces cibles de la référence en respectant les proportions dans lesquelles elles sont retrouvées 	<ul style="list-style-type: none"> ✗ Disponibilité des graines en fonction des espèces ✗ Veiller à préserver la localité de la provenance des espèces
Transfert de foin	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Facile à mettre en place ✓ Apport des infrutescences et des inflorescences de l'ensemble des espèces du site donneur s'exprimant lors du prélèvement ✓ Résultats très concluants d'après la littérature scientifique 	<ul style="list-style-type: none"> ✗ Dépendant de l'année pour la qualité du foin (nombre d'espèces s'exprimant) ✗ Procéder au transfert du site donneur vers le site à restaurer le plus rapidement possible ✗ Méthode ne pouvant être appliquée qu'une fois par an et choix de la phénologie importante pour la sélection des espèces (en fin d'été à privilégier pour les prairies humides)
Transfert de sol	<ul style="list-style-type: none"> ✓ Transfert complet de la communauté de référence/site donneur 	<ul style="list-style-type: none"> ✗ Destructeur pour le site donneur ✗ Méthode ne pouvant s'appliquer que sur de très petites surfaces

5. Gestion appliquée

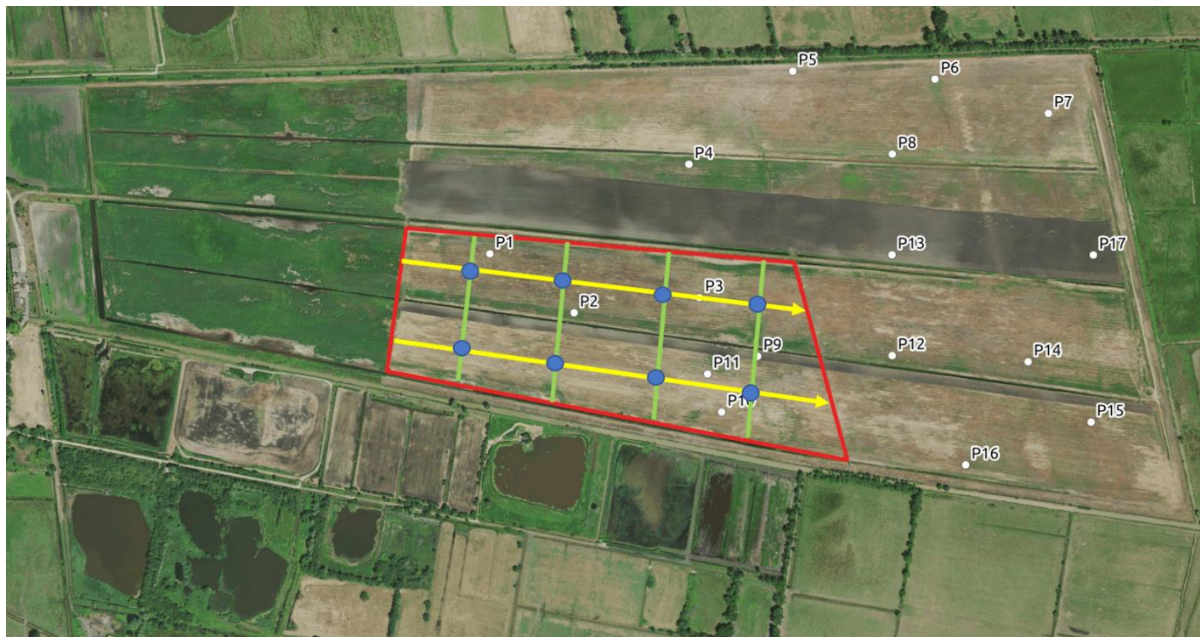
Une fois la ou les méthodes de transfert de matériel biologique sélectionnée(s), la gestion appliquée immédiatement après transfert ainsi qu'à plus long terme doit être soigneusement envisagée. L'expérimentation menée sur l'Île de Raymond a permis de montrer que, de manière surprenante, l'absence de protection des inoculums contre le pâturage par les moutons avait favorisé l'expression des espèces apportées, accélérant ainsi l'initiation de la trajectoire vers l'écosystème de référence. Bien que cet effet semble tamponné lors des années suivantes (Chapitre 4 : The effects of management on vegetation trajectories during the early stage restoration of previously arable land after hay transfer.), cette observation s'avère très intéressante du point de vue opérationnel, puisqu'elle suggère que la mise en place d'exclos à la fois coûteux en temps et en matériel, et potentiellement gênante pour l'utilisation des parcelles, n'est pas nécessaire. Néanmoins, il est important de souligner que ce résultat est certainement très dépendant de l'adéquation entre le moment et la durée de présence des troupeaux sur le site et de la phénologie des espèces. Dans le cas de l'expérimentation sur l'Île de Raymond, les moutons ont été présents sur le site entre le moment du transfert de foin et la potentielle germination automnale des espèces transférées. Ainsi, le pâturage a permis à la fois un contrôle de la reprise de croissance des espèces initialement présentes dans la matrice végétale (principalement la fétuque élevée, *S. arundinaceus*) par défoliation des jeunes repousses, et une implantation au sol des graines transférées par l'action de piétinement. Si elles étaient étendues sur une période plus longue, au-delà de la germination de ces graines, ces deux composantes du pâturage auraient potentiellement fortement endommagé les jeunes plantules (Chapitre 4).

En termes de gestion à plus long terme, une fauche annuelle favoriserait la succession écologique du cortège floristique vers la communauté établie comme référence (Chapitre 4).

Cette méthode est très largement applicable à l'échelle du secteur concerné. Elle permettrait de créer des ouvertures pour l'installation des espèces apportées et également une ouverture pour la colonisation du milieu au fur et à mesure des années. L'étude effectuée sur l'Île de Raymond a pu démontrer l'efficacité de la fauche annuelle tardive (fin août – début septembre) sur l'installation des espèces après trois années de restauration écologique. *A contrario*, une fauche trop précoce, comme celle appliquée actuellement, risque de limiter la production de graines et de freiner l'installation des espèces inoculées ainsi que leur dispersion sur l'ensemble du site. La mise en place d'un pâturage extensif offre également des résultats similaires favorisant l'installation du cortège floristique visé et est en accord avec la politique agricole envisagée pour le site d'Olives.

6. Protocole de suivi

Les opérations de restauration proposées ci-dessus ne s'appliqueront pas à l'ensemble de la parcelle prairiale. Aussi, deux dispositifs de suivis pourront être mis en place. Le premier aura pour objectif l'étude de la dynamique de la végétation dans le cadre de la restauration passive (recolonisation spontanée) à partir de la matrice prairiale en place. Le second, ciblé sur les inoculums, visera à valider ou non les trajectoires suite aux opérations de restauration active. Ces deux suivis seront effectués sous la forme de relevés floristiques au cours du printemps. Le suivi de la restauration active devra être réalisé dès l'année suivant la mise place de la restauration écologique, et maintenu à raison d'un suivi toutes les deux années comme établie sur l'Île de Raymond (Chapitre 4). Le suivi de la recolonisation spontanée pourra être plus espacé dans le temps (e.g. un suivi tous les cinq ans). Ce suivi pourra être effectué sur la même base de suivis floristiques établi par Langlois (2019). Les suivis des inoculums et de la colonisation du milieu à partir de ceux-ci pourront être effectués via des transects perpendiculaires au transect d'inoculation (Figure 29), dont le centre serait l'inoculum.



Marie-Lise BENOT (2019) - Source : orthophotographie 2016 Bordeaux Métropole

- ▭ Zone à vocation de prairie naturelle
- Relevés floristiques mai 2019

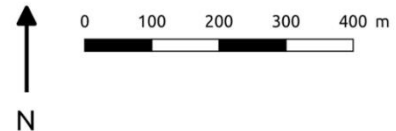


Figure 29. Représentation schématique du dispositif de suivi des inoculations de matériel biologique sur le secteur prairial

6.1 Suivi de la dynamique de la végétation par recolonisation spontanée de la parcelle prairiale (restauration passive)

Ce suivi pourra s'appuyer sur le dispositif de relevés floristiques mis en place en 2019 (Langlois, 2019 ; Figure 27). L'objectif de ce dispositif est double :

- 1- l'utilisation de relevés permanents permettra un suivi rigoureux de la dynamique temporelle de la végétation (turn-over d'espèces, modifications d'abondances) ;
- 2- le dispositif de suivi pourra également être utilisé pour la cartographie de la dynamique spatio-temporelle de la végétation. Pour ce faire, la disposition des relevés sur l'ensemble de la parcelle et la stratification de l'échantillonnage en fonction des types de sol a été réfléchi de manière à capturer au mieux les potentielles variations spatiales de la végétation. En effet, depuis le semis d'espèces fourragères ayant constitué

la phase de réhabilitation fonctionnelle de la prairie, la végétation est très homogène (Figure 18 ; Chapitre 2 ; Table 3 et Table 4). Néanmoins, le mode de gestion des différentes zones (deux phases temporelles de réhabilitation, en 2017 puis en 2018, gestion hydraulique et potentiellement agricole différenciées) ainsi que les types de sols sont autant de facteurs susceptibles d'influencer les changements de végétation.

La phase de cartographie (objectif 2) nécessitera une fréquence et une intensité d'échantillonnage plus importantes. En effet, un projet est actuellement en cours de préparation avec Bordeaux Métropole, le Conservatoire Botanique National Sud Atlantique, Biogeco et la société I-Sea, spécialisée dans la télédétection. L'utilisation de la télédétection pour la cartographie à forte résolution spatiale et typologique nécessite en effet un nombre important de données de terrain (Lapié 2017). Aussi, les compléments pouvant être apportés au dispositif déjà en place (Langlois 2019) devront être discutés avec l'ensemble des partenaires impliqués.

6.2 Suivi de la dynamique de la végétation et de la colonisation à partir des inoculums

Le suivi de la restauration active pourra s'appuyer sur le schéma proposé en Figure 29. L'objectif de ce dispositif est ici aussi double :

- 1- les zones inoculées pourront être suivies pour évaluer l'installation et le recrutement des espèces transférées.
- 2- les transects perpendiculaires (représentés en vert sur la Figure 29) permettront de suivre la colonisation par espèces cibles sur l'ensemble de la surface prairiale dans le temps. Le centre de ces transects seront les zones inoculées (en bleu sur la Figure 29).

Pour caractériser la végétation, des suivis seront établis selon la méthode des points contacts (Stampfli, 1992, 1991) appliquée dans les expérimentations présentées dans les Chapitres 3 et 4. Pour rappel, cette méthode permet une caractérisation précise, objective et facilement reproductible des changements de végétation.

Le suivi serait établi sur une surface totale de 4 m² au centre des carrés expérimentaux afin de s'affranchir des effets bordures, en particulier dans les carrés inoculés (1 m minimum de la bordure si le carré est de la même surface que sur le Parc des Barails, Chapitre 3, à savoir 16 m²). Il s'agirait en effet d'établir des carrés expérimentaux théoriques le long des transects de suivi de la même surface que ceux inoculés. A l'intérieur de ces carrés expérimentaux (inoculés et non inoculés), un marquage spatial pourra être installé (par GPS) pour marquer le premier quadrat de suivi. Les points de suivis sont espacés de 25 cm, donnant un total de 64 points à l'intérieur du quadrat (Chapitre 2).

Ces données pourront ensuite être exploitées sur la même base que celles acquises dans les études des Chapitres 3 et 4. Cette harmonisation des données permettra également l'intégration des données acquises sur le site d'Olives dans l'étude plus large du suivi de la dynamique des communautés végétales dans la restauration des prairies alluviales, en particulier dans les premières phases d'installation des espèces.

7. Conclusion

Le secteur à vocation prairiale du site d'Olives présente un fort potentiel écologique. La mise en place d'une restauration écologique via des inoculums de matériel(s) biologique(s) représente la voie la plus rapide vers une végétation prairiale en accord avec les objectifs de restauration écologique affichés par Bordeaux Métropole. Dans le contexte d'étude (surface et conditions du site), une première étape de fauche avec export et un hersage du sol permettrait l'ouverture du milieu pour les espèces apportées.

Les observations acquises dans le cadre de l'application des expérimentations contribueront à alimenter les résultats permettant de cerner les processus écologiques en jeu dès les premières phases de restauration dans les prairies humides alluviales post-agriculturelles. Cette opération de restauration écologique est également un exemple de transfert de pratiques expérimentales vers des aspects de gestion de milieux et renforce le lien entre les acteurs politiques, scientifiques et gestionnaires.

Discussion générale et synthèse

En adoptant des approches basées sur l'étude des assemblages des communautés végétales, cette thèse a permis d'identifier des processus intervenant dans les premières phases de restauration écologique des prairies alluviales. Nous avons ainsi pu approfondir les connaissances relatives à la préparation des conditions initiales via un travail du sol, aux effets des types d'apport biologique, de plus en plus complets, et au rôle de la gestion sur les trajectoires des cortèges floristiques au cours des premières années de restauration écologique. Toutes ces connaissances nous ont permis d'apporter des éléments concrets pour la restauration de prairies alluviales dégradées par plusieurs décennies de pratiques culturales intensives.

Le traitement expérimental de préparation des conditions initiales antérieures à tout apport biologique, abordé dans le Chapitre 3, a mis en évidence qu'un important travail du sol, via labour profond, n'est pas nécessairement utile. Ce labour profond n'a ni limité l'installation des espèces non désirées ni favorisé le recrutement et l'installation des espèces cibles après un an et demi de restauration par rapport à un simple hersage. Malgré le labour profond du sol, des espèces de la banque de graines se sont maintenues sur le milieu. Ces résultats contrastent néanmoins avec ceux d'autres études. En effet, cette technique a été utilisée dans d'autres écosystèmes post-agricoles et a permis d'inhiber l'installation des espèces de la banque de graines mais aussi de diminuer la teneur en éléments nutritifs du sol (Jaunatre et al., 2014; Muller et al., 2014). Ainsi, la préparation du sol seule ne semble pas suffire à prévenir l'installation des espèces non ciblées présentes dans la banque de graines du site à restaurer. La poursuite de l'expérimentation permettra de confirmer ou non cette observation. En effet, certaines études ont pu montrer une installation des espèces cibles environ 4 ans après la mise en place de la restauration (Schnoor et al., 2015). L'expérimentation présentée dans le Chapitre 4 a en revanche montré une bonne installation des espèces cibles apportées par transfert de foin

et ce, dès la première année après cette opération. Dans cette expérimentation, seule une fauche (à 5 cm) de la végétation installée suivie d'un hersage superficiel avaient été appliqués. L'absence de traitement contrôle sans ces deux opérations de préparation du sol ne permet pas de conclure de manière certaine quant à leur effet. Cependant, on peut supposer que cette étape, bien qu'elle n'ait pas non plus supprimé toutes les espèces de la banque de graines, a induit une ouverture de fenêtres d'opportunités et ce, dès la première année de suivi. Ainsi, d'après nos expérimentations, il n'est pas nécessaire d'intervenir lourdement (retournement profond) pour favoriser l'installation des espèces apportées. Une simple fauche accompagnée d'un hersage superficiel semblent suffisants.

Nos études ont montré que le transfert de matériel biologique pouvait permettre de contourner les limites de dispersion et de disponibilité des graines d'espèces de prairies alluviales au début de la restauration, vérifiant les résultats observées dans la littérature (Kiehl, 2010; Török et al., 2011b). Le Chapitre 3 a permis d'apporter des éléments supplémentaires quant à la complétude du transfert de matériel biologique. Après un an de restauration, toutes les modalités d'apports biologiques testées ont abouti à des résultats significativement différents du contrôle, tant en termes de structure (richesse spécifique, équitabilité) que de composition des communautés végétales. Quelques différences significatives entre les types d'apports biologiques ont également pu être observées, mais cela dépend de la métrique testée. La modalité la plus complète (transferts de blocs de sol) a été, comme attendue, la plus efficace. Les deux modalités les plus simples (semis de graines) ont également montré une installation des espèces cibles semées. A court terme, il semblerait donc que toutes les modalités d'apports biologiques testées puissent aboutir à des résultats concluants, et notamment, une initiation de la trajectoire de restauration vers les prairies de références. Néanmoins, quel que soit le type d'apport biologique, le chemin à parcourir pour approcher ces milieux de référence (tel que mesuré par le CSII) reste long. Une poursuite des suivis à plus long terme permettra de

comprendre à quel point les divergences qui tendent à être observées un an et demi après les opérations de restauration peuvent ou non se traduire par des trajectoires différentes en fonction du type et de la complétude du matériel biologique apporté. Ces résultats montrent en outre qu'il est important de prendre en compte la faisabilité de ces techniques pour leur extrapolation à plus grande échelle. La contrainte majeure n'est souvent pas nécessairement la capacité de déterminer la meilleure méthode théorique, mais le coût de sa mise en œuvre. Les méthodes complexes demandent beaucoup plus de logistique et de moyens. Elles sont aussi plus intrusives voire destructrices sur les écosystèmes donneurs (cf. transfert d'horizons supérieurs du sol).

Le maintien et l'orientation de la trajectoire des communautés biologiques dépendent, en plus du matériel biologique, de la perturbation mécanique appliquée au milieu. Ainsi le Chapitre 4 a permis de mettre en évidence les avantages du pâturage et de la fauche au cours des premières phases de restauration. L'ensemble des modalités de gestion ont permis aux communautés végétales de s'enrichir en espèces cibles de la référence. Cependant le pâturage immédiat ainsi que la fauche tardive se démarquent de la fauche conventionnelle en particulier en termes de composition spécifique. Le pâturage immédiat a permis de laisser les fenêtres d'opportunités ouvertes entre les transferts de graines et leur germination tandis que la fauche tardive permet à la fois la production et la dissémination de graines, et le contrôle de la compétition aérienne en fin de saison, favorisant certainement la germination des graines ainsi disponibles. Leur application est toutefois à adapter à la phénologie des espèces. En effet, le pâturage n'a pas été maintenu toute l'année et la fauche tardive a été effectuée à la fin de l'été, laissant, dans les deux cas, le temps aux plantules de se développer. Ainsi, une gestion traditionnelle des prairies basée sur la défoliation par pâturage ou fauche peut renforcer la dynamique des communautés vers des écosystèmes de référence, à condition de les appliquer de manière raisonnée et sur des périodes adaptées. Une fauche trop précoce, telle qu'actuellement appliquée sur le site Olives peut, *a contrario*, avoir des effets négatifs en

limitant la production de graines des espèces cibles et en renforçant l'installation d'espèces non désirées.

Les résultats des Chapitres 3 et 4 ont permis de dégager les premières étapes de la construction de la trajectoire d'une prairie dégradée vers sa référence. La préparation des conditions initiales conditionne l'initiation de la trajectoire. Ensuite, le matériel biologique transféré va permettre de donner l'impulsion vers les premiers stades en s'approchant de la référence. La gestion quant à elle, intervient en jouant sur la rapidité du changement des communautés végétales, enrichies ou non en espèces cibles, et donc orientant la trajectoire de manière plus ou moins directe vers la référence.

Les suivis effectués en 2019 sur l'Île de Raymond permettent d'apporter des compléments aux observations présentées dans cette thèse. En effet, en fonction de la gestion appliquée, les origines, amplitudes et direction des trajectoires se distinguent.

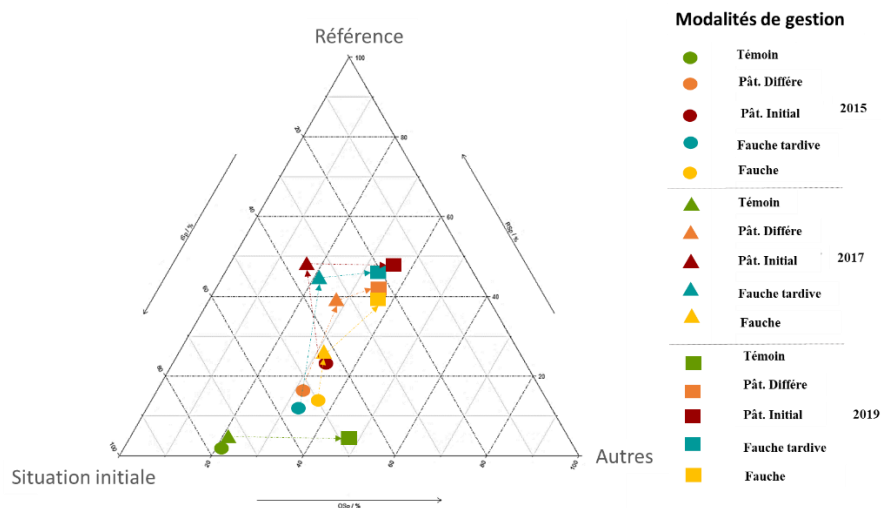


Figure 30. Représentation ternaire représentant chaque modalité de gestion pour les années de suivis en 2015 (cercles), 2017 (triangles) et 2019 (carrés). Les flèches représentent la dynamique de chaque modalité de 2015 à 2019.

De 2015 à 2017, l'ensemble des modalités gagnent significativement en présence d'espèces de la référence. Le transfert de foin permet de donner une impulsion de la trajectoire pour chacune des modalités inoculées vers la référence, exprimée ici par le gain d'espèces de l'écosystème de référence. L'évolution de 2017 à 2019 montre un enrichissement d'espèces

autres (Figure 30). Cet enrichissement est observable proportionnellement pour l'ensemble des modalités, incluant les témoins. L'arrivée de ces espèces est expliquée par la dynamique naturelle du milieu permettant l'arrivée de nouvelles espèces (notamment le régime hydrologique et la zoochorie).

Lorsque l'on se base sur la composition spécifique les origines des trajectoires se distinguent d'une part entre toutes les modalités inoculées et le témoin (Figure 31), comme observés sur le diagramme ternaire (Figure 30). Malgré le fait que l'ensemble des modalités s'orientent vers la même direction en 2019, des différences d'amplitudes et de direction de trajectoires s'observent nettement (Figure 31). Le témoin montre la plus faible des amplitudes entre les trois années de relevés.

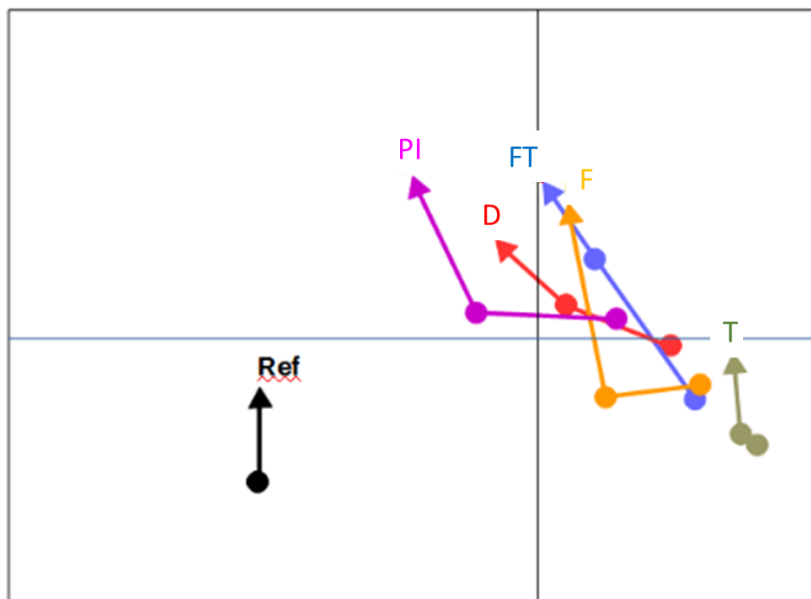


Figure 31. Graphique de NMDS, basée sur la distance de Bray-Curtis, des moyennes des relevés de végétation de chaque modalité expérimentale suivant la composition spécifique (40 plots \times 5 modalités \times 67 espèces); l'axe 1 de la NMDS est horizontal et l'axe 2 de la NMDS est vertical. Les relevés de végétation moyens sont regroupés selon la gestion appliquée et l'année de suivi : 2015 constitue le point de départ (cercle), 2017 est représenté par le cercle intermédiaire et 2019 par l'extrémité fléchée. « T » : témoin, « D » : pâturage différé, « F » : fauche, « FT » : fauche tardive et « PI » :pâturage initial. Pour la référence représentée en noire, le premier point représente les relevés de 2013 et l'extrémité de la flèche aux relevés de 2017.

Pour les gestions de fauche et fauche tardive, les résultats montrent une similarité pour l'année 2019, malgré des trajectoires différentes. La fauche présente une faible amplitude de

2015 à 2017 avec une direction différente des autres modalités la même année. De 2017 à 2019, l'amplitude est importante et s'oriente vers la même tendance que les autres modalités en rejoignant la fauche tardive. La trajectoire pour la fauche tardive maintient sa direction sur les trois suivis mais présente des amplitudes plus importantes de 2015 à 2017, et moindre de 2017 à 2019, contrairement à ce qui est observable pour la fauche. Le pâturage initial qui se démarque dès son origine maintient la même amplitude sur la période de suivi. De même que le pâturage différé qui maintient une amplitude plutôt stable, cependant moins importante que le pâturage initial.

Ainsi pour un même type de gestion, sa mise en place conditionne les toutes premières phases de la trajectoire, ici de 2015 à 2019. Cette Figure 31 nous permet également de mettre en évidence la dynamique de l'écosystème de référence, qui s'oriente dans la même direction que les modalités traitées.

Toutes ces observations, combinées aux résultats observés dans la littérature scientifique ont également permis d'établir des pistes de restauration pour le site d'Olives. La mise en place de l'opération de restauration écologique sur ce site permettra d'alimenter les observations des processus écologiques en jeu dans les toutes premières phases de restauration et affiner la compréhension de l'initiation des trajectoires des communautés vers la référence.

Cette thèse et ses applications traduisent également la volonté de préserver et de restaurer les prairies alluviales de la part de nombreux acteurs de la société. En effet, toutes ces expérimentations ont été menées (Parc des Barails et Île de Raymond), et sont amenées à être mises en place (Olives), suite à la concertation des services politiques et des gestionnaires environnementaux. Ces projets inter-institutionnels sont d'autant plus importants qu'avec la pression démographique grandissante, les prairies humides alluviales sont de plus en plus vulnérables aux alentours des villes et métropoles. Ces milieux représentent des aires de développement pour les activités industrielles, économiques ou de zones d'expansion des

habitations. Ainsi, dans les aires urbaines, aux problématiques agricoles s'ajoutent les phénomènes d'artificialisation des terres par changement d'usages. Une surface est considérée comme artificialisée lorsque le sol est recouvert soit de bâtis soit qu'il est revêtu et stabilisé (parking, routes, voie de chemin de fer etc.) (<https://www.gouvernement.fr/indicateur-artificialisation-sols>).

S'ajoute à cela l'accélération du changement climatique qui accroît la vulnérabilité des écosystèmes (Mosner et al., 2015). Ces phénomènes touchent les cours d'eau desquels dépendent les prairies humides alluviales et leurs espèces (Andel and Aronson, 2012; Groves and Brudvig, 2019). En effet, les caractéristiques décrites comme étant les plus importantes pour ces écosystèmes sont les conditions hydrauliques : les inondations et la disponibilité de l'eau (van Eck et al., 2006). La modification des conditions hydrauliques peut s'exprimer par des situations de débits faibles ou élevés plus extrêmes et des saisonnalités différentes, même dans les cas où les conditions annuelles moyennes restent similaires aux situations connues historiquement (Mosner et al., 2015). Les changements liés aux phénomènes climatiques induisent des modifications sur les communautés végétales en modifiant profondément la composition des communautés initialement installées (Andel and Aronson, 2012; Mosner et al., 2015). Les effets engendrés touchent directement les fonctions écologiques de ces écosystèmes et représentent des défis de gestion importants. La prise en considération des propriétés et attributs fonctionnels de ces écosystèmes est essentielle pour une planification efficace de la conservation et de la restauration des prairies humides alluviales à la fois du point de vue des fonctionnalités agricoles et d'accueil de la biodiversité (Hobbs et al., 2014).

Il apparaît clairement que la restauration écologique des écosystèmes constitue un défi important actuel et pour l'avenir. Comme cette thèse l'a démontré, des solutions existent et présentent de nombreuses potentialités pour permettre aux écosystèmes dégradés de s'enrichir en espèces végétales cibles de la référence. L'étude des processus en jeu doit cependant être

complétée par des approches de restauration basées sur les autres composantes des écosystèmes tels que les micro-organismes ou les animaux (McAlpine et al., 2016; Morriën et al., 2017), à la fois en théorie et en pratique. C'est en particulier le cas du compartiment biotique du sol, qui est encore considéré actuellement comme la boîte noire dans de nombreuses études malgré son rôle primordial (Geisen and Bonkowski, 2018). Différents programmes de suivi et de surveillance des sols nationaux et européens ont été mis en place sur plusieurs sites de nature différente (Bouchez et al., 2016; "European atlas of soil biodiversity," 2010; Morriën et al., 2017; Terrat et al., 2017). Plusieurs indicateurs ont ainsi émergés, mais le développement d'indicateurs efficaces est toujours un enjeu important notamment dans les programmes de restauration écologique. Parmi les organismes du sol garants de son bon fonctionnement, il y a les micro-organismes (Bastida and Jehmlich, 2016; Garg and Chandel, 2010; Pulleman et al., 2012; Sharma et al., 2010). Leur grande diversité taxonomique et génétique leur donne une place prédominante dans les processus clés de l'environnement comme les cycles biogéochimiques. Bien que la relation biodiversité-fonctionnement reste encore un sujet de discussion important, il est accepté que la diversité d'une communauté bactérienne procure plus de résistance et de résilience à un écosystème face à une perturbation (Montecchia et al., 2015). Cependant, les mécanismes de réponse de ces communautés face aux perturbations restent peu explorés (Allison et al., 2013; Chen et al., 2017). Les perturbations peuvent affecter durablement ces communautés de micro-organismes si les changements abiotiques persistent dans le temps, cela induit par exemple la sélection d'espèces tolérantes, remplissant des rôles fonctionnels potentiellement moins complets, impactant négativement les fonctions écologiques du milieu (Evans and Wallenstein, 2012). Ainsi, il est indispensable d'examiner l'importance des réponses des communautés microbiennes et fongiques face aux changements environnementaux (Reed and Martiny, 2007; Strickland et al., 2009), d'autant plus que ces communautés sont très sensibles et répondent rapidement aux changements des conditions de

leur milieu. Ils incarnent donc des éléments remarquables à étudier dans le diagnostic et le suivi environnemental. Les techniques permettant d'analyser ce compartiment biologique n'ont cessé de croître depuis ces dernières décennies et deviennent de plus en plus accessibles pour les intégrer dans les programmes de restauration (Bouchez et al., 2016; Garg and Chandel, 2010; Morriën et al., 2017; Terrat et al., 2017). Cela permettra d'identifier plus finement les obstacles à surmonter pour recouvrer plus efficacement les propriétés de l'écosystème de référence, et ce dès les premières phases de restauration.

Bibliographie

- Alard, D., Poudevigne, I., Dutoit, T., Decaëns, T., 1998. Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecologica* 19, 275–284. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80031-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80031-3)
- Alary, E., Burgaud, H., Caillat, A., Condeminas, L., Dupuis, O., Gimenez, O., Guyony, L., Ihadjadene, L. & Robin, M., 2017. Contribution au projet de réaménagement du site Olives à Parempuyre : approche agropédologique. Présentation orale. Bordeaux Sciences Agro.
- Albert, Á.-J., Mudrák, O., Jongepierová, I., Fajmon, K., Frei, I., Ševčíková, M., Klimešová, J., Doležal, J., 2019. Grassland restoration on ex-arable land by transfer of brush-harvested propagules and green hay. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 272, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.11.008>
- Alfonsi, E. (2016) Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zone humides de Gironde. Du diagnostic aux services écosystémiques. Thèse d'écologie évolutive, fonctionnelle et des communautés. Université de Bordeaux.
- Allen, C.R., Angeler, D.G., Garmestani, A.S., Gunderson, L.H., Holling, C.S., 2014. Panarchy: Theory and Application. *Ecosystems* 17, 578–589. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9744-2>
- Allison, S.D., Lu, Y., Weihe, C., Goulden, M.L., Martiny, A.C., Treseder, K.K., Martiny, J.B.H., 2013. Microbial abundance and composition influence litter decomposition response to environmental change. *Ecology* 94, 714–725. <https://doi.org/10.1890/12-1243.1>
- Andel, J. van, Aronson, J. (Eds.), 2012. *Restoration ecology: the new frontier*, 2nd ed. ed. Wiley-Blackwell, Chichester, West Sussex ; Hoboken, NJ.
- Angeler, D.G., Allen, C.R., 2016. Quantifying resilience. *Journal of Applied Ecology* 53, 617–624. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12649>
- Applestein, C., Bakker, J.D., Delvin, E.G., Hamman, S.T., 2018. Evaluating Seeding Methods and Rates for Prairie Restoration. *Natural Areas Journal* 38, 347–355. <https://doi.org/10.3375/043.038.0504>
- Aronson, J., Dhillon, S., Floc'h, E.L., 1995. On the Need to Select an Ecosystem of Reference, However Imperfect: A Reply to Pickett and Parker. *Restoration Ecology* 3, 1–3. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1995.tb00069.x>
- Aronson, J., Floret, C., Floc'h, E., Ovalle, C., & Pontanier, R. (1993) Restoration and Rehabilitation of Degraded Ecosystems in Arid and Semi-Arid Lands. I. A View from the South. *Restoration Ecology* 1, 8–17.
- Asselen, S. van, Verburg, P.H., Vermaat, J.E., Janse, J.H., 2013. Drivers of Wetland Conversion: a Global Meta-Analysis. *PLoS ONE* 8, e81292. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081292>

Auestad, I., Austad, I., Rydgren, K., 2015. Nature will have its way: local vegetation trumps restoration treatments in semi-natural grassland. *Appl Veg Sci* 18, 190–196. <https://doi.org/10.1111/avsc.12138>

- B**aasch, A., Engst, K., Schmiede, R., May, K., Tischew, S., 2016. Enhancing success in grassland restoration by adding regionally propagated target species. *Ecological Engineering* 94, 583–591. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.06.062>
- Baasch, A., Kirmer, A., Tischew, S., 2012. Nine years of vegetation development in a postmining site: effects of spontaneous and assisted site recovery. *Journal of Applied Ecology* 49, 251–260. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02086.x>
- Baho, D.L., Allen, C.R., Garmestani, A., Fried-Petersen, H., Renes, S.E., Gunderson, L., Angeler, D.G., 2017. A quantitative framework for assessing ecological resilience. *E&S* 22, art17. <https://doi.org/10.5751/ES-09427-220317>
- Bakker, J.P., Berendse, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends Ecol. Evol. (Amst.)* 14, 63–68.
- Balke, T., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., 2014. Critical transitions in disturbance-driven ecosystems: identifying Windows of Opportunity for recovery. *Journal of Ecology* 102, 700–708. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12241>
- Banta, J.A., Ehrenreich, I.M., Gerard, S., Chou, L., Wilczek, A., Schmitt, J., Kover, P.X., Purugganan, M.D., 2012. Climate envelope modelling reveals intraspecific relationships among flowering phenology, niche breadth and potential range size in *Arabidopsis thaliana*. *Ecology Letters* 15, 769–777. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01796.x>
- Barnaud, G., Fustec, E., 2007. *Conserver les milieux humides: pourquoi? comment?*, Sciences en partage. Quæ éditions ; Educagri éditions, Versailles : Dijon.
- Bastida, F., Jehmlich, N., 2016. It's all about functionality: How can metaproteomics help us to discuss the attributes of ecological relevance in soil? *Journal of Proteomics* 144, 159–161. <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2016.06.002>
- Belsky, A.J., 1987. The Effects of Grazing: Confounding of Ecosystem, Community, and Organism Scales. *The American Naturalist* 129, 777–783. <https://doi.org/10.1086/284674>
- Benayas, J. M. R., Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. *Science* 325, 1121–1124. <https://doi.org/10.1126/science.1172460>
- Benayas, José M. Rey, Newton, A.C., Diaz, A., Bullock, J.M., 2009. Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Services by Ecological Restoration: A Meta-Analysis. *Science* 325, 1121–1124. <https://doi.org/10.1126/science.1172460>
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., Blust, G.D., Cock, R.D., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Coeur, D.L., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders,

- M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., Wingerden, W.K.R.E.V., Zobel, M., Edwards, P.J., 2008. Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology* 45, 141–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x>
- Biotope, 2016. Etude de restauration et valorisation écologique, hydraulique et agricole du site d’Olives (Parempuyre, 33). Rapport final.
- Biotope, 2017. Diagnostic écologique du site d’Olives (Parempuyre, 33). Rapport final. Maitrise d’ouvrage. Mandataire.
- Bischoff, A., 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation* 104, 25–33. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00151-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00151-3)
- Bischoff, A., Hoboy, S., Winter, N., Warthemann, G., 2018. Hay and seed transfer to re-establish rare grassland species and communities: How important are date and soil preparation? *Biological Conservation* 221, 182–189. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.02.033>
- Bischoff, A., Warthemann, G., Klotz, S., 2009. Succession of floodplain grasslands following reduction in land use intensity: the importance of environmental conditions, management and dispersal. *Journal of Applied Ecology* 46, 241–249. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01581.x>
- Blondel, J. (1979). *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris, 173 pp.
- Bossuyt, B., Honnay, O., 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science* 19, 875–884. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18462>
- Bouchez, T., Bliex, A.L., Dequiedt, S., Domaizon, I., Dufresne, A., Ferreira, S., Godon, J.J., Hellal, J., Joulian, C., Quaiser, A., Martin-Laurent, F., Mauffret, A., Monier, J.M., Peyret, P., Schmitt-Koplin, P., Sibourg, O., D’oiron, E., Bispo, A., Deportes, I., Grand, C., Cuny, P., Maron, P.A., Ranjard, L., 2016. Molecular microbiology methods for environmental diagnosis. *Environ Chem Lett* 14, 423–441. <https://doi.org/10.1007/s10311-016-0581-3>
- Boulangeat, I., Gravel, D., Thuiller, W., 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecol Lett* 15, 584–593. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01772.x>
- Bradshaw, A.D., 1984. Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* 11, 35–48. [https://doi.org/10.1016/0304-3924\(84\)90016-9](https://doi.org/10.1016/0304-3924(84)90016-9)
- Brancalion, P.H.S., Holl, K.D., 2016. Functional composition trajectory: a resolution to the debate between Suganuma, Durigan, and Reid. *Restoration Ecology* 24, 1–3. <https://doi.org/10.1111/rec.12312>
- Brudvig, L.A., 2017. Toward prediction in the restoration of biodiversity. *J Appl Ecol* 54, 1013–1017. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12940>
- Brudvig, L.A., 2011. The restoration of biodiversity: where has research been and where does it need to go? *Am. J. Bot.* 98, 549–558. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000285>

- Buisson, E., Corcket, E., Dutoit, T., 2015. Limiting processes for perennial plant reintroduction to restore dry grasslands. *Restoration Ecology* 23, 947–954. <https://doi.org/10.1111/rec.12255>
- Bulot, A., Provost, E., Dutoit, T., 2014. A comparison of different soil transfer strategies for restoring a Mediterranean steppe after a pipeline leak (La Crau plain, South-Eastern France). *Ecological Engineering* 71, 690–702. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.07.060>

- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches, Interspecific interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chen, X.-W., Wong, J.T.-F., Leung, A.O.-W., Ng, C.W.-W., Wong, M.-H., 2017. Comparison of plant and bacterial communities between a subtropical landfill topsoil 15 years after restoration and a natural area. *Waste Management, Special Thematic Issue: Sanitary Landfilling* 63, 49–57. <https://doi.org/10.1016/j.wasman.2016.08.015>
- Chenot, J., Jaunatre, R., Buisson, E., Dutoit, T., 2017. Long-term effects of topsoil transfer assessed thirty years after rehabilitation of dry alluvial quarries in Southeastern France. *Ecological Engineering* 99, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.11.010>
- Chessel D, Dufour A and Thioulouse J (2004). “The ade4 Package - I: One-Table Methods.” *_R News_*, *4*(1), pp. 5-10. <URL: <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>>
- Choi, Y.D., Temperton, V.M., Allen, E.B., Grootjans, A.P., Halassy, M., Hobbs, R.J., Naeth, M.A., Torok, K., 2008. Ecological restoration for future sustainability in a changing environment. *Écoscience* 15, 53–64. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2008\)15\[53:ERFFSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2008)15[53:ERFFSI]2.0.CO;2)
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie Institution of Washington.
- Clewell, A.F., Aronson, J., Society for Ecological Restoration International, 2013. *Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press, Washington, District of Columbia.
- Coiffait-Gombault, C., Buisson, E., Dutoit, T., 2011. Hay Transfer Promotes Establishment of Mediterranean Steppe Vegetation on Soil Disturbed by Pipeline Construction. *Restoration Ecology* 19, 214–222. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00706.x>
- Conradi, T., Temperton, V.M., Kollmann, J., 2017. Beta diversity of plant species in human-transformed landscapes: Control of community assembly by regional productivity and historical connectivity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2016.10.001>
- Corcket, E., Benot, M.L., Bischoff, A., Poncin, G., Henriot, L., 2015. Restauration écologique d’une ancienne maïsiculture en zone alluviale : l’Île de Raymond en bord de Garonne, *Penn ar Bed* 220, 3 – 9.
- Corcket, E., Moulinier, J., 2012. Croissance compensatoire et stimulation de croissance chez *Elytrigia juncea* soumis à différents régimes de défoliation: Growth stimulation and compensatory growth on *Elytrigia juncea* experiencing different defoliation regimes. *Acta Botanica Gallica* 159, 363–372. <https://doi.org/10.1080/12538078.2012.724888>

Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora,
<https://eurlex.europa.eu/legalcontent/EN/ALL/?uri=CELEX%3A31992L0043>

Crawley, M.J., 2013. *The R book*, Second edition. ed. Wiley, Chichester, West Sussex, United Kingdom.

Czerwiński, M., Woodcock, B.A., Golińska, B., Kotowski, W., 2018. The effect of tillage management and its interaction with site conditions and plant functional traits on plant species establishment during meadow restoration. *Ecological Engineering* 117, 28–37.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.03.017>

Dawson, S.K., Catford, J.A., Berney, P., Kingsford, R.T., Capon, S., 2019. Land use alters soil propagule banks of wetlands down the soil-depth profile. *Mar. Freshwater Res.*
<https://doi.org/10.1071/MF18438>

Dawson, S.K., Warton, D.I., Kingsford, R.T., Berney, P., Keith, D.A., Catford, J.A., 2017. Plant traits of propagule banks and standing vegetation reveal flooding alleviates impacts of agriculture on wetland restoration. *Journal of Applied Ecology* 54, 1907–1918.
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.12922>

Devillers P., Devillers-Terschuren J., Ledant J.-P. & coll., 1991. CORINE biotopes manual. Habitats of the European Community. Data specifications - Part 2.

Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J.H.C., Mace, G.M., Donoghue, M.J., Ewers, R.M., Jordano, P., Pearse, W.D., 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution* 3, 2958–2975.
<https://doi.org/10.1002/ece3.601>

Dobson, A.P., Bradshaw, A.D., Baker, A.J.M., 1997. Hopes for the Future: Restoration Ecology and Conservation Biology. *Science* 277, 515–522.
<https://doi.org/10.1126/science.277.5325.515>

Donath, T.W., Bissels, S., Hölzel, N., Otte, A., 2007. Large scale application of diaspore transfer with plant material in restoration practice – Impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation* 138, 224–234.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.04.020>

Dostálek, J., Frantík, T., 2008. Dry grassland plant diversity conservation using low-intensity sheep and goat grazing management: case study in Prague (Czech Republic). *Biodiversity and Conservation* 17, 1439–1454. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9352-1>

Dufour, S., Piégay, H., 2009. From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River Research and Applications* 25, 568–581. <https://doi.org/10.1002/rra.1239>

Dufrêne, M. and P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67(3): 345-366.

- Edwards, A.R., Mortimer, S.R., Lawson, C.S., Westbury, D.B., Harris, S.J., Woodcock, B.A., Brown, V.K., 2007. Hay strewing, brush harvesting of seed and soil disturbance as tools for the enhancement of botanical diversity in grasslands. *Biological Conservation* 134, 372–382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.08.025>
- Eldridge, D.J., Poore, A.G.B., Ruiz-Colmenero, M., Letnic, M., Soliveres, S., 2016. Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications* 26, 1273–1283. <https://doi.org/10.1890/15-1234>
- Elmqvist, T., Folke, C., Nyström, M., Peterson, G., Bengtsson, J., Walker, B., Norberg, J., 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1, 488–494. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0488:RDECAR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0488:RDECAR]2.0.CO;2)
- Emsens, W.-J., Aggenbach, C.J.S., Smolders, A.J.P., van Diggelen, R., 2015. Topsoil removal in degraded rich fens: Can we force an ecosystem reset? *Ecological Engineering* 77, 225–232. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.01.029>
- Engst, K., Baasch, A., Bruelheide, H., 2017. Predicting the establishment success of introduced target species in grassland restoration by functional traits. *Ecology and Evolution* 7, 7442–7453. <https://doi.org/10.1002/ece3.3268>
- Engst, K., Baasch, A., Erfmeier, A., Jandt, U., May, K., Schmiede, R., Bruelheide, H., 2016. Functional community ecology meets restoration ecology: Assessing the restoration success of alluvial floodplain meadows with functional traits. *Journal of Applied Ecology* 53, 751–764. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12623>
- European atlas of soil biodiversity, 2010.
- Evans, S.E., Wallenstein, M.D., 2012. Soil microbial community response to drying and rewetting stress: does historical precipitation regime matter? *Biogeochemistry* 109, 101–116. <https://doi.org/10.1007/s10533-011-9638-3>

- Falk, D.A., Palmer, M.A., Zedler, J.B., Society for Ecological Restoration International (Eds.), 2006. *Foundations of restoration ecology, The science and practice of ecological restoration*. Island Press, Washington, D.C.
- Fenner, M. (Ed.), 2000. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2nd ed. ed. CABI Pub, Oxon, UK ; New York.
- Floc’h, E. Le, & Aronson, J. (1995). *Ecologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base*. *Nat. Sci. Soc* 3, 29-35.
- Fowler, W.M., Fontaine, J.B., Enright, N.J., Veber, W.P., 2015. Evaluating restoration potential of transferred topsoil. *Applied Vegetation Science* 18, 379–390. <https://doi.org/10.1111/avsc.12162>
- Fukami, T., Martijn Bezemer, T., Mortimer, S.R., Putten, W.H., 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8, 1283–1290. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x>

- Garg, N., Chandel, S., 2010. Arbuscular mycorrhizal networks: process and functions. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 30, 581–599. <https://doi.org/10.1051/agro/2009054>
- Garrouj, M., Alard, D., Corcket, E., Marchand, L., Benot, M.-L., 2019. The effects of management on vegetation trajectories during the early stage restoration of previously arable land after hay transfer.
- Gaston, K.J., Fuller, R.A., 2009. The sizes of species' geographic ranges. *Journal of Applied Ecology* 46, 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01596.x>
- Geisen, S., Bonkowski, M., 2018. Methodological advances to study the diversity of soil protists and their functioning in soil food webs. *Applied Soil Ecology* 123, 328–333. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.05.021>
- GEREA, 2010. Définition du schéma départemental des zones humides de la Gironde. 92 pages.
- Gibson, D.J., 2009. Grasses and grassland ecology. Oxford University Press, New York.
- Gilhaus, K., Vogt, V., Hölzel, N., 2015. Restoration of sand grasslands by topsoil removal and self-greening. *Appl Veg Sci* 18, 661–673. <https://doi.org/10.1111/avsc.12176>
- Glen, E., Price, E.A.C., Caporn, S.J.M., Carroll, J.A., Jones, L.M., Scott, R., 2017. Evaluation of topsoil inversion in U.K. habitat creation and restoration schemes. *Restoration Ecology* 25, 72–81. <https://doi.org/10.1111/rec.12403>
- Global wetland outlook, 2018. State of the world's wetlands and their services to people. Ramsar Convention on Wetlands. 88 pages.
- Green, B.H., 1990. Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands: a review of historical change and assessment of future prospects†. *Grass and Forage Science* 45, 365–372. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2494.1990.tb01961.x>
- Grevilliot, F., Krebs, L., Muller, S., 1998. Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity and Conservation* 7, 1495–1520. <https://doi.org/10.1023/A:1008826629011>
- Grime, J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes. *Plant strategies and vegetation processes*.
- Groves, A.M., Brudvig, L.A., 2019. Interannual variation in precipitation and other planting conditions impacts seedling establishment in sown plant communities. *Restoration Ecology* 27, 128–137. <https://doi.org/10.1111/rec.12708>
- Grubb, P.J., 1977. The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche. *Biological Reviews* 52, 107–145. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x>
- Guannel, G., Arkema, K., Ruggiero, P., Verutes, G., 2016. The Power of Three: Coral Reefs, Seagrasses and Mangroves Protect Coastal Regions and Increase Their Resilience. *PLoS ONE* 11, e0158094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158094>

- Habel, J.C., Dengler, J., Janišová, M., Török, P., Wellstein, C., Wiezik, M., 2013. European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity. *Biodivers Conserv* 22, 2131–2138. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0537-x>
- Halassy, M., Singh, A.N., Szabó, R., Szili-Kovács, T., Szitár, K., Török, K., 2016. The application of a filter-based assembly model to develop best practices for Pannonian sand grassland restoration. *Journal of Applied Ecology* 53, 765–773. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12618>
- Härdtle, W., Redecker, B., Assmann, T., Meyer, H., 2006. Vegetation responses to environmental conditions in floodplain grasslands: Prerequisites for preserving plant species diversity. *Basic and Applied Ecology* 7, 280–288. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.09.003>
- Hedberg, P., Kotowski, W., 2010. New nature by sowing? The current state of species introduction in grassland restoration, and the road ahead. *Journal for Nature Conservation* 18, 304–308. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2010.01.003>
- Hedberg, P., Kozub, Ł., Kotowski, W., 2014. Functional diversity analysis helps to identify filters affecting community assembly after fen restoration by top-soil removal and hay transfer. *Journal for Nature Conservation* 22, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2013.08.004>
- Helsen, K., Hermy, M., Honnay, O., 2013. Spatial isolation slows down directional plant functional group assembly in restored semi-natural grasslands. *J Appl Ecol* 50, 404–413. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12037>
- Henle, K., Alard, D., Clitherow, J., Cobb, P., Firbank, L., Kull, T., McCracken, D., Moritz, R.F.A., Niemelä, J., Rebane, M., Wascher, D., Watt, A., Young, J., 2008. Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe—A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Special Section: Problems and Prospects of Grassland Agroecosystems in Western China* 124, 60–71. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.09.005>
- Hill, D., Fasham, M., Tucker, G., Shewry, M., Shaw, P. (Eds.), 2005. *Handbook of Biodiversity Methods: Survey, Evaluation and Monitoring*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542084>
- Hoang-Duc M. (2014) *Définition d'un protocole de suivi des prairies du Bois de Bordeaux dans le cadre de mesures compensatoires*. Rapport de stage. Université de Bordeaux
- Hobbs, R.J., Cramer, V.A., 2008. Restoration Ecology: Interventionist Approaches for Restoring and Maintaining Ecosystem Function in the Face of Rapid Environmental Change. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 33, 39–61. <https://doi.org/10.1146/annurev.enviro.33.020107.113631>
- Hobbs, R.J., Higgs, E., Hall, C.M., Bridgewater, P., Chapin, F.S., Ellis, E.C., Ewel, J.J., Hallett, L.M., Harris, J., Hulvey, K.B., Jackson, S.T., Kennedy, P.L., Kueffer, C., Lach, L., Lantz, T.C., Lugo, A.E., Mascaro, J., Murphy, S.D., Nelson, C.R., Perring, M.P., Richardson, D.M., Seastedt, T.R., Standish, R.J., Starzomski, B.M., Suding, K.N., Tognetti, P.M., Yakob, L., Yung, L., 2014. Managing the whole landscape: historical,

- hybrid, and novel ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12, 557–564. <https://doi.org/10.1890/130300>
- Hobbs, R., & Norton, D. (1996) Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology* 4, 93-110.
- Hofmann, M., Isselstein, J., 2004. Seedling recruitment on agriculturally improved mesic grassland: the influence of disturbance and management schemes. *Applied Vegetation Science* 7, 193–200. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2004.tb00610.x>
- Hothorn, T. et al., 2019. multcomp: Simultaneous Inference in General Parametric Models. R package. <https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/index.html>
- Hubbell, S.P., 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography, Monographs in population biology. Princeton University Press, Princeton.
- Huston, M.A., 1994. Biological diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge ; New York, NY, USA.
- Huston, M.A., & Huston, M.A. (1994) Biological Diversity: The Coexistence of Species. Cambridge University Press.
- Hutchinson, G. (1957) The multivariate niche. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol*

- J**ackson, S.T., Hobbs, R.J., 2009. Ecological Restoration in the Light of Ecological History. *Science* 325, 567–569. <https://doi.org/10.1126/science.1172977>
- Jaunatre, R., 2012. First-year results of a multi-treatment steppe restoration experiment in La Crau (Provence, France). *Plant Ecology and Evolution* 145, 13–23. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2012.690>
- Jaunatre, R., Buisson, E., Dutoit, T., 2014. Topsoil removal improves various restoration treatments of a Mediterranean steppe (La Crau, southeast France). *Applied Vegetation Science* 17, 236–245. <https://doi.org/10.1111/avsc.12063>
- Jaunatre, R., Buisson, E., Muller, I., Morlon, H., Mesléard, F., Dutoit, T., 2013. New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological Indicators* 29, 468–477. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.023>
- John, H., Dullau, S., Baasch, A., Tischew, S., 2016. Re-introduction of target species into degraded lowland hay meadows: How to manage the crucial first year? *Ecological Engineering* 86, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.11.001>
- Johnston, A.S.A., Sibly, R.M., Thorbek, P., 2018. Forecasting tillage and soil warming effects on earthworm populations. *J Appl Ecol* 55, 1498–1509. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13096>
- Jones, H.P., Jones, P.C., Barbier, E.B., Blackburn, R.C., Rey Benayas, J.M., Holl, K.D., McCrackin, M., Meli, P., Montoya, D., Mateos, D.M., 2018. Restoration and repair of Earth's damaged ecosystems. *Proc. R. Soc. B* 285, 20172577. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2577>

- Kalamees, R., Zobel, M., 2002. THE ROLE OF THE SEED BANK IN GAP REGENERATION IN A CALCAREOUS GRASSLAND COMMUNITY. *Ecology* 83, 1017–1025. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1017:TROTSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1017:TROTSB]2.0.CO;2)
- Keddy, P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kiehl, K., 2010. Plant species introduction in ecological restoration: Possibilities and limitations. *Basic and Applied Ecology* 11, 281–284. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.02.008>
- Kiehl, K., Kirmer, A., Shaw, N., Tischew, S. (Eds.), 2014. Guidelines for native seed production and grassland restoration. Cambridge Scholars Publ, Newcastle upon Tyne, UK.
- Kiehl, K., Pfadenhauer, J., 2007. Establishment and persistence of target species in newly created calcareous grasslands on former arable fields. *Plant Ecol* 189, 31–48. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9164-x>
- Kiehl, K., Thormann, A., Pfadenhauer, J., 2006. Evaluation of Initial Restoration Measures during the Restoration of Calcareous Grasslands on Former Arable Fields. *Restoration Ecology* 14, 148–156. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00115.x>
- Klanderud, K., Meineri, E., Töpper, J., Michel, P., Vandvik, V., 2017. Biotic interaction effects on seedling recruitment along bioclimatic gradients: testing the stress-gradient hypothesis. *Journal of Vegetation Science* 28, 347–356. <https://doi.org/10.1111/jvs.12495>
- Klimešová, J., Janeček, Š., Bartušková, A., Lanta, V., Doležal, J., 2010. How is Regeneration of Plants after Mowing Affected by Shoot Size in Two Species-Rich Meadows with Different Water Supply? *Folia Geobot* 45, 225–238. <https://doi.org/10.1007/s12224-010-9066-5>
- Klimkowska, A., Kotowski, W., Diggelen, R. van, Grootjans, A.P., Dzierza, P., Brzezinska, K., Dzierza, P., Brzezińska, K., 2010. Vegetation Re-development After Fen Meadow Restoration by Topsoil Removal and Hay Transfer. *Restoration Ecology* 18, 924–933. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00554.x>
- Klimkowska, A., van der Elst, D.J.D., Grootjans, A.P., 2015. Understanding long-term effects of topsoil removal in peatlands: overcoming thresholds for fen meadows restoration. *Applied Vegetation Science* 18, 110–120. <https://doi.org/10.1111/avsc.12127>
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Bakker, J.P., Grootjans, A.P., 2007. Wet meadow restoration in Western Europe: A quantitative assessment of the effectiveness of several techniques. *Biological Conservation* 140, 318–328. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.024>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H.B., 2016. lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models. R Package. <https://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html>
- Kraft, N.J.B., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S., Levine, J.M., 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29, 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>

- Legendijk, D.D.G., Howison, R.A., Esselink, P., Ubels, R., Smit, C., 2017. Rotation grazing as a conservation management tool: Vegetation changes after six years of application in a salt marsh ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 246, 361–366. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.05.023>
- Langlois M., 2019. Restauration, gestion et suivi des végétations d'une zone humide dégradée : le site Olives en Gironde. Rapport de stage de Master 2 Gestion et Evolution de la Biodiversité, Université de Lille. 45 pages.
- Lapié, P. (2017) Collecte et analyse de données floristiques en vue de la cartographie de la végétation d'écosystèmes littoraux terrestres par couplage de données de terrain et d'images satellites. Rapport de stage universitaire, Université de Bordeaux.
- Laughlin, D.C., Strahan, R.T., Moore, M.M., Fulé, P.Z., Huffman, D.W., Covington, W.W., 2017. The hierarchy of predictability in ecological restoration: are vegetation structure and functional diversity more predictable than community composition? *Journal of Applied Ecology* 54, 1058–1069. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12935>
- Le Floch E. & Aronson J., 1995. Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base. *Nat. Sci. Soc.*, 3, 29-35.
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., Herve, M., 2019; emmeans: Estimayed Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package.
- Louvel, J., Gaudillat, V. & Poncet L., 2013. EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris, 289 p.
- Luzuriaga, A.L., Escudero, A., Olano, J.M., Loidi, J., 2005. Regenerative role of seed banks following an intense soil disturbance. *Acta Oecologica* 27, 57–66. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2004.09.003>

- Matthews, J.W., Spyreas, G., 2010. Convergence and divergence in plant community trajectories as a framework for monitoring wetland restoration progress. *Journal of Applied Ecology* 47, 1128–1136. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01862.x>
- Matthews, J.W., Spyreas, G., Endress, A.G., 2009. Trajectories of vegetation-based indicators used to assess wetland restoration progress. *Ecol Appl* 19, 2093–2107.
- Mayfield, M.M., Levine, J.M., 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- McAlpine, C., Catterall, C.P., Nally, R.M., Lindenmayer, D., Reid, J.L., Holl, K.D., Bennett, A.F., Runting, R.K., Wilson, K., Hobbs, R.J., Seabrook, L., Cunningham, S., Moilanen, A., Maron, M., Shoo, L., Lunt, I., Vesk, P., Rumpff, L., Martin, T.G., Thomson, J., Possingham, H., 2016. Integrating plant- and animal-based perspectives for more

- effective restoration of biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 14, 37–45. <https://doi.org/10.1002/16-0108.1>
- McIntyre, S., Hobbs, R., 1999. A Framework for Conceptualizing Human Effects on Landscapes and Its Relevance to Management and Research Models. *Conservation Biology* 13, 1282–1292. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97509.x>
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1988. A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure. *The American Naturalist* 132, 87–106. <https://doi.org/10.1086/284839>
- Millennium Ecosystem Assessment (Program) (Ed.), 2005. *Ecosystems and human well-being: wetlands and water synthesis: a report of the Millennium Ecosystem Assessment*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Montecchia, M.S., Tosi, M., Soria, M.A., Vogrig, J.A., Sydorenko, O., Correa, O.S., 2015. Pyrosequencing Reveals Changes in Soil Bacterial Communities after Conversion of Yungas Forests to Agriculture. *PLOS ONE* 10, e0119426. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119426>
- Moreno-Mateos, D., Meli, P., Vara-Rodríguez, M.I., Aronson, J., 2015. Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 52, 1528–1537. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12518>
- Mori, A.S., Furukawa, T., Sasaki, T., 2013. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biol Rev Camb Philos Soc* 88, 349–364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>
- Morriën, E., Hannula, S.E., Snoek, L.B., Helmsing, N.R., Zweers, H., de Hollander, M., Soto, R.L., Bouffaud, M.-L., Buée, M., Dimmers, W., Duyts, H., Geisen, S., Girlanda, M., Griffiths, R.I., Jørgensen, H.-B., Jensen, J., Plassart, P., Redecker, D., Schmelz, R.M., Schmidt, O., Thomson, B.C., Tisserant, E., Uroz, S., Winding, A., Bailey, M.J., Bonkowski, M., Faber, J.H., Martin, F., Lemanceau, P., de Boer, W., van Veen, J.A., van der Putten, W.H., 2017. Soil networks become more connected and take up more carbon as nature restoration progresses. *Nature Communications* 8, 14349. <https://doi.org/10.1038/ncomms14349>
- Mosner, E., Weber, A., Carambia, M., Nilson, E., Schmitz, U., Zelle, B., Donath, T., Horchler, P., 2015. Climate change and floodplain vegetation—future prospects for riparian habitat availability along the Rhine River. *Ecological Engineering* 82, 493–511. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2015.05.013>
- Muller, I., Mesléard, F., Buisson, E., 2014. Effect of topsoil removal and plant material transfer on vegetation development in created Mediterranean meso-xeric grasslands. *Applied Vegetation Science* 17, 246–261. <https://doi.org/10.1111/avsc.12059>
- Muller, S., Dutoit, T., Alard, D., Gréville, F., 1998. Restoration and Rehabilitation of Species-Rich Grassland Ecosystems in France: a Review. *Restoration Ecology* 6, 94–101. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100x.1998.06112.x>

Narayan, S., Beck, M.W., Reguero, B.G., Losada, I.J., van Wesenbeeck, B., Pontee, N., Sanchirico, J.N., Ingram, J.C., Lange, G.-M., Burks-Copes, K.A., 2016. The

Effectiveness, Costs and Coastal Protection Benefits of Natural and Nature-Based Defences. *PLoS ONE* 11, e0154735. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154735>

Novák, J., Turanová, L., Vadel, L., 2016. The Evaluation of Disturbed Grassland After the Ecological Restoration and Phytoremediation in the Low Tatras National Park. *Acta Univ. Agric. Silvic. Mendelianae Brun.* 64, 487–496. <https://doi.org/10.11118/actaun201664020487>

Olsson, P.A., Ödman, A.M., 2014. Natural Establishment of Specialist Plant Species after Topsoil Removal and Soil Perturbation in Degraded Calcareous Sandy Grassland: Restoration of Calcareous Sandy Grassland. *Restoration Ecology* 22, 49–56. <https://doi.org/10.1111/rec.12024>

Poudevigne, I., Alard, D., Leuven, R.S.E.W., Nienhuis, P.H., 2002. A systems approach to river restoration: a case study in the lower Seine valley, France. *River Research and Applications* 18, 239–247. <https://doi.org/10.1002/rra.667>

Prach, K., Hobbs, R.J., 2008. Spontaneous Succession versus Technical Reclamation in the Restoration of Disturbed Sites. *Restoration Ecology* 16, 363–366. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00412.x>

Pulleman, M., Creamer, R., Hamer, U., Helder, J., Pelosi, C., Pérès, G., Rutgers, M., 2012. Soil biodiversity, biological indicators and soil ecosystem services—an overview of European approaches. *Current Opinion in Environmental Sustainability, Terrestrial systems* 4, 529–538. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.10.009>

Pykälä, J., 2003. Effects of restoration with cattle grazing on plant species composition and richness of semi-natural grasslands. *Biodiversity and Conservation* 12, 2211–2226. <https://doi.org/10.1023/A:1024558617080>

Pywell, R.F., Bullock, J.M., Hopkins, A., Walker, K.J., Sparks, T.H., Burke, M.J.W., Peel, S., 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *Journal of Applied Ecology* 39, 294–309. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00718.x>

Pywell, R.F., Bullock, J.M., Tallowin, J.B., Walker, K.J., Warman, E.A., Masters, G., 2007. Enhancing diversity of species-poor grasslands: an experimental assessment of multiple constraints. *Journal of Applied Ecology* 44, 81–94. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01260.x>

Pywell, R.F., Meek, W.R., Webb, N.R., Putwain, P.D., Bullock, J.M., 2011. Long-term heathland restoration on former grassland: The results of a 17-year experiment. *Biological Conservation* 144, 1602–1609. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.010>

Ramsar Convention, Ramsar.org

- Reed, H.E., Martiny, J.B.H., 2007. Testing the functional significance of microbial composition in natural communities: Functional significance of microbial composition. *FEMS Microbiology Ecology* 62, 161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2007.00386.x>
- Renon, L., 2013. Elaboration de plan de gestion pour la mise en œuvre des mesures compensatoires du nouveau stade de Bordeaux et du centre de maintenance du tramway. Rapport de stage ENSAT. 120 pages.
- Rinella, M.J., Espeland, E.K., Moffatt, B.J., 2016. Studying long-term, large-scale grassland restoration outcomes to improve seeding methods and reveal knowledge gaps. *Journal of Applied Ecology* 53, 1565–1574. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12722>
- Roberts, D.W., 2016. *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*.
- Rogers, W.E., Hartnett, D.C., Elder, B., 2001. Effects of Plains Pocket Gopher (*Geomys bursarius*) Disturbances on Tallgrass-prairie Plant Community Structure. *Ecology* 145, 344–357. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2001\)145\[0344:EOPPGG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)145[0344:EOPPGG]2.0.CO;2)
- Rohr, J.R., Bernhardt, E.S., Cadotte, M.W., Clements, W.H., 2018. The ecology and economics of restoration: when, what, where, and how to restore ecosystems. *Ecology and Society* 23. <https://doi.org/10.5751/ES-09876-230215>
- Rupprecht, D., Gilhaus, K., Hölzel, N., 2016. Effects of year-round grazing on the vegetation of nutrient-poor grass- and heathlands—Evidence from a large-scale survey. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Grazing in European open landscapes: how to reconcile sustainable land management and biodiversity conservation?* 234, 16–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.015>
- Rydgren, K., Halvorsen, R., Töpper, J.P., Auestad, I., Hamre, L.N., Jongejans, E., Sulavik, J., 2019. Advancing restoration ecology: A new approach to predict time to recovery. *Journal of Applied Ecology* 56, 225–234. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13254>
- R Development Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3- 900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- R Development Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for statistical Computing. Vienna, Austria. ISBN 3- 900051-07-0. <http://www.R-project.org>.
- R Core Team, 2019. *stats-package*. R package. <https://stat.ethz.ch/R-manual/R-devel/library/stats/html/stats-package.html>

Sarneel, J.M., Kardol, P., Nilsson, C., 2016. The importance of priority effects for riparian plant community dynamics. *J Veg Sci* 27, 658–667. <https://doi.org/10.1111/jvs.12412>

Schmiede, R., Otte, A., Donath, T.W., 2012. Enhancing plant biodiversity in species-poor grassland through plant material transfer – the impact of sward disturbance. *Applied Vegetation Science* 15, 290–298. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01168.x>

Schoener, T. W. (1989). The ecological niche. In J. M. Cherrett (Ed.), *Ecological concepts: The contribution of ecology to an understanding of the natural world*, symposium British ecological society . Cambridge: Blackwell Scientific Publications.

- Schnoor, T., Bruun, H.H., Olsson, P.A., 2015. Soil disturbance as a grassland restoration measure-effects on plant species composition and plant functional traits. *PLoS ONE* 10, e0123698. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123698>
- Scotton, M., 2016. Establishing a semi-natural grassland: Effects of harvesting time and sowing density on species composition and structure of a restored *Arrhenatherum elatius* meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 220, 35–44. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.12.029>
- Sengl, P., Magnes, M., Weitenthaler, K., Wagner, V., Erdős, L., Berg, C., 2017. Restoration of lowland meadows in Austria: A comparison of five techniques. *Basic and Applied Ecology* 24, 19–29. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2017.08.004>
- Sharma, S.K., Ramesh, A., Sharma, M.P., Joshi, O.P., Govaerts, B., Steenwerth, K.L., Karlen, D.L., 2010. Microbial Community Structure and Diversity as Indicators for Evaluating Soil Quality, in: *Biodiversity, Biofuels, Agroforestry and Conservation Agriculture, Sustainable Agriculture Reviews*. Springer, Dordrecht, pp. 317–358. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9513-8_11
- Skinner, J.R., Zalewski, S., 1995. Fonctions et valeurs des zones humides méditerranéennes. Medwet, Tour du Valat, Arles (France).
- Slatyer, R.A., Hirst, M., Sexton, J.P., 2013. Niche breadth predicts geographical range size: a general ecological pattern. *Ecol. Lett.* 16, 1104–1114. <https://doi.org/10.1111/ele.12140>
- Smith, B.M., Diaz, A., Winder, L., 2017. Grassland habitat restoration: lessons learnt from long term monitoring of Swanworth Quarry, UK, 1997–2014. *PeerJ* 5, e3942. <https://doi.org/10.7717/peerj.3942>
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*.
- Stadler, J., Trefflich, A., Brandl, R., Klotz, S., 2007. Spontaneous regeneration of dry grasslands on set-aside fields. *Biodivers Conserv* 16, 621–630. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-0604-z>
- Stampfli, A., 1992. Year-to-year changes in unfertilized meadows of great species richness detected by point quadrat analysis. *Vegetatio* 103, 125–132. <https://doi.org/10.1007/BF00047698>
- Stampfli, A., 1991. Accurate determination of vegetational change in meadows by successive point quadrat analysis. *Vegetatio* 96, 185–194. <https://doi.org/10.1007/BF00044979>
- Stratégie nationale relative aux espèces exotiques envahissantes 2017. Rapport du Ministère de l'Environnement, de l'Energie et de la Mer, en charge des relations internationales sur le climat, 44 p.
- Strickland, M.S., Lauber, C., Fierer, N., Bradford, M.A., 2009. Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology* 90, 441–451. <https://doi.org/10.1890/08-0296.1>
- Stuble, K.L., Fick, S.E., Young, T.P., 2017. Every restoration is unique: testing year effects and site effects as drivers of initial restoration trajectories. *Journal of Applied Ecology* 54, 1051–1057. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12861>

Suding, K.N., Gross, K.L., Houseman, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>

Suding, K.N., Hobbs, R.J., 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 271–279. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.012>

Tälle, M., Deák, B., Poschlod, P., Valkó, O., Westerberg, L., Milberg, P., 2016. Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 222, 200–212. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.008>

Temperton, V.M. (Ed.), 2004. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*, Science and practice of ecological restoration. Island Press, Washington, D.C.

Terrat, S., Horrigue, W., Dequietd, S., Saby, N.P.A., Lelièvre, M., Nowak, V., Tripied, J., Régnier, T., Jolivet, C., Arrouays, D., Wincker, P., Cruaud, C., Karimi, B., Bispo, A., Maron, P.A., Prévost-Bouré, N.C., Ranjard, L., 2017. Mapping and predictive variations of soil bacterial richness across France. *PLOS ONE* 12, e0186766. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186766>

Thébault G., 2012, *Enjeux écologiques, socio-économiques et expérimentaux de la gestion de l'île de Raymond, zone humide gérée par pastoralisme*. University of Bordeaux. 73p.

Thuiller, W., Lavorel, S., Araujo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102, 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>

Tomimatsu, H., Sasaki, T., Kurokawa, H., Bridle, J.R., Fontaine, C., Kitano, J., Stouffer, D.B., Vellend, M., Bezemer, T.M., Fukami, T., Hadly, E.A., Heijden, M.G.A. van der, Kawata, M., Kéfi, S., Kraft, N.J.B., McCann, K.S., Mumby, P.J., Nakashizuka, T., Petchey, O.L., Romanuk, T.N., Suding, K.N., Takimoto, G., Urabe, J., Yachi, S., 2013. FORUM: Sustaining ecosystem functions in a changing world: a call for an integrated approach. *Journal of Applied Ecology* 50, 1124–1130. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12116>

Török, P., Kelemen, A., Valkó, O., Deák, B., Lukács, B., Tóthmérész, B., 2011a. Lucerne-dominated fields recover native grass diversity without intensive management actions. *Journal of Applied Ecology* 48, 257–264. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01903.x>

Török, P., Migléc, T., Valkó, O., Kelemen, A., Tóth, K., Lengyel, S., Tóthmérész, B., 2012. Fast restoration of grassland vegetation by a combination of seed mixture sowing and low-diversity hay transfer. *Ecological Engineering* 44, 133–138. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.03.010>

Török, P., Penksza, K., Tóth, E., Kelemen, A., Sonkoly, J., Tóthmérész, B., 2018. Vegetation type and grazing intensity jointly shape grazing effects on grassland biodiversity. *Ecol Evol* 8, 10326–10335. <https://doi.org/10.1002/ece3.4508>

- Török, P., Valkó, O., Deák, B., Kelemen, A., Tóth, E., Tóthmérész, B., 2016. Managing for species composition or diversity? Pastoral and free grazing systems in alkali steppes. *Agriculture, Ecosystems & Environment, Grazing in European open landscapes: how to reconcile sustainable land management and biodiversity conservation?* 234, 23–30. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.010>
- Török, P., Vida, E., Deák, B., Lengyel, S., Tóthmérész, B., 2011b. Grassland restoration on former croplands in Europe: an assessment of applicability of techniques and costs. *Biodiversity and Conservation* 20, 2311–2332. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-9992-4>
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>

- Valliere, J.M., Balch, S., Bell, C., Contreras, C., Hilbig, B.E., 2019. Repeated mowing to restore remnant native grasslands invaded by nonnative annual grasses: upsides and downsides above and below ground. *Restoration Ecology* 27, 261–268. <https://doi.org/10.1111/rec.12873>
- van Eck, W.H.J.M., Lenssen, J.P.M., van de Steeg, H.M., Blom, C.W.P.M., de Kroon, H., 2006. Seasonal Dependent Effects of Flooding on Plant Species Survival and Zonation: a Comparative Study of 10 Terrestrial Grassland Species. *Hydrobiologia* 565, 59–69. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-1905-7>
- Vécrin, M.P., Muller, S., 2003. Top-soil translocation as a technique in the re-creation of species-rich meadows. *Applied Vegetation Science* 6, 271–278. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2003.tb00588.x>
- Vellend, M., 2001. Do commonly used indices of β -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12, 545–552. <https://doi.org/10.2307/3237006>
- Verhoef, H.A., Morin, P.J. (Eds.), 2010. *Community ecology: processes, models, and applications*, Oxford biology. Oxford University Press, Oxford.
- Verhoeven, J.T.A., 2014. Wetlands in Europe: Perspectives for restoration of a lost paradise. *Ecological Engineering, Wetland Restoration– Challenges and Opportunities* 66, 6–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.03.006>
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Wagner, H.H., Wildi, O., Ewald, K.C., 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15, 219–227. <https://doi.org/10.1023/A:1008114117913>

- Wainwright, C.E., Staples, T.L., Charles, L.S., Flanagan, T.C., Lai, H.R., Loy, X., Reynolds, V.A., Mayfield, M.M., 2018. Links between community ecology theory and ecological restoration are on the rise. *Journal of Applied Ecology* 55, 570–581. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12975>
- Westman, W.E., 1978. Measuring the Inertia and Resilience of Ecosystems. *BioScience* 28, 705–710. <https://doi.org/10.2307/1307321>
- White, P. S. & Jentsch, A. (2004). Disturbance, succession and community assembly in terrestrial plant communities. In *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice* (eds V. M. Temperton, R. J. Hobbs, T. Nuttle and S. Halle), pp. 342–366. Island Press, Washington
- White, P., & Pickett, S. (1985) *Natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press
- Wilson, J.B. (1999) *Assembly rules in plant communities*. In Weiher and Keddy, 1999. *Ecological Assembly Rules*. Cambridge University Press
- Winkel, V.K., Roundy, B.A., 1991. Effects of Cattle Trampling and Mechanical Seedbed Preparation on Grass Seedling Emergence. *Journal of Range Management* 44, 176. <https://doi.org/10.2307/4002318>
- Woodcock, B.A., McDonald, A.W., Pywell, R.F., 2011. Can long-term floodplain meadow recreation replicate species composition and functional characteristics of target grasslands? *Journal of Applied Ecology* 48, 1070–1078. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02029.x>

Young, T.P., Petersen, D.A., Clary, J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8, 662–673. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x>

Zirbel, C.R., Grman, E., Bassett, T., Brudvig, L.A., 2019. Landscape context explains ecosystem multifunctionality in restored grasslands better than plant diversity. *Ecology* 100, e02634. <https://doi.org/10.1002/ecy.2634>

Annexes

1. Annexes Chapitre3

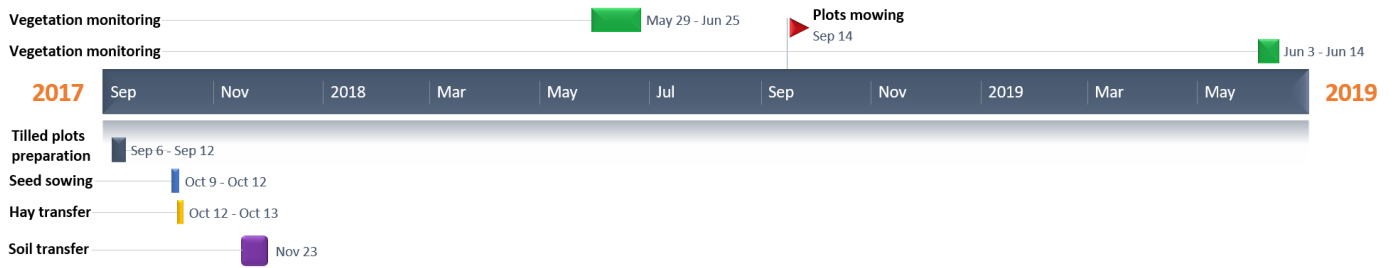


Figure S1. Calendar of experimental design set up (Parc des Barails).

Treatment combinations



Delimitation

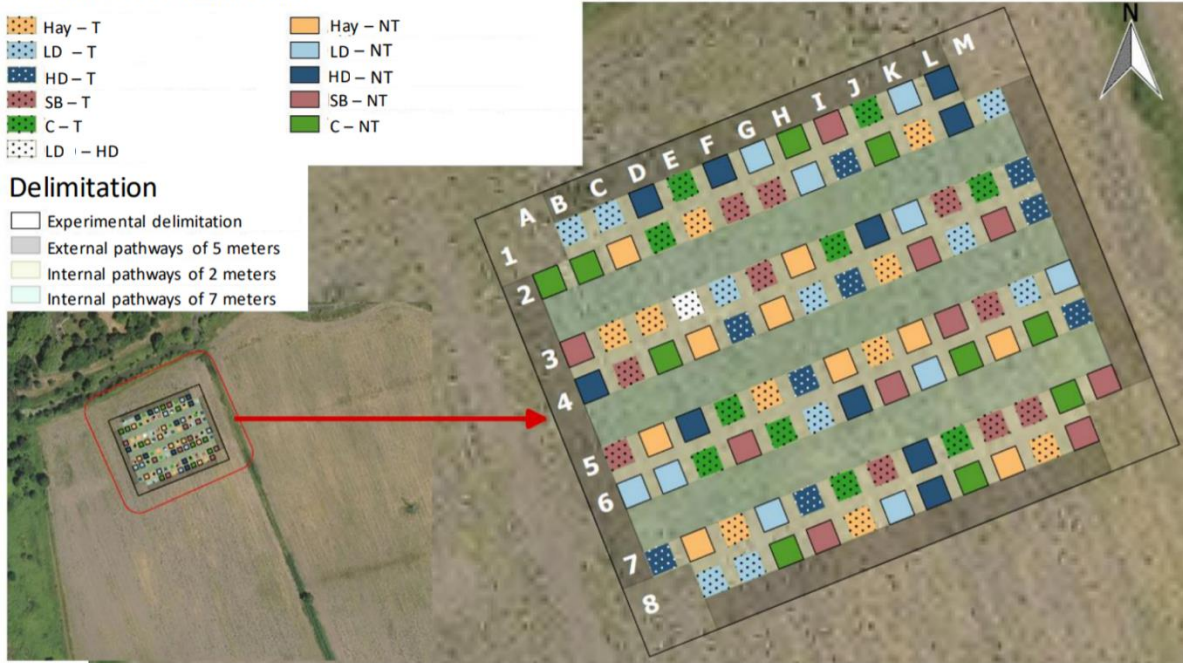
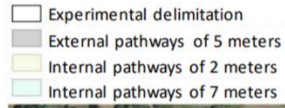


Figure S2. Map of the Parc des Barrails grassland representing the 100 experimental plots and the corresponding combination treatments. “C”: control, “LD”: low diversity seed mixture, “HD”: high diversity seed mixture, “Hay”: hay transfer, “SB”:soil blocks transfer; NT : nontilled soil, T : tilled soil.

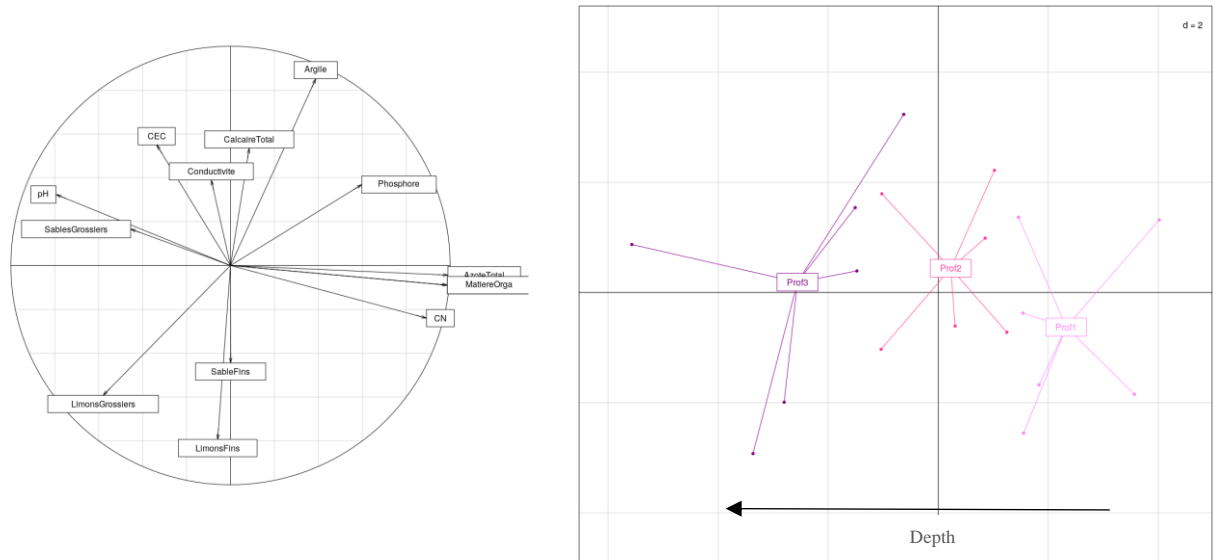


Figure S3. Soil nutrient gradient detected by PCA on the soil and the three depth analysed (Prof1: 15 cm ; Prof2: 30 cm ; Prof3: 45 cm).



Figure S4. Soil tillage prior to biological inputs on experimental plots.

	Species seed mixture percentage	Proportion for 2000 seeds/m ²	Weight (g) for 1000 seeds	Weight (g) /m ² seeds proportion	Weight (g /16m ²
LD mixture					Mélange Gr 1
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	30%	600	2,77	1,662	26,592
<i>Dactylis glomerata</i>	25%	500	0,86	0,43	6,88
<i>Lotus corniculatus</i>	15%	300	1,35	0,405	6,48
<i>Lolium perenne</i>	25%	500	1,68	0,84	13,44
<i>Trifolium repens</i>	5%	100	0,74	0,074	1,184
<i>total</i>	100%	2000		3,411	54,576
	Species seed mixture percentage	Proportion for 2000 seeds/m ²	Weight (g) for 1000 seeds	Weight (g) /m ² seeds proportion	Weight (g /16m ²
Species added to LD for HD mixture					Mélange Gr 2
<i>Holcus lanatus</i>	30%	300	0,27	0,081	1,296
<i>Arrhenatherum elatius</i>	30%	300	1,67	0,501	8,016
<i>Anthoxantum odoratum</i>	10%	100	0,59	0,059	0,944
<i>Centaurea dicipiens</i>	8%	80	1,4	0,112	1,792
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	8%	80	1,44	0,1152	1,8432
<i>Leucanthemum vulgare</i>	1%	10	0,53	0,0053	0,0848
<i>Alopecurus pratensis</i>	3%	30	1,03	0,0309	0,4944
<i>Elymus repens</i>	10%	100	5,25	0,525	8,4
<i>total</i>	100%	1000	12,18	1,4294	22,8704

Table S1. Low Diversity (LD) and High Diversity (HD) species seed mixtures.



Figure S5. Biological inputs, from left to right : seed sowing, hay scattering and soil transfer.

Table S2. Composition of the reference ecosystem recorded in 2013, 2014 and 2015 (Data from RNN, see Chapter 2 section 5.2 for relevés methods).

Species	2013						2014						2015					
	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	HR	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	HR	Q1	Q2	Q3	Q4	Q5	HR
<i>Lathyrus nissolia</i>	4	3	2	1	3								1					
<i>Lathyrus pratensis subsp. prat</i>	5			4			2	2			4		4	5				6
<i>Holcus lanatus</i>	5	5	4	5	5		8	9	9	6	8		7	7	6	7	5	
<i>Dactylis glomerata</i>	4	5	5	4	4		3	2	4	5	5		8	7	7	3	6	
<i>Elytrigia campestris subsp. car</i>	4		4				5		3	4	2		7	7	6	6		
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	5	3	4	3	4		3	2	5	5	5		4	5		6	2	
<i>Oenanthe cf. silaefolia</i>																		
<i>Cynosurus cristatus</i>	3				1													
<i>Festuca gr. rubra</i>	8	7	8	7	7		3	6	5	7	7		2	3	5	4	4	
<i>Centaurea sp.</i>	7	6		4	4					1	1						4	1
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2		4	4	5		3			5			6	5	5	6	5	
<i>Potentilla reptans</i>	2	1	4	2			2	2					4	5		2		
<i>Viscia sativa subsp. nigra</i>	2	1																
<i>Poa trivialis</i>	2	2					2											
<i>Lotus corniculatus</i>	1	4	5	2	5		4	1					3	3		2		
<i>Daucus carotta</i>	1											x						
<i>Ranunculus bulbosus</i>		1																
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2			1	1				3		3					1	3	2
<i>Festuca arundinacea</i>		5		5	5		3	3	5	5	5			8	4	6	4	
<i>Hordeum secalinum</i>			1					2	4		4				3		3	
<i>Cynosurus cristatus</i>			1															
<i>Carex hirta</i>				1			2								5			
<i>Poa pratensis</i>				3							1							
<i>Ranunculus acris</i>					1					1								
<i>Rumex acetosa</i>				1			4				2		2				3	
<i>Geranium dissectum</i>							1											
<i>Rubus section discolor</i>							3						4					
<i>Agrimonium eupatorium</i>								1								2		
<i>Quercus robur</i>												x						
<i>Agrostis canina</i>												x			4			
<i>Gaudinia fragilis</i>											1							
<i>Rumex cf. crispus</i>												x						
<i>Rumex conglomeratus</i>													4					
<i>Agrostis capillaris</i>													2	2		3	3	
<i>Quercus robur</i>															1			
<i>Elytrigia sp.</i>																		4

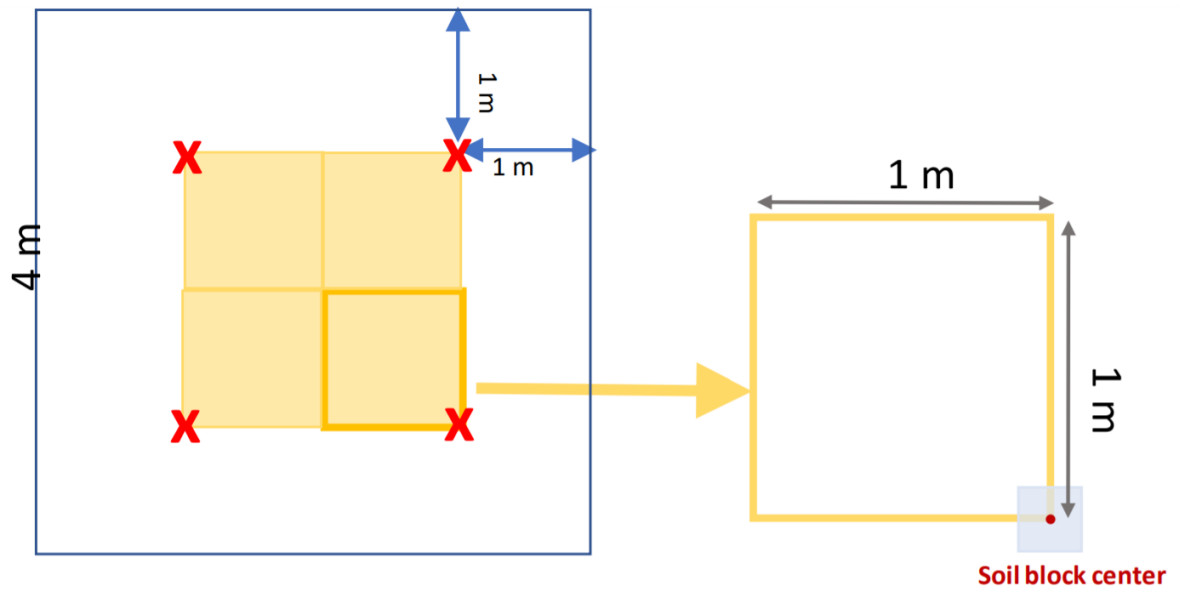


Figure S6. Sampling methods for vegetation monitoring: location of the four 1 x 1 m pin-point quadrats (in yellow), and of the four soil blocks transfer (in red) centered in each corner of the sampling area.

Table S3. Degraded grassland species lists.

<i>Species</i>
<i>Epilobium tetragonum</i>
<i>Erigeron sp</i>
<i>Helminthotheca echioides</i>
<i>Phragmite australis</i>
<i>Poa annua</i>
<i>Poa trivialis</i>
<i>Ranunculus sardous</i>

2. Annexes Chapitre 4

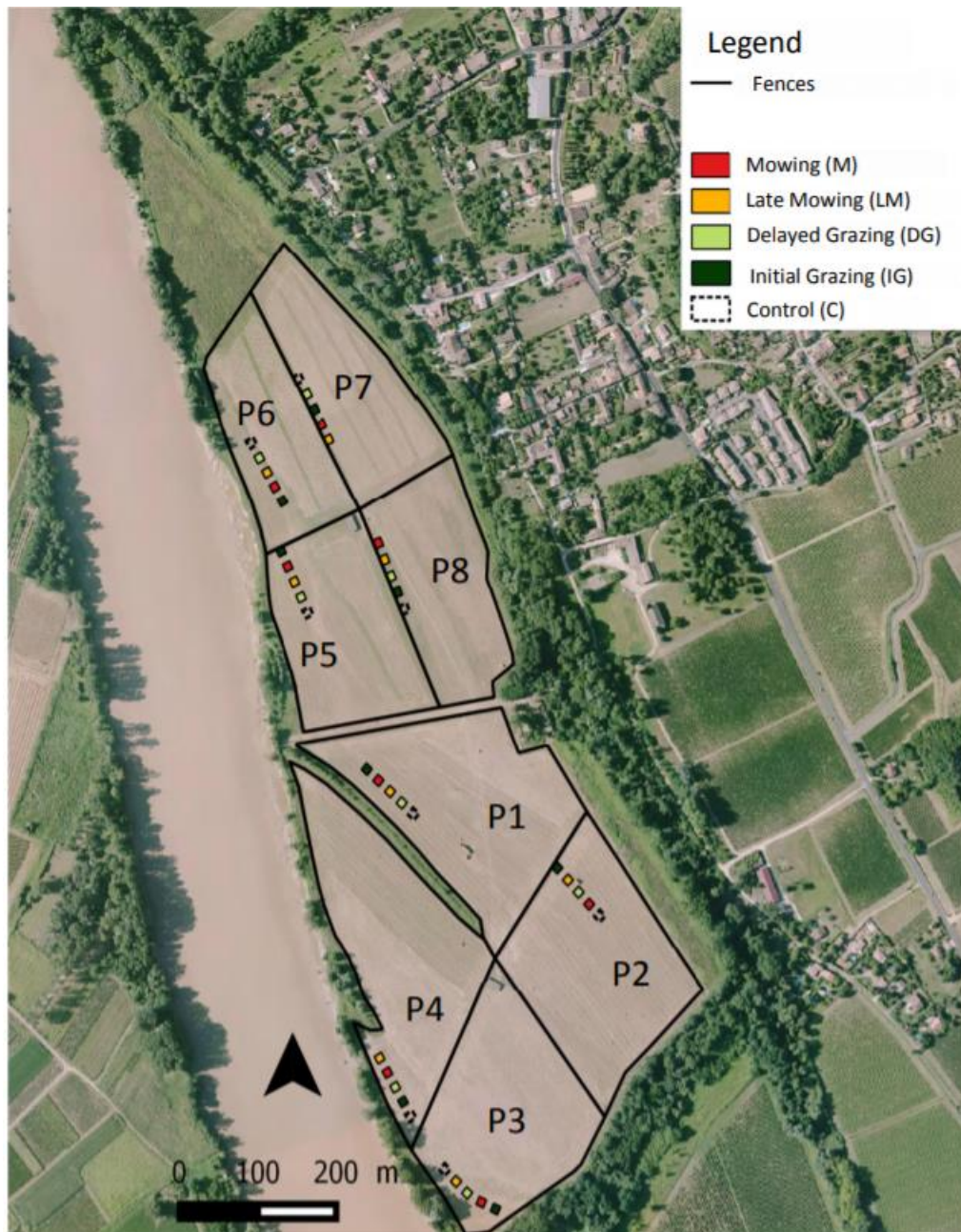


Figure S7. Map of the Ile de Raymond grassland representing the eight enclosure, the location of the 40 experimental plots and the corresponding management treatments.



Figure S8. Hay scattering in the experimental plots after the transfer from the reference grassland.

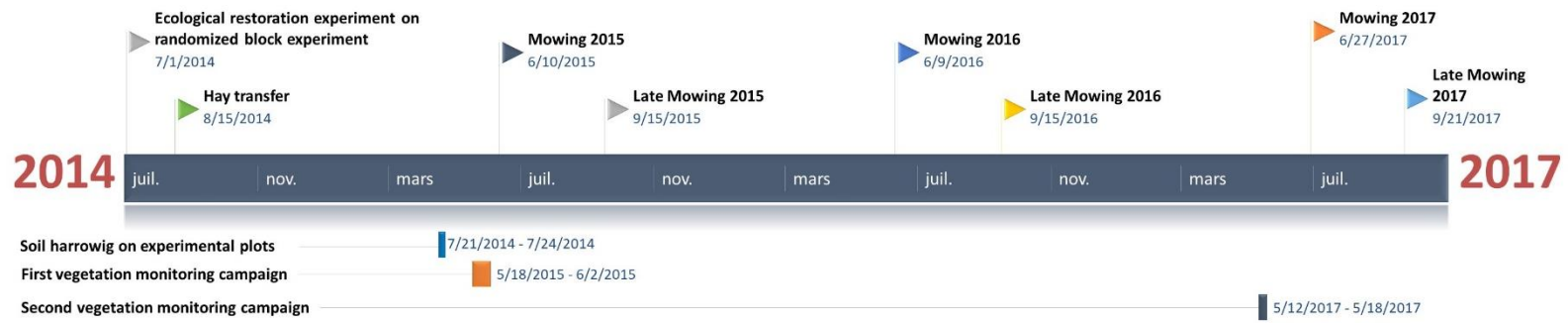


Figure S9. Calendar of hay transfer and experimental events.

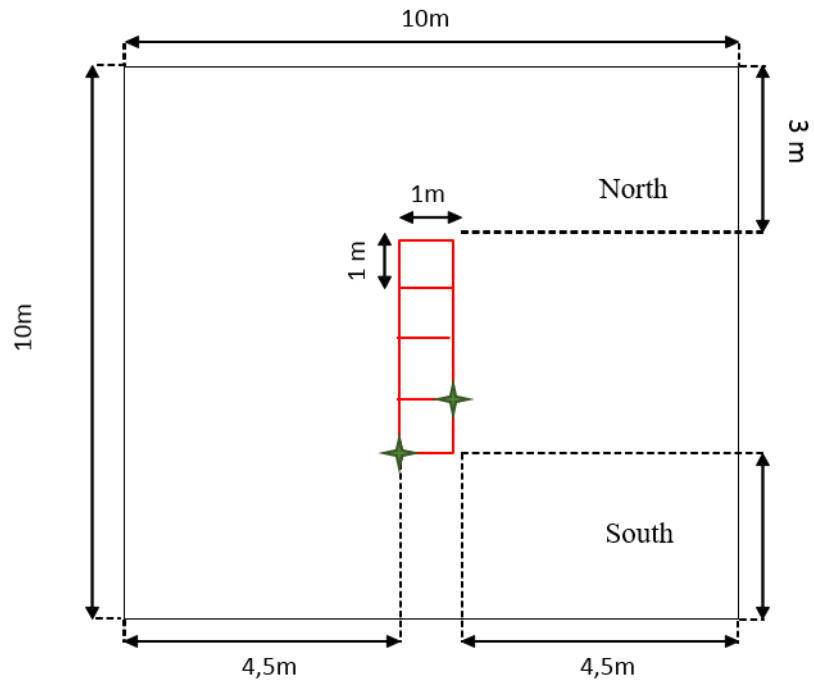


Figure S10. Sampling methods for vegetation monitoring: location of the four 1 x 1 m pin-point quadrats (in red), and of the two metallic pins (green crosses) materializing the first quadrat position.

Table S4. Composition of the reference ecosystem (Cadaujac) recorded in 2013 (see Chapter 2 section 5.2 for releves methods).

Species	R1Q1	R1Q2	R1Q3	R1Q4	R1Q5	R1HQ	R2Q1	R2Q2	R2Q3	R2Q4	R2Q5	R2HQ	R3Q1	R3Q2	R3Q3	R3Q4	R3Q5	R3HQ	R4Q1	R4Q2
Agrostis sp	2	3	0	0	1	0	5	3	5	4	4	0	4	4	3	3	4	0	6	4
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0
Anthoxanthum odoratum	3	6	5	5	4	0	4	5	4	5	4	0	3	0	0	2	2	0	1	3
Arrhenatherum elatius	0	5	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	6	2	4	0	0	0
Bromus racemosus	2	4	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	0
Calystegia sepium	2	2	0	1	2	0	3	3	3	3	4	0	3	0	0	2	2	0	0	0
Carex cuprina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex flacca	3	4	0	0	0	0	1	2	0	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	5	4	4	4	3	0	3	4	3	3	4	0	2	2	2	4	2	0	2	2
Carex tomentosa	4	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Centaurea thuilieri	1	0	3	1	0	0	0	3	2	3	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cerastium fontanum	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopus europaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	4	1	2	0	0	4	5
Cyperus longus	6	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	2	2	3	1	2	0	2	0	1	0	0	0	1	1	2	2	1	0	0	1
Elytrigia repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca cf ovina	0	0	0	0	2	0	4	0	2	0	2	0	2	0	0	4	0	0	0	3
Galium debile	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
Galium verum	3	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium dissectum	4	3	3	3	3	0	3	1	4	2	1	0	2	3	4	3	3	0	3	2
Holcus lanatus	2	5	4	6	7	0	4	5	4	4	4	0	3	4	3	3	4	0	1	2
Hordeum secalinum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	3	3	2	0	2	2
Juncus acutiflorus	0	0	0	0	0	0	3	5	5	4	4	0	0	0	0	0	0	0	2	4
Juncus conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	0	2	2	3	2	0	2	0	1	0	1	0	4	6	5	3	5	0	3	3
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	3	6	5	5	3	0	2	2	2	3	3	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Lotus uliginosus	4	2	0	3	3	0	4	3	3	4	3	0	2	3	3	4	3	0	4	4
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Meritha suaveolens	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	3	3	4	3	2	0	2	1	2	3	2	0	3	4	4	4	3	0	3	3
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Poa trivialis	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2
Potentilla reptans	0	0	3	0	3	0	2	0	0	0	2	0	3	2	2	2	2	0	2	1
Prunella vulgaris	0	0	2	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	2	3	3	3	2	0	3	1	3	2	3	0	3	0	1	2	2	0	2	2
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	3	3	4	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	4	4	4	1	0	0	4	5	4	5	6	0	1	2	3	2	2	0	0	0
Rumex acetosa	2	2	3	4	2	0	2	2	3	2	2	0	3	2	3	2	2	0	3	2
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	4	5	5	4	4	0	2	1	1	0	0	0	2	2	2	3	3	0	3	2
Silene flos-cuculi	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	1	0	3	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	5	4
Trifolium pratense	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2	2	0	4	0	0	3	0	0	4	5
Trifolium repens	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Species	R4Q3	R4Q4	R4Q5	R4HQ	R5Q1	R5Q2	R5Q3	R5Q4	R5Q5	R5HQ	R6Q1	R6Q2	R6Q3	R6Q4	R6Q5	R6HQ	R7Q1	R7Q2	R7Q3	R7Q4
Agrostis sp	4	7	5	0	7	7	5	5	4	0	6	5	3	6	5	0	5	5	7	4
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	3	4	4	0	4	4	4	5	5	0	2	4	4	3	4	0	4	3	3	3
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Bromus racemosus	0	0	0	0	3	1	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	4	4	2
Calystegia sepium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	0	0	0	0	0
Carex cuprina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	1	2	1	0	2	2	3	3	4	0	3	1	1	1	0	0	1	0	1	2
Carex tomentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Centaurea thuilieri	0	3	1	0	0	5	3	3	3	0	0	1	0	3	0	0	2	0	0	0
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopus europaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	4	3	4	0	4	4	4	1	2	0	4	4	6	3	4	0	4	5	4	4
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca cf ovina	4	3	3	0	3	2	2	0	0	0	2	3	3	3	3	0	0	0	0	0
Galium debile	0	0	1	0	0	2	0	2	3	0	0	1	3	1	0	0	3	0	0	1
Galium verum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	0	0	0	0	5	0	2	3
Geranium dissectum	2	3	3	0	2	2	1	2	2	0	1	2	2	1	2	0	2	2	2	1
Holcus lanatus	3	5	4	0	4	5	4	4	6	0	6	4	6	4	4	0	5	4	5	5
Hordeum secalinum	2	4	3	0	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0	1	0	4	1	4	4
Juncus acutiflorus	0	3	1	0	2	5	1	4	4	0	3	4	2	3	4	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	3	4	2	0	4	4	4	3	4	0	0	3	0	0	4	0	0	1	1	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	0	0	2	1	2
Lotus uliginosus	3	4	4	0	3	4	5	3	2	0	1	4	4	5	3	0	5	0	0	1
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	1	2	2	0	3	2	3	1	4	0	3	4	3	4	3	0	5	2	2	2
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	0	1	0	0	2	0	2	1	2	0	1	2	1	2	2	0	0	1	1	3
Potentilla reptans	1	2	4	0	3	5	1	2	3	0	3	3	4	5	4	0	4	1	0	4
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	1	2	3	0	2	2	2	2	3	0	0	1	1	4	4	0	3	4	2	2
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Rumex acetosa	3	3	3	0	3	1	1	1	1	0	2	3	2	3	2	0	0	0	1	0
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	2	4	4	0	3	3	1	3	3	0	3	4	4	4	4	0	1	5	5	5
Silene flos-cuculi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	5	3	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	3	0	2	2	2	3
Trifolium pratense	3	2	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	2	1	1	3
Trifolium repens	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	4	0	0	0	0	0	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Species	R7Q5	R7HQ	R8Q1	R8Q2	R8Q3	R8Q4	R8Q5	R8HQ	R9Q1	R9Q2	R9Q3	R9Q4	R9Q5	R9HQ	R14Q1	R14Q2	R14Q3	R14Q4	R14Q5	R14HQ
Agrostis sp	5	0	5	6	5	6	6	0	5	4	5	3	4	0	2	2	3	2	3	0
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	5	4	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	3	0	5	2	1	3	3	0	3	0	1	1	2	0	1	3	2	4	4	0
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bromus racemosus	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calystegia sepium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cuprina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	2	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex tomentosa	0	0	3	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Centaurea thuilieri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	2	1	0	0	1	0	5	6	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopus europaeus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	4	0	5	1	3	2	2	0	3	4	3	3	1	0	0	0	1	0	0	0
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	0	0	2	3	3	4	3	0	4	0	4	3	0	0	0	0	6	4	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Festuca cf ovina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	2	4	4	0
Galium debile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium verum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	0	1	0	0	0
Geranium dissectum	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holcus lanatus	5	0	4	6	5	3	5	0	2	4	2	1	3	0	3	4	3	4	3	0
Hordeum secalinum	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	2	0	0
Juncus acutiflorus	0	0	4	4	4	4	3	0	5	4	4	7	5	0	0	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	4	2	5	0	4	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0,5
Lotus uliginosus	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lythrum salicaria	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	2	0	2	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	1	2	0	2	0
Orchis laxifolia	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	0	0	2	1	4	3	3	0	4	1	1	1	0	0	1	2	0	4	0	0
Potentilla reptans	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4	2	5	0
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	4	0	5	4	4	4	4	0	4	6	5	7	7	0	7	7	5	6	0	0
Silene flos-cuculi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium pratense	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Species	R10Q1	R10Q2	R10Q3	R10Q4	R10Q5	R10HQ	R11Q1	R11Q2	R11Q3	R11Q4	R11Q5	R11HQ	R12Q1	R12Q2	R12Q3	R12Q4	R12Q5	R12HQ	R13Q1	R13Q2
Agrostis sp	6	7	6	4	4	0	5	6	5	7	4	0	6	4	8	4	6	0	7	4
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	0	2	2	0	0	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	0	1	0	2	1	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bromus racemosus	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Calystegia sepium	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cuprina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0	4	3	2	3	3	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Carex tomentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Centaurea thuilieri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopodium europaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	1	3	1	0	3	0	2	2	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	4	6	6	7	7	0	3	0	4	2	4	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca cf ovina	0	3	3	0	3	0	4	4	5	5	3	0	2	0	4	2	4	0	0	3
Galium debile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium verum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Geranium dissectum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holcus lanatus	5	4	4	2	3	0	5	2	2	3	3	0	5	4	0	4	5	0	4	4
Hordeum secalinum	1	0	0	0	0	0	2	4	1	3	2	0	2	4	1	1	2	0	2	2
Juncus acutiflorus	3	2	0	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	1
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	0	0	0	0	0	0	3	2	2	4	3	0	0	0	0	0	0	4	3	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Lotus uliginosus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	3
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
Poa trivialis	2	2	1	1	2	0	2	2	2	2	2	0	1	1	1	1	2	0	3	4
Potentilla reptans	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	0	0	0	0	0	0,5	4	4	4	5	0	0	0	2	0	0	0	4	4	4
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	5	4	4	2	3	0	5	5	5	4	5	0	6	7	4	7	6	0	7	4
Silene flos-cuculi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium pratense	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium repens	0	0	2	0	2	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vicia sativa	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Species	R13Q3	R13Q4	R13Q5	R13HQ	R15Q1	R15Q2	R15Q3	R15Q4	R15Q5	R15HQ	R16Q1	R16Q2	R16Q3	R16Q4	R16Q5	R16HQ	R17Q1	R17Q2	R17Q3	R17Q4
Agrostis sp	5	5	5	0	6	8	8	7	7	0	7	6	5	5	7	0	6	6	6	6
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	3
Althaea officinalis	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	0	0	2	0	2	2	1	0	1	0	2	1	1	1	1	0	3	3	4	2
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bromus racemosus	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	2	2	0	3	2	0	1	1	0	1
Calystegia sepium	0	0	0	0	0	4	2	0	3	0	4	4	3	4	4	0	3	0	1	4
Carex cuprina	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
Carex divisa	0	4	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex tomentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Centaurea thuilieri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4	2	0	3	0	3	1	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopodium europaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	0	0	0	0	4	3	3	3	3	0	3	1	3	2	4	0	3	4	4	4
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	4	0	0	0	0	0	3	3	3	4
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Festuca cf ovina	4	0	4	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium debile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium verum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0
Geranium dissectum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Holcus lanatus	2	3	3	0	4	5	4	4	6	0	4	3	5	5	3	0	4	4	4	4
Hordeum secalinum	2	2	0	0	5	3	4	3	3	0	3	3	4	5	4	0	2	0	1	1
Juncus acutiflorus	0	0	0	0	3	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1
Juncus conglomeratus	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	3	4	4	0	4	4	4	4	4	0	2	1	1	0	4	0	0	0	4	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Lotus tenuis	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Lotus uliginosus	1	2	1	0	0	0	3	2	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	2	1	4	0	0	2	2	2	3	0	4	2	2	3	3	0	3	4	4	3
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	1	0	0	0	5	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0
Poa trivialis	2	1	2	0	2	0	2	3	1	0	1	2	4	1	3	0	3	4	3	4
Potentilla reptans	0	0	0	0	0	3	1	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	5	3	5	0	0	3	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
Schedonorus arundinaceus	7	5	6	0	5	4	5	5	4	0	5	5	5	3	3	0	4	4	4	4
Silene flos-cuculi	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsinea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium pratense	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

Species	R17Q5	R17HQ	R18Q1	R18Q2	R18Q3	R18Q4	R18Q5	R18HQ	R19Q1	R19Q2	R19Q3	R19Q4	R19Q5	R19HQ	R20Q1	R20Q2	R20Q3	R20Q4	R20Q5	R20HQ
Agrostis sp	7	0	5	5	5	6	6	0	6	6	6	6	5	0	5	5	4	4	5	0
Alopecurus pratensis	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	1	0	3	4	3	2	4	0	1	3	3	3	2	0	0	3	0	0	1	0
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bromus racemosus	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	3	3	2	3	0
Calystegia sepium	2	0	0	0	0	0	1	0	4	0	3	5	3	0	0	0	0	0	0	0
Carex cuprina	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	5	4	5	4	0
Carex tomentosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	3	2	0
Centaurea thuilieri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	0	1	2	0	0	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Lycopodium europaeus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	4	0	2	2	3	0	2	0	3	3	2	0	2	0	4	5	4	5	5	0
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5
Festuca cf ovina	0	0	4	4	5	7	4	0	4	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium debile	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Galium verum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	2	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	6	4	4	5	4	0
Geranium dissectum	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	4	3	5	3	3	0
Holcus lanatus	3	0	4	4	3	4	4	0	5	5	5	6	5	0	4	5	5	3	5	0
Hordeum secalinum	1	0	0	0	0	0	2	0	4	6	5	5	5	0	4	4	4	3	3	0
Juncus acutiflorus	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lathyrus pratensis	1	0	3	5	5	4	5	0	2	4	4	4	4	0	3	5	0	0	0	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Lotus corniculatus	0	0	3	2	5	4	4	0	4	0	2	0	4	0	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	2	0	2	0
Lotus uliginosus	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	4	2	0
Lythrum salicaria	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	4	0	3	3	3	1	4	0	3	4	4	3	4	0	4	4	0	5	5	0
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	4	0	3	3	4	0	2	0	2	0	2	3	4	0	3	0	1	2	2	0
Potentilla reptans	0	0	3	2	0	3	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	2	0	4	4	5	4	5	0	4	3	1	2	1	0	4	4	3	3	3	0
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Rumex crispus	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	4	0	5	5	5	2	4	0	4	5	3	4	5	0	4	5	4	5	5	0
Silene flos-cuculi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	2	5	3	5	0
Trifolium pratense	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	1	2	4	0
Trifolium repens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Species	R21Q1	R21Q2	R21Q3	R21Q4	R21Q5	R21HQ
Agrostis sp	2	3	3	3	5	0
Alopecurus pratensis	0	0	0	0	0	0
Althaea officinalis	0	0	0	0	0	0
Anthoxanthum odoratum	3	3	1	2	2	0
Arrhenatherum elatius	0	0	0	0	0	0
Bromus racemosus	4	2	4	0	4	0
Calystegia sepium	2	3	2	3	4	0
Carex cuprina	1	0	0	0	0	0
Carex divisa	0	0	0	0	0	0
Carex flacca	0	0	0	0	0	0
Carex hirta	0	3	3	0	3	0
Carex tomentosa	0	2	3	3	0	0
Centaurea thuilieri	0	0	0	0	0	0
Cerastium fontanum	0	0	0	0	0	0
Carex cf riparia	0	0	0	0	0	0
cf Crepis sp	0	0	0	0	0	0
cf Cyperus longus	0	0	0	0	0	0
cf Fraxinus excelsior	0	0	0	0	0	0
cf Lycopus europaeus	0	0	0	0	0	0
Cynosurus cristatus	5	4	4	6	3	0
Cyperus longus	0	0	0	0	0	0
Dactylis glomerata	0	0	0	0	0	0
Elytrigia repens	5	0	0	0	0	0
Epilobium tetragonum	0	0	1	0	0	0
Festuca cf ovina	0	0	0	0	0	0
Galium debile	0	0	0	0	0	0
Galium verum	0	0	0	0	0	0
Gaudinia fragilis	3	4	4	4	3	0
Geranium dissectum	2	2	2	1	1	0
Holcus lanatus	4	5	4	4	4	0
Hordeum secalinum	5	5	4	6	5	0
Juncus acutiflorus	0	0	0	0	0	0
Juncus conglomeratus	0	0	0	0	0	0
Lathyrus nissolia	0	0	0	0	1	0
Lathyrus pratensis	4	3	5	4	5	0
Leucanthemum vulgare	0	0	0	0	0	0
Linum bienne	0	0	0	0	0	0
Lolium perenne	0	0	0	0	0	0
Lotus corniculatus	0	0	0	0	0	0
Lotus tenuis	1	4	0	0	0	0
Lotus uliginosus	0	0	1	4	0	0
Lythrum salicaria	0	2	0	0	0	0
Medicago cf arabica	0	0	0	0	0	0
Mentha suaveolens	0	0	0	0	0	0
Myosotis laxa	0	0	0	0	0	0
Oenanthe pimpinelloides	4	5	5	3	4	0
Orchis laxifolia	0	0	0	0	0	0
Pastinaca sativa	0	0	0	0	0	0
Plantago lanceolata	0	0	0	0	0	0
Poa trivialis	3	0	1	1	1	0
Potentilla reptans	2	0	0	0	0	0
Prunella vulgaris	0	0	0	0	0	0
Ranunculus acris	4	3	3	2	4	0
Ranunculus flammula	0	0	0	0	0	0
Ranunculus repens	0	0	0	0	0	0
Rhinanthus angustifolius	0	0	0	0	0	0
Rumex acetosa	0	0	0	0	0	0
Rumex conglomeratus	0	0	0	0	0	0
Rumex crispus	0	0	0	0	0	0
Schedonorus arundinaceus	5	4	4	3	5	0
Silene flos-cuculi	0	0	0	0	0	0
Stellaria alsine	0	0	0	0	0	0
cf Trisetum flavescens	0	0	0	0	0	0
Trifolium patens	2	3	4	2	5	0
Trifolium pratense	2	0	2	0	1	0
Trifolium repens	0	0	0	0	0	0
Vicia sativa	0	0	0	0	0	0

Table S5. List of species encountered in experimental design at both years 2015 and 2017.

Restoration site species	Group
<i>Agrostis sp</i>	Reference
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Reference
<i>Apiaceae sp</i>	Other
<i>Arrhenatherum elatius</i>	Reference
<i>Asteraceae sp</i>	Other
<i>Bromus sp</i>	Reference
<i>Centaurea thuillieri</i>	Other
<i>Cerastium glomeratum</i>	Other
<i>Cirsium sp</i>	Other
<i>Convolvulus arvensis</i>	Other
<i>Cynosurus_cristatus</i>	Reference
<i>Dactylis glomerata</i>	Initial
<i>Dipsacus fullonum</i>	Other
<i>Elytrigia repens</i>	Reference
<i>Epilobium sp</i>	Other
<i>Equisetum arvense</i>	Other
<i>Erig sp</i>	Other
<i>Ervum tetraspermum</i>	Other
<i>Fraxinus excelsior</i>	Other
<i>Galium aparine</i>	Other
<i>Galium sp</i>	Reference
<i>Gaudinia fragilis</i>	Reference
<i>Geranium dissectum</i>	Reference
<i>Hedera helix</i>	Other
<i>Helminthotheca echioides</i>	Other
<i>Holcus lanatus</i>	Reference

<i>Hordeum secalinum</i>	Reference
<i>Hypochaeris radicata</i>	Other
<i>Lapsana communis</i>	Other
<i>Lathyrus nissolia</i>	Reference
<i>Lathyrus pratensis</i>	Reference
<i>Linum usitatissimum subsp. angustifolium</i>	Reference
<i>Lolium perenne</i>	Initial
HYBRIDE	Other
<i>Lotus corniculatus</i>	Initial
<i>Lotus glaber</i>	Reference
<i>Medicago cf arabica</i>	Other
<i>Medicago lupulina</i>	Other
<i>Medicago sativa</i>	Other
<i>Myosotis sp</i>	Other
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	Reference
<i>Ophrys apifera</i>	Other
<i>Plantago lanceolata</i>	Reference
<i>Poa trivialis</i>	Other
<i>Polygonum sp</i>	Other
<i>Potentilla reptans</i>	Reference
<i>Prunella vulgaris</i>	Reference
<i>Ranunculus acris</i>	Reference
<i>Ranunculus repens</i>	Reference
<i>Raphanus raphanistrum subsp landra</i>	Other
<i>Rubus sp</i>	Reference
<i>Rumex acetosa</i>	Reference
<i>Rumex crispus</i>	Reference

<i>Schedonorus arundinaceus</i>	Initial
<i>Sonchus sp</i>	Other
<i>Taraxacum officinale</i>	Other
<i>Trifolium dubium</i>	Other
<i>Trifolium hybridum</i>	Initial
<i>Trifolium patens</i>	Reference
<i>Trifolium pratense</i>	Reference
<i>Trifolium repens</i>	Initial
<i>Valerianella_locusta</i>	Other
<i>Veronica officinalis</i>	Other
<i>Veronicasp</i>	Other
<i>Vicia sativa</i>	Other

Table S6. Raunkiaer types (*G* geophytes, *Hc* hemicryptophytes, *Th* Therophytes), growing period (main period, which can extend from / to months indicated into brackets) and main habitats (from Tison and de Foucault 2014) for species identified as either dominant or indicator species for each management treatment and year (see Table S3). The family and group (Reference species group, Initial species group, Other species group) are also indicated.

Species	Family	Group	Raunkiaer type*	Growing period**	Main habitats
<i>Agrostis capillaris</i>	Poaceae	Reference	Hc	Jun – Sep	Grasslands, heathlands, understorey vegetations
<i>Agrostis stolonifera</i>	Poaceae	Reference	Hc	Jun – Sep	Grasslands, fallows
<i>Bromus cf. commutatus</i>	Poaceae	Reference	Th	May – Jun	Grasslands, fallows
<i>Centaurea decipiens</i>	Asteraceae	Reference	Hc	Jun – Oct	Grasslands, heathlands, herbaceous forest fringes
<i>Holcus lanatus</i>	Poaceae	Reference	Hc	May – Jul – (Oct)	Grasslands
<i>Hordeum secalinum</i>	Poaceae	Reference	Hc	May – Jul	Grasslands
<i>Lathyrus nissolia</i>	Fabaceae	Reference	Th	Mar – Jun	Grasslands, rarely fallows
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	Apiaceae	Reference	Hc / G	May – Jul	Grasslands, understorey vegetations
<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	Initial	Hc	(Jan) – Mar – Jul – (Dec)	Grasslands, herbaceous forest fringes
<i>Lolium perenne</i>	Poaceae	Initial	Hc	Apr – Oct	Grasslands
<i>Lotus corniculatus</i>	Fabaceae	Initial	Hc	Apr – Aug – (Oct)	Grasslands and other open to semi-closed habitats
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	Poaceae	Initial	Hc	Apr – Jul – (Nov)	Grasslands, herbaceous forest fringes
<i>Convolvulus arvensis</i>	Convolvulaceae	Other	G	May – Oct	Gardens, grasslands, fallows
<i>Epilobium hirsutum</i>	Onagraceae	Other	Hc	Jun – Sep	Crops, fallows
<i>Epilobium tetragonum</i>	Onagraceae	Other	Hc	Jun – Oct	Tall herb fringes, grasslands
<i>Helminthotheca echioides</i>	Asteraceae	Other	Th / Hc	May – Nov	Fallows
<i>Ophris apifera</i>	Orchidaceae	Other	G	May – Jul	Grasslands
<i>Poa trivialis</i>	Poaceae	Other	Hc	Apr – Jul – (Oct)	Grasslands, fallows, herbaceous forest fringes, understorey vegetations
<i>Sonchus asper</i>	Asteraceae	Other	Th	Mar – Sept	Fallows

Table S7. Cumulative number of species in each treatment (at both dates 2015 and 2017) and the reference grassland.

	Treatment					Reference
	C	IG	DG	LM	M	Cadaujac
cumulative number of species	34	59	58	52	53	66

Table S8. Dominant and indicator species for each experimental treatments in 2015 and 2017. The five experimental treatments are « M », mowing, « LM », late mowing, « DG », differed grazing, « IG », initial grazing and « C », control.

2015					2017				
Management	Dominant species	Relative abundance	Indicator species	p-value	Management	Dominant species	Relative abundance	Indicator species	p-value
M	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,315	-	-	M	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,367	<i>Convolvulus arvensis</i>	0,023
M	<i>Dactylis glomerata</i>	0,117	-	-	M	<i>Convolvulus arvensis</i>	0,085	<i>Helminthotheca echinoides</i>	0,002
M	<i>Poa trivialis</i>	0,112	-	-	M	<i>Holcus lanatus</i>	0,079	<i>Sonchus asper</i>	0,001
LM	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,370	-	-	LM	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,229	<i>Bromus sp</i>	0,046
LM	<i>Dactylis glomerata</i>	0,143	-	-	LM	<i>Bromus sp</i>	0,141	<i>Epilobium sp</i>	0,003
LM	<i>Poa trivialis</i>	0,130	-	-	LM	<i>Dactylis glomerata</i>	0,092	<i>Lathyrus nissolia</i>	0,001
DG	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,341	-	-	DG	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,269	-	-
DG	<i>Poa trivialis</i>	0,154	-	-	DG	<i>Poa trivialis</i>	0,107	-	-
DG	<i>Dactylis glomerata</i>	0,087	-	-	DG	<i>Bromus sp</i>	0,085	-	-
IG	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,239	<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	0,044	IG	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,257	<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	0,032
IG	<i>Poa trivialis</i>	0,203	<i>Holcus lanatus</i>	0,034	IG	<i>Holcus lanatus</i>	0,159	<i>Centaurea thuilieri</i>	0,016
IG	<i>Lolium perenne</i>	0,131	<i>Hordeum secalinum</i>	0,014	IG	<i>Poa trivialis</i>	0,105	<i>Agrostis sp</i>	0,006
C	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,471	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,001	C	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,522	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0,001
C	<i>Poa trivialis</i>	0,173	-	-	C	<i>Poa trivialis</i>	0,153	<i>Ophrys apifera</i>	0,015
C	<i>Dactylis glomerata</i>	0,149	-	-	C	<i>Lotus corniculatus</i>	0,083	-	-

Table S9. Species group represented on monitoring samples in percentage for each treatment in 2015 and 2017. "C": control, "DG": delayed grazing, "IG": initial grazing, "M": mowing, "LM": late mowing. The letters show significant differences.

	Treatment					
		C	IG	DG	M	LM
Reference species (%)	2015	1.0 ^a ± 1.0	23.8 ^b ± 17.2	15.9 ^{ab} ± 5.5	14.0 ^{ab} ± 10.7	11.4 ^{ab} ± 7.3
	2017	2.3 ^a ± 3.8	47.7 ^d ± 17.5	38.8 ^{cd} ± 12.4	25.0 ^{bc} ± 9.1	44.5 ^d ± 12.2
Initial species (%)	2015	77.7 ^a ± 11.0	43.3 ^{bcd} ± 26.1	51.7 ^{bc} ± 13.3	49.5 ^{bcd} ± 13.6	54.9 ^{ab} ± 5.9
	2017	75.1 ^a ± 14.4	35.4 ^{bcd} ± 17.8	33.5 ^d ± 10.4	43.3 ^{bcd} ± 6.8	34.3 ^{cd} ± 11.0
Other species (%)	2015	21.3 ^{abc} ± 10.8	32.9 ^a ± 10.7	32.4 ^{abc} ± 11.9	36.4 ^{abc} ± 10.3	33.7 ^{ab} ± 12.0
	2017	22.5 ^{abc} ± 11.9	16.9 ^{bc} ± 4.7	27.7 ^{bc} ± 10.4	31.8 ^{bc} ± 8.7	21.2 ^c ± 15.6