



UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE « Sciences de l'Homme et de la Société »

UMR 7324 CNRS CITERES — Cités, TERritoires, Environnement et Sociétés

THÈSE présentée par :

Pauline HERVÉ

soutenue le : 27 février 2018

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François – Rabelais de Tours**

Discipline/ Spécialité : Sciences de l'Environnement

Fonctionnement écologique des mares forestières temporaires naturelles et restaurées

Décomposition de la matière organique
et relations interspécifiques

THÈSE dirigée par :

M. ISSELIN-NONDEDEU Francis

Mme ROCHEFORT Line

M. WANTZEN Karl Matthias

Maître de conférences HDR, Université François-Rabelais de Tours

Professeure titulaire, Université Laval (Québec, Canada)

Professeur des universités, Université François-Rabelais de Tours

RAPPORTEURS :

M. LECERF Antoine

M. MESLEARD François

Maître de conférences HDR, Université Paul Sabatier de Toulouse

Directeur de recherches et Professeur des universités associé, Tours du Valat et Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse

JURY :

M. CLÉMENT Jean-Christophe

M. ISSELIN-NONDEDEU Francis

M. LECERF Antoine

M. MARIOTTE Pierre

M. MESLEARD François

Professeur des universités, Université Savoie Mont Blanc

Maître de conférences HDR, Université François-Rabelais de Tours

Maître de conférences HDR, Université Paul Sabatier de Toulouse

Docteur, École Polytechnique Fédérale de Lausanne (Suisse)

Directeur de recherches et Professeur des universités associé, Tours du Valat et Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse

Professeure titulaire, Université Laval (Québec, Canada)

Professeur des universités, Université François-Rabelais de Tours

Mme ROCHEFORT Line

M. WANTZEN Karl Matthias

INVITÉ :

M. ARNABOLDI Frédéric

Office national des forêts Ile-de-France

A mon Papou

A ma famille

Remerciements

Tout a commencé à Moin Eich, en Ecosse, où j'ai effectué un stage, perdue au milieu de la forêt, entre le loch Lomond et les montagnes recouvertes de tourbières. Lors d'une session de formation à l'identification des bryophytes dans la vallée de Glencoe, j'ai rencontré Oliver Moore, un écologue passionné de mousses et de lichens. Nous consacrons nos journées, accroupis, ausculter les bryophytes les plus diverses et la soirée à identifier des sphaignes sous le microscope. Par la suite, j'ai rencontré les membres de la British Bryological Society et mon intérêt pour ces plantes n'a fait que grandir. Lorsque j'ai commencé ma thèse de doctorat, je n'avais d'yeux que pour les sphaignes de Chinon avant de découvrir ces remarquables écosystèmes que sont les mares forestières temporaires. Je voudrais à présent remercier tous ceux qui m'ont conseillée et soutenue pendant mon projet de doctorat.

J'aimerais tout d'abord citer les partenaires du projet de recherche GEREZOH dans lequel s'inclut ma thèse de doctorat : la région Centre-Val de Loire, la Stratégie nationale pour la biodiversité 2011-2020, le parc naturel régional Loire-Anjou-Touraine, l'université François-Rabelais de Tours (université de Tours), le laboratoire Cités, Territoires, Environnement et Sociétés (CITERES), le Groupe de recherche en écologie des tourbières (GRET), l'Institut des sciences de la terre d'Orléans, l'Office national des forêts et Oakland University. Je remercie Patrice Melé et Nora Semmoud de m'avoir accueillie dans le laboratoire CITERES ainsi que tout le personnel administratif et également les membres de l'équipe IPAPE (DATE) de m'avoir intégrée dans la vie du laboratoire. Je fais un clin d'œil à Catherine Boisneau et Nina Richard pour leur gentillesse et leur attention, le bâtiment D renforce les liens !

Des remerciements spéciaux vont à mes directeurs et directrice de thèse, Francis Isselin-Nondedeu, Line Rochefort et Karl Matthias Wantzen pour m'avoir permis de réaliser un projet qui me tenait à cœur, pour leur soutien et leurs conseils. Merci à toi Francis d'avoir partagé ta passion pour l'écologie, de m'avoir emmenée compter les grenouilles dans la forêt de Chinon, même si je préfère toujours les sphaignes, de m'avoir fait découvrir le monde passionnant de la recherche scientifique et de m'avoir offert du chocolat dans les moments difficiles, bien que j'attende toujours le chocolat au lait et aux noisettes. A toi Line, un grand merci pour ton accueil au sein de ton laboratoire et dans ta maison, pour tes conseils scientifiques et pour m'avoir fait découvrir cette merveilleuse province qu'est le Québec, même en plein hiver par -27°C ! Merci à toi Matthias pour tes conseils, pour ton soutien moral et ta bonne humeur.

Je remercie les membres de mon comité de thèse Fatima Laggoun-Defarge et Tomasz Okruszko, ainsi que mes directeurs et directrice, pour m'avoir guidée dans mon projet, pour avoir partagé leur expérience de scientifiques et être venus admirer les mares de Chinon. Je remercie également les membres de mon jury de thèse : Frédéric Arnaboldi, Jean-Christophe Clément, Antoine Lecerf, Pierre Mariotte et François Mesleard.

Je remercie également toute l'équipe du GRET, c'était un vrai plaisir de travailler avec vous ! Merci à Claire Boismenu pour ses mots gentils, à Sandrine Hogue-Hugron, Marie-Claire LeBlanc, Monique Poulin, Rémy Pouliot et Martin Brummell pour leurs conseils et leur sympathie, ainsi que tous les étudiants et membres du laboratoire. Une pensée spéciale pour Gilles Ayotte, le grand chasseur de chevreuil, qui m'a offert des moments de détente avec le récit de ses aventures dans le bois pendant ma rédaction.

J'adresse des remerciements aux agents de l'Office national des forêts de Saint-Benoît-la-Forêt pour leur collaboration et tout spécialement à Nathalie Guette et Jean-Marc Allain, le MacGyver du Teillay ! Je remercie les membres du GÉHCO pour leurs conseils, pour le matériel qu'ils m'ont prêté et pour les moments de convivialité. J'adresse un merci particulier à la p'tite Isa du bas qui sait me faire rire, à Sébastien pour avoir eu une oreille attentive tout au long de ma thèse et à Romain, qui a « toujours la dalle », pour ses conseils d'ex-thésard. Je remercie Scott Tiegs d'avoir collaboré à mon projet de thèse et pour les échanges que nous avons eus à Bilbao, ainsi que les membres de son laboratoire pour l'aide technique qu'ils m'ont apportée. Je remercie Jean-Louis Janeau pour son appui et ses conseils, Thierry Dutoit pour son accueil à Avignon et sa sympathie, et Didier Alard pour ses encouragements lors de notre rencontre fortuite à l'Université Laval. Merci aussi à Marion Brun et Clémence Chaudron, mes collègues et amies doctorantes du bâtiment D, pour leurs encouragements et leurs connaissances en statistiques, pour nos délires de pauses-café, nos combats contre le chauffage qui ne marchait pas, et pour avoir supporté ma fâcheuse tendance à combler les espaces vides du bureau avec une panoplie complète de bottes, capteurs en tout genre et plantes vertes qui finissaient pas dessécher sur pied. *Girls, we did it!*

Je remercie aussi les copains et les étudiants qui sont venus m'aider, Raphaël Roussille pour avoir partagé les galères du terrain, Victor Gander pour son travail au laboratoire, ainsi que tous les stagiaires : Hugo Basquin, Aurélie Chateaufort, Romain Bodin, Clément Dugue, Théo Destang-Quelen, Aurélie Thureau, Bich Tran Ngoc et Marion Villeger. Je remercie le personnel du service informatique de Grandmont qui a empêché mon ordinateur de flamber.

Le déroulement de ma thèse n'aurait pas été le même sans le soutien de ma famille et de mes amis. Je remercie chaleureusement mon père et Chantal de m'avoir encouragée dans ma démarche de thèse, de m'avoir écoutée et d'avoir essayé de comprendre la nature de mes recherches, même si cela a demandé plusieurs discussions autour d'un café. Merci pour votre soutien dans les moments de doute, il m'a été précieux. Je remercie mon p'tit Bilou, le meilleur *bro* de tous les temps, que je peux appeler à n'importe quelle heure pour parler d'équations physiques, de concentrations en CO₂ et CH₄ et qui vient passer ses vacances dans la forêt de Chinon. Je remercie aussi ma mère et Dominique pour leur soutien et pour l'intérêt qu'ils portent à mes projets, même les plus farfelus. Je garde un bon souvenir de nos balades au milieu des marais d'Hourtin et dans la forêt de Chinon, de mes tentatives d'enseignement botanique et des moments que nous avons passés ensemble. Je remercie aussi ma vieille tante Nathalie, mon oncle Alain l'ingénieur et mon tonton singe Michel pour être venus me secourir dans mes expérimentations à Chinon. J'adresse un grand merci à toute ma famille, tout spécialement à Mamie Poulet qui a sans cesse le mot pour rire, à Coco et Alain pour leur gentillesse, à Dany, Christian et Marie-Jeanne sur qui je peux compter. Je remercie Marine, ma bouzine d'amour, pour son soutien et sa joie de vivre ! Je remercie également Isabelle, la voisine d'en face, qui a toujours été présente pour moi. Mes remerciements vont aussi à Diane et à Jacques pour leur gentillesse et pour leur aide lors de la finalisation de ma thèse.

Et que seraient toutes ces années de thèse sans les copains ! Merci aux imacofiens de s'être intéressés aux mousses même si je sais qu'ils préfèrent les poissons, aux copains de Tours et aux loustics de Paris d'avoir été présents. Je remercie particulièrement Cés pour me soutenir dans tous mes projets, merci poulette ! Et toi, Anaïs, mon amie de toujours, un grand merci pour la relecture de ma thèse dans l'urgence, je savais bien que c'était un atout de connaître une traductrice ! Je remercie André-Philippe pour son esprit aiguisé de scientifique. Je remercie aussi Séraphine pour l'aide précieuse qu'elle m'a apportée pendant ma thèse et pour les moments de complicité.

Mes derniers remerciements vont à Louis. Je te suis reconnaissante pour l'amour que tu me portes et pour ton soutien, même si certains aspects de la vie d'une thésarde restent un mystère pour toi. Je t'aurai bien dédié cette thèse mais tu mesures 4 cm de moins que mon père, alors tu ne pouvais pas faire le poids (ou la taille) !

Résumé

La dégradation des zones humides s'est accentuée depuis le début du XX^e siècle sous l'effet des activités anthropiques et la protection des zones humides a pris de l'ampleur après la convention de Ramsar adoptée en 1971. Les mares forestières temporaires sont de petites zones humides d'eau douce qui sont sujettes à la dégradation du fait de leur faible détectabilité, étant peu visibles de par leur taille et se confondant avec le milieu terrestre lorsqu'elles s'assèchent. Elles sont connues pour accroître la biodiversité à l'échelle locale et paysagère mais leur fonctionnement, élément essentiel pour les projets de conservation et de restauration, reste encore peu analysé. L'objectif de ma thèse est d'étudier le fonctionnement des mares forestières naturelles et restaurées, abordé selon deux aspects : la décomposition de la matière organique (MO) et les interactions entre les plantes vasculaires et les sphaignes. Deux échelles ont été utilisées : la mare et son micro-bassin versant, et l'écotone de la mare, nommé zone de transition mare-forêt.

Les expérimentations sur la décomposition de la MO ont consisté, d'une part, à estimer l'impact de la restauration écologique sur les taux de décomposition au sein des mares et à étudier les variables environnementales qui influencent le plus ces taux, et, d'autre part, à évaluer l'influence de la végétation et de l'hydrologie sur les taux de décomposition dans le sol de la zone de transition mare-forêt. Les taux de décomposition dans l'eau des mares n'étaient pas différents entre les mares naturelles et les mares restaurées mais ils étaient influencés par la teneur en carbone organique du sol, la canopée forestière et le couvert en sphaignes. En outre, les mares restaurées se différenciaient des mares naturelles par les caractéristiques du sol, la conductivité électrique de l'eau et le couvert en sphaignes. L'expérience de la décomposition de la MO dans le sol de la zone de transition montra que la présence de la molinie (*Molinia caerulea* (L.) Moench, une graminée) et de *Sphagnum palustre* (L.), une bryophyte, réduisait les taux de décomposition. Ceux-ci étaient également plus faibles lorsque les sols étaient constamment saturés en eau. La molinie et les sphaignes cohabitent naturellement dans la zone de transition mare-forêt. Une étude fut menée pour savoir si la molinie pouvait faciliter la croissance de jeunes tapis de sphaignes, un habitat cible de la restauration. Elle a montré que la croissance des sphaignes était plus importante lorsque le sol était gorgé d'eau, et que la molinie limitait leur croissance, suggérant une relation de compétition.

Les résultats de cette étude contribuent à l'écologie de la restauration en améliorant les connaissances sur le fonctionnement des mares forestières temporaires, d'autant plus que le devenir de ces écosystèmes est questionné dans un contexte de changement climatique.

Mots-clefs : mardelle, écotone, restauration écologique, compétition, cycle du carbone.

Résumé en anglais

The degradation of wetlands has increased since the beginning of the XXth century due to human activities, wetland protection is gaining momentum since the 1971 Ramsar convention. Vernal pools are small freshwater wetlands, prone to degradation as they are difficult to detect, small sized and easily confusable with terrestrial land when they dry up. They are known to increase biodiversity at a local and landscape scale but their functioning is still understudied. The purpose of my thesis is to study the functioning of natural and restored vernal pool, under two aspects: the organic-matter (OM) decomposition and the interactions between vascular plants and *Sphagnum*. Two scales were used: the pool and its micro-watershed, and the pool ecotone, called pool-forest transition zone.

The experiments on OM decomposition were designed to estimate the ecological restoration impact on OM decomposition rates in the pools, to identify the variables that influence them the most, and to evaluate the influence of vegetation and hydrology on decomposition rates in the soil of the pool-forest transition zone. There was no difference between in terms of decomposition rates between natural and restored vernal pools, but they were influenced by organic content in soil, forest canopy and *Sphagnum* cover. Moreover, restored pools were different from natural ones by their soil characteristics, water electrical conductivity and *Sphagnum* cover. The study of OM decomposition in transition zone soil showed that the presence of *Molinia* (*Molinia caerulea* (L.) Moench, a graminoid) and *Sphagnum palustre* (L.), a bryophyte, decreased the decomposition rates. These were also smaller in water-logged soils. *Molinia* and *Sphagnum* naturally coexist in the pool-forest transition zone. A study was carried out to assess if the *Molinia* could nurse young *Sphagnum* carpets, a target habitat for restoration. Results showed that *Sphagnum* growth was enhanced on water-logged soils and that *Molinia* decreased their growth, suggesting a competition relationships.

The results of this study contribute to restoration ecology improving the knowledge of vernal pool functioning, especially when the fate of these ecosystems is questioning in the climate change context.

Key-words: seasonal forest pools, ecotone, ecological restoration, competition, carbon cycle.

Avant-propos

Ce manuscrit se présente sous la forme d’une thèse sur articles. Il est écrit en français à l’exception des parties II et III qui contiennent les articles scientifiques écrits en anglais, qui ne sont pas présentés ici dans la version définitive destinée aux revues. Dans ces parties, les références aux tableaux sont écrites en français pour assurer la cohérence de la liste les répertoriant.

Le nom scientifique des espèces citées dans le manuscrit sont conformes à la base de données TaxRef version 10.0 pour les espèces végétales trouvées en France et à celle du NCBI (National Center for Biotechnology Information) pour les autres espèces.

Table des matières

Remerciements	5
Résumé	9
Résumé en anglais	11
Avant-propos	13
Liste des abréviations	19
Liste des tableaux	20
Liste des figures	22
Liste des annexes	27
Liste des valorisations	28
INTRODUCTION	31
1. Contexte général.....	33
2. Mares forestières temporaires : définitions et terminologie.....	33
3. Structure et fonctionnement des mares forestières temporaires	39
3.1. Caractéristiques des mares forestières temporaires.....	39
3.2. Ecotones des zones humides : des interfaces dynamiques entre deux écosystèmes	41
3.2.1. Définitions	41
3.2.2. Caractéristiques des écotones des zones humides.....	45
3.3. Relations interspécifiques au sein des espèces végétales.....	46
3.3.1. Descriptions des relations interspécifiques	46
3.3.2. Relations de compétition et de facilitation entre bryophytes et plantes vasculaires	47
3.4. Dynamique de la matière organique dans les mares forestières temporaires.....	49
3.4.1. Sources de la matière organique.....	49
3.4.2. Processus de décomposition de la matière organique	50
4. Restauration écologique des mares forestières temporaires.....	52
4.1. Ecosystèmes de référence et trajectoires écologiques.....	52
4.2. Eléments de restauration pour les mares forestières temporaires	53
4.3. Evaluation du succès de la restauration.....	55
5. Problématique et questions de recherche	57
5.1. Décomposition de la MO dans les mares naturelles et restaurées.....	58
5.2. Décomposition de la MO dans le sol de la zone de transition mare-forêt	59

5.3. Relations entre plantes vasculaires et bryophytes au sein de la zone de transition mare-forêt	60
Bibliographie	62

PREMIERE PARTIE

SITE D'ETUDE : LES MARES TEMPORAIRES DU MASSIF FORESTIER DE CHINON (INDRE-ET-LOIRE) ... 69

1. La forêt domaniale de Chinon	71
1.1. Localisation et occupation du sol	71
1.2. Sol, géologie et climat	72
1.3. Intérêts biologiques	72
2. Les mares forestières de Chinon	74
2.1. Description historique des mares forestières	74
2.2. Projets de restauration des mares forestières	74
2.3. Caractéristiques des mares naturelles et restaurées	77
2.3.1. Morphologie et hydrologie	77
2.3.2. Une mare, trois zones	83
2.3.3. Principales communautés végétales	84
Bibliographie	87

DEUXIEME PARTIE

DECOMPOSITION DE LA MATIERE ORGANIQUE DANS LES MARES FORESTIERES TEMPORAIRES 89

1. Influence des variables environnementales et de la restauration sur la décomposition de la matière organique dans les mares forestières temporaires	91
1.1. Résumé	91
1.2. Abstract	94
1.3. Introduction	95
1.4. Methods	97
1.4.1. Study area	97
1.4.2. Restoration of vernal pools in the Chinon forest	97
1.4.3. Experimental design	99
1.5. Statistical analyses	104
1.5.1. Calibration procedure for CS decomposition	104
1.5.2. OM decomposition rates in natural and restored pools	105
1.5.3. OM decomposition, restoration status and environmental variables	105
1.6. Results	106
1.6.1. Calibration procedure for CS decomposition	106

1.6.2.	Organic matter decomposition rates and influence of environmental variables..	107
1.7.	Discussion	114
1.7.1.	OM decomposition rates: natural vs. restored vernal pools?	114
1.7.2.	Which variables differ between natural and restored vernal pools?	115
1.7.3.	Environmental variables influencing OM decomposition rates	115
1.7.4.	The use of cotton strips as indicators of OM decomposition rates in vernal pools	116
1.8.	Conclusion	117
	References	119
2.	Effets combinés de la végétation et de la sécheresse sur la décomposition de la matière organique dans les sols des mares forestières temporaires	127
2.1.	Résumé	127
2.2.	Abstract	130
2.3.	Introduction	131
2.4.	Materials and Methods	133
2.4.1.	Experimental design	134
2.4.2.	Measurements of organic-matter decomposition in soils	1355
2.4.3.	Soil moisture control and climatic data	138
2.4.4.	Statistical analyses	139
2.5.	Results	140
2.5.1.	Experimental conditions of the outdoor mesocosms	140
2.5.2.	Results for OM decomposition rates	143
2.6.	Discussion	146
2.6.1.	Influence of the hydrological regime on OM decomposition in soils	146
2.6.2.	Vegetation effects on OM decomposition	147
2.6.3.	Experimental design and methodological remark	148
2.7.	Conclusions	149
	References	151
TROISIEME PARTIE		
	RELATIONS INTERSPECIFIQUES <i>MOLINIA CAERULEA</i> ET <i>SPHAGNUM PALUSTRE</i>	159
1.	Résumé	161
2.	Abstract	164
3.	Introduction	165

4. Methods.....	167
4.1. Context	167
4.2. Experimental design.....	169
4.2.1. Mesocosms	169
4.2.2. Treatments	169
4.2.3. Field monitoring and variable measurement	170
4.3. Statistical analysis	172
5. Results	174
5.1. <i>Sphagnum</i> density (laboratory)	174
5.2. <i>Sphagnum</i> biomass (laboratory).....	175
5.3. <i>Sphagnum</i> length (field and laboratory).....	177
5.4. <i>Sphagnum</i> chemical composition.....	178
6. Discussion	180
7. Conclusion.....	182
References	183
DISCUSSION.....	195
1. Restauration des mares forestières temporaires	198
1.1. Principales caractéristiques des mares forestières temporaires.....	199
1.2. Restauration des mares forestières et de leurs micro-bassins versants	200
1.2.1. Dynamique naturelle de la MO	200
1.2.2. Restauration de la zone de transition : <i>quid</i> de la molinie bleue ?	202
2. Devenir des mares forestières temporaires dans le contexte du changement climatique.....	206
2.1. Rappel des scénarios de changement climatique	206
2.2. Influence potentielle du changement climatique sur le fonctionnement des mares forestières temporaires	208
2.2.1. Modification du fonctionnement hydrologique.....	208
2.2.2. Impact sur les communautés végétales	209
2.2.3. Impact sur la décomposition de la matière organique.....	210
Bibliographie.....	212
CONCLUSION ET PERSPECTIVES	217

Liste des abréviations

C : carbone (*carbon*)

N : azote (*nitrogen*)

CS : bandes de coton (*cotton strips*)

DOC : carbone organique dissout (*dissolved organic carbon*)

MO : matière organique

OM : *organic-matter*

RCP : profil représentatif d'évolution des concentrations des gaz à effet de serre
(*Representative Concentration Pathway*)

pH : potentiel hydrogène (*hydrogen potential*)

SHG : hypothèse du gradient de stress (*stress gradient hypothesis*)

TN : azote total (*total nitrogen*)

COT : carbone organique total

TOC : *total organic carbon*

TSL : perte de résistance à la tension (*tensile strength loss*)

TSLd : perte de résistance à la tension par jour (*tensile strength loss per day*)

ZNIEFF : zones naturelles d'intérêt écologique (*similar to Sites of special scientific interest in U.K.*)

Liste des tableaux

Les titres des tableaux sont simplifiés.

Tableau 1. Mots-clefs en anglais utilisés pour les recherches bibliographiques sur les mares forestières temporaires, classés en fonction des principaux critères les définissant	38
Tableau 2. Définitions des termes anglais reliés au concept d'écotone rencontrés, dans la littérature (liste non exhaustive).	43
Tableau 3. Liste des espèces principales ou dominantes dans les mares forestières temporaires de la forêt de Chinon (France) et dans la zone terrestre proche.	85
Tableau 4. List of the environmental variables measured to characterise the vernal pools and explain the organic matter decomposition rates, with the variable abbreviations used in the figures, the units and the methods.	101
Tableau 5. Significantly correlated environmental variables, with their abbreviations, according to Pearson's r coefficients ($\alpha = 0.05$), calculated on centred (around the mean) and scaled (to the standard deviation) values of the variables.	109
Tableau 6. Results from Wilcoxon rank sum tests between natural and restored vernal pools on environmental variables.	111
Tableau 7. Selection of the best linear models by AIC procedure explaining the variability of the percentage of tensile strength loss per day of the incubated cotton strips.	113
Tableau 8. Influence of hydrological (HYDRO) and vegetation (VEG) treatments on the mean soil moisture, at the four CS operation times, from Kruskal-Wallis rank sum tests.	141
Tableau 9. Influence of hydrological (HYDRO) and vegetation (VEG) treatments on the percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd), at the three CS withdrawal times, analysed with a mixed-linear model at Time1 and Time3, and with a Kruskal-Wallis rank sum test at Time2.	143
Tableau 10. Variables measured on <i>Sphagnum</i> after 7.5 months, to assess their growth. The table presents the variable names, the measure units and the methods used.	171

Tableau 11. Influence of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments on nitrogen and carbon contents in <i>capitula</i> and stems. Results are based on Kruskal-Wallis rank sum tests. Significant p-values are bold ($\alpha = 0.05$).....	179
Tableau 12. Influence of hydrological treatments on nitrogen contents in <i>capitula</i> and stems. Results are based on post-hoc tests (Wilcoxon tests for independent data). Significant p-values are in bold ($\alpha = 0.05$).....	179
Tableau 13. Synthèse des scénarios de changements climatiques en France métropolitaine, d'après Ouzeau et al. (2014). Les valeurs moyennes sont présentées par saison pour la métropole (sauf si précisé autrement) et sont issues des modèles climatiques Aladin-Climat et WRF qui se basent sur les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 du Giec.....	207

Liste des figures

Les titres des figures sont simplifiés.

- Figure 1.** Classification des *vernal pools* américaines basée sur leur hydropériode, de la plus courte pour les *ephemeral pools* à la plus longue pour les *permanent ponds*, en fonction des saisons : Fa pour *Fall*, Wi pour *Winter*, Sp pour *Spring* et Su pour *Summer* (adaptée de Colburn (2004)). 41
- Figure 2.** Représentation des différents types d'écotones liés à la présence de zones humides, selon la nature des écosystèmes adjacents (Holland et al.(1990), reprise de Whigham et al. (1988)). 44
- Figure 3.** Prédiction des relations interspécifiques entre les plantes selon la nature du stress (lié aux ressources ou non lié) et selon les traits des espèces (compétitrice ou tolérante au stress) : compétition en jaune (-), facilitation en bleu (+), facilitation plus forte en vert (++) et interaction neutre en gris (0) (schéma adapté de Maestre et al. (2009)). 47
- Figure 4.** Evolution des trajectoires écologiques d'un écosystème en fonction du temps, d'après (Clewett and Aronson, 2013) : (1) un écosystème naturel historique n'ayant pas subi de changements suit sa trajectoire initiale pour devenir un écosystème naturel plus mature ; (2) sa trajectoire peut varier en lien avec un changement de conditions environnementales : il sera alors différent du cas (1) ; (3) si l'écosystème historique subit une perturbation, il peut être restauré et retrouver un équilibre écologique (écosystèmes restaurés) ou bien ne bénéficier d'aucune action de gestion, et sa trajectoire après perturbation reste inchangée..... 53
- Figure 5.** Schéma conceptuel de la thèse. La *PARTIE I* du manuscrit décrit les principales caractéristiques des mares naturelles et restaurées du site d'étude ; la *PARTIE II.1.* compare le fonctionnement (*i.e.* décomposition de la matière organique (MO)) et les caractéristiques des mares naturelles et restaurées à l'échelle de la mare et de son micro-bassin versant ; les *PARTIES II.2.* et *III.* sont consacrées au fonctionnement de la zone de transition mare-forêt des mares naturelles : la décomposition de la MO dans le sol (*II.2.*) et les relations plantes vasculaires-sphagnum (*III.*)..... 61

Figure 6. Localisation de la forêt domaniale de Chinon (Indre-et-Loire, France) et du site d'étude, représentée en rouge sur les cartes.	71
Figure 7. Travaux de restauration des zones humides de la forêt de Chinon (Indre-et-Loire, France), réalisés en septembre 2014.	75
Figure 8. Plan du réseau des mares forestières de Chinon. Les points bleus représentent les mares de référence — dites « naturelles » — et les points rouges, les mares dégradées qui ont été restaurées. Les chemins forestiers et routes apparaissent en gris.	76
Figure 9. Evolution du niveau d'eau d'une mare naturelle entre avril 2016, où la mare est remplie à plein bord, et juillet 2016, où la mare est à sec, mesurée visuellement dans le massif forestier de Chinon (mare n°15 sur la Figure 8).	77
Figure 10. Moyennes mensuelles des niveaux de remplissage des mares naturelles et restaurées, et cumul des précipitations mensuelles par année hydrologique entre 2013 et 2017 (InfoClimat).	79
Figure 11. Durées pendant lesquelles les mares sont à sec, en eau et à plein bord ou débordent, exprimées en mois par année hydrologique entre 2013 et 2017.	81
Figure 12. Paramètres physico-chimiques de mares naturelles (encadrées) et restaurées entre juin et juillet 2016 (trois mesures). Le nœud central sur les graphiques correspond à la valeur zéro et chaque graduation à une unité.	82
Figure 13. Zonage des mares forestières temporaires de Chinon, réalisée notamment en fonction de la morphologie de la mare, des cycles d'inondation et de sécheresse et des espèces végétales.	83
Figure 14. Association molinie bleue (<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench) et sphaigne (<i>Sphagnum spp.</i>) dans les zones de transition mare-forêt dans le massif forestier de Chinon (10/2013 et 08/2014).	86
Figure 15. Natural and restored vernal pools in the Chinon forest (France), in May and July 2016.	98

Figure 16. Cotton strips were installed in vernal pools and maintained few centimeters above the soil surface (picture on the right). Mini-Diver probes were used to measured water levels and temperature in each pool (picture on the left).	100
Figure 17. Position of the restricted zone (width 10 m) in the pool watershed, in which the tree relative cover was estimated. To define the restricted zone width, the distance between the pool bank and the trees, of which the canopy overhang the pool surface or was at 2.5 m from the bank, was averaged. The cotton strips position is shown with the letters CS.	104
Figure 18. Boxplot of NA values in the tensile strength loss of the cotton strips over time, all hydrological and vegetation treatments included: Time1 was between 22 and 24 days of incubation, Time2 between 39 and 42 days, and Time3 between 51 and 57 days..	106
Figure 19. Percentage of Tensile Strength Loss (%TSL) of the cotton strips incubated in natural (NAT) and restored (REST) vernal pools over time. Only the vernal pools with at the most two NA values for the %TSL were included..	107
Figure 20. Correlogram of the environmental variables measured in 2016. Significant correlations are shown with a filled circle ($\alpha = 0.05$). The size of the circles and the colour intensity are proportional to the r coefficients: high coefficient are bigger than the low coefficients (absolute values); positive correlations are drawn in black whereas the negative correlations are in grey	108
Figure 21. Cotton strip were vertically installed in the mesocosm soil with a spatula (A and B), a metallic strand left at the surface to facilitate the withdrawal (C).	137
Figure 22. Set up of the mesocosms experiment. (a) Hydrological treatments (b) Vegetation treatments	138
Figure 23. Mean daily temperature (°C) and daily rainfall (mm) during the experiment with CS operation times.	140
Figure 24. Mean soil moisture (%) described with the mean (lozenges) and median (horizontal lines) values, in the 0 - 11 cm depth according to (a) hydrological treatments and (b) vegetation treatments.....	142

Figure 25. Percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd) according to hydrological treatments (w for wet, wdw for wet/dry/wet and wd for wet/dry treatments)..	144
Figure 26. Percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd) according to vegetation treatments (<i>Mol.</i> for <i>Molinia</i> , <i>Sph.</i> for <i>Sphagnum</i> and <i>BS</i> for bare soil) and measured at the three of CS withdrawal times (Time1, Time2 and Time3 for 14, 64 and 112 days of incubation respectively).	145
Figure 27. Mean minimal and maximal temperatures (°C) and total precipitations presented in fifteen days steps, measured at the Tours - Parcay-Meslay meteorological station during the experiment (April to November 2016) (InfoClimat).	167
Figure 28. Natural vernal pools, observed from the bank (Chinon forest, France). At the forefront, the vernal pool-forest transition zone that is characterized by <i>sphagnum spp.</i> carpets and vascular plants. At the bottom, on the right, an example of <i>Molinia caerulea-Sphagnum spp.</i> , mix.	168
Figure 29. Mean number of <i>capitula</i> , innovations, side-shoots and <i>Sphagnum</i> stands per cm ² according to the hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months.	174
Figure 30. Mean number of <i>capitula</i> , innovations, side-shoots and <i>Sphagnum</i> stands per cm ² according to the presence of <i>Molinia</i> (<i>Mol.</i> & <i>Sph.</i>) and its absence (<i>Sph.</i>).	175
Figure 31. Mean dry mass of <i>Sphagnum</i> per cm ² , in function of the hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months.	176
Figure 32. Mean dry mass of <i>Sphagnum</i> per cm ² , in the presence of <i>Molinia</i> (<i>Mol.</i> & <i>Sph.</i>) and in its absence (<i>Sph.</i>), expressed in function of the moss parts.	176
Figure 33. Mean <i>Sphagnum</i> carpet height measured in the field, mean stem and shoot length measured in the laboratory according to hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months.	177

Figure 34. Mean *Sphagnum* carpet height measured on the field, mean stem and shoot length measured in the laboratory in the presence of *Molinia* (Mol. & Sph) and in its absence (Sph.), expressed in function of the moss parts..... 178

Liste des annexes

PARTIE II.

Annexe 1. Meteorological data between May and August 2016.....123

Annexe 2. Description of the vernal pool soils situated in the Chinon forest.....124

PARTIE III.

Annexe 3. Statistical results of the effect of hydrological and vegetation treatments on the
Sphagnum density.....186

Annexe 4. Effect of hydrological and vegetation treatments on *Sphagnum* biomass.....189

Annexe 5. Influence of hydrological and vegetation treatments on the *Sphagnum* length.....192

Liste des valorisations

Article scientifique

Hervé P., Tiegs S.D., Grellier S., Wantzen K.M., Isselin-Nondedeu F. Combined effects of vegetation and drought on organic-matter decomposition in vernal pool soils. *Wetlands*, *soumis*.

Communications orales (conférences)

Hervé P., Grellier S., Tiegs S.D., Wantzen K.M., Isselin-Nondedeu F. 2017. A comparison of organic-matter decomposition in natural and restored vernal pools. 8th Conference on Plant Litter Processing in Freshwaters: 20 years of breakdown. 17th-20th of July 2017, Bilbao, Espagne.

Hervé P., Isselin-Nondedeu F., Tiegs S.D., Grellier S., Wantzen K.M. 2016. Effects of dry period length and vegetation on organic matter decomposition in vernal pools. International Conference on Ecological Sciences (Sfécologie2016), 24th-28th of October 2016, Marseille, France.

Isselin-Nondedeu F., **Hervé P.** and Jaunâtre R., 2016. Multi-level monitoring after the restoration of a network of forest ponds and vernal pools. SER Europe Conference 22nd-26th of August 2016, Freising, Allemagne.

Communications écrites sous forme de poster (conférences)

Hervé P., Grellier S., Rochefort L., Isselin-Nondedeu, F. 2017. Effets de l'hydropériode et de la molinie sur le développement de *Sphagnum palustre*. ECOVEG 13, 10-13 septembre 2017, Québec, Canada.

Hervé P., Isselin-Nondedeu F., Tiegs S.D., Rochefort L., Wantzen K.M. 2016. The influence of hydroperiod and vegetation on organic matter decomposition in peaty forested pools: an experimental approach using mesocosms. 22nd Symposium of the Peatland Ecology Research Group, 1st-2nd of March 2016, Montréal, Canada.

Hervé P., Isselin-Nondedeu F., Wantzen K.M. 2014. Fonctionnement des zones humides temporaires intraforestières du plateau de Chinon (Indre-et-Loire) et relations de facilitation

interspécifiques. 10^e Congrès francophone d'écologie des communautés végétales (ECOVEG10), 9-11 avril 2014, Lyon, France.

Communications orales (séminaires)

Hervé P., 2016. Les mares temporaires de la forêt de Chinon. Séminaire de laboratoire « Biodiversité, fonctionnement et restauration des écosystèmes », UMR 7324 CNRS CITERES, université François Rabelais de Tours, France.

Hervé P. 2015. La décomposition de la matière organique en zones humides forestières. Séminaire à l'Université Laval, Québec, Canada.

Vulgarisation scientifique

Hervé P., Isselin-Nondedeu F., 2014. Les mares tourbeuses forestières : quels enjeux pour la conservation ? Tourbières-Infos, n° 60, p. 12.

(Disponible sur : http://www.pole-tourbieres.org/IMG/pdf/TI_60.pdf)

INTRODUCTION

« By definition, wetlands are wet, if only temporarily or periodically. »

Long-term development of forested wetlands

Patrick C. Kangas, 1990

Ecosystems of the world 15: Forested wetlands

By Ariel E. Lugo, Mark Brinson and Sandra Brown

Ed. Elsevier

1. Contexte général

Lors de la Convention relative aux zones humides d'importance internationale, particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau (1971) — appelée aussi convention de Ramsar —, les zones humides ont été définies comme des « *étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres* ». Associées aux rivières, les zones humides naturelles et artificielles recouvriraient environ 1,2 million de km², bien que cette valeur soit sous-estimée (Millennium Ecosystem Assessment, 2005b). A chacune des zones humides, quatre grandes catégories de services écosystémiques, c'est-à-dire de « *bénéfices que les personnes retirent des écosystèmes* », sont attribuées, permettant de la caractériser plus facilement. Ainsi, les zones humides forestières et les zones humides temporaires — deux catégories dans lesquelles les mares forestières temporaires peuvent s'intégrer — possèdent des services de provision (*e.g.* rétention de l'eau, production de nourriture), de régulation (*e.g.* stockage de l'eau), culturels (*e.g.* récréation) et des services de support (*e.g.* biodiversité, cycle des nutriments) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005b). Chacun de ces services et son intensité mettent en avant la valeur des zones humides et l'importance de leur préservation.

Malgré cela, l'augmentation de la population et des activités anthropiques en général est la première cause de la disparition progressive de ces écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment, 2005b). A travers une revue de littérature, Brinson and Malvarez (2002) examinèrent les types de zones humides par aire géographique, en excluant les zones humides rencontrées dans les climats les plus froids et les plus chauds, et listèrent les causes de leur dégradation et/ou disparition. En Amérique du Nord et en Europe, les plus grandes perturbations sont liées à la conversion des zones humides pour l'agriculture — ou autre type de changement d'occupation du sol —, à la perte de connectivités hydrologiques, à la construction de barrages et de digues, à l'eutrophisation des eaux et aux espèces exotiques. Davidson (2014) estima qu'environ 60 % des zones humides d'eau douce continentales furent perdues avant 1900 toutes aires géographiques confondues, et que les plus hauts taux de pertes se situeraient en Amérique du Nord et en Europe avec environ 56 % de pertes (zones humides côtières et continentales). A partir des taux moyens calculés sur le XX^e siècle, il estima que seules 30 % des zones humides présentes en 1900 seraient conservées à la fin du XXI^e siècle,

soit 63 % de pertes pour les zones humides côtières et 75 % pour les zones humides continentales. Les zones humides de petite taille, comme les mares forestières, sont elles aussi soumises aux pressions anthropiques citées précédemment et aux pressions naturelles comme le changement climatique ou la présence d'espèces exotiques envahissantes (Calhoun et al., 2017). Elles sont d'autant plus sujettes aux dégradations et à la disparition qu'elles sont plus difficilement détectables que les zones humides de grande taille. Par exemple, Verpoorter et al. (2014) estimèrent le nombre, la distribution et la taille des lacs recouvrant la Terre, à l'exception de l'Antarctique et des zones glaciaires du Groenland, en utilisant des méthodes de télédétection. Ils évaluèrent à 117 millions le nombre de lacs dont la superficie est supérieure à 0,002 km², soit 3,7 % de la surface terrestre non glaciaire, et précisèrent que toutes les zones humides de superficie inférieure à 0,002 km² n'étaient pas détectables par la méthode utilisée. Les zones humides temporaires présentent un degré supplémentaire de difficulté à la détection lié à leurs périodes d'assèchement durant lesquelles elles peuvent se confondre avec les zones terrestres avoisinantes.

Du point de vue législatif, les zones humides en Europe, dont les mares forestières temporaires, sont prises en compte dans la directive cadre sur l'eau européenne qui spécifie que les Etats doivent se coordonner pour assurer la protection des milieux aquatiques (Parlement européen and Conseil de l'Union européenne, 2000). En France, l'article L211-1 du Code de l'environnement prévoit que les zones humides soient protégées (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2016) mais que, selon l'article R214-1, seules les interventions sur des zones humides dont la superficie est supérieure à 0,1 ha doivent faire l'objet d'une procédure de déclaration (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2017) à l'exception des zones humides bénéficiant d'une protection particulière (*e.g.* classées en site Natura 2000). Calhoun et al. (2017) précisèrent qu'aux U.S.A., des dispositifs semblables à ceux en vigueur en Europe existaient mais qu'ils concernaient plus particulièrement les zones humides de grande taille, et que, de manière générale (*i.e.* U.S.A. et autres pays), les lois de protection pour les petites masses d'eau n'étaient pas très rigoureuses ni très uniformes.

Les difficultés de détection des petites zones humides et des dispositifs légaux peu adaptés aux petits écosystèmes rendent ces milieux très vulnérables et difficiles à préserver. La disparition ou la dégradation des zones humides entraînent des pertes fonctionnelles (voir le rapport de synthèse du Millennium Ecosystem Assessment (2005a)). Concernant les mares forestières temporaires, on peut par exemple citer les pertes d'habitats pour les espèces rares et endémiques, et les processus biogéochimiques (*e.g.* Calhoun et al. (2017)). Depuis les années

1970, les projets de restauration écologique et de protection des milieux naturels prennent de l'ampleur, s'accompagnant de la nécessité de mieux connaître leur fonctionnement.

L'objectif de ma thèse de doctorat est d'étudier le fonctionnement des mares forestières temporaires naturelles et de les comparer avec des mares récemment restaurées. Les études spécifiquement dédiées au fonctionnement de ces écosystèmes sont rares. Les recherches bibliographiques que j'ai menées montrent que les sites d'étude sont principalement localisés en Amérique du Nord et très peu en Europe. Mes travaux permettent donc d'enrichir les connaissances sur ces écosystèmes et leur fonctionnement en particulier en France.

L'introduction synthétise les connaissances relatives au fonctionnement écologique et géochimique de ces milieux, qui est abordé sous l'angle de la décomposition de la matière organique, processus intégrant l'ensemble des caractéristiques d'un écosystème, et sous celui des interactions entre les espèces végétales. Puis chaque partie du manuscrit de thèse aborde de manière expérimentale des points de fonctionnement présentés dans l'introduction.

2. Mares forestières temporaires : définitions et terminologie

Des systèmes de classification permettent de décrire spécifiquement les zones humides, par exemple le Canadian Wetland Classification System (National Wetlands Working Group, 1997) qui les regroupe selon leurs caractéristiques hydrologiques et géomorphologiques et en fonction de la végétation. Il distingue notamment les zones humides ombrotrophes, autrement dit les tourbières dans cette classification, des zones humides minérotrophes, puis il opère, au sein de chacune des deux classes, une différenciation en fonction de l'alimentation hydrique et des types de végétation (*e.g.* bryophytes, herbacées, bois). Il est par contre plus difficile de trouver des définitions des zones humides forestières. Parmi elles, on peut citer Lugo et al. (1990) qui les définirent comme « *tous types de zones humides avec une proportion significative de végétation boisée, sans regard pour la taille des plantes* ». L'Agence de protection environnementale des Etats-Unis (United States Environmental Protection Agency), et plus largement le Multi-Resolution Land Characteristics Consortium, décrivirent les zones humides boisées comme des « *zones où la forêt ou la végétation arbustive compte pour plus de 20 % du couvert végétal et où le sol est périodiquement saturé en eau ou inondé* ». Les zones humides boisées incluent les zones humides forestières et arbustives, d'eau douce situées à l'intérieur des terres (zones palustres) et celles d'eau salée soumises à l'action de la marée (zones estuariennes). Les zones humides étudiées dans le cadre de cette thèse de doctorat entrent dans cette large catégorie. Elles correspondent aux *vernal pools* américaines rencontrées dans l'Etat du Maine (U.S.A.) par exemple et peuvent être succinctement décrites comme des zones humides temporaires de petite taille et de faible profondeur, alimentées saisonnièrement par les précipitations et les eaux de ruissellement, sans connexion permanente avec d'autres masses d'eau, atteignant leur niveau d'eau maximum au printemps et s'asséchant pendant la période estivale. Dispersées au sein de massifs forestiers ou dans des zones boisées, elles sont exemptes de communautés piscicoles et constituent des habitats pour de nombreuses espèces adaptées aux fluctuations des niveaux d'eau (Colburn, 2004).

Les dénominations pour les mares, et en général les zones humides, forestières temporaires sont nombreuses dans la littérature. Ainsi, suivant les auteurs, les mares forestières temporaires peuvent être appelées ***vernal pools*** (Inkley et al., 2008; Capps et al., 2014),

temporary et *semi-permanent woodland ponds* (Pray et al., 2009), *seasonal wetlands* (Palik et al., 2006) ou *seasonal woodland ponds*, *seasonal forest pools*, *autumnal ponds* (Inkley et al., 2008) ; en France, elles peuvent être appelées mardelles ou mares intra-forestières (Arnaboldi and Alban, 2006; Etienne, 2011). Afin de pouvoir synthétiser les résultats des études antérieures sur l'écologie et le fonctionnement des mares forestières temporaires, j'ai défini des groupes de mots-clefs à utiliser en anglais pour les recherches bibliographiques concernant le type de zone humide, la morphologie, l'hydrologie, le contexte forestier et le climat (Tableau 1). Le choix des mots-clefs est basé sur la littérature (*e.g.* Lugo et al. (1990), Colburn (2004), Stoch and Cantonati (2005), Roth (2009), Calhoun et al. (2012)) et sur les caractéristiques précédemment citées. Ces mots-clefs sont combinés dans des équations de recherches et, suivant les processus écologiques concernés par les recherches, d'autres mots-clefs plus généraux sont ajoutés (*e.g.* *carbon cycle*, *organic matter decomposition*). Certains mots-clefs nommés « à considérer » dans le Tableau 1 ne correspondent pas vraiment aux caractéristiques des mares forestières temporaires mais peuvent être intéressants pour effectuer des comparaisons entre les écosystèmes par exemple. De plus, comme mon étude se consacre à des mares forestières temporaires françaises, j'ai fait le choix de ne pas inclure les climats de type tropical, aride ou désertique car ils sont trop éloignés du climat tempéré, engendrant potentiellement des différences de fonctionnement.

Tableau 1. Mots-clefs en anglais utilisés pour les recherches bibliographiques sur les mares forestières temporaires, classés en fonction des principaux critères les définissant. Lorsque les mots-clefs ne correspondent pas exactement aux écosystèmes visés, ils sont classés « à considérer » et s'ils sont trop éloignés, ils sont simplement exclus des recherches.

CRITERES	MOTS-CLEFS UTILISES	MOTS-CLEFS A CONSIDERER	MOTS-CLEFS EXCLUS
Type de zone humide	pond, pool, water, wetland	fen, lake, marsh, peatland	meadow, mud- puddles, pothole, rock pool, tree-hole, swamp
Morphologie	basin, depressional, shallow	alluvial, riverine	
Hydrologie	freshwater, groundwater, meteoric water, rain water, snow		Brackish, saline, salted, tidal
Saisonnalité	ephemeral, intermittent, seasonal, semi-permanent, spring, temporary	permanent	
Contexte forestier	forested, tree, woodland		
Climat	temperate, continental	boreal, mediterranean	arid, desert, tropical
Termes spécifiques	astatic water pool, small water body, geographically isolated		

3. Structure et fonctionnement des mares forestières temporaires

La structure des mares forestières temporaires est abordée au travers de deux échelles : l'échelle de la mare et celle de l'écotone, une zone de transition entre la mare et le milieu forestier. Le fonctionnement des mares se focalise quant à lui sur la dynamique de la matière organique et sur les interactions entre les espèces végétales.

3.1. Caractéristiques des mares forestières temporaires

Les mares forestières temporaires, ou *vernal pools*, sont des zones humides de petite taille dont la surface et la profondeur varient mais qui n'excèdent pas 5 000 m² selon Calhoun et al. (2012), allant de 18 à 5 000 m² pour les mares forestières du nord des U.S.A. et du sud du Canada et s'asséchant annuellement (Colburn, 2004). La profondeur de ces zones humides ne dépasse pas 300 cm (Colburn, 2004). Les mares forestières temporaires sont localisées au sein de matrices forestières ou d'espaces boisés, potentiellement réparties à travers le monde. En Amérique du Nord, elles sont situées dans le nord des U.S.A. et le sud du Canada selon Calhoun et al. (2012), région appelée *glaciated northeastern third of North America* par ces auteurs. En France, les mares forestières sont présentes dans plusieurs régions, par exemple dans les Pays de la Loire, le Centre-Val de Loire, le Grand Est, notamment la Lorraine, ou la Bourgogne-Franche-Comté (Couderc, 1979, 1980; Arnaboldi and Alban, 2006; Baudran and Blanchard, 2008; Réseaux mares de Bourgogne, 2014). Etienne (2011) étudia des mares forestières situées en Moselle (France), en haut des pentes ou sur des sommets. Il détermina que leur origine était anthropique et qu'elles dataient de l'époque gallo-romaine. Leur utilisation était probablement liée à l'activité agricole : les mares auraient servi d'abreuvoirs pour les troupeaux. L'origine des mares forestières peut en effet être due aux activités anthropiques telles que le creusement de carrières ou la création d'abreuvoirs mais elle peut également être naturelle, liée par exemple à la présence de bras morts d'une rivière à proximité, à la fin de la dernière période glaciaire (Colburn, 2004). Arnaboldi and Alban (2006) estiment qu'en France les mares d'origine naturelle sont rares.

L'alimentation hydrologique de ces écosystèmes d'eau douce est assurée par les précipitations, les débordements de la nappe phréatique ou de masses d'eau proches géographiquement, les résurgences, le ruissellement de surface, la fonte des neiges, les cours d'eau ou fossés intermittents, en fonction de leur origine et de leur emplacement (Colburn, 2004; Arnaboldi and Alban, 2006). Bien que les mares débordent en période de hautes eaux, les sorties d'eau sont principalement liées à l'évapotranspiration et l'infiltration : elles n'ont pas de connexions continues avec d'autres masses d'eau. En outre, la présence saisonnière d'eau stagnante est un élément caractéristique des mares forestières temporaires (Zedler, 2003), même si l'hydropériode, c'est-à-dire la durée des inondations et les périodes auxquelles elles apparaissent naturellement, peut varier d'une mare à l'autre. Colburn (2004) proposa par ailleurs une classification des *vernal pools* en fonction de la durée et de la fréquence des phases aquatiques et des phases sèches (Figure 1). En Amérique du Nord, les mares forestières temporaires sont souvent oligotrophes et acides, avec la présence de tannins dans l'eau, libérés notamment pendant la décomposition des plantes (Colburn, 2004). Les paramètres physico-chimiques de l'eau présentent une grande variabilité journalière et saisonnière, liée entre autres aux fluctuations des niveaux d'eau et à la petite taille de ces écosystèmes qui les rend très sensibles aux changements des conditions environnementales (Colburn, 2004; Calhoun et al., 2012).

Les mares forestières temporaires sont principalement connues comme des *hotspots*, ou points chauds, de biodiversité car elles hébergent une faune et une flore riches, avec des espèces endémiques rares et adaptées aux conditions saisonnières, notamment hydrologiques. Leur présence au sein des matrices forestières augmente la biodiversité aux échelles locales et paysagères. Elles sont utilisées comme *stepping stones* dans le paysage et sont des lieux privilégiés pour la vie et la reproduction de certaines espèces (lire les publications Colburn (2004), Williams (2006) et Calhoun et al. (2017)).

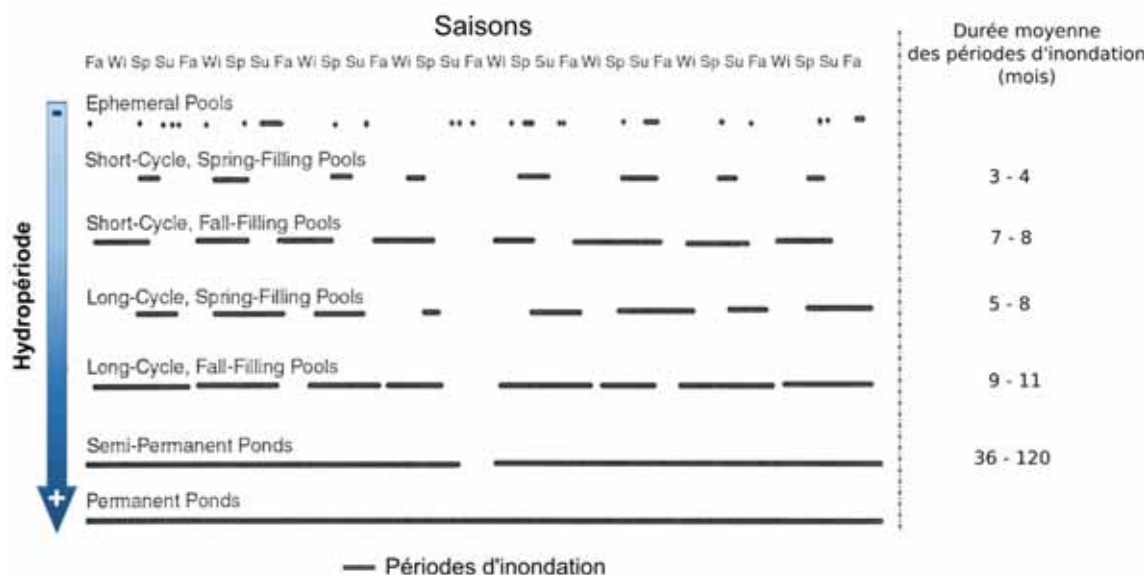


Figure 1. Classification des *vernal pools* américaines basée sur leur hydropériode, de la plus courte pour les *ephemeral pools* à la plus longue pour les *permanent ponds*, en fonction des saisons : Fa pour *Fall*, Wi pour *Winter*, Sp pour *Spring* et Su pour *Summer* (adaptée de Colburn (2004)).

3.2. Ecotones des zones humides : des interfaces dynamiques entre deux écosystèmes

3.2.1. Définitions

La notion d'écotone a notamment été définie par Holland (1988), elle est reprise ici par Risser (1990) dans un ouvrage dédié aux écotones aquatiques-terrestres : « Un écotone est une zone de transition entre des systèmes écologiques adjacents, possédant un ensemble de caractéristiques uniquement définies par des échelles spatiales et temporelles et par la force des interactions entre des systèmes écologiques adjacents. » Par ailleurs, Hufkens et al. (2009), à partir de la définition de Holland (1988), définirent un écotone comme « une zone subissant des variations environnementales souvent stochastiques située entre des systèmes écologiques avec des caractéristiques définies dans l'espace et le temps, par la force de l'interaction et de leurs processus moteurs ».

De nombreux termes sont employés pour désigner le concept d'écotone. A partir de mes recherches bibliographiques, j'ai listé les termes en anglais qui faisaient référence au concept d'écotone. J'ai comparé quelques définitions de sens commun, *i.e.* trouvées dans un dictionnaire de langue anglaise (Oxford University Press, 2017), avec des définitions issues d'une encyclopédie d'écologie (Calow, 1999) et celles utilisées dans les publications scientifiques. La liste des termes et des définitions n'est pas exhaustive (Tableau 2) mais elle m'a permis d'envisager les termes couramment employés, la *review* de Hufkens et al. (2009) ayant également facilité mes recherches.

En outre, Holland et al. (1990) proposèrent plusieurs synonymes pour les écotones de zones humides tels que ***landscape boundary***, ***transition zone*** et ***wetland boundary*** et les différencièrent selon les écosystèmes, terrestres ou aquatiques, qu'ils relient (Figure 2).

Tableau 2. Définitions des termes anglais reliés au concept d'écotone rencontrés, dans la littérature (liste non exhaustive).

Sources : 1: Oxford University Press (2017); 2: Calow (1999).

TERMES	OXFORD DICTIONARY ¹	CONCISE ENCYCLOPEDIA OF ECOLOGY ²	PUBLICATIONS
Boundary	« A line which marks the limits of an area; a dividing line. »		Synthèse des définitions, d'après Hufkens et al. (2009) : zone between contrasting systems or habitat patches, or between landscape units.
Ecotone	« A region of transition between two biological communities. »	« Zone of transition between (different) adjacent ecological systems (ecosystems, communities, habitats) with characteristics uniquely defined by time and space and by the strength of the interaction between the adjacent ecological systems. [B.W.F. & K.T.] »	Synthèse des définitions, d'après Hufkens et al. (2009) : • stress line or zone between points or ecosystems, • gradient zone or gradient between vegetation, • transition zone between adjacent ecosystems.
Edge	« The outside limit of an object, area, or surface. »	« Edges are structural or compositional discontinuities between two adjacent patch types. [...] Edge environments occur naturally at many ecosystem boundaries: along the perimeter of bodies of water, cliffs, outcrops of exposed rock, and sharp discontinuities in soil type or hydrology. [D.A.F.] »	Synthèse des définitions, d'après Hufkens et al. (2009) : • zone regrouping adjacent ecosystem edges, • boundary between patch types.
Interface	« A point where two systems, subjects, organizations, etc. meet and interact. »		
Lagg			Howie and Tromp-van Meerveld (2011) : « Transition zone at the margin of a (usually raised) bog receiving water from both the bog and surrounding mineral ground, characterized by fen or swamp vegetation, transitional water chemistry, and shallow peat of relatively low hydraulic conductivity; the lagg transition may be sharp or diffuse (depending on the topography), or may not be present as a distinct feature. »
Transition	« The process or a period of changing from one state or condition to another. »		Aquatic-terrestrial transition zone (Wantzen et al., 2008): « small or large extension of flooded area » [of lakes]. Naiman and Décamps (1997) <i>in</i> Hufkens et al. (2009) : « Interface : analogous to a semi permeable membrane regulating the flow of energy and material between adjacent environmental patches »

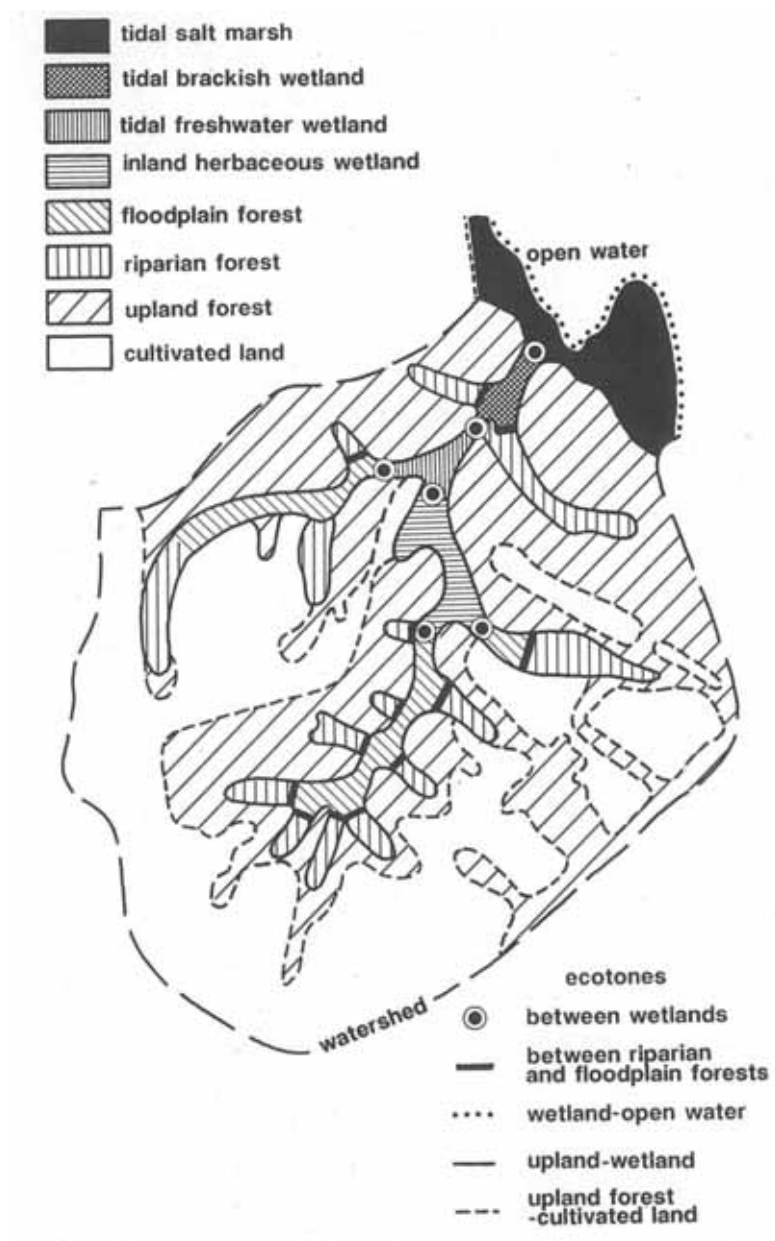


Figure 2. Représentation des différents types d'écotones liés à la présence de zones humides, selon la nature des écosystèmes adjacents (Holland et al. (1990), reprise de Whigham et al. (1988)).

3.2.2. Caractéristiques des écotones des zones humides

L'écotone est une zone de transition entre deux écosystèmes adjacents différents (Holland, 1988; Hufkens et al., 2009), de petite ou large échelle (Risser, 1990) et qui peut se présenter sous forme de gradient ou de discontinuité (Brownstein et al., 2015). L'écotone possède une dynamique spatiale et temporelle (Risser, 1990), il évolue en fonction des conditions environnementales, des interactions biotiques ou des perturbations (Risser, 1990, 1995; Howie and Tromp-van Meerveld, 2011; Brownstein et al., 2015). Brownstein et al. (2015) montrèrent que la richesse spécifique d'un écotone milieu boisé-zone humide était intermédiaire entre ces deux écosystèmes et que, parmi les espèces identifiées dans l'écotone, se trouvaient à la fois des espèces présentes dans le milieu boisé et des espèces présentes dans le milieu humide. Lloyd et al. (2000) relevèrent également des richesses spécifiques intermédiaires dans des écotones entre des milieux terrestres en Nouvelle-Zélande et ils mirent en évidence la présence d'espèces végétales écotonales qu'ils définirent comme des espèces retrouvées plus fréquemment dans l'écotone que dans les deux écosystèmes adjacents. En outre, ils choisirent plusieurs catégories d'écotones pour leur étude :

- l'écotone d'origine environnementale lié à un changement brutal des conditions environnementales,
- l'écotone *switch* qui se forme lorsqu'une rétroaction positive a lieu dans une communauté végétale, modifiant graduellement l'environnement (Wilson and Agnew, 1992),
- l'écotone d'origine anthropique qui se forme à la suite d'une intervention humaine.

A ma connaissance, peu d'études se sont intéressées au fonctionnement des écotones des mares forestières temporaires. Parmi elles, il y a celle menée par Capps et al. (2015) sur la décomposition de la matière organique (MO) et le cycle des nutriments. L'écotone y est appelé *edge* et semble correspondre à la limite entre le milieu aquatique de la mare et la zone terrestre. Une partie de mes recherches est dédiée aux écotones des mares forestières temporaires. La compréhension de leur fonctionnement pourrait améliorer la conservation de l'ensemble de l'écosystème, c'est-à-dire milieu aquatique, écotone et forêt adjacente, et ainsi permettre une gestion à une plus grande échelle que celle du milieu aquatique *stricto sensu*.

3.3. Relations interspécifiques au sein des espèces végétales

3.3.1. Descriptions des relations interspécifiques

Les interactions entre les espèces végétales s'expriment de différentes façons (Brooker et al., 2008) et peuvent modeler les communautés végétales, en accord par exemple avec Michalet (2006) qui précise, dans son article sur les relations de facilitation interspécifiques, que celles-ci influencent la composition des communautés. Les stratégies relationnelles entre les espèces végétales au sein d'un écosystème ont été définies en trois classes viables selon Grime (1977), en fonction de l'intensité des perturbations, c'est-à-dire des mécanismes qui limitent la biomasse végétale en la détruisant, et du stress qui est défini comme un ensemble de contraintes extérieures qui freinent la production de biomasse de la végétation. Lorsque les niveaux de stress et de perturbation sont faibles et que les espèces utilisent les mêmes ressources, elles vont adopter une stratégie de compétition vis-à-vis de ces ressources. Lorsque le niveau de stress est haut mais que la perturbation est faible, les espèces vont avoir une stratégie de tolérance au stress. Enfin, lorsque l'intensité de la perturbation est importante mais que le stress est faible, la stratégie sera dite rudérale. Ces notions expliquées par Grime (1977) sont importantes car elles ont influencé les études postérieures sur les relations interspécifiques qui peuvent être divisées entre les interactions positives, négatives ou neutres.

Dans le cadre de mes travaux, je me suis intéressée tout spécialement aux relations de facilitation (interaction positive) et de compétition (interaction négative) entre les espèces végétales. Bertness and Callaway (1994) définirent les relations positives comme « *toutes les interactions non consommatrices entre deux espèces ou plus qui affectent positivement au moins une des espèces impliquées ; [incluant] les relations de facilitation facultatives et obligatoires et les relations mutualistes* ». Les relations de facilitation peuvent être bénéfiques pour une ou les espèces impliquées en termes de survie, de croissance et d'« état de santé général » (Padilla and Pugnaire, 2006). Les mécanismes de facilitation ont par ailleurs été détaillés dans la revue de littérature de Callaway (1995) dans laquelle il précisa que cette relation pouvait s'exprimer, par exemple, par une modification des ressources et du substrat ou une protection contre l'herbivorie.

Le *Stress Gradient Hypothesis* (SGH) prédit que les relations de facilitation (ou relations positives au sens large) sont plus fréquentes lorsque les conditions environnementales sont

stressantes pour les espèces et que, dans les milieux où les conditions sont plus favorables, ces interactions se font rares et laissent place aux relations de compétition (Bertness and Callaway, 1994; Callaway et al., 2002). Cependant, la nature des interactions biotiques est à moduler en fonction de la tolérance des espèces au stress, de leurs compétences compétitives et de la nature du stress lui-même (Maestre et al., 2009b). Ainsi, les relations interspécifiques peuvent être prédites plus finement en fonction des traits des espèces et selon que le stress est lié à une ressource (*e.g.* eau) ou non (*e.g.* température) (Figure 3). Les relations de facilitation et de compétition peuvent également se produire en même temps (Callaway, 1995).

Espèce qui influence	Espèce qui est influencée	STRESS LIE AUX RESSOURCES			STRESS NON LIE AUX RESSOURCES		
							
Compétitrice	Compétitrice	-	+	-	-	++	+
	Tolérante	-	+	++	-	+	++
Tolérante	Compétitrice	0	+	-	-	+	++
	Tolérante	-	+	-	-	0	+

Figure 3. Prédiction des relations interspécifiques entre les plantes selon la nature du stress (lié aux ressources ou non lié) et selon les traits des espèces (compétitrice ou tolérante au stress) : compétition en jaune (-), facilitation en bleu (+), facilitation plus forte en vert (++) et interaction neutre en gris (0) (schéma adapté de Maestre et al. (2009b)).

3.3.2. Relations de compétition et de facilitation entre bryophytes et plantes vasculaires

Les interactions interspécifiques ont été abondamment étudiées entre les plantes vasculaires (Gornall et al., 2011). Toutefois, plusieurs études ont mis en avant les relations entre les plantes vasculaires et les bryophytes. Ainsi Heijmans et al. (2002) regardèrent les interactions entre *Sphagnum magellanicum* Brid. et *Eriophorum angustifolium* Honck. Ils montrèrent que la présence des plantes vasculaires provoquait un étiolement des sphaignes lié à l'ombrage créé par ces premières et ils conclurent qu'une forte densité de plantes vasculaires (*i.e.* couvert > 60 %) avait un impact négatif sur la croissance des sphaignes. Dans la

compétition pour la lumière, les plantes vasculaires peuvent aussi souffrir de la présence des bryophytes, comme le montrèrent Malmer et al. (2003) en étudiant les relations entre *Narthecium ossifragum* (L.) Huds et trois espèces de sphaignes (*Sphagnum affine* Renauld & Cardot, *S. magellanicum* Brid. et *S. papillosum* Lindb.). Les relations interspécifiques peuvent parfois osciller entre facilitation et compétition en fonction des conditions environnementales. Gornall et al. (2011) étudièrent l'effet de la présence d'un tapis de bryophytes, principalement composé de *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske et *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, sur la croissance de plusieurs espèces végétales dans une toundra arctique et montrèrent que la présence du tapis pouvait avoir des effets positifs ou négatifs sur les plantes vasculaires en fonction de son épaisseur. Ainsi un tapis mince permettait d'améliorer la disponibilité de l'eau, de diminuer l'évapotranspiration et de limiter les températures extrêmes du sol alors qu'avec un tapis épais (*i.e.* 6 cm), les bryophytes entraient en compétition avec les vasculaires, pour la lumière notamment. Dans un autre écosystème au climat extrême (îles Shetland du Sud), Casanova-Katny and Cavieres (2012) trouvèrent *Deschampsia antarctica* E.Desv. plus fréquemment dans les tapis de bryophytes que sur le sol nu, avec une taille moyenne plus grande au sein de ces tapis, suggérant un effet positif des bryophytes sur la germination et la croissance de *D. antarctica*.

Dans le cadre de la restauration écologique, les plantes vasculaires peuvent être utilisées en tant que plantes compagnes pour faciliter l'établissement et la croissance d'une espèce cible, où les conditions environnementales ne sont pas favorables à l'espèce cible (Padilla and Pugnaire, 2006). L'objectif est d'utiliser les effets positifs que peuvent apporter les plantes vasculaires sur les bryophytes par exemple. Les bryophytes peuvent profiter de la présence des vasculaires par la création d'un microclimat (*i.e.* température et humidité), la présence d'ombrage, l'apport de nutriments *via* la dégradation de la litière, la capture des graines facilitant ensuite la germination (Groeneveld et al., 2007) et la constitution de structure de croissance verticale, pour les sphaignes en particulier. En effet, l'élongation des sphaignes est facilitée par la présence d'éricacées (*Ericaceae spp.*) ou de structures rugueuses naturelles et artificielles sur lesquelles les sphaignes peuvent s'accrocher (Pouliot et al., 2011). Groeneveld et al. (2007) testèrent le potentiel de *Polytrichum strictum* Menzies ex Brid., une bryophyte recolonisant spontanément les tourbières, comme plante compagne pour les espèces de sphaignes (*Sphagnum spp.*) dans une tourbière abandonnée ou après exploitation au Québec. Les sphaignes ne furent retrouvées qu'en présence de *P. strictum* qui leur fournissait un

microclimat favorable, de l'ombrage et qui capturerait leurs diaspores, aidant ainsi à la reproduction.

En zones humides, les relations interspécifiques sont notamment étudiées dans les tourbières et les *fens* mais pas, à ma connaissance, dans les mares forestières temporaires. Certaines espèces des mares peuvent être semblables à celles présentes dans les milieux tourbeux, notamment les sphaignes. Le stress hydrique provoqué par l'assèchement annuel des mares pourrait engendrer la mise en place de relations de facilitation ou de compétition entre les espèces, notamment entre les plantes vasculaires et les bryophytes, et être un élément important du fonctionnement de ces écosystèmes.

3.4. Dynamique de la matière organique dans les mares forestières temporaires

3.4.1. Sources de la matière organique

L'origine de la matière organique (MO) des mares forestières temporaires est soit autochtone soit allochtone. La matière autochtone est principalement constituée par la litière des espèces végétales présentes dans les mares (*i.e.* algues, plantes vasculaires, bryophytes) et par leurs exsudats. La quantité de litière produite est dépendante de l'hydropériode et de l'ouverture de la canopée, de laquelle découle la quantité de lumière pénétrant dans les mares (Colburn, 2004). D'autres sources de MO autochtone peuvent exister, notamment celles d'origine animale telle que les œufs d'amphibiens qui utilisent les mares forestières comme lieux de reproduction. Pray et al. (2009) étudièrent par exemple la dynamique des nutriments dans des mares forestières temporaires et semi-permanentes en Ohio (U.S.A.) liée à l'émergence des cigales et à leur décomposition (*Magicicada cassini*, *Magicicada septendecim* (L.), *Magicicada septendecula* Alexander & Moore).

La MO allochtone est constituée par la litière et les débris de végétaux de la zone terrestre avoisinant les mares. La litière des arbres peut représenter une grande proportion de la quantité de MO entrante dans la zone humide (Palik et al., 2006), que ce soit par des flux directs verticaux ou par des flux latéraux, pour lesquels le vent ou les ruissellements de surface sont les vecteurs (Graça et al., 2005). Palik et al. (2006) étudièrent les flux de litières arrivant dans des zones humides du nord du Minnesota (U.S.A) dont la surface était comprise entre 200 et

3 000 m². L'espèce terrestre arborée dominante était *Acer saccharum* Marsh. (MO allochtone) et celle des zones humides était *Fraxinus nigra* Marshall (MO autochtone), dont le taux de couverture de la canopée s'élevait entre 87 et 96 %. Ils déterminèrent que la proportion de litière entrante, en termes de biomasse, était composée à 45 % de feuilles d'espèces arborées terrestres et à 27 % de feuilles d'espèces arborées de zones humides, ces taux variant respectivement à 77 % et 19 % si les flux latéraux étaient pris en compte.

La chaîne alimentaire dans les mares forestières temporaires est basée sur la dégradation de la matière organique. Une liste des espèces présentes dans les *vernal pools* de l'Amérique du Nord est proposée dans l'ouvrage de Colburn (2004).

3.4.2. Processus de décomposition de la matière organique

Coleman et al. (2004) définirent la décomposition de la MO comme étant un « *ensemble des réactions de dégradation des composés organiques contenus dans la litière des feuilles ou dans d'autres détritiques organiques* », résultant principalement de l'activité microbienne. Ils précisèrent également que ce terme était souvent utilisé en référence à la dégradation ou la disparition des litières organiques. Dans cette étude, afin d'intégrer l'ensemble des processus de dégradation de la MO, le terme décomposition désignera de manière générale toutes les phases de dégradation, incluant la dégradation par les micro-organismes et la faune.

La décomposition de la MO est similaire entre les milieux terrestres et les milieux aquatiques et peut être décrite en trois phases successives. Dans un premier temps, on observe une phase de lessivage des nutriments de la litière. En milieu forestier, la litière perd 10 % de sa masse sèche en un mois alors qu'en milieu aquatique, cette phase est beaucoup plus rapide : la litière perd 25 % de sa masse sèche en 24 heures (Webster and Benfield, 1986; Colburn, 2004). La litière est ensuite colonisée par des champignons et des bactéries, puis fragmentée par les macro-invertébrés augmentant ainsi la surface disponible pour l'action des micro-organismes. La décomposition de la MO dans les zones humides est influencée par différents paramètres biotiques et abiotiques tels que la température, la concentration en oxygène et en nutriments, les cycles d'inondation et d'assèchement dans les milieux temporaires, et la qualité de la litière, notamment la teneur en composants labiles (*i.e.* sucres et amidons) et récalcitrants (*e.g.* lignine, tannins) (Webster and Benfield, 1986; Coleman et al., 2004). Les facteurs

influençant la décomposition de la matière organique dans le sol et à la surface du sol des zones humides sont abordés plus en détail dans la *PARTIE II*.

Les quelques études portant spécifiquement sur le fonctionnement des mares forestières temporaires ont montré que les processus liés aux cycles du carbone et des nutriments étaient plus intenses dans les mares que dans les zones terrestres avoisinantes ou même que dans d'autres types de zones humides de plus grande taille. Par exemple, dans leur étude de la décomposition de la MO et du potentiel de dénitrification du sol des *vernal pools* du Maine aux U.S.A., Capps et al. (2014) mirent en avant que la transformation du carbone et de l'azote, mesurée *via* leur concentration dans la litière à décomposer ou l'activité des enzymes du sol (*i.e.* β -D-glucosidase et β -N-acetylglucosaminidase), était plus importante dans le centre et/ou à la bordure des mares (milieux aquatiques) que dans la zone terrestre adjacente. Holgerson (2015) montra que les concentrations de CO₂ et de CH₄ dans l'eau de mares forestières temporaires situées dans le Connecticut (U.S.A.) étaient respectivement 19 fois et 504 fois plus grandes que l'équilibre eau-air de la zone d'étude, valeurs bien supérieures à celles des autres systèmes aquatiques lentières selon l'auteur. Dans la première étude citée (Capps et al., 2014), les mares sont qualifiées de *hotspots* biogéochimiques, c'est-à-dire que d'intenses processus biogéochimiques ont lieu dans une petite zone. Les auteurs parlent également de *hot moments* dans le sens où ces processus se déroulent pendant de brèves périodes et à un moment précis.

Les études sur la décomposition de la MO sont nombreuses mais peu d'entre elles se focalisent sur les mares forestières temporaires. Je me suis donc appliquée à étudier ce processus sur mon site d'étude pour en comprendre le fonctionnement (*PARTIE II*).

4. Restauration écologique des mares forestières temporaires

4.1. Ecosystèmes de référence et trajectoires écologiques

L'émergence de l'écologie de la restauration a eu lieu dans les années 1970 mais il faut attendre 1989 pour qu'un premier symposium dédié à cette discipline soit organisé par la Society for Ecological Restoration. Depuis lors, diverses conférences ont mis en évidence la nécessité de restaurer les écosystèmes dégradés, et des dispositions légales ont été instaurées, par exemple les lois Grenelle I et II qui ont rendu obligatoires en France les mesures compensatoires pour les dommages créés aux milieux naturels (Gauthier-Clerc et al., 2014). La restauration écologique, qui s'appuie sur l'écologie de la restauration, a été définie par la Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group (2004) comme étant un « *processus consistant à aider au rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit* ». La restauration d'un écosystème dégradé est réalisée par rapport à un écosystème dit de référence qui est soit un écosystème naturel similaire, proche géographiquement et fonctionnellement, soit une description des caractéristiques désirées dans l'écosystème restauré (Clewell and Aronson, 2013). L'écosystème de référence est alors une cible à approcher pour le projet de restauration plutôt qu'un modèle à respecter *stricto sensu*. La notion d'écosystème de référence fait cependant débat car on peut lui reprocher son aspect figé et la notion de trajectoire écologique de référence peut lui être préférée car elle intègre la dimension de dynamique temporelle (Gauthier-Clerc et al., 2014). La trajectoire écologique est, selon Clewell and Aronson (2013), « *la séquence des expressions biotiques d'un écosystème individuel au cours du temps* ». D'un point de vue pratique, cela implique de prendre en compte l'évolution temporelle des écosystèmes, par exemple les changements démographiques des populations, et d'émettre des prédictions sur leur fonctionnement futur. La Figure 4 projette les trajectoires écologiques potentielles d'un écosystème en fonction du temps, selon Clewell and Aronson (2013).

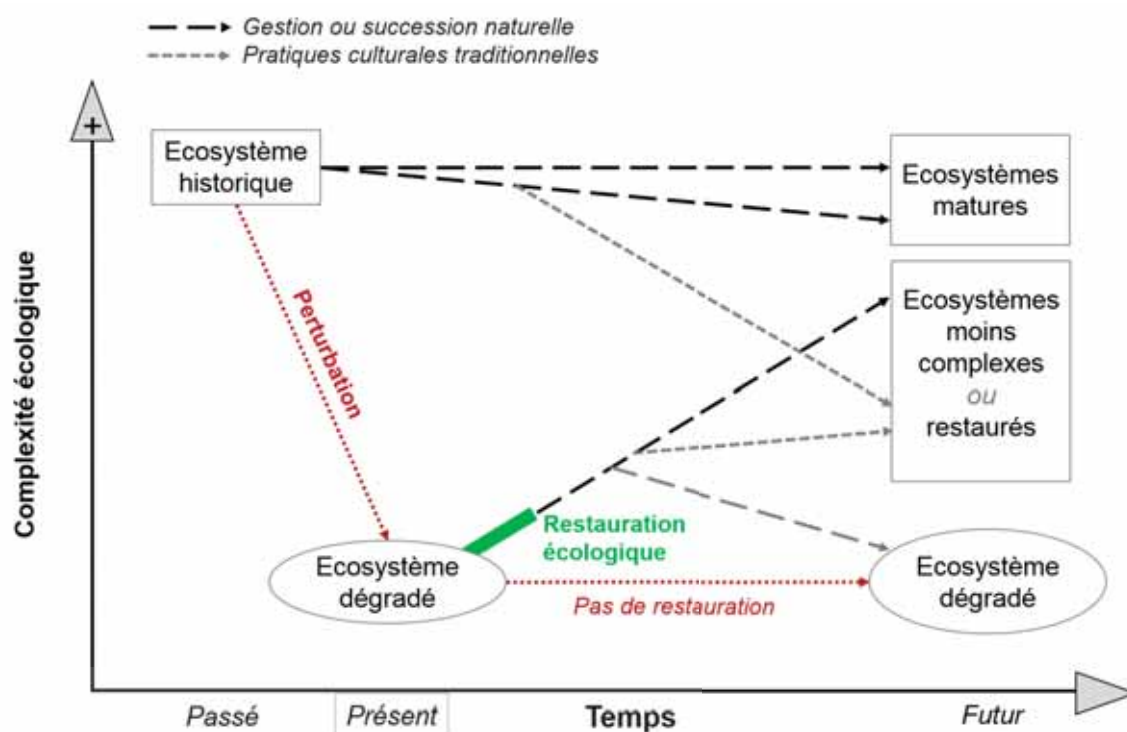


Figure 4. Evolution des trajectoires écologiques d'un écosystème en fonction du temps, d'après Clewell and Aronson (2013) : (1) un écosystème naturel historique n'ayant pas subi de changements suit sa trajectoire initiale pour devenir un écosystème naturel plus mature ; (2) sa trajectoire peut varier en lien avec un changement de conditions environnementales : il sera alors différent du cas (1) ; (3) si l'écosystème historique subit une perturbation, il peut être restauré et retrouver un équilibre écologique (écosystèmes restaurés) ou bien ne bénéficier d'aucune action de gestion, et sa trajectoire après perturbation reste inchangée.

4.2. Eléments de restauration pour les mares forestières temporaires

L'un des principaux défis de la restauration écologique des zones humides, et par conséquent des mares forestières temporaires, est l'hydrologie. Il convient d'assurer l'alimentation hydrique du milieu — ou de limiter le drainage le cas échéant — et de respecter au mieux l'hydropériode naturelle et l'origine de la ressource en eau (Calhoun et al., 2014). L'hydrologie influence notamment la physico-chimie de l'eau et les processus biogéochimiques (Hunter et al., 2008) tels que la dénitrification.

La morphologie des zones humides est liée au type de zones humides et à l'hydrologie (Calhoun et al., 2014). Les mares forestières temporaires sont des zones humides de petite taille et de faible profondeur. Les mares restaurées devraient posséder des zones profondes (*i.e.* 50 cm à 1 m) et des zones peu profondes, et une superficie de 10 m² au minimum (Arnaboldi and Alban, 2006), valeurs à moduler en fonction des caractéristiques des mares naturelles les plus proches, des berges sinueuses, une pente douce du bord de la mare vers le centre et une couche de sol argileuse afin de maintenir l'eau dans la mare. La compaction du sol pendant les travaux est à surveiller car, si elle est trop importante, l'hydropériode peut en être modifiée (Arnaboldi and Alban, 2006; Calhoun et al., 2014).

Le contexte forestier, et la végétation dans son ensemble, est un paramètre important pour le fonctionnement des mares vis-à-vis de l'apport de MO, l'ombrage produit et des habitats pour la faune par exemple. Le degré d'ouverture de la canopée joue notamment sur la quantité de litière atteignant la surface de la mare, sur la variation journalière des températures dans l'eau (Korfel et al., 2009) et sur la dégradation des molécules organiques (*i.e.* photodégradation). Plusieurs revues de littérature signalent également la vulnérabilité des zones humides restaurées et des mares forestières temporaires face aux espèces envahissantes qui peuvent profiter de l'espace vacant à la suite des travaux (Arnaboldi and Alban, 2006; Calhoun et al., 2014; Schlatter et al., 2016). En outre, le paysage proche des mares restaurées est une partie intégrante de l'habitat de certains groupes faunistiques comme les amphibiens. Ainsi, il peut être recommandé de laisser des milieux ouverts aux abords immédiats des mares (Arnaboldi and Alban, 2006), de favoriser la présence de débris végétaux de grande taille dans la matrice forestière (Calhoun et al., 2014) et de limiter la distance entre les mares afin de faciliter le déplacement des groupes faunistiques et leur utilisation des mares.

En Californie (U.S.A.), dans la « Del Sol Open Space and Vernal Pool Reserve », des travaux de restauration et de création de mares temporaires (*vernal pools*), qui ne sont pas obligatoirement forestières dans ce cas précis, ont été entrepris à partir de 1986 avec une phase de creusement et restauration morphologique suivie d'un transfert de sol des zones les moins dégradées vers les mares en restauration ou création. Le sol était composé du substrat naturel, de débris organiques, de graines et des invertébrés présents dans le sol du site donneur. L'analyse de dix ans de données de suivi sur les mares restaurées a montré que la structure et les fonctions de ces écosystèmes et celles des mares naturelles étaient similaires (Groom et al., 2012).

Des actions de génie végétal peuvent également être envisagées dans le cadre de la restauration. Il s'agit d'introduire ou de réintroduire des plantes sous forme de graines, de plants, de spores ou de propagules, pour les sphaignes par exemple (Moreno-Mateos et al., 2015), afin de faciliter le retour et la colonisation des plantes typiques de ces écosystèmes. Dans les tourbières canadiennes, la restauration écologique après l'arrêt des activités d'extraction de tourbes s'appuie en partie sur les relations interspécifiques, notamment entre les plantes vasculaires et les bryophytes, dans le but de réintroduire des espèces typiques de ces écosystèmes (lire par exemple la thèse de doctorat de Pouliot (2011)). Fraser et al. (2015) mirent en avant l'importance de la restauration des chaînes alimentaires dans les écosystèmes. Ils proposèrent notamment des actions concrètes dans ce sens, certaines basées sur la végétation : favoriser la diversité végétale et des groupes fonctionnels, augmenter l'hétérogénéité des habitats à l'échelle du paysage, accroître la complexité des structures végétales... Certaines actions de restauration de la végétation pourraient être appliquées dans les mares forestières temporaires, avec des espèces typiques de ces zones humides. C'est dans une optique de restauration en génie végétal que je me suis intéressée aux relations interspécifiques plantes vasculaires-bryophytes au sein des mares.

4.3. Evaluation du succès de la restauration

L'évaluation du succès de la restauration peut être réalisée en utilisant des indicateurs écologiques, qui sont des caractéristiques mesurables décrivant la composition, la structure ou le fonctionnement de l'écosystème restauré (Niemi and McDonald, 2004), capables de répondre aux perturbations humaines ou aux stress (Gessner and Chauvet, 2002). La plupart des indicateurs sont basés sur la mesure de paramètres biotiques tels que les populations d'invertébrés, de diatomées et de macrophytes, même si l'usage d'indices multiparamétriques est en augmentation (Van den Broeck et al., 2015). Entre 2004 et 2013, il a été estimé que 42 % des suivis après restauration, tous milieux confondus, concernaient les organismes vivants, 14 % portaient sur le fonctionnement des écosystèmes (*e.g.* décomposition, dynamique du carbone, productivité) et que seuls 44 % des suivis étaient composés à la fois de mesures sur les organismes vivants et sur le fonctionnement (Kollmann et al., 2016). Dans les zones humides, la végétation représentait environ 70 % des suivis d'organismes vivants ; la mesure du cycle des nutriments et la dynamique de l'eau (*e.g.* flux, connectivité) représentaient respectivement 40 et 30 % des suivis.

Les mares temporaires sont des écosystèmes très dynamiques dus à la succession de périodes inondées et sèches, et les indicateurs couramment utilisés dans les systèmes aquatiques permanents ne sont pas toujours adaptés. Des recommandations de suivis pour les mares temporaires méditerranéennes furent écrites par Van den Broeck et al. (2015), qui conseillèrent fortement l'utilisation de plusieurs indicateurs et à plusieurs reprises au cours des phases d'inondation et de sécheresse. Cependant, les ressources nécessaires pour déployer de telles campagnes de suivis ne sont pas toujours disponibles. De plus, les recommandations formulées n'incluaient pas d'indicateurs fonctionnels à l'échelle de l'écosystème.

Par exemple, la décomposition de la litière fut utilisée par Young et al. (2008) à cause de son caractère intégrateur. En effet, ce processus lie les activités biologiques, comme celles des macro-invertébrés et des micro-organismes, à la source de la MO, la végétation rivulaire dans le cas de Young et al. (2008), et représente un élément clef dans les chaînes alimentaires d'eau douce. De tels indicateurs sont encore peu utilisés, moins de 10 % des mesures de suivi post-restauration s'intéressant au fonctionnement des zones humides restaurées entre 2004 et 2013 (Kollmann et al., 2016). Il est nécessaire de mettre en place des méthodes d'évaluation de la restauration et de suivi simples, rapides et peu coûteuses, que ce soit pour les zones humides en général et les mares forestières temporaires en particulier. Un essai basé sur l'utilisation d'une méthode standard (*cotton strips*) pour estimer les taux de décomposition de la MO dans des mares naturelles et restaurées a été réalisé dans le cadre de cette thèse et est présenté dans la *PARTIE II.*, cette méthode étant déjà utilisée dans le sol et les cours d'eau.

5. Problématique et questions de recherche

La conservation et la restauration des zones humides est un enjeu majeur au vu des services écosystémiques qu'elles supportent. La compréhension de leur fonctionnement est essentielle pour optimiser le succès des projets de gestion. Pendant ma thèse de doctorat, **je me suis interrogée sur le fonctionnement des mares forestières temporaires**, de petites zones humides d'eau douce connues pour l'importante biodiversité qu'elles hébergent et pour l'intensité des processus géochimiques qui s'y déroulent. **J'ai également voulu appréhender l'impact de la restauration écologique sur le fonctionnement des mares dégradées, en me référant à des mares dites naturelles**, c'est-à-dire peu impactées par les activités anthropiques.

Les mares forestières temporaires du site d'étude ont tout d'abord été globalement décrites afin de mieux cerner leurs principales caractéristiques, notamment en termes d'hydrologie (*i.e.* hydropériode, physico-chimie) et d'habitats, puis le fonctionnement des mares a été approché par l'étude de la décomposition de la MO, un processus qui intègre un ensemble de variables environnementales caractérisant l'écosystème, et des interactions plantes vasculaires-sphaignes. Deux échelles de travail m'ont intéressée : l'échelle globale de la mare et de son micro-bassin versant, et celle de l'écotone de la mare (Figure 5), désigné par la suite « zone de transition mare-forêt » se situant à l'interface de l'écosystème aquatique et de l'écosystème terrestre.

5.1. Décomposition de la MO dans les mares naturelles et restaurées

Un des objectifs de la restauration écologique est d'aider un écosystème dégradé à retrouver un bon fonctionnement écologique et la mesure des taux de décomposition de la matière organique peut être utilisée pour évaluer une partie du succès de la restauration. **Quatre ans après les travaux de restauration, réalisés en 2013, plusieurs questions de recherches, et leurs hypothèses respectives, ont été formulées :**

- **Question 1** : le fonctionnement des mares restaurées du site d'étude s'approche-t-il de celui des mares naturelles ? En d'autres termes, les taux de décomposition de la MO, utilisés comme *proxy* du fonctionnement des écosystèmes, sont-ils différents entre les mares naturelles et les mares restaurées ?

Hypothèse 1 : le fonctionnement des mares naturelles et restaurées est différent en termes de décomposition de la MO : les taux sont plus faibles dans les mares naturelles que dans les mares restaurées, en relation avec un plus fort recouvrement en sphaignes (observations *a priori*), des bryophytes connues pour modifier les conditions de leur environnement et limiter l'activité des micro-organismes dégradant la MO fraîche.

- **Question 2** : quelles sont les variables environnementales qui différencient les mares restaurées des mares naturelles ?

Hypothèse 2 : en considérant que les principales caractéristiques des mares naturelles de référence ont été respectées pendant les travaux de restauration, les variables qui différencient les mares naturelles des mares restaurées sont liées à la végétation (*i.e.* couvert des plantes vasculaires et des sphaignes) et au sol qui ont été enlevés pendant les travaux.

- **Question 3** : quelles sont les variables environnementales qui influencent le plus les taux de décomposition de la MO ?

Hypothèse 3 : les couverts en plantes vasculaires et en sphaignes, en plus de différencier les mares restaurées des mares naturelles, peuvent être les principaux facteurs influençant la décomposition de la MO.

Ces questions sont traitées dans la *PARTIE II.1*. Dans un premier temps, les taux de décomposition de la MO sont comparés entre les mares naturelles et restaurées. Puis, une caractérisation de ces mares est réalisée afin d'identifier les variables environnementales qui les différencient les unes des autres et qui expliquaient les plus les variations dans les taux de décomposition. Les variables étudiées sont liées aux caractéristiques du sol, de l'eau des mares et de la végétation, ces dernières intégrant l'ensemble mare-zone de transition-forêt adjacente.

5.2. Décomposition de la MO dans le sol de la zone de transition mare-forêt

Afin de caractériser la zone de transition des mares naturelles en termes de fonctionnement, la décomposition de la MO dans le sol est étudiée dans la *PARTIE II.2*. La zone de transition des mares est soumise aux variations du niveau de la nappe au cours de l'année hydrologique, avec une période de sécheresse prolongée pendant l'été. **L'impact de la durée de la période d'assèchement et de la végétation sur les taux de décomposition de la MO dans le sol de la zone de transition mare-forêt est examiné :**

- **Question 4** : les taux de décomposition de la MO dans le sol sont-ils influencés par la durée de la sécheresse ?

Hypothèse 4 : la MO du sol des mares soumises à des cycles d'inondation et de sécheresse possède des taux de décomposition plus élevés que la MO constamment soumise à des conditions humides ou des conditions sèches.

- **Question 5** : la présence de jeunes tapis de sphaignes et/ou d'une plante vasculaire, la molinie bleue (*Molinia cearulea* (L.) Moench), va-t-elle modifier les taux de décomposition de la MO dans le sol par rapport à une situation sans végétation ou avec une seule espèce ?

Hypothèse 5a : la présence de jeunes tapis de sphaignes sur le sol fait décroître les taux de décomposition dans les couches superficielles du sol, en raison de leur capacité à réduire l'activité de décomposition.

Hypothèse 5b : les plantes vasculaires, par la libération de composés carbonés labiles *via* leurs racines, induisent une augmentation de l'activité microbienne du sol¹ et par conséquent des taux de décomposition plus élevés.

5.3. Relations entre plantes vasculaires et bryophytes au sein de la zone de transition mare-forêt

La caractérisation de la zone de transition des mares forestières temporaires s'est également faite en examinant les relations entre les plantes vasculaires et les sphaignes, plus précisément entre la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench), et une espèce de sphaigne (*Sphagnum palustre* L.). Cette zone est soumise à un stress hydrique important et récurrent et pourrait être un emplacement privilégié pour observer des phénomènes de compétition et/ou de facilitation entre les deux espèces (*PARTIE III.*).

- **Question 6** : la présence de la plante vasculaire améliore-t-elle la croissance et le maintien de jeunes tapis de *Sphagnum palustre* pendant l'assèchement saisonnier ?

Hypothèse 6a : sous la canopée de la molinie bleue, qui potentiellement limite l'évapotranspiration et prodigue de l'ombrage, les jeunes sphaignes ont une meilleure croissance (*i.e.* densité du tapis, biomasse et élongation) que lorsque la molinie est absente, y compris pendant les périodes de sécheresse (relation de facilitation),

Hypothèse 6b : la limitation de la ressource en eau étant un élément fortement stressant pour les espèces végétales, la prolongation la durée de la période de sécheresse pourrait permettre d'observer un changement dans les relations molinie-sphaignes, en passant d'une relation de facilitation quand le stress hydrique est faible à une relation de compétition quand celui-ci est fort.

¹ La modification de l'activité microbienne du sol provoquée par la présence de composés carbonés labiles est connue sous le terme *priming effect* et est développée dans la *PARTIE II.2.*

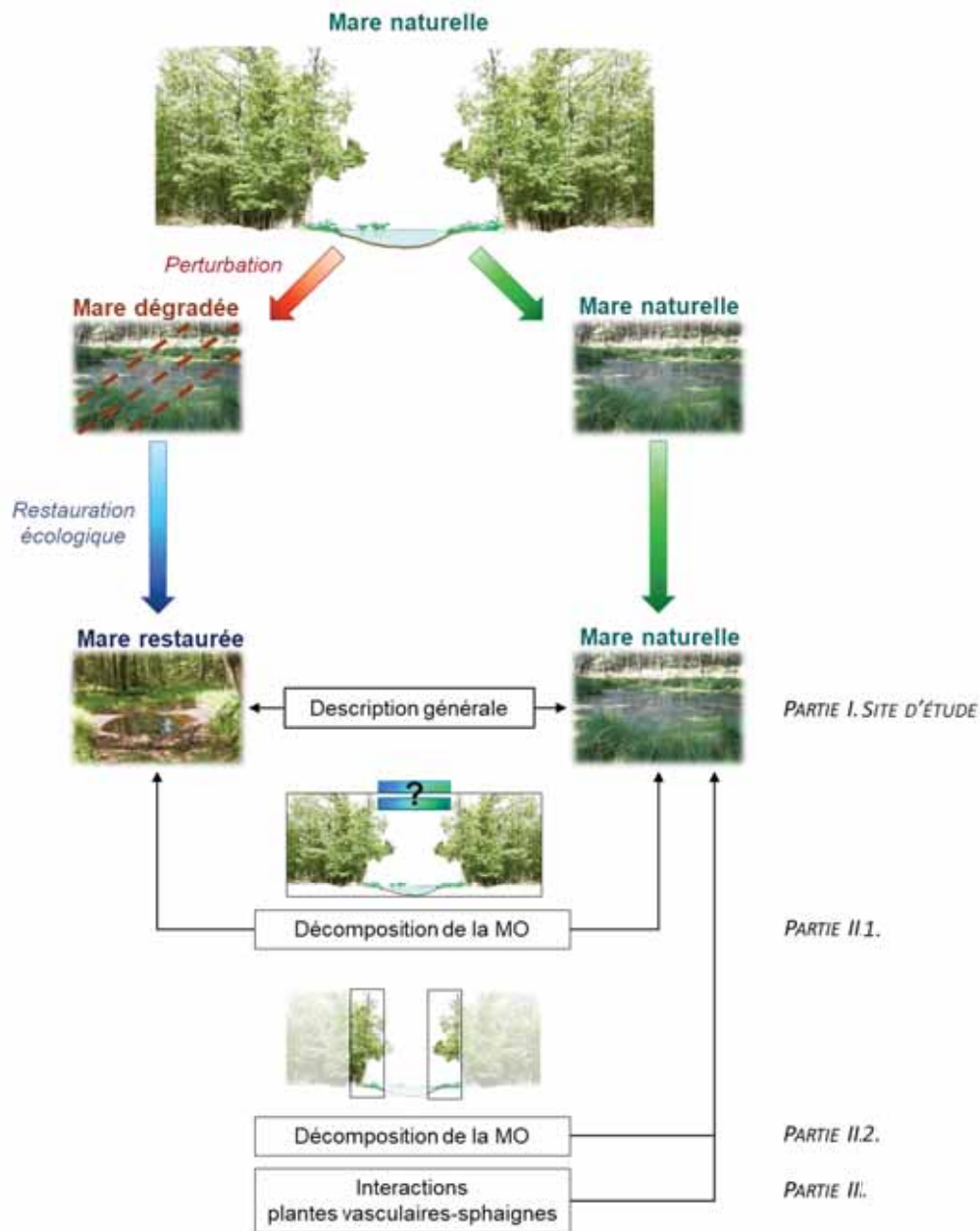


Figure 5. Schéma conceptuel de la thèse.

La **PARTIE I** du manuscrit décrit les principales caractéristiques des mares naturelles et restaurées du site d'étude ; la **PARTIE II.1.** compare le fonctionnement (*i.e.* décomposition de la matière organique (MO)) et les caractéristiques des mares naturelles et restaurées à l'échelle de la mare et de son micro-bassin versant ; les **PARTIES II.2.** et **III.** sont consacrées au fonctionnement de la zone de transition mare-forêt des mares naturelles : la décomposition de la MO dans le sol (**II.2.**) et les relations plantes vasculaires-sphaignes (**III.**).

Bibliographie

1971. Convention on Wetlands of International Importance especially as Waterfowl Habitat. Ramsar (Iran).
- Arnaboldi F, Alban N. 2006. La gestion des mares forestières de plaine. Ile-de-France: Office national des forêts.
- Baudran C, Blanchard P. 2008. Typologie des mares forestières régionales, biodiversité et éléments de gestion - Région Pays De La Loire. Centre national de la Propriété Forestière, Région Pays De La Loire, Office National des Forêts, p27.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Brinson MM, Malvarez AI. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29: 115-133.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis MJJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- Brownstein G, Johns C, Fletcher A, Pritchard D, Erskine PD. 2015. Ecotones as indicators: boundary properties in wetland-woodland transition zones. *Community ecology* 16: 235-243.
- Calhoun AJK, Arrigoni J, Brooks RP, Hunter ML, Richter SC. 2014. Creating Successful Vernal Pools: A Literature Review and Advice for Practitioners. *Wetlands* 34: 1027-1038.
- Calhoun AJK, Gahl MK, Baldwin AH. 2012. Northeastern Seasonal Woodland Pools. Batzer DP, Baldwin AH editors. *Wetland Habitats of North America: Ecology and Conservation Concerns*: University of California Press, p135-148.
- Calhoun AJK, Mushet DM, Bell KP, Boix D, Fitzsimons JA, Isselin-Nondedeu F. 2017. Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a ‘disappearing’ ecosystem. *Biological Conservation* 221, Part B: 3-11.
- Callaway RM. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61: 306-349.

- Callaway RM, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Lortiek CJ, Michalet R, Paolini L, Pugnaireq FI, Newingham B, Aschehoug ET, Armasq C, Kikodze D, Cook BJ. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Calow PP. 1999. *Blackwell's Concise Encyclopedia of Ecology*: Blackwell Science Ltd. 168p.
- Capps KA, Berven KA, Tiegs SD. 2015. Modelling nutrient transport and transformation by pool-breeding amphibians in forested landscapes using a 21-year dataset. *Freshwater Biology* 60: 500-511.
- Capps KA, Rancatti R, Tomczyk N, Parr TB, Calhoun AJK, Hunter MJ. 2014. Biogeochemical Hotspots in Forested Landscapes: The Role of Vernal Pools in Denitrification and Organic Matter Processing. *Ecosystems* 17: 1455-1468.
- Casanova-Katny MA, Cavieres LA. 2012. Antarctic moss carpets facilitate growth of *Deschampsia antarctica* but not its survival. *Polar Biology* 35: 1869-1878.
- Clewell AF, Aronson J. 2013. *Ecological Restoration, Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*: Island Press/Center for Resource Economics. 303p.
- Colburn EA. 2004. *Vernal pools: natural history and conservation*. Saline: McDonald & Woodward Pub. Co.
- Coleman DC, Crossley DA, Hendrix PF. 2004. *Fundamentals of Soil Ecology*: Elsevier Academic Press.
- Couderc J-M. 1979. Observations sur les mardelles de Touraine. *Norois* 101: 29-47.
- Couderc J-M. 1980. Les mardelles de Touraine et leurs groupements végétaux. Géhu J-M editor. *La végétation des sols tourbeux*, Lille - 1978, Colloques phytosociologiques, VII: Strauß & Cramer GmbH, p35 - 60.
- Davidson NC. 2014. How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65: 934-941.
- Etienne D. 2011. Les mardelles intra-forestières de Lorraine : Origines, archives paléo-environnementales, évolutions dynamiques et gestion conservatoire. *Sciences et Techniques*: Université Henry-Poincaré, Nancy 1, p260.
- Fraser LH, Harrower WL, Garriss HW, Davidson S, Hebert PDN, Howie R, Moody A, Polster D, Schmitz OJ, Sinclair ARE, Starzomski BM, Sullivan TP, Turkington R, Wilson D. 2015. A call for applying trophic structure in ecological restoration *Restoration Ecology* 23: 503–507.
- Gauthier-Clerc M, Mesléard F, Blondel J. 2014. *Sciences de la conservation*. Louvain-la-Neuve: De Boeck Supérieur. 376p.

- Gessner MO, Chauvet E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications* 12: 498-510.
- Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166: 769-782.
- Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO. 2005. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*: Springer.
- Grime JP. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Groeneveld EVG, Massé A, Rochefort L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. *Restoration Ecology* 15: 709–719.
- Groom MJ, Meffe GK, Carrol CR. 2012. *Principles of Conservation Biology*. Sunderland, Massachusetts U.S.A.: Sinauer.
- Heijmans MMPD, Klees H, Berendse F. 2002. Competition between *Sphagnum magellanicum* and *Eriophorum angustifolium* as affected by raised CO₂ and increased N deposition. *Oikos* 97: 415-425.
- Holgerson MA. 2015. Drivers of carbon dioxide and methane supersaturation in small, temporary ponds. *Biogeochemistry* 124: 305-318.
- Holland MM. 1988. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: report of a SCOPE/MAB workshop on ecotones. *Biology International*: 47-106.
- Holland MM, Whigham DF, Gopal B. 1990. The characteristics of wetland ecotones. Naiman RJ, Décamps H editors. *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. Paris ; Park Ridge, N.J. (USA): Unesco ; Parthenon Pub. Group, p171-198.
- Howie SA, Tromp-van Meerveld I. 2011. The Essential Role of the Lagg in Raised Bog Function and Restoration: A Review. *Wetlands* 31: 613-622.
- Hufkens K, Scheunders P, Ceulemans R. 2009. Ecotones in vegetation ecology: methodologies and definitions revisited. *Ecological Research* 24: 977-986.
- Hunter RG, Faulkner SP, Gibson KA. 2008. The importance of hydrology in restoration of bottomland hardwood wetland functions. *Wetlands* 28: 605–615.
- Inkley MD, Wissinger SA, Baros BL. 2008. Effects of drying regime on microbial colonization and shredder preference in seasonal woodland wetlands. *Freshwater Biology* 53: 435-445.

- Kollmann J, Meyer ST, Bateman R, Conradi T, Gossner MM, Mendonça MdSJ, Fernandes GW, Hermann J-M, Koch C, Müller SC, Oki Y, Overbeck GE, Paterno GB, Rosenfield MF, Toma TSP, Weisser WW. 2016. Integrating ecosystem functions into restoration ecology—recent advances and future directions *Restoration Ecology* 24: 722–730.
- Korfel CA, Mitsch WJ, Hetherington TE, Mack JJ. 2009. Hydrology, Physiochemistry, and Amphibians in Natural and Created Vernal Pool Wetlands *Restoration Ecology* 18: 843–854.
- Lloyd KM, McQueen AAM, Lee BJ, Wilson RCB, Walker S, Wilson JB. 2000. Evidence on ecotone concepts from switch, environmental and anthropogenic ecotones. *Journal of Vegetation Science* 11: 903-910.
- Lugo AE, Brown S, Brinson MM. 1990. *Forested Wetlands*: Elsevier.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Malmer N, Albinsson C, Svensson BM, Wallén B. 2003. Interferences between Sphagnum and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469-482.
- Michalet R. 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? *New Phytologist* 169: 3-6.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005a. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Press I editor. Washington, DC.
- Millennium Ecosystem Assessment. 2005b. *Ecosystems and human well-being: wetlands and water, synthesis*. Washington DC, p68.
- Ministère de la Transition écologique et solidaire. 2016. Article L211-1 du Code de l'environnement.
- Ministère de la Transition écologique et solidaire. 2017. Article R214-1 du Code de l'environnement, version consolidée du 01/12/2017.
- Moreno-Mateos D, Meli P, Vara-Rodriguez MI, Aronson J. 2015. Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 52: 1528-1537.
- Multi-Resolution Lands Characteristics Consortium. *National Land Cover Database 2006 (NLCD2006)*.

- Naiman RJ, Décamps H. 1997. The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 621-658.
- National Wetlands Working Group. 1997. The Canadian Wetland Classification System. University of Waterloo, Waterloo, Ontario: Wetlands Research Centre.
- Niemi GJ, McDonald ME. 2004. Application of Ecological Indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 89-111.
- Oxford University Press. 2017. Oxford Dictionaries. press Ou editor.
- Padilla FM, Pugnaire FI. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4: 196-202.
- Palik B, Batzer D, Kern C. 2006. Upland forest linkages to seasonal wetlands: Litter flux, processing, and food quality. *Ecosystems* 9: 142-151.
- Parlement européen, Conseil de l'Union européenne. 2000. Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau *Journal officiel* n° L 327 du 22/12/2000, p1-73.
- Pouliot R. 2011. Initiation du patron de buttes et de dépressions dans les tourbières ombrotrophes boréales. *Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation*. Université Laval: Université Laval.
- Pouliot R, Rochefort L, Karofeld E, Mercier C. 2011. Initiation of *Sphagnum* moss hummocks in bogs and the presence of vascular plants: Is there a link? *Acta Oecologica* 37: 346-354.
- Pray CL, Nowlin WH, Vanni MJ. 2009. Deposition and decomposition of periodical cicadas (Homoptera: Cicadidae: Magicicada) in woodland aquatic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 181-195.
- Risser PG. 1990. The ecological importance of land-water ecotones. Naiman RJ, Décamps H editors. *The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones*. Paris ; Park Ridge, N.J. (USA): Unesco ; Parthenon Pub. Group, p7-21.
- Risser PG. 1995. The Status of the Science Examining Ecotones. *Bioscience* 45: 318-325.
- Roth RA. 2009. *Freshwater Aquatic Biomes*: Greenwood Press.
- Réseaux mares de Bourgogne. 2014. Les mares forestières de Bourgogne, Valorisation et retours d'expériences.
- Schlatter KJ, Faist AM, Collinge SK. 2016. Using performance standards to guide vernal pool restoration and adaptive management *Restoration Ecology* 24: 145–152.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.

- Stoch F, Cantonati M. 2005. Pools, Ponds and Marshes: Small Water Bodies, Oases of Biodiversity: Ministero dell'Ambiente e della Tutela del Territorio.
- United States Environmental Protection Agency. EnviroAtlas.
- Van den Broeck M, Waterkeyn A, Rhazi L, Grillas P, Brendonck L. 2015. Assessing the ecological integrity of endorheic wetlands, with focus on Mediterranean temporary ponds. *Ecological Indicators* 54: 1-11.
- Verpoorter C, Kutser T, Seekell DA, Tranvik LJ. 2014. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophysical Research Letters* 41: 6396-6402.
- Wantzen KM, Junk WJ, Rothhaupt K-O. 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613: 151-170.
- Webster JR, Benfield EF. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-594.
- Williams DD. 2006. *The Biology of Temporary Waters*. New York: Oxford University Press.
- Wilson JB, Agnew ADQ. 1992. Positive-feedback Switches in Plant Communities. Begon M, Fitter AH editors. *Advances in Ecological Research*: Academic Press, p263-336.
- Young RG, Matthaei CD, Townsend CR. 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 605-625.
- Zedler PH. 2003. Vernal pools and the concept of "isolated wetlands". *Wetlands* 23: 597-607.

PREMIERE PARTIE

SITE D'ETUDE : LES MARES TEMPORAIRES DU MASSIF
FORESTIER DE CHINON (INDRE-ET-LOIRE)

*« On les appelle "marchais" dans l'est et le sud-est de la Touraine
et jusque dans l'Indre où il existe aussi les termes de marans,
marats, molles et viviers. »*

« Les mardelles de Touraine et leurs groupements végétaux »,

Jean-Marie Couderc, 1978

« La végétation des sols tourbeux »

Colloques phytosociologiques, Lille

1. La forêt domaniale de Chinon

1.1. Localisation et occupation du sol

Les études constituant cette thèse se sont déroulées sur le plateau de la forêt de Chinon, en Indre-et-Loire, France ($47^{\circ}12'53.3''N$, $0^{\circ}19'44.53''E$, Figure 6), à 45 km au sud-ouest de Tours environ. La forêt domaniale s'étend sur 5 141,64 ha (Office national des forêts and Jammes, 2003), sur les communes de Cheillé, Saint-Benoît-la-Forêt, Rivarennnes, Chinon et Rigny-Ussé (Thoby, 2005).



Figure 6. Localisation de la forêt domaniale de Chinon (Indre-et-Loire, France) et du site d'étude, représentée en rouge sur les cartes.

La forêt domaniale de Chinon, autrefois nommée « forêt de Teillay », faisait historiquement partie du massif boisé du plateau de Sainte-Maure-de-Touraine. Au XII^e siècle, la forêt a été partagée entre l'archevêque de Tours et le comte d'Anjou mais il faut attendre 1543 pour qu'un premier bornage soit réalisé. Aux XVII^e et XVIII^e siècles, des travaux de « réformation » de la forêt sont mis en place suivi d'une forte exploitation. La forêt devient domaniale après la Révolution française et sa gestion est confiée aux Eaux et Forêts, puis à

l'Office national des forêts (ONF) à partir de 1964. Entre 1953 et 1982, des travaux de reboisement de grande envergure furent entrepris sur les zones de « vides forestiers » (82 ha), sur des surfaces incendiées (113 ha) et sur l'ancien terrain militaire américain (339 ha), occupé entre 1952 et 1962 (Thoby, 2005). En 2003, les peuplements trouvés dans le massif étaient constitués par la futaie de chênes sessiles (*Quercus petraea*, 52 % de surface totale), la futaie de chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra*, 1 %), la futaie de hêtres (*Fagus sylvatica*, 3 %), la futaie de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*, 25 %), la futaie de pins maritimes (*Pinus pinaster*, 17 %) et la futaie de pins laricio (*Pinus nigra* var. *corsicana*, 2 %) (Thoby, 2005). A l'échelle du territoire français, la production nette moyenne de bois est estimée à environ 5,25 m³.ha⁻¹.an⁻¹ et à 6 m³.ha⁻¹.an⁻¹ pour les forêts publiques en région Centre (Institut national de l'information géographique et forestière, 2014).

1.2. Sol, géologie et climat

Le sol du site d'étude est un luvisol dégradé selon la classification de l'Association française pour l'étude du sol (2009) ou un haplic albeluvisol selon la classification de l'IUSS Working Group WRB (2006). Il est de nature acide et hydromorphique et son épaisseur varie de 0,4 à 1 m (Boutin, 1989b, 1996b). Il repose sur des dépôts éoliens du quaternaire (sables et limons d'une épaisseur dépassant rarement les 2 m) et sur des conglomérats siliceux englobés dans une matrice argileuse datant de l'éocène et dont l'épaisseur est comprise entre 3 et 15 m (Alcaydé and Rasplus, 1971b; Alcaydé, 1975b). L'altitude moyenne au sein de la forêt est de 110 m (Thoby, 2005).

La région bénéficie d'un climat tempéré océanique : les températures moyennes entre 1981 et 2010 s'élèvent à 11,8 °C et les précipitations annuelles à 695 mm (Météo-France).

1.3. Intérêts biologiques

Le massif forestier de Chinon comprend des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF de type 2) (Sépant (Hérault E.), 2016), incluant une autre zone classée en ZNIEFF de type 1 « mardelles du Petit Eplain » située à proximité du site d'étude. Le massif forestier comprend des espèces à statut réglementé, par exemple le triton marbré (*Triturus marmoratus*), le crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*), le circaète Jean-le-

Blanc (*Circaetus gallicus*) ou le rossolis intermédiaire (*Drosera intermedia*). Les mares forestières temporaires correspondent notamment à l'habitat 3110 de la classification Natura 2000 « Eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses atlantiques à végétation amphibie » dont les espèces indicatrices (Office national des forêts and Jammes, 2003) sont :

- le scirpe multicaule (*Eleocharis multicaulis* (Sm.) Desv.),
- le millepertuis des marais (*Hypericum elodes* L.),
- le potamot à feuilles de renouée (*Potamogeton polygonifolius* Pourr.),
- la renoncule flammette (*Ranunculus flammula* L.),
- le flûteau fausse-renoncule (*Baldellia ranunculoides* (L.) Parl.),
- l'ecuelle d'eau (*Hydrocotyle vulgaris* L.),
- la pilulaire (*Pilularia globulifera* L.).

En outre, ces espèces sont présentes sur le site d'étude.

2. Les mares forestières de Chinon

2.1. Description historique des mares forestières

Les mares de la forêt de Chinon ont été précisément décrites par Couderc (1980). Il les nomme alors « mardelles », terme vernaculaire utilisé dans la région pour désigner des « *dépressions fermées, inondées ou non, qui parsèment de-ci, de-là les plateaux des régions de la Loire moyenne et qui ne s'apparentent pas, du moins directement, aux dolines qui sont beaucoup plus fréquentes* ». A partir d'observations aériennes, l'auteur constata leur disparition, estimée sur deux périodes : avant 1972 et après 1976. Les analyses polliniques réalisées dans la tourbe des mares et des tourbières locales situèrent leur formation vers 2600 ans BP, entre le Subboréal et la Subatlantique (Holocène) mais leur origine reste incertaine, bien que l'hypothèse d'une formation périglaciaire domine sur celle d'une origine anthropique. Les mardelles étaient décrites comme des cuvettes possédant des berges en pente douce, de 10 à 80 m de longueur et de 4 à 60 m de largeur, d'une profondeur maximale de 3 m, inondées en hiver et présentes sur des zones planes ou de faible pente (3 à 4 %).

Couderc (1980) décrit également les groupements végétaux de ces mardelles, remarquant qu'ils étaient très hétérogènes, même lorsqu'ils étaient proches géographiquement, et que, généralement, une seule espèce, telle que le jonc des chaisiers (*Schoenoplectus lacustris* (L.)), l'agrostide des chiens (*Agrostis canina* (L.)) et le roseau commun (*Phragmites australis* (Cav.)), dominait. Il distingua les groupements aquatiques, composés d'une part des plantes flottantes libres et d'autre part des plantes flottantes non libres, des groupements semi-aquatiques et des groupements de lande humide.

2.2. Projets de restauration des mares forestières

Les phases de plantation intenses dans le massif de Chinon dans la seconde moitié du XX^e siècle ont notamment eu pour conséquences le drainage des parcelles (environ 22 km de fossés sur l'ensemble du massif et des landes alentour) et le comblement de nombreuses zones humides (Couderc, 1979). L'objectif à cette époque était de rendre les sols plus propices à la croissance des essences forestières.

Au vu de l'importance écologique des zones humides de petites tailles pour la biodiversité et pour les processus biogéochimiques (voir l'*INTRODUCTION*), les mares forestières de Chinon ont été l'objet de travaux de restauration. Deux projets de recherche portés par Francis Isselin-Nondedeu (université de Tours) et en collaboration avec la Région Centre-Val de Loire, le programme de Stratégie Nationale pour la Biodiversité, l'ONF Centre-Val de Loire, le parc naturel régional Loire-Anjou-Touraine et l'Irstea de Grenoble ont permis la restauration d'une trentaine de mares forestières dégradées, à partir de 2012. Les objectifs étaient de restaurer l'hydrologie (*i.e.* connectivité et alimentation en eau) et les habitats (Isselin-Nondedeu, 2015). Plusieurs techniques ont été utilisées (Figure 7) :

- coupes d'arbres et arrachage de la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench) pour ouvrir le milieu,
- creusement et curage pour recréer la morphologie de la mare,
- blocage de certains fossés pour limiter l'action du drainage.

Les travaux de restauration ont été pensés sur la base des caractéristiques naturelles des mares ayant été le moins impactées par les activités anthropiques et dont le fonctionnement écologique semblait « naturel ». Ces mares, utilisées comme écosystèmes de référence, sont désignées comme « mares naturelles » (Figure 8).



Figure 7. Travaux de restauration des zones humides de la forêt de Chinon (Indre-et-Loire, France), réalisés en septembre 2014.

L'évaluation de la restauration a, dans un premier temps, été réalisée grâce aux suivis d'amphibiens (points d'écoute nocturne, observation directe et piégeage). Les résultats des suivis montrent que les mares restaurées ont été colonisées par les populations d'amphibiens, qui les utilisent comme lieux de repos, de chasse, de reproduction et de relais pour leurs déplacements à l'échelle du paysage (Isselin-Nondedeu, 2015). Le suivi des espèces d'odonates a également montré que celles-ci utilisaient les mares comme habitats.

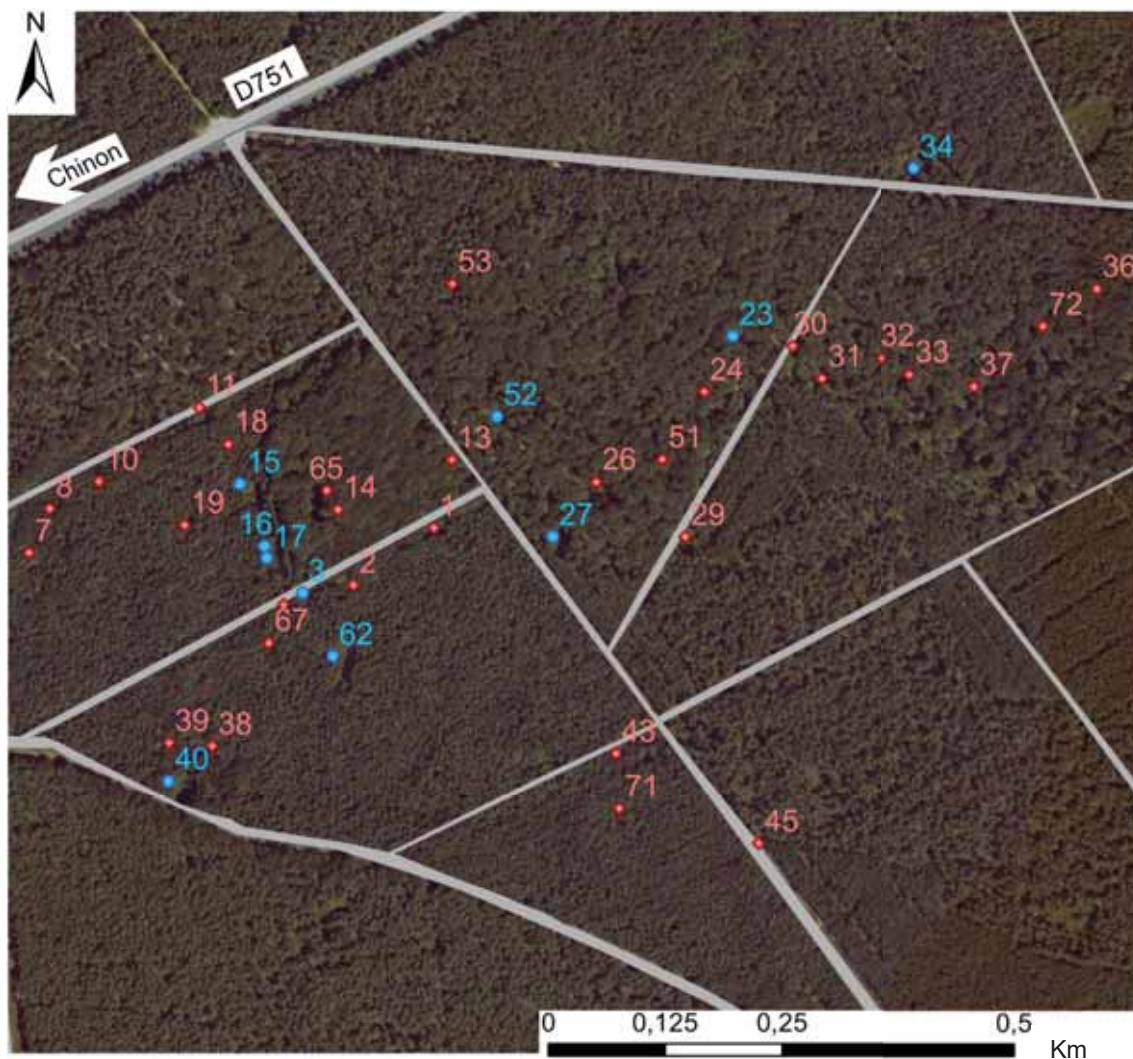


Figure 8. Plan du réseau des mares forestières de Chinon. Les points bleus représentent les mares de référence — dites « naturelles » — et les points rouges, les mares dégradées qui ont été restaurées. Les chemins forestiers et routes apparaissent en gris.

Source des orthophotographies : Institut national de l'information géographique et forestière, BD ORTHO®.

2.3. Caractéristiques des mares naturelles et restaurées

2.3.1. Morphologie et hydrologie

Les mares forestières actuelles du plateau de Chinon semblent de plus petite taille que celles décrites par Couderc (1980). Elles possèdent un diamètre compris entre 8 et 50 m et une profondeur allant de 0,25 à 1,25 m. Elles sont de forme irrégulière circulaire à allongée, avec des berges en pente douce. Les mares sont temporaires, elles se remplissent pendant l'hiver et le printemps et s'assèchent en été (Figure 9). La couche d'argile présente dans le sol forme une strate imperméable sur laquelle une nappe perchée se remplit pendant les épisodes pluvieux, provoquant le remplissage des mares. Même si, sur certaines parties du réseau, de mares on observe un ruissellement de surface, avec une connexion hydrologique entre les mares pendant la période la plus humide de l'année, les précipitations demeurent leur principale alimentation hydrique.



Figure 9. Evolution du niveau d'eau d'une mare naturelle entre avril 2016, où la mare est remplie à plein bord, et juillet 2016, où la mare est à sec, mesurée visuellement dans le massif forestier de Chinon (mare n°15 sur la Figure 8).

Les variations des niveaux d'eau sont similaires entre les mares et ne semblent pas provenir de leur proximité géographique ni de leur statut de restauration, c'est-à-dire mares naturelles *versus* mares restaurées. La Figure 10 montre une variation moyenne des niveaux d'eau au cours des quatre années hydrologiques entre 2013 et 2017. Les niveaux d'eau ont été estimés visuellement, de manière ponctuelle (*i.e.* une fois toutes les deux semaines à une fois par mois) et grâce à une échelle de remplissage relatif. Cette échelle estime la proportion du volume total de la mare occupée par l'eau : 0 % de remplissage correspond à une mare sèche, 100 % à une mare pleine (*i.e.* dont l'eau occupe le volume total). Pour représenter les phases de débordement des mares, une valeur de 120 % a été attribuée. Afin de donner une information synthétique, les valeurs ont été moyennées mensuellement. Dix mares restaurées et six mares naturelles sont représentées, comprenant au moins toutes les mares étudiées dans le cadre de l'expérimentation sur la décomposition de la matière organique dans l'eau (14 mares dans cette expérimentation, voir *PARTIE II.1.*). Les années 2014-2015 et 2016-2017 ont été très sèches (InfoClimat), avec des faibles taux de précipitations en hiver qui ont eu pour conséquence de raccourcir l'hydropériode. Les mares naturelles et restaurées sont à sec pendant 3 et 7 mois (Figure 11) en fonction de l'année considérée. Comme les mesures pour 2015-2016 n'ont été réalisées que sur 7 mois (données manquantes), les durées de sécheresse et d'immersion peuvent être sous-estimées.

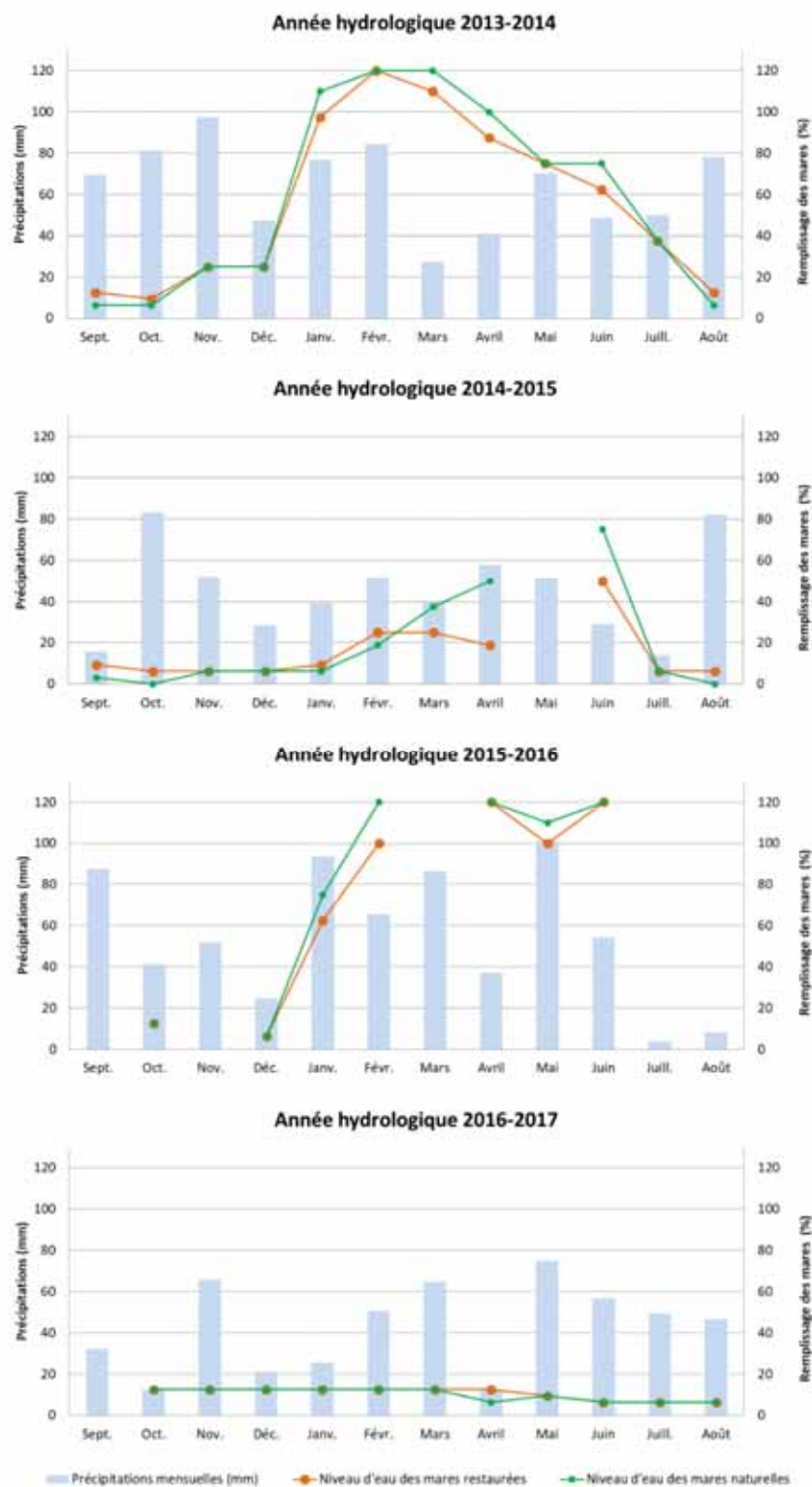


Figure 10. Moyennes mensuelles des niveaux de remplissage des mares naturelles et restaurées, et cumul des précipitations mensuelles par année hydrologique entre 2013 et 2017 (InfoClimat).

Le remplissage des mares est compris entre 0 % (à sec) et 120 % (débordement),
100 % correspondant à un remplissage à plein bord.

L'eau des mares est généralement acide et pauvre en nutriments, avec un pH moyen sur 2013-2014 de $4,8 \pm 0,2$ et une conductivité moyenne de $57 \pm 3,2 \mu\text{S.cm}^{-1}$ sur la même période. Les données physico-chimiques les plus récentes ont été mesurées sur 14 mares à trois dates différentes régulièrement réparties entre juin et juillet 2016, selon le protocole présenté dans la *PARTIE II.1*. Elles montrent des valeurs proches entre les mares (Figure 12), dont les valeurs moyennes sont les suivantes :

- pH : $4,68 \pm 0,30$
- Potentiel d'oxydo-réduction : $270,84 \pm 58,54 \text{ mV}$
- Conductivité : $66,46 \pm 12,68 \mu\text{S.cm}^{-1}$
- Concentration en ammonium : $0,20 \pm 0,07 \text{ mg.L}^{-1}$
- Concentration en carbone organique dissout : $53,68 \pm 12,32 \text{ mg.L}^{-1}$
- Concentration en carbone organique total : $57,10 \pm 13,49 \text{ mg.L}^{-1}$

De plus, certaines mares naturelles peuvent être qualifiées de para-tourbeuses. De la matière organique faiblement dégradée est en effet présente dans le fond des mares, d'une épaisseur de 15 à 30 cm dans certaines mares. Des analyses de sol dans les premiers horizons ont révélé des teneurs en matière organique moyennes de 48 % pour l'horizon 0-5 cm et de 20 % pour l'horizon 5-10 cm. La teneur en carbone organique total moyenne sur l'ensemble 0-10 cm est de 15 % (calculée sans les valeurs extrêmes). Le détail des analyses est présenté dans la *PARTIE II*.

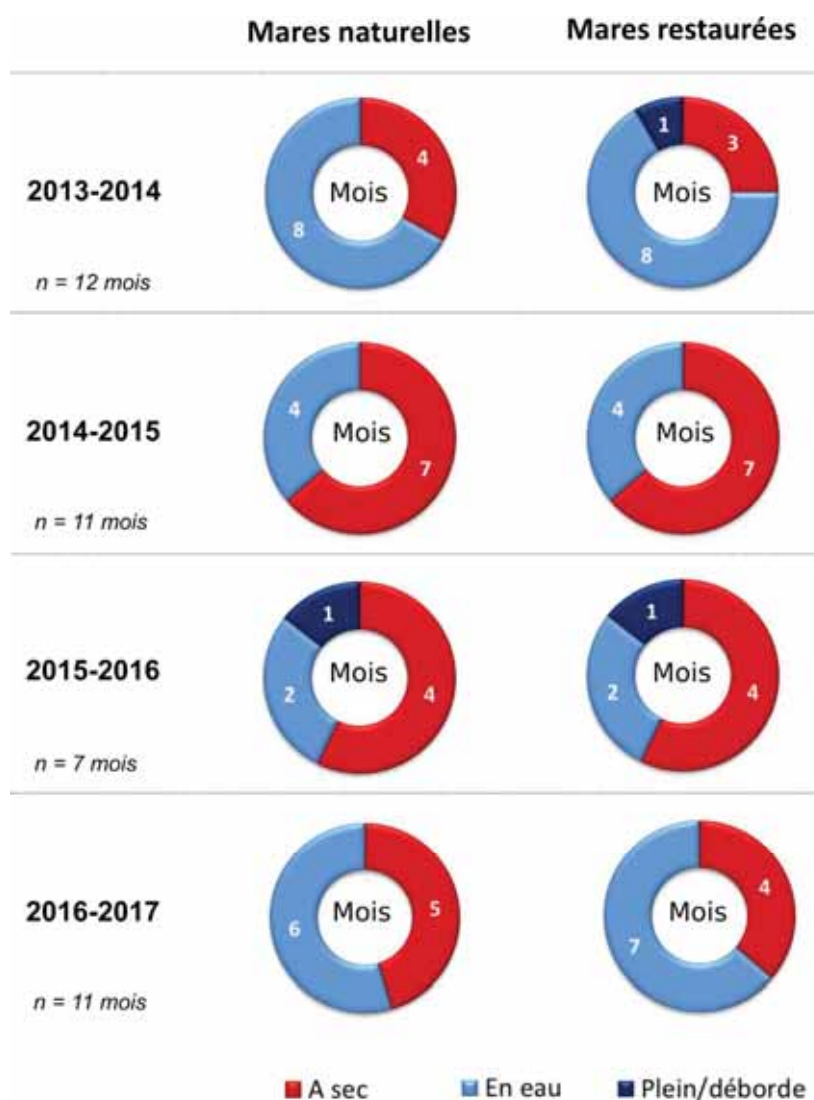
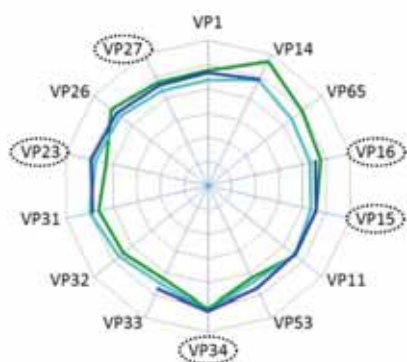


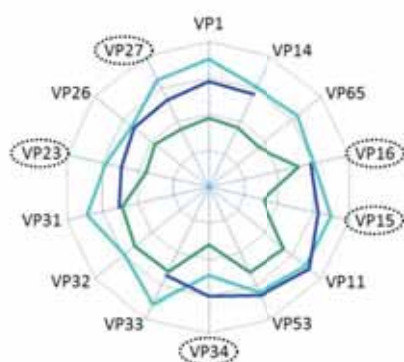
Figure 11. Durées pendant lesquelles les mares sont à sec, en eau et à plein bord ou débordent, exprimées en mois par année hydrologique entre 2013 et 2017. Un remplissage des mares inférieur à 10 % du volume total est noté « à sec » ; un remplissage des mares compris entre 10 et 89 % est noté « en eau » ; et un remplissage des mares supérieur ou égal à 90 % est noté « plein/déborde ».

pH moyen



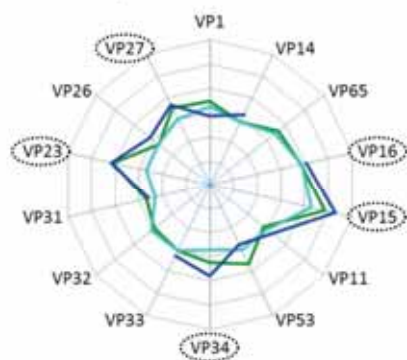
Unité : 1 point de pH

Potentiel d'oxydo-réduction moyen



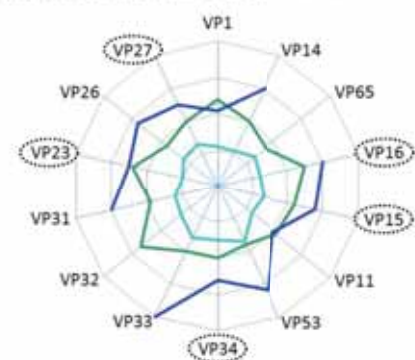
Unité : 100 mV

Conductivité moyenne



Unité : 20 $\mu S \cdot cm^{-1}$

Concentration moyenne en ammonium



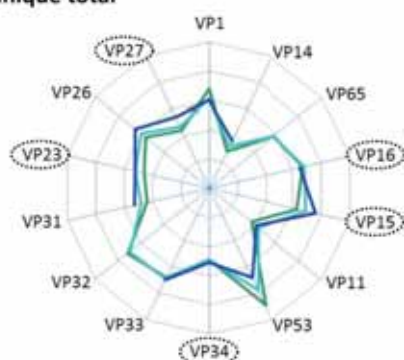
Unité : 0,1 $mg \cdot L^{-1}$

Concentration moyenne en carbone organique dissout



Unité : 20 $mg \cdot L^{-1}$

Concentration moyenne en carbone organique total



Unité : 20 $mg \cdot L^{-1}$

— 22/06/2016 — 07/07/2016 — 21/07/2016

Figure 12. Paramètres physico-chimiques de mares naturelles (encerclées) et restaurées entre juin et juillet 2016 (trois mesures). Le nœud central sur les graphiques correspond à la valeur zéro et chaque graduation à une unité. Par exemple, VP1 désigne la mare forestière 1 (VP pour *vernal pool*).

2.3.2. Une mare, trois zones

Les mares forestières temporaires peuvent être découpées en zones. Les durées et les fréquences des cycles d'immersion et de sécheresse, la végétation et la topographie ne sont en effet pas les mêmes sur toute la mare et peuvent influencer son fonctionnement. Trois zones ont été définies (Figure 13). La zone centrale correspond à la zone la plus longtemps inondée pendant l'année et la plus basse topographiquement. La zone de transition « mare-forêt » se situe à l'interface entre le milieu aquatique et le milieu terrestre, il s'agit de l'écotone de la mare forestière. Elle est rarement inondée pendant l'année mais elle est sujette aux fluctuations de la nappe et le sol est fréquemment gorgé d'eau. La zone terrestre correspond à la partie purement forestière de la mare : elle représente la partie non aquatique du micro-bassin versant de la mare, dénomination qui lui est parfois donnée par la suite. Cette zone occupe généralement une position topographique plus haute que la zone centrale de la mare, même si les différences d'altitude sont très faibles sur le site. Une liste des espèces végétales présentes dans chacune des zones est donnée dans le paragraphe « principales communautés végétales ».

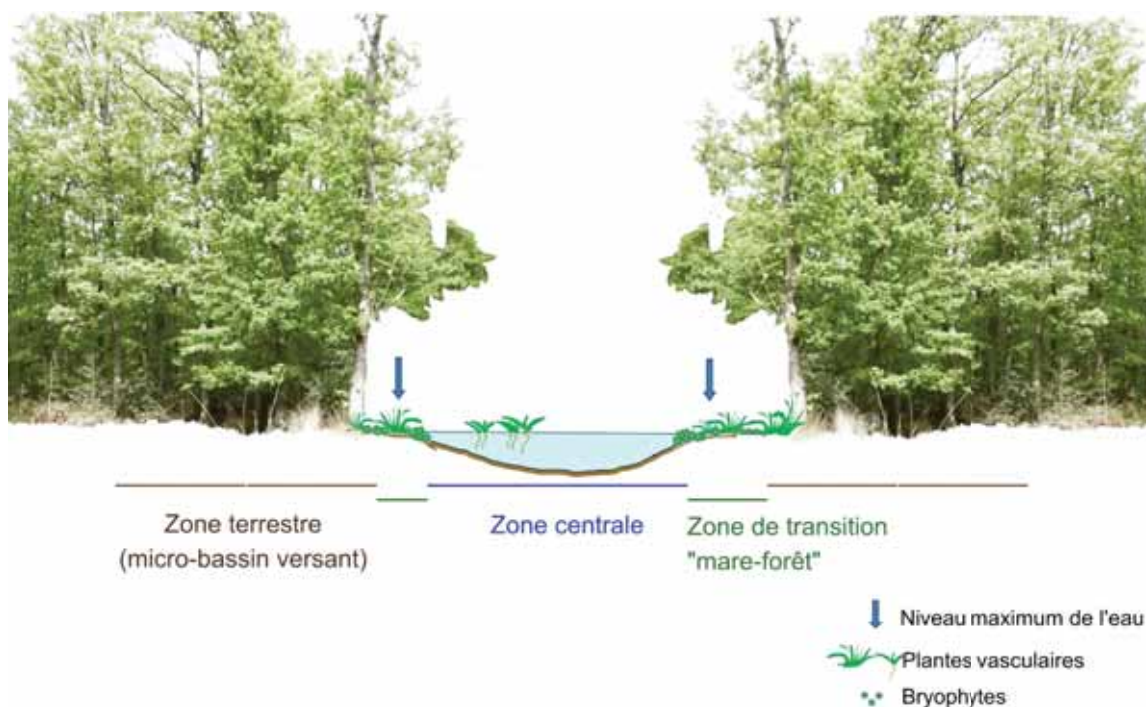


Figure 13. Zonage des mares forestières temporaires de Chinon, réalisée notamment en fonction de la morphologie de la mare, des cycles d'inondation et de sécheresse et des espèces végétales.

2.3.3. Principales communautés végétales

Les habitats se différencient le long d'un gradient hydrologique « zone centrale de la mare-zone terrestre » (Tableau 3). Les espèces végétales situées dans la zone de transition mare-forêt sont adaptées aux fluctuations de la nappe. Par exemple, la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench), qui est très présente autour des mares et dans la zone de transition, possède un fort système racinaire pouvant s'enfoncer à plus de 80 cm dans le sol. Elle est capable d'orienter ses racines en fonction de l'état d'aérobiose du sol : les racines adventices peuvent s'orienter horizontalement par rapport à la surface du sol pour éviter les conditions anaérobiques et réductrices des couches proches (Taylor et al., 2001). C'est également dans cette zone que l'on rencontre les tapis de *Sphagnum palustre* et *Sphagnum* section *subsecunda*, parfois en mélange avec les plantes vasculaires comme les éricacées (*Erica spp.*) ou la molinie bleue (Figure 14). La présence des sphaignes dans la zone de transition et la zone centrale de la mare est plus spécifique aux mares naturelles qu'aux mares restaurées, bien que dans certaines de ces dernières la colonisation progresse rapidement.

Tableau 3. Liste des espèces principales ou dominantes dans les mares forestières temporaires de la forêt de Chinon (France) et dans la zone terrestre proche.

ZONE AQUATIQUE			
Plantes vasculaires	<i>Eleocharis acicularis</i> (L.)	<i>Eleocharis multicaulis</i>	<i>Glyceria fluitans</i> (L.)
	Roem. & Schult.	(Sm.) Desv.	R. Br.
	<i>Isolepis fluitans</i>	<i>Iris pseudacorus</i> (L.)	<i>Juncus</i>
	(L.) R. Br.		<i>conglomeratus</i> (L.)
	<i>Juncus effusus</i> (L.)	<i>Potamogeton</i>	<i>Riccia fluitans</i> (L.)
		<i>polygonifolius</i> Pourr.	
	<i>Typha latifolia</i> (L.)		
Sphaignes	<i>Sphagnum cuspidatum</i>	<i>Sphagnum</i> section	
	Ehrh. ex Hoffm.	<i>Subsecunda</i>	
ZONE DE TRANSITION MARE - FORET			
Plantes vasculaires	<i>Baldelia ranunculoides</i>	<i>Drosera rotundifolia</i> (L.)	<i>Erica tetralix</i> (L.)
	(L.) Parl.		
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i> (L.)	<i>Hypericum elodes</i> (L.)	<i>Molinia caerulea</i> (L.)
			Moench
	<i>Pilularia globulifera</i> L.	<i>Ranunculus fluitans</i> Lam.	
Sphaignes	<i>Sphagnum contortum</i>	<i>Sphagnum inundatum</i>	<i>Sphagnum palustre</i> L.
	Schultz	Russow	
	<i>Sphagnum subsecundum</i>		
	Nees		
Autre bryophyte	<i>Drepanocladus aduncus</i>		
	(Hedw.) Warnst.		
ZONE TERRESTRE			
Plantes vasculaires	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	<i>Erica tetralix</i> (L.)	<i>Erica scoparia</i> (L.)
	<i>Molinia caerulea</i> (L.)	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.)	
	Moench		
Arbres et arbustes	<i>Betula pubescens</i> (Ehrh.)	<i>Frangula alnus</i> (Mill.)	<i>Ilex aquifolium</i> (L.)
	<i>Pinus pinaster</i> Aiton	<i>Pinus sylvestris</i> (L.)	<i>Quercus petraea</i> (Liebl.)
	<i>Quercus robur</i> (L.)	<i>Quercus rubra</i> (L.)	<i>Salix caprea</i> (L.)
	<i>Sorbus torminalis</i> (L.)		



Figure 14. Association molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench) et sphaigne (*Sphagnum* spp.) dans les zones de transition mare-forêt dans le massif forestier de Chinon (10/2013 et 08/2014).

Bibliographie

- Alcaydé, G., 1975. Carte géologique de la France à 1/50000, feuille Chinon (486). Bureau de recherches géologiques et minières, Orléans.
- Alcaydé, G., Rasplus, L., 1971. Carte géologique détaillée de la France (1/50000), feuille Langeais (487). Bureau de recherches géologiques et minières, Orléans.
- Association française pour l'étude du sol, 2009. Référentiel pédologique 2008. Quae.
- Boutin, D., 1989. Carte des sols du département d'Indre-et-Loire (1 /50000) - 1823: Langeais
Institut national de la recherche agronomique (Inra), chambre d'agriculture de l'Indre-et-Loire, France.
- Boutin, D., 1996. Carte des sols du département de l'Indre-et-Loire (1/50000) - 1723: Chinon.
Institut national de la recherche agronomique (Inra), chambre d'agriculture de l'Indre-et-Loire, France.
- Couderc, J.-M., 1979. Observations sur les mardelles de Touraine. *Norois* 101, 29-47.
- Couderc, J.-M., 1980. Les mardelles de Touraine et leurs groupements végétaux. In: Géhu, J.-M. (Ed.), *La végétation des sols tourbeux*, Lille - 1978, Colloques phytosociologiques, VII. Strauß & Cramer GmbH, pp. 35 - 60.
- InfoClimat, Climatologie de l'année 2016 à Tours - Parçay-Meslay.
- Institut national de l'information géographique et forestière, 2014. Le mémento inventaire forestier, édition 2014 : La forêt en chiffres et en cartes. p. 29.
- Isselin-Nondedeu, F., 2015. Restauration des zones humides tourbeuses et para-tourbeuses et des continuités écologiques en forêt de Chinon, Rapport scientifique. p. 56.
- IUSS Working Group WRB, 2006. World reference base for soil resources 2006. FAO, Rome, p. 128.
- Météo-France, Météo et climat, Données climatiques de la station de Tours.
- Office national des forêts, Jammes, D., 2003. Document d'objectifs Natura 2000 "Complexe forestier de Chinon landes du Ruchard".
- Sépant (Hérault E.), 2016. 240031213, Massif forestier de Chinon. INPN, SPN-MNHN Paris, p. 11.
- Taylor, K., Rowland, A.P., Jones, H.E., 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *J. Ecol.* 89, 126-144.

Thoby, M., 2005. Révision d'aménagement forestier, forêt domaniale de Chinon 2003-2022.
Office national des forêts.

DEUXIEME PARTIE

DECOMPOSITION DE LA MATIERE ORGANIQUE DANS LES MARES FORESTIERES TEMPORAIRES

« Des vagues d'odeur se dégagent du trou : d'abord celle, forte, de moisi produite par la décomposition, puis l'odeur pleine, agréable, de champignons frais. A l'arrière-plan, un parfum de terre, plus riche, les enveloppe, la marque d'un sol sain. Ces sensations olfactives me rapprochent au plus près de la « vision » de la communauté microbienne du sol. »

« Un an dans la vie d'une forêt »

David G. Haskell, 2016

Traduit par Thierry Piélat, Ed. Flammarion

1. Influence des variables environnementales et de la restauration sur la décomposition de la matière organique dans les mares forestières temporaires

1.1. Résumé

Les mares forestières temporaires sont des zones humides d'eau douce de petite taille et de faible profondeur, rencontrées sous couvert forestier. Malgré leur grande biodiversité et leur potentiel biochimique, elles sont souvent sévèrement menacées par les activités humaines. Dans notre étude, nous comparâmes le fonctionnement écologique de mares forestières temporaires naturelles et restaurées dans la forêt de Chinon (France) quatre ans après des travaux de restauration. Plus spécifiquement, les objectifs étaient 1) de comparer les taux de décomposition de la matière organique (MO) entre les mares naturelles et restaurées, 2) d'évaluer les variables environnementales qui les différencieraient, et 3) d'identifier les principaux facteurs influençant la décomposition de la MO.

Dans cinq mares naturelles et neuf mares restaurées, des bandes de coton (CS), un proxy utilisé dans les expériences de décomposition de la MO, furent incubées entre 22 et 57 jours dans l'eau des mares. Les mares forestières temporaires furent caractérisées par le biais de paramètres relatifs à l'eau, à la végétation et au sol. Les taux de décomposition de la MO, estimés par l'activité cellulolytique mesurée avec les CS, ne furent pas différents entre les mares naturelles et restaurées, même si les mares naturelles possédaient, entre autres facteurs, des taux de carbone organique total (COT) dans le sol et un couvert en sphaignes plus importants que ceux des mares restaurées. Pour les deux catégories de mares, les taux de décomposition étaient plus rapides lorsque l'ouverture de la canopée et le couvert en plantes vasculaires étaient plus grands, suggérant une photodégradation directe des CS ou une augmentation de la croissance des micro-organismes induite par la lumière. Quelques variables du sol, incluant le COT, et le couvert en sphaignes ralentissaient les taux de décomposition, mettant notamment en avant le potentiel des sphaignes à modifier leur environnement et à réduire la décomposition de la MO.

Nous suggérons que les études futures augmentent le nombre de réplicats de CS et qu'elles couplent les mesures de CS avec d'autres indices, basés sur le *biota* par exemple, pour évaluer le fonctionnement global de ces zones humides temporaires.

Mots-clefs : Mares forestières saisonnière, mares temporaires, dégradation de la matière organique, *cotton strips*, cycle du carbone, restauration écologique.

Organic matter decomposition in natural and restored vernal pools with a cotton strip assay

Pauline Hervé

En collaboration avec:

- Séraphine Grellier, *UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours*
- Scott D. Tiegs, *Department of Biological Sciences, Oakland University, 365 Dodge Hall Oakland University Rochester Michigan, 48309-4401 – U.S.A.*
- Karl Matthias Wantzen, *UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours et Unesco Chair River Culture – Fleuves et Patrimoine*
- Francis Isselin-Nondedeu, *UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours et UMR CNRS 7263-IRD 237 IMBE université d'Avignon et des pays de Vaucluse, Avignon Cedex 09*

Article en préparation pour Basic and Applied Ecology.

1.2. Abstract

Vernal pools are small, shallow and freshwater wetlands, found in forests. In spite of their great importance due to their biodiversity and biochemical potential, they are often severely threatened by human activities. In our study, we compared the ecological functioning of natural and restored vernal pools in the forest of Chinon (France) four years after a restoration project. Specifically, the aims were i) to compare organic matter (OM) decomposition rates between natural and restored pools, ii) to assess the environmental variables that would differentiate them, and iii) to identify the main drivers of OM decomposition. In five natural and nine restored vernal pools, cotton strips (CS), a proxy used in OM decomposition experiments, were incubated between 22 and 57 days in the pool water. Vernal pools were characterised in terms of water, vegetation and soil. The OM decomposition rates, approximated by the cellulolytic activity measured with the CS, were not different between natural and restored pools even that the natural pools had, among other factors, a greater soil total organic carbon (TOC) content and *Sphagnum* mosses cover than restored ones. For both type of pools, decomposition rates were faster when the canopy openness and the vascular plant cover were higher, suggesting a direct photodegradation of the CS or an enhancement of microbial growth induced by the light. Some soil variables, including TOC, and *Sphagnum* mosses cover slowed down the decomposition rates, notably highlighting the potential of *Sphagnum* mosses to modify their environment and to reduce OM decomposition. We suggest that future studies increase the number of CS replicates and to couple the CS assay with other indices, based on biota for example, to assess the overall functioning of these temporary wetlands.

Key-words: seasonal forested pools, temporary ponds, organic matter breakdown, cotton strips, carbon cycle, ecological restoration.

Abbreviations

CS: cotton strips

OM: organic-matter

TN: total nitrogen

TOC: total organic carbon

%TSL: percentage of tensile strength loss

%TSLd: percentage of tensile strength loss per day

1.3. Introduction

Vernal pools are small, temporary freshwater wetlands, often found in forests. In the temperate and boreal climates of Europe and North America, their hydroperiods generally vary from three to eleven months, even more than one year in some cases (Colburn, 2004). However, their wet-and-dry cycle is subject to multi-annual patterns (Wantzen et al., 2008) so that prolonged droughts and floods may occur. Their hydrology is very diverse; vernal pools may become filled, in different proportions, by snowmelt, groundwater, direct precipitation, surface runoff, endorheic streamflow or floodwater from temporary connectivity to close surface-water bodies (Colburn, 2004). Vernal pools are known for high biodiversity at local and landscape scales, adding aquatic habitats to the upland matrix, and providing feeding, breeding and resting places for many species (Calhoun et al., 2017). Holgersson and Raymond (2016) highlighted the biogeochemical activity by quantifying the CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds and estimated that, while such ponds represented only 8.6% of the surface area of ponds and lakes in the studied area (*i.e.* 18 885 km² in North America, Europe and Japan), they contributed 15.1% of CO₂ and 40.6% of diffuse CH₄ emissions. Very few studies have focused on ecological functioning in small ponds, especially organic matter (OM) decomposition. Capps et al. (2014) showed that flooding increased above-ground decomposition rates in vernal pools, supporting similar studies on other types of freshwater wetlands (Neckles and Neill, 1994; Kelley and Jack, 2002; Battle and Golladay, 2007). In aquatic systems, OM breakdown and decomposition are enhanced by warm temperatures, nutrient and oxygen availability in water, and high nutrient, low lignin and tannin contents in plants. These processes are also influenced by pH, decomposer populations including invertebrates and microorganism (Webster and Benfield, 1986; Graça et al., 2015), and water current and wave action, which tend to accelerate leaf mass losses (Pabst et al., 2008), but this latter factor can be neglected for decomposition studies of vernal pools due to their size and wind-protected position in forests.

In spite of their importance for biodiversity and biogeochemical processes, vernal pools are threatened ecosystems and not often considered in regulations because of their small size. They are vulnerable to land use changes, like drainage to improve forest plantations, urbanization or agriculture, and to climate change, all of which lead to modifications of their hydrology (Calhoun et al., 2017). With the increase of natural area disturbances, the protection and restoration of these ecosystems is rising. Ecological restoration is defined as “the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged, or destroyed” (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, 2004).

A successfully restored ecosystem tends to be self-organized and self-sustaining (Clewett and Aronson, 2013). OM decomposition has been used to compare the functioning of natural ecosystems to disturbed or restored ones and has linked decomposition processes to environmental variables. A few studies have been realised on freshwater wetlands (Neher et al., 2003; Fennessy et al., 2008) but none on vernal pools, to our knowledge.

The major objective of our study was to identify potential differences in functioning between natural and restored vernal pools and to identify proximate causes for these differences. This study was carried out in the forest of Chinon (France), where some natural and newly-restored (*i.e.* four years ago) vernal pools are scattered within the forest. The specific objectives of this study were (1) to assess the above-ground OM decomposition rates in natural vernal pools and to compare them with the rates in restored vernal pools, and (2) to identify the environmental variables which would best predict the OM decomposition rates. We asked the following questions:

- Were the decomposition rates different between natural and restored pools?
- What environmental variables would differentiate natural and restored vernal pools?
- Which environmental variables would better predict the variation in the decomposition rates?

We formulated the working hypothesis that, four years after the restoration, the OM decomposition rates would be slower in the natural vernal pools. *Sphagnum spp.* and vascular plant covers would be greater in natural pools, and some soil characteristics could be different between the two types of pools. *Sphagnum spp.* and vascular plant covers would also be the main drivers of OM decomposition rates.

1.4. Methods

1.4.1. Study area

The study was carried out in the growing season of 2016, in the Chinon forest, in France (47°12'53.3"N, 0°19'44.5"E). This area has a temperate oceanic climate, with mean annual temperature of 11.8°C and mean annual precipitations of 695 mm (1981-2010) (Météo-France). Temperature and precipitation data from a meteorological station situated at 50 km North-East from the forest were recorded (InfoClimat) (Annexe). Principal soils in the study site (forest) are haplic albeluvisols (according to WRB 2006 classification from (IUSS Working Group WRB, 2006)), acidic and hydromorphic (Boutin, 1989a, 1996a). Their thickness varies from 0.4 to 1 m (in any case lower than 3m) and are mainly formed by Quaternary aeolian deposits (sands and loam) at the top, then Eocene clays with siliceous conglomerates (Alcaydé and Rasplus, 1971a; Alcaydé, 1975a).

The state-owned part of the forest spreads over 5141 ha (Office National des Forêts and Jammes, 2003) and is currently managed for forestry. The tree composition varies from mixed deciduous species, mainly *Quercus petraea* Liebl. (1784), *Quercus robur* L. (1753), *Quercus rubra* L. (1753), *Pinus sylvestris* L. (1753), *Pinus pinaster* Aiton (1789) and *Sorbus torminalis* (L.) Crantz (1763) around the studied vernal pools. Some permanent and temporary pools, *i.e.* vernal pools on which we focused, are scattered within the forest. Vernal pools on the study site are generally dry for 2 to 6 months in summer/autumn and are filled by precipitations during winter and spring. The water is nutrient-poor (water conductivity ranged from 45 to 110 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ in spring/summer 2016) and acidic, with pH ranging from 4 to 5.5.

1.4.2. Restoration of vernal pools in the Chinon forest

Before the 70's, many wetlands, including vernal pools, were present in the forest of the study site. They were severely degraded and destroyed by the industrialization of forest plantations during the 70's and 80's. We prospected the study site in 2011 and 2012 and identified degraded pools, mostly filled, drained and planted, as well as undisturbed or lightly disturbed pools, here called "natural vernal pools". In September 2012, a restoration project started in this study site by restoring 32 pools. The restoration works consisted of digging, cutting trees, scraping of purple-moor grass (*Molinia caerulea* (L.) Moench) and blocking drain

ditches when necessary. Depending on the topography, the size of the degraded pools and their environment, pools of different sizes and depths (mean, 200 m² to 1000 m², and 80 cm to 2 m deep) were restored (Figure 15). Pool depth was also function of the depth of the soil impermeable clay layer. Since one of the objective was to restore nutrient-poor and acidic vernal pool waters, this layer was not dug.

Some soil analyses were completed in 2016, four years after the restoration, in the pool centre for both natural and restored pools. Granulometric analyses showed that mean clay contents were 37% but some pools achieved 70%, mean sand contents were 30 to 45% and mean silt contents were 17 to 35%. Organic matter and total organic carbon contents were higher in natural pools (respectively 30 to 50% and 15 to 25%) than in restored pools (respectively 5 to 15% and 3 to 8%). Total nitrogen and available phosphorus contents were low (respectively < 1.5% and comprised between 0.01%-0.001%). pH had low values, 5 in average (more details in Annexe 2).

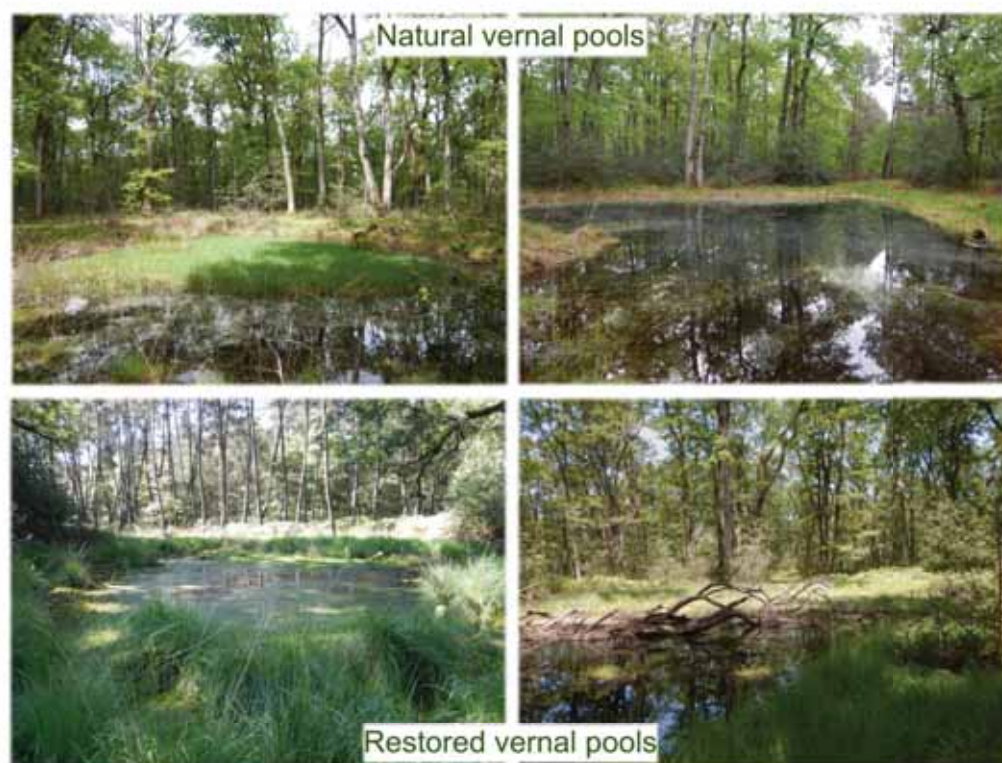


Figure 15. Natural and restored vernal pools in the Chinon forest (France), in May and July 2016.

1.4.3. Experimental design

As we wished to observe OM decomposition in flooded conditions and study the effect of restoration, the pool selection was based on hydroperiod and morphology: pools usually dried up at the same time and have a similar depth (mean maximal depth was 61 cm). Moreover, we choose pools with and without *Sphagnum spp.*, and under different forest stands (*Pinus spp.* and *Quercus spp.*). On the fifty pools present in the forest, fourteen met the conditions and were chosen for the study: five natural and nine restored vernal pools.

Cotton strips as proxies for organic matter decomposition

OM decomposition was measured using a cotton strip (CS) assay and following the protocol explained in Tiegs et al. (2013). Composed of 95% cellulose, CS are considered as an OM proxy in decomposition experiments. They do not represent the decomposition rate of the locally available OM, but they deliver reproducible results when comparing different treatments. Originally used in soils studies (Trettin et al., 1996b; Mendelssohn et al., 1999), this method is increasingly used in stream ecology (Tiegs et al., 2007; Tiegs et al., 2013) and more recently in wetlands to assess above-ground decomposition rates (Tiegs et al., 2007; Vizza et al., 2017). As no incubation time for CS had yet been defined for vernal pools, we used three exposure times to calibrate the measurements: at Time1, CS were incubated between 22 and 24 days (the CS were not installed the same day for all pools), at Time2, they were incubated between 39 and 42 days, and at Time3 they were incubated between 51 and 57 days. The longest period of incubation was determined by the level of the water table of the pool: when the water depth was lower than 5 cm, the experiment was stopped.

For each incubation time in each vernal pool, four CS replicates were installed at a position a few centimetres above the soil surface, at the deepest part of the pool centre (Figure 16). At the end of each incubation time, the CS were removed, immediately hand-washed with 70% ethanol and enfolded in aluminium envelopes. In the lab, they were dried at 40 °C for at least 30 h and placed in a desiccator before measuring the tensile strength remaining with a tensiometer (Mark-10 brand, Model #MG100, Copiague, NY, USA) (Tiegs et al., 2013). Some CS were also used as “reference strips”, i.e. directly washed with ethanol and dried without incubation in a pool. Then, we calculated the percentage of tensile strength loss (%TSL, Equation 1) and the percentage of tensile strength loss per day (%TSLd), dividing the %TSL by the incubation time expressed in days. These coefficients represented the decomposition rate of the cotton strips.

$$\text{Équation 1 } \% \text{ TSL} = \left[\left(\frac{\text{Tensile Strength}_{\text{referencestrips}} - \text{Tensile Strength}_{\text{treatmentstrips}}}{\text{Tensile Strength}_{\text{referencestrips}}} \right) \times 100 \right]$$

Tensile Strength_{reference strips} was the mean tensile strength of twenty reference strips and Tensile Strength_{treatment strips} the remaining tensile strength in CS after incubation.



Figure 16. Cotton strips were installed in vernal pools and maintained few centimeters above the soil surface (picture on the right). Mini-Diver probes were used to measured water levels and temperature in each pool (picture on the left).

Calibration procedure for CS decomposition

Sometimes, the CS had a negative %TSL, meaning that the strips gained tensile strength in comparison with the non-incubated strips (*i.e.* the reference strips), which was due to measurement errors with the tensiometer. Indeed, when the strips are not sufficiently decomposed, they slip away from the tensiometer grid. Those "non-real" values were replaced with NA values. At each time and for each pool, the number of NA values was counted to check if this phenomenon was linked to the incubation times. For the statistical analysis, we selected the pools with at least two TSL values per removal time (*i.e.* two NA values at the most).

Environmental variables

We aimed to assess which environmental variables could influence the decomposition rates, expressed as %TSL or %TSLd, and which ones would be different between the natural and restored pools. Variables linked to vegetation, water and soil were chosen for the analyses (Tableau 4), based on literature.

Tableau 4. List of the environmental variables measured to characterise the vernal pools and explain the organic matter decomposition rates, with the variable abbreviations used in the figures, the units and the methods. Methods include field (Fld) or laboratory (Lab) technics and measure frequency, probes and data computation.

WATER VARIABLES	METHODS
Electrical conductivity, $\mu\text{S.cm}^{-1}$ (<i>WATER_conductivity</i>)	<u>Fld</u> : measured three times during the experiment, in the water column, close to the CS <u>Probes</u> : HQ40d Portable Meters, Intellical™ CDC40105 Field (Hach) <u>Calculation</u> of the mean values throughout the experiment
Concentration of dissolved organic carbon, mg.L^{-1} (<i>WATER_DOC</i>)	<u>Fld</u> : measured three times during the experiment, in the water column, close to the CS <u>Lab</u> : measured after filtration ($0.45\mu\text{m}$) by oxidation of the organic carbon into carbon dioxide (NF EN 1484) ¹ <u>Calculation</u> of the mean values throughout the experiment
Water levels in the pool, cm (<i>WATER_levels</i>)	<u>Fld</u> : continuous measures at one hour-steps, probes close to the CS <u>Probes</u> : Mini-Divers DI501, Baro-Diver DI500 (vanEssen Instruments) <u>Calculation</u> of the mean values throughout the experiment
pH (<i>WATER_pH</i>)	<u>Fld</u> : measured three times during the experiment, in the water column, close to the CS <u>Probes</u> : HQ40d Portable Meters, Intellical™ PHC10105 Field (Hach) <u>Calculation</u> of the mean values throughout the experiment
RedOx potential, mV (<i>WATER_ORP</i>)	<u>Fld</u> : measured three times during the experiment, in the water column, close to the CS <u>Probes</u> : HQ40d Portable Meters, Intellical™ MTC10105 Field (Hach) <u>Calculation</u> of the mean values throughout the experiment
Sum of minimum daily temperatures, °C (<i>WATER_Tmin</i>)	<u>Fld</u> : continuous measures, 1hour-steps, probes close to the CS

Sum of daily maximum temperatures, °C (<i>WATER_Tmax</i>)	<u>Probes</u> : Mini-Divers DI501, Baro-Diver DI500 (vanEssen Instruments) <u>Calculation</u> of the sum of the daily minimum temperature throughout the experiment
Sum of daily mean temperatures, °C (<i>WATER_Tmean</i>)	
VEGETATION VARIABLES	METHODS
Tree canopy openness above the pools, % (<i>VEG_canopy</i>)	<u>Fld</u> : measured of the light intensity at the pool surface in comparison with fully open area ; two transect across the pools , one measure each 2 to 4 m, depending the pool size ; realised under homogenous cloud cover (21/07/2016) <u>Probe</u> : HOBO Pendant® Temperature/Light 64K Data Logger, Part # UA-002-64 (Onset) <u>Calculation</u> of the percentage of light reaching the pool
Cover of <i>Sphagnum</i> mosses, % (<i>VEG_sph</i>)	<u>Fld</u> : visual estimation of the <i>Sphagnum</i> mosses cover in the pool centre and the “vernal pool-forest” transition zone (18/08/2016) <u>Calculation</u> : % <i>Sphagnum</i> sp. + % free water = 100%
Cover of vascular plants, % (<i>VEG_vasc</i>)	<u>Fld</u> : Visual estimation of the vascular plant cover in the pool centre and transition zone (18/07/2016) <u>Calculation</u> : % plant cover + % free water = 100%
Cover of <i>Quercus</i> sp., % (<i>VEG_Quercus.sp</i>)	<u>Fld</u> : visual estimation of the tree cover, per species and from the ground, in the pool micro-watershed (0-10 m) (18/07/2016) <u>Calculation</u> : % <i>Quercus</i> sp. + % <i>Pinus</i> sp. + %other tree sp. = 100%
SOIL VARIABLES	METHODS
Concentration in total organic carbon, % in the layers 0-5 cm (<i>SOIL_TOC1</i>) and 5-10 cm (<i>SOIL_TOC2</i>)	<u>Fld</u> : triplicate samples, in the deepest part of the pool, close to the CS (23/11/2016) <u>Lab</u> : acidification with phosphoric acid, combustion 900 °C, elementary analyser, NF EN 13137 (X30-404) ¹
Concentration in total nitrogen, %, in the layers 0-5 cm (<i>SOIL_Ntot1</i>) and 5-0 cm (<i>SOIL_Ntot1</i>)	<u>Fld</u> : triplicate samples, in the deepest part of the pool, close to the CS (23/11/2016) <u>Lab</u> : combustion 900 °C, elementary analyser, NF ISO 13878 (X31-418) ¹

pH in the layers 0-5 cm (SOIL_pH1) and 5-10 cm (SOIL_pH2)	<u>Fld</u> : triplicate samples, in the deepest part of the pool, close to the CS (23/11/2016) <u>Lab</u> : according to the standard NF U44-172 ¹
Proportion of organic matter, %, in the layers 0-5 cm (SOIL_OM1) and 5-10 cm (SOIL_OM2)	<u>Fld</u> : triplicate samples, in the deepest part of the pool, close to the CS (23/11/2016) <u>Lab</u> : analyses on the overall cores (0-5 cm) <u>Calculation</u> in percentage: 100 - % of mineral matter dried at 450°C (NF EN ISO 13039 (U44-304)) ¹

¹: Standards available on the AFNOR website: www.boutique.afnor.org/standards-books-information-products

The canopy openness was estimated by measuring the light intensity (in lux) received at the pool surface in comparison with an only fully open area close to the forest, *i.e.* where the light intensity received by a light captor was not intercepted by any barrier such as tree leaves or buildings, and expressed as a percentage. Higher percentages of light received at the pool surface indicated lower canopy cover.

We also estimated the tree relative cover in a restricted zone of the pool watershed. This zone was defined as a belt of 10 m around the pool, from the annual maximum water level of the pool (0 m) to 10 m in the direction of the surrounding forest. The width of the restricted zone was determined by looking at the trees of which the canopy overhung the pool or the pool banks (until 2.5 m from the bank, Figure 17). Then, we measured the mean distance between those tree trunks and the pool bank: the mean value was 10 m. The percentages of relative cover of *Quercus spp.*, *Pinus spp.* and other species were estimated in the restricted zone and we kept only the percentage of *Quercus spp.* cover for the analyses, knowing that the percentage of the "other species" (*Pinus spp.* excluded) was between 0 and 23%. The percentage of tree cover was used because it reflects the type and quality of the fresh OM potentially falling down in the pool and consequently, influenced the OM dynamic.

Otherwise, soil analyses were conducted on the upper layers of the pools centre, 0-5 cm and 5-10 cm deep.

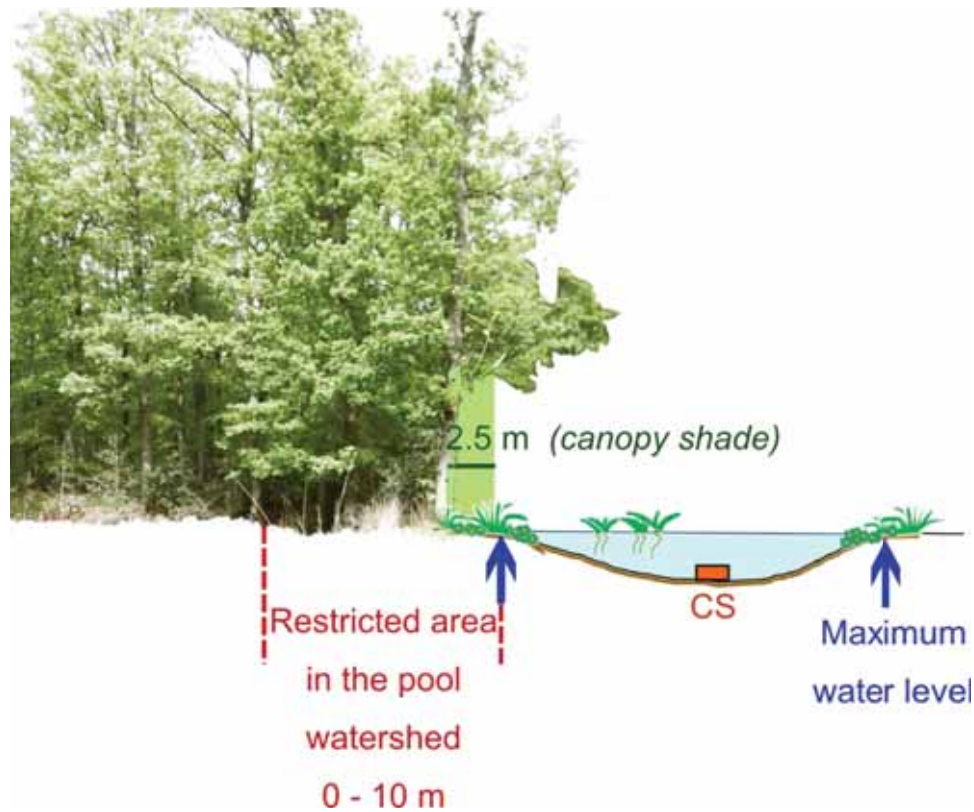


Figure 17. Position of the restricted zone (width 10 m) in the pool watershed, in which the tree relative cover was estimated. To define the restricted zone width, the distance between the pool bank and the trees, of which the canopy overhang the pool surface or was at 2.5 m from the bank, was averaged. The cotton strips position is shown with the letters CS.

1.5. Statistical analyses

1.5.1. Calibration procedure for CS decomposition

As no CS incubation time was defined for vernal pools, we used three different incubation times (see the paragraph “Calibration measures for CS decomposition”). The most reliable time was that with the lowest number of NA values. We first counted the number of NA values found at each time and for each pool. Then, we used a generalized linear model (Poisson family) followed by a multi-comparison post-hoc test using a Tukey test (multcomp package for R) to assess if the number of NA values were different among incubation times. Then, the incubation times with the fewest NA values were chosen for the next analysis.

1.5.2. OM decomposition rates in natural and restored pools

To assess the difference in term of %TSLd between restored and natural pools, a mixed effect model was used with the pool identity as random effect because the CS replicates were nested into the pools (lme4 package for R). The assumptions were graphically checked (QQplot).

1.5.3. OM decomposition, restoration status and environmental variables

To explain which environmental variables would be different between natural and restored pools, and which ones would better explain the variability of %TSLd, we first calculated Pearson's r coefficients on the environmental variable values (Tableau 4) after these values were centred around the mean (*i.e.* subtracting the variable means to each individual value) and scaled to their standard deviation (*i.e.* dividing each centred individual value by the mean standard deviation), using the function "rcorr" from Hmisc package, the function "cor" from corrrplot package and the function "scale" in R software. Among the variables significantly correlated with each other ($\alpha = 0.05$), we considered those with a strong correlation ($|r| \geq 0.7$) (Dormann et al., 2013). From this list, ten variables were chosen so that they were not correlated with each other.

Then, Wilcoxon rank sum tests were performed on the chosen variables to assess the differences between natural and restored vernal pools. A global mixed linear model was realised on the basis of the centred and scaled data, with the %TSLd as response variable, all chosen variables as fixed factors and the pool identity as random factor in a nested design. The linear model assumptions were checked graphically and with a Shapiro test for normal data distribution. All of the model combinations were performed and the best models were selected on the basis of the AIC values using the function "dredge" from the R package MuMIn. The selected models had a delta AIC inferior to 2.

The statistical analyses were performed with R software version 3.3.1 (Rstudio version 0.99.903), and the figures with ggplot2 package for R, Microsoft Office Excel 2013 and Inkscape version 0.92.

1.6. Results

1.6.1. Calibration procedure for CS decomposition

At Time1 (22 to 25 days of incubation) and Time2 (39 to 42 days), respectively 39% and 38% of the TSL values were negative, and at Time3 (51 to 57 days), only 13% were negative. The generalized linear model analysis confirmed that the percentage of NA values were significantly lower at Time3 than at Time1 and Time2 (p -values < 0.05 , Figure 18). For the analyses, we selected the pools with two NA values at the most (Figure 19). Only one pool (VP31) never met this condition and was excluded from the data set. To have the most reliable results, the %TSL, after incubation, should be close to 50% (Hill et al., 1988; Slocum et al., 2009). The pools were closer to this value at Time3 (Figure 19, the dotted line shows the 50% TSL), therefore, we decided to analyse only the % TSLd measured at Time3.

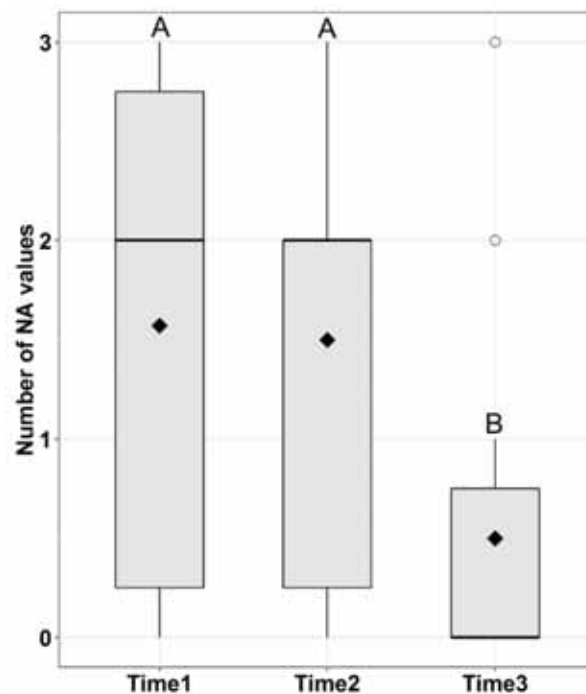


Figure 18. Boxplot of NA values in the tensile strength loss of the cotton strips over time, all hydrological and vegetation treatments included: Time1 was between 22 and 24 days of incubation, Time2 between 39 and 42 days, and Time3 between 51 and 57 days. Lozenges indicate mean values, bold horizontal lines indicate median values and vertical bars, called whiskers, extend from the 1st or 3rd quartile to $1.5 * IQR$ (Interquartile range). Points beyond the whiskers are individually represented by a circle and called outlying points in R software.

Capital letters indicate significant differences between the incubation times.

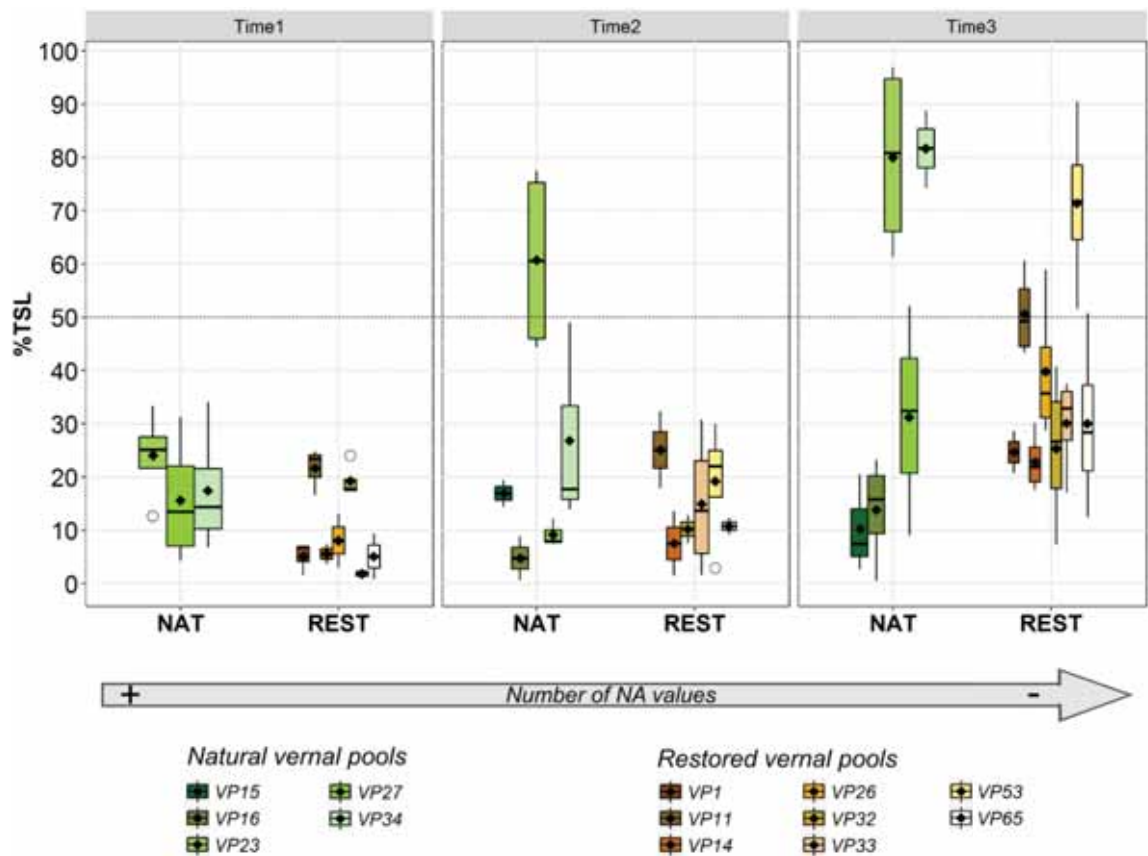


Figure 19. Percentage of Tensile Strength Loss (%TSL) of the cotton strips incubated in natural (NAT) and restored (REST) vernal pools over time. Only the vernal pools with at the most two NA values for the %TSL were included. Incubation times of the cotton strips were Time1, between 22 and 24 days; Time2, between 39 and 42 days, and Time3, between 51 and 57 days. The dotted line represents 50% TSL, the value with the lowest measurement errors according to Hill et al. (1988) and Slocum et al. (2009). Boxplots: lozenges indicate mean values, bold horizontal lines indicate median values and vertical bars, called whiskers, extend from the 1st or 3rd quartile to 1.5 * IQR (Interquartile range). Points beyond the whiskers are individually represented by a circle and called outlying points in R software.

1.6.2. Organic matter decomposition rates and influence of environmental variables

Correlations between environmental variables

Several variables were correlated to each other (Figure 20, Tableau 5). To assess the differences between natural and restored pools, and the variables explaining the variability of

the % TSLd, we chose parameters which were either uncorrelated or weakly correlated (*i.e.* significant correlation with a p -value < 0.05 and Pearson's r coefficient $< |0.7|$). Among the water variables we chose the water levels, pH, RedOx potential and dissolved organic carbon; among the vegetation variables, we chose the tree canopy openness and the cover of *Quercus sp.*; among the soil variables, we choose the total organic carbon of the layer 0-5 cm, the pH of the layers 0-5 cm and 5-10 cm, and the total nitrogen of the layer 5-10 cm.

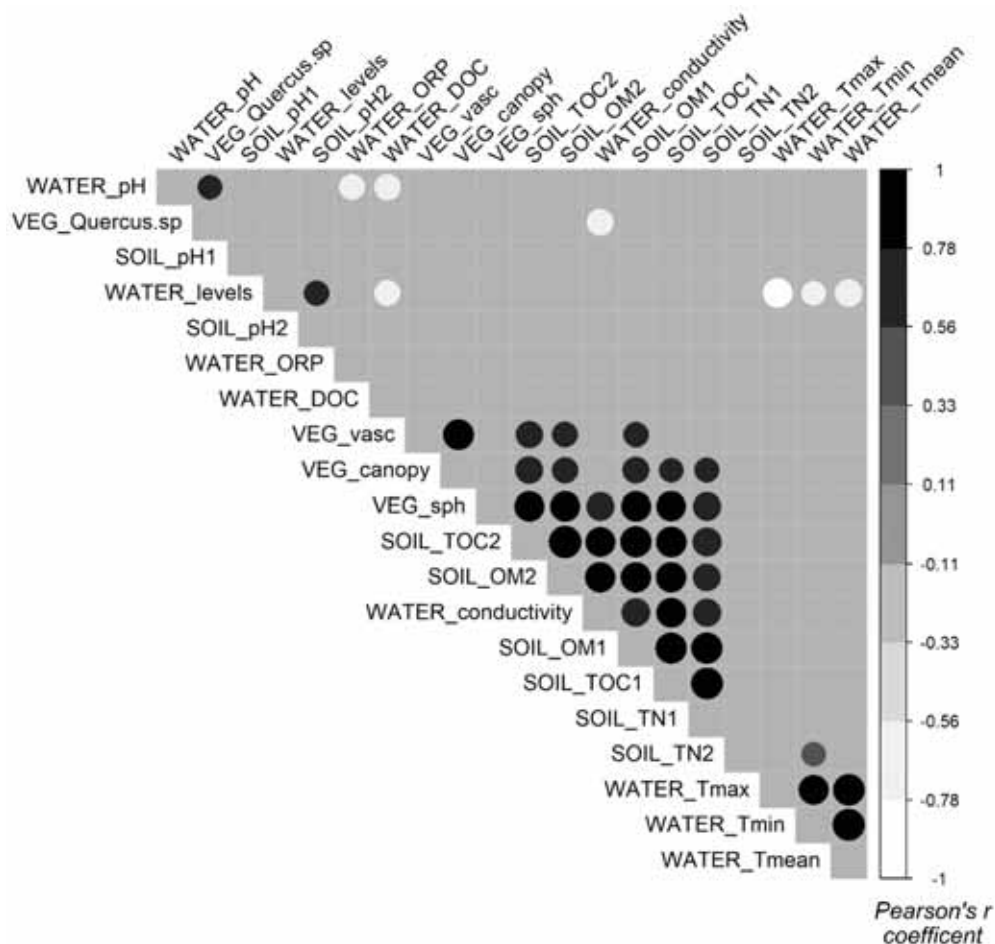


Figure 20. Correlogram of the environmental variables measured in 2016.

Significant correlations are shown with a filled circle ($\alpha = 0.05$). The size of the circles and the colour intensity are proportional to the r coefficients: high coefficient are bigger than the low coefficients (absolute values); positive correlations are drawn in black whereas the negative correlations are in grey.

Tableau 5. Significantly correlated environmental variables, with their abbreviations, according to Pearson's r coefficients ($\alpha = 0.05$), calculated on centred (around the mean) and scaled (to the standard deviation) values of the variables. Variable were randomly selected among the correlated variables for future analysis.

CORRELATED VARIABLES (abbreviations)	PEARSON'S R COEFFICIENT	CHOSEN VARIABLES (abbreviations)
Water temperatures (<i>WATER_Tmin</i> , <i>WATER_Tmax</i> , <i>WATER_Tmean</i>)	+ 0.83 to + 0.97	none
Water temperatures Water levels (<i>WATER_Tmin</i> , <i>WATER_Tmax</i> , <i>WATER_Tmean</i> , <i>Water_levels</i>)	- 0.7 to - 0.8	Water levels (<i>Water_levels</i>)
Soil organic matter (both layers) (<i>SOIL_OM1</i> , <i>SOIL_OM2</i>)	+ 0.87	Soil organic matter layer 0-5 cm (<i>SOIL_OM1</i>)
Soil total organic carbon (both layers) (<i>SOIL_TOC1</i> , <i>SOIL_TOC2</i>)	+ 0.89	Soil total organic carbon layer 0-5 cm (<i>SOIL_TOC1</i>)
Total nitrogen (0-5cm) Water electrical conductivity Cover of <i>Sphagnum</i> mosses Soil total organic carbon (both layers) Soil organic matter (both layers) (<i>SOIL_TN1</i> , <i>WATER_conductivity</i> , <i>VEG_sph</i> , <i>SOIL_TOC1</i> , <i>SOIL_TOC2</i> , <i>SOIL_OM1</i> , <i>SOIL_OM2</i>)	+ 0.72 to + 0.94	Soil total organic carbon layer 0-5 cm (<i>SOIL_TOC1</i>)
Tree canopy openness Soil total organic carbon (5-10 cm) (<i>VEG_canopy</i> , <i>SOIL_TOC2</i>)	+ 0.71	Tree canopy openness (<i>VEG_canopy</i>)
Cover of vascular plants Tree canopy openness (<i>VEG_vasc</i> , <i>VEG_canopy</i>)	+ 0.89	Tree canopy openness (<i>VEG_canopy</i>)

Differences between natural and restored vernal pools

After 51 to 57 days of incubation (Time3), the rate of OM decomposition, as estimated with %TSLd, was not significantly different between natural and restored pools (F-value: 0.12807, p-value: 0.7272). The median value was 0.57% TSLd and the mean value was 0.72% TSLd, with a maximum value of 1.43% (%TSLd) and a minimum value of 0.19%.

However, the TOC content in the soil layer 0-5 cm was significantly higher in the natural pools ($25 \pm 10\%$) than in the restored pools ($8 \pm 6\%$) (Tableau 6). This variable was positively correlated with six others (Tableau 5): water electrical conductivity, soil OM (both soil layers), soil TOC in the deepest layer, soil total nitrogen (TN) in the shallowest layer and the cover of *Sphagnum* mosses. As these variables were highly correlated to TOC content and that TOC content was different between natural and restored pools, we also considered the values of these variables different between natural and restored pools. In fact, they were higher for the natural pools than for the restored pools, like the cover of the *Sphagnum* mosses ($53 \pm 34\%$ in natural pools, $5 \pm 6\%$ in restored pools) and the soil OM in 0-5 cm layer (natural pools had $48 \pm 25\%$ OM, and restored pools had $15 \pm 13\%$ OM).

Tableau 6. Results from Wilcoxon rank sum tests between natural and restored vernal pools on environmental variables. The variable units are presented in Tableau 4. In bold, the variables for which the mean values were significantly different between natural and restored pools (P-value < 0.05).

WATER VARIABLES	P-VALUE	RESTORED VERNAL POOLS (N = 8)	NATURAL VERNAL POOLS (N = 5)
Water levels	0.7242	53 ± 17 cm	54 ± 6 cm
pH	0.34	4.7 ± 0.2	4.7 ± 0.2
RedOx potential	0.1709	278 ± 29 mV	257 ± 22 mV
Dissolved organic carbon	0.6216	55 ± 14 mg.L ⁻¹	53 ± 9 mg.L ⁻¹
VEGETATION VARIABLES	P-VALUE	RESTORED VERNAL POOLS (N = 8)	NATURAL VERNAL POOLS (N = 5)
Tree canopy openness above the pools	0.1865	34 ± 7%	46 ± 15%
Cover of <i>Quercus sp.</i>	0.7691	84 ± 18%	66 ± 34%
SOIL VARIABLES	P-VALUE	RESTORED VERNAL POOLS (N = 8)	NATURAL VERNAL POOLS (N = 5)
pH in the layer 0-5 cm	0.4599	5.0 ± 0.2	4.9 ± 0.3
pH in the layer 5-10 cm	1	4.9 ± 0.3	4.9 ± 0.4
Concentration in total organic carbon in the layer 0-5 cm	0.0016	8 ± 6%	25 ± 10%
Concentration in total nitrogen in the layer 5-10 cm	0.1502	0.2 ± 0.1%	0.4 ± 0.2%

Environmental variables influencing CS decomposition rates

To create the linear models explaining the %TSLd, the ten variables presented in the methodological section were used. The model selection procedures showed six models which best explained the variability of %TSLd (Tableau 7). The tree canopy openness (VEG_canopy) and the soil TOC content in the layer 0-5 cm (SOIL_TOC) had a significant influence on %TSLd in all models whereas the water levels (WATER_levels) had a significant effect only in model 6. The tree canopy openness and the water levels were positively linked to the %TSLd (mean estimates, respectively, + 0.72 and + 0.51) and the soil TOC was negatively linked to the %TSLd (mean estimate -0.62).

Tableau 7. Selection of the best linear models by AIC procedure explaining the variability of the percentage of tensile strength loss per day of the incubated cotton strips.

In bold, the variables with a significant effect ($\alpha = 0.05$) on the %TSLd.

	AIC	VARIABLES	ESTIMATES	T VALUE	P-VALUE
Model 1	105.8	Intercept	-0.03	- 0.166	0.871
		VEG_canopy	+ 0.74	+ 3.357	0.008
		SOIL_TOC1	- 0.68	- 3.195	0.01
Model 2	106.8	Intercept	- 0.03	- 0.154	0.880
		VEG_canopy	+ 0.65	+ 3.051	0.014
		SOIL_TOC1	- 0.53	- 2.398	0.039
		SOIL_pH2	+ 0.29	+ 1.617	0.138
Model 3	107.0	Intercept	- 0.02	- 0.134	0.896
		WATER_levels	+ 0.29	+ 1.504	0.166
		VEG_canopy	+ 0.78	+ 3.698	0.005
		SOIL_TOC1	- 0.59	- 2.783	0.021
Model 4	107.4	Intercept	- 0.01	- 0.085	0.934
		VEG_canopy	+ 0.85	+ 3.772	0.005
		SOIL_TOC1	- 0.73	- 3.528	0.006
		SOIL_pH1	- 0.25	- 1.405	0.193
Model 5	107.6	Intercept	- 0.01	- 0.059	0.954
		VEG_canopy	+ 0.76	+ 3.816	0.005
		SOIL_TOC1	- 0.57	- 3.816	0.005
		SOIL_pH1	- 0.29	- 1.817	0.105
		SOIL_pH2	- 0.33	+ 1.993	0.078
Model 6	107.6	Intercept	- 0.02	- 0.106	0.918
		WATER_levels	+ 0.51	+ 2.338	0.048
		WATER_DOC	+ 0.36	+ 1.689	0.131
		VEG_canopy	+ 0.86	+ 4.360	0.003
		SOIL_TOC1	- 0.62	- 3.218	0.012

1.7. Discussion

1.7.1. OM decomposition rates: natural vs. restored vernal pools?

The main objective of the ecological restoration is to place the degraded ecosystem on an ecological trajectory towards a state similar to the reference ecosystems. OM decomposition can be considered as an integrating part of an ecosystem functioning (Gessner and Chauvet, 2002; Young et al., 2008). Measuring OM decomposition rates may be accomplished using a CS assay to estimate the potential microbial activity in the ecosystem. We found no difference in OM decomposition, as estimated with the cotton strip TSL, between natural and restored vernal pools meaning that the cellulolytic microbial activity that we measured was similar in both pool types, but not necessarily that the global microbial activity involving in the decomposition processes was similar. Results from previous studies comparing the functioning of natural and restored wetlands are not unanimous. For example, Atkinson and Cairns (2001) observed faster OM decomposition rates in the oldest created wetlands (twenty years old) compare to the youngest created wetlands (two years old) and Fennessy et al. (2008) found faster decomposition rates in natural freshwater wetlands than in wetlands created between one and nine years before the study, partly linked to the higher nutrient availability in natural wetlands. In our study site, natural pools had greater carbon and nitrogen content in the soil than restored pools (Annexe 2). Several hypothesis could be developed from the OM decomposition results: (1) the cellulolytic activity that we measured shows that both pools type have the same cellulolytic potential; (2) the cellulolytic activity of the restored pools was overestimated due to lack of nutrient resources in the pools. In fact, we could suppose that microorganisms would have used the carbon of the CS in the restored pools because of this lack, leading to the observation of an unusually high activity.

Like in our study, Gingerich and Anderson (2011) did not find differences between natural and created seasonal to permanently flooded wetlands in West Virginia. They used a standard litter (*Typha latifolia* L.), with the litter bag method) during the experiment, instead of the *in-situ* litter, and they explained that it could be part of the reason why they did not observe differences. They measured a decomposition potential which reflected all the factors involved in this process but without taking into account the importance of litter quality.

1.7.2. Which variables differ between natural and restored vernal pools?

In the Chinon forest, most of the restored vernal pools were dug during the restoration works four years before this study, modifying the soil structure and the vegetation. Furthermore, vegetation and tree clear-cutting were performed. So, it is not surprising that the soil parameters, especially the TOC, were different between the restored and natural vernal pools, considering that the top soil had been in place for only four years at the restored pools. Like in the study of Marton et al. (2014), natural vernal pools of the Chinon forest are characterised by a greater proportion of organic matter in the top soil layers, comprised between 20.4% and 82.5% for the first 0-5 cm and between 7.3% and 78.5% for 5-10 cm, *versus* 3.1% to 36.7% (0-5cm) and 0.7% to 8.9% (5-10 cm) in the restored pools (Annexe 2). Moreover, water electrical conductivity, which was positively correlated to soil TOC and OM, was higher in the natural vernal pools.

TOC was correlated with *Sphagnum* moss cover. The presence of *Sphagnum* sp. in the aquatic-terrestrial transition zone and within the pool is characteristic of the natural pools. On some of the restored pools, these bryophytes began to colonise the banks and the centre of very shallow pools. The cover at restored pools ranged from 0% to 18% compared to 25% to 95% in the natural pools.

1.7.3. Environmental variables influencing OM decomposition rates

Hydrology and temperature have often been shown to be important drivers for organic matter decomposition, notably in temporary wetlands where flooding increases the decomposition rates compared to unflooded areas (Kelley and Jack, 2002; Battle and Golladay, 2007; Inkley et al., 2008; Capps et al., 2014). In our study, the chosen vernal pools had similar hydroperiods and our analyses revealed that the canopy openness and the soil TOC were the strongest drivers of the CS decomposition, which estimates the cellulolytic activity in the system.

The amount of light reaching the water surface could be crucial for OM dynamics, whether it be growth of algae which stimulate fungal growth or production of fungi spores which is enhanced by light (Rier et al., 2007; Lagrue et al., 2011). In the vernal pools of our

study site, the canopy openness significantly and positively influenced the CS decomposition. Consequently, we suggest a direct photodegradation of the OM in the form of the CS, or an increase of microorganism growth due to the light, or both. Moreover, canopy openness was positively correlated with the cover of vascular plants in the pool, which need light for photosynthesis. As no correlation was found between water electrical conductivity or water DOC and the cover of vascular plants, the hypothesis of a positive aquatic priming effect (see Guenet et al. (2010) for details) of the root exudates on the microbial community was not be supported.

The OM decomposition rates were also negatively influenced by the soil TOC, which was in turn correlated to the *Sphagnum* moss cover. *Sphagnum* spp. are known to influence their environment, especially by producing phenolic compounds (secondary metabolites) which could lead to a decrease of hydrolase activity and OM decomposition rates (Freeman et al., 2004; Rydin et al., 2006; Chiapusio et al., 2013). High contents of TOC and OM in soils could be the consequences of a low decomposition rates induced by the presence of *Sphagnum* spp.

1.7.4. The use of cotton strips as indicators of OM decomposition rates in vernal pools

It had been showed that the decomposition of CS, used as a proxy for OM decomposition, corresponded to that of plant litter (Tiegs et al., 2007). However, cotton strips and plant litter decomposition bags do not measure the same processes. While decomposition of plant litter is made by a full range of decomposers, the decomposition of cotton strips express the potential microbial cellulolytic activity in the ecosystems.

Cotton strips were used in this study mainly because they are standard materials, which allowed site comparisons, with a relatively short time of incubation (Tiegs et al., 2007). Studying OM decomposition in vernal pools during the flooded period required an easily degradable substrate due to the short hydroperiod. We designed this experiment to calibrate the incubation time in vernal pools under a temperate climate and we found that CS needed at least 51 to 57 days of incubation to get close to 50% TSL (Figure 19, Time3), while not all the pools achieved this value. The time to reach this value was called "rotting value" by Slocum et al. (2009) and came from the publication of Hill et al. (1988) in which they explained that the value of CS TSL with the lowest measurement error was 50%. Comparing our values with other

ecosystem types, we observed slow decomposition rates. For example, Tiegs et al. (2013) incubated cotton strips in streams in the U.S.A. and in New Zealand for respectively 27 and 14 days, and found on average 48% to 62% TSL (1.8% TSLd and 2.3% TSLd) in the U.S.A. streams and 21% TSL (1.5% TSLd) in the New Zealand streams. In the vernal pools, after 51 to 57 days of incubation, we found 40.7% TSL and 0.7% TSLd.

In each pool, the cotton strips were physically close to each other, about 10 cm apart. However, the data range was high (Figure 19), suggesting that the cotton strips were sensitive to the micro-environments within the pools. This was also observed by Vysna et al. (2014) in their study of CS decomposition in Australian rivers. Furthermore, we supposed a variability when measuring the remaining tensile strength, linked to tensiometer use when the CS were not enough or too much decomposed, but we were not able to quantify it. Consequently, to reduce the impact of micro-environmental conditions on the CS decomposition, we advise the use of more replicates in future studies.

1.8. Conclusion

Like many other wetland types, vernal pools are strongly affected by human activities, especially because of their small size and their seasonality, making their detection more difficult during the dry period (see references in Holgerson and Raymond (2016)). This study was designed to assess the functioning of natural and restored vernal pools in the Chinon forest (France) in terms of OM decomposition, and more specifically, in terms of potential cellulolytic activity. The CS assay appeared to be suited to the study of OM decomposition in vernal pools, especially regarding the incubation time: after 51 to 57 days, reliable results were obtained (40% TSL in average). Despite high intra-pool variability, soil TOC, and its related variables such as *Sphagnum* moss cover and canopy openness could be identified as the main drivers of cellulolytic activity in the pools; the first variables were also the variables which differentiated natural and restored pools. Four years after restoration, no difference in terms of cellulolytic activity between the natural and the restored pools was observed but this does not support similar functioning.

Other indices, like a measure of microorganism communities, would be necessary to assess the overall functioning of those systems (e.g. Gessner and Chauvet (2002) and Van den Broeck et al. (2015)) but decomposition indices could be considered as a "global indicator"

because they reflect several aspects of the systems characteristics. Specifically, questions of the re-establishment of biota were not addressed here. We suggest that future studies use more CS replicates in order to decrease the intra-pool variability and to couple OM decomposition measures with other indices.

Acknowledgements

We thank Hugo Basquin and Théo Destang-Quelen who helped us for the installation and the monitoring of the experiment, Diana Ethaiya and her colleagues for the measures of the CS tensile strength, and Laboratoire de Touraine and Laboratoire Inovalys (Nantes) for the water and soil analyses. We are grateful to the staff of the Office National des Forêts for their support, to Bertrand Guenet and the GRET-PERG researchers for their advices. This study contributes to the UNESCO Chair “River Culture” co-ordinated by Karl Matthias Wantzen. It is part of the GEREZOH project co-ordinated by Francis Isselin-Nondedeu and was financially supported by Région Centre-Val de Loire.

References

- Alcaydé G. 1975. Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille Chinon (486). Orléans: Bureau de recherches géologiques et minières.
- Alcaydé G, Rasplus L. 1971. Carte géologique de détaillée de la France (1/50 000), feuille Langeais (487). Orléans: Bureau de recherches géologiques et minières.
- Atkinson RB, Cairns JJ. 2001. Plant decomposition and litter accumulation in depressional wetlands: Functional performance of two wetland age classes that were created via excavation. *Wetlands* 21: 354-362.
- Battle JM, Golladay SW. 2007. How hydrology, habitat type, and litter quality affect leaf breakdown in wetlands on the gulf coastal plain of Georgia. *Wetlands* 27: 251-260.
- Boutin D. 1989. Carte des sols du département d'Indre-et-Loire (1 /50 000) - 1823: Langeais France: Institut national de la recherche agronomique (INRA), Chambre d'Agriculture de l'Indre-et-Loire.
- Boutin D. 1996. Carte des sols du département de l'Indre-et-Loire (1/50 000) - 1723: Chinon. France: Institut national de la recherche agronomique (INRA), Chambre d'Agriculture de l'Indre-et-Loire.
- Calhoun AJK, Mushet DM, Bell KP, Boix D, Fitzsimons JA, Isselin-Nondedeu F. 2017. Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a 'disappearing' ecosystem. *Biological Conservation* 221, Part B: 3-11.
- Capps KA, Rancatti R, Tomczyk N, Parr TB, Calhoun AJK, Hunter MJ. 2014. Biogeochemical Hotspots in Forested Landscapes: The Role of Vernal Pools in Denitrification and Organic Matter Processing. *Ecosystems* 17: 1455-1468.
- Chiapusio G, Jassey VEJ, Hussain MI, Binet P. 2013. Evidences of Bryophyte Allelochemical Interactions: The Case of Sphagnum. Cheema ZA, Farooq M, Wahid A editors. *Allelopathy: Current Trends and Future Applications*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p39-54.
- Clewell AF, Aronson J. 2013. *Ecological Restoration, Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*: Island Press/Center for Resource Economics. 303p.
- Colburn EA. 2004. *Vernal pools: natural history and conservation*. Saline: McDonald & Woodward Pub. Co.

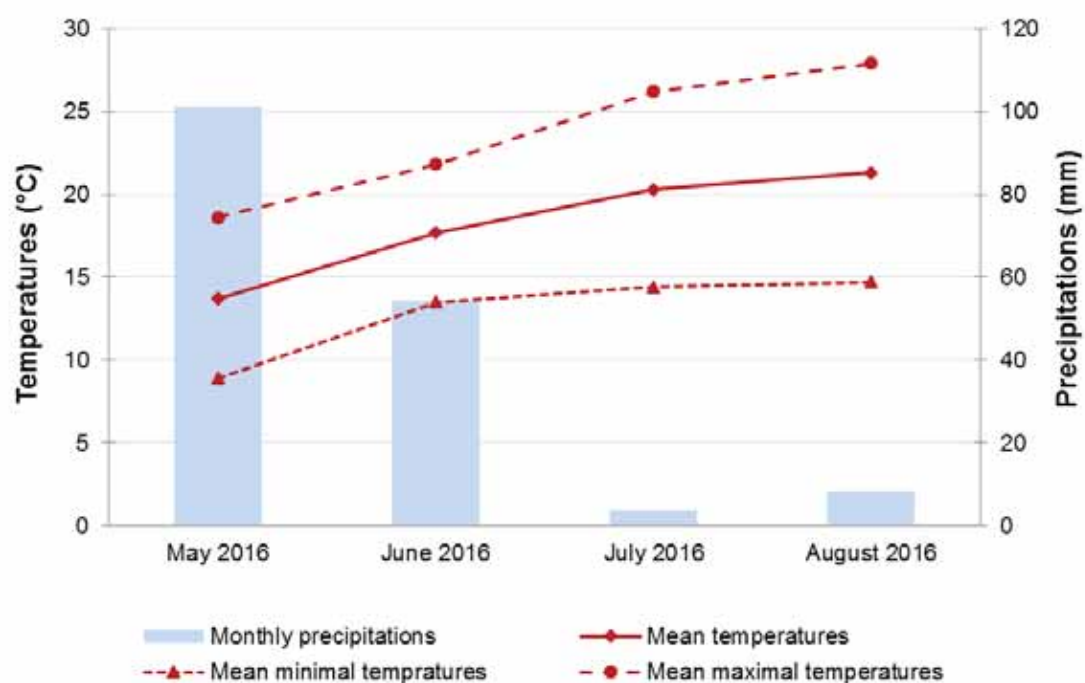
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.
- Fennessy MS, Rokosch A, Mack JJ. 2008. Patterns of plant decomposition and nutrient cycling in natural and created wetlands. *Wetlands* 28: 300-310.
- Freeman C, Ostle NJ, Fenner N, Kang H. 2004. A regulatory role for phenol oxidase during decomposition in peatlands. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1663-1667.
- Gessner MO, Chauvet E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications* 12: 498-510.
- Gingerich RT, Anderson JT. 2011. Litter decomposition in created and reference wetlands in West Virginia, USA. *Wetlands Ecology and Management* 19: 449-458.
- Graça MAS, Ferreira V, Canhoto C, Encalada AC, Guerrero-Bolaño F, Wantzen KM, Boyero L. 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100: 1-12.
- Guenet B, Danger M, Abbadie L, Lacroix G. 2010. Priming effect: bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology* 91: 2850-2861.
- Hill MO, Latter PM, Bancroft G. 1988. Standardization of rotting rates by a linearizing transformation. Harrison AF, Latter PM, Walton DWH editors. Cotton strip assay: an index of decomposition in soils. Grange-over-Sands: NERC/ITE, 21-24 (ITE Symposium, 24).
- Holgerson MA, Raymond PA. 2016. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geosci* 9: 222-226.
- InfoClimat. Climatologie de l'année 2016 à Tours - Parçais-Meslay.
- Inkley MD, Wissinger SA, Baros BL. 2008. Effects of drying regime on microbial colonization and shredder preference in seasonal woodland wetlands. *Freshwater Biology* 53: 435-445.
- IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources 2006. Rome: FAO, p128.
- Kelley RH, Jack JD. 2002. Leaf litter decomposition in an ephemeral karst lake (Chaney Lake, Kentucky, USA). *Hydrobiologia* 482: 41-47.

- Laguerre C, Kominoski JS, Danger M, Baudoin J-M, Lamothe S, Lambrigot D, Lecerf A. 2011. Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover. *Freshwater Biology* 56: 2059-2069.
- Marton JM, Fennessy MS, Craft CB. 2014. Functional Differences between Natural and Restored Wetlands in the Glaciated Interior Plains. *Journal of Environmental Quality* 43: 409-417.
- Mendelssohn IA, Sorrell BK, Brix H, Schierup HH, Lorenzen B, Maltby E. 1999. Controls on soil cellulose decomposition along a salinity gradient in a *Phragmites australis* wetland in Denmark. *Aquatic Botany* 64: 381-398.
- Météo-France. Météo et climat, Données climatiques de la station de Tours.
- Neckles HA, Neill C. 1994. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia* 286: 155-165.
- Neher DA, Barbercheck ME, El-Allaf SM, Anas O. 2003. Effects of disturbance and ecosystem on decomposition. *Applied Soil Ecology* 23: 165-179.
- Office National des Forêts, Jammes D. 2003. Document d'objectifs Natura 2000 "Complexe forestier de Chinon Landes du Ruchard".
- Pabst S, Scheifhacken N, Hesselschwerdt J, Wantzen KM. 2008. Leaf litter degradation in the wave impact zone of a pre-alpine lake. *Hydrobiologia* 613: 117-131.
- Rier ST, Kuehn KA, Francoeur SN. 2007. Algal regulation of extracellular enzyme activity in stream microbial communities associated with inert substrata and detritus. *Journal of the North American Benthological Society* 26: 439-449.
- Rydin H, Gunnarsson U, Sundberg S. 2006. The role of *Sphagnum* in peatland development and persistence. Wieder RK, Vitt DH editors. *Boreal peatland ecosystems*: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p47-67.
- Slocum MG, Roberts J, Mendelssohn IA. 2009. Artist canvas as a new standard for the cotton-strip assay. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 172: 71-74.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Tiegs SD, Clapcott JE, Griffiths NA, Boulton AJ. 2013. A standardized cotton-strip assay for measuring organic-matter decomposition in streams. *Ecological Indicators* 32: 131-139.
- Tiegs SD, Langhans SD, Tockner K, Gessner MO. 2007. Cotton strips as a leaf surrogate to measure decomposition in river floodplain habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 26: 70-77.

- Trettin CC, Jurgensen MF, Grigal DF, Gale MR, Jeglum JR. 1996b. Northern Forested Wetlands Ecology and Management: Taylor & Francis.
- Van den Broeck M, Waterkeyn A, Rhazi L, Grillas P, Brendonck L. 2015. Assessing the ecological integrity of endorheic wetlands, with focus on Mediterranean temporary ponds. *Ecological Indicators* 54: 1-11.
- Vizza C, Zwart JA, Jones SE, Tiegs SD, Lamberti GA. 2017. Landscape patterns shape wetland pond ecosystem function from glacial headwaters to ocean. *Limnology and Oceanography*.
- Vysna V, Dyer F, Maher W, Norris R. 2014. Cotton-strip decomposition rate as a river condition indicator - Diel temperature range and deployment season and length also matter. *Ecological Indicators* 45: 508-521.
- Wantzen KM, Junk WJ, Rothhaupt K-O. 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613: 151-170.
- Webster JR, Benfield EF. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-594.
- Young RG, Matthaei CD, Townsend CR. 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 605-625.

Annexe 1. Meteorological data between May and August 2016

Mean of monthly temperatures and precipitations from a meteorological station situated at Parçay-Meslay, situated 50 km from the Chinon forest, are described between May and august 2016 (InfoClimat).



Annexe 2. Description of the vernal pool soils situated in the Chinon forest

The clay, silt and sand contents were quantified on the soil fine fraction ($< 2000 \mu\text{m}$) from triplicate cores. The percentage of organic matter (OM) was calculated from the percentage of mineral matter (450°C , NF EN ISO 13039 (U44-304)¹). The soil of pools VP15, VP23 and VP27 were mainly constituted by peat, which explains the high OM content. Consequently, the granulometric analyses were realised on a very small proportion of soil and the values with a * symbol could be overestimated and are not comparable with the other pools.

VERNAL POOL ID	STATUS	Soil layer 0-5 cm				Soil Layer 5-10 cm			
		CLAY (%)	SILT (%)	SAND (%)	OM (%)	CLAY (%)	SILT (%)	SAND (%)	OM (%)
VP1	Restored	55,9	21,4	24,1	36,7	55,4	22,6	23,1	8,8
VP11	Restored	25,8	17,1	57,8	3,5	29,9	18,4	52,2	3
VP14	Restored	39,1	16,1	45,2	4,1	50,6	14,5	35,4	3,6
VP26	Restored	15,6	21	64,2	19,4	15,9	23,9	60,5	8,9
VP31	Restored	18,6	17,3	64,7	5,7	12,3	15,1	72,6	1,8
VP32	Restored	51,1	21,4	28,2	25,8	50,1	19,1	31,6	7,6
VP33	Restored	31,1	22,9	46,5	19,4	28,5	19,6	52,1	7,1
VP53	Restored	27,8	14	58,3	3,1	21,2	7,7	71,2	0,7
VP65	Restored	70,7	17,8	12,1	7,5	69,3	13,6	17,7	4,5
<i>Mean</i>		<i>37,3</i>	<i>18,8</i>	<i>44,6</i>	<i>13,9</i>	<i>37,0</i>	<i>17,2</i>	<i>46,3</i>	<i>5,1</i>
<i>s.d.</i>		<i>18,5</i>	<i>3,0</i>	<i>19,0</i>	<i>12,0</i>	<i>19,9</i>	<i>5,0</i>	<i>20,2</i>	<i>3,1</i>

VERNAL POOL ID	STATUS	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)	OM (%)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)	OM (%)
VP15	Natural	82,6*	19,4*	3,3*	82,5	37,9*	57,7*	7,9*	78,5
VP16	Natural	42	36,5	23,3	30,2	39,8	22,4	38,5	7,3
VP23	Natural	30,0*	41,6*	30,5*	60,5	35,5*	30,9*	35,4*	25,5
VP27	Natural	34,3*	45,3*	21,9*	48,8	25,6*	29,8*	45,5*	21
VP34	Natural	31	33,5	36,2	20,4	30,3	32,9	37,5	15,3
<i>Mean</i>		36,5*	35,0*	29,8*	48,5	35,1	27,7	38,0	29,5
<i>s.d.</i>		7,8	2,1	9,1	24,6	6,7	7,4	0,7	28,2

¹: Standards available on the AFNOR website: www.boutique.afnor.org/standards-books-information-products

The chemical analyses were realised on the same samples than the granulometric analyses, with the following laboratory methods:

- total nitrogen (TN): combustion 900 °C, elementary analyser, NF ISO 13878 (X31-418)¹
- total organic carbon (TOC): acidification with phosphoric acid, combustion 900 °C, elementary analyser, NF EN 13137 (X30-404)¹
- pH: according to the standard NF U44-172¹
- available phosphorus (P): DYER method, extraction with citric acid, spectrophotometric measurement (NF X31-160)¹

VERNAL POOL ID	STATUS	Soil layer 0-5 cm					Soil Layer 5-10 cm				
		TN (%)	TOC (%)	pH	P (%)	C/N	TN (%)	TOC (%)	pH	P (%)	C/N
VP1	Restored	0,9	15,5	5,3	0,001	17	0,4	6,2	4,5	<i>n.s.</i>	16
VP11	Restored	0,1	2,5	5,1	<i>n.s.</i>	19	0,1	1,9	5,1	<i>n.s.</i>	15
VP14	Restored	0,1	3,0	5,2	<i>n.s.</i>	21	<i>n.s.</i>	1,2	5,1	<i>n.s.</i>	<i>NA</i>
VP26	Restored	0,8	11,1	5,2	0,001	14	0,3	6,1	5,1	<i>n.s.</i>	21
VP31	Restored	0,2	4,4	5	<i>n.s.</i>	23	<i>n.s.</i>	1,2	4,9	<i>n.s.</i>	<i>NA</i>
VP32	Restored	0,6	10,9	4,7	<i>n.s.</i>	20	0,3	5,0	4,5	<i>n.s.</i>	17
VP33	Restored	0,7	15,0	4,9	0,001	21	0,2	5,5	4,7	<i>n.s.</i>	25
VP53	Restored	<i>n.s.</i>	1,6	5	<i>n.s.</i>	<i>NA</i>	<i>n.s.</i>	0,8	5,3	<i>n.s.</i>	<i>NA</i>
VP65	Restored	0,2	3,2	4,7	<i>n.s.</i>	18	0,1	1,4	4,7	<i>n.s.</i>	13
<i>Mean</i>		0,5	7,5	5,0	0,001	19	0,2	3,3	4,9	<i>NA</i>	18
<i>s.d.</i>		0,3	5,6	0,2	0	2.6	0,1	2,4	0,3	<i>NA</i>	4.5
VERNAL POOL ID	STATUS	TN (%)	TOC (%)	pH	P (%)	C/N	TN (%)	TOC (%)	pH	P (%)	C/N
VP15	Natural	1,8	41,5	5,3	0,003	23	0,2	41,1	4,5	0,027	184
VP16	Natural	1,5	23,8	4,4	0,001	16	0,4	5,4	4,6	<i>n.s.</i>	15
VP23	Natural	1,6	20,8	4,9	0,003	13	0,1	17,7	5,1	0,015	121
VP27	Natural	1,1	20,9	4,9	0,001	20	0,6	12,4	5,5	<i>n.s.</i>	20
VP34	Natural	0,8	16,0	4,8	0,003	21	0,6	12,1	5,0	0,016	20
<i>Mean</i>		1,4	24,6	4,9	0,002	18	0,4	17,7	4,9	0,019	72
<i>s.d.</i>		0,4	9,9	0,3	0,001	4.1	0,2	13,8	0,4	0,007	76.8

P: available phosphorus *TN*: total nitrogen *n.s.* values under the detection threshold
pH: potential of hydrogen *TOC*: total organic carbon *s.d.*: standard deviation ¹: Standards AFNOR

2. Effets combinés de la végétation et de la sécheresse sur la décomposition de la matière organique dans les sols des mares forestières temporaires

2.1. Résumé

Malgré leur petite taille, les mares forestières temporaires sont des points chauds pour les processus biogéochimiques et la biodiversité. Pour mieux comprendre leur fonctionnement, en particulier le cycle du carbone, nous avons étudié l'influence de la végétation (*Sphagnum palustre* L., *Molinia caerulea* (L.) Moench) sur la décomposition de la matière organique (MO) dans le sol, en fonction de plusieurs périodes de sécheresse. La décomposition de la MO fut estimée en utilisant des bandes de coton insérées dans le sol reconstitué de mares forestières temporaires. L'expérience s'est déroulée dans des mésocosmes extérieurs et les bandes de coton furent incubées jusqu'à 112 jours.

Les taux de décomposition étaient plus faibles lorsque les sols étaient constamment humides, suggérant que des conditions hypoxiques diminuèrent l'activité microbienne. De plus, la présence combinée de *Molinia caerulea* et de *Sphagnum palustre* réduisit les taux de décomposition en comparaison avec la seule présence de *Sphagnum palustre* ou de sol nu. Nous émîmes l'hypothèse que cette espèce de plante vasculaire aurait pu avoir des impacts négatifs sur les micro-organismes par l'intermédiaire d'un *priming effect* négatif ou d'interactions allélopathiques.

Cette étude explora la relation plante-soil-eau au sein de petites zones humides, en termes de décomposition de la MO. Nous suggérons que de futures études *in situ* soient réalisées pour mieux comprendre le cycle du carbone dans ces écosystèmes peu étudiés.

Mots-clefs : décomposition de la matière organique, bande de coton, mares forestières saisonnières, mésocosmes, *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Sphagnum palustre* L.

Combined effects of vegetation and drought on organic-matter decomposition in vernal pool soils

Pauline Hervé¹, Scott D. Tiegs², Séraphine Grellier¹, Karl Matthias Wantzen^{1, 3}, Francis Isselin-Nondedeu^{1, 4, *}

¹: UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours

33, allée Ferdinand-de-Lesseps, BP 60449, 37204 Tours Cedex 03 - France

²: Department of Biological Sciences, Oakland University

365 Dodge Hall Oakland University Rochester Michigan, 48309-4401 – U.S.A.

³: Unesco Chair River Culture – Fleuves et Patrimoine

⁴ : UMR CNRS 7263-IRD 237 IMBE université d'Avignon et des pays de Vaucluse, Avignon Cedex 09, France

* Corresponding author: francis.isselin@univ-tours.fr

Article soumis à Wetlands.

L'écriture de l'article, l'analyse et l'interprétation des données ont été réalisées par mes soins. L'équipe de recherche dirigée par Scott D. Tiegs a réalisé les tests de résistance des bandes de coton à la tension. Scott m'a guidé pour le dispositif expérimental et l'analyse des bandes de coton. Séraphine Grellier m'a conseillé sur l'analyse statistique et l'interprétation des données. Francis Isselin-Nondedeu m'a aidée pour le dispositif scientifique et l'analyse des données. Tous les auteurs ont en outre relu l'article d'un point de vue scientifique et linguistique. De plus, Jean-Louis Janeau (IRD/IEES-Paris) a effectué une révision de l'article.

2.2. Abstract

Despite their small size, vernal pools are hotspots for biogeochemical processes and biodiversity. To better understand their functioning, especially in the carbon cycle, we studied the influence of vegetation (*Sphagnum palustre*, *Molinia caerulea* (L.) Moench) on organic-matter (OM) decomposition in soils, over several drought periods. OM decomposition was estimated using cotton strips (CS) inserted in a reconstituted vernal pool soil. The experiment took place in outdoor mesocosms and the CS were incubated up to 112 days.

Decomposition rates were slower when the soils were constantly kept wet, suggesting that hypoxic conditions decreased microbial activity. Moreover, the combined presence of *Molinia caerulea* and *Sphagnum palustre* reduced the decomposition rates compared to the presence of *Sphagnum palustre* alone or bare soil. We hypothesize that this vascular plant species may have negative impacts on the microorganisms through a negative priming effect or allelopathic interactions.

This study explored the plant-soil-water relationship in small wetlands in term of OM decomposition. We suggest further *in situ* studies to better understand carbon cycling in these understudied ecosystems.

Key-words: Organic-matter breakdown; cotton strip; seasonal forested pools; mesocosms; *Molinia caerulea*; *Sphagnum palustre*.

Abbreviations

CS: cotton strips

DOC: dissolved organic carbon

OM: organic-matter

TOC: total organic carbon

%TSLd: percentage of tensile strength loss per day

2.3. Introduction

Wetlands represent only 5 to 8% of the land surfaces in the world (Mitsch and Gosselink, 2007) but contain a large proportion of carbon, mainly stored in soils. In northern peatlands, the carbon stock has been estimated to total 500 ± 100 GtC (Yu, 2012). The storage of carbon in soils and consequently soil organic-matter decomposition depend on a set of interrelated factors. Carbon cycling is influenced by biotic and abiotic parameters such as hydrological conditions, soil water content, soil temperature, vegetation, oxygen and nutrient content and availability, and soil fauna (see Gruber et al. (2004); Bot and Benites (2005); Blagodatskaya and Kuzyakov (2008); Kayranli et al. (2010); Goebel et al. (2011)). In wetlands, organic-matter (OM) decomposition includes processes under aerobic and anaerobic conditions, the latter often not allowing complete degradation (Kayranli et al., 2010).

In this study, we focused on decomposition processes in small, shallow, depressional forest wetlands called vernal pools. Often found in forests, they are an important habitat for protected and rare species, representing local biodiversity hotspots (Calhoun et al., 2017). These ecosystems are complex due to the interactions between the pool vegetation and the surrounding terrestrial environment, and their hydrological behaviour. Indeed, in temperate climates, vernal pools are filled during the wettest period of the year and they dry up during summer. Most of them are hydrologically isolated as they do not have constant connections with other surface-water bodies (Colburn, 2004). Some studies have described these ecosystems as biogeochemical hotspots, due to their high CO₂ and CH₄ production (Holgerson, 2015) or their high leaf litter decomposition and nutrient cycling (Capps et al., 2014). Furthermore, tree leaf litter is an important source of OM and nutrients and in the study of Palik et al. (2006), more than 70% of the litter falling into the wetland came from the nearby upland tree species. Some studies on above-ground decomposition have shown that leaf litter decomposed faster in sites experiencing inundation relative to litter which was exposed to the atmosphere but without difference between sites experiencing different flooding duration (Kelley and Jack, 2002; Battle and Golladay, 2007; Inkley et al., 2008; Capps et al., 2014). Neckles and Neill (1994) compared above- and below-ground decomposition in a freshwater delta marsh under flooded and dry conditions and showed that the above-ground OM mass loss was greater under inundated conditions while below ground OM mass loss was lower. Day and Megonigal (1993) also showed that below-ground root decomposition rates were slower on the most flooded sites. Under anaerobic soil conditions (*i.e.* inundation), mineralization of carbon and nitrogen compounds is generally slower (Bridgham et al., 1998). Moreover, the duration of the wetting

may have a strong effect on storage of carbon, especially in warm climates (Vega et al., 2014). The study of Capps et al. (2014) highlighted that the above-ground decomposition rates in the temporary inundated edges of vernal pools were similar to those of the pool centre, the location that experienced the longest inundation, and greater than the rates on the surrounding forest floor. In our study, we use the term “transition zone”, instead of “edge”, for the zone situated between the forest and the main part of the pool in analogy to the “aquatic-terrestrial transition zone” in riverine floodplains and floodpulsing lakes (Junk and Wantzen, 2004; Wantzen et al., 2008). While the soil is often water-saturated due to a perched water table, this zone has a low water level when the vernal pools are fully watered. The frequent water level fluctuations induce dry-wet cycles, which could enhance microbial activity and modify OM decomposition rates in soils (see the review of Borken and Matzner (2009) for process details).

Vegetation also plays a major role in the OM decomposition in soils. Indeed, the quality of vegetation litter, including the content of structural compounds and chemical inhibitors, as well as the quantity of fresh litter input affect decomposition rates (see Webster and Benfield (1986)). It has been shown that the microbial activity can be modified by the addition of labile organic compounds excreted by plant roots (see Fontaine et al. (2007) ; Blagodatskaya and Kuzyakov (2008)). This phenomenon, known as the priming effect, is defined by Kuzyakov et al. (2000) as “strong short-term changes in the turnover of soil organic-matter caused by comparatively moderate treatments of the soil”, such as the input of fertilizers to the soil, the production of root exudates, mechanical soil treatments, and soil drying and rewetting. The addition of labile OM can increase (positive priming effect) or decrease (negative priming effect) the mineralization of recalcitrant OM (Guenet et al., 2010). In general, previous studies mainly focused on the positive priming effect (Kuzyakov et al., 2000; Guenet et al., 2010). For instance, Gogo et al. (2011) showed that the peat of a transitional fen in France was more decomposed in the first peat layer (0-5 cm) in plots invaded by vascular plants (*i.e.* *Betula sp.* and *Molinia caerulea*) than in an open area, which was not invaded. After examining the peat material source, they highlighted a potential positive priming effect of vascular root exudates on peat mineralization. Leroy et al. (2017) observed a decrease of dissolved organic carbon (DOC) in peat mesocosms in the presence of *M. caerulea* vs. *Sphagnum rubellum* alone, suggesting a positive priming effect of root exudates on microbial activity and degradation of DOC. On the other hand, Loya et al. (2004) found both positive and negative effect of living plants on C losses in their study in arctic tundra mesocosms, implying that root exudates influenced OM decomposition in complex ways. Some plants can exert a strong influence on

OM and its turnover whether they are vascular or non-vascular, such as bryophytes. Some *Sphagnum* mosses may enhance the storage of soil carbon because their OM represents a very recalcitrant material and because, as an “ecosystem engineer”, they can increase acidity, moisture and anoxia in peatland soils thus reducing the microbial decomposition (Van Breemen, 1995; Rydin et al., 2006). In vernal pools, the presence of vascular plants and *Sphagnum* sp. may have a contrasting effect on OM decomposition in soils.

This study was carried out to better understand the controls of OM decomposition in vernal pool soils under temperate climates. Our aims were to (1) analyse the effect of vegetation (grass and bryophyte combinations) and (2) quantify the influence of dry-period length on OM decomposition rates in soils. We aimed to highlight the interaction between vegetation, drought and OM processes in soils, focusing on the upper soil layer of the vernal pool transition zone because of its unique hydrology and vegetation, *i.e.* water-level fluctuations and vegetation communities that are composed of wetland plants and flood-tolerant terrestrial species.

We made the states that (a) vernal pool OM subjected to a wet and dry cycle would have faster decomposition rates than OM under continuously wet conditions or in permanently unsaturated soils; (b) the presence of young *Sphagnum* carpets would decrease the OM decomposition rates in the tested upper soil layer, due to their ability to reduce decomposition activity; and (c) the presence of vascular plants would induce faster decomposition due to a potential positive priming effect. These hypotheses were tested under controlled conditions in mesocosms simulating the environmental conditions of the vernal pool transition zone. Cotton strips (CS, a standard type of OM) were used to estimate decomposition rates.

2.4. Materials and Methods

From July to October 2015, we conducted an outdoor mesocosm experiment in a site located in the Chinon forest, France (47°12'53.3"N, 0°19'44.5"E). This area has a temperate oceanic climate (mean annual temperature 1981-2010 = 11.8°C, mean annual precipitation 1981-2010 = 695 mm) (Météo-France). Natural vernal pools of the Chinon forest are usually dry for two to six months a year, while natural precipitation causes water-logged or flooded conditions from mid-autumn to mid-summer (unpublished data from 2013-2015). The pool water is generally acid (pH: 4 to 5.5), with a low electrical conductivity (c.35 to 85 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). They are generally less than 1 m deep, with a roughly circular shape and under forest cover.

2.4.1. Experimental design

Mesocosms

The experiment was conducted in outside mesocosms which were composed of basins filled with rain water and pots filled with soil, to simulate the conditions of the vernal pool transition zone, the area between a vernal pool and surrounding forest. To reconstitute the top soil layers of this zone, the soil was taken from a nearby forest site and we covered the reconstituted soil surface with a layer of poorly decomposed OM found on the top forest soil and moss peat (1 cm each). Granulometric analyses of the reconstituted soil showed that the textural class is sandy loam, according to the texture classes used by the FAO (IUSS Working Group WRB, 2015), with an average of 8.5% clay, 21.4% silt and 70.1% sand. Representative soil chemistry analyses were also conducted on the 0-15 cm depth, on the fine soil fraction ($< 2\text{mm}$): 30.9 g.kg⁻¹ of total organic carbon (TOC) (method ISO14235, determined by sulfochromic oxidation), which represented about 6.18% OM (using the formula: % OM= 3.09% TOC x 2, according to Duchaufour and Blum (2001)), no carbonate (method NF ISO10693, realised after soil sample acidification), a C/N ratio equal to 19, a cation exchange capacity value of 8 meq.100g⁻¹; and negligible amounts ($< 1\text{‰}$) of exchangeable K⁺, Ca²⁺ and Mg²⁺.

Mesocosms consisted of cylindrical plastic pots of 48 cm diameter and 36 cm height placed inside a plastic basin of 65 cm diameter and 37 cm height. To ensure water exchange between basins and pots, we drilled small holes in the pot bottom and sides. Mesocosms were all located beneath shade sails that were spread during the summer to imitate the shadow of natural trees. The sails were made of polyethylene fibres (120 g.m⁻²) and reduced light levels by 65 to 70%. We also installed a net to prevent bird incursions (polyethylene, 15 mm side mesh). All of the mesocosms were protected with a white wintering veil (geotextile made with polypropylene, 100g.m⁻²) to avoid water overheating during summer and for insulation during winter.

Treatments

To study the influence of dry period duration, we used three hydrological treatments that were close to the natural hydroperiods of the Chinon forest pools: 0 months dry (Hydro1, the wet treatment), 1.5 months dry and then rewetted (Hydro2, the wet/dry/wet treatment) and 3 months dry (Hydro3, the wet/dry treatment). For the first 15 days of the experiment, all pots

were kept wet with the basins filled with water, and then, dry periods were applied as mentioned above by removing the pots from the basins and stopping watering.

In the transition zone of natural vernal pools, typically 1 to 8 meters in width, the vegetation is composed by a mix of vascular plants such as *Molinia caerulea* (L.) Moench, *Erica scoparia* L., and *Frangula alnus* Mill. and few *Sphagnum* species, such as *S. palustre* and *S. papillosum*, and *Sphagnum* subgenus *subsecunda*. *Molinia caerulea* and *Sphagnum palustre* (referred to as *Molinia* and *Sphagnum* for the remainder of this study) were used in this experiment because these species are commonly found together in the transition zone. We applied four vegetation treatments: *Molinia* associated with *Sphagnum* (Veg1, Mol. & Sph.), *Sphagnum* alone (Veg2, Sph.), *Molinia* on bare soil (Veg3, Mol.), and bare soil without vegetation (Veg4, BS). Tussocks of *Molinia* were extracted and then hand-planted in the centre of the pots. Mean diameter of these tussocks was 15 cm and they were 1 to 5 cm high. We collected *Sphagnum* from carpets and hummocks found in several vernal pools and then we separated *capitula* (i.e. the apical bud situated at the top of the plant, where elongation starts) from stems. All *capitula* were mixed together and spread with 1/10 ratio i.e. one *capitulum* for 10 cm² (Pouliot et al., 2012) in October 2014. All plant material was collected in the above-described sites in the Chinon forest and in some nearby sites.

All treatments were replicated four times (n = 48) and the experiment was organized in a randomized block design, to minimize the influence of tree shadow and slope gradients.

2.4.2. Measurements of organic-matter decomposition in soils

We measured organic-matter decomposition activity in soils using the cotton strip assay. CS are made of 95% cellulose, the major component of plant cell walls (Tiegs et al., 2007; Tiegs et al., 2013). The cotton strip assay has been used in several ecosystems, including wetlands (Trettin et al., 1996a; Mendelsohn et al., 1999), to examine the influence of natural or anthropogenic parameters on OM decomposition in soils. Rather than quantifying mass loss through time, as is done with litter-bag assays, the cotton-strip assay quantifies the loss of tensile strength of cotton fabric, a process that estimates microbial activity (see Harrison et al. (1988); Latter et al. (1988); Tiegs et al (2007); Tiegs et al. (2013)). This method has several advantages over other field assays including portability, ease of use, and the short incubation

time relative to the litter bag method (Tiegs et al., 2007; Slocum et al., 2009; Tiegs et al., 2013). Moreover, the assay is standardized which allows direct comparison of the decomposition values among studies.

In this study, we followed the method described in Tiegs et al. (2013). The CS were vertically inserted into the soil (0-8 cm deep) with a thin spatula on the 6th of July 2015 (Figure 21). Three CS were placed per mesocosm, distributed equidistantly around the *Molinia* tussock when present. We tested three incubation times (Figure 22), Time1 corresponding to 14 days, Time2 to 64 days and Time3 to 112 days of incubation. After the incubation, we removed the CS from the soil (called "withdrawal" on the figures), gently hand-washed them in 80% ethanol and placed them in aluminium envelopes. In the lab, we dried them at 40 °C for at least 24 h, and stored them in a desiccator until we measured the remaining tensile strength with a tensiometer (Mark-10 brand, Model #MG100, Copiague, NY, USA; (Tiegs et al., 2013)). Some CS were used as a reference to establish initial tensile strength. As a reference, strips were introduced into the soil, then immediately removed and washed with ethanol (Tiegs et al., 2013). The percentage of tensile strength loss was calculated and expressed per day (%TSLd) were calculated (Équation 1).

Equation 1:

$$\% \text{ TSLd} = \left[\left(\frac{\text{Tensile Strength}_{\text{reference strips}} - \text{Tensile Strength}_{\text{treatment strips}}}{\text{Tensile Strength}_{\text{reference strips}}} \right) \times 100 \right] / \text{Incubation Time}$$

Tensile Strength_{reference strips} is the mean tensile strength of 20 strips not incubated in the soil and Tensile Strength_{treatment strips} is there remaining tensile strength of incubated strips, expressed in Pounds. Incubation Time is the number of days during which the strips were incubated.

The %TSLd expressed a decomposition rate per day on the considered period. For the same period duration, a small %TSLd value indicated poorly decomposed CS.

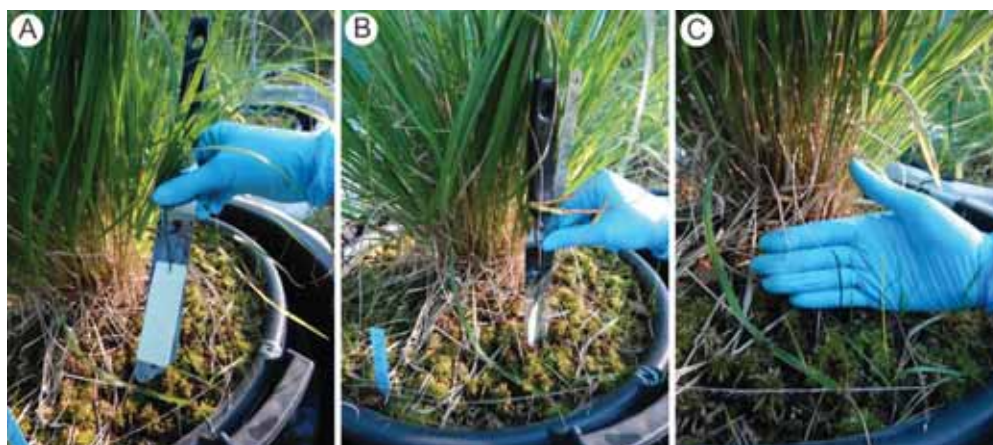


Figure 21. Cotton strip were vertically installed in the mesocosm soil with a spatula (A and B), a metallic strand left at the surface to facilitate the withdrawal (C).

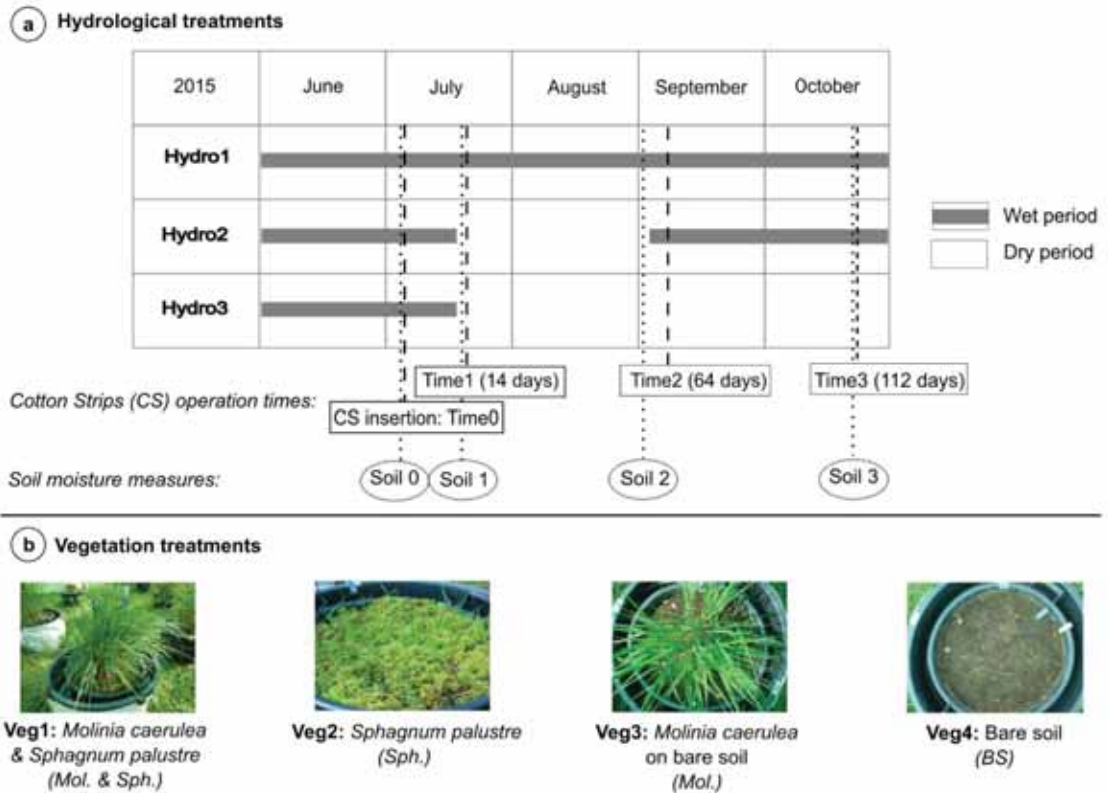


Figure 22. Set up of the mesocosms experiment. (a) Hydrological treatments were as follows: Hydro1 (0 month dry) where mesocosms were kept watered throughout the experiment; Hydro2 (1.5 months dry) where mesocosms were wet for 15 days, then dry for 45 days, and under watered condition again for 52 days, Hydro3 (3 months dry) where mesocosms were dry for 97 days. Time0 corresponds to the date of CS insertion into the soil. CS were removed after each following incubation time: Time1 was 14 days of incubation, Time2 was 64 days, and Time3 was 112 days. Soil 0 to Soil 3 indicate the measures of mean soil moisture, at the corresponding time (e.g. Soil 0 was measure at Time0). (b) Vegetation treatments were defined as follow: Veg1 was composed of *Molinia* and *Sphagnum*, Veg2 was composed of *Sphagnum* alone, Veg3 was composed of *Molinia* on bare soil, and Veg4 was only bare soil

2.4.3. Soil moisture control and climatic data

To evaluate the effects of the hydrology treatments, we measured soil moisture from the beginning of the experiment (“Sol0”) and at each withdrawal time of the CS (Figure 22). Several days to a few hours before withdrawal, three measures were taken and then a mean soil moisture value was calculated. From Time0 to Time2, soil moisture was measured with IMKO’s TRIME®-PICO32 probe and HD2 measuring instrument, to a depth of 0-11 cm and

expressed as volumetric water content, from a range of 0 to 100%. At Time3, a different probe from Campbell Scientific was used because the first probe failed (HydroSenseII, probe CS658); soil moisture was measured at a depth of 0-20 cm and expressed as volumetric water content, from a range of 0 to 50%. This implies that the same value is assigned to soils with a volumetric water content equal or higher than 50%. Moreover, rain and temperature data were recorded with a data-logging rain gauge RG3-M (Onset HOB0 Data Loggers). Temperatures were recorded at one-hour intervals during the experiment.

2.4.4. Statistical analyses

Analysis of Variance (ANOVA) with a randomized block was used to test the effect of vegetation (Veg) and hydrological (Hydro) treatments on the percentage of tensile strength loss per day (%TSLd), with Hydro and Veg as fixed factors and the block as random factor (mixed-linear models – ANOVA with Satterthwaite approximation for degrees of freedom). Normality and homogeneity of variances were checked with Bartlett and Shapiro tests. When these assumptions were not met, we used Kruskal-Wallis rank sum tests. Lsmeans tests (p-value adjustment method: “Tukey”) and Wilcoxon tests for independent data (p-value adjustment method: “Holm”) were used as post-hoc tests to assess differences within treatments. We used the same method to test the influence of the hydrological and vegetation treatments on the percentage of mean soil moisture, with Hydro and Veg as fixed factors, and the block as random factor. To avoid temporal pseudo-replication, mean soil moisture and decomposition rates (%TSLd) data were not analysed in function of time, but each CS operation time separately.

All analyses were performed with R version 3.3.1., using Rstudio version 0.99.903 and Microsoft Office Excel 2013. We used ggplot2, lme4, lmerTest, lsmeans and extrafont packages for R. Inkscape software version 0.92 was used to lay out the graphics.

2.5. Results

2.5.1. Experimental conditions of the outdoor mesocosms

Climatic data

During the experiment, total rainfall was 258.6 mm with a maximum value of 32.6 mm.day⁻¹. Most of the rainfall was measured between August and the October (Figure 23). Mean daily rainfall for the first incubation period (Time0 to Time1: 14 days) was 0.1 mm.day⁻¹, for the second incubation period (Time 0 to Time2: 64 days) was 1.7 mm.day⁻¹ and for third incubation period (Time0 to Time 3: 112 days) was 2.3 mm.day⁻¹. Temperature decreased during the experiment (Figure 23). Mean daily temperature was 21.3 °C.day⁻¹ for the first incubation period, 19.5 °C.day⁻¹ for the second incubation period and 16.3 °C.day⁻¹ for the third incubation period.

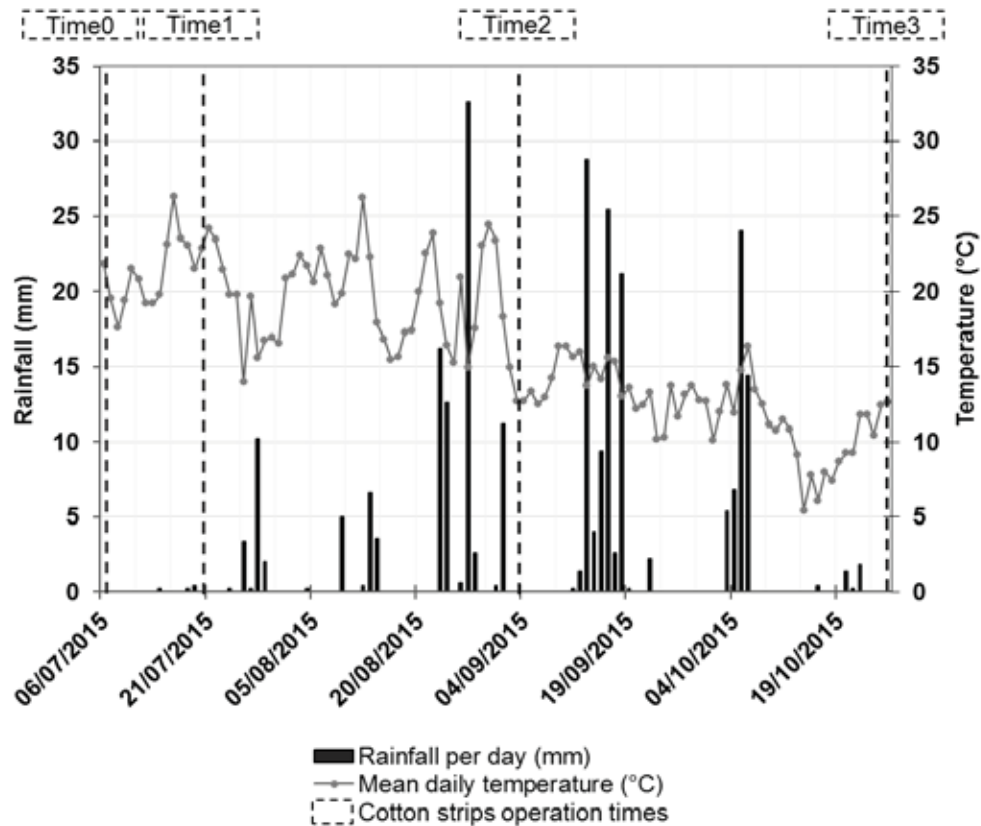


Figure 23. Mean daily temperature (°C) and daily rainfall (mm) during the experiment with CS operation times.

Soil moisture

At CS insertion (Time0) and after 14 days of CS incubation (Time1), the percentage of soil moisture did not differ between hydrological treatments (44% at Time0 and 42% at Time1; Figure 24a; Tableau 8). After 64 days of CS incubation (Time2), the percentage of mean soil moisture for the continuously wet treatment (Hydro1) was significantly greater with a p-value < 0.05 (64%) than the percentage of mean soil moisture for the wet/dry/wet treatment (Hydro2 with 36%) and the wet/dry treatment (Hydro3 with 37%), both treatments were under dry conditions for 44 days at this point. After 112 days of CS incubation (Time3), soil moisture was measured at 0-20 cm instead of 0-12 cm and 50% was the maximum volumetric water content that the probe was able to measure (see the description in “materials and methods”). The percentage of mean soil moisture for Hydro 3 (under dry conditions for 97 days) was significantly less (36%) than Hydro1 (44%) and Hydro2 (42%; rewetted between Time2 and Time3).

At Time0 and Time3, the percentage of mean soil moisture for Veg1 (*Molinia* & *Sphagnum*) and Veg2 (*Sphagnum*) was significantly greater (50% at Time0 and 45% at Time3) than the percentage of mean soil moisture for Veg3 (*Molinia* on bare soil) and Veg4 (bare soil) (39% at Time0 and 36% at Time3; Figure 24b; Tableau 8). At Time1 and Time2, we observed the same trend but the measures did not show significant differences between Veg1 and Veg3.

The effect of the interaction between hydrological and vegetation treatments on the percentage of soil moisture was not tested because we used non-parametric analyses.

Tableau 8. Influence of hydrological (HYDRO) and vegetation (VEG) treatments on the mean soil moisture, at the four CS operation times, from Kruskal-Wallis rank sum tests.

TREATMENTS	TIME0		TIME1		TIME2		TIME3	
	K-W χ^2	p-value	K-W χ^2	p-value	K-W χ^2	p-value	K-W χ^2	p-value
Hydro	5.042 e ⁻⁰⁴	0.9997	0.356	0.8368	25.371	< 0.001	13.955	< 0.001
Veg	30.906	< 0.001	25.608	< 0.001	11.497	< 0.001	27.215	< 0.001

K-W χ^2 : Kruskal-Wallis chi-squared; probability at $\alpha = 0.05$; HYDRO df = 2; VEG df = 3

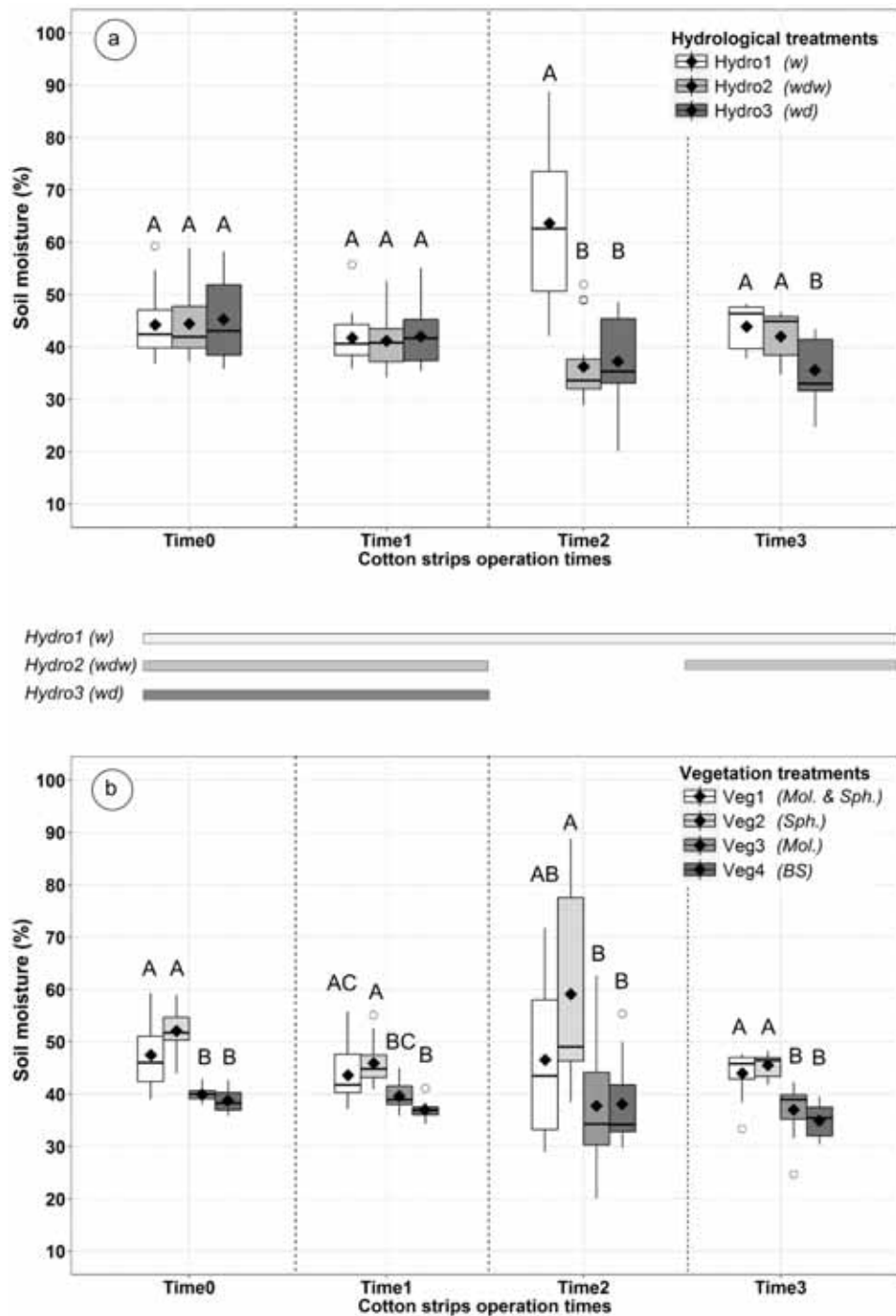


Figure 24. Mean soil moisture (%) described with the mean (lozenges) and median (horizontal lines) values, in the 0 - 11 cm depth according to (a) hydrological treatments and (b) vegetation treatments. Measures were realised at the four CS operation times: insertion into the soil (Time0), and CS withdrawals (Time1, Time2 and Time3 for 14, 64 and 112 days of incubation respectively). Abbreviations mean: *w* for wet, *wdw* for wet/dry/wet and *wd* for wet/dry treatments; *Mol.* for *Molinia*, *Sph.* for *Sphagnum* and *BS* for bare soil. Letters indicate significant differences between treatments.

2.5.2. Results for OM decomposition rates

Effect of hydrological treatments

After 14 days of CS incubation (Time1), where all treatments were kept wet, hydrological treatments had no significant effect on the %TSLd (Figure 25; Tableau 9). After 64 and 112 days of incubation (Time2 and Time3), the decomposition rates were significantly less for the wet treatment (Hydro1, respectively 1.06% and 0.67%) than the wet/dry treatment (Hydro3), which was kept under wet conditions for 15 days and then dry (respectively 1.27% and 0.81%). The wet/dry/wet treatment (Hydro2), which was kept under wet conditions for 15 days, then dry for 45 days and re-wet for 52 days (Figure 22), showed intermediate values between Hydro1 and Hydro3.

Tableau 9. Influence of hydrological (HYDRO) and vegetation (VEG) treatments on the percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd), at the three CS withdrawal times, analysed with a mixed-linear model at Time1 and Time3, and with a Kruskal-Wallis rank sum test at Time2.

TREATMENTS	TIME1		TIME2		TIME3	
	F-value	Pr (> F)	K-W χ^2	p-value	F-value	Pr (> F)
Hydro	0.613	0.548	9.494	0.009	10.82	< 0.001
Veg	0.098	0.961	3.411	0.333	6.356	0.002

K-W χ^2 : Kruskal-Wallis chi-squared; probability at $\alpha = 0.05$; HYDRO df = 2; VEG df = 3

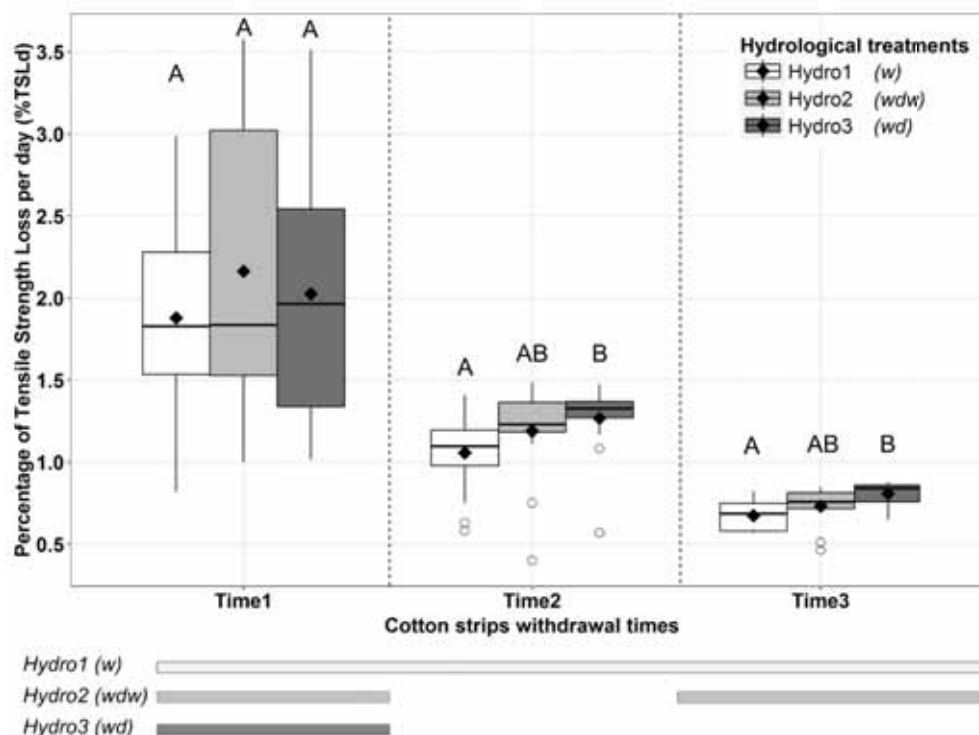


Figure 25. Percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd) according to hydrological treatments (*w* for wet, *wdw* for wet/dry/wet and *wd* for wet/dry treatments). The lozenges represent the mean values and the horizontal lines represent the medians measured at the three of CS withdrawal times (Time1, Time2 and Time3 for 14, 64 and 112 days of incubation respectively). Letters indicate significant differences between treatments.

Effect of vegetation treatments

At Time1 and Time2, vegetation treatments had no significant effect on the decomposition rates (%TSLd, Figure 26, Tableau 9). After 112 days of incubation (Time3), the decomposition rates were significantly less for Veg1 (*Molinia & Sphagnum*; 0.66%) than for Veg2 (*Sphagnum*; 0.77%) and Veg4 (bare soil; 0.79%). At Time3, Veg3 (*Molinia* on bare soil) showed intermediate values between Veg1 and Veg2-Veg4, with 0.72% TSLd.

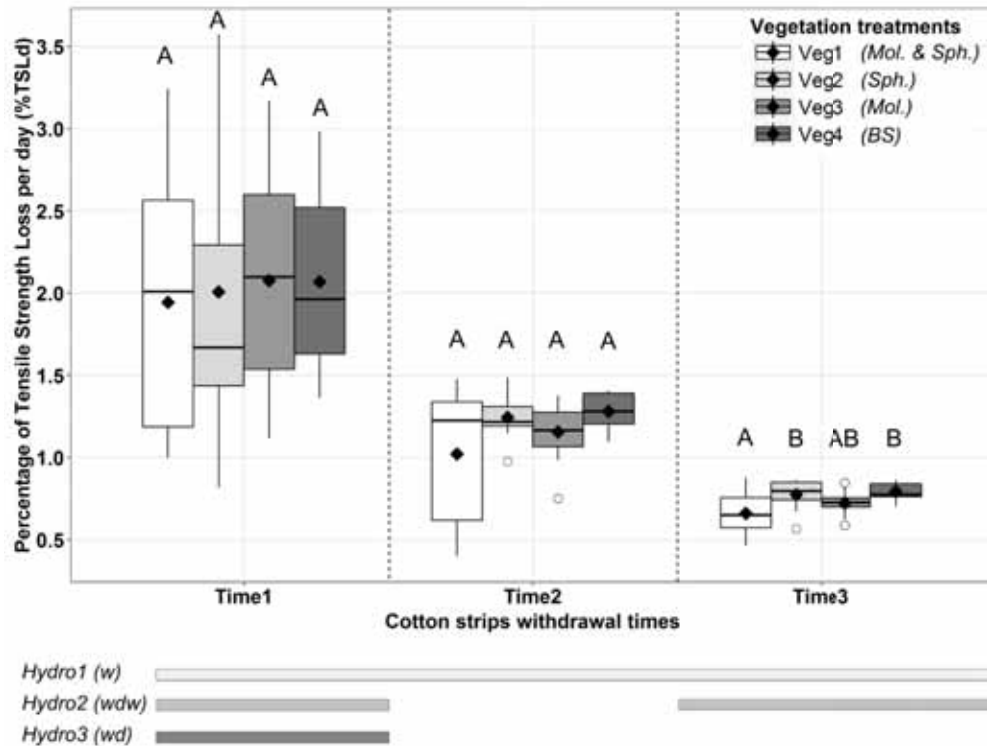


Figure 26. Percentage of Tensile Strength Loss per day (%TSLd) according to vegetation treatments (*Mol.* for *Molinia*, *Sph.* for *Sphagnum* and *BS* for bare soil) and measured at the three of CS withdrawal times (Time1, Time2 and Time3 for 14, 64 and 112 days of incubation respectively). The lozenges indicate mean values, bold horizontal lines indicate median values and vertical bars (whiskers) extend from the 1st or 3rd quartile to 1.5 * IQR (Interquartile range). Points beyond the whiskers are individually represented by a circle (outlying points). Letters indicate significant differences between treatments.

Interaction between hydrological and vegetation treatments

At Time1 and Time3, the interaction effect between vegetation and hydrology was not significant. The results given in the Tableau 9 for Time3 came from the simplified linear model, *i.e.* without the Hydro-Veg interaction. At Time2 (64 days of incubation), we did not test the interaction because we used non-parametric analyses.

2.6. Discussion

Our results showed that after 112 days of incubation, the decomposition rates, expressed as %TSLd, were lower when soils were continuously exposed to wet conditions rather than when they were subject to a long dry period, and when mesocosms were covered by *Molinia* and *Sphagnum* rather than by the presence of a single species and bare soil control.

Moreover, decomposition rates per day (%TSLd) decreased during the experiment. This finding could be associated with the climatic data, especially the mean daily air temperature which decreased between July and October; the decrease of air temperature led to a decrease of soil temperature. This parameter is known to influence OM decomposition by reducing microbial activity (Benbi and Khosa, 2014).

2.6.1. Influence of the hydrological regime on OM decomposition in soils

Dry periods were simulated to evaluate the effects of the hydrological regime on OM decomposition in the soils of the vernal pool transition zone. After 112 days of incubation, we observed slower decomposition rates in soils with the wettest conditions than soils that were subject to the longest dry period (*i.e.* 3 months). These results were consistent with Day and Megonigal (1993), and Neckles and Neill (1994) who respectively studied a natural swamp site with *in situ* and *ex-situ* experiments and a freshwater marsh, and showed that below-ground litter mass loss was slower in the sites with the highest water levels that were often continuous or periodically flooding versus not flooded. Straková et al. (2012) highlighted that litter and cellulose strip mass loss were higher in plots subject to a water table drawdown. Under the wettest conditions, anaerobic conditions may have led to slower decomposition relative to aerobic soils (Mettrop et al., 2014). Drought conditions are known to decrease microbial activity, especially at high temperatures (see Borken and Matzner (2009)). In our study, only 25% of the mean daily temperatures were higher than 25 °C. Our results suggest that the length of the drought period had less of an influence on microbial activity than the lack of oxygen.

The hydrological treatment involving the soil wetting after a dry period did not lead to differences in OM decomposition rates compared with the two other treatments although it has been shown that wetting a dry soil enhances microbial activity. In fact, in their review, Borken

and Matzner (2009) explained that a short dry period and a long wetting would increase cumulative C and N mineralization in the soil in comparison with a moist soil control. We developed two hypotheses to explain this result: 1) the quantity of water added after the drought period was unfavourable to the decomposers due to anaerobic conditions; 2) there were insufficient statistical replicates for the wet/dry/wet treatment. In fact, after 64 days of incubation, we expected significant differences between this treatment and the wet treatment but we could only see a trend (Figure 25). Under those conditions, we could not draw firm conclusion about the effect of soil rewetting on OM decomposition in soils.

2.6.2. Vegetation effects on OM decomposition

To test the influence of vegetation on OM decomposition in the transition zone of the vernal pools, as assessed within mesocosms, we used four vegetation treatments made of *Molinia*, *Sphagnum*, a mixture of both plant species and bare soil (no vegetation). At the end of 112 days of incubation, we observed, that decomposition rates were lower in the presence of *Molinia* tussocks associated with *Sphagnum* carpets than in the presence of *Sphagnum* carpets alone or with bare soil and the growing of *Molinia* on bare soil showed intermediate results. Therefore, the effect of *Molinia* on decomposition rates lead us to raise several hypotheses to explain the results.

First, while positive priming effects have been more often related, some studies have observed a negative priming effect, when root exudates led to a decrease of OM decomposition in soils (e.g. Loya et al. (2004) with *Eriophorum vaginatum*, a sedge also having a tussock life-form). Among the processes enumerated by Kuzyakov (2002), we judged that three of them could explain our results: (1) the plant roots could pick up the released exudates, leading to a decrease of C availability for microorganisms and a decrease of decomposition; (2) the presence of competition for mineral nitrogen between rhizosphere organisms and plant roots where the N uptake by the plants reduces microbial activity and consequently the OM decomposition; (3) a preferential substrate utilization where microorganisms would preferentially use easily degradable organic compounds, like root exudates, instead of more recalcitrant OM (e.g. the CS in our study). Plant root exudates can have positive effects on microorganisms, such that they could use some *Molinia* exudates for their metabolism (Leroy et al., 2017), or negative effects. In fact, some compounds have allelopathic or antimicrobial actions on soil microorganisms (reviewed in Hartmann et al. (2009) and Cipollini et al. (2012)). Siqueira et al

(1991) pointed out the negative impact of phenolics, which are mainly produced by plants, on microorganisms in soil processes, especially nitrogen cycles. To our knowledge, no study has found an allelopathic effect of *Molinia*. Timbal et al. (1990) intended to demonstrate such effect of *Molinia* on another plant species, *Quercus rubra*, but they could not differentiate an allelopathy from a distinct depressive effect: the presence of *Molinia* decreased the biomass of *Q. rubra* and the mycorrhizae. In our study case, decomposition rates observed in the presence of *Molinia* could be a results of both processes– negative priming effect and allelopathic effect.

Furthermore, many *Sphagnum* species are ecosystem engineers, which are able to modify their environment and to limit the establishment and growth of vascular species, especially by acidifying the soil and producing phenolic compounds (see Rydin et al. (2006) Chiapusio et al. (2013)). We thought that the presence of *Sphagnum* would have a negative effect on the decomposition rates but we did not observe such an effect because there was no significant difference between vernal pool soil revegetated with *Sphagnum* and bare soil (Figure 26). *Sphagnum* mosses produce phenolic compounds as secondary metabolites, which reduce the activity of hydrolases (Freeman et al., 2004) and potentially the OM decomposition rates in soils. These results are controversial according to the review of Min et al. (2015). Furthermore, in aerobic conditions like in water-saturated soils, the activity of phenol oxidase is lower. In our study, the recreated soil was not predominantly composed of peat and the *Sphagnum* carpets were quite young (< 1 year) and not very thick (approximately 0.5 to 3 cm). We expected that the compounds usually produced by living and dead *Sphagnum* and which influence decomposition and microorganism activity, uronic acids and phenolic compounds (Rydin et al., 2006), were absent or present at very low concentrations. Therefore, we believe that the effect of *Sphagnum* on OM decomposition was not strong relative to the effect of *Molinia*. It would be interesting to continue measurements in the future, to see whether a negative effect will appear with the development of a more mature *Sphagnum* carpet.

2.6.3. Experimental design and methodological remark

To maximize the sensitivity of the CS assay, the percentage of tensile strength loss should be approximately equal to 50% (Slocum et al., 2009; Tiegs et al., 2013). In our study, at the last withdrawal time, the percentage of tensile strength loss was between 70 and 90%. While the assay was sufficiently sensitive to detect some differences among our experimental treatments, a shorter incubation time may have therefore increased sensitivity of the CS assay

and revealed additional patterns. In addition, the interactions between soil moisture and vegetation, and between hydrological and vegetation treatments could not be always statistically tested due to the necessity of non-parametric tests. We also observed a high standard deviation for the treatment combining *Molinia* and *Sphagnum* after 64 days of incubation, underlining a high variability in the measurement of the tensile strength of the CS. This could be caused by differences in the soil characteristics between mesocosms. Whereas the homogenisation was maximized, we could not avoid technical artefacts. A future experimental design should increase the number of treatment replicates to prevent these issues.

2.7. Conclusion

This study highlighted the concomitant role of hydrology and vegetation on OM decomposition in the soils of the transition zone between vernal pools and forest. The results showed that both water-saturation of the soils and the presence of *M. caerulea* associated with *S. palustre* decreased decomposition rates, but we could not reveal the effects of the interaction of hydrological and vegetation treatments on the decomposition rates. The biology of *M. caerulea* has been described by Taylor et al. (2001) but very few studies link this species to OM decomposition in soils (among them, Gogo et al. (2011)), and more studies in laboratory and mesocosms are needed. Furthermore, contrary to our hypotheses, the presence of *Sphagnum* carpets did not lead to lower decomposition rates. In vernal pools, the layer peat thickness is not necessarily high. Our results in vernal pools suggest that the effect of young *Sphagnum* carpets on OM decomposition rates in soils was not different from the effect of bare soil. In order to better understand natural ecosystem functioning, an in situ experiments with thicker *Sphagnum* carpets could be more conclusive.

Small wetlands have a high potential to store carbon in amounts that are disproportionally high considering their small area (Cole et al., 2007), thus certain types of vernal pools may play an important role in carbon storage. However, their role in the carbon cycle is not yet fully understood. In spite of their carbon stocking potential and their importance for the maintenance of biodiversity, this wetland type is still understudied and underprotected. We therefore suggest further in situ studies in order to better understand the links between vegetation, hydrology and the decomposition processes in this wetland type.

Acknowledgements

We thank Diana Ethaiya and Justine Lawson for measuring the cotton strips tensile strength, as well as Romain Bodin, Aurélie Chateauneuf, Aurélie Thaureau, Bich Tran Ngoc, Marion Villeger and all the other students and people for their assistance during the mesocosms installation, the experiment field set up and monitoring. We also thank Laboratoire de Touraine (Indre-et-Loire, France) for the soil analyses and the Office National des Forêts' staffs for daily keeping an eye on our experiment. We are also grateful to Jean-Louis Janeau for his external review. This study was founded by Région Centre Val de Loire (GEREZOH project). This project is associated to the program of the UNESCO Chair "River Culture–Fleuves et Patrimoine".

References

- Alcaydé G. 1975. Carte géologique de la France à 1/50 000, feuille Chinon (486). Orléans: Bureau de recherches géologiques et minières.
- Alcaydé G, Rasplus L. 1971. Carte géologique de détaillée de la France (1/50 000), feuille Langeais (487). Orléans: Bureau de recherches géologiques et minières.
- Atkinson RB, Cairns JJ. 2001. Plant decomposition and litter accumulation in depressional wetlands: Functional performance of two wetland age classes that were created via excavation. *Wetlands* 21: 354-362.
- Battle JM, Golladay SW. 2007. How hydrology, habitat type, and litter quality affect leaf breakdown in wetlands on the gulf coastal plain of Georgia. *Wetlands* 27: 251-260.
- Benbi DK, Khosa MK. 2014. Effects of Temperature, Moisture, and Chemical Composition of Organic Substrates on C Mineralization in Soils. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 45: 2734-2753.
- Blagodatskaya E, Kuzyakov Y. 2008. Mechanisms of real and apparent priming effects and their dependence on soil microbial biomass and community structure: critical review. *Biology and Fertility of Soils* 45: 115-131.
- Borken W, Matzner E. 2009. Reappraisal of drying and wetting effects on C and N mineralization and fluxes in soils. *Global Change Biology* 15: 808-824.
- Bot A, Benites J. 2005. The Importance of Soil Organic Matter: Key to Drought-resistant Soil and Sustained Food Production. *FAO soils bulletin*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, p78.
- Boutin D. 1989. Carte des sols du département d'Indre-et-Loire (1 /50 000) - 1823: Langeais France: Institut national de la recherche agronomique (INRA), Chambre d'Agriculture de l'Indre-et-Loire.
- Boutin D. 1996. Carte des sols du département de l'Indre-et-Loire (1/50 000) - 1723: Chinon. France: Institut national de la recherche agronomique (INRA), Chambre d'Agriculture de l'Indre-et-Loire.
- Bridgham SD, Updegraff K, Pastor J. 1998. Carbon, nitrogen, and phosphorus mineralization in northern wetlands. *Ecology* 79: 1545-1561.
- Calhoun AJK, Mushet DM, Bell KP, Boix D, Fitzsimons JA, Isselin-Nondedeu F. 2017. Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a 'disappearing' ecosystem. *Biological Conservation* 221, Part B: 3-11.

- Capps KA, Rancatti R, Tomczyk N, Parr TB, Calhoun AJK, Hunter MJ. 2014. Biogeochemical Hotspots in Forested Landscapes: The Role of Vernal Pools in Denitrification and Organic Matter Processing. *Ecosystems* 17: 1455-1468.
- Chiapusio G, Jassey VEJ, Hussain MI, Binet P. 2013. Evidences of Bryophyte Allelochemical Interactions: The Case of Sphagnum. Cheema ZA, Farooq M, Wahid A editors. *Allelopathy: Current Trends and Future Applications*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p39-54.
- Cipollini D, Rigsby CM, Barto EK. 2012. Microbes as Targets and Mediators of Allelopathy in Plants. *Journal of Chemical Ecology* 38: 714-727.
- Clewell AF, Aronson J. 2013. *Ecological Restoration, Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession*: Island Press/Center for Resource Economics. 303p.
- Colburn EA. 2004. *Vernal pools: natural history and conservation*. Saline: McDonald & Woodward Pub. Co.
- Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, Duarte CM, Kortelainen P, Downing JA, Middelburg JJ, Melack J. 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10: 171-184.
- Day FP, Megonigal JP. 1993. The relationship between variable hydroperiod, production allocation, and belowground organic turnover in forested wetlands. *Wetlands* 13: 115-121.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.
- Duchaufour P, Blum WEH. 2001. *Introduction à la science du sol sol, végétation, environnement*. Paris: Dunod. 331p.
- Fennessy MS, Rokosch A, Mack JJ. 2008. Patterns of plant decomposition and nutrient cycling in natural and created wetlands. *Wetlands* 28: 300-310.
- Fontaine S, Barot S, Barre P, Bdioui N, Mary B, Rumpel C. 2007. Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply. *Nature* 450: 277-U210.
- Freeman C, Ostle NJ, Fenner N, Kang H. 2004. A regulatory role for phenol oxidase during decomposition in peatlands. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 1663-1667.

- Gessner MO, Chauvet E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications* 12: 498-510.
- Gingerich RT, Anderson JT. 2011. Litter decomposition in created and reference wetlands in West Virginia, USA. *Wetlands Ecology and Management* 19: 449-458.
- Goebel M-O, Bachmann J, Reichstein M, Janssens IA, Guggenberger G. 2011. Soil water repellency and its implications for organic matter decomposition – is there a link to extreme climatic events? *Global Change Biology* 17: 2640-2656.
- Gogo S, Laggoun-Défarge F, Delarue F, Lottier N. 2011. Invasion of a Sphagnum-peatland by *Betula* spp and *Molinia caerulea* impacts organic matter biochemistry. Implications for carbon and nutrient cycling. *Biogeochemistry* 106: 53-69.
- Graça MAS, Ferreira V, Canhoto C, Encalada AC, Guerrero-Bolaño F, Wantzen KM, Boyero L. 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100: 1-12.
- Gruber N, Friedlingstein P, Field CB, Valentini R, Heimann M, Richey JE, Romero Lankao P, Schulze E-D, Chen C-TA. 2004. The Vulnerability of the Carbon Cycle in the 21st Century: An Assessment of Carbon-Climate-Human Interactions. C. B. Field MRR editor. *The global carbon cycle*. Washington: Island Press, p45-76.
- Guenet B, Danger M, Abbadie L, Lacroix G. 2010. Priming effect: bridging the gap between terrestrial and aquatic ecology. *Ecology* 91: 2850-2861.
- Harrison AF, Latter PM, Walton DWH. 1988. Cotton Strip Assay: An Index of Decomposition in Soils. Cumbria, UK: Institute of Terrestrial Ecology. 176p.
- Hartmann A, Schmid M, Tuinen Dv, Berg G. 2009. Plant-driven selection of microbes. *Plant and Soil* 321: 235-257.
- Hill MO, Latter PM, Bancroft G. 1988. Standardization of rotting rates by a linearizing transformation. Harrison AF, Latter PM, Walton DWH editors. Cotton strip assay: an index of decomposition in soils. Grange-over-Sands: NERC/ITE, 21-24 (ITE Symposium, 24).
- Holgerson MA. 2015. Drivers of carbon dioxide and methane supersaturation in small, temporary ponds. *Biogeochemistry* 124: 305-318.
- Holgerson MA, Raymond PA. 2016. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. *Nature Geosci* 9: 222-226.
- InfoClimat. Climatologie de l'année 2016 à Tours - Parçais-Meslay.

- Inkley MD, Wissinger SA, Baros BL. 2008. Effects of drying regime on microbial colonization and shredder preference in seasonal woodland wetlands. *Freshwater Biology* 53: 435-445.
- IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources 2006. Rome: FAO, p128.
- IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO.
- Junk WJ, Wantzen KM. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications - an update. Welcomme RL, Petr T editors. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, p117-149.
- Kayranli B, Scholz M, Mustafa A, Hedmark A. 2010. Carbon Storage and Fluxes within Freshwater Wetlands: a Critical Review. *Wetlands* 30: 111-124.
- Kelley RH, Jack JD. 2002. Leaf litter decomposition in an ephemeral karst lake (Chaney Lake, Kentucky, USA). *Hydrobiologia* 482: 41-47.
- Kuzyakov Y. 2002. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science-Zeitschrift Fur Pflanzenernahrung Und Bodenkunde* 165: 382-396.
- Kuzyakov Y, Friedel JK, Stahr K. 2000. Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology & Biochemistry* 32: 1485-1498.
- Laguerre C, Kominoski JS, Danger M, Baudoin J-M, Lamothe S, Lambrigot D, Lecerf A. 2011. Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover. *Freshwater Biology* 56: 2059-2069.
- Latter PM, Bancroft G, Gillespie J. 1988. Technical aspects of the cotton strip assay in soils. *International Biodeterioration* 24: 25-47.
- Leroy F, Gogo S, Guimbaud C, Bernard-Jannin L, Hu Z, Laggoun-Défarge F. 2017. Vegetation composition controls temperature sensitivity of CO₂ and CH₄ emissions and DOC concentration in peatlands. *Soil Biology and Biochemistry* 107: 164-167.
- Loya WM, Johnson LC, Nadelhoffer KJ. 2004. Seasonal dynamics of leaf- and root-derived C in arctic tundra mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry* 36: 655-666.

- Marton JM, Fennessy MS, Craft CB. 2014. Functional Differences between Natural and Restored Wetlands in the Glaciated Interior Plains. *Journal of Environmental Quality* 43: 409-417.
- Mendelssohn IA, Sorrell BK, Brix H, Schierup HH, Lorenzen B, Maltby E. 1999. Controls on soil cellulose decomposition along a salinity gradient in a *Phragmites australis* wetland in Denmark. *Aquatic Botany* 64: 381-398.
- Mettrop IS, Cusell C, Kooijman AM, Lamers LPM. 2014. Nutrient and carbon dynamics in peat from rich fens and *Sphagnum*-fens during different gradations of drought. *Soil Biology and Biochemistry* 68: 317-328.
- Min K, Freeman C, Kang H, Choi S-U. 2015. The Regulation by Phenolic Compounds of Soil Organic Matter Dynamics under a Changing Environment. *BioMed Research International* 2015: 11.
- Mitsch WJ, Gosselink JG. 2007. *Wetlands*. Hoboken: John Wiley. 582p.
- Météo-France. Météo et climat, Données climatiques de la station de Tours.
- Neckles HA, Neill C. 1994. Hydrologic control of litter decomposition in seasonally flooded prairie marshes. *Hydrobiologia* 286: 155-165.
- Neher DA, Barbercheck ME, El-Allaf SM, Anas O. 2003. Effects of disturbance and ecosystem on decomposition. *Applied Soil Ecology* 23: 165-179.
- Office National des Forêts, Jammes D. 2003. Document d'objectifs Natura 2000 "Complexe forestier de Chinon Landes du Ruchard".
- Pabst S, Scheifhacken N, Hesselschwerdt J, Wantzen KM. 2008. Leaf litter degradation in the wave impact zone of a pre-alpine lake. *Hydrobiologia* 613: 117-131.
- Palik B, Batzer D, Kern C. 2006. Upland forest linkages to seasonal wetlands: Litter flux, processing, and food quality. *Ecosystems* 9: 142-151.
- Pouliot R, Rochefort L, Hogue-Hugron S. 2012. Site expérimental de culture de sphaigne Shippagan, Nouveau-Brunswick, Rapport d'activités 2003-2011. Canada: Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval (Québec), p57.
- Rier ST, Kuehn KA, Francoeur SN. 2007. Algal regulation of extracellular enzyme activity in stream microbial communities associated with inert substrata and detritus. *Journal of the North American Benthological Society* 26: 439-449.
- Rydin H, Gunnarsson U, Sundberg S. 2006. The role of *Sphagnum* in peatland development and persistence. Wieder RK, Vitt DH editors. *Boreal peatland ecosystems*: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p47-67.

- Siqueira JO, Nair MG, Hammerschmidt R, Safir GR, Putnam AR. 1991. Significance of phenolic compounds in plant-soil-microbial systems. *Critical Reviews in Plant Sciences* 10: 63-121.
- Slocum MG, Roberts J, Mendelssohn IA. 2009. Artist canvas as a new standard for the cotton-strip assay. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 172: 71–74.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Straková P, Penttilä T, Laine J, Laiho R. 2012. Disentangling direct and indirect effects of water table drawdown on above- and belowground plant litter decomposition: consequences for accumulation of organic matter in boreal peatlands. *Global Change Biology* 18: 322-335.
- Taylor K, Rowland AP, Jones HE. 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89: 126-144.
- Tiegs SD, Clapcott JE, Griffiths NA, Boulton AJ. 2013. A standardized cotton-strip assay for measuring organic-matter decomposition in streams. *Ecological Indicators* 32: 131-139.
- Tiegs SD, Langhans SD, Tockner K, Gessner MO. 2007. Cotton strips as a leaf surrogate to measure decomposition in river floodplain habitats. *Journal of the North American Benthological Society* 26: 70-77.
- Timbal J, Gelpe J, Garbaye J. 1990. Étude préliminaire sur l'effet dépressif de la molinie (*Molinia caerulea*) sur la croissance et l'état mycorhizien de semis de chêne rouge (*Quercus rubra*). *Annales Des Sciences Forestieres* 47: 643-649.
- Trettin CC, Davidian M, Jurgensen MF, Lea R. 1996a. Organic matter decomposition following harvesting and site preparation of a forested wetland. *Soil Science Society of America Journal* 60: 1994-2003.
- Trettin CC, Jurgensen MF, Grigal DF, Gale MR, Jeglum JR. 1996b. *Northern Forested Wetlands Ecology and Management*: Taylor & Francis.
- Van Breemen N. 1995. How sphagnum bogs down other plants. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 270-275.
- Van den Broeck M, Waterkeyn A, Rhazi L, Grillas P, Brendonck L. 2015. Assessing the ecological integrity of endorheic wetlands, with focus on Mediterranean temporary ponds. *Ecological Indicators* 54: 1-11.
- Vega LF, da Cunha CN, Rothaupt KO, Moreira MZ, Wantzen KM. 2014. Does Flood Pulsing Act as a Switch to Store or Release Sediment-Bound Carbon in Seasonal Floodplain

- Lakes? Case Study from the Colombian Orinoco-Llanos and the Brazilian Pantanal. *Wetlands* 34: 177-187.
- Vizza C, Zwart JA, Jones SE, Tiegs SD, Lamberti GA. 2017. Landscape patterns shape wetland pond ecosystem function from glacial headwaters to ocean. *Limnology and Oceanography*.
- Vysna V, Dyer F, Maher W, Norris R. 2014. Cotton-strip decomposition rate as a river condition indicator - Diel temperature range and deployment season and length also matter. *Ecological Indicators* 45: 508-521.
- Wantzen KM, Junk WJ, Rothhaupt K-O. 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia* 613: 151-170.
- Webster JR, Benfield EF. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-594.
- Young RG, Matthaai CD, Townsend CR. 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 605-625.
- Yu ZC. 2012. Northern peatland carbon stocks and dynamics: a review. *Biogeosciences* 9: 4071-4085.

TROISIEME PARTIE

RELATIONS INTERSPECIFIQUES

MOLINIA CAERULEA ET SPHAGNUM PALUSTRE

« Mais quelque part entre le Temps géologique et le Temps humain, dit Alma, il y avait autre chose : le «Temps de la mousse». »

« L'empreinte de toute chose »

Elizabeth Gilbert, 2014

Traduit par Pascal Loubet, Ed. Calmann-Lévy

1. Résumé

Les interactions entre les espèces, comme les plantes vasculaires et les bryophytes, sont connues pour structurer les communautés. Nous explorâmes les relations entre *Molinia caerulea* (L.) Moench (plantes vasculaires) and *Sphagnum palustre* L. dans des conditions humides et sèches pour savoir si la plante vasculaire pouvait faciliter la croissance des jeunes tapis de sphaignes. Nous utilisâmes des mesocosms extérieurs pour imiter les conditions naturelles rencontrées dans les mares forestières temporaires, spécifiquement dans la zone de transition mare-forêt, où le stress hydrique est particulièrement fort.

Trois traitements hydrologiques furent utilisés : des mésocosmes furent constamment gradés humides, d'autres furent conservés humides pendant deux mois, puis secs pendant deux mois, et de nouveau humides pendant deux mois et demi. Deux traitements de végétation furent également employés : la moitié des mésocosmes furent couverts par un tapis de sphaignes, les autres possédèrent un tapis de sphaignes et un touradon de Molinie. A la fin de l'expérimentation, des caractéristiques de la molinie et des traits fonctionnels des sphaignes furent mesurés comme le couvert de la canopée de la molinie, la biomasse et l'augmentation de la taille des sphaignes, et la concentration en N et C des tissus de sphaignes. Nous montrâmes que les conditions de sécheresse et la présence de la molinie, et non pas le couvert relatif de sa canopée, limitait la croissance des sphaignes. Tandis que le *Stress Gradient Hypothesis* (Bertness and Callaway, 1994) prédit que les environnements rudes favorisent les interactions positives, nos résultats suggérèrent une compétition pour les nutriments entre la molinie et les sphaignes. Dans un contexte de restauration écologique, les plantes vasculaires sont utilisées comme plantes compagnes pour réintroduire les espèces de sphaignes dans les zones humides. Des expérimentations testant d'autres espèces de plantes vasculaires ou d'autres espèces de sphaignes devraient être conduites dans le but d'améliorer la restauration des mares forestières temporaires à l'aide de plantes compagnes.

Mots clefs : facilitation, compétition, plante compagne, restauration écologique, mares forestières temporaires.

Effect of increased seasonal drought on *Molinia caerulea* and *Sphagnum palustre* relationship in vernal pools

Pauline Hervé

En collaboration avec :

- Line Rochefort, *Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval, Pavillon Paul-Comtois (local 3403), 2425, rue de l'Agriculture, Québec (QC) G1V 0A6 (Canada)*
- Fatima Laggoun-Defarge, *UMR INSU-CNRS 7327, Institut des Sciences de la Terre d'Orléans (ISTO) 1A rue de la Férollerie, 45100 Orléans*
- Sébastien Gogo, *UMR INSU-CNRS 7327, Institut des Sciences de la Terre d'Orléans (ISTO) 1A rue de la Férollerie, 45100 Orléans*
- Karl Matthias Wantzen : *UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours et Unesco Chair River Culture – Fleuves et Patrimoine*
- Francis Isselin-Nondedeu, *UMR CNRS 7324 CITERES (Cités, Territoires, Environnement et Sociétés), Université François-Rabelais de Tours ; UMR CNRS 7263-IRD 237 IMBE université d'Avignon et des pays de Vaucluse, Avignon Cedex 09*

Article en préparation pour Plant Ecology.

2. Abstract

Interactions between species, like vascular plants and bryophytes, are known to structure communities. We explored the relationship between *Molinia caerulea* (L.) Moench (vascular plant) and *Sphagnum palustre* L. in dry and wet conditions to assess if the vascular plant could facilitate the growth of young *Sphagnum* carpets. We used outdoor mesocosms to imitate the natural conditions occurring in vernal pools, especially in the pool-forest transition zone, where hydrological stress is particularly high.

Three hydrological treatments were used: mesocosms kept constantly wet, mesocosms wet during two months, then dry during two months and then rewetted during two-and-half months, and mesocosms wet during two months and then dry during four-and-half months. Two vegetation treatments were also employed: half the mesocosms were covered by a *Sphagnum* carpet alone, the others had a *Sphagnum* carpet and a *Molinia* tussock. At the end of the experiment, some *Molinia* characteristics and *Sphagnum* functional traits were measured like *Molinia* canopy cover, *Sphagnum* biomass and height increment, and N and C *Sphagnum* tissue contents. We showed that drought conditions and the presence of *Molinia*, not its relative canopy cover, decrease *Sphagnum* growth. While the Stress Gradient Hypothesis (Bertness and Callaway, 1994) predicted that harsh environments enhance positive interactions, our results suggested a competition for nutrients between *Molinia* and *Sphagnum*. In an ecological restauration context, vascular plants are used as nursing plants to reintroduce *Sphagnum* species in wetlands. Experiments testing others vascular plants species or other *Sphagnum* species should be conducted in order to improve the vernal pool restauration, using nursing plants.

Key-words: facilitation, competition, nursing plant, ecological restoration, seasonal forested pools.

Abbreviations

C: carbon

SGH: stress gradient hypothesis

N: nitrogen

Sphagnum: *Sphagnum palustre*

Molinia: *Molinia caerulea* (L.) Moench

3. Introduction

Relationships between plant species are known to influence and modify plant communities (Michalet, 2006). The variety and the levels of these relationships depend on the species traits, and on the intensity of stress and perturbations (Grime, 1977; Bertness and Callaway, 1994; Maestre et al., 2009a). Relationships can be positive, negative or neutral. For instance, Bertness and Callaway (1994) predicted that positive relationships, like facilitation, could be enhanced in harsh environment and that, in more favourable environments, competitive relationships should be more frequent. This concept is called the gradient stress hypothesis (SGH). It was refined by Maestre et al. (2009a), who added the influence of competitive or stress tolerant species trait in this predictive schema. Facilitation is a positive interaction between species defined by Bertness and Callaway (1994) as “non-consumer interactions among two or more species that positively affect at least one of the specie involved”.

Relationships between vascular plants is well explored (Gornall et al., 2011) but much fewer studies looked at the vascular plant-bryophyte interactions. Vascular plants can increase bryophyte growth, in terms of plant density, plant biomass (Heijmans et al., 2002; Malmer et al., 2003) and height growth (Pouliot et al., 2011). Indeed, the canopy of vascular plants can lead to the creation of a microclimate favourable to *Sphagnum* growth (see Brooker et al. (2008) and Graf and Rochefort (2010)), decreasing light intensity, limiting daily temperature variations and improving the relative humidity. *Sphagnum* also use vascular plants or inert structures as a scaffold (see in Pouliot (2011)). The impact of the presence of vascular plants or the influence of environmental stress on bryophytes have been examined using functional traits. Several traits can be measured (see the review of Cornelissen et al. (2007)). For example, *Sphagnum* physical traits linked to shoots (*e.g.* *capitulum* respiration, photosynthesis rates) and to canopy variables (*e.g.* numerical density, *capitulum* biomass, tissue N concentration) were used to explain trait variability among *Sphagnum* species and across habitats (Laing et al., 2014). Traits were also used to explore the effect of drought and neighbouring on *Sphagnum* biomass production, height increment, side-shoot production, C and N content, and tissue hyaline cells, which form a cell network for storing water in *Sphagnum* (Bu et al., 2013). Indeed, in this study, drought decreased *Sphagnum* growth.

Our study took place in the forest of Chinon (France), where natural and restored vernal pools are scattered within the forest matrix. These ecosystems are shallow freshwater wetlands, drying annually, that host rare habitats composed by *Sphagnum* carpets and hummocks, in which vascular plants are sprinkled (e.g. *Ericaceae* species and *Molinia caerulea* (L.) Moench). Due to their hydrological behaviour, vernal pools are stressful habitats for some plant species, especially in the pool-forest transition zone, also named the wetland ecotone. As predicted by the SGH, this zone could be a special place to observe competition and/or facilitation relationships between vascular plants and *Sphagnum* spp. In an ecological restoration context, plants which enhance the growth of another species can be used as a nursing plant. As we observed around the pools of our study site some *Molinia caerulea*-*Sphagnum* spp. associations, we made the assumption that the restoration of *Sphagnum* carpets could be facilitated by the presence of *Molinia*, a vascular plant developing a tussock form. *Molinia caerulea* (L.) Moench is a common European species (Dančák et al., 2012) found in diverse habitats such as moorlands and heathlands, with acid and sandy soil and, at least, temporary wet conditions. In such habitat, *Molinia* is often abundant, possibly dominating other species (Taylor et al., 2001). It possesses a large root system which can penetrate the soil up to 80 cm and could adapt itself to waterlog conditions, the roots tend to be horizontal close to the surface in waterlog conditions (Taylor et al., 2001).

This study was specifically designed to determine if the presence of *Molinia* in the transition zone “vernal pool-forest” could facilitate the growth of young *Sphagnum* carpets in a post-restoration context. Indeed, the first seasonal drought after the restoration could have a negative impact on the development of *Sphagnum*, because water deficiency decreases *Sphagnum* growth (see Laing et al. (2014)). We used *Sphagnum* functional traits and vascular plant characteristics to quantify the relationships between *Molinia* and *Sphagnum*, this combination being not tested yet whereas *Molinia* is present in wetlands. We assumed that, protected by the *Molinia* canopy which could create a micro-climate, *Sphagnum* could ensure their growth (density, biomass and length), even during the water-stress period. By extending the duration of this period, a switch in the relationship could happen if the environmental conditions become too harsh for both species.

4. Methods

4.1. Context

The study took place in the Chinon forest, France (47°12'53.3"N, 0°19'44.5"E) and was carried out with outdoor mesocosms from April to November 2016. This area has a temperate oceanic climate, where the mean annual temperature was 11.8 °C and the mean annual precipitation was 695 mm between 1981 and 2010 (Météo-France). During the experimental period, the mean temperatures and precipitations were measured at the Tours - Parçay-Meslay meteorological station, about 50 km from the study site (Figure 27).

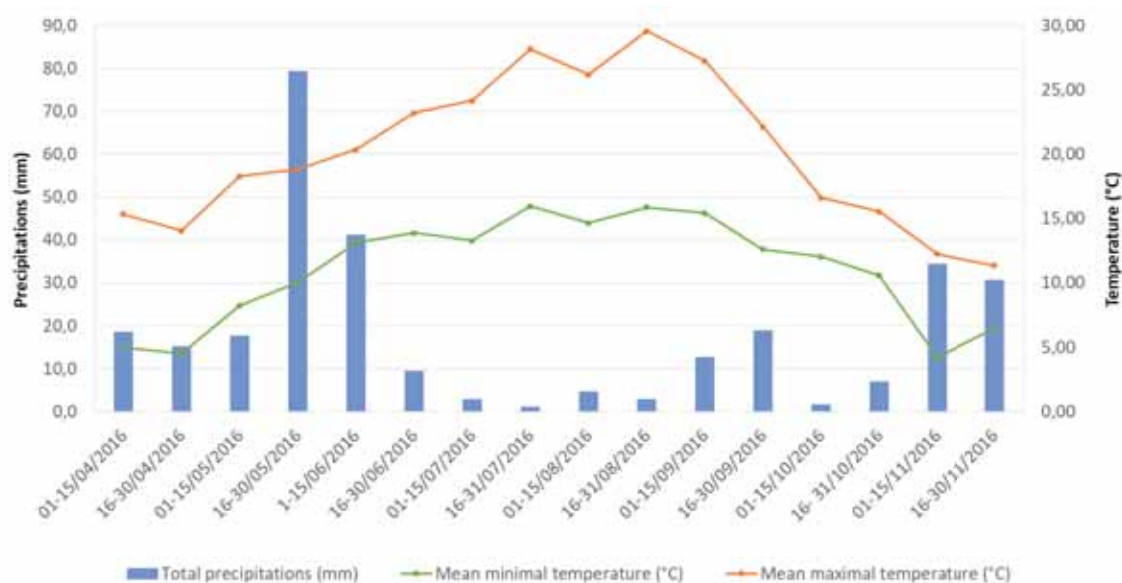


Figure 27. Mean minimal and maximal temperatures (°C) and total precipitations presented in fifteen days steps, measured at the Tours - Parçay-Meslay meteorological station during the experiment (April to November 2016) (InfoClimat).

Natural vernal pools are found in the Chinon forest. They are seasonal, drying up for two to six months a year during summer and autumn, and mainly filled by precipitations and surface runoff during winter and spring (presence of a perched water table). The water is poor

in nutrients, with a water conductivity around $76 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, and acidic with a pH close to 4.7 (unpublished data from the spring/summer 2016). The pools are under forest cover, mainly composed of *Quercus petrea* Liebl. and *Pinus sylvestris* L. The pools could be described in three parts: the pool centre which is the wettest part, the “pool – forest transition zone” which is a transition zone between the pool centre and the terrestrial zone (*i.e.* an ecotone), and the terrestrial zone which is very rarely inundated. In the pool-forest transition zone, the soil is often water-saturated along the year and the vegetation is composed of a mix of *Sphagnum* spp., such as *Sphagnum palustre* L., *S. subgenus subsecunda*, and vascular plants, such as *Molinia caerulea* (L.) Moench and *Erica scoparia* L. (Figure 28).



Figure 28. Natural vernal pools, observed from the bank (Chinon forest, France). At the forefront, the vernal pool-forest transition zone that is characterized by *sphagnum* spp. carpets and vascular plants. At the bottom, on the right, an example of *Molinia caerulea*-*Sphagnum* spp., mix.

4.2. Experimental design

4.2.1. Mesocosms

To imitate the ecosystem of the vernal pool transition zone, mesocosms were filled with top soil extracted in the forest nearby. Mesocosms were made of cylindrical plastic pots of 48 cm diameter and 36 cm height installed inside individual plastic basins (65 cm diameter, 37 cm height). The basins received rain water, but to avoid stagnation and algae development, the water was renewed several times, depending on water turbidity, weather conditions and the availability of rain water, and the basins were handy cleaned. Some holes were created in the pots to ensure the water exchange between pots and basins. Soil analysis were conducted in July 2016 on the mesocosms' soil, revealing a sandy loam texture (classification used in IUSS Working Group WRB (2015)) with 8.5% of clay, 21.4% of silt and 70.1% of sand (mean values). The chemistry analysis, realised on the fine soil fraction (< 2 mm) at 0-15 cm depth, gave more details about the soil characteristics:

- total organic carbon (TOC): 30.9 g.kg^{-1} (determined by sulfochromic oxidation, standard method ISO14235²),
- organic matter (OM) content: 6.18% (% OM = $3.09\% \text{ TO} \times 2$ (Duchaufour and Blum, 2001)),
- carbonates: 0% (measured after acidification sample, standard method NF ISO10693¹),
- C/N ratio: 19,
- cation exchange capacity: 8 meq.100 g^{-1} ,
- exchangeable potassium, calcium and magnesium: $< 1\%$.

We disposed the mesocosms under shade sails to imitate the natural canopy cover in forest (between 65% and 70% of shading) and we protected them from overheating by adding a white wintering veil (geotextile made with polypropylene, 100 g.m^{-2}) around the basins. A net with 15 mm side mesh (polyethylene) was also installed to prevent bird incursions.

4.2.2. Treatments

Two vegetation treatments were used to evaluate the influence of *Molinia caerulea* (L.) Moench (latter called *Molinia*) on the growth of *Sphagnum palustre* L.

² Standards available on the AFNOR website: www.boutique.afnor.org/standards-books-information-products

(latter called *Sphagnum*) carpets. Veg1 consisted in a *Molinia* tussock planted in the centre of the pots associated with a *Sphagnum* carpet; Veg2 was an only *Sphagnum* carpet. The *Sphagnum* groundwork was based on a technical report written by Pouliot et al. (2012). The initial *capitulum* density was 1:5 of the natural density found around a natural vernal pool, that was about 0.13 *capitula* per cm².

Three hydrological treatments were used to test the effect of seasonal drought duration on the relationship between *Molinia* and *Sphagnum*. At the beginning of the experiment, all the mesocosms were kept wet during about two months and dry treatments began in July. Hydro1 had no drought period, in other words, the mesocosms were kept wet during the experiment. Hydro2 was two month dry and then rewetted during two-and-half months, and Hydro3 was four-and-half month dry.

4.2.3. Field monitoring and variable measurement

After six and a half months, a final monitoring was made and parameters relative to the growth of the *Molinia* and the *Sphagnum* were measured. Three sub-samples were collected per mesocosms, equidistantly distributed around the *Molinia* tussock or between themselves when the *Molinia* was absent. They were placed in a fridge until the laboratory measures began. The results for each sub-samples were mixed for analysis: the purpose was to eliminate a potential direction difference, which was not a target objective in this study.

First, the measures were carried out on fresh plants and, secondly, they were made on dry plants (Tableau 10). Four parts were defined on the fresh *Sphagnum* shoots: the *capitulum* (0-1 cm from the apex), the innovations, the living stem (called “stem” thereafter, 1 cm and more from the apex) and the dead stem. We considered as innovations small *capitula* with a diameter smaller than 2 mm, and as *capitula* domed and well-formed apices with a diameter bigger than 2 mm. Side-shoots were also counted: if a shoot had more than one *capitulum*, the number of *capitula* was equal to the number of side-shoots (e.g. one shoot with three *capitula* had also three side-shoots). The shoot length was calculated by adding living and dead stems coming from the same shoot. Once the measures on the fresh plant ended, the samples were dried at 45 °C during 72h at least, weighed (Sartorius TE64-0CE) and packed until elemental contents (i.e. C and N) were measured (EA Flash Thermo) by the laboratory ISTO (Institut des Sciences de la Terre d’Orléans).

Tableau 10. Variables measured on *Sphagnum* after 7.5 months, to assess their growth. The table presents the variable names, the measure units and the methods used. Variables were measured on the field or in the laboratory; on fresh or dry plants.

VARIABLES: FIELD MEASURES	UNITS	METHODS
<i>Sphagnum</i> carpet height	cm	Mean difference between the carpet height at the end of the experiment and the height after one month of growth
<i>Capitulum</i> density	Number per cm ²	Mean difference between the <i>capitulum</i> density at the end of the experiment and the initial <i>capitulum</i> density
<i>Molinia caerulea</i> cover	%	Percentage of <i>Molinia</i> cover relative to the mesocosm (pot) surface
VARIABLES : LABORATORY MEASURES ON FRESH PLANTS	UNITS	METHODS
<i>Capitulum</i> density	Number per cm ²	Mean difference between the number of <i>capitula</i> at the end of the experiment and the initial number of <i>capitula</i>
<i>Sphagnum</i> innovation density	Number per cm ²	Average number of <i>Sphagnum</i> innovations at the end of the experiment
Side-shoot density	Number per cm ²	Mean number of estimated side-shoots
Shoot density	Number per cm ²	Mean number of estimated shoot
Mean stem length	cm	Mean length of living stems
VARIABLES : LABORATORY MEASURES ON FRESH PLANTS	UNITS	METHODS
Mean dead parts length	cm	Mean length of dead <i>Sphagnum</i> parts, mostly dead stems and branches
Mean shoot length	cm	Sum of living and dead stems lengths when they belong to the same shoot

VARIABLES: LABORATORY MEASURES ON DRY PLANTS	UNITS	METHODS
Total <i>Sphagnum</i> biomass	mg.cm ⁻²	Mean dry mass of the <i>Sphagnum</i> carpets, including living and dead parts
<i>Capitulum</i> biomass	mg.cm ⁻²	Mean dry mass of <i>Sphagnum capitula</i>
Innovation biomass	mg.cm ⁻²	Mean dry mass of <i>Sphagnum</i> innovations
Stem biomass	mg.cm ⁻²	Mean dry mass of living stems
Dead part biomass	mg.cm ⁻²	Mean dry mass of dead parts, mostly stems and branches
Nitrogen content in <i>capitula</i>	%	Nitrogen content (all forms) in dry <i>Sphagnum capitula</i>
Nitrogen content in stems	%	Nitrogen content (all forms) in dry <i>Sphagnum</i> stems
Ratio [nitrogen in <i>capitula</i> /nitrogen in stems]	Ø	Dividing the nitrogen content in <i>capitula</i> by the nitrogen content in stem
Carbon content in <i>capitula</i>	%	Carbon content (all forms) in dry <i>Sphagnum capitula</i>
Carbon content in stems	%	Carbon content (all forms) in dry <i>Sphagnum</i> stems
Ratio [carbon in <i>capitula</i> /carbon in stems]	Ø	Dividing the carbon content in <i>capitula</i> by the carbon content in stem

4.3. Statistical analysis

To analyse the effects of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments, and the influence of *Molinia* canopy cover on the variables listed in Tableau 10, linear mixed models were used, with Hydro and Veg as fixed factor and the date at which the variables were measured as random factor (with a level of significance $\alpha = 0.05$), except for the field measures. Normal distribution and homogeneity of variances were checked by respectively using Shapiro and Bartlett tests; graphical representation of raw data and model residuals were also used to check both assumptions. When these assumptions were not met, Kruskal-Wallis rank sum tests were carried out (with a level of significance $\alpha = 0.05$). Least-squares means tests and Wilcoxon tests for independent data were then used as post-hoc tests in order to assess which treatment

differed from the other ones. Some correlation tests, between two variables at once, were conducted on field and laboratory variables. The variables were previously centred around the mean, by subtracting the variable means to each individual value, and scaled to their standard deviation, by dividing each centred individual value by the mean standard deviation. Then, Pearson r coefficients were calculated (with a level of significance $\alpha = 0.05$). Only a coefficient higher than $|0.7|$ was assumed to identify a strong correlation between two variables (Dormann et al., 2013).

Analysis were conducted with R software version 3.3.1 (Rstudio version 0.99.903), using the following packages: Hmisc for calculating correlations, lme4 and lmerTest for building linear mixed models, lsmeans for assessing differences between treatment after the linear mixed models were performed and corplot for graphically representing the correlation matrix. The figures were generated with ggplot2 package for R, Microsoft Office Excel 2013 and Inkscape version 0.92.

5. Results

5.1. *Sphagnum* density (laboratory)

Dry conditions (Hydro3) significantly decreased the number of *capitula*, of side-shoots and *Sphagnum* shoots compared to the wettest treatment (Hydro1). The number of innovations was not affected by the variations of water conditions (Figure 29). The treatment involving a wet-dry cycle (Hydro2) showed intermediate results between the wettest and the driest treatments, depending the considered response variable. The presence of *Molinia* made all the variable values decreased in comparison to the only carpet (Figure 30, Annexe 3). The effect of hydrological and vegetation treatments on the *capitulum* number counted in the field were similar to the *capitulum* number counted in the laboratory; these two variables were strongly correlated (Pearson r coefficient +0.75). Moreover, the canopy cover of *Molinia* affected any variables, only the presence/absence of the vascular plant mattered (Annexe 3).

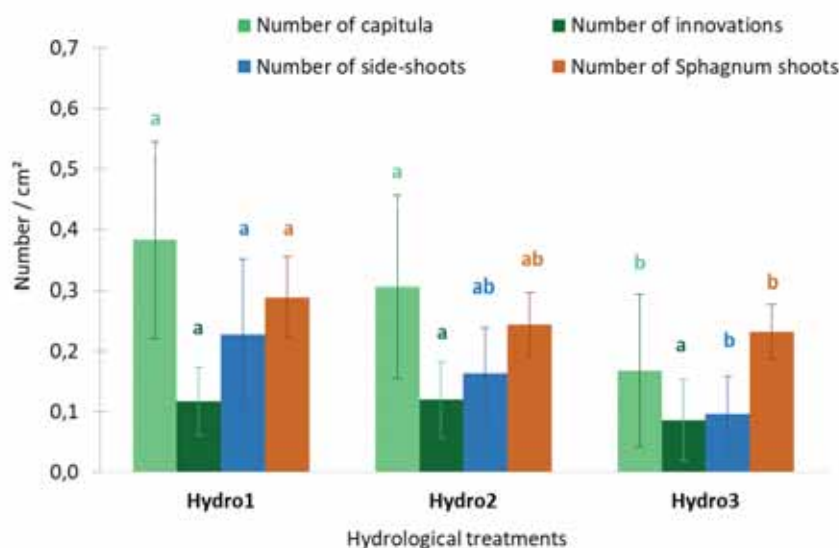


Figure 29. Mean number of *capitula*, innovations, side-shoots and *Sphagnum* stands per cm² according to the hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months. Letters a and b indicate difference between treatments.

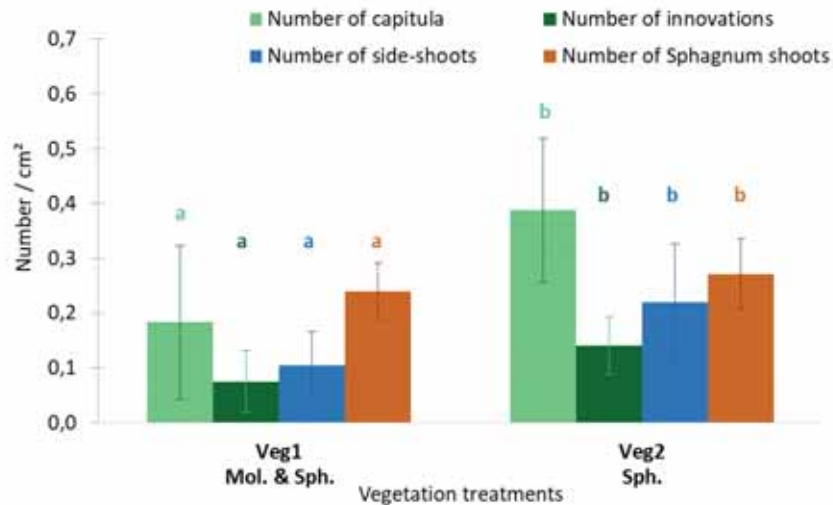


Figure 30. Mean number of *capitula*, innovations, side-shoots and *Sphagnum* stands per cm² according to the presence of *Molinia* (Mol. & Sph.) and its absence (Sph.). Letters a and b indicate difference between treatments.

5.2. *Sphagnum* biomass (laboratory)

The biomass of *capitula* and stems decreased with the dry conditions (Hydro3), like the mean total biomass, which was 14 mg.cm⁻² in wet conditions (Hydro1) and 11 mg.cm⁻² in dry conditions. The biomass of innovations followed the same trend (Kruskal-Wallis sum rank test) but the post-hoc test did not show difference (Figure 31, Annexe 4). The biomass of plant's dead parts was not significantly different between the dry (Hydro3) and the wet (Hydro1) conditions. Hydro2 showed intermediate results. The mean total biomass and the biomass of each *Sphagnum* part, except the dead part, were lower in presence of *Molinia* (mean total biomass: 9 mg.cm⁻²) in comparison with mesocosms without the vascular plant (mean total biomass: 14 mg.cm⁻², Figure 32, Annexe 4). The canopy density of *Molinia* did not affect any biomass, only the presence/absence of the vascular plant mattered (Annexe 4).

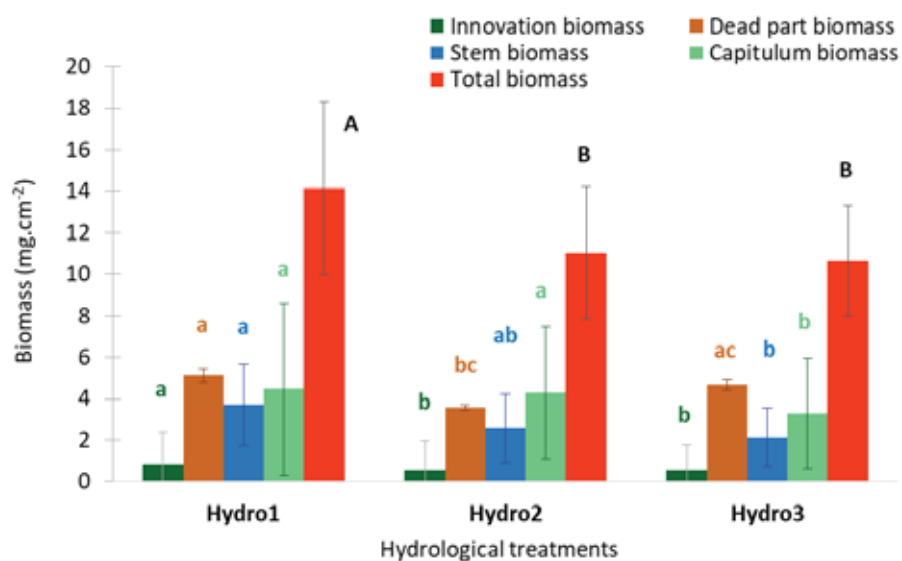


Figure 31. Mean dry mass of *Sphagnum* per cm², in function of the hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months. Letters a and b (lower and upper cases) indicate difference between treatments.

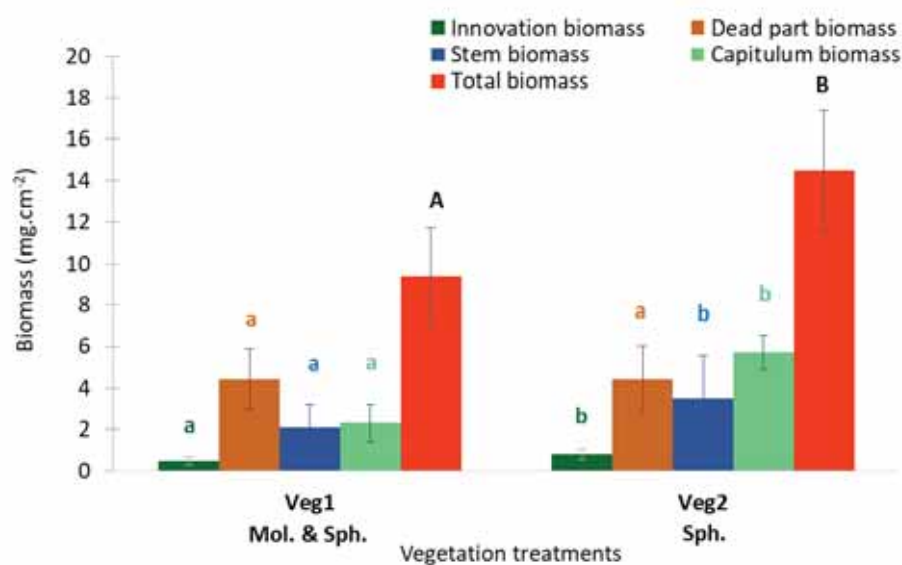


Figure 32. Mean dry mass of *Sphagnum* per cm², in the presence of *Molinia* (Mol. & Sph.) and in its absence (Sph.), expressed in function of the moss parts. Letters a and b (lower and upper cases) indicate difference between treatments.

5.3. *Sphagnum* length (field and laboratory)

Mean *Sphagnum* shoot length was not affected by drought (mean length was 2.4 cm) but the length of living stems decreased with the dry conditions (mean length in Hydro1 was 1.05 cm and 0.67 cm in Hydro3). *Sphagnum* carpet height measured on the field and the mean shoot length measured in the laboratory were not correlated (Pearson r coefficient +0.35, P -value > 0.05). We observed that the *Sphagnum* carpet height measured in the field was lower than the shoot length measured in the laboratory, probably because the shoots did not grow “strait up”. While carpet height was significantly affected by the hydrological conditions, the values were too small to be biologically considered (mean height in Hydro1 was 0.56 cm and 0.33 cm in Hydro3, Figure 33, Annexe 5). The presence or absence of *Molinia*, as well as the canopy cover, did not affect the mean stem length. The presence of *Molinia* only reduced significantly the mean shoot length (2.50 cm in Veg1 and 2.30 cm in Veg2), and the interaction between hydrological and vegetation treatments was significant in some cases (Figure 34, Annexe 5).

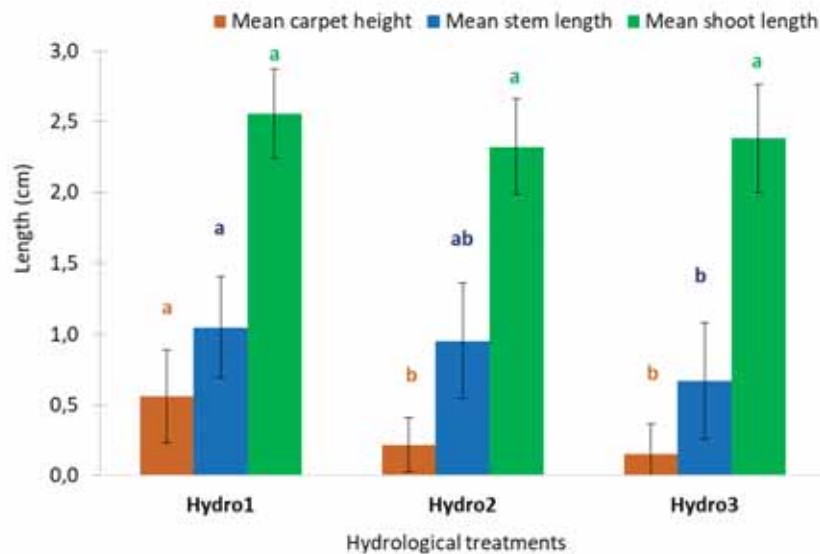


Figure 33. Mean *Sphagnum* carpet height measured in the field, mean stem and shoot length measured in the laboratory according to hydrological treatments: Hydro1 was kept wet, Hydro2 was dry for 2 months and then rewetted for 2.5 months, and Hydro3 was dry for 4.5 months.

Letters a and b indicate difference between treatments.

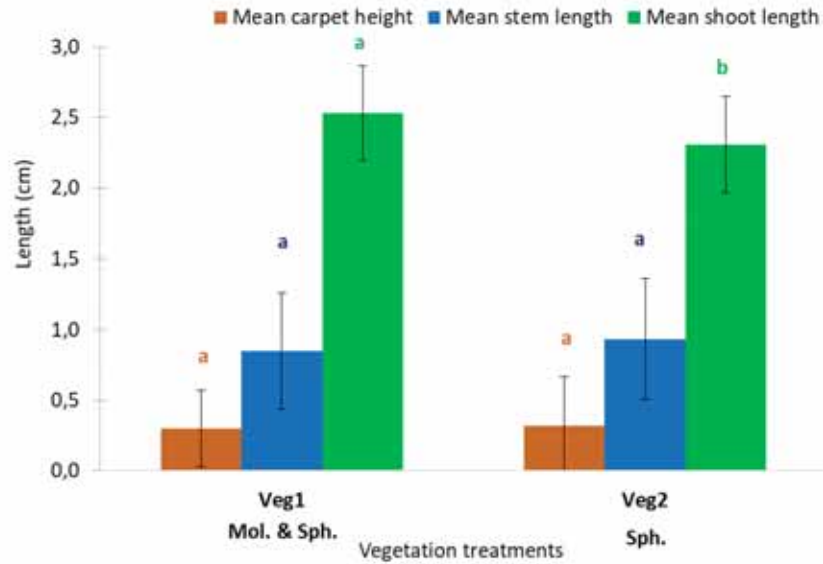


Figure 34. Mean *Sphagnum* carpet height measured on the field, mean stem and shoot length measured in the laboratory in the presence of *Molinia* (Mol. & Sph.) and in its absence (Sph.), expressed in function of the moss parts. Letters a and b (lower and upper cases) indicate difference between treatments.

5.4. *Sphagnum* chemical composition

Carbon content in *capitula* and stems were not influenced neither by the vegetation nor the hydrological treatments (Tableau 11). Nitrogen contained in stems, but not in *capitula*, was significantly higher when the *Molinia* was absent ($1.0\% \pm 0.2\%$ in Veg1 and $1.2\% \pm 0.3\%$ in Veg2), and nitrogen contained in both stems and *capitula* was higher in drought conditions ($0.9\% \pm 0.3\%$ in Hydro1 and 1.2 to $1.3\% \pm 0.1$ to 0.2% in Hydro2-Hydro3 in stems; $1\% \pm 0.2\%$ in Hydro1 and $1.3\% \pm 0.1$ to 0.2% in Hydro2-Hydro3 in *capitula*, Tableau 11, Tableau 12).

Tableau 11. Influence of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments on nitrogen and carbon contents in *capitula* and stems. Results are based on Kruskal-Wallis rank sum tests.

Significant p-values are bold ($\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	KRUSKAL-WALLIS CHI ²	P-VALUE
Nitrogen content in <i>capitula</i>	Hydro	16.641	0.0002
	Veg	0.077	0.782
Nitrogen content in stems	Hydro	18.755	8.46e⁻⁰⁵
	Veg	4.575	0.0324
Carbon content in <i>capitula</i>	Hydro	2.068	0.356
Carbon content in stem	Veg	1.198	0.274

Tableau 12. Influence of hydrological treatments on nitrogen contents in *capitula* and stems.

Results are based on post-hoc tests (Wilcoxon tests for independent data).

Significant p-values are in bold ($\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	P-VALUE
Nitrogen content in <i>capitula</i>	Hydro1 – Hydro2	0.002
	Hydro1 – Hydro3	0.002
	Hydro2 – Hydro3	0.15
Nitrogen content in stems	Hydro1 – Hydro2	0.0006
	Hydro1 – Hydro3	0.0005
	Hydro2 – Hydro3	0.395

6. Discussion

In this study, young *Sphagnum* carpets measured after one growth season (*i.e.* seven-and-half months) were influenced by both hydrological conditions and the presence of *Molinia caerulea*, a very abundant vascular plant in the *in situ* natural pools. Extreme drought decreased by *c.* 40% the number of *capitula* and side-shoots, and by 20 to 30% the number of innovations and shoots. The *capitulum* and total biomass were also reduced by *c.* 25% in water-stress conditions. These results were consistent with Bu et al. (2013) who found that the biomass, height and side-shoots for *Sphagnum palustre* from a Chinese peatland decreased by 50% in dry conditions (*i.e.* low water table during eleven weeks) compared to with wet conditions. *Sphagnum* hummock species are considered water-stress tolerant, at least in comparison to hollow species, but they still reach their maximum growth capacity in high water-table conditions (Rydin and McDonald, 1985; Bu et al., 2013). The decrease of carpet density and extent could enhance the evapotranspiration in the *Sphagnum* community. If *Sphagnum* grow above the water table, they have to be densely packed to avoid desiccation (Laing et al., 2014). Indeed, *Sphagnum* are devoid of stomata to regulate water evaporation, “transporting” water along their stems and branches.

The presence of *Molinia* did not facilitate the *Sphagnum* carpet growth as we supposed. The numbers of *capitula*, innovations, side-shoots and shoots, the shoot length and the biomass were lower in the presence the vascular plant. Cottongrass (*Eriophorum vaginatum* L.), a vascular plant found in wet and acidic habitats and forming a tussock like *Molinia*, was studied as nursing plant in peatlands. Tuittila et al. (2000) showed a positive influence of this species on the development of other species (bryophytes and vascular plants), partially due to the existence of a micro-climate. They also noticed than high water level was a determinant factor for the plant colonisation. Contrary to this study, Lavoie et al. (2005) could not differentiate the effects of hydrology and cottongrass on the development of moss species, and they refuted the facilitation hypothesis. Like in the study of Ma et al. (2015), the shading, caused by *Molinia* canopy in our study, did not explain the reduce growth of *Sphagnum* carpet in our study, only the presence or absence of the vascular plant mattered, whereas the canopy cover extended from 30 to 80% (*i.e.* 29% of the *Molinia* had a cover lower than 45%, 57% of them had a cover between 46 and 65%, and 15% of them a cover higher than 65%). Several studies showed that a vascular plant cover could decrease *Sphagnum* growth only if it is higher than 50% to 60%,

depending the authors (Heijmans et al., 2002; Pouliot et al., 2011). In our case, mesocosms were covered by shade sails which theoretically provided 65% to 70% of shade compared to full light. If we referenced the previous studies, the only presence of these sails could decrease the *Sphagnum* growth even if the species we tested, *Sphagnum palustre*, is found under forest cover.

The C content was not affected by the drought whereas the N content increased in *capitula* and stems with the drought. The unchanged C content could indicate that most of the C in *Sphagnum* tissues are structural. N content was also higher in mesocosms with *Sphagnum* carpets alone, revealing a likely competition for N, and broadly for nutrients, between *Molinia* and *Sphagnum* when the species are together. Photosynthesis was probably higher in *Sphagnum* with higher N content, because N content in plant tissues may be a predictor of the photosynthesis activity because N is a component of the Rubisco enzyme (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase) (Cornelissen et al., 2007).

Our results on nutrients tissue content and presence/absence of *Molinia* suggested a direct competition between *Molinia* and *Sphagnum*, especially for nutrients. Some studies showed competition relationships between vascular plants and bryophytes for resources (e.g. Bergamini et al. (2001), Gornall et al. (2011)) even if studies on position interactions between these groups are more frequent.

7. Conclusion

The gradient stress hypothesis (Bertness and Callaway, 1994) suggested that harsh environments are favourable to facilitation relationships between species. In our study, none of the *Sphagnum palustre* functional traits showed a growth of *Sphagnum* carpet of invidious enhanced by the presence of *Molinia caerulea*: the hypothesis of a positive relationship between these species can't be supported. We supposed that these species could notably compete for nutrients, even if field observations showed that both species occupy the same habitat. Linking our results to the SGH, the harsh conditions found in the vernal pool-forest transition zone did not enhanced positive relationships between *Molinia* and *Sphagnum* as predicted by Bertness and Callaway (1994) but competition, which is an alternative proposed by Maestre et al. (2009a) in their SGH refining.

This experiment was partly carried out for an ecological restoration purpose. Indeed, if we could have highlighted a favourable influence of *Molinia* on *Sphagnum*, this vascular could be used as a nurse plant for young *Sphagnum*, as it is done in peatland restoration projects, where the introduction of *Sphagnum* in degraded sites could be enhanced by the presence of another species (Picard, 2010; Pouliot et al., 2012). The question of *Sphagnum* reestablishment in vernal pools, with a high restoration success, and its technical implementation still need more research. Shading in the experiment should be lower than 50 to 60%, and the use of another vascular plant species or another *Sphagnum* species, like the subgenus *subsecunda*, may be used.

Acknowledgements

We thank Marielle Haton from ISTO (Institut des Sciences de la Terre d'Orléans, France) for measuring the elemental content in *Sphagnum* and Laboratoire de Touraine (Indre-et-Loire, France) for the soil analysis. We also thank the Office national des forêts' staffs, and the people and students who helped us during the mesocosms installation, the experiment field set up and monitoring, especially Hugo Basquin, Romain Bodin, Aurélie Chateauneuf, Aurélie Thureau, and Marion Villeger. This study was founded by Région Centre-Val de Loire (GEREZOH project). The project is associated to the program of the UNESCO Chair "River Culture–Fleuves et Patrimoine".

References

- Bergamini A, Pauli D, Peintinger M, Schmid B. 2001. Relationships between productivity, number of shoots and number of species in bryophytes and vascular plants. *Journal of Ecology* 89: 920-929.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Brooker RW, Maestre FT, Callaway RM, Lortie CL, Cavieres LA, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis JMJ, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- Bu Z-J, Zheng X-X, Rydin H, Moore T, Ma J. 2013. Facilitation vs. competition: Does interspecific interaction affect drought responses in *Sphagnum*? *Basic and Applied Ecology* 14: 574-584.
- Cornelissen JHC, Lang SI, Soudzilovskaia NA, During HJ. 2007. Comparative Cryptogam Ecology: A Review of Bryophyte and Lichen Traits that Drive Biogeochemistry *Annals of Botany*: 1-15.
- Dančák M, Duchoslav M, Trávníček B. 2012. Taxonomy and cytogeography of the *Molinia caerulea* complex in central Europe *Preslia* 84: 351-374.
- Dormann CF, Elith J, Bacher S, Buchmann C, Carl G, Carré G, Marquéz JRG, Gruber B, Lafourcade B, Leitão PJ, Münkemüller T, McClean C, Osborne PE, Reineking B, Schröder B, Skidmore AK, Zurell D, Lautenbach S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.
- Duchaufour P, Blum WEH. 2001. Introduction à la science du sol sol, végétation, environnement. Paris: Dunod. 331p.
- Gornall JL, Woodin SJ, Jónsdóttir IS, van der Wal R. 2011. Balancing positive and negative plant interactions: how mosses structure vascular plant communities. *Oecologia* 166: 769-782.
- Graf MD, Rochefort L. 2010. Moss Regeneration for Fen Restoration: Field and Greenhouse Experiments. *Restoration Ecology* 18: 121–130.

- Grime JP. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Heijmans MMPD, Klees H, Berendse F. 2002. Competition between *Sphagnum magellanicum* and *Eriophorum angustifolium* as affected by raised CO₂ and increased N deposition. *Oikos* 97: 415-425.
- InfoClimat. Climatologie de l'année 2016 à Tours - Parçais-Meslay.
- IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO.
- Laing CG, Granath G, Belyea LR, Allton KE, Rydin H. 2014. Tradeoffs and scaling of functional traits in *Sphagnum* as drivers of carbon cycling in peatlands. *Oikos* 123: 817-828.
- Lavoie C, Marcoux K, Saint-Louis A, Price JS. 2005. The dynamics of a cotton-grass (*Eriophorum vaginatum* L.) cover expansion in a vacuum-mined peatland, southern Québec, Canada. *Wetlands*: 25:64.
- Ma JZ, Bu ZJ, Zheng XX, Ge JL, Wang SZ. 2015. Effects of shading on relative competitive advantage of three species of *Sphagnum*. *Mires and Peat* 16.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199-205.
- Malmer N, Albinsson C, Svensson BM, Wallén B. 2003. Interferences between *Sphagnum* and vascular plants: effects on plant community structure and peat formation. *Oikos* 100: 469-482.
- Michalet R. 2006. Is facilitation in arid environments the result of direct or complex interactions? *New Phytologist* 169: 3-6.
- Météo-France. Météo et climat, Données climatiques de la station de Tours.
- Picard HF. 2010. Etablissement d'espèces de sphaignes dans un contexte de production de biomasse. Département de phytologie, Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation: Université Laval (Québec, Canada).
- Pouliot R. 2011. Initiation du patron de buttes et de dépressions dans les tourbières ombrotrophes boréales. Faculté des sciences de l'agriculture et de l'alimentation: Université Laval.

- Pouliot R, Rochefort L, Hogue-Hugron S. 2012. Site expérimental de culture de sphaigne Shippagan, Nouveau-Brunswick, Rapport d'activités 2003-2011. Canada: Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval (Québec), p57.
- Pouliot R, Rochefort L, Karofeld E, Mercier C. 2011. Initiation of *Sphagnum* moss hummocks in bogs and the presence of vascular plants: Is there a link? *Acta Oecologica* 37: 346-354.
- Rydin H, McDonald AJS. 1985. Tolerance of *Sphagnum* to water level. *Journal of bryology* 13: 571-578.
- Taylor K, Rowland AP, Jones HE. 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89: 126-144.
- Tuittila E-S, Rita H, Vasander H, Laine J. 2000. Vegetation patterns around *Eriophorum vaginatum* L. tussocks in a cut-away peatland in southern Finland. *Canadian Journal of Botany* 78: 47-58.

Annexe 3. Statistical results of the effect of hydrological and vegetation treatments on the *Sphagnum* density

Table a. Effects of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments on the *capitulum*, innovation, side-shoot and *Sphagnum* shoot numbers. Results are based on linear mixed models or Kruskal-Wallis rank sum tests (Kruskal-Wallis K_{HI}^2 values are underlined).

Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	F-VALUE OR <u>KW</u> <u>KHI²</u>	P-VALUE
<i>Capitulum</i> number	Hydro	15.407	1.26e⁻⁵
	Veg	41.322	1.48e⁻⁵
Innovation number	Hydro	<u>2.01</u>	0.366
	Veg	<u>12.4</u>	0.001
Side-shoot number	Hydro	<u>10.858</u>	0.004
	Veg	<u>12.629</u>	0.001
<i>Sphagnum</i> shoot number	Hydro	6.137	0.007
	Veg	4.349	0.045

Table b. Influence of hydrological treatments on the *capitulum*, innovation, side-shoot and *Sphagnum* shoot numbers. Results are based on post-hoc tests (Least-squares means or Wilcoxon tests for independent data). Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	ESTIMATE	T.RATIO	P-VALUE
<i>Capitulum</i> number	Hydro1 – Hydro2	0.077	1.973	0.133
	Hydro1 – Hydro3	0.214	5.480	< 0.0001
	Hydro2 – Hydro3	0.137	3.507	0.003
Side-shoot number	Hydro1 – Hydro2			<u>0.174</u>
	Hydro1 – Hydro3			<u>0.006</u>
	Hydro2 – Hydro3			<u>0.081</u>
<i>Sphagnum</i> shoot number	Hydro1 – Hydro2	0.045	2.469	0.051
	Hydro1 – Hydro3	0.061	3.423	0.005
	Hydro2 – Hydro3	0.016	0.945	0.618

Table c. Effect of canopy density of *Molinia* on *capitulum*, innovation, side-shoot and *Sphagnum* shoot numbers. Results are based on mixed linear models or Kruskal-Wallis rank sum tests (Kruskal-Wallis K_{HI}^2 values are underlined), according to two data sets: one included the value 0% when *Molinia* was absent, and the other one did not included the 0 values. Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	DATA	T-VALUE OR <u>KW</u> <u>KHI²</u>	P-VALUE
<i>Capitulum</i> number	With 0% cover	-4.879	1.74e⁻⁰⁵
	Without 0% cover	-0.731	0.474
Innovation number	With 0% cover	-3.818	0.001
	Without 0% cover	<u>9.9336</u>	0.446
Side-shoot number	With 0% cover	<u>10.858</u>	0.004
	Without 0% cover	<u>12.629</u>	0.001
<i>Sphagnum</i> shoot number	With 0% cover	<u>10.077</u>	0.524
	Without 0% cover	<u>8.8103</u>	0.550

Annexe 4. Effect of hydrological and vegetation treatments on *Sphagnum* biomass

Table a. Effects of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments on *Sphagnum* biomass including *capitula*, innovations, stems, dead plants and total biomass. Results are based on linear mixed model or a Kruskal-Wallis rank sum tests (Kruskal-Wallis KH^2 values are underlined). Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	F-VALUE OR <u>KW</u> <u>KH²</u>	P-VALUE
Capitulum biomass	Hydro	18.96	4.115e⁻⁰⁶
	Veg	396.766	< 2.2e⁻¹⁶
Innovation biomass	Hydro	<u>6.2424</u>	0.044
	Veg	<u>15.305</u>	9.15e⁻⁰⁵
Stem biomass	Hydro	5.065	0.013
	Veg	10.425	0.003
	Hydro * Veg	4.43	0.021
Dead part biomass	Hydro	4.882	0.014
Total biomass	Hydro	16.514	1.312e⁻⁰⁵
	Veg	74.882	8.007e⁻¹⁰

Table b. Influence of hydrological treatments on *Sphagnum* biomass including *capitula*, innovations, stems, dead plants and total biomass. Results are based on post-hoc tests: least-squares means or Wilcoxon tests for independent data (P-values underlined). Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

Variables	Treatments	Estimate	t.ratio	P-value
Capitulum biomass	Hydro1 – Hydro2	0.113	0.535	0.855
	Hydro1 – Hydro3	1.097	5.406	< 0.0001
	Hydro2 – Hydro3	0.984	5.022	0.0001
Innovation biomass	Hydro1 – Hydro2			<u>0.069</u>
	Hydro1 – Hydro3			<u>0.096</u>
	Hydro2 – Hydro3			<u>0.748</u>
Stem biomass	Hydro1 – Hydro2	1.133	2.2	0.086
	Hydro1 – Hydro3	1.568	3.115	0.011
	Hydro2 – Hydro3	0.135	0.88	0.657
Total biomass	Hydro1 – Hydro2	3.08	4.628	0.0002
	Hydro1 – Hydro3	3.45	5.394	< 0.0001
	Hydro2 – Hydro3	0.37	0.599	0.822

Table c. Effect of canopy density of *Molinia* on *capitulum*, innovation, stems, dead plants and *Sphagnum* total biomass. Results are based on mixed linear models or Kruskal-Wallis rank sum tests (Kruskal-Wallis K_{HI}^2 values are underlined), according to two data sets: one included the value 0% when *Molinia* was absent, and the other one did not included the 0 values. Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	DATA	T-VALUE OR <u>KW</u> <u>KHI²</u>	P-VALUE
Capitulum biomass	With 0% cover	<u>33.334</u>	0.0005
	Without 0% cover	<u>12.692</u>	0.241
Innovation biomass	With 0% cover	<u>20.601</u>	0.038
	Without 0% cover	<u>8.810</u>	0.55
Stem biomass	With 0% cover	<u>13.464</u>	0.264
	Without 0% cover	<u>11.29</u>	0.335
Dead part biomass	With 0% cover	<u>7.484</u>	0.759
	Without 0% cover	<u>8.541</u>	0.576
Total biomass	With 0% cover	<u>25.534</u>	0.008
	Without 0% cover	<u>10.769</u>	0.376

Annexe 5. Influence of hydrological and vegetation treatments on the *Sphagnum* length

Table a. Effects of hydrological (Hydro) and vegetation (Veg) treatments on *Sphagnum* length including mean carpet height measured in the field, mean stem and shoot length.

Results are based on linear mixed model.

Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	F-VALUE	P-VALUE
Mean carpet height	Hydro	11.66	0.0001
	Veg	0.09	0.77
	Hydro*Veg	3.31	0.047
Mean stem length	Hydro	4.88	0.015
Mean shoot length	Veg	4.56	0.039

Table b. Influence of hydrological treatments on *Sphagnum* length including mean carpet height measured in the field, mean stem and shoot length. Results are based on least-squares.

Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	TREATMENTS	ESTIMATE	T.RATIO	P-VALUE
Mean carpet height	Hydro1 – Hydro2	0.344	3.767	0.002
	Hydro1 – Hydro3	0.411	4.501	0.0002
	Hydro2 – Hydro3	0.067	0.735	0.745
Mean stem length	Hydro1 – Hydro2	0.144	1.168	0.481
	Hydro1 – Hydro3	0.383	3.074	0.011
	Hydro2 – Hydro3	0.238	1.984	0.136

Table c. Effect of canopy density of *Molinia* on *Sphagnum* carpet height, stem and shoot length. Results are based on Kruskal-Wallis rank sum tests ($\alpha = 0.05$), according to two data sets: one included the value 0% when *Molinia* was absent, and the other one did not included the 0 values. Significant p-values are in bold (level of significance $\alpha = 0.05$).

VARIABLES	DATA	KW KHI ²	P-VALUE
Mean carpet height	With 0% cover	3.894	0.97
	Without 0% cover	4.574	0.92
Mean stem length	With 0% cover	10.818	0.46
	Without 0% cover	10.266	0.42
Mean shoot length	With 0% cover	12.895	0.30
	Without 0% cover	10.598	0.39

DISCUSSION

« Like Frodo, these features [vernal pools] are unlikely saviors of the system (or the shire). But their size belies their strength. Just as the members of the Fellowship of the Ring had to trust Frodo to save the day, [Malcom] Hunter said scientists must invest in small natural features if they want to protect much of the world's biodiversity. »

*Sarah Kaplan, journaliste au Washington Post,
à propos du travail d'Aram Calhoun et Malcolm Hunter
(université du Maine, U.S.A.), le 10 juillet 2017*

L'étude du fonctionnement des mares forestières temporaires dans un contexte de restauration écologique, en termes de décomposition de la matière organique et d'interactions entre les espèces végétales, a constitué le cœur de ma thèse de doctorat. Deux échelles ont été utilisées : celle de la mare et de son micro-bassin versant (expérimentation *in situ*), et celle de la zone de transition mare-forêt qui représente l'écotone entre le milieu aquatique et le milieu terrestre (expérimentations *in situ* et en mésocosmes).

Les résultats des expérimentations à l'échelle de la mare montrent l'impact de la restauration sur la décomposition de la MO dans l'eau, processus qui fut choisi pour sa capacité à intégrer un grand nombre des caractéristiques du milieu, ainsi que les variables environnementales qui l'influencent. Les expériences à l'échelle de la zone de transition mare-forêt permettent d'une part de décrire les taux de décomposition de la MO dans le sol en fonction de la végétation et de la longueur des périodes de sécheresse, et d'autre part d'explorer les interactions entre *Molinia caerulea* et *Sphagnum palustre*.

La compilation de ces résultats, replacée dans une vision de restauration écologique, donne des précisions sur les actions à entreprendre pour restaurer le fonctionnement des mares forestières temporaires dégradées. Cependant, les scénarios de changement climatique à l'horizon proche (2050-2100) suggèrent des modifications des caractéristiques de ces écosystèmes, posant la question de leur devenir.

1. Restauration des mares forestières temporaires

L'objectif de la restauration écologique est d'assister le « *rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit* », en termes de structure, de fonctionnement et de biodiversité (Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, 2004; Fraser et al., 2015; Kollmann et al., 2016). La définition des caractéristiques de l'écosystème à restaurer peut se baser soit sur un écosystème naturel de référence non dégradé, dont les caractéristiques et le fonctionnement sont proches de ceux souhaités, soit en positionnant l'écosystème à restaurer sur une trajectoire écologique cible, tenant alors compte de la dynamique spatiale et temporelle du milieu (Clewett and Aronson, 2013).

L'application pratique des travaux de recherche présentés dans ce manuscrit réside dans la restauration écologique de ces zones humides. Kollmann et al. (2016) découpèrent les fonctions des zones humides en catégories, à savoir :

- les processus géomorphologiques (*e.g.* formation du sol),
- la dynamique de l'eau (*e.g.* disponibilité et flux d'eau),
- le cycle des nutriments (*e.g.* disponibilité),
- les dynamiques du carbone (*e.g.* stockage),
- la productivité (*e.g.* production de biomasse),
- la décomposition (*e.g.* minéralisation de la MO),
- les interactions trophiques (*e.g.* herbivorie et prédation).

En reprenant cette catégorisation, les recherches menées se sont concentrées sur la décomposition de la MO et sur les interactions biotiques, plus précisément les relations de facilitation et de compétition entre deux espèces végétales. La restauration des mares forestières temporaires est discutée ci-après à partir des résultats obtenus et des études scientifiques antérieures.

1.1. Principales caractéristiques des mares forestières temporaires

Les caractéristiques clefs des mares forestières temporaires du site d'étude (forêt de Chinon, France) sont présentées ci-dessous (voir *INTRODUCTION* et *PARTIE I.*). Elles peuvent également être attribuées à d'autres mares forestières temporaires présentes sous climat tempéré, voire boréal (Colburn, 2004; Arnaboldi and Alban, 2006; Calhoun et al., 2017) :

Hydrologie	• Alimentation par les précipitations, le ruissellement de surface, le débordement de la nappe phréatique (perchée) et absence de connexions permanentes avec d'autres masses d'eau. • Fréquentes variations des niveaux d'eau, avec un assèchement saisonnier de la mare pendant la période la plus chaude de l'année.
Morphologie	• Profondeur et forme variées de la mare et des berges. • Berges en pente douce, avec un gradient du bord de la mare vers le centre. • Faible superficie.
Physico-chimie de l'eau	• pH acide, eau oligotrophe pauvre en nutriments. • Faible conductivité électrique (60-110 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$).
Sol	• Présence obligatoire d'une couche d'argile dans le sol et absence de substrat carbonaté.
Contexte paysager	• Mares incluses dans une matrice forestière, avec des arbres à proximité immédiate de l'eau. • Faible distance séparant les mares les unes des autres (connectivité entre les habitats).
Végétation (mare naturelle)	• Strate muscinale, herbacée et arbustive répartie le long d'un transect hydrologique, en fonction des préférences écologiques des espèces (<i>e.g.</i> ensoleillement, inondation).

1.2. Restauration des mares forestières et de leurs micro-bassins versants

1.2.1. Dynamique naturelle de la MO

Les travaux de restauration des mares temporaires de la forêt de Chinon ont consisté à recréer leur morphologie, incluant la sinuosité et la pente des berges, à ouvrir la canopée arborée au-dessus de la mare et à réinstaurer l'hydrologie naturelle, notamment en bloquant des fossés de drainage (*PARTIE I.*). L'objectif des travaux étant de retrouver un « fonctionnement naturel » pour les mares, la question du succès de la restauration a été posée. Quatre ans après celle-ci, une étude comparative a été réalisée, dans laquelle la décomposition de la MO dans l'eau des mares était utilisée comme *proxy* du fonctionnement des mares naturelles et restaurées (*QUESTION 1³, PARTIE II.1.*). Les résultats ont montré que, contrairement à l'hypothèse initiale, les mares naturelles et les mares restaurées possédaient des taux de décomposition similaires ou, plus exactement, des potentiels cellulolytiques similaires. Ces résultats ne permettent cependant pas de savoir si le processus complet de décomposition est équivalent entre les deux types de mares car aucune mesure des communautés biotiques n'a été réalisée, notamment des populations microbiennes. Par conséquent, la seule mesure de l'activité cellulolytique sur une période donnée ne suffit pas à conclure sur la restauration complète de la fonction de décomposition.

La caractérisation des mares (*QUESTION 2*) montre que les variables du sol différenciaient les mares naturelles et restaurées, ainsi que le couvert en sphaignes (variable corrélée à celles du sol), ce qui était en partie prédit par l'hypothèse initiale. Les travaux de restauration ont consisté à extraire le sol forestier, enlevant ainsi une partie de la végétation. Les différences mesurées entre les mares naturelles et restaurées sont seulement les conséquences de ces travaux. En outre, la comparaison des taux de décomposition mesurés dans l'eau des mares naturelles et restaurées avec ceux mesurés en rivières par Tiegs et al. (2013) avec la même technique, révèle des taux plus faibles dans les mares. Les analyses du sol des mares montrent de plus un fort pourcentage de matière organique dans le sol du centre des mares naturelles (*i.e.* 49 ± 25 % dans les cinq premiers centimètres du sol), suggérant que toute la MO fraîche entrant dans l'écosystème ne se dégrade pas entièrement car l'activité de la faune

³ Fait référence à la question 1 présentée dans la problématique de la thèse.

associée à la dégradation de la MO est faible, ou la MO fraîche est difficilement dégradable, comme pour les espèces fortement lignifiées, ou la quantité de MO est très importante.

Pour guider les futures actions de restauration et mieux comprendre la décomposition dans les mares, les variables environnementales expliquant le mieux ses variations ont été recherchées (*QUESTION 3*), avec l'hypothèse que ces variables seraient le couvert en plantes vasculaires et en sphaignes. La température et l'hydrologie, c'est-à-dire l'inondation, l'assèchement et la fréquence des variations des niveaux d'eau, sont souvent désignées comme les paramètres clefs de la décomposition de la MO dans l'eau et le sol des zones humides (*PARTIES II.1. ET II.2.*). Les mares choisies pour analyser le fonctionnement des processus de décomposition possèdent une hydropériode et une profondeur similaires.

En termes de restauration, et en prenant comme postulat que les mares forestières naturelles accumulent de la MO non décomposée, il apparaît nécessaire de favoriser le couvert muscinal (sphaignes turfigènes préférentiellement) dans la mare afin de limiter une rapide décomposition de la MO. En effet, les résultats des expérimentations menées *in situ* (*PARTIE II.1.*) montrent que les taux de décomposition sont négativement influencés par la teneur en carbone organique total dans le sol, elle-même corrélée avec le couvert en sphaignes et les taux de MO, et positivement influencés par l'ouverture de la canopée arborée au-dessus de la mare. Une modification de l'ouverture de la canopée induirait une modification des communautés végétales (Calhoun et al., 2014) et favoriserait en particulier la croissance des sphaignes (photosynthèse). Ces bryophytes, présentes dans les mares naturelles, créent des substances défavorables à l'activité microbienne, comme les composés phénoliques (*e.g.* les publications de Freeman et al. (2004), Rydin et al. (2006) et Chiapusio et al. (2013)), elles sont difficilement biodégradables et peuvent produire beaucoup de biomasse. En tourbière, l'accumulation de MO est d'ailleurs favorisée par les sphaignes (Robroek et al., 2007) et ces bryophytes sont une cible privilégiée pour relancer la formation de tourbe (Rochefort, 2000) et restaurer la fonction puits de carbone (Samaritani et al., 2011). Même si certaines espèces supportent bien les conditions ombragées, telles que *Sphagnum palustre*, une ouverture suffisante de la canopée pendant les travaux de restauration doit être assurée afin de favoriser leur développement. Cependant, un degré d'ouverture trop grand pourrait également faire augmenter les taux de décomposition (*e.g.* photodégradation des molécules organiques, croissance des micro-organismes), sans oublier qu'une grande partie de la litière d'arbres entrant dans les mares provient des espèces de la zone terrestre adjacente (Palik et al., 2001).

1.2.2. Restauration de la zone de transition : *quid* de la molinie bleue ?

La molinie bleue est souvent considérée comme une espèce indicatrice de dégradation dans les écosystèmes humides, à cause de son expansion qui peut diminuer la présence d'autres espèces typiques et qui peut modifier les flux de carbone (Parc naturel régional des Vosges du Nord; Bensettiti et al., 2002; Laggoun-Défarge, 2011). Cette espèce est fortement présente autour des mares de la forêt de Chinon et dans l'ensemble du massif forestier.

La zone de transition mare-forêt (mare naturelle) est un des habitats de prédilection pour la molinie bleue (*Molinia caerulea* (L.) Moench), une graminée formant des touradons et dont le système racinaire peut atteindre 80 cm de profondeur. Cette plante vasculaire vit dans un large spectre d'habitats au sol acide ou basique mais présentant, au moins saisonnièrement, des conditions humides, comme dans la zone de transition. Elle s'adapte en effet aux conditions fluctuantes de la nappe phréatique notamment en modifiant l'orientation de ses racines (Taylor et al., 2001). Afin de caractériser le fonctionnement de la zone de transition, l'influence de la végétation (molinie et sphaignes) sur les taux de décomposition de la MO dans le sol a été testée (**QUESTION 5, PARTIE II.2.**). Les hypothèses initiales prévoyaient que les sphaignes, connues pour modifier leur environnement, feraient diminuer ces taux et que la présence de la molinie induirait une activité accrue des micro-organismes du sol grâce à l'exsudation de composés carbonés labiles. Les résultats montrent, au contraire, que les taux de décomposition (activité cellulolytique) sont plus faibles en présence de molinie et que les jeunes tapis de sphaignes ont eu une influence moindre ou négligeable. D'autre part, les taux de décomposition étaient plus grands lorsque le sol était soumis à des périodes de sécheresse que lorsqu'il était constamment humide en accord avec l'hypothèse initiale (**QUESTION 4**). Même si l'influence des plantes vasculaires sur les taux de décomposition de la MO ne fait pas l'unanimité parmi les scientifiques (voir la discussion de la **PARTIE II.2.**), les résultats précédents suggèrent que l'arrachage de la molinie du bord des mares pendant les travaux de restauration n'est pas nécessaire si l'objectif est d'obtenir un faible taux de minéralisation de la MO dans la zone de transition. La gestion de la molinie a fait l'objet de plusieurs publications car cette espèce limite le développement des autres plantes dans les milieux humides. Peu de méthodes efficaces existent pour ralentir son développement, hormis la coupe pluriannuelle (Milligan et al., 2004), l'application d'herbicide (Marrs et al., 2004) et l'arrachage. Une remarque est tout de même soulevée : la molinie préférant des niveaux d'eau fluctuants plutôt qu'une inondation constante, la mise en pratique des deux résultats précédents ne semble pas judicieuse.

L'influence de la molinie sur la croissance des sphaignes a également été examinée en mésocosmes, ces dernières formant des tapis et des buttes dans la zone de transition, un habitat rare dans la région où est localisé le site d'étude (*QUESTION 6*). Contrairement à l'hypothèse initiale, la molinie limite la croissance des sphaignes, que ce soit en termes de biomasse, d'élongation ou de densité des brins, et les résultats de l'étude suggèrent une compétition entre la plante vasculaire et les sphaignes. Bien que ces bryophytes soient capables de capter l'azote atmosphérique, notamment grâce à leur association avec des micro-organismes fixateurs d'azote (Weston et al., 2015), les faibles concentrations d'azote dans les tissus de sphaignes laissent supposer une compétition pour cet élément, le substrat forestier utilisé dans les mésocosmes étant pauvre en nutriments. De plus, même si cela ne fut pas montré pendant l'étude, il est possible que les deux espèces aient également été en compétition pour l'eau, les périodes de sécheresse testées ayant été assez longues (jusqu'à quatre mois sans eau). La molinie est capable de puiser l'eau en profondeur dans le sol mais les sphaignes ne possèdent pas de racines et sont dépendantes de la distance à la nappe phréatique. Les espèces de buttes, comme *Sphagnum palustre*, sont moins sensibles à la dessiccation que les espèces de dépressions (Robroek et al., 2007), mais une sécheresse prolongée provoque une diminution de l'élongation, de la biomasse et de la densité (Robroek et al., 2007; Bu et al., 2013), comme ce fut le cas dans l'expérimentation.

Un dilemme semble alors se poser : lors de la restauration des mares forestières temporaires, doit-on laisser la molinie sur la bordure des mares et dans la zone de transition, sachant qu'elle peut favoriser une lente décomposition de la MO mais également être défavorable au maintien et à la croissance des jeunes tapis de sphaignes, qui forment des habitats rares et contribuent à l'accumulation de la MO ?

Une des réponses à cette question pourrait se trouver dans le compromis et dans la mise en place de patches de végétation. En effet, comme montré précédemment, le degré d'ouverture de la canopée influence le fonctionnement de la mare. Il pourrait donc y avoir des zones plus fortement arborées et des espaces plus ouverts (*i.e.* canopée moins dense) autour des mares et dans la zone de transition, qui seraient favorables à l'installation d'espèces herbacées et muscinales et qui s'avèrent essentiels à certains groupes faunistiques, comme les amphibiens (Arnaboldi and Alban, 2006; Calhoun et al., 2014). L'une des craintes liées à la mise à nu du sol pendant la restauration est l'installation d'espèces envahissantes (Arnaboldi and Alban, 2006; Calhoun et al., 2014; Schlatter et al., 2016). La molinie, par son expansion rapide, pourra limiter le développement de ces espèces. Cependant, des zones dépourvues de molinie sont

également nécessaires afin de réinstaller des tapis de sphaignes. Certaines plantes vasculaires ont été étudiées pour leurs atouts de plantes compagnes mais ce n'est pas le cas de la molinie pour *Sphagnum palustre*. D'autres espèces de plantes vasculaires pourraient être testées dans ces relations de facilitation-compétition avec cette bryophyte et avec des densités différentes mais le simple ajout d'un paillage (*e.g.* Rochefort et al. (2003)) ou d'un enchevêtrement de fins branchages (Rochefort L., communication personnelle) sur les jeunes tapis pourrait être suffisant pour leur assurer une croissance optimale pendant la première année, si aucun dérangement causé par les mammifères sauvages (*e.g.* sangliers, cervidés) n'est observé. Quelques conseils pratiques pour l'installation des tapis de sphaignes sont donnés ci-dessous.

Il peut également être intéressant de réinstaller des plantes vasculaires typiques des mares forestières temporaires, comme les carex pour les mares du site d'étude de Chinon, afin d'augmenter plus rapidement la richesse spécifique et d'accélérer le rétablissement de la végétation. Deux techniques ont été comparées dans une revue de littérature (Palma and Laurance, 2015) : le semis de graines et la plantation d'individus développés. Plus d'espèces sont employées lorsque le semis est utilisé pour la restauration mais les taux de survie sont meilleurs lorsque les individus sont plantés. Les études qui décrivent les causes de la mort des espèces mirent en avant les conditions environnementales comme la sécheresse, la dessiccation et le substrat, ainsi que les interactions entre les espèces, comme la compétition et l'herbivorie. La culture des espèces jouerait un rôle important dans la survie des plants puisque que les vieux plants seraient plus résistants aux conditions environnementales difficiles. Palma and Laurance (2015) soulignèrent des aspects intéressants dans le choix des espèces végétales, à savoir la disponibilité des espèces, leurs traits fonctionnels et leur valeur économique.

**QUELQUES CONSEILS POUR L'IMPLANTATION DES SPHAIGNES
AUTOUR DES MARES FORESTIERES TEMPORAIRES**

Adaptation des pratiques en tourbières
(Rochefort et al., 2003; Pouliot et al., 2011; Pouliot et al., 2012)
et notes issues des expériences en forêt de Chinon (mésocosmes)

**Collection des sphaignes
à partir d'un site donneur**

- S'assurer que la ressource en sphaignes est suffisante (*e.g.* couvert > 50 % en tourbières)
- Récolte parcimonieuse à la main
- Prendre en compte le statut de protection des espèces ou des habitats

Sphagnum farming

- Lors que la ressource naturelle n'est pas suffisante, il est possible de conserver et de multiplier les sphaignes en vue de les introduire sur le site à restaurer (*voir les dispositifs expérimentaux des parties II.2. et III*)

Préparation du site à restaurer

- S'assurer que les conditions hydrologiques sont semblables à celles des mares de référence et qu'elles sont favorables aux sphaignes au moment de l'installation (*i.e.* niveau d'eau assez haut mais pas d'inondation)

Implantation

- Utiliser des sphaignes entières ou fragmentées
- Densité site donneur : site à restaurer = 1 : 10
- Printemps ou automne

Protection des sphaignes

- Utilisation d'une plante compagne ou d'une structure à grimper
- Couvert de paille ou de branchages
- En fonction des espèces, l'ombrage peut être nécessaire

Suivi

- Si les *capitula* deviennent blancs ou les pointes des branches noires, les conditions hydrologiques ne sont pas optimales pour les sphaignes
- Vérifier que les tapis ne se font pas coloniser à outrance par d'autres espèces

2. Devenir des mares forestières temporaires dans le contexte du changement climatique

2.1. Rappel des scénarios de changement climatique

Depuis 1950, de nombreuses observations ont montré une tendance générale au réchauffement climatique de la Terre. Ainsi la période comprise entre 1983 et 2012 fut la plus chaude depuis 800 ans, la température de la surface des océans (*i.e.* les 75 premiers mètres) s'est accrue de 0,11 °C par décennie entre 1971 et 2010, le niveau des mers a augmenté et les couvertures neigeuses et glaciaires ont diminué (Giec, 2014). Ces changements climatiques sont liés d'une part à des événements naturels, et d'autre part aux activités anthropiques, *via* l'émission des gaz à effet de serre (*i.e.* CO₂, CH₄ et N₂O). Le Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (Giec) établit des scénarios d'évolution, appelés depuis 2014 « profils représentatifs d'évolution de concentration (RCP) » (*Representative Concentration Pathways*). Des scénarios régionalisés pour la France métropolitaine et les régions d'outre-mer (Ouzeau et al., 2014) prévoient l'évolution des variables climatiques pour 2021-2050 et 2071-2100, en se basant sur les relevés climatiques de 1976-2005 et sur deux modèles de prédiction. Des disparités régionales existent mais les indications sur l'évolution du climat montrent une augmentation générale des paramètres climatiques, à l'exception des précipitations journalières et des vagues de froid (Tableau 13).

Tableau 13. Synthèse des scénarios de changements climatiques en France métropolitaine, d'après Ouzeau et al. (2014). Les valeurs moyennes sont présentées par saison pour la métropole (sauf si précisé autrement) et sont issues des modèles climatiques Aladin-Climat et WRF qui se basent sur les scénarios RCP4.5 et RCP8.5 du Giec. Une vague de chaleur est une « période anormalement chaude durant plus de cinq jours consécutifs » (Ouzeau et al., 2014). Les flèches rouges symbolisent une augmentation des valeurs des variables climatiques et les bleues, une diminution.

VARIABLES	SAISONS	TENDANCES	2021-2050	2071-2100
Température (°C)	Hiver		+ 0,8 à + 1,3	+ 2 à + 3,6
	Eté		+ 0,6 à + 1,3	+ 1,2 à + 5,3
Précipitations (mm/jour)	Hiver		+ 0,01 à + 0,41	+ 0,11 à + 0,85
	Eté		+ 0,08 à + 0,42	- 0,38 à - 0,32
Vagues de chaleur (jours)	Eté		+ 0 à + 5 (métropole)	+ 5 à + 10 (Ouest)
Froids extrêmes (jours)	Hiver		- 1 à - 6	- 2 à - 10
Précipitations extrêmes (%)			peu de changements	Jusqu'à + 5 %
Sécheresse estivale (jours)	Eté		+ 2	+ 2 à + 8
Vents violents		Prédictions contradictoires		

2.2. Influence potentielle du changement climatique sur le fonctionnement des mares forestières temporaires

2.2.1. Modification du fonctionnement hydrologique

Les scénarios de changement climatique prévoient des modifications des températures et des précipitations, influant sur l'hydrologie des mares temporaires (Brooks, 2009). L'augmentation des sécheresses estivales et des vagues de chaleur ainsi qu'une diminution des précipitations en été pourraient provoquer des périodes de sécheresse estivale plus prononcées. Pour l'année hydrologique 2016-2017, les faibles taux de précipitations dans la région de Chinon ont engendré un assèchement extrême des mares forestières, autant en termes de durée que de nombre de mares à sec (*PARTIE I.*). Cela a eu pour conséquence d'assécher complètement les tapis de sphaignes dans les mares naturelles et de provoquer une perturbation physique des zones de transition mare-forêt causée par la fouille des sangliers, qui cherchaient sans doute un endroit plus frais pendant l'été. Le fonctionnement des mares forestières temporaires est dépendant de la fréquence et de la durée des périodes d'inondation et de sécheresse. L'alimentation en eau provient principalement des précipitations, du ruissellement de surface ou de la fonte de la neige et de la glace dans les zones les plus froides (Colburn, 2004; Brooks, 2009). Une étude réalisée au Royaume-Uni montra d'ailleurs l'influence de la quantité des précipitations sur le nombre et la superficie des mares temporaires (Jeffries, 2016). L'assèchement des mares est quant à lui lié à l'évapotranspiration, qui est accrue en cas de hausse des températures, et à la présence des arbres à proximité des mares qui y puisent de l'eau.

De plus, l'augmentation des précipitations en hiver et surtout l'augmentation des précipitations extrêmes pourraient provoquer des changements hydrologiques brutaux, qui impacteraient la faune des mares mais également les processus écologiques influencés par l'hydrologie (Brooks, 2009).

2.2.2. Impact sur les communautés végétales

Comme dans la plupart des zones humides, les communautés végétales des mares forestières temporaires sont tributaires des conditions hydrologiques : elles sont organisées le long d'un gradient bordure-centre de la mare, la composition spécifique étant fortement corrélée à la profondeur maximale de la mare et à la période d'inondation (Gosejohan et al., 2017). La production de biomasse et l'abondance des plantes vasculaires et des bryophytes répondent différemment aux modifications hydrologiques (*i.e.* variation des niveaux d'eau) selon les espèces et leurs préférences écologiques (*e.g.* Breeuwer et al. (2009)).

Le *stress gradient hypothesis* (SGH) prédit que des conditions stressantes pour les espèces favorisent des relations de facilitation interspécifiques alors que la compétition dominerait dans les environnements plus favorables aux espèces (Bertness and Callaway, 1994). Cependant, si le stress est lié à une ressource, comme la ressource en eau, les relations de compétition sont les plus fréquentes (Maestre et al., 2009). Ainsi, l'augmentation des conditions de sécheresse au sein des mares forestières temporaires pourrait augmenter la compétition interspécifique. Les résultats de l'étude sur les relations molinie-sphaignes (**PARTIE III.**) suggérèrent une compétition de ces espèces pour les nutriments et potentiellement pour l'eau. Les habitats à sphaignes de la zone de transition pourraient être réduits par la sécheresse car la croissance des sphaignes est conditionnée par la disponibilité de la ressource en eau et celles-ci peuvent souffrir de l'éloignement de la nappe phréatique, en fonction des espèces. Il a été montré que l'élévation des températures — de 15 à 20 °C — augmentait la production de biomasse de *Sphagnum rubellum* Wilson et de *Sphagnum magellanicum* Brid. mais qu'une diminution du niveau de la nappe de 10 cm pouvait également réduire la production de biomasse de cette dernière et sa teneur en eau dans les *capitula* (Robroek et al., 2007). Les habitats de la zone de transition mare-forêt sont aussi occupés par des plantes vasculaires adaptées aux variations du niveau de la nappe, comme la molinie (Taylor et al., 2001), les rendant potentiellement plus compétitives que les bryophytes.

La diminution des niveaux dans les mares forestières consécutive à la diminution des précipitations en été affecterait également les espèces vivant dans le centre de la mare, même si la zone la plus profonde resterait la plus longtemps inondée.

2.2.3. Impact sur la décomposition de la matière organique

La décomposition de la matière organique dans les zones humides d'eau douce intègre de nombreux paramètres de l'écosystème (Young et al., 2008), dont les conditions hydrologiques et la température (*e.g.* Webster and Benfield (1986)). Comme le montre l'étude de la décomposition de la MO dans le sol de la zone de transition mare-forêt (**PARTIE II.2**), la saturation du sol en eau réduit les taux de décomposition, plus spécifiquement l'activité des micro-organismes, probablement en raison des conditions anoxiques. En hiver, les scénarios de changement climatique prévoient une hausse des précipitations en métropole entre 0,01 et 0,41 mm.jour⁻¹ à l'horizon 2021-2050. Les températures hivernales sont d'ores et déjà peu favorables à la décomposition de la MO, l'augmentation des précipitations pourrait prolonger la phase d'inondation dans les mares, retardant l'activité microbienne. En revanche, la diminution des précipitations au printemps et en été conduirait à l'aération du sol et à la minéralisation de la MO, jusqu'à ce que les conditions trop sèches amènent un ralentissement des activités des micro-organismes, comme le suggérèrent Capps et al. (2014) en observant les faibles taux de décomposition dans la zone terrestre comparés aux taux du centre des mares forestières. L'augmentation des températures favoriserait quant à elle l'activité des micro-organismes et donc la décomposition (*e.g.* voir Vega et al. (2014) pour un exemple de l'influence de l'inondation sur le stockage du carbone dans les masses d'eau temporaires).

L'étude de la décomposition de la MO (**PARTIE II.1**) montra que les taux de décomposition étaient accrus lorsque la canopée au-dessus des mares était ouverte, et qu'une forte concentration de carbone organique total dans le sol, lui-même relié au couvert en sphaignes et autres variables du sol, diminuait ces taux. La couverture en sphaignes dans la mare étant très dépendante de l'hydropériode, une augmentation de la durée de l'assèchement réduirait ce couvert. Beaucoup d'espèces de sphaignes sont difficilement biodégradables et en partie responsables de l'accumulation de la MO dans les zones humides mais la réduction de l'inondation favoriserait tout de même leur décomposition, ainsi que celle des plantes vasculaires, et la minéralisation du substrat tourbeux pour les mares les plus anciennes. En outre, Weston et al. (2015) signalèrent que la capacité des sphaignes à s'associer avec des micro-organismes fixateurs d'azote atmosphérique est notamment dépendante de la température et que l'impact du changement climatique sur cette association n'est pas connu.

Une modification de l'association pourrait rendre les sphaignes moins compétitives dans les milieux pauvres en nutriments.

Une des caractéristiques des zones humides est leur capacité à stocker le carbone, sous forme de MO non décomposée notamment, découlant de la stagnation de l'eau (conditions anoxiques), de la végétation abondante et parfois récalcitrante à l'activité des micro-organismes. Les mares forestières temporaires sont parfois qualifiées de *hotspots* biogéochimiques à cause de l'intensité des processus liés aux cycles du carbone et des nutriments (Capps et al., 2014; Holgerson, 2015; Holgerson and Raymond, 2016), en comparaison avec d'autres écosystèmes aquatiques ou terrestres (voir *INTRODUCTION*). Les études présentées dans ce manuscrit ne permettent pas de statuer sur la notion de *hotspot* mais il apparaît clairement que l'ensemble des processus et du fonctionnement des mares forestières temporaires pourrait être modifié directement ou indirectement par le changement climatique.

Bibliographie

- Arnaboldi F, Alban N. 2006. La gestion des mares forestières de plaine. Ile-de-France: Office national des forêts.
- Bensettiti F, Gaudillat V, Haury J. 2002. « Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 3 - Habitats humides. . française LD editor. Paris: MATE/MAP/ MNHN, p457.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 191-193.
- Breeuwer A, Robroek BJM, Limpens J, Heijmans MMPD, Schouten MGC, Berendse F. 2009. Decreased summer water table depth affects peatland vegetation. *Basic and Applied Ecology* 10: 330-339.
- Brooks RT. 2009. Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater systems of the forests of the northeastern United States. *Climatic Change* 95: 469-483.
- Bu Z-J, Zheng X-X, Rydin H, Moore T, Ma J. 2013. Facilitation vs. competition: Does interspecific interaction affect drought responses in *Sphagnum*? *Basic and Applied Ecology* 14: 574-584.
- Calhoun AJK, Arrigoni J, Brooks RP, Hunter ML, Richter SC. 2014. Creating Successful Vernal Pools: A Literature Review and Advice for Practitioners. *Wetlands* 34: 1027-1038.
- Calhoun AJK, Mushet DM, Bell KP, Boix D, Fitzsimons JA, Isselin-Nondedeu F. 2017. Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a 'disappearing' ecosystem. *Biological Conservation* 221, Part B: 3-11.
- Capps KA, Rancatti R, Tomczyk N, Parr TB, Calhoun AJK, Hunter MJ. 2014. Biogeochemical Hotspots in Forested Landscapes: The Role of Vernal Pools in Denitrification and Organic Matter Processing. *Ecosystems* 17: 1455-1468.
- Chiapusio G, Jassey VEJ, Hussain MI, Binet P. 2013. Evidences of Bryophyte Allelochemical Interactions: The Case of *Sphagnum*. Cheema ZA, Farooq M, Wahid A editors. *Allelopathy: Current Trends and Future Applications*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, p39-54.

- Clewell AF, Aronson J. 2013. Ecological Restoration, Principles, Values, and Structure of an Emerging Profession: Island Press/Center for Resource Economics. 303p.
- Colburn EA. 2004. Vernal pools: natural history and conservation. Saline: McDonald & Woodward Pub. Co.
- Fraser LH, Harrower WL, Garris HW, Davidson S, Hebert PDN, Howie R, Moody A, Polster D, Schmitz OJ, Sinclair ARE, Starzomski BM, Sullivan TP, Turkington R, Wilson D. 2015. A call for applying trophic structure in ecological restoration Restoration Ecology 23: 503–507.
- Freeman C, Ostle NJ, Fenner N, Kang H. 2004. A regulatory role for phenol oxidase during decomposition in peatlands. Soil Biology and Biochemistry 36: 1663-1667.
- Giec. 2014. Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat. Genève, Suisse: GIEC, p161.
- Gosejohan MC, Weisberg PJ, Merriam KE. 2017. Hydrologic Influences on Plant Community Structure in Vernal Pools of Northeastern California. Wetlands 37: 257-268.
- Holgerson MA. 2015. Drivers of carbon dioxide and methane supersaturation in small, temporary ponds. Biogeochemistry 124: 305-318.
- Holgerson MA, Raymond PA. 2016. Large contribution to inland water CO₂ and CH₄ emissions from very small ponds. Nature Geosci 9: 222-226.
- Jeffries MJ. 2016. Flood, drought and the inter-annual variation to the number and size of ponds and small wetlands in an English lowland landscape over three years of weather extremes. Hydrobiologia 768: 255-272.
- Kollmann J, Meyer ST, Bateman R, Conradi T, Gossner MM, Mendonça MdSJ, Fernandes GW, Hermann J-M, Koch C, Müller SC, Oki Y, Overbeck GE, Paterno GB, Rosenfield MF, Toma TSP, Weisser WW. 2016. Integrating ecosystem functions into restoration ecology—recent advances and future directions Restoration Ecology 24: 722–730.
- Laggoun-Défarge F. 2011. Fonctionnement et dynamique des tourbières Impact de l'anthropisation et du changement climatique. Géochimie: Université d'Orléans.
- Maestre FT, Callaway RM, Valladares F, Lortie CJ. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. Journal of Ecology 97: 199-205.
- Marrs RH, Phillips JDP, Todd PA, Ghorbani J, Le Duc MG. 2004. Control of *Molinia caerulea* on upland moors Journal of Applied Ecology 41: 398–411.

- Milligan AL, Putwain PD, Cox ES, Ghorbani J, Le Duc MG, Marrs RH. 2004. Developing an integrated land management strategy for the restoration of moorland vegetation on *Molinia caerulea*-dominated vegetation for conservation purposes in upland Britain *Biological Conservation* 119: 371–385.
- Ouzeau G, Déqué M, Jouini M, Planton S, Vautard R. 2014. Le climat de la France au XXI^e siècle. Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer. Direction générale de l'Énergie et du Climat, p62.
- Palik B, Batzer DP, Buech R, Nichols D, Cease K, Egeland L, Streblow DE. 2001. Seasonal pond characteristics across a chronosequence of adjacent forest ages in northern Minnesota, USA. *Wetlands* 21: 532-542.
- Palma AC, Laurance SGW. 2015. A review of the use of direct seeding and seedling plantings in restoration: what do we know and where should we go? . *Applied Vegetation Science* 18: 561–568.
- Parc naturel régional des Vosges du Nord. Tourbières et complexes tourbeux.
- Pouliot R, Rochefort L, Hogue-Hugron S. 2012. Site expérimental de culture de sphagnum Shippagan, Nouveau-Brunswick, Rapport d'activités 2003-2011. Canada: Groupe de recherche en écologie des tourbières, Université Laval (Québec), p57.
- Pouliot R, Rochefort L, Karofeld E, Mercier C. 2011. Initiation of *Sphagnum* moss hummocks in bogs and the presence of vascular plants: Is there a link? *Acta Oecologica* 37: 346-354.
- Robroek BJM, Limpens L, Breeuwer A, Schouten MGC. 2007. Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses *Plant Ecology* 190: 97-107.
- Rochefort L. 2000. *Sphagnum*: A Keystone Genus in Habitat Restoration. *The Bryologist* 103: 503-508.
- Rochefort L, Quinty F, Campeau S, Johnson K, Malterer T. 2003. North American approach to the restoration of *Sphagnum* dominated peatlands *Wetlands Ecology and Management* 11: 3-20.
- Rydin H, Gunnarsson U, Sundberg S. 2006. The role of *Sphagnum* in peatland development and persistence. Wieder RK, Vitt DH editors. *Boreal peatland ecosystems*: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p47-67.
- Samaritani E, Shrestha J, Fournier B, Frossard E, Gillet F, Guenat C, Niklaus PA, Pasquale N, Tockner K, Mitchell EAD, Luster J. 2011. Heterogeneity of soil carbon pools and fluxes in a channelized and a restored floodplain section (Thur River, Switzerland). *Hydrology and Earth System Sciences* 15: 1757-1769.

- Schlatter KJ, Faist AM, Collinge SK. 2016. Using performance standards to guide vernal pool restoration and adaptive management *Restoration Ecology* 24: 145–152.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Taylor K, Rowland AP, Jones HE. 2001. *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology* 89: 126-144.
- Tiegs SD, Clapcott JE, Griffiths NA, Boulton AJ. 2013. A standardized cotton-strip assay for measuring organic-matter decomposition in streams. *Ecological Indicators* 32: 131-139.
- Vega LF, da Cunha CN, Rothaupt KO, Moreira MZ, Wantzen KM. 2014. Does Flood Pulsing Act as a Switch to Store or Release Sediment-Bound Carbon in Seasonal Floodplain Lakes? Case Study from the Colombian Orinoco-Llanos and the Brazilian Pantanal. *Wetlands* 34: 177-187.
- Webster JR, Benfield EF. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567-594.
- Weston DJ, Timm CM, Walker AP, Gu L, Muchero W, Schmutz J, Shaw AJ, Tuskan AG, Warren JM, Wulschleger SD. 2015. Sphagnum physiology in the context of changing climate: emergent influences of genomics, modelling and host–microbiome interactions on understanding ecosystem function *Plant, Cell and Environment* 38: 1737-1751.
- Young RG, Matthaei CD, Townsend CR. 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 605-625.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les mares forestières temporaires sont de petites zones humides d'eau douce qui hébergent une forte biodiversité et qui sont le lieu de processus biogéochimiques intenses, en comparaison avec des écosystèmes de plus grande taille. Malgré la reconnaissance de la valeur des zones humides et la fragilité de ces écosystèmes, les mares forestières temporaires restent mal connues en termes de fonctionnement écologique. Les études réalisées dans le cadre de cette thèse de doctorat améliorent la connaissance du fonctionnement de ces écosystèmes à travers des expérimentations sur la décomposition de la matière organique (MO) et sur les relations interspécifiques plantes vasculaires-sphaignes. Deux échelles ont été utilisées : celle de la mare et de son micro-bassin versant forestier, et celle de l'écotone de la mare, appelé « zone de transition mare-forêt ». De plus, des mares dégradées du site d'étude (forêt de Chinon, France) ont été restaurées à partir de 2012, donnant l'opportunité d'observer l'impact de ces récents travaux de restauration sur le fonctionnement des mares.

Quatre ans après la restauration, les mares naturelles et restaurées de la forêt de Chinon affichent une activité cellulolytique potentielle similaire mais la méthode utilisée — des *cotton strips* incubés dans les mares en eau — ne permet toutefois pas d'accéder au processus global de décomposition de la MO. Les résultats de l'étude montrent également que les paramètres différenciant les mares naturelles des mares restaurées sont liés à l'excavation du sol et de la végétation présente dans le centre des mares dégradées pendant la restauration. Cela indique que les caractéristiques des mares naturelles, utilisées comme référence pour les travaux, ont été respectées. Dans l'ensemble des mares, l'ouverture de la canopée, la teneur en carbone organique du sol et le couvert en sphaignes (variable corrélée à celles du sol) sont les principaux facteurs influençant la décomposition de la MO dans l'eau. Dans la zone de transition mare-forêt, la décomposition de la MO dans le sol a été étudiée en mésocosmes et a montré que la saturation du sol en eau ainsi que la présence de la molinie (*Molinia caerulea* (L.) Moench), une espèce fortement implantée autour des mares du site d'étude, diminuent les taux de décomposition (i.e. activité cellulolytique). Des jeunes tapis de sphaignes se trouvaient également dans les mésocosmes mais ils ne semblaient pas avoir d'influence particulière sur la décomposition de la MO dans le sol alors que les sphaignes sont connues pour rendre leur environnement acide et humide, limitant l'activité des micro-organismes. L'espèce de sphaignes utilisée dans cette étude (*Sphagnum palustre* L.) est dite turfigène, c'est-à-dire qu'elle favorise la formation de tourbe. Dans les mares forestières naturelles, un fort pourcentage de MO a été mesuré dans les premiers horizons du sol. En partant du postulat que les mares accumulent effectivement de la MO, et donc du carbone organique, le rétablissement des tapis

et buttes de sphaignes turfigènes est souhaitable dans les mares restaurées car ils favorisent le stockage de la MO, en plus d'être des habitats rares dans la région. Une étude dans la zone de transition mare-forêt, reconstituée en mésocosmes, sur un éventuel effet de facilitation de la molinie envers les jeunes sphaignes (*Sphagnum palustre*) n'a pas montré d'effet positif de la molinie : une compétition pour les nutriments et pour la ressource en eau semble plutôt prendre le pas. L'origine de cette étude est en partie liée à des observations de terrain : au sein des mares naturelles, les sphaignes grimpent sur les touradons de molinie, laissant penser à un effet protecteur de la molinie. Une expérimentation en cours utilise des sphaignes du sous-genre *subsecunda* et donne des résultats un peu différents : les tapis âgés de 2,5 ans commencent à coloniser les touradons de molinie.

L'ensemble de ces résultats donne des indications pour la restauration écologique des mares forestières temporaires, notamment sur le rôle de la canopée arborée, de l'hydropériode et de la végétation sur la décomposition de la MO et sur les interactions plantes vasculaires-sphaignes. Ainsi, comme pour toute zone humide, l'hydrologie naturelle doit être rétablie ; la morphologie des berges et la profondeur de la mare doivent être variées, en particulier pour favoriser la biodiversité. La canopée arborée doit être suffisamment ouverte pour permettre la croissance et l'expansion des espèces de plantes vasculaires et des sphaignes, en respectant néanmoins des zones plus ombragées. Sur les bordures des mares et dans la zone de transition mare-forêt, des patchs de végétation pourraient être créés. Ils seraient constitués d'espèces de sphaignes et de plantes vasculaires dont la molinie qui ne serait pas coupée ou arrachée pendant les travaux de restauration.

De nouvelles questions émergent de ces études et d'autres restent en suspens : les mares forestières temporaires peuvent-elles être considérées comme des puits de carbone alors que leurs périodes de sécheresse annuelles favorisent la minéralisation de la MO ? Quels vont être les effets du changement climatique sur l'ensemble du cycle du carbone et des nutriments ? Les mares et leurs habitats vont-ils persister si les périodes de sécheresse s'accroissent ?

Une approche du changement climatique régionalisée dans la partie ouest et centrale de la France, réalisée en 2014, montre des variations de température et de pluviométrie en fonction des saisons. Ces modifications pourraient affecter plusieurs caractéristiques des mares forestières temporaires, comme l'hydropériode et la composition des communautés végétales. La restauration écologique des zones humides temporaires, en plus de tenir compte du fonctionnement de ces écosystèmes, devra à l'avenir considérer les prédictions climatiques à

court et moyen terme. Dans ce but, une compréhension globale des cycles du carbone et des nutriments est nécessaire avec, par exemple, la mesure des flux de carbone dans les mares et leurs micro-bassins versants, une quantification précise des entrées et des sorties de MO, et une modélisation du fonctionnement hydrologique qui tiendrait compte des activités anthropiques (*e.g.* l'exploitation forestière). Une datation du carbone organique stocké dans les mares naturelles donnerait également des indications sur l'évolution de la fonction stockage de carbone à une plus grande échelle temporelle. Des perspectives de recherches sur ces écosystèmes se situent aussi du côté de l'écologie végétale, particulièrement des interactions entre les espèces végétales, qui peuvent être utilisées pour la restauration écologique, et des interactions entre les espèces végétales et les micro-organismes du sol. Une des études sur la décomposition de la MO suggère notamment un *priming effect* négatif entre la molinie et les micro-organismes du sol, ce concept étant encore peu étudié en les milieux aquatiques et humides.



Pauline HERVÉ

Fonctionnement écologique des mares forestières temporaires naturelles et restaurées

Décomposition de la matière organique et relations interspécifiques



Résumé

Les mares forestières temporaires sont de petites zones humides d'eau douce, sujettes à de fortes dégradations. Le fonctionnement des mares naturelles et restaurées a été étudié en se basant sur les taux de décomposition de la matière organique (MO) et sur l'effet de facilitation d'une plante vasculaire (*Molinia caerulea*, molinie) sur la croissance des sphaignes (*Sphagnum palustre*). Les taux de décomposition de la MO dans l'eau ne différaient pas entre les mares naturelles et restaurées mais ils étaient influencés par la teneur en carbone organique du sol, l'ouverture de la canopée forestière et le couvert en sphaignes. Dans le sol de la zone de transition mare-forêt, ces taux étaient réduits par la saturation en eau et par un couvert molinie-sphaignes. La présence de la molinie diminuait la croissance des sphaignes, suggérant une compétition. Les résultats de cette étude contribuent à l'écologie de la restauration de ces mares et questionnent leur devenir dans un contexte de changement climatique.

Mots-clefs : mardelle, écotone, restauration écologique, compétition, cycle du carbone

Résumé en anglais

Vernal pools are small freshwater wetlands, subject to strong degradations. The functioning of natural and restored vernal pools was studied, based on organic matter (OM) decomposition rates and the facilitation effect of a vascular plant (*Molinia caerulea*, purple-moor grass) on *Sphagnum* growth (*Sphagnum palustre*). The rates of OM decomposition in water were not different between natural and restored pools, but they were influenced by soil organic carbon content, tree canopy openness and *Sphagnum* cover. In the soil of the pool-forest transition zone, these rates were reduced by water logging and by a *Molinia-Sphagnum* cover. The presence of *Molinia* decreased *Sphagnum* growth, suggesting a competition relationship. The results of this study contribute to the restoration ecology of vernal pools and raise the question of their fate in the climate change context.

Key-words: seasonal forest pools, ecotone, ecological restoration, competition, carbon cycle