

**ÉTUDE DE LA RÉPONSE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE
DE *BROMUS TECTORUM L.*, PLANTE INVASIVE
DE L'OUEST AMÉRICAIN, AU SEIN DE LA *MIXED-GRASS*
*PRAIRIE***

ORTMANS WILLIAM

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2011-2012

Co-PROMOTEURS: A. MONTY ET D. BLUMENTHAL

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le présent document n'engage que son auteur.

**ÉTUDE DE LA RÉPONSE AU CHANGEMENT CLIMATIQUE
DE *BROMUS TECTORUM L.*, PLANTE INVASIVE
DE L'OUEST AMÉRICAIN, AU SEIN DE LA *MIXED-GRASS*
*PRAIRIE***

ORTMANS WILLIAM

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET DES ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADEMIQUE 2011-2012

Co-PROMOTEURS: A. MONTY ET D. BLUMENTHAL

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui, d'une manière ou d'une autre, ont rendu possible la réalisation de ce travail, aussi bien au Colorado qu'en Belgique.

Au Colorado, je pense à...

Mon promoteur sur place, Monsieur Dana Blumenthal, qui m'a accueilli dès ma sortie de la navette me débarquant à Fort Collins, et qui a été disponible à tout moment pour répondre à mes nombreuses questions, mener à bien mon travail, ou m'aider à m'adapter à la vie dans cette nouvelle ville.

Mademoiselle Julie Kray, qui m'a beaucoup aidé sur le site *PHACE* et qui a également été disponible pour répondre à mes interrogations. Nos longues conversations sur le site et durant le long trajet y menant me manqueront.

Monsieur Daniel LeCain, pour ses conseils, son aide dans l'utilisation des appareils de l'*ARS*, sa générosité et sa conversation lors des épisodes de détente après le bureau.

Madame Ruth Hulfaer, qui m'a aidé à survivre confortablement les premiers jours après mon débarquement aux Etats-Unis, pour sa gentillesse, ainsi que son aide.

Alexandra Kumor, Bashir Safi, Zheng Li, Aria Drexler, pour leurs marques d'amitié, et les expériences vécues en leur compagnie.

Les membres de l'*ARS* pour leur accueil, et leur collaboration.

Marie Rusin, qui a dû me supporter trois mois de manière relativement intense, mais qui s'en est sortie. Les aventures fantastiques dans l'Ouest américain, les campings dans les parcs nationaux, les nuits dans les motels effrayants, et les liens d'amitié que nous avons tissés resteront gravés dans ma mémoire.

En Belgique, j'aimerais remercier...

Mon promoteur, Monsieur Arnaud Monty, pour tout le travail accompli afin de rendre possible mon voyage au Colorado. Son encadrement, sa patience, sa disponibilité et toutes ses remarques enrichissantes, m'ont permis de trouver mon chemin dans les méandres de la science.

Monsieur le Professeur Grégory Mahy, qui a été le premier à me parler de *Bromus tectorum L.* et de sa problématique, un soir d'excursion lors d'une « semaines forêt », dans une ambiance fort sympathique. Je le remercie également pour son appui tout au long des procédures administratives que nous avons dû traverser, ainsi que d'avoir rendu possible mon voyage au Colorado.

Messieurs les membres du Jury, pour l'attention qu'ils ont bien voulu porter à ce travail.

Monsieur Yves Brostaux, qui m'a patiemment aidé à me débattre avec SAS, dont l'installation défectueuse au SIG m'a donné du fil à retordre.

La faculté *Gembloux Agro-Bio Tech* pour l'octroi d'une bourse de mobilité, et l'unité *Biodiversité et Paysage* pour le financement du billet d'avion pour le Colorado.

Mes parents, pour leur enthousiasme, leur intérêt, leurs conseils et leur soutien.

Mes proches qui m'ont aidé à faire mes choix et m'ont soutenu. Je pense principalement à mon frère Édouard dont je suis fier, Céline Libeer qui m'a donné le goût de l'aventure, Marie Majerus dont l'enthousiasme est sans faille, Julien Filippi pour sa fidélité infatigable, Valéry Vallée pour sa curiosité et son soutien ces derniers mois, Valentin Renard et mes autres colocataires pour nos instants forts au kot, mes collègues TFistes, pour leurs petites astuces rédactionnelles, sans oublier la valeureuse Aurore Liégeois, qui a très gentiment participé à la grande chasse aux fautes d'orthographe lors de la relecture du document, et tous les autres que je ne peux citer, pour leurs encouragements, et leur amitié.

Ce travail de fin d'études demeurera une expérience personnelle très enrichissante, et mon séjour au Colorado, inoubliable.

« Le commencement de toutes les sciences, c'est l'étonnement de ce que les choses sont ce qu'elles sont. »

Aristote

RÉSUMÉ

L'objectif de ce travail de fin d'études est d'étudier l'influence probable du changement climatique sur une plante invasive de l'Ouest des États-Unis, le brome des toits (*Bromus tectorum L.*), dans un des écosystèmes envahis : la *mixed-grass prairie*. Cette graminée, présente depuis plus d'un siècle aux États-Unis, provoque des dégâts, allant d'une perte de biodiversité à de grands feux, anormalement intenses et répandus.

J'ai eu l'opportunité de rejoindre une équipe de scientifiques du Colorado, travaillant pour le département de l'Agriculture américain (U.S.D.A.). Sur place, j'ai pu récolter des mesures au sein d'une expérience de grande ampleur : l'expérience P.H.A.C.E. (*Prairie heating and CO₂ enrichment*).

Une des facettes de cette expérience s'attache au brome, à l'étude de son développement au sein de différents traitements : irrigation, présence ou non de la végétation indigène, augmentation de la température ambiante, et enrichissement en CO₂.

J'ai donc mesuré différents traits de croissance, et j'ai pu également disposer de données similaires, récoltées l'année passée. Le traitement de celles-ci a révélé que *B. tectorum* ne réagissait pas comme la plupart des espèces invasives, puisqu'il ne semble pas avoir une réponse positive à l'augmentation de la concentration en CO₂. Par contre, la température semble le favoriser de manière importante.

Au vu de la situation actuelle et des résultats obtenus, l'invasion va probablement augmenter son ampleur en jouant de concert avec le changement climatique.

ABSTRACT

This master thesis focused on the effects of climate change on an invasive plant of the Western United States, the cheatgrass (*Bromus tectorum L.*), in a particular invaded ecosystem: *the mixed-grass prairie*. This annual grass invaded the United States, more than one century ago, and leads to various damages, from a biodiversity loss to huge wildfires with abnormal intensity and range.

I had the opportunity to join a Colorado scientific team, working for the United States Department of Agriculture (U.S.D.A.). On the field, I could get data from a large scale experiment: *The Prairie heating and CO₂ enrichment experiment* (P.H.A.C.E.).

One of the aims of this experiment was to study the development of cheatgrass plants, in different treatments: irrigation, native species influence, elevated ambient temperature, and CO₂ enrichment.

I measured several growth traits, and could also use last year similar measurements. The analysis of these datasets leads to interesting observations: *B. tectorum* doesn't act like most invasive plants, with a bad response to CO₂ enrichment. In contrast, I observed a strong positive effect of the temperature.

Considering the current situation, and the results of the experiment, cheatgrass invasion will probably increase with climate change.

TABLE DES MATIÈRES

1	INTRODUCTION	1
1.1	CONTEXTE DU TRAVAIL.....	1
1.2	OBJECTIF	1
2	REVUE BIBLIOGRAPHIQUE	2
2.1	PLANTE INVASIVE ET INVASION BIOLOGIQUE	2
2.2	DESCRIPTION DE <i>BROMUS TECTORUM L.</i>	3
2.2.1	<i>Taxonomie</i>	3
2.2.2	<i>Caractéristiques de la plante</i>	4
2.2.3	<i>Habitat et Biologie</i>	4
2.2.4	<i>Compétitivité</i>	6
2.3	LA PROBLEMATIQUE DU BROME DANS L'OUEST AMERICAIN.....	6
2.3.1	<i>Historique de l'invasion</i>	6
2.3.2	<i>Les Ecosystèmes touchés</i>	8
2.3.2.1	La région du Great Basin.....	8
2.3.2.2	La région de la <i>mixed-grass prairie</i>	11
2.3.3	<i>Moyens de lutte</i>	13
2.4	LE CHANGEMENT CLIMATIQUE	14
2.4.1	<i>Généralités</i>	14
2.4.1.1	Introduction.....	14
2.4.1.2	L'augmentation de la concentration en CO ₂ atmosphérique	15
2.4.1.3	Observations directes des changements climatiques récents.....	16
2.4.1.1	Projections des changements climatiques futurs	16
2.4.2	<i>Réactions des plantes et des écosystèmes</i>	17
2.4.2.1	L'augmentation de la concentration en CO ₂ de l'air.....	17
2.4.2.2	Le réchauffement et les températures extrêmes	17
2.4.2.3	Impact sur les plantes invasives	18
2.4.3	<i>Les dispositifs de simulation du changement climatique</i>	19
2.4.3.1	Introduction.....	19
2.4.3.2	Les dispositifs « ex-situ »	20
2.4.3.2.1	Serre	20
2.4.3.2.2	Chambre contrôlée	20
2.4.3.2.3	Écotron	21
2.4.3.3	Les dispositifs « in-situ »	21
2.4.3.3.1	Les « Open-Top Chambers »	21
2.4.3.3.2	Le dispositif FACE	23
2.4.3.3.3	Dispositifs d'augmentation de chaleur	24

3	MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	26
3.1	LE SITE DE <i>PHACE</i>	26
3.1.1	<i>Localisation et description du site de recherche</i>	26
3.1.2	<i>Histoire et description de l'expérience PHACE</i>	27
3.2	LE DISPOSITIF D'ETUDE DE <i>B. TECTORUM</i>	29
3.2.1	<i>Description du dispositif expérimental</i>	29
3.2.2	<i>Description des placettes et de leur composition</i>	31
3.3	MESURES RÉALISÉES ET MÉTHODE DE TRAVAIL	33
3.3.1	<i>Les mesures relatives à la période de 2011-2012</i>	33
3.3.1.1	Mesures de croissance	33
3.3.1.2	L'humidité du sol	34
3.3.1.3	La biomasse finale	34
3.3.2	<i>Les mesures relatives à la période 2010-2011</i>	35
3.3.2.1	Mesures de croissance, de biomasse, et d'humidité du sol	35
3.3.2.2	La composition des tissus en N, C et ^{13}C	35
3.4	TRAITEMENT DES DONNEES.....	37
3.4.1	<i>Introduction</i>	37
3.4.2	<i>Analyse des données de croissance</i>	37
3.4.3	<i>Analyse des données de biomasse</i>	38
3.4.4	<i>Données sur l'humidité du sol</i>	38
4	RÉSULTATS.....	39
4.1	DONNÉES RELATIVES À LA PÉRIODE 2010-2011.....	39
4.1.1	<i>Les mesures de croissance</i>	39
4.1.1.1	Expérience principale	39
4.1.1.2	Expérience irrigation	42
4.1.1	<i>Le contenu en eau du sol</i>	43
4.1.2	<i>La biomasse finale</i>	44
4.1.2.1	L'expérience principale.....	44
4.1.2.2	Expérience irrigation	45
4.1.3	<i>La composition des tissus en N, C et ^{13}C</i>	46
4.2	DONNÉES RELATIVES À LA PÉRIODE 2011-2012.....	46
4.2.1	<i>Les mesures de croissance</i>	46
4.2.1.1	Expérience principale	46
4.2.1.2	Expérience irrigation	49
4.2.2	<i>Le contenu en eau du sol</i>	51
4.2.3	<i>La biomasse finale</i>	52
4.2.3.1	Expérience principale	52
4.2.3.2	Expérience irrigation	52
4.3	TABLEAU SYNTHETIQUE DES DEUX PERIODES	53

5	INTERPRETATION ET DISCUSSION	54
5.1	AVANT PROPOS	54
5.2	L'ENRICHISSEMENT EN CO ₂	54
5.3	L'AUGMENTATION DE LA TEMPÉRATURE.....	57
5.4	LA COMBINAISON « TEMPÉRATURE – CO ₂ »	57
5.5	LA PERTURBATION DE LA VÉGÉTATION NATIVE	59
5.6	L'IRRIGATION	60
6	CONCLUSION	61
6.1	L'INVASION DE LA <i>MIXED-GRASS PRAIRIE</i>	61
6.2	L'INVASION DU GREAT BASIN.....	62
6.3	PERSPECTIVES D'AVENIR.....	62
7	BIBLIOGRAPHIE.....	63
8	ANNEXES	68
8.1	EXEMPLES DE SCRIPTS UTILISÉS DANS SAS POUR L'ANALYSE DES DONNÉES RÉCOLTÉES	68
8.1.1	<i>Analyse de mesures répétées</i>	68
8.1.1.1	Expérience principale	68
8.1.1.2	Expérience irrigation	68
8.1.2	<i>Analyse de biomasse</i>	68
8.1.2.1	Expérience principale	68
8.1.2.2	Expérience irrigation	68
8.2	ILLUSTRATIONS SUPPLÉMENTAIRES.....	69
8.2.1	<i>Le site PHACE et les mesures sur B. tectorum</i>	69
8.2.2	<i>La mixed-grass prairie</i>	71

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Illustration des différentes barrières à franchir avant l'invasion (Richardson et al., 2000).	2
Figure 2: Illustration de <i>Bromus tectorum</i> L. (Hitchcock, 1950)	4
Figure 3: Illustration de la présence du brome en Amérique du Nord (USDA - Natural Resources Conservation Service, 2012)	7
Figure 4: Aire de l'écorégion du Great Basin (U.S. Fish & Wildlife Service, 2010)	9
Figure 5: Localisation de la mixed-grass prairie dans l'ouest américain. La cible représente l'emplacement du site PHACE (A partir de Coupland (1992))	12
Figure 6: Évolution de la concentration en CO ₂ jusqu'en 2005 (GIEC, 2007)	15
Figure 7: Effet de la concentration en CO ₂ de l'air sur le taux de croissance (Thayer, 2012)	20
Figure 8: Construction de l'écotron européen de Montpellier (Centre National de la Recherche Scientifique Français, 2012)	21
Figure 9: Schéma d'une "Open top chamber" (Leadley and Drake, 1993)	23
Figure 10: Photo d'une "Open top chamber" (Leadley and Drake, 1993)	23
Figure 11: Exemple d'un dispositif FACE: Soybean Free Air Concentration Enrichment (University of Illinois - USDA-ARS, 2011)	24
Figure 12: Lampe infrarouge utilisée sur le site PHACE	25
Figure 13: Localisation de Cheyenne - USA	26
Figure 14: Paysage du site PHACE	27
Figure 15: Un plot à la température et à la concentration en CO ₂ augmentées. L'augmentation de la température est réalisée par les lampes IR disposées sur le cercle en métal à 1m50 du sol, et l'augmentation de la concentration en CO ₂ de l'air est réalisée via la diffusion de CO ₂ pur par le tube noir circulaire, placé à 15cm du sol.	28
Figure 16: Différence flagrante de développement de la végétation, entre un plot témoin et un plot irrigué.	29
Figure 17: Vue du site PHACE, avec quelques unes des différentes parcelles expérimentales.	29
Figure 18: Schéma expérimental en Split plot. Les cercles représentent les plots, et les demi-cercles les zones perturbées (rayées) et non perturbées (couleur unie). Les 5 traitements sont les suivants : A. Plots témoins ; B. Plots à la concentration en CO ₂ augmentée ; C. Plots à la température augmentée ; D. Plots à la température et à la concentration en CO ₂ augmentées (ce traitement est donc le croisement de B et C) ; E. Plots irrigués. Les deux blocs sont les suivants : 1. Partie Nord avec un sol profond et calcaire ; 2. Partie Sud avec un sol moyennement profond et sableux.	30
Figure 19: Moyenne des multi-modèles et fourchettes estimées du réchauffement en surface, présentées dans le 4 ^e rapport du GIEC	31
Figure 20: Schéma d'une parcelle expérimentale du site PHACE, dont la dimension est de 3,3m de diamètre. Seuls les trois rectangles sont destinés à l'étude de <i>B. tectorum</i> , le rectangle du milieu étant la zone perturbée, les deux autres constituant la zone non perturbée. Le reste de la surface du plot est destiné à d'autres expériences.	32
Figure 21: Illustration de la zone perturbée (cadre rouge) et non perturbée (cadres verts) au sein d'un plot.	33
Figure 22: Démonstration du comptage et du mesurage des plants de <i>B. tectorum</i> au sein d'un plot. Les mesures s'effectuaient en équilibre sur une plateforme en bois ou en aluminium, et les zones à mesurer se démarquaient à l'aide d'un cadre en acier s'insérant dans des clous plantés dans le sol	34

<i>Figure 23: Inflorescences dont les graines sont attaquées par un champignon, facilement diagnostiquée par la couleur noirâtre et la forme anormale des graines.</i>	36
<i>Figure 24: Le mixer (à gauche), les réceptacles contenant les plants sans les graines de <i>B. tectorum</i> mixés (à droite)</i>	36
<i>Figure 25: Evolution de la densité des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.</i>	40
<i>Figure 26: Evolution de la hauteur moyenne des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.</i>	40
<i>Figure 27: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.</i>	41
<i>Figure 28: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i>, pour la période 2010-2011, et par zone perturbée (D) et non perturbée (U). Chaque zone a une superficie de 0,4m². Chaque colonne correspond à la moyenne arithmétique des valeurs des vingt-cinq plots.</i>	41
<i>Figure 29: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.</i>	42
<i>Figure 30: Illustration de l'effet de la perturbation sur la densité des plants de <i>B. tectorum</i> entre le traitement témoin (atn) et le traitement irrigué (ati), pour la période 2010-2011. Le bâtonnet le plus foncé (D) correspond à la zone perturbée, le 2^e bâtonnet (U) correspond à la zone non perturbée, et le 3^e bâtonnet (U+D) est la somme du nombre de plantes des deux zones. Chaque zone mesure 0,4m².</i>	43
<i>Figure 31: Humidité du sol des différents traitements, pour la période 2010-2011. Les mesures sont effectuées entre 15 et 25 cm de profondeur, toutes les heures (m³/m³).</i>	44
<i>Figure 32: Biomasse finale des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0,4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.</i>	44
<i>Figure 33: Biomasse finale des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0,4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.</i>	45
<i>Figure 34: Evolution de la densité des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.</i>	46
<i>Figure 35: Evolution de la hauteur moyenne des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.</i>	47

<i>Figure 36: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.....</i>	47
<i>Figure 37: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i> par zone perturbée (D) et non perturbée (U), pour la période 2011-2012. Chaque zone a une superficie de 0,4m². Chaque colonne correspond à la moyenne arithmétique des valeurs des 25 plots.....</i>	48
<i>Figure 38: Evolution de la densité des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots....</i>	49
<i>Figure 39: Evolution de la hauteur moyenne des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.....</i>	50
<i>Figure 40: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.....</i>	50
<i>Figure 41: Humidité du sol, relevée entre 15 et 25 cm de profondeur, toutes les heures (m³/m³).</i>	51
<i>Figure 42: Biomasse finale des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2011-2012. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.....</i>	52
<i>Figure 43: Biomasse finale des plants de <i>B. tectorum</i> par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.....</i>	53
<i>Figure 44: La bonbonne de CO₂ servant à alimenter les plots du site dont la concentration en ce gaz est augmentée.....</i>	69
<i>Figure 45: La caravane abritant le matériel, les machines, et les ordinateurs, utiles à la gestion du site et à l'enregistrement de certaines données.....</i>	69
<i>Figure 46: Présentation de la taille des plants de <i>B. tectorum</i> au jour du 29 mars 2012.</i>	70
<i>Figure 47 : Représentation de la difficulté d'identifier les jeunes plants de <i>B. tectorum</i> au sein de la végétation native non-perturbée. La photographie a été prise le 6 avril 2012.</i>	70
<i>Figure 48: En comparaison avec la figure précédente, voici l'image d'une zone perturbée à la même date (6 avril 2012). On peut apercevoir 2 jeunes plants à l'avant-centre.</i>	71
<i>Figure 49: Le 25 avril 2012, les premières inflorescences sont apparues au sein des plots ayant le plus fort développement (plots chauffés).</i>	71
<i>Figure 50: Faune présente aux alentours du site PHACE</i>	72
<i>Figure 51: Campagne de récolte des graines de <i>B. tectorum</i>, qui seront utilisées pour l'expérience de l'année prochaine (période fin 2012 - début 2013).....</i>	72
<i>Figure 52: Zone très envahie par <i>B. tectorum</i> (zone rougeâtre), au bord d'une route, pas très loin du site PHACE....</i>	73
<i>Figure 53: Une autre zone très proche du site PHACE, également fortement touchée par l'invasion de <i>B. tectorum</i>.....</i>	73

LISTE DES TABLEAUX

<i>Tableau 1: Projections du réchauffement global moyen en surface à la fin du XXI^e siècle, ainsi que les concentrations approximatives (en équivalent-CO₂) correspondant au forçage radiatif calculé pour les GES et les aérosols anthropiques en 2100. Explication des scenarios: Voir rapport GIEC (2007).....</i>	16
<i>Tableau 2: Présentation des codes relatifs aux traitements, avec la signification des lettres utilisées</i>	37
<i>Tableau 3: Changements de variable effectués pour les analyses statistiques de croissance</i>	38
<i>Tableau 4: Rappel des codes de traitement utilisés dans la suite du document.....</i>	39
<i>Tableau 5: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience principale – Période 2010-2011)</i>	42
<i>Tableau 6: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience irrigation – Période 2010-2011)</i>	43
<i>Tableau 7: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience principale – Période 2010-2011) ...</i>	45
<i>Tableau 8: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience irrigation – Période 2010-2011)....</i>	45
<i>Tableau 9: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience principale – Période 2011-2012)</i>	49
<i>Tableau 10: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience irrigation – Période 2011-2012)</i>	51
<i>Tableau 11: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience principale – Période 2011-2012). </i>	52
<i>Tableau 12: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience irrigation – Période 2011-2012)..</i>	53
<i>Tableau 13: Tableau synthétique présentant les effets des principaux facteurs de variations sur les traits étudiés. Les signes « + » et « - » indiquent un effet significatif respectivement positif et négatif. Deux signes indiquent un effet très significatif, et trois signes un effet très hautement significatif. Le signe « 0 » indique une absence d'effet significatif.....</i>	53

1 Introduction

1.1 Contexte du travail

L'objectif de ce travail de fin d'études est d'étudier l'influence probable du changement climatique sur le brome des toits (*Bromus tectorum L.*), dans un des écosystèmes envahis: la *mixed-grass prairie*.

Le brome est une graminée annuelle d'hiver qui est devenue invasive dans l'ouest américain. Elle a été importée comme plante fourragère en raison de sa croissance précoce, dès le début du printemps. Une fois sur place, elle a su supplanter bon nombre d'espèces de la végétation indigène grâce à des qualités éco-physiologiques plus efficaces.

L'impact de sa présence dépend de l'écosystème envahi : allant d'une déstabilisation de la composition en espèces, à la propagation d'impressionnantes feux, dont la fréquence, l'intensité et l'étendue sont fort éloignées de celles de l'écosystème original.

Dans une optique de changement climatique, il est intéressant d'étudier comment les plantes invasives, dont *B. tectorum*, vont probablement réagir à une augmentation de CO₂ et/ou de chaleur, afin de prévoir l'évolution de leur invasion. C'est pour cela que les chercheurs du service de recherche du département américain de l'agriculture ont mis en place une expérience de « Prairie Heating And CO₂ Enrichement » (PHACE), en collaboration avec l'université d'état du Wyoming. Cette dernière permet de modifier les concentrations en CO₂, la température, et l'irrigation au sein de placettes expérimentales.

Il est donc possible d'observer, entre autres, les effets de ces modifications environnementales sur le développement de *B. tectorum*, et sur ses relations de compétition avec la végétation native de l'écosystème *mixed-grass prairie*.

1.2 Objectif

L'objectif est d'étudier les impacts d'une augmentation de la concentration en CO₂, d'une augmentation de température, d'une combinaison de ces deux facteurs, et d'un apport d'eau, sur le développement de *B. tectorum*, dans le but de prédire l'évolution de son invasion dans un des écosystèmes des prairies nord américaines : la *mixed-grass prairie*.

2 Revue bibliographique

2.1 Plante invasive et invasion biologique

L'accroissement du commerce et des communications au niveau international favorise l'introduction volontaire ou non, d'un nombre croissant d'espèces végétales et animales dans des territoires parfois très éloignés de leur aire d'origine. Certaines de ces espèces introduites se retrouvent sur le territoire d'accueil. Leur présence, bien que fugace à l'état sauvage, fait d'elles des espèces dites « introduites ». Lorsqu'elles commencent à se reproduire de manière suffisante et se maintiennent sans intervention humaine, elles adoptent alors le statut de « naturalisées ». Une proportion de ces espèces naturalisées peut ensuite devenir envahissante, si elles se dispersent et se reproduisent de manière importante, et sont à l'origine des « invasions biologiques » (Muller, 2004).

Le processus d'invasion biologique suit une séquence « introduction – acclimatation – naturalisation – invasion ». Le passage d'une étape à l'autre nécessite à chaque fois le franchissement d'une « barrière ». L'introduction d'une nouvelle espèce implique le franchissement d'une barrière géographique. Par la suite, l'espèce doit s'acclimater à son nouveau milieu. Ensuite, vient la phase de naturalisation au cours de laquelle l'espèce s'affranchit de la barrière reproductive pour produire une population viable à long terme. Enfin, la dernière phase est celle d'expansion au cours de laquelle l'espèce invasive se répand dans le paysage et colonise de nouveaux habitats (Figure 1) (Drake and Williamson, 1986).

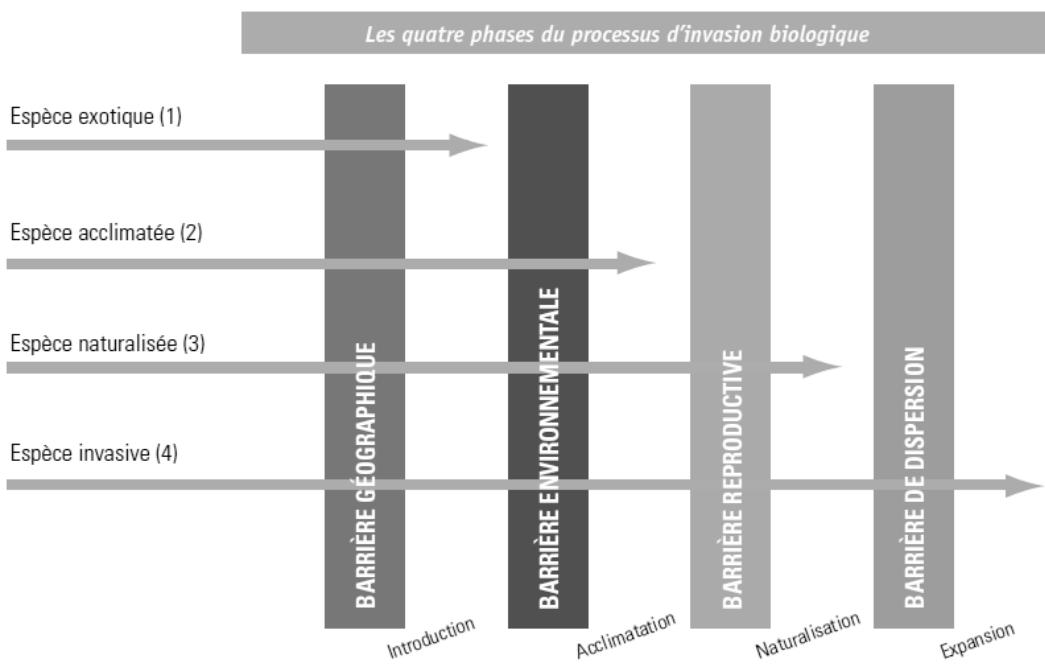


Figure 1: Illustration des différentes barrières à franchir avant l'invasion (Richardson et al., 2000).

Ces espèces causent, par leurs proliférations dans les milieux naturels ou semi-naturels, des changements significatifs de composition, de structure, et/ou de fonctionnement des écosystèmes (Cronk and Fuller, 1996).

Pour qu'une espèce soit considérée comme invasive, elle doit répondre aux caractéristiques suivantes (Vanderhoeven and Branquart, 2007):

- être introduite par l'homme, en dehors de son aire de répartition naturelle ;
- être introduite après l'an 1500, date pivot marquant le début de l'intensification des échanges intercontinentaux ;
- s'être naturalisée ;
- présenter des capacités de dispersion menant à une expansion géographique de ses populations.

L'importance des dégâts qu'occasionnent les invasions biologiques est, en général, assez méconnue du grand public. Ceux-ci sont pourtant loin d'être négligeables. Par exemple, au niveau européen, les invasions sont considérées comme la deuxième cause d'appauvrissement de la biodiversité juste après la destruction des habitats (MacNelly and Strahm, 1997).

Les effets négatifs des invasions biologiques se marquent à trois niveaux :

- Les impacts environnementaux, par la disparition d'espèces indigènes (compétition, prédation, hybridation, ...) et l'altération profonde du fonctionnement des écosystèmes ;
- Les impacts socio-économiques, particulièrement difficiles à évaluer. On estime que les coûts engendrés représenteraient environ 5% de l'économie mondiale (perte de rendements agricoles, coûts liés à la restauration des milieux naturels, détérioration des infrastructures, etc.) ;
- Les problèmes de santé publique, notamment via le développement de pandémies, l'apparition d'allergies, et l'émergence de nouvelles pathologies.

2.2 Description de *Bromus tectorum L.*

2.2.1 Taxonomie

Bromus tectorum L. a comme nom vernaculaire « Brome des toits » ou « Brome des murs ». En anglais il est le plus souvent dénommé « Cheatgrass », mais les termes « downy brome », « broncograss », « early chess », « military grass », et « wild oats » existent également (Klemmedson and Smith, 1964).

B. tectorum est classifié comme suit (Lambinon et al., 2004):

Règne	<i>Plantae</i>
Embranchement	<i>Spermophytes</i>
Sous-embranchement	<i>Angiospermes</i>
Classe	<i>Liliopsides</i>
Ordre	<i>Poales</i>
Famille	<i>Poaceae</i>
Genre	<i>Bromus</i>
Espèce	<i>tectorum</i>
Nom latin	<i>Bromus tectorum L.</i>

2.2.2 Caractéristiques de la plante

Il s'agit d'une grande herbacée mesurant entre 5 et 70 centimètres (cm) de haut. Elle se développe souvent en larges touffes, avec un système racinaire fibreux ne comportant que quelques racines principales. Les tiges sont droites et parfois pubescentes ; les feuilles vert-clair pubescentes, mesurent de 4 à 16 cm de long et 2 à 4 millimètres (mm) de largeur. Les ligules membranaires font environ 3 mm de longueur. Les inflorescences sont assez denses avec des panicules tombantes, mesurant de 5 à 20 cm, et leurs branches sont minces et pubescentes. Les épillets penchants comportent de deux à huit fleurs et mesurent de 2 à 4 cm de long. Les glumes les plus basses mesurent de 5 à 8 mm et les plus hautes de 7 à 11 mm de long. Les lemmes sont dentés, atteignent 9 à 12 mm de long et disposent de long et doux cheveux. Les arêtes sont minces, droites et mesurent de 12 à 14 mm de long (Weber, 1960). Des photographies à différents stades de croissance sont disponibles en annexe (point 8.2.1 : « Le site PHACE et les mesures sur *B. tectorum* »).



Figure 2: Illustration de *Bromus tectorum* L. (Hitchcock, 1950)

2.2.3 Habitat et Biologie

Le brome se développe sur les lieux incultes plus ou moins arides, les sables dénudés, les ballasts des voies ferrées, ainsi que les vieux murs. Ainsi, on peut le retrouver sur des habitations en ruine, ce qui lui vaut son nom vernaculaire de « Brome des toits ». On note le caractère sec et plutôt chaud de ces habitats (Lambinon et al., 2004).

A l'échelle de l'Europe Occidentale, il est considéré comme « assez commun », voire « assez rare », sauf en Campine, Picardie, Ardenne et Eifel Occidental où il est considéré comme « rare ». A l'échelle du monde, il est présent de façon indigène en Europe, en Asie occidentale, en Afrique du nord, et aux Canaries. Il a été introduit en Australie, en Nouvelle-Zélande, en Amérique du Nord, et à Hawaii (Lambinon et al., 2004, Weber, 1960).

Le brome n'est devenu invasif que dans l'Ouest des Etats-Unis, où il peut coloniser beaucoup plus de milieux. Il peut facilement s'implanter dans les zones où la couverture végétale a été perturbée, par exemple par la culture, le pâturage, ou le feu (Warg, 1938). D'abord, le brome se serait d'abord largement implanté sur les terres agricoles abandonnées, et ensuite, se serait propagé sur les terres en pâture qui auraient été perturbées par un moyen ou un autre (Stewart and Hull, 1949).

Selon Robocker (1961), les facteurs limitant le développement de *B. tectorum* sont : un pH élevé, une salinité importante, et le contenu en eau du sol. Le brome est rarement abondant sur les stations très humides ou extrêmement sèches (Warg, 1938). Généralement, on le retrouve dans les zones où les précipitations sont comprises entre 150 et 600 mm (Hull and Pechanec, 1947, Platt and Jackman, 1946). Il exige de la lumière en abondance et se développe mieux dans les prairies ouvertes.

Normalement, *B. tectorum* est une annuelle d'hiver. Il germe en automne lorsque les précipitations sont suffisantes et grandit rapidement jusqu'à ce que les températures soient trop basses. Il peut également se comporter comme une annuelle printanière si la disponibilité en eau de l'automne est trop faible (Stewart and Hull, 1949). Dans le premier cas, les jeunes plants de brome restent dormants durant l'hiver et reprennent leur croissance à la fin de l'hiver ou au début du printemps lorsque les températures deviennent plus clémentes. La croissance au printemps est généralement importante et de courte durée (Hull and Pechanec, 1947).

Les précipitations ainsi que leur répartition saisonnière, ont un impact énorme sur le développement du brome, et donc sur l'invasivité des écosystèmes (Bradford and Lauenroth, 2006). De cette façon, pour des précipitations annuelles de quantités égales, le brome peut beaucoup mieux se développer si la fin de l'automne et le début du printemps bénéficient de précipitations importantes, même si la majorité des pluies tombent en hiver ou à d'autres moments de l'année (Adair et al., 2008).

Les graines mûrissent et sèchent, lorsqu'elles arrivent à maturité ou lorsque le contenu en eau du sol est insuffisant, et ce, au début du mois de juin pour des basses élévations (de 600 à 1200 mètres) et fin du mois pour des altitudes plus élevées (de 1400 à 1900 mètres) (Stewart and Hull, 1949). Pour information, le site PHACE se situe à une altitude de 1930 mètres. A ce sujet, Chambers et al. (2007) ont étudié l'impact d'altitudes élevées sur le développement du brome au sein du *Great basin*. Il est apparu que pour les sites de moyenne et haute altitudes (de 2100 à 2300 mètres), le brome a un faible taux d'établissement, une faible biomasse et une production peu élevée de graines, en comparaison aux résultats obtenus à plus basse altitude (de 1500 à 2000 mètres).

2.2.4 Compétitivité

Le succès de l'invasion est expliqué par plusieurs caractéristiques éco-physiologiques du brome, différentes de celles dont disposent les espèces herbacées indigènes.

Le brome est donc une annuelle d'hiver. Elle germe fin de l'automne si l'humidité est suffisante et début du printemps dans le cas contraire. Les graines du brome germent donc très tôt dans l'année et de ce fait, elles éliminent la compétition des graines des herbacées pérennes qui se développent plus tard, lorsque les températures sont plus clémentes (Chambers et al., 2007). La banque de graines des herbacées pérennes est d'ailleurs typiquement pauvre comparée à celle du brome. Cela est dû à la production variable et à la courte durée de vie des graines (Wehking, 2002). Seules les espèces natives avec des formes de croissance et des phénologies similaires peuvent être des compétiteurs efficaces du brome, et tout spécialement durant leur stade adulte. Citons, par exemple, *Elymus elymoides* (Raf.) Swezey dans l'Ouest aride (Humprey 2004) ou *Bouteloua gracilis* (Willd. ex Kunth) Lag. ex Griffiths, dans la *mixed-grass prairie* du Wyoming.

Le système racinaire peu profond du brome engendre un assèchement des couches superficielles du sol, ce qui empêche l'établissement des autres espèces (Weber, 1960). De plus, ce système racinaire est capable de se développer lorsque les températures du sol sont plus faibles, et peut ainsi prendre la place d'autres systèmes racinaires appartenant à des plantes indigènes (Melgoza and Nowak, 1991).

De manière générale, le brome bénéficie de taux de prélèvement en nutriments (Link et al., 1995) et de croissance (Arredondo et al., 1998) plus élevés que les herbacées et les arbustes indigènes concurrents.

B. tectorum dispose également de caractéristiques spéciales le rendant très compétitif dans les milieux de l'Ouest aride, comme une très bonne adaptation au passage du feu. Nous en discuterons plus en détail au point 2.3.2.1: « La région du *Great Basin* ».

2.3 La problématique du brome dans l'Ouest américain

2.3.1 Historique de l'invasion

Le brome est une herbacée annuelle, originaire d'Eurasie. Importé aux Etats-Unis il y a plus d'un siècle, il s'est vite répandu sur pratiquement la totalité de l'Ouest aride et est devenu un élément majeur de la couverture herbacée sur de très vastes zones (Stewart and Hull, 1949).

Les collections végétales ont enregistré la présence du brome en Pennsylvanie, pour la première fois, en 1861. Ensuite, il a été relevé à Washington en 1893, en Utah en 1894, au Colorado en 1895 et dans le Wyoming en 1900 (Warg, 1938).

A partir de 1914, il est relevé dans pratiquement chaque état des U.S.A (U.S. Forest Service 1914). Si les dates sont assez précises, il n'y a par contre aucun indice renseignant l'abondance du brome à cette époque, même sur le site de collecte.

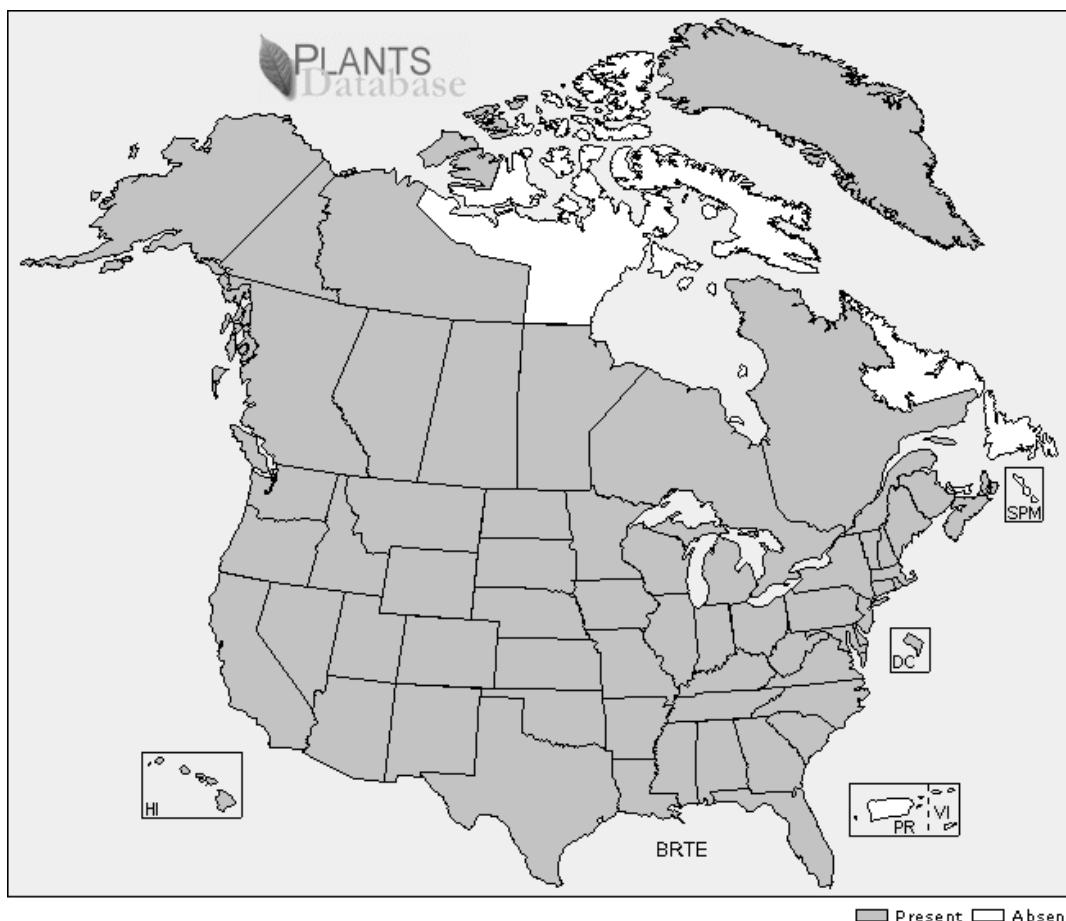


Figure 3: Illustration de la présence du brome en Amérique du Nord (USDA - Natural Resources Conservation Service, 2012)

Le brome s'est répandu rapidement dans l'Ouest américain pour plusieurs raisons. La première est qu'il a été volontairement utilisé pour ces remarquables qualités de plantes fourragères. En effet, de bonnes variétés de brome peuvent atteindre des capacités de pâture comprises entre 0,6 et 1,2 hectares, par animal et par mois. Du point de vue du volume d'herbage produit et de l'ampleur de la surface occupée, le brome était indiscutablement une des plus importantes plantes fourragères de l'*Intermountain West* (Hull and Pechanec, 1947). A l'époque, il fournissait la plus grosse partie du pâturage du début de printemps, et constituait la majeure partie de la nourriture des agneaux (Hurtt, 1939, Stewart and Hull, 1949, Stewart and Young, 1939). Mais, la productivité et la qualité du brome comme plante fourragère sont directement liées aux conditions climatiques du milieu : pour les années très sèches, les rendements du brome peuvent s'avérer quasiment nuls (Murray, 1971).

La seconde raison principale a été le développement des troupeaux de bovins laissés en pâture libre dans les prairies de l'Ouest américain, à partir des années 1850. Les troupeaux, composés par la suite de moutons et de chevaux, étaient toutefois menés annuellement vers les mines, et les parcours empruntés étaient localement surpâturés. Ce surpâturage a mené à une altération d'un sol fragile, en particulier de la couche fragile de cryptogames se trouvant entre les touffes d'herbes indigènes. Cette altération, bénéfique à l'établissement de *B. tectorum*, s'est également produite sur des aires plus larges, à cause du piétinement des troupeaux d'antilopes (*Antilocapra americana*) et de bisons (*Bison bison*) (Mack, 1981).

De plus, le brome s'est également répandu du fait de son utilisation dans la lutte contre l'érosion aux États-Unis. En effet, il peut aider à la protection du sol, lorsque celui-ci n'est ni brûlé, ni pâtré, en fournissant une couverture végétale aux sols pauvres et aux zones où les herbacées pérennes sont absentes, ou se restaurent lentement (Leopold, 1941, Piemeisel, 1945).

2.3.2 Les Ecosystèmes touchés

Dans le Nord-Ouest américain, *B. tectorum* est devenu une part importante de la végétation sur des millions d'hectares, qui étaient auparavant principalement composés d'herbacées pérennes indigènes (Weber, 1960). Deux grandes régions sont principalement touchées par l'invasion, bien que *B. tectorum* se retrouvent dans de nombreux environnements tels que les milieux rudéraux, et les cultures. La première est constituée des hauteurs du *Great basin* (Klemmedson and Smith, 1964), où le brome est de loin le plus problématique et a des conséquences spectaculaires, puisqu'il influe sur la période de retour et l'intensité des feux.

La deuxième région prend place plus à l'Est, dans les vastes prairies du Nord américain. Il s'agit de la *Mixed-grass prairie*, sur laquelle est implantée l'expérience PHACE. Ici le brome est beaucoup moins présent et moyennement problématique. Mais là où la végétation indigène était autrefois assez concurrentielle que pour empêcher le brome de s'implanter, on observe une augmentation de la présence du brome, avec des répercussions économiques et biologiques (Haferkamp et al., 2001). Les scientifiques craignent que le brome continue de se développer au sein de cette région et qu'il devienne un problème aussi grave que dans le *Great basin* (Bradley, 2009).

2.3.2.1 La région du Great Basin

Le *Great basin* est une zone couvrant 480 000 km², ce qui représente presque 10% des États-Unis (Figure 4). Il s'agit de la zone la plus sèche du pays, dont le climat varie de semi-aride à aride selon l'endroit. La plus grande partie est un désert d'altitude, constitué de deux grands types de milieux : les montagnes culminant à 2000 mètres d'altitude, et les bassins à plus ou moins 1500 mètres d'altitude (Encyclopædia Universalis, 2002). La végétation des pentes montagneuses est composée d'arbres tels que *Juniperus osteosperma*, *Pinus monophylla*, *Pinus flexilis*, *Pinus longaeva*, *Cercocarpus ledifolius*. Au niveau des bassins, les paysages sont marqués par l'aridité. La végétation est composée le plus souvent d'herbacées, et d'arbustes adaptés aux contraintes climatiques. Les zones les plus sèches ou salines sont dominées par l'arroche dense (*Atriplex confertifolia*), et les zones plus humides par l'armoise tridentée (*Artemisia tridentata*), qui représente de 10 à 80% des végétaux présents. C'est cette dernière zone qui est la plus vulnérable et donc la plus touchée par l'invasion du brome. Au niveau de la strate herbacée on compte diverses graminées de la famille des *Poaceae*, comme les genres *Elymus*, *Sporobolus*, *Oryzopsis*, *Stipa*, *Poa*, *Agropyron*, *Pleuraphis* ; et les genres *Astragalus*, *Phlox*, *Calochortus*, *Castilleja*, *Lupinus*, *Sphaeralcea*, ainsi que diverses *Asteraceae*, comme plantes à fleurs (Macmahon, 1885).



Figure 4: Aire de l'écorégion du Great Basin (U.S. Fish & Wildlife Service, 2010)

Chaque année, il se produit de grands feux, naturels ou non, faisant disparaître de plus en plus la végétation de *A. tridentata* et des herbacées indigènes, ce qui permet au brome d'augmenter progressivement sa distribution et son abundance sur des centaines d'hectares (Chambers et al., 2007). La perte de la végétation de *A. tridentata* entraîne une perte d'habitat pour beaucoup d'espèces dépendantes de l'armoise. Rich et al. (2005) dénombrent 630 espèces, animales et végétales, concernées par cette problématique, dont 22 espèces d'oiseaux. Ces dernières dépendent directement de l'armoise comme source de nutriments en hiver, et sont devenues une priorité de sauvegarde pour les organismes de conservation.

Le risque de feux dans cette région ainsi que leur intensité, sont grandement augmentés lorsque le brome est présent, que ça soit en tant qu'espèce majeure de la végétation, ou par sa simple présence au sein de la végétation indigène. L'inflammabilité extrêmement haute du brome sec permet aux feux de s'allumer avec de grandes réserves de combustible et de se répandre à une vitesse inhabituelle. Ainsi, il augmente à la fois le nombre, l'intensité, et l'étendue des feux, mais également les coûts de suppression des incendies (Stewart and Hull, 1949). Par ailleurs, ces coûts sont très importants. En effet, des estimations font état de 20 millions de dollars par an pour le *Great Basin*. La moitié de ce chiffre concerne la lutte contre les incendies causés uniquement par la présence du brome (Clark, 1994). Hull (1965) a observé que les prairies envahies par le brome avaient 10 à 500 fois plus de chance de brûler, que les prairies à graminées cespitueuses indigènes. Le service forestier américain a estimé qu'il fallait cinq fois plus d'hommes et d'équipements aux équipes de lutte contre le feu dans les régions où le brome était fort représenté. Les zones adjacentes aux prairies envahies sont également plus vulnérables. En effet, les feux se déclarant sur les grosses réserves de combustible que le brome a créé, sont plus forts et plus enclins à se répandre rapidement à la végétation indigène alors que celle-ci ne devrait normalement pas brûler ou du moins, beaucoup plus rarement (U.S. Forest Service 1914).

L'établissement et la propagation subséquente de l'invasion est améliorée par les perturbations, comme le pâturage par le bétail ou le feu. Chambers et al. (2007) ont montré pour les terres semi-arides arbustives du *Great basin* que les effets du feu et du prélevement d'espèces par le bétail avaient un impact positif direct sur l'établissement du brome, sa croissance, et sa reproduction. De plus, la combinaison des deux facteurs a un effet renforcé. En effet, la biomasse et la production de graines sont multipliées par deux à trois après une action de pâturage, par six à dix après le passage du feu, et par 10-30 suivant l'action combinée de ces deux perturbations.

La conséquence des feux induits par la présence du brome est principalement une altération des écosystèmes, due à une baisse du nombre d'espèces tant végétales qu'animales. Par exemple, Yensen et al. (1992) ont observés que le nombre de terriers actifs d'un écureuil terrestre (*Townsend's ground squirrel; Spermophilus townsendii idahoensis*) avait significativement baissé. Il faut savoir que cet écureuil est une proie importante pour beaucoup d'espèces de prédateurs : faucon des prairies (*Falco mexicanus*), buse à queue rousse (*Buteo jamaicensis*), buse rouilleuse (*B. regalis*), blaireau (*Taxidea taxus*), et serpent à sonnette (*Crotalus viridis*) ; et que sa perte a mené à des fluctuations importantes des populations. Les mêmes conséquences négatives ont été observées sur deux espèces d'aigles, lorsque les populations de lapins ont baissé (Roberts, 1991).

L'altération des régimes de feu dans l'Ouest américain peut également entraîner des problèmes d'hydrologie dans certains écosystèmes, comme du ruissellement, de l'érosion et la perte subséquente d'éléments du sol (Pierson et al., 2011). Lors d'épisodes climatiques à longues périodes de retour, comme les tempêtes et les précipitations anormalement importantes, ce phénomène de ruissellement pourrait même constituer un danger pour les habitations à proximité, et la vie de leurs occupants.

Une conséquence plus insidieuse des feux est l'augmentation de la quantité d'azote, qui peut être facilement extraite du sol par les plantes. Cette nouvelle source d'azote assimilable ne profite généralement qu'au brome puisque la majorité des arbustes et des herbacées, ainsi que leurs semences, sont souvent éradiquées par le passage du feu, alors qu'une proportion suffisante de graines de brome parvient toujours à survivre, permettant son rétablissement (West and Young, 2000). Johnson et al. (2011) ont montré que sur des sols récemment brûlés, les plants de brome avaient des taux de prélèvement en azote et des taux de croissance plus importants, une production de graines plus grandes et plus lourdes, ainsi qu'un nombre de feuilles augmenté. Pour terminer, de manière générale, le brome bénéficie de taux de prélèvement en nutriments (Link et al., 1995) et de croissance (Arredondo et al., 1998) plus élevés que les herbacées et que les arbustes indigènes concurrents.

2.3.2.2 *La région de la mixed-grass prairie*

La région appelée *mixed-grass prairie* est une zone dans laquelle le climax potentiel inclut la dominance à la fois de courtes et de moyennes herbacées (*short-grass and mid-grass*) grandissant en peuplements mélangés ; d'où le nom de *mixed-grass prairie*. La coexistence de ces deux groupes d'herbacées est considérée comme étant liée à la variabilité des précipitations. Les *short-grass* sont plus résistants à la sécheresse et abondent lors de périodes d'adversité. Les *mid-grass* reprennent le dessus lorsque les conditions climatiques sont plus humides. La région de la *mixed-grass prairie*, s'étalant sur plus de 475 000 km², se présente comme une zone enclavée entre: la *tall-grass prairie* à l'Est, la *coastal prairie* au Sud-Est, le *désert grassland* et la *short-grass steppe* au Sud-Ouest, la végétation montagnarde prenant place sur les contreforts des *Rocky mountains* au Nord-Ouest, et la prairie à fétue au Nord (Voir Figure 5) (Coupland, 1992).



Figure 5: Localisation de la *mixed-grass prairie* dans l'ouest américain. La cible représente l'emplacement du site PHACE
(A partir de Coupland (1992))

Le climat de la *mixed-grass prairie* est intermédiaire entre celui de la tall-grass prairie et celui de la short-grass prairie. Il est sec-subhumide à semi-aride, avec des années occasionnelles allant d'humide à aride (Weaver and Albertson, 1956). Les années sèches tendent à survenir en groupe, entraînant des périodes de sévères sécheresses, où les températures moyennes sont d'ailleurs plus élevées. Les précipitations augmentent en fonction de l'éloignement des montagnes, allant de 300 à 150 millimètres par an. La température moyenne de l'air augmente du Nord au Sud, allant de 1 à 18°C. Les vents sont puissants et fréquents, particulièrement au printemps (Coupland, 1992).

La végétation en place au niveau du site de l'expérience PHACE est dominée par des espèces indigènes, incluant des graminées de saison froide (C3) comme *Pascopyrum smithii* (Rydb.) A. Love, *Stipa comata* Trin and Rupr, et *Carex duriuscula* C.a. Mey., une herbacée de saison chaude (C4) *Bouteloua gracilis* (H.B.K) Lab. Ex Steud, et divers autres herbacées et sous arbrisseaux comme *Hesperostipa comata* Trin and Rupr., *Carex eleocharis* L. Bailey, et *Artemisia frigid* Willd. . Les deux espèces *P. smithii* et *B. gracilis* constituent à elles seules plus de 50% de la couverture végétale (Dijkstra et al., 2010). On ne retrouve aucune espèce fixatrice d'azote, et la productivité de la végétation est limitée par les quantités d'azote disponibles (Blumenthal, 2009).

La *mixed-grass prairie* est la plus grande zone d'herbage encore présente au Nord des Etats-Unis. Bien que toujours dominée par des espèces natives, de larges zones ont été envahies par des espèces introduites (Larson et al., 2001).

Dans cette région, le brome n'occasionne pas de dégâts aussi importants que dans le *Great basin*, mais les impacts de sa présence ne sont pas pour autant négligeables. En effet, en moins de 30 ans le brome a envahi des milliers d'hectares de prairies, se mêlant aux herbacées indigènes et prenant leur place (Haferkamp et al., 1993). La présence du brome dans ces prairies a un impact direct, et facilement mesurable, sur la qualité et la productivité du fourrage. Les prairies indigènes sont capables de fournir chaque année des quantités de fourrage relativement constantes, contenant des éléments nutritifs importants. Le brome, quant à lui, ne développe des quantités convenables que lorsque les précipitations sont assez importantes et réparties au bon moment de l'année (Adair et al., 2008). De plus, il est moins digeste que beaucoup d'herbacées indigènes et contient moins d'éléments nutritifs. De ce fait, il découle que les prairies où il est présent ont des productions de qualité diminuée, et surtout de quantité très variable selon les années (Haferkamp et al., 2001). Il est évident que ce phénomène a des impacts économiques conséquents.

Comme pour le *Great basin*, le brome altère le milieu qu'il colonise. Cela entraîne une perte d'habitat et donc une menace pour beaucoup d'espèces (Rich et al., 2005). L'ampleur de l'invasion continue d'augmenter, causée par ce qu'il semblerait être une modification de la résistance écosystémique à l'implantation du brome au sein des herbacées indigènes. En effet, le brome est présent depuis longtemps dans l'état du Montana et au nord du Wyoming, mais c'est depuis peu que son abondance augmente dans le sud du Wyoming où se situe le site *PHACE*. Il est préoccupant que les terribles problèmes qu'entraîne le brome dans le *Great basin* puissent devenir ceux de la *mixed-grass prairie*. Etudier le brome dans cette région, et essayer de prédire comment le changement climatique peut influencer cette invasion, est donc de la plus haute importance. Des photographies de prairies envahies sont disponibles en annexe (point 8.2.2 : « La *mixed-grass prairie* »).

2.3.3 Moyens de lutte

Bien qu'aucun moyen de lutte ne soit pleinement satisfaisant à l'heure actuelle, parce que souvent trop couteux au vu des résultats qu'ils procurent, quelques pistes existent tout de même et permettent d'au moins freiner l'invasion.

L'usage du feu en début de saison comme moyen de régulation a été longtemps pratiqué (Warg (1938), mais comporte de nombreux inconvénients. Comme explicité au point précédent, le feu augmente la quantité d'azote facilement assimilable et crée une zone perturbée. Ces deux conséquences sont favorables à l'établissement d'espèces invasives qui sont intrinsèquement bien adaptées à se développer dans de nouveaux environnements, et qui se développent mieux dans les milieux riches (Bradley et al., 2010). Des problèmes d'érosion du sol sont également susceptibles d'apparaître (Pierson et al., 2011), ainsi que la perte des espèces indigènes les moins adaptées à ce régime de feux si fréquents (Allen et al., 2011). Ce moyen est donc réservé aux écosystèmes adaptés aux feux, et ne permet d'imposer qu'une limite à la propagation de l'espèce, tout comme le pâturage.

Des méthodes biologiques existent comme le fauchage dans la semaine suivant la floraison et le labour des terres permettant d'enfouir les graines profondément dans le sol et ainsi les empêcher de germer efficacement. Toutefois, ces méthodes n'offrent que peu de résultats comparés aux moyens qu'elles demandent (Hull and Stewart, 1948, Platt and Jackman, 1946). Dans les milieux qui ne sont pas trop dégradés, l'ensemencement d'herbacées annuelles indigènes est possible, afin de reconstituer une compétition efficace face au brome (Klemmedson and Smith, 1964, Platt and Jackman, 1946, Hull and Stewart, 1948). Cette technique fait toujours l'objet de recherches.

Dans les environnements très dégradés où l'ensemencement n'offre que peu de résultats, l'usage de produits phytosanitaires est la dernière solution. Bien qu'un certain nombre d'herbicides se soient avérés plus ou moins efficaces (Klemmedson and Smith, 1964), les meilleurs résultats sont obtenus avec l'Imazapic ((\pm)-2-[4,5-dihydro-4-methyl-4-(1-methylethyl)-5-oxo-1Himidazol-2-yl]-5-methyl-3-pyridinecarboxylic acid). Il s'agit d'un herbicide sélectif actuellement connu comme moyen de contrôle du brome. Son intérêt réside dans le fait qu'un bon nombre d'herbacées pérennes parviennent à le tolérer, et constitue donc un outil d'aide efficace à leur rétablissement lors d'infestation par le brome (Sbatella et al., 2011).

2.4 Le changement climatique

2.4.1 Généralités

2.4.1.1 *Introduction*

Le réchauffement du système climatique est sans équivoque. On note déjà, à l'échelle du globe, une hausse des températures moyennes de l'atmosphère et de l'océan, une fonte massive de la neige et de la glace ainsi qu'une élévation du niveau moyen de la mer. Les observations effectuées sur tous les continents et dans la plupart des océans montrent qu'une multitude de systèmes naturels sont touchés par les changements climatiques régionaux, en particulier par la hausse des températures (GIEC, 2007).

2.4.1.2 L'augmentation de la concentration en CO₂ atmosphérique

Les changements de la teneur de l'atmosphère en gaz à effet de serre et en aérosols, du rayonnement solaire et des propriétés de la surface des terres, altèrent le bilan énergétique du système climatique.

Les concentrations atmosphériques mondiales de dioxyde de carbone, de méthane et d'oxyde nitreux ont fortement augmenté en conséquence des activités humaines entreprises depuis 1750, et dépassent aujourd'hui largement les valeurs préindustrielles.

Le dioxyde de carbone est le plus important gaz à effet de serre d'origine anthropique. L'augmentation de sa concentration à l'échelle mondiale est essentiellement due à l'utilisation des combustibles fossiles et aux changements d'affectation des terres. Elle a augmenté d'une valeur préindustrielle d'environ 280 parties par million (ppm) à 379 ppm en 2005 (Figure 6). D'après des analyses de carottes de glace, cette concentration dépasse largement les variations naturelles durant les 650 000 dernières années (de 180 à 300 ppm).

Le rythme d'accroissement annuel de la concentration de dioxyde de carbone a été plus rapide au cours des dix dernières années (1,9 ppm par an en moyenne pour les années entre 1995 et 2005) que depuis le début des mesures directes atmosphériques continues (1,4 ppm par an en moyenne pour la période entre 1960 et 2005) (GIEC, 2007).

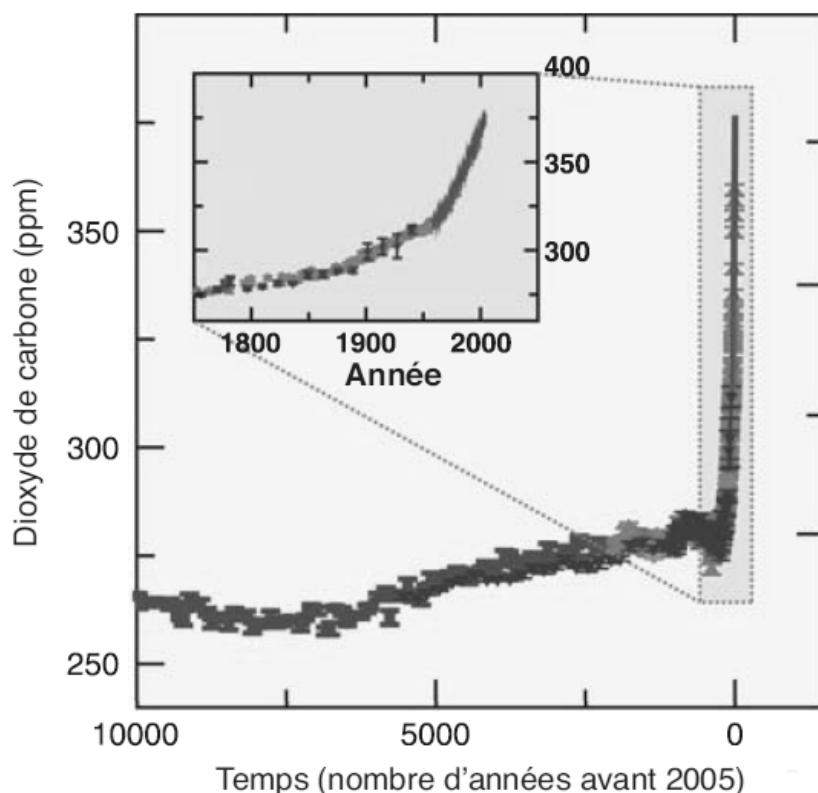


Figure 6: Évolution de la concentration en CO₂ jusqu'en 2005 (GIEC, 2007)

2.4.1.3 Observations directes des changements climatiques récents

A l'échelle des continents, des régions et des bassins océaniques, de nombreux changements climatiques à long terme ont été observés. Ils incluent des changements des températures et des glaces arctiques, des changements largement répandus dans les volumes de précipitations, la salinité de l'océan, les structures des vents et des aspects de phénomènes climatiques extrêmes, tels que les sécheresses, les fortes précipitations, les vagues de chaleur et l'intensité des cyclones tropicaux (GIEC, 2007).

2.4.1.1 Projections des changements climatiques futurs

Il existe un grand nombre de simulations fournies par un large ensemble de modèles. Prises ensemble, et compte tenu des informations additionnelles fournies par les observations, ces simulations fournissent une base quantitative permettant d'estimer la vraisemblance de plusieurs aspects du changement climatique futur. Les simulations des modèles couvrent une série de futurs envisageables, y compris des hypothèses idéalisées sur les émissions ou les concentrations.

Pour les deux décennies à venir, un réchauffement d'environ 0,2°C par décennie est simulé pour une série de scénarios d'émissions du Rapport spécial du GIEC. Même dans l'éventualité où les concentrations de tous les gaz à effet de serre et des aérosols resteraient constantes par rapport au niveau de l'année 2000, on doit s'attendre à un réchauffement d'environ 0,1°C par décennie. La poursuite des émissions de gaz à effet de serre au rythme actuel ou à un rythme supérieur provoquerait un réchauffement supplémentaire. En effet, le réchauffement tend à diminuer la séquestration du dioxyde de carbone atmosphérique par les terres et les océans, augmentant de ce fait une partie des émissions anthropiques restant dans l'atmosphère. Par exemple, l'estimation du réchauffement entre les années 2000 et 2100 est dans le cas du scénario le plus bas de 1,8°C, et de 4,0°C pour le scénario le plus élevé (Tableau 1) (GIEC, 2007).

Tableau 1: Projections du réchauffement global moyen en surface à la fin du XXIe siècle, ainsi que les concentrations approximatives (en équivalent-CO₂) correspondant au forçage radiatif calculé pour les GES et les aérosols anthropiques en 2100. Explication des scénarios: Voir rapport GIEC (2007)

Scénarios SRES de référence	Variation de température (°C, pour 2090–2099 par rapport à 1980–1999)		Concentrations approximatives (en équivalent CO₂) pour 2100 (ppm)
	Valeur la plus probable	Intervalle probable	
Concentrations constantes, niveaux 2000	0,6	0,3 – 0,9	
Scénario B1	1,8	1,1 – 2,9	600
Scénario A1T	2,4	1,4 – 3,8	700
Scénario B2	2,4	1,4 – 3,8	800
Scénario A1B	2,8	1,7 – 4,4	850
Scénario A2	3,4	2,0 – 5,4	1250
Scénario A1FI	4,0	2,4 – 6,4	1550

Ces scénarios permettent de prévoir différents changements à l'échelle régionale. Concernant les modifications du régime des températures des régions tempérées, les changements vont résider en un réchauffement des températures moyennes, une hausse très probable de la fréquence des températures extrêmement élevées, ainsi que des vagues de chaleur.

2.4.2 Réactions des plantes et des écosystèmes

De manière générale, on s'attend à différents impacts du changement global sur les écosystèmes. Tout d'abord, la résilience de nombreux écosystèmes va probablement disparaître durant ce siècle, en raison d'une combinaison de changements climatiques, de perturbations connexes (inondations, sécheresses, feux incontrôlés, insectes, acidification des océans, etc.) et d'autres facteurs de changement à l'échelle planétaire (changement d'affectation des terres, pollution, fragmentation des systèmes naturels, surexploitation des ressources, etc.).

Ensuite, le niveau de fixation nette du carbone par les écosystèmes terrestres va atteindre un maximum, probablement avant le milieu du siècle, et va par la suite diminuer, voire même s'inverser, amplifiant ainsi les changements climatiques.

Enfin, si le réchauffement moyen à la surface du globe dû à un accroissement de la concentration en CO₂ dépasse 1,5 à 2,5 °C, on s'attend à ce que le risque d'extinction de nombreuses espèces s'accroisse, que d'importants changements dans la structure et la fonction des écosystèmes apparaissent, comme les interactions écologiques des différentes espèces, leurs aires de répartition, le tout au détriment de la biodiversité et des biens et services des écosystèmes (GIEC, 2007).

2.4.2.1 *L'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air*

Le principal effet de l'augmentation des concentrations en carbone atmosphérique sur les plantes est une augmentation du rendement de l'utilisation des ressources. En effet, en réduisant la conductance stomatale ainsi que la transpiration, elle améliore le rendement de la photosynthèse, l'utilisation de l'eau et de la lumière (Morison, 1987). Lors d'expositions prolongées à des concentrations élevées en CO₂, un phénomène d'acclimatation de la photosynthèse s'observe, entraînant une baisse d'enzymes clés intervenant dans le cycle de réduction du carbone, entraînant ainsi un rendement accru de l'utilisation des nutriments par la plante (Drake et al., 1997).

Cet équilibre hydrique modifié entraîne également une augmentation de carbone absorbé, un ratio C : N plus grand, et donc une qualité en nutriments diminuée pour les insectes et animaux herbivores (Lloyd and Farquhar, 1996). Ces effets ont des conséquences majeures évidentes dans le domaine de l'agriculture ainsi qu'au sein des écosystèmes naturels.

2.4.2.2 *Le réchauffement et les températures extrêmes*

L'augmentation des niveaux de CO₂ dans l'atmosphère va certainement affecter les performances des plantes ainsi qu'altérer les modèles globaux de température (Coleman et al., 1991). En effet, le rapport du GIEC (2007) prévoit des variations au sein des régimes de température, comme un réchauffement dans beaucoup de régions, ainsi qu'une augmentation des fréquences des températures extrêmement élevées et des vagues de chaleur.

Ces variations dans le régime de température peuvent avoir des effets négatifs sur les plantes, comme la modification de la réponse des plantes aux augmentations de CO₂. Dans certains cas des augmentations de température et de CO₂ mènent à des taux de production accrus, dans d'autres, ces facteurs peuvent diminuer la production de la surface foliaire et augmenter la vitesse de sénescence, ce qui influence négativement la croissance (Coleman et al., 1991).

Mearns et al. (1984) s'inquiètent des épisodes de températures extrêmement hautes. Ceux-ci seront plus fréquents et plus sévères qu'actuellement. Ils pourront causer des chocs thermiques plus ou moins dommageables et affecter les performances des plantes. De plus, les augmentations en CO₂ peuvent influencer la réaction des plantes à ces chocs thermiques, via un grand nombre de mécanismes physiologiques (Surano et al., 1986).

Les effets de l'augmentation globale de la température dépendent du milieu et de la physiologie des espèces. En effet, Berry and Björkman (1980) ont montré que les plantes des environnements froids tendent à avoir une température optimale de développement plutôt basse et ont un potentiel d'acclimatation limité aux températures plus chaudes. A l'inverse, les plantes se retrouvant dans les milieux chauds, et spécialement les plantes en C4, ont une température de développement optimal plus haute et une capacité d'acclimatation aux basses températures limitée. Les plantes d'habitats à large variation de températures durant la phase de croissance, peuvent survivre au sein d'une gamme de températures inhabituelles plus large. Un réchauffement global pourrait donc influencer négativement le développement des plantes de milieux froids.

Par conséquence, l'impact de la température est en interaction avec la concentration en CO₂ et dépend très fortement du stade de développement de la plante, ainsi que des conditions du milieu, comme la disponibilité en ressources du sol, les précipitations et l'exposition (Rawson, 1992).

2.4.2.3 Impact sur les plantes invasives

Les relations entre les invasions biologiques et le changement climatique sont complexes. Tandis que certains composants du changement global, comme l'augmentation du CO₂ atmosphérique, encouragent souvent les invasions, d'autres composants, comme les changements dans les régimes de températures et de précipitations, peuvent faciliter ou au contraire agir à l'encontre des invasions de certaines plantes (Bradley et al., 2010).

A propos du cycle de l'azote, Dijkstra et al. (2010) ont mis en évidence des effets différents du réchauffement et de l'augmentation de la concentration en CO₂. En effet, alors que les concentrations augmentées en CO₂ tendent à diminuer le pool d'azote inorganique du sol, probablement à cause de l'augmentation de l'immobilisation microbiologique, le réchauffement tend à augmenter ce pool ainsi que le prélèvement par les plantes, probablement via minéralisation facilitée de l'azote.

Les principaux facteurs influençant les invasions biologiques, qui seront altérés par le changement climatique, comprennent : une augmentation de la température globale, une altération des précipitations, un changement dans l'ampleur et la durée des événements climatiques extrêmes, une augmentation du dioxyde de carbone atmosphérique, une variation du taux d'azote du sol, ainsi que de nouvelles perturbations associées aux changements d'affectation du sol. On sait que la plupart de ces facteurs vont augmenter le risque d'invasion biologique (Thuiller et al., 2007). De plus, deux raisons fondamentales mènent à penser que le risque d'invasion va plutôt augmenter avec le changement global. En premier lieu, les espèces invasives sont, par définition, bien adaptées à s'implanter dans de nouveaux environnements et le changement global crée de nouveaux environnements. En second lieu, beaucoup de plantes invasives sont bien plus compétitives dans les environnements avec de hauts taux de ressources disponibles (Blumenthal, 2006), et plusieurs aspects du changement global augmentent directement la disponibilité des ressources. Par exemple l'augmentation du CO₂, la quantité d'azote disponible, et les changements d'affectation du sol, ont été décrits comme augmentant les invasions (Dukes and Mooney, 1999).

Cependant, de récentes recherches ont mis en évidence une possible réduction du risque d'invasion (Bradley et al., 2009). Des études expérimentales et des modélisations ont montré à la fois des augmentations (Thomsen et al., 2006) et des diminutions (Bradley et al., 2009) du risque d'invasion. Les impacts du changement climatique sur une invasion particulière dépendront donc de la nature des principaux changements, de la localisation géographique de l'aire d'invasion, ainsi que de l'espèce invasive considérée. Une meilleure compréhension du risque d'invasion d'une espèce particulièrement problématique, influencé par le changement global, est donc essentielle afin de développer des politiques et des programmes efficaces pour gérer les plantes invasives du XXIe siècle (Bradley et al., 2010).

Ziska et al. (2005) ont étudié la réaction de *B. tectorum* en chambres contrôlées, au sein desquelles différentes concentrations en CO₂ ont été appliquées. Les valeurs utilisées correspondent aux années 1900, 1960, 2005 et celles prédictes pour 2020 (respectivement 270, 320, 370 et 420 ppm). Les résultats ont mis en valeur une réponse du brome aux concentrations élevées en CO₂ : la proportion de matière non-digestible, le ratio C : N, la productivité et la quantité de combustible étaient plus importants pour les plus grandes concentrations en CO₂. Notons que cette expérience a été réalisée dans un environnement contrôlé, lié aux environnements où *B. tectorum* pose des problèmes de feux.

2.4.3 Les dispositifs de simulation du changement climatique

2.4.3.1 Introduction

En ce qui concerne les changements atmosphériques globaux, l'augmentation de la concentration en CO₂ a été le phénomène le plus étudié durant ces cinquante dernières années (Prentice, 2001). Un énorme effort de recherche a été mené afin de comprendre comment les plantes (de culture ou non) et les écosystèmes vont réagir face à cette augmentation de concentration en CO₂ (Ainsworth and Long, 2005).

Les impacts probables du changement climatique sont étudiés à travers différents dispositifs destinés à augmenter artificiellement la concentration en CO₂ et/ou la température, dans le but de comprendre comment pourraient évoluer la végétation et les écosystèmes dans un futur probable. Nous pouvons scinder les différents types de dispositifs en deux grandes classes : les dispositifs « ex-situ », qui sont conduits au sein d'environnements contrôlés comme des serres ou des chambres d'incubation, et des dispositifs « in-situ » qui sont conduits au sein du milieu, afin de mener l'expérience dans des conditions les plus naturelles possibles.

Voici de brèves descriptions des principaux dispositifs existants.

2.4.3.2 *Les dispositifs « ex-situ »*

2.4.3.2.1 Serre

Depuis longtemps, les biologistes ont mis en évidence l'impact positif de concentrations augmentées en CO₂ sur le développement des plantes. Des générateurs de CO₂ ont donc été ajoutés aux serres afin d'augmenter artificiellement la concentration en CO₂, et ainsi la production des plantes. Des dispositifs de mesure peuvent être placés en complément, afin de réguler plus précisément la température et la concentration en CO₂ de la serre via un système de ventilation (Heys, 1967).

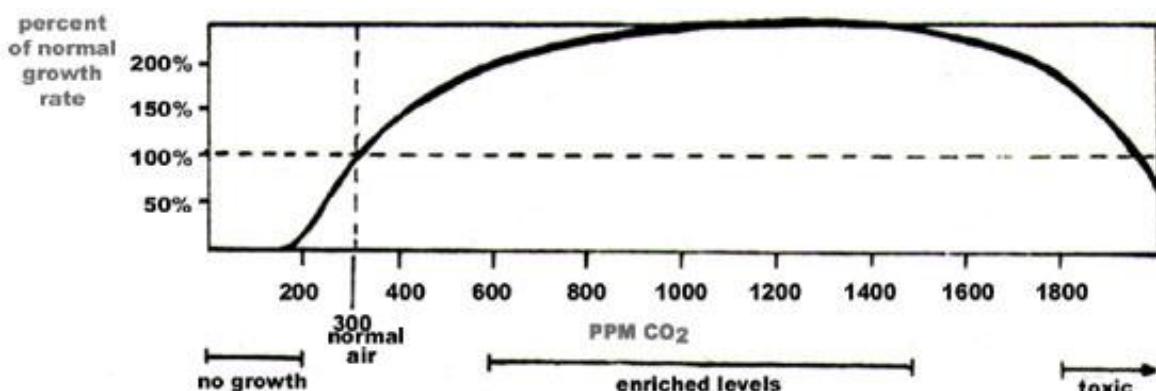


Figure 7: Effet de la concentration en CO₂ de l'air sur le taux de croissance (Thayer, 2012)

Plusieurs types de « générateurs » de CO₂ existent, plus ou moins rentables selon les cas :

- Combustion d'hydrocarbures ;
- Bombonne de CO₂ ;
- Fonte de glace sèche (CO₂ sous forme solide) ;
- Fermentation de sucre ;
- Décomposition de matières organiques.

2.4.3.2.2 Chambre contrôlée

Les chambres contrôlées permettent de créer un environnement où des facteurs, tels que la température, l'humidité, la concentration en CO₂, la lumière, et la pression, sont connus et imposés à tout moment à l'objet de l'étude. Ces chambres permettent de réaliser de nombreuses études scientifiques différentes, allant de l'étude du développement de plants de maïs à l'incubation d'œufs de crocodile (Environmental Specialties, 2012).

2.4.3.2.3 Écotron

Un écotron est un dispositif de recherche expérimentale, destinée à étudier le fonctionnement des écosystèmes, des organismes et de la biodiversité, en réponse à des modifications de l'environnement. Il est un maillon important entre l'analyse de fonctions élémentaires en conditions très simplifiées de laboratoire et l'étude d'écosystèmes *in situ*.

Le principe de l'écotron est d'insérer un échantillon d'écosystème ou un organisme dans une enceinte afin de contrôler la biodiversité, d'élargir la gamme des conditions environnementales pouvant être simulées et de permettre une mesure précise des flux entre l'écosystème ou l'organisme et sa micro-atmosphère. Ce confinement des écosystèmes dans des enceintes permet la simulation d'une large gamme de conditions environnementales (température, conditions hydriques, CO₂, polluant, etc....) et la mesure précise des principaux flux générés par l'écosystème, permettant ainsi l'établissement de bilans de matière. L'écotron permet donc d'aborder toute question scientifique impliquant une variation des conditions d'environnement ou un changement de structure des communautés (climat, chimie atmosphérique, stress multiples, pollution, changement d'utilisation des sols, ravageurs, perte de biodiversité, invasion, organismes génétiquement modifiés). Par conséquent, il est donc très utile dans le cadre de l'étude des impacts du changement global (Centre National de la Recherche Scientifique Français, 2012).



Figure 8: Construction de l'écotron européen de Montpellier (Centre National de la Recherche Scientifique Français, 2012)

2.4.3.3 Les dispositifs « *in-situ* »

2.4.3.3.1 Les « Open-Top Chambers »

La réponse des écosystèmes à l'augmentation de la concentration en CO₂ et de la chaleur ne peut être prédite sans des expérimentations de terrain. En effet, les interactions entre l'augmentation de la concentration en CO₂ et d'autres facteurs environnementaux, en particulier la température, les réserves en eau et en éléments nutritifs, sont complexes et peuvent difficilement être déduites uniquement d'expériences *ex-situ* (Mooney et al., 1991).

Les « Open Top Chambers » (OTC) sont les dispositifs expérimentaux qui ont été exploités le plus largement et le plus complètement. Ils sont utilisés afin d'exposer une parcelle donnée à des concentrations en CO₂ plus importantes, ou à d'autres types de gaz atmosphériques. Une documentation importante peut être trouvée à ce sujet (Leadley and Drake, 1993).

Les premières OTC ont été imaginées par Rogers et al. (1983), afin d'étudier la réponse de plantes cultivées et d'arbres de pépinière. Cependant, les chambres peuvent varier en taille, au niveau de la façon d'introduire le CO₂ et de le mélanger dans la chambre, ainsi qu'au niveau des matériaux utilisés pour la construction (Rogers et al., 1983).

Les OTC font varier un microclimat qui est inclus en leur sein : la radiation solaire est réduite d'environ 15%, avec une proportion plus grande de lumière diffuse que de lumière directe, un plus haut taux d'humidité, beaucoup moins de vent la journée (différence négligeable la nuit), une évapotranspiration réduite et une disponibilité en eau améliorée. Le problème, lorsque que l'on établit les plans d'une OTC, est qu'il faut essayer de minimiser les effets sur le microenvironnement tout en maintenant le contrôle des concentrations en CO₂. Le mesurage et le contrôle des variables physiques clés sont complexes, et le contrôle d'une variable a souvent des effets sur la régulation d'une autre (Leadley and Drake, 1993).

En plus d'augmenter la concentration en CO₂ ambiante, les OTC augmentent la température de l'air en leur sein. Effectivement, Weinstock et al. (1982) ont mesuré des différences de température supérieures à 3,7°C entre l'intérieur et l'extérieur de la chambre (Leadley and Drake, 1993). Les augmentations de température proviennent de sources différentes : interactions avec les profils de températures naturelles, la vitesse et la turbulence de l'air imposées au sein de la chambre, la perte de chaleur des ventilateurs, et les échanges de rayonnements infrarouges entre les parois de la chambre et le couvert végétal (Drake et al., 1989).

Les différences de température peuvent être minimisées en utilisant une forte ventilation. Cependant, augmenter la ventilation a des conséquences sur d'autres variables, comme par exemple l'apparition d'un stress hydrique plus grand induit par une évapotranspiration augmentée (Leuning and Foster, 1990).

En conclusion, les OTC peuvent être utilisées pour un large panel d'expériences concernant l'augmentation de CO₂, en gardant à l'esprit que le microclimat est quelque peu altéré. La conception des chambres n'est peut-être pas évidente, mais les OTC ont beaucoup de qualités (adaptables, relativement durables, bon marché, et plus simple à comprendre que d'autres dispositifs) qui les ont élevées au rang de référence en matière d'étude de l'impact du CO₂ et de la température sur les écosystèmes (Leadley and Drake, 1993).

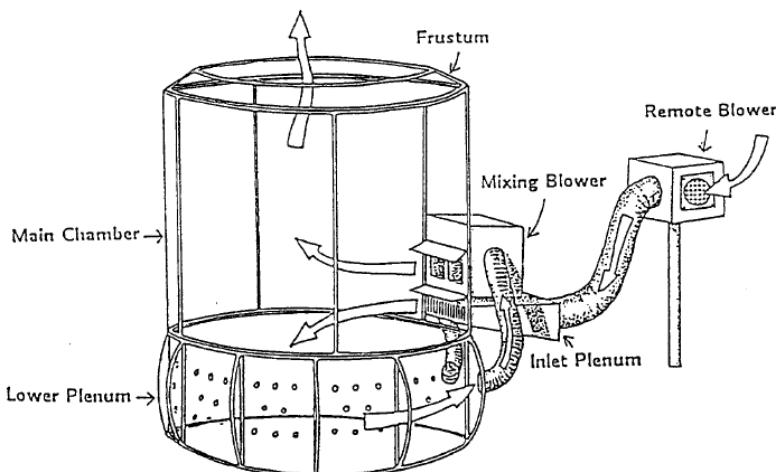


Figure 9: Schéma d'une "Open top chamber" (Leadley and Drake, 1993)

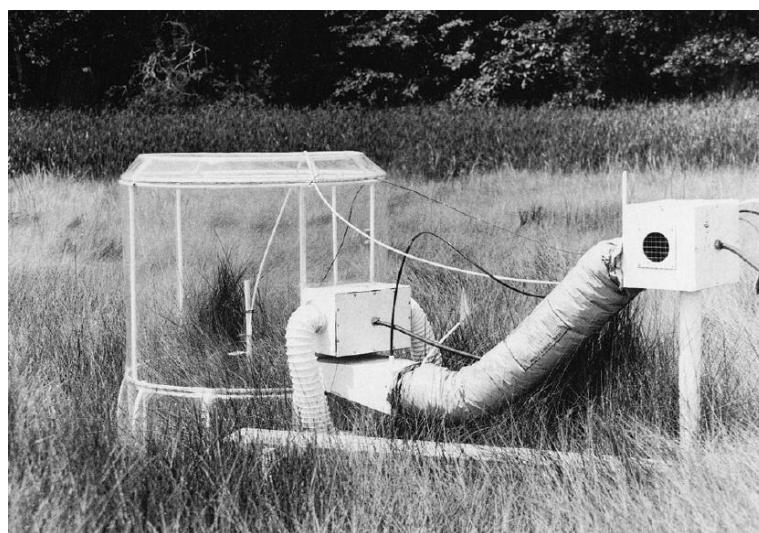


Figure 10: Photo d'une "Open top chamber" (Leadley and Drake, 1993)

2.4.3.3.2 Le dispositif FACE

Les dispositifs de « Free-Air CO₂ Enrichment » (FACE) permettent l'étude des effets d'une augmentation de la concentration en CO₂ sur les plantes et les écosystèmes, évoluant sous des conditions naturelles (et non enclavé au sein d'une serre ou d'un bâtiment) (Ainsworth and Long, 2005).

Tandis que les études réalisées en OTC forment la base de notre compréhension de la réaction des plantes à une augmentation de la concentration en CO₂, il existe de sérieuses limitations au fait d'utiliser des systèmes clos pour étudier ces phénomènes. En effet, le fait de travailler en système clos peut influencer certains mécanismes de la photosynthèse (Morgan et al., 2001) et peut produire un « effet chambre » qui augmente les effets de l'augmentation des concentrations en CO₂.

Les « FACE » de grande échelle permettent d'exposer les plantes à des concentrations en CO₂ augmentées sous des conditions naturelles et de plein air. La technologie « FACE » n'utilise pas de structure de confinement, mais plutôt un ensemble de tuyaux de ventilation qui diffusent de l'air enrichi en CO₂ ou du CO₂ pur à la périphérie des parcelles de végétation (Ainsworth and Long, 2005).

Les « FACE » de grande échelle correspondent à des dispositifs de diamètre important (8 à 30 mètres) qui peuvent être établis en forêt, dans les prairies herbacées, les déserts et les zones agricoles. Ces dispositifs, qui imposent des taux de CO₂ variant de 475 à 600 ppm, peuvent étudier un large panel d'espèces ainsi que des traitements comme la fertilisation ou des stress. Par ailleurs, ils ont des effets lisières réduits, comparés aux dispositifs FACE de petits diamètres (1 à 2 m) (Okada et al., 2001).

Le système « FACE » repose sur les effets naturels du vent et des phénomènes de diffusion pour disperser le CO₂ en travers la zone expérimentale. Les systèmes « FACE » récents utilisent des tubes perforés, posés horizontalement en périphérie de la zone étudiée, et insufflant à grande vitesse du CO₂ pur via des micro-perforations (Okada et al., 2001).



Figure 11: Exemple d'un dispositif FACE: Soybean Free Air Concentration Enrichment (University of Illinois - USDA-ARS, 2011)

2.4.3.3.3 Dispositifs d'augmentation de chaleur

Différents dispositifs permettent d'obtenir une augmentation de la température ambiante. Une augmentation de température peut être facilement induite par le rayonnement solaire au sein de dispositifs contrôlés comme les serres ou les OTC. Dans ce cas, la température peut être maîtrisée par un système de ventilation (Heys, 1967, Leuning and Foster, 1990)

Des appareils comme des lampes infra-rouges ou des résistances électriques peuvent également servir à augmenter artificiellement la température, et offrent la possibilité de pouvoir être utilisés en dehors d'environnements contrôlés, comme les lampes infrarouges du dispositif PHACE (Figure 12).



Figure 12: Lampe infrarouge utilisée sur le site PHACE

3 Matériel et méthode

3.1 Le site de *PHACE*

3.1.1 Localisation et description du site de recherche

Le dispositif de « Prairie Heating and CO₂ Enrichment » (PHACE) est localisé dans la « High Plains Grasslands Research Station » de l'« US department of Agriculture - Agricultural Research Service » (USDA-ARS), situé à proximité de Cheyenne, dans l'état du Wyoming (États-Unis) (Figure 13). Les coordonnées du site sont : latitude 41°11'N, longitude 104°54'W.



Figure 13: Localisation de Cheyenne - USA

L'écosystème en place est la « *Northern Mixed-grass prairie* ». Celui-ci a été décrit au point « 2.3.2.2 La région de la mixed-grass prairie ». Le site se situe à une élévation de 1930 mètres. Les précipitations annuelles moyennes sont de 380 millimètres, et il n'y a, en moyenne, que 127 jours de températures supérieures à 0°C. La température moyenne en été est de 18°C et de -2,5°C en hiver. Le sol est un limon sableux, très profond et bien drainé, avec des éléments calcaires modérément grossiers. Le pH est de 7,9 (Blumenthal, 2009). La Figure 14 présente le paysage du site PHACE.



Figure 14: Paysage du site *PHACE*

3.1.2 Histoire et description de l'expérience *PHACE*

Le dispositif de « Prairie Heating and CO₂ Enrichment » (*PHACE*) a été créé en 2006. Son rôle est la simulation de l'impact du réchauffement et de l'élévation des concentrations en CO₂ atmosphériques sur les dynamiques de l'écosystème en place.

Le dispositif PHACE utilise la technologie FACE (Miglietta et al., 2001) afin d'élever la concentration en CO₂ ambiante ainsi qu'un système de chauffage en céramique, utilisant un appareillage de mesure continue de la température, appelé « proportional-integral-derivative » (PID) (Kimball, 2005), pour augmenter les températures (diurnes et nocturnes) au sein de différentes parcelles. La Figure 15 présente un plot à la température et à la concentration en CO₂ augmentées.



Figure 15: Un plot à la température et à la concentration en CO₂ augmentées. L'augmentation de la température est réalisée par les lampes IR disposées sur le cercle en métal à 1m50 du sol, et l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air est réalisée via la diffusion de CO₂ pur par le tube noir circulaire, placé à 15cm du sol.

Un élément important de l'expérience est le suivi des relations entre les plantes et le contenu en eau du sol. Premièrement parce que l'eau est perçue comme étant l'élément principal de réponse des prairies semi-arides à l'augmentation de la concentration en CO₂ (Morgan et al., 2004), et également parce que le réchauffement a des conséquences directes sur le contenu en eau du sol. Ainsi, deux systèmes d'irrigation, l'un en surface et l'autre en profondeur, sont installés sur le site, de même que des appareils de mesure relevant l'humidité du sol à différentes profondeurs. La Figure 16 présente l'influence manifeste de l'irrigation sur la végétation.

Différentes mesures sont couramment effectuées pour les différentes expériences menées sur le site, comme par exemple : les échanges gazeux au niveau des feuilles, la biomasse en pleine saison, le contenu en N par espèce, l'évaluation de la croissance des racines, ainsi que le contenu en C, N et gaz rares (CH₄, N₂O, NO_x et CO₂) dans le sol. Tous ces relevés visent à comprendre comment l'augmentation de la concentration en CO₂ et le réchauffement influent sur le cycle nutritif, et au final obtenir des données sur les réponses directes de l'écosystème à un traitement de changement global (Parton et al., 2007).



Figure 16: Différence flagrante de développement de la végétation, entre un plot témoin et un plot irrigué.

3.2 Le dispositif d'étude de *B. tectorum*

L'expérience concernant la réponse de *B. tectorum* à un changement global n'est donc qu'une étude parmi de nombreuses autres, prenant place sur le site PHACE, que se partage plusieurs équipes de scientifiques du Wyoming et du Colorado. L'étude s'attachant à *B. tectorum* a débuté en 2010, par l'ensemencement d'une surface de 70x100cm au sein de chaque plot. Les graines ont été récoltées dans la région, et ont été ensemencées à la main, selon une densité d'environ 8000 graines/m².

3.2.1 Description du dispositif expérimental

Le plan expérimental consiste en cinq répétitions de chacune des quatre combinaisons factorielles, composées de deux modalités en CO₂ (le témoin qui est la concentration en CO₂ ambiante, qui est de 375 ppm et la concentration en CO₂ augmentée qui est de 600 ppm), et de deux modalités de température (la température ambiante comme témoin et une température augmentée jour/nuit de +1.5/+3°C) pour un total de vingt parcelles expérimentales.

S'ajoutent à cela cinq parcelles dont la concentration en CO₂ et la température sont ambiantes, mais bénéficiant d'une irrigation en profondeur. Le but de cette irrigation est d'observer l'impact d'un apport en eau plus important en automne et au printemps sur le développement de plantes invasives, facteur critique dans le cas de l'étude de *B. tectorum*. Ainsi, le dispositif expérimental comporte deux expériences distinctes, à analyser séparément. D'une part, nous aurons l'expérience *Principale*, qui comprendra les plots témoins et les plots à la température et/ou la concentration en CO₂ augmentées, et l'expérience *Irrigation*, qui comprendra les plots témoins et les plots irrigués. La Figure 17 présente une vue du site, avec les différentes parcelles.



Figure 17: Vue du site PHACE, avec quelques unes des différentes parcelles expérimentales.

Le site PHACE comporte deux zones distinctes au niveau de la composition du sol. En effet, bien que le sol soit dans les deux cas un limon sableux bien drainé avec un pH de 7,9, la partie nord dispose d'un sol plus profond, plus calcaire que la partie sud, plus sableuse. L'expérience comporte donc deux blocs distincts.

Au sein des parcelles, un facteur « perturbation » a été mis en place par bandes, via l'annihilation de la végétation native. Cette opération a été effectuée à l'aide de Roundup (la molécule active est le glyphosate) au printemps, deux semaines avant ensemencement des graines de *B. tectorum*. Ces bandes sont l'unité expérimentale. Nous reviendrons sur ce point lors de la description des parcelles au point « Description des placettes et de leur composition ». La Figure 18 présente le schéma expérimental.

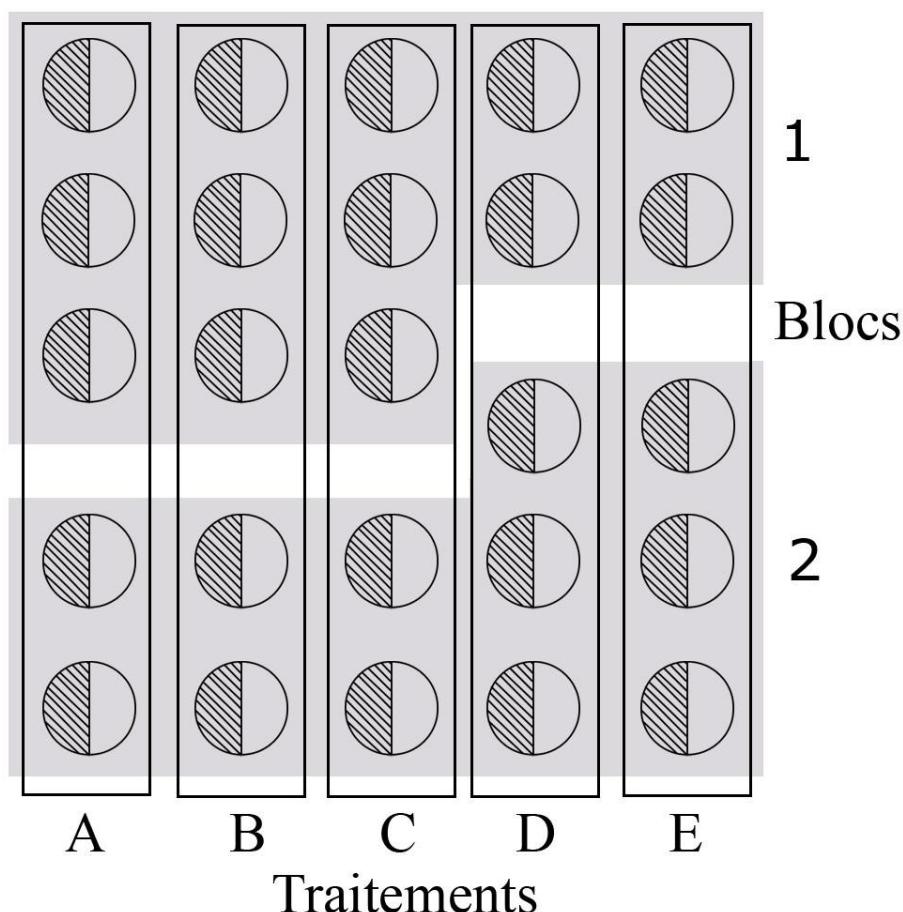


Figure 18: Schéma expérimental en *Split plot*. Les cercles représentent les plots, et les demi-cercles les zones perturbées (rayées) et non perturbées (couleur unie). Les 5 traitements sont les suivants : A. Plots témoins ; B. Plots à la concentration en CO₂ augmentée ; C. Plots à la température augmentée ; D. Plots à la température et à la concentration en CO₂ augmentées (ce traitement est donc le croisement de B et C) ; E. Plots irrigués. Les deux blocs sont les suivants : 1. Partie Nord avec un sol profond et calcaire ; 2. Partie Sud avec un sol moyennement profond et sableux.

Comment ont été choisies la concentration en CO₂ et la température augmentée? En premier lieu, une différence d'augmentation entre la température diurne (+1,5°C) et nocturne (3°C) a été mise en place d'après le quatrième rapport du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC, 2007), qui suggérait une évolution des températures minimales journalières plus rapide que celle des températures maximales (Meehl et al., 2007). Ensuite, la concentration en CO₂ a été choisie de manière à correspondre à un futur relativement proche, comme le courant du XXI^e siècle. Pour des raisons économiques, cette valeur ne devait pas être trop importante car maintenir des concentrations élevées de CO₂ en milieu ouvert sur un site aussi venteux coûte très cher. Les augmentations de température ont été choisies pour correspondre à ces taux de CO₂, et à une moyenne des prévisions pour la fin du siècle établies par le GIEC (2007)(Figure 19).

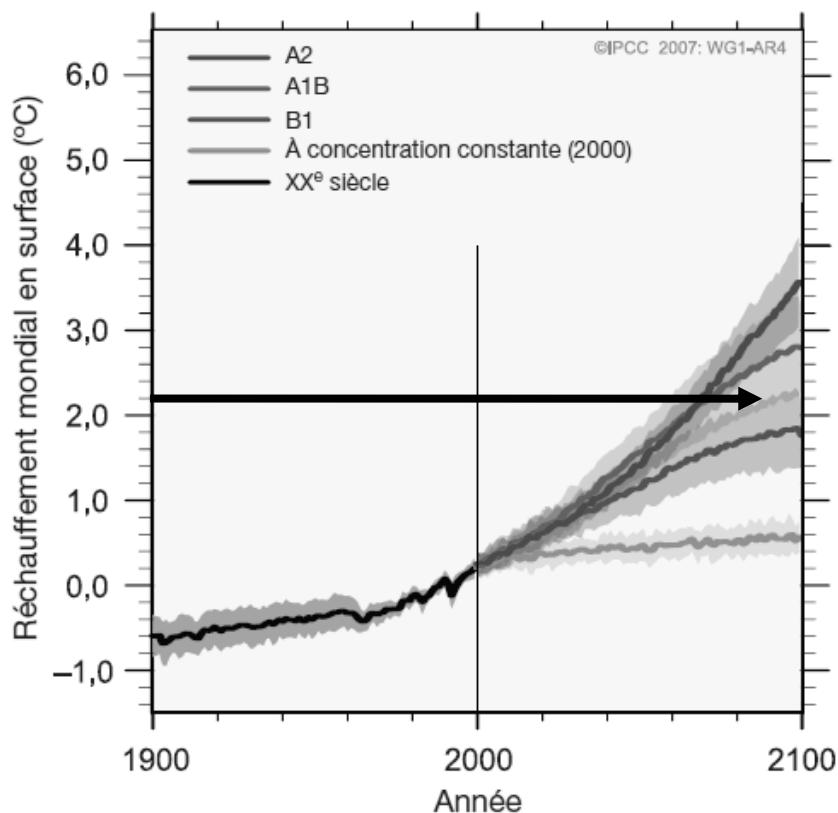


Figure 19: Moyenne des multi-modèles et fourchettes estimées du réchauffement en surface, présentées dans le 4^e rapport du GIEC.

La concentration en CO₂ et la température augmentant progressivement, le but n'était pas de correspondre exactement à une année précise de la fin de ce siècle, mais d'avoir des valeurs cohérentes, correspondant à un futur relativement proche, et réaliste.

3.2.2 Description des placettes et de leur composition

Les différentes parcelles mesurent 3,3 mètres de diamètre, c'est-à-dire 8,6 m² de surface. Ces parcelles peuvent être schématisées de la manière présentée à la Figure 20.

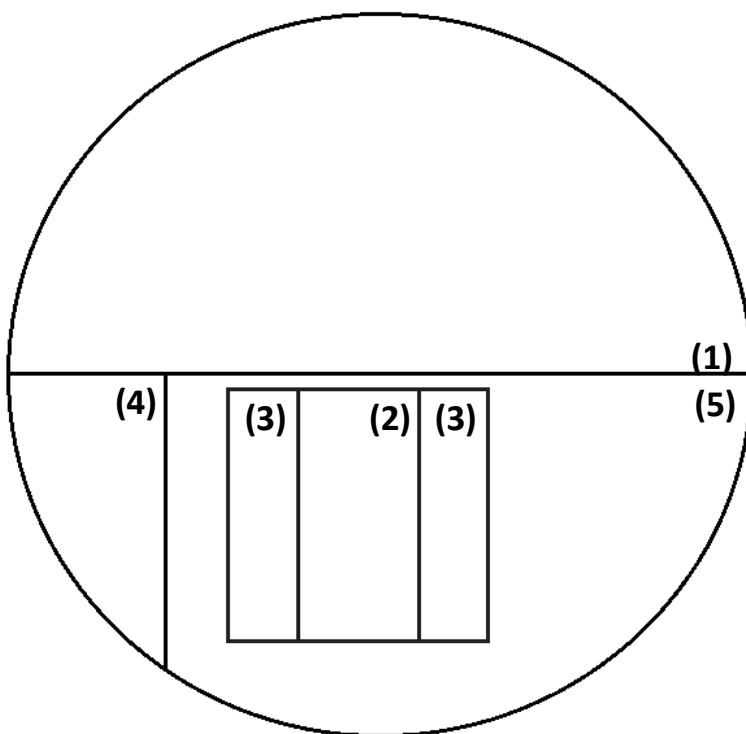


Figure 20: Schéma d'une parcelle expérimentale du site PHACE, dont la dimension est de 3,3m de diamètre. Seuls les trois rectangles sont destinés à l'étude de *B. tectorum*, le rectangle du milieu étant la zone perturbée, les deux autres constituant la zone non perturbée. Le reste de la surface du plot est destiné à d'autres expériences.

La surface (1), qui couvre l'exacte moitié du plot, est occupée par la végétation indigène de l'endroit et est utilisée pour étudier la réponse de la végétation en place. La surface (4) est liée à une expérience de restauration via le semi de graines, d'espèces indigènes sur terre nue. Enfin, la surface (5) accueille l'étude de *B. tectorum* (rectangle rouge) ainsi qu'une expérience de compétition entre la végétation native et six espèces invasives.

Le cadre au sein de la partie inférieure peut se retrouver n'importe où au sein de la surface (5), mais a des dimensions fixe : les deux rectangles (3) sont les bandes non perturbées, mesurant chacune: 20x50cm et la surface (2) de 30x50cm est la surface perturbée. Le cumul des deux aires non-perturbées est plus important que l'aire de la surface perturbée, afin de diminuer l'effet de lisière, consistant principalement en un ruissellement plus important depuis la zone perturbée.

La zone perturbée a été traitée le 13 août 2010 au Round Up afin d'éliminer la végétation indigène et simuler ainsi une perturbation naturelle ou anthropique. La végétation des surfaces (3) a été laissée intacte et n'est composée, en début de l'expérience, que d'herbacées indigènes, les plants de *B. tectorum* de l'année passée ayant été récoltés en fin de vie sur une période s'étalant du 15 juin au 14 juillet 2011.



Figure 21: Illustration de la zone perturbée (cadre rouge) et non perturbée (cadres verts) au sein d'un plot.

D'autres photographies du site *PHACE* sont disponibles en annexe (point 8.2 : « Illustrations supplémentaires »).

3.3 Mesures réalisées et méthode de travail

3.3.1 Les mesures relatives à la période de 2011-2012

3.3.1.1 Mesures de croissance

Les principales mesures, effectuées sur le site *PHACE*, ont été réalisées toutes les deux à trois semaines. A chacune de ces dates et pour chacun des 25 plots, le nombre de plants de *B. tectorum* a été recensé, en différenciant zone perturbée/non-perturbée. En plus de cela, la hauteur moyenne et le nombre moyen de feuilles ont été calculés en mesurant une sous population de dix individus, choisis aléatoirement, au sein de chacune des deux types de zones.

Les mesures portant sur les plants de *B. tectorum* devaient être effectuées en respectant un maximum la couverture végétale, non seulement au sein de la surface allouée à *B. tectorum* mais également aux alentours, c'est-à-dire tout le plot. Or, les mesures requéraient une observation au ras du sol, surtout au début de l'expérience, car les jeunes plants de *B. tectorum* étaient difficilement repérables au sein de la végétation indigne bien en place. Par ailleurs, les plants ne devaient pas être confondus avec de nombreuses autres espèces, très semblables pour un œil non entraîné, surtout au stade juvénile. Citons *Bouteloua gracilis* (H.B.K) Lab. Ex Steud, *Pascopyrum smithii* (Rydb.) A. Love, et *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult. comme les principales espèces pouvant être confondues avec *B. tectorum*. L'emploi d'une plateforme surélevée, prenant appui dans des zones moins sensibles, était donc nécessaire. Elle permettait à l'observateur d'effectuer ses mesures (Figure 22).



Figure 22: Démonstration du comptage et du mesurage des plants de *B. tectorum* au sein d'un plot. Les mesures s'effectuaient en équilibre sur une plateforme en bois ou en aluminium, et les zones à mesurer se démarquaient à l'aide d'un cadre en acier s'insérant dans des clous plantés dans le sol.

Le comptage s'effectuait à l'aide d'un compteur à pression et la mesure de hauteur à l'aide d'une règle souple. Pour des raisons pratiques, les mesures étaient enregistrées oralement à l'aide d'un dictaphone et les codes, permettant une sélection aléatoire des plants, étaient inscrits sur la main. En effet, le vent souvent violent, et la position de mesure acrobatique rendaient difficile l'usage de papier. Une mesure complète de tous les plants de *B. tectorum* prenait environ quatre jours entiers. Heureusement, je recevais souvent l'aide d'une autre personne, et ces mesures étaient bouclées en deux jours.

3.3.1.2 L'humidité du sol

Le dispositif comporte un système de mesure automatique de l'humidité du sol, qui fonctionne à l'aide de sondes ECH₂O. Ces dernières, construites par *Decagon Devices*, mesurent la permittivité diélectrique entre 5 et 25 centimètres de profondeur et ce, toutes les heures. Ces données sont enregistrées et peuvent être collectées au moyen d'une connexion USB.

3.3.1.3 La biomasse finale

La récolte des plants de *B. tectorum* a commencé le 30 mai 2012. Pour chaque plot, les bromes matures étaient empaquetés selon leur zone et selon qu'ils comportent une attaque fongique sur leurs graines ou non. Il était important que les plants récoltés soient à maturité, afin de pouvoir ensuite mesurer une biomasse maximale. Cependant, il fallait prendre garde à les prélever avant qu'ils ne relâchent leurs graines. Un plant est considéré « à maturité » lorsque plus de la moitié des épillets sont passés de la couleur verte à pourpre et sont devenus fermes au touché.

3.3.2 Les mesures relatives à la période 2010-2011

3.3.2.1 Mesures de croissance, de biomasse, et d'humidité du sol

En plus des données que j'ai récoltées pour la période 2011-2012, j'ai pu disposer des mesures de l'année précédente, dont le design expérimental était le même. Celles-ci concernent les mêmes mesures de croissance (nombre de plants et leur hauteur moyenne au cours du temps), de biomasse, et d'humidité que celles de la période 2011-2012.

3.3.2.2 La composition des tissus en N, C et ^{13}C

Les plants récoltés l'année précédente étant toujours disponibles, j'ai appris que je pouvais en disposer afin de réaliser des mesures complémentaires. Après entretien avec mon promoteur sur ce qu'il serait possible techniquement et économiquement d'analyser, j'ai trouvé judicieux de procéder à une analyse de la composition des tissus de *B. tectorum* en N, C et ^{13}C . En effet, le ratio C:N peut être utilisé comme indicateur de la qualité des tissus comme ressource fourragère (Van der Wal et al., 2000). L'isotope 13 du carbone est, quant à lui, un indicateur de l'efficience de la plante en termes d'utilisation des ressources en eau disponibles. Effectivement, Osorio and Pereira (1994) ont montré que la quantité d'isotopes ^{13}C dans les tissus foliaires était significativement liée à l'efficacité d'utilisation de l'eau.

La première étape a été de trier la très grosse quantité de matériel végétal pour l'opération de mixage. Le tri a consisté en la séparation des graines du reste du matériel végétal et au rassemblement par plot et par zone perturbée ou non. La raison de ce tri concerne un des éléments mesurés, l'isotope ^{13}C . Il est opportun de séparer les graines du reste des plants puisque la production des graines s'effectue en fin de vie, sur une période de temps courte par rapport à la durée de vie totale du plant. De plus, le poids des graines est une partie importante du poids total.

Les plants attaqués par des champignons (Figure 23) ont également été mis à part, pour les mêmes risques d'influence sur le taux en ^{13}C .



Figure 23: Inflorescences dont les graines sont attaquées par un champignon, facilement diagnostiqués par la couleur noirâtre et la forme anormale des graines.

Ensuite, l'entièreté du matériel végétal a été mixée jusqu'à l'obtention d'une fine poudre (Figure 24). Pour un échantillonnage le plus représentatif possible, le broyage de la totalité du matériel végétal disponible a été effectué. J'ai donc obtenu 50 broyats pour les 25 plots x 2 types de zones (perturbée et non-perturbée).



Figure 24: Le mixer (à gauche), les réceptacles contenant les plants sans les graines de *B. tectorum* mixés (à droite)

La dernière étape a été de réaliser les échantillons de $3,75 \pm 0,25$ mg au moyen d'une balance de précision et de petites capsules d'aluminium, avant l'envoi pour analyse dans un des laboratoires de l'ARS (« Agricultural Research Service - Soil plant nutrient research unit »).

3.4 Traitement des données

3.4.1 Introduction

La première étape a été d'appliquer une correction de surface (multiplication par 4/3) au nombre de plants de la zone perturbée. La zone perturbée fait 0.3 m² contre 0.4 m² pour la zone demeurée intacte.

Comme expliqué dans la partie « Mesures réalisées et méthode de travail », le nombre et la hauteur moyenne des plants ont été mesurés. Pour avoir une idée générale de l'importance du matériel végétal, j'ai créé une variable qui sera bien souvent utilisée pour synthétiser les résultats. Cette nouvelle variable est la hauteur moyenne cumulée (HMC), qui est le résultat, pour une surface donnée (0,4m²), de la multiplication du nombre total de plants de cette surface par la hauteur moyenne (calculée sur dix plants choisis aléatoirement au sein de cette surface).

Pour la présentation des résultats, différents codes vont être introduits et utilisés pour faciliter la lecture. Le Tableau 2 présente ces codes.

Tableau 2: Présentation des codes relatifs aux traitements, avec la signification des lettres utilisées

Traitements			Code
[CO ₂] augmentée? (Si oui = C ; Si non = a)	Température augmentée? (Si oui = H ; Si non = t)	Bénéficie d'une irrigation? (Si oui = n ; Si non = l)	
non	non	non	atn
oui	non	non	Ctn
non	oui	non	aHn
oui	oui	non	CHn
non	non	oui	atl

Lettre	Signification
a	"ambiant"
C	"CO ₂ "
t	"témoin"
H	"Heated"
n	"non-irrigué"
l	"Irrigué"

3.4.2 Analyse des données de croissance

Les données ont été récoltées toutes les deux à trois semaines. Prises sur le terrain, celles-ci ont été notées sur papier, avant d'être encodées dans Excel, d'où proviennent tous les graphiques de la partie « Résultats ».

Les données de croissance ont été analysées à l'aide du logiciel statistique SAS. Le modèle utilisé dépend de l'expérience en question :

- **Expérience principale** : Analyse ANOVA à quatre facteurs dont trois facteurs fixes croisés (CO₂, T° et perturbation) et un facteur aléatoire (Bloc).
- **Expérience irrigation** : Analyse ANOVA à trois facteurs dont deux facteurs fixes croisés (irrigation et perturbation) et un facteur aléatoire (Bloc).

Par conséquent, le modèle est mixte et à mesures répétées (“*Repeated Measures Modeling with PROC MIXED*”). Les différents scripts utilisés dans SAS sont présentés à la fin du document (Point 8.1 : « Exemples de scripts utilisés dans SAS pour l’analyse des données récoltées »).

Pour toutes les analyses, les variables ont dû être transformées afin d’obtenir une distribution normale. Le Tableau 3 présente ces transformations.

Tableau 3: Changements de variable effectués pour les analyses statistiques de croissance

	Hauteur moyenne cumulée	Densité	Hauteur moyenne
Période 2010-2011			
	Expérience principale Expérience irrigation	Logarithme Racine carrée	Racine carrée Racine carrée
Période 2011-2012			
	Expérience principale Expérience irrigation	Logarithme Logarithme	Racine carrée Racine carrée

3.4.3 Analyse des données de biomasse

La biomasse finale a également été analysée à l’aide du logiciel SAS. Le modèle utilisé dépend ici aussi de l’expérience en question.

- **Expérience principale :** Analyse ANOVA à quatre facteurs dont trois facteurs fixes croisés (CO_2 , T° et perturbation) et un facteur aléatoire (Bloc).
- **Expérience irrigation :** Analyse ANOVA à trois facteurs dont deux facteurs fixes croisés (Irrigation et perturbation) et un facteur aléatoire (Bloc).

Les scripts SAS concernant la biomasse sont également disponibles en annexe.

Avant traitement, les valeurs de biomasse ont dû subir une transformation logarithme, à la fois pour l’expérience principale et l’expérience irrigation, et ce pour chacune des deux périodes.

3.4.4 Données sur l’humidité du sol

Ces données ont simplement été traitées sous Excel afin d’éliminer toutes les valeurs absurdes (humidités négatives ou anormalement grandes) et réaliser le graphique récapitulatif.

4 Résultats

4.1 Données relatives à la période 2010-2011

4.1.1 Les mesures de croissance

Pour rappel, les codes de traitement ont été introduits dans la partie « Traitement des données ». Toutefois, le Tableau 4 synthétise et rappelle la signification de ces codes.

Tableau 4: Rappel des codes de traitement utilisés dans la suite du document

Code	Traitement
atn	Témoin
Ctn	[CO ₂] élevée
aHn	T° élevée
CHn	[CO ₂] et T° élevées
atl	Irrigation

Bien souvent dans cette partie «Résultats», les informations seront divisées en deux volets puisque le dispositif expérimental comporte deux expériences distinctes (Voir « Description du dispositif expérimental »). Pour rappel, nous aurons donc l'expérience *Principale*, qui comprendra les plots témoins et les plots à la température et/ou la concentration en CO₂ augmentées, et l'expérience *Irrigation*, qui comprendra les plots témoins et les plots irrigués.

A titre informatif, les données ont été relevées aux dates suivantes :

- 14/03/2011
- 31/03/2011
- 18/04/2011
- 02/05/2011
- 25/05/2011
- 14/06/2011

4.1.1.1 Expérience principale

La Figure 25 présente l'évolution de la densité des plants de *B. tectorum* au cours du temps, en fonction du traitement appliqué. La densité est calculée sur les deux zones (perturbées et non-perturbées), dont le total égale 0.8m². Les valeurs sont établies suite à une moyenne des valeurs de chacun des cinq plots de chaque traitement. Nous pouvons remarquer que, au départ de l'expérience, les traitements chauffés (aHn et CHn) disposent d'un nombre de plants plus élevés, probablement dû à une germination plus importante. Par la suite, cet avantage se fait moindre pour le traitement CHn. Notons également que le nombre de plants commence à décroître à partir du 2 mai 2011, sauf pour le traitement enrichi en CO₂.

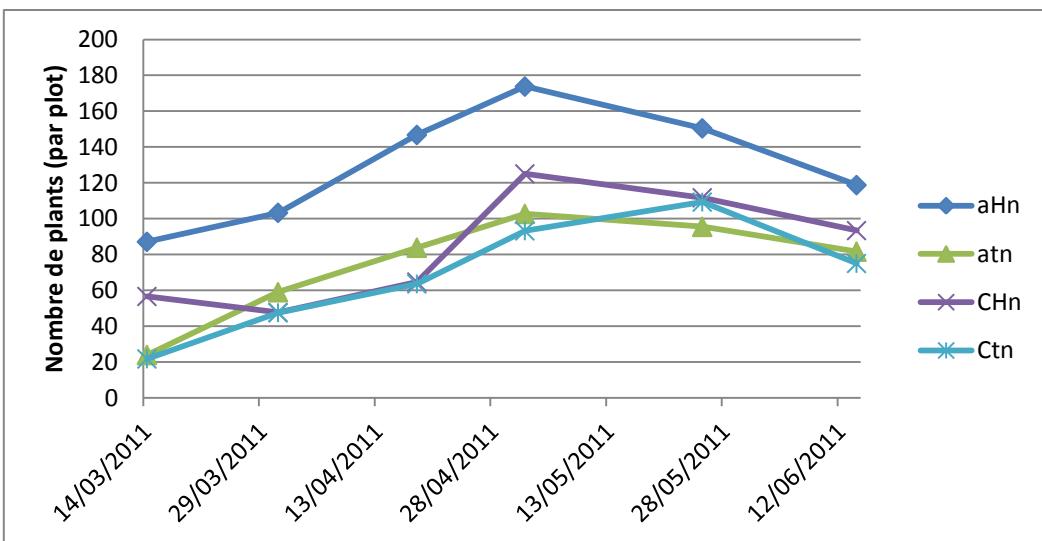


Figure 25: Evolution de la densité des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.

La Figure 26 ci-après présente quant à elle, l'évolution de la hauteur moyenne des plants, qui peut être une image de la croissance des plants. Ici encore, net avantage du traitement chauffé (aHn). Chose importante à remarquer, le témoin grandit en moyenne plus vite que le traitement enrichi en CO₂.

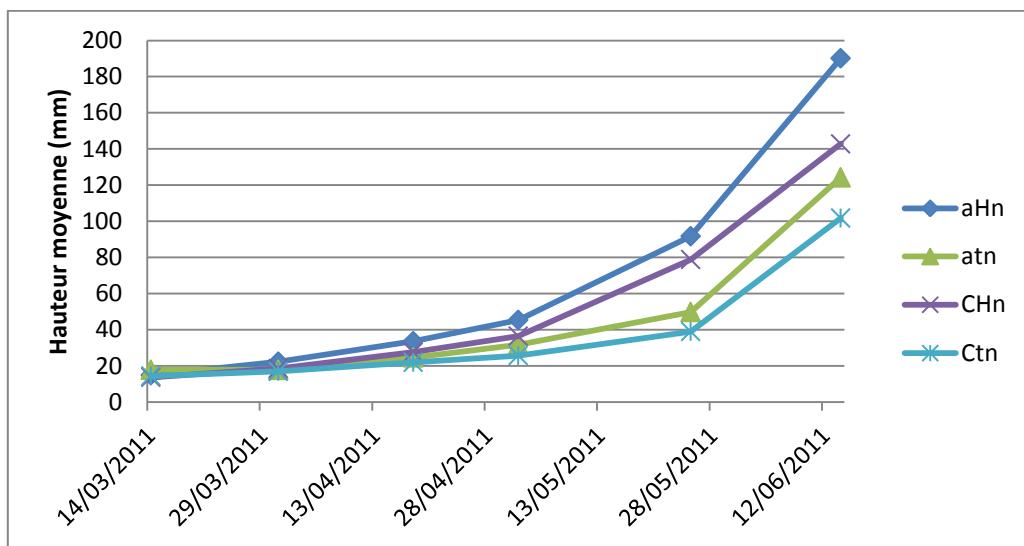


Figure 26: Evolution de la hauteur moyenne des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.

Le graphique de la Figure 27 présente la hauteur moyenne cumulée, qui est à la fois la synthèse des deux graphiques précédents, et l'image du matériel végétal vivant au cours du temps. Tout au long de l'expérience, nous remarquons le net avantage du traitement aHn, un avantage moins marqué du traitement CHn et un léger désavantage du traitement Ctn.

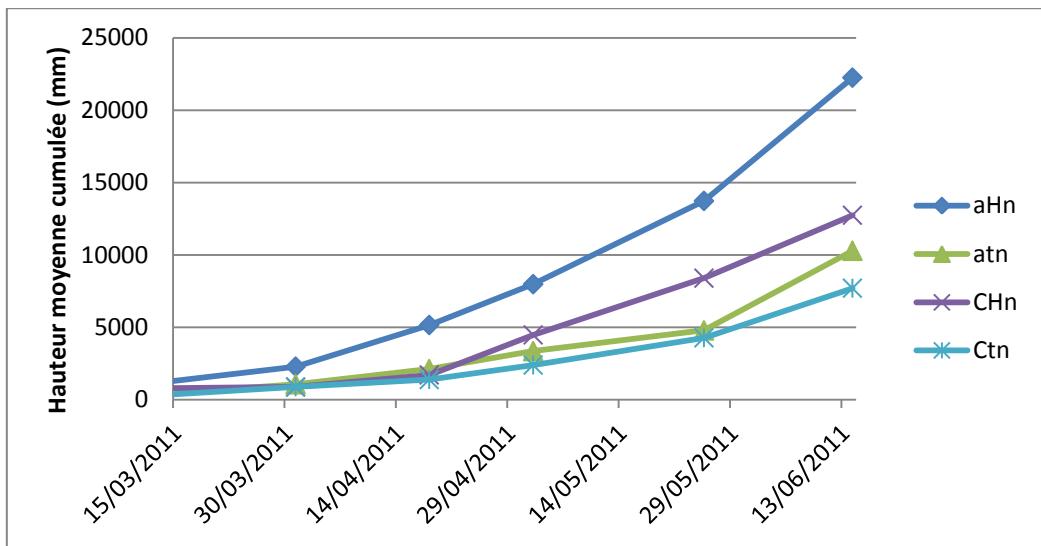


Figure 27: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.

La Figure 28 présente la répartition de la hauteur moyenne cumulée pour l'ensemble des traitements, répartis entre les deux types de zones. Du début à la fin de l'expérience, nous distinguons la dominance de la zone non perturbée (U) du début à la fin de l'expérience, et le très faible développement au sein de la zone perturbée (D).

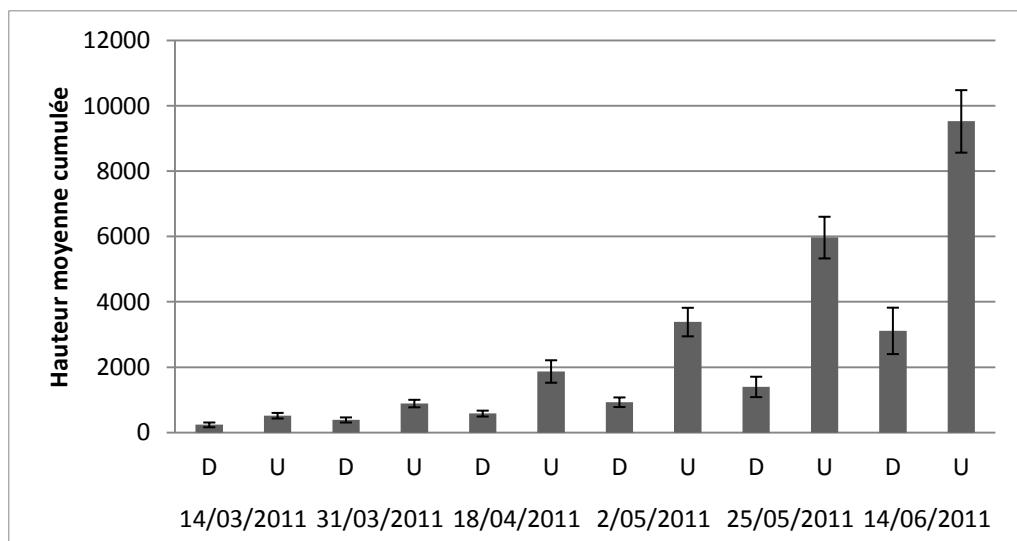


Figure 28: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum*, pour la période 2010-2011, et par zone perturbée (D) et non perturbée (U). Chaque zone a une superficie de 0,4m². Chaque colonne correspond à la moyenne arithmétique des valeurs des vingt-cinq plots.

Le Tableau 5 présente les résultats des analyses statistiques réalisées avec le logiciel SAS, pour les deux traits de croissance mesurés et l'HMC. Les *p*-valeurs significatives sont indiquées en gras. Au vu des précédents résultats, quelques observations peuvent être faites:

- Le CO₂ influence de manière très hautement significative la densité des plants et de manière significative, la HMC. Il est apparu que cette influence est négative ;
- La température favorise de manière très hautement significative tous les traits étudiés ;
- La perturbation a une influence significative sur tous les traits ;

- La perturbation change de manière significative l'impact de la température sur la HMC et l'impact du CO₂ sur la hauteur moyenne ;
- L'impact de la perturbation sur la densité des plants change au cours du temps de manière très hautement significative.

Tableau 5: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience principale – Période 2010-2011)

	Hauteur moyenne cumulée			Densité des plants			Hauteur moyenne		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
CO ₂	1, 61	4.93	0.0301	1, 63	18.28	<.0001	1, 70	0.01	0.9162
Température	1, 61	33.66	<.0001	1, 63	40.68	<.0001	1, 70	20.22	<.0001
CO ₂ *Température	1, 61	1.83	0.1808	1, 63	7.31	0.0088	1, 70	2.33	0.1316
Perturbation	1, 89	158.04	<.0001	1, 87	499.70	<.0001	1, 79	4.09	0.0465
Temps	5, 136	25.68	<.0001	5, 136	15.58	<.0001	5, 138	58.94	<.0001
CO ₂ *Temps	5, 146	0.57	0.7259	5, 144	0.79	0.5551	5, 139	0.66	0.6513
Température*Temps	5, 146	0.85	0.5184	5, 144	1.53	0.1832	5, 139	1.90	0.0973
CO ₂ *Température*Temps	5, 146	0.25	0.9403	5, 144	0.31	0.9049	5, 139	0.15	0.9806
CO ₂ *Perturbation	1, 88	0.28	0.6005	1, 87	0.18	0.6701	1, 79	4.84	0.0308
Température*Perturbation	1, 88	6.08	0.0156	1, 87	0.05	0.8228	1, 79	2.04	0.1567
CO ₂ *Température*Perturbation	1, 88	0.13	0.7230	1, 87	2.86	0.0942	1, 79	2.52	0.1168
Temps*Perturbation	5, 156	1.71	0.1363	5, 156	10.18	<.0001	5, 152	0.22	0.9536

4.1.1.2 Expérience irrigation

La Figure 29 présente l'évolution de la hauteur moyenne cumulée. La courbe *irrigation* suit de très près la courbe *témoin*. L'irrigation n'offre donc pas d'avantages très marqués à *B. tectorum* dans le cadre de cette année.

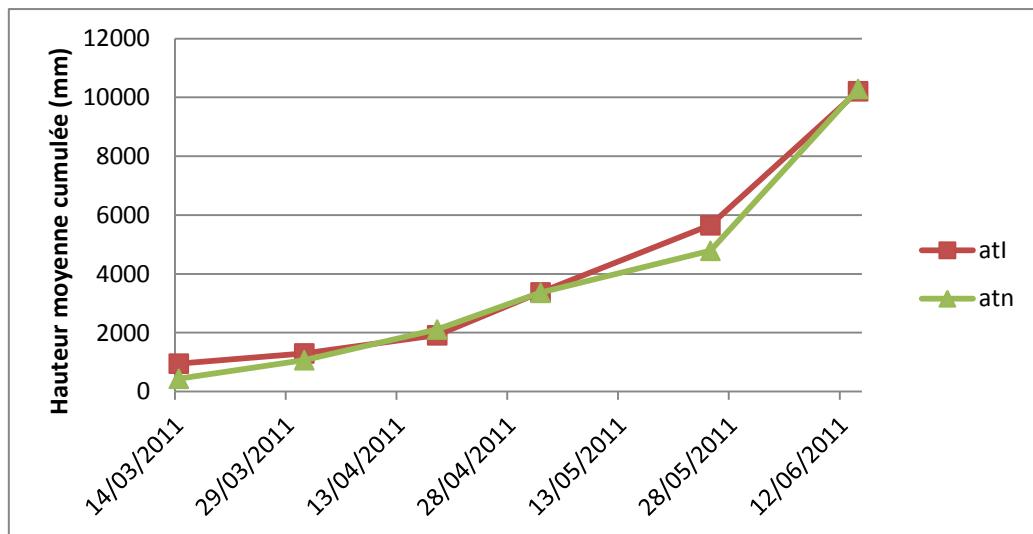


Figure 29: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.

Afin de ne pas encombrer inutilement le document, les graphiques de l'évolution de la densité et de la hauteur moyenne ne seront pas présentés puisqu'ils n'apportent pas de nouvelles informations.

Le Tableau 6 confirme cette dernière affirmation en ne montrant pas d'effets significatifs pour le facteur irrigation. La perturbation a toujours un effet significatif et a même une interaction significative avec l'irrigation, sur la densité des plants.

Tableau 6: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience irrigation – Période 2010-2011)

Facteurs de variation	Hauteur moyenne cumulée			Densité des plants			Hauteur moyenne		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
Irrigation	1, 15	0.56	0.4672	1, 16	0.84	0.3734	1, 31	3.19	0.0836
Perturbation	1, 66	218.05	<.0001	1, 68	245.97	<.0001	1, 32	7.02	0.0124
Temps	5, 68	22.88	<.0001	5, 70	5.57	0.0002	5, 64	19.10	<.0001
Irrigation*Temps	5, 80	0.30	0.9136	5, 81	0.52	0.7615	5, 62	0.35	0.8834
Irrigation*Perturbation	1, 66	22.25	<.0001	1, 67	32.64	<.0001	1, 32	2.18	0.1499
Perturbation*Temps	5, 82	14.75	<.0001	5, 84	6.96	<.0001	5, 69	0.29	0.9191

La Figure 30 permet d'illustrer cette dernière remarque. En effet, nous pouvons voir que même si les deux traitements ont un nombre total de plants similaire, la distribution entre zone perturbée et non-perturbée n'est pas la même. L'irrigation semble donc, dans ce cas, favoriser la germination des plants se trouvant dans la zone perturbée.

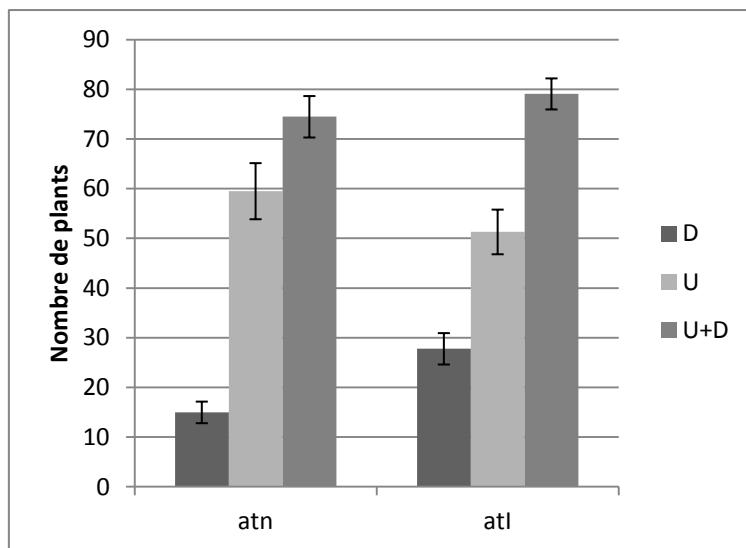


Figure 30: Illustration de l'effet de la perturbation sur la densité des plants de *B. tectorum* entre le traitement témoin (atn) et le traitement irrigué (atl), pour la période 2010-2011. Le bâtonnet le plus foncé (D) correspond à la zone perturbée, le 2^e bâtonnet (U) correspond à la zone non perturbée, et le 3^e bâtonnet (U+D) est la somme du nombre de plant des deux zones. Chaque zone mesure 0,4m².

4.1.1 Le contenu en eau du sol

La Figure 31 présente l'évolution de l'humidité du sol pendant la période de mesure. Cette figure laisse à penser que le printemps 2011 a été assez humide, au regard des nombreux épisodes de pluie, et de l'humidité absolue fluctuant autour de 0.22 m³/m³. Nous remarquons que le plot témoin est toujours le plus humide, suivi par le traitement Ctn. Les plots chauffés sont plus secs. Notons qu'il est intéressant de remarquer que c'est le traitement CHn qui l'est le plus. Le 8 juin, il descend à 0,11 m³/m³ alors que le traitement témoin est deux fois plus humide (0.21 m³/m³).

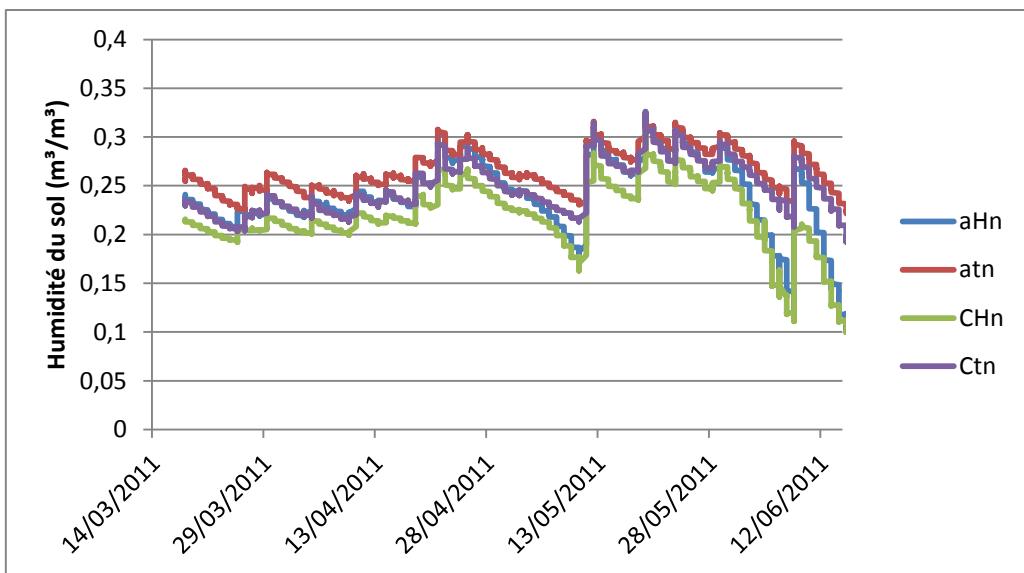


Figure 31: Humidité du sol des différents traitements, pour la période 2010-2011. Les mesures sont effectuées entre 15 et 25 cm de profondeur, toutes les heures (m^3/m^3).

4.1.2 La biomasse finale

4.1.2.1 L'expérience principale

La Figure 32 présente la biomasse finale des plants de *B. tectorum* par traitement et selon la zone, perturbée ou non. Il est important de noter que la biomasse du traitement témoin n'est pas négligeable. Soulignons le net avantage du traitement chauffé et les piétres résultats des traitements Ctn et CHn. Nous constatons également que les plants se sont beaucoup mieux développés dans les zones non-perturbées.

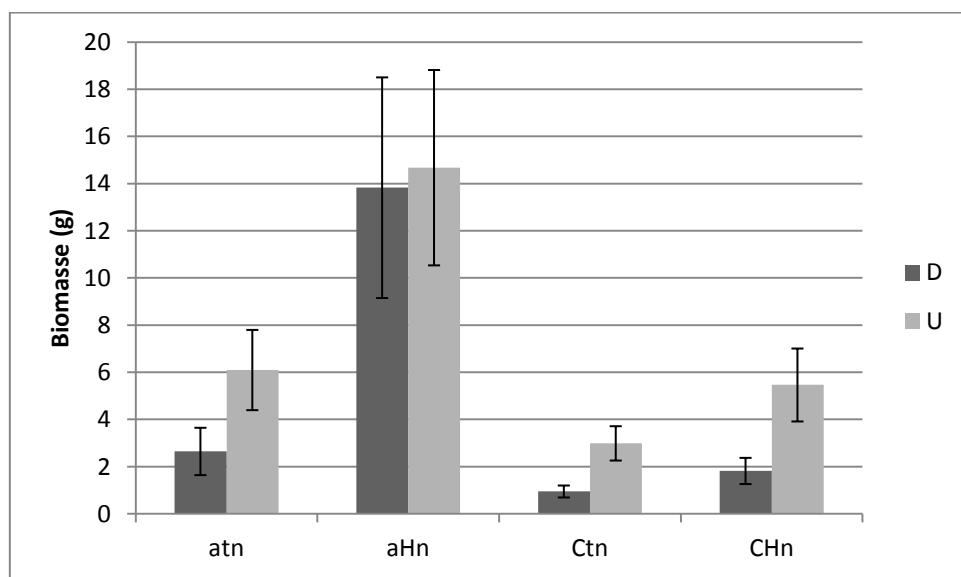


Figure 32: Biomasse finale des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m^2 . Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.

Le Tableau 7 présente les résultats des analyses statistiques réalisées avec le logiciel SAS. La p-valeur associée au facteur température confirme un effet significatif positif sur le développement de *B. tectorum*. Au vu des précédentes constatations, la p-valeur significative, associée au facteur CO₂, laisse à penser un effet négatif du CO₂ sur le développement des plants. Une fois de plus, la perturbation est naturellement mise en avant par la nette différence de développement entre zones perturbées et non-perturbées. Par contre, elle ne joue pas de rôle dans l'influence des autres facteurs, et il n'y a pas d'effet amplificateur de la combinaison du CO₂ et de la température.

Tableau 7: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience principale – Période 2010-2011)

Facteurs de variation	Biomasse		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
CO ₂	1, 32	13.99	0.0007
Température	1, 32	11.18	0.0021
Perturbation	1, 32	9.80	0.0037
CO ₂ *Température	1, 32	2.55	0.1203
CO ₂ *Perturbation	1, 32	0.71	0.4048
Température*Perturbation	1, 32	1.04	0.3154
CO ₂ *Température*Perturbation	1, 32	0.70	0.4088

4.1.2.2 Expérience irrigation

La Figure 33 et le Tableau 8 présentent les résultats de l'expérience *Irrigation*. Pour cette année, nous remarquons qu'il n'y a pas d'effet significatif sur la biomasse, ni de la part du facteur irrigation, ni de la part du facteur perturbation, ni de la part de leur interaction.

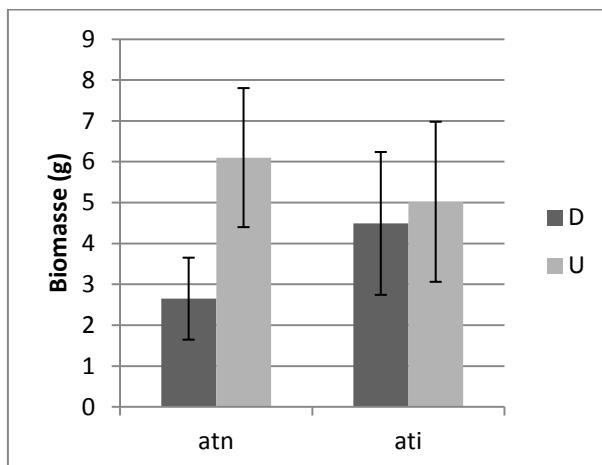


Figure 33: Biomasse finale des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.

Tableau 8: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience irrigation – Période 2010-2011)

Facteurs de variation	Biomasse		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Irrigation	1, 15	0.26	0.6172
Perturbation	1, 15	2.10	0.1681
Irrigation*Perturbation	1, 15	1.46	0.2450

4.1.3 La composition des tissus en N, C et ^{13}C

Le laboratoire de l'ARS (« Agricultural Research Service - Soil plant nutrient research unit ») a malheureusement dû faire face à des problèmes techniques. Par conséquent, l'analyse de la composition des plants a pris du retard. Je n'ai donc pas pu disposer de ces résultats.

4.2 Données relatives à la période 2011-2012

4.2.1 Les mesures de croissance

A titre informatif, les données ont été récoltées aux dates suivantes :

- 21/11/2011
- 15/03/2012
- 4/04/2012
- 25/04/2012
- 15/05/2012
- 29/05/2012

4.2.1.1 Expérience principale

La Figure 34 présente l'évolution de la densité des plants de *B. tectorum* au cours du temps, en fonction du traitement appliqué. La densité est calculée sur les deux zones (perturbées et non-perturbées), dont le total égale 0.8m^2 . Les valeurs sont établies suite à une moyenne des valeurs de chacun des cinq plots de chaque traitement. A l'instar de l'année précédente, nous remarquons un net avantage des traitements chauffés (aHn et CHn) dès la première mesure. Cet avantage se maintient jusqu'à la fin de l'expérience. Nous constatons une nette perte de plants vivants à partir de la troisième mesure (4 avril 2012), excepté pour le témoin qui continue d'augmenter son nombre de plants jusqu'au 25 avril, même si dans l'absolu, ce nombre est inférieur aux autres traitements. A la dernière mesure, le nombre de plants chute presque de moitié pour les plants chauffés (Nous passons de 146 à 88 plants pour aHn et de 115 à 76 plants pour CHn).

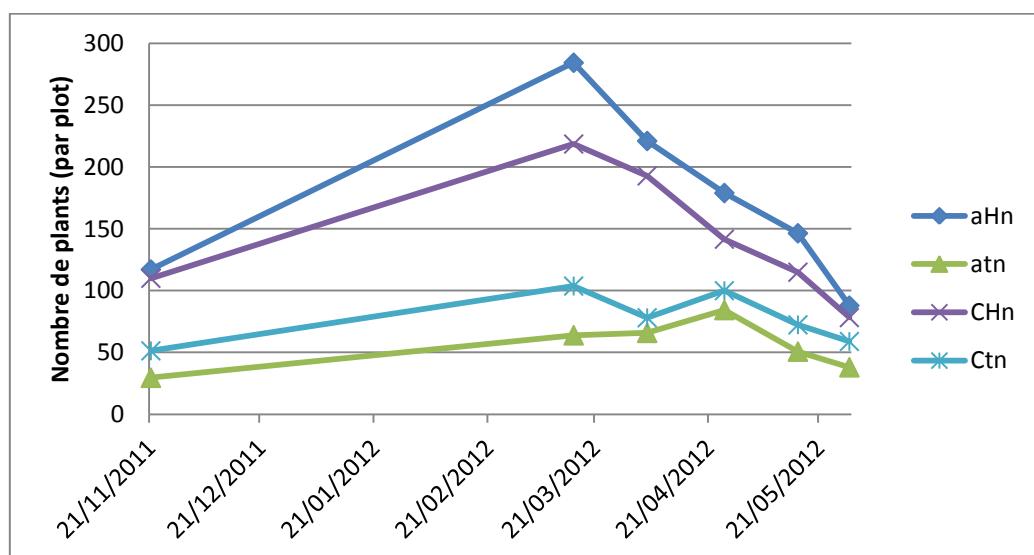


Figure 34: Evolution de la densité des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à $0,8\text{m}^2$. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.

La Figure 35 présente l'évolution de la hauteur moyenne des plants. Pour cette année, l'avantage des plots chauffés n'est plus si important. De plus, nous remarquons qu'entre la dernière et l'avant dernière mesure, les plants n'ont pas autant grandi que pour les deux autres traitements (atn et Ctn).

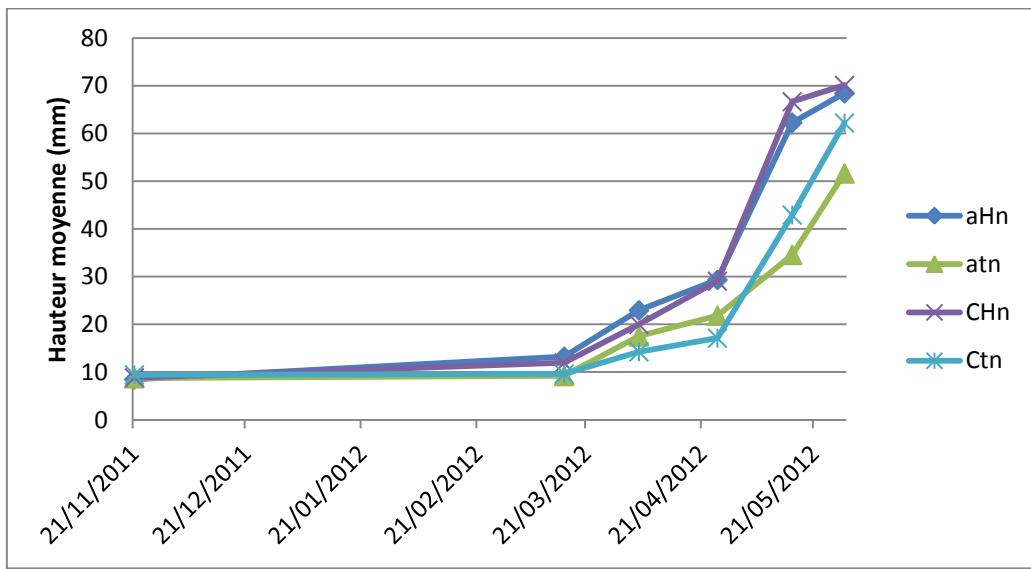


Figure 35: Evolution de la hauteur moyenne des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de cinq plots.

La Figure 36 présente l'évolution de la hauteur moyenne cumulée. Notons encore l'avantage précoce des plots chauffés. Ces deux traitements voient leur HMC chuter de manière importante lors de la dernière mesure, du fait de la grosse perte de densité, observé à la Figure 34. Nous observons pour finir un démarquage du traitement Ctn en fin d'expérience.

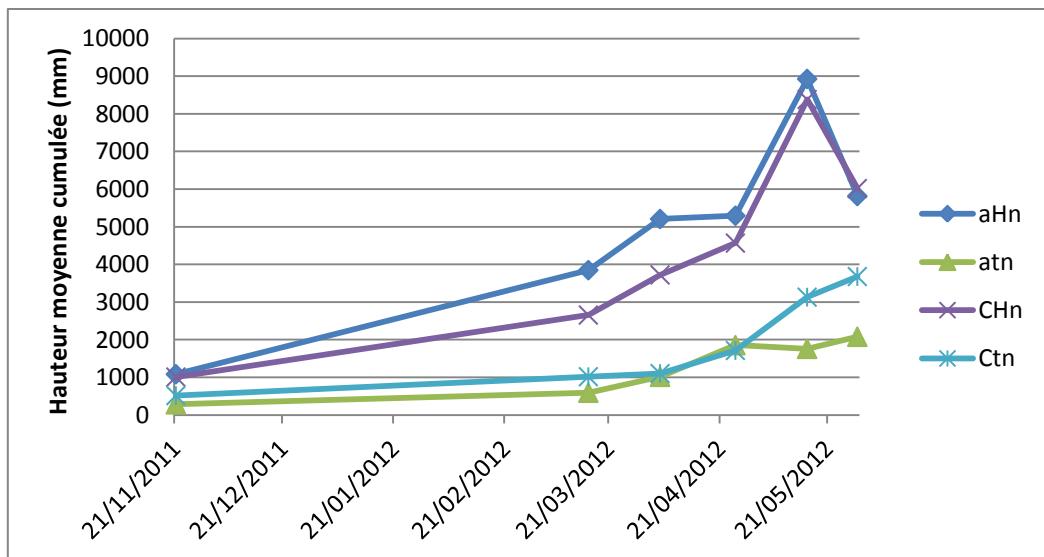


Figure 36: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.

La Figure 37 présente la répartition de la hauteur moyenne cumulée pour l'ensemble des traitements, répartis entre les deux types de zones. A l'inverse de l'année précédente, nous remarquons la dominance de la zone perturbée (D) du début à la fin de l'expérience, et le très faible développement au sein de la zone non-perturbée (U).

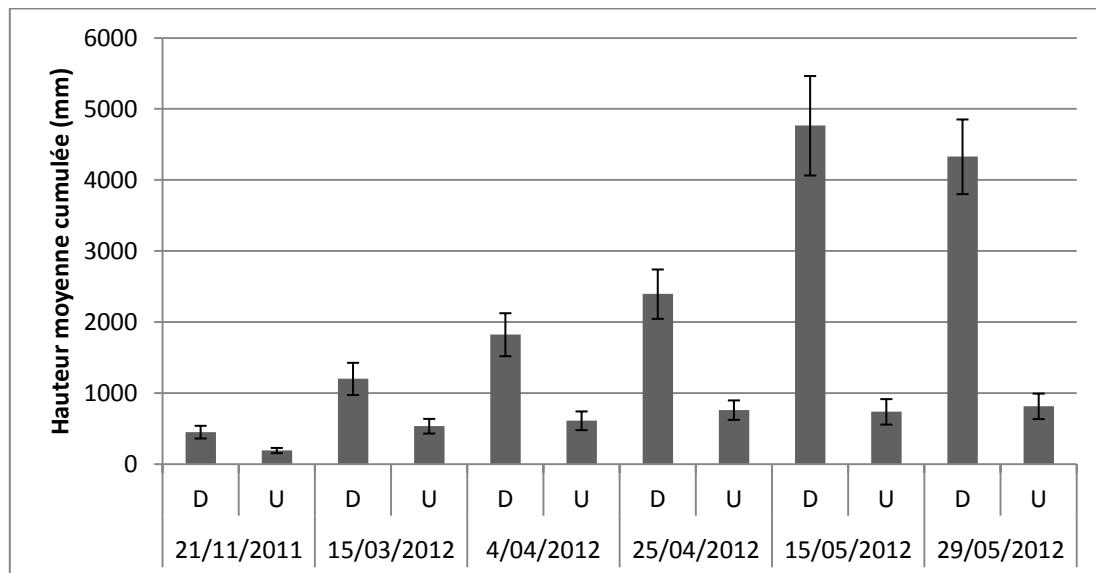


Figure 37: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum* par zone perturbée (D) et non perturbée (U), pour la période 2011-2012. Chaque zone a une superficie de 0,4m². Chaque colonne correspond à la moyenne arithmétique des valeurs des 25 plots.

Le Tableau 9 présente les résultats des analyses statistiques réalisées avec le logiciel SAS. Les p-valeurs significatives sont indiquées en gras. Au vu des précédents résultats, quelques observations peuvent être faites:

- Le CO₂ n'a pas d'effet significatif sur les traits étudiés, contrairement à l'année précédente (effet négatif) ;
- La température a un effet très hautement significatif et positif, sur l'ensemble des traits ;
- La perturbation a toujours un effet significatif ;
- L'effet de la température change de manière très significative au cours du temps ;
- La perturbation change de manière très hautement significative l'effet de la température sur la densité des plants ;
- L'effet de la perturbation change de manière très hautement significative au cours du temps.

Tableau 9: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience principale – Période 2011-2012)

Facteurs de variation	Hauteur moyenne cumulée			Densité des plants			Hauteur moyenne		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
CO ₂	1, 24	0.14	0.7155	1, 27	0.03	0.8565	1, 35	0.26	0.6137
Température	1, 24	26.25	<0.0001	1, 27	37.34	<0.0001	1, 35	34.71	<0.0001
CO ₂ *Température	1, 24	2.49	0.1278	1, 27	3.51	0.0719	1, 35	0.13	0.7204
Perturbation	1, 155	547.73	<0.0001	1, 163	857.40	<0.0001	1, 105	4.22	0.0424
Temps	5, 143	14.40	<0.0001	5, 151	15.26	<0.0001	5, 124	204.91	<0.0001
CO ₂ *Temps	5, 164	0.86	0.5110	5, 170	0.13	0.9849	5, 150	2.37	0.0418
Température*Temps	5, 164	1.74	0.1281	5, 170	3.24	0.0080	5, 150	3.33	0.0071
CO ₂ *Température*Temps	5, 164	0.54	0.7488	5, 170	0.57	0.7196	5, 150	0.53	0.7522
CO ₂ *Perturbation	1, 155	0.10	0.7514	1, 164	1.18	0.2786	1, 104	0.66	0.4194
Température*Perturbation	1, 155	1.20	0.2742	1, 164	36.80	<0.0001	1, 104	2.96	0.0882
CO ₂ *Température*Perturbation	1, 155	2.66	0.1049	1, 164	0.12	0.7289	1, 104	0.01	0.9422
Temps*Perturbation	5, 171	19.23	<0.0001	5, 175	4.57	0.0006	5, 160	13.91	<0.0001

4.2.1.2 Expérience irrigation

La Figure 38 et la Figure 39 montrent respectivement l'évolution de la densité des plants et de la hauteur moyenne des plants de *B. tectorum* pour les traitements témoin et irrigué. Remarquons que jusqu'à la troisième mesure (4 avril 2012) les deux traitements sont similaires. Ensuite, le traitement irrigué prend l'avantage. La densité des plants bondit, et ne fléchit que légèrement jusqu'à la fin, comparé à ce qu'il semble être une mortalité très importante chez le témoin. En un mois, atl passe de 110 à 97 individus par plot en moyenne, tandis que atn passe de 84 à 38 individus. La hauteur moyenne augmente également plus rapidement pour les plots irrigués que pour les témoins jusqu'à la fin de l'expérience.

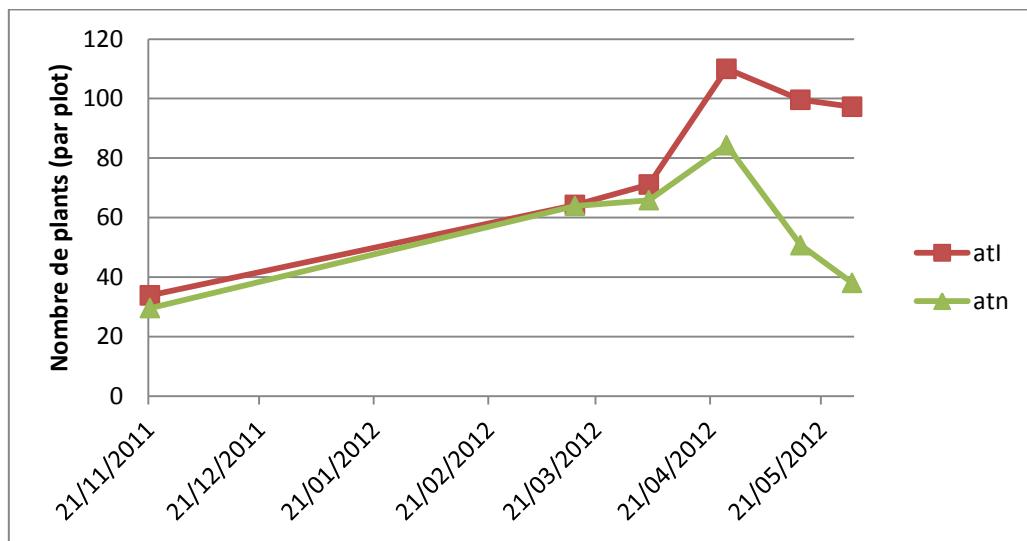


Figure 38: Evolution de la densité des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.

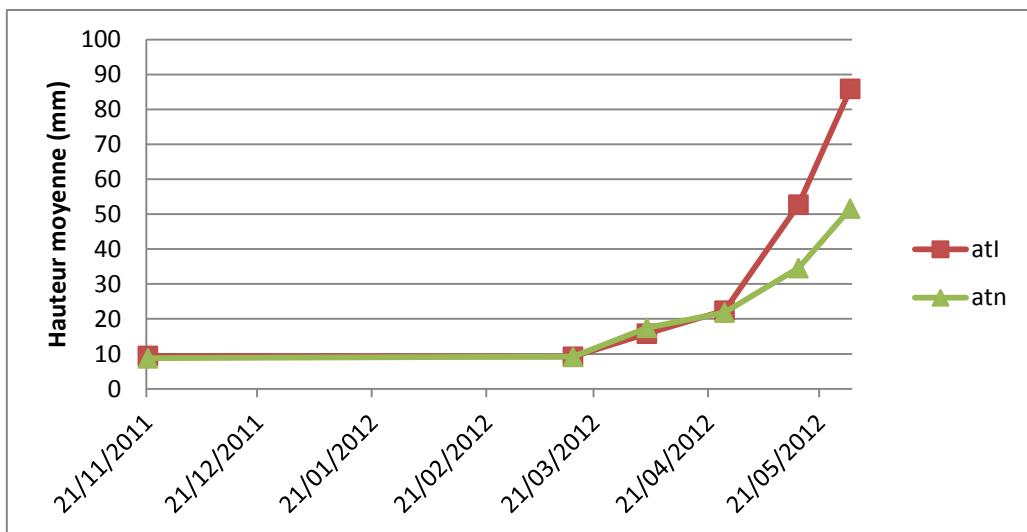


Figure 39: Evolution de la hauteur moyenne des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.

La Figure 40 synthétise les deux figures précédentes en montrant l'évolution de la hauteur moyenne cumulée. Nous observons bien une nette différence s'implantant après la troisième mesure (4 avril 2012).

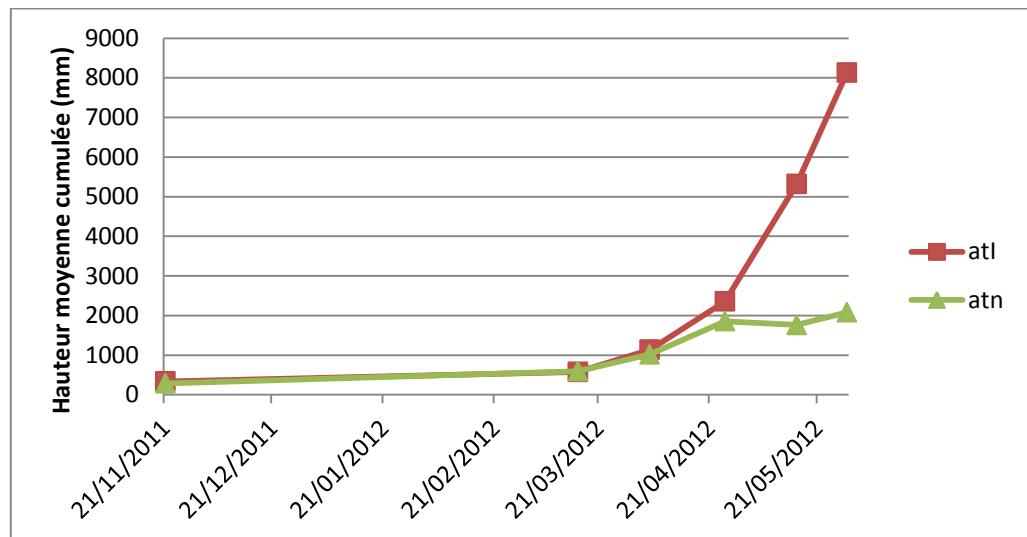


Figure 40: Evolution de la hauteur moyenne cumulée des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. La surface de mesure est égale à 0,8m². Les sigles sur les courbes indiquent les moments où les mesures ont été réalisées. Chacun des points correspond à la moyenne arithmétique des valeurs individuelles de 5 plots.

Le Tableau 10, qui présente les résultats des analyses statistiques réalisées avec SAS, montre que l'irrigation a un effet très significatif sur tous les traits. Cet effet change significativement au cours du temps. Par contre, la perturbation n'influence pas l'effet de l'irrigation.

Tableau 10: Résultats de l'analyse ANOVA à mesures répétées, pour les trois traits étudiés (Expérience irrigation – Période 2011-2012)

Facteurs de variation	Hauteur moyenne cumulée			Densité des plants			Hauteur moyenne		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Irrigation	1, 23	17.27	0.0004	1, 25	10.58	0.0033	1, 23	15.84	0.0006
Perturbation	1, 37	162.74	<.0001	1, 44	218.47	<.0001	1, 42	0.27	0.6084
Temps	5, 60	35.10	<.0001	5, 62	8.03	<.0001	5, 60	174.27	<.0001
Irrigation*Temps	5, 66	5.16	0.0005	5, 69	2.89	0.0200	5, 68	4.25	0.0020
Irrigation*Perturbation	1, 37	0.24	0.6263	1, 43	0.77	0.3844	1, 41	0.04	0.8440
Perturbation*Temps	5, 70	2.95	0.0179	5, 75	2.13	0.0713	5, 73	7.36	<.0001

4.2.2 Le contenu en eau du sol

La Figure 41 présente l'évolution de l'humidité du sol pendant la période de mesure. Cette figure laisse à penser que le printemps 2012 fut d'abord plus ou moins humide et est devenu par la suite de plus en plus sec. Par ailleurs, mon expérience sur le terrain confirme que la terre était très sèche et que la végétation avait du mal à arborer une couleur verdoyante. Nous remarquons que, comme l'année précédente, le traitement témoin et le traitement Ctn sont, pour la majeure partie du temps, les plus humides. Par conséquent, les plots chauffés sont les plus secs et c'est, cette fois-ci, aHn le plus aride.

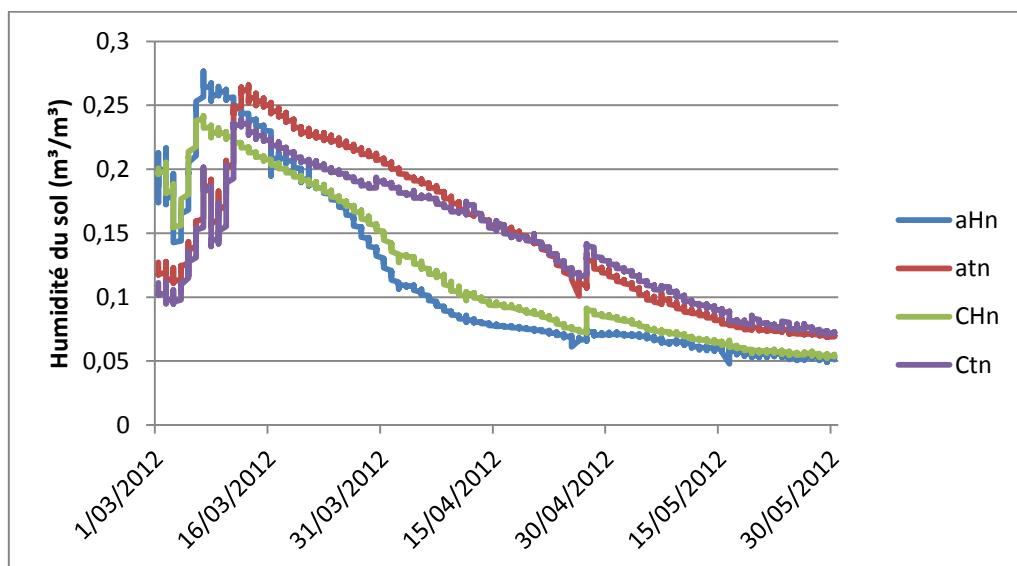


Figure 41: Humidité du sol, relevée entre 15 et 25 cm de profondeur, toutes les heures (m³/m³).

4.2.3 La biomasse finale

4.2.3.1 Expérience principale

La Figure 42 présente la biomasse finale des plants par traitement. Une différence frappante de distribution entre zones perturbée et non perturbée est observable par rapport à l'année précédente. En effet, les zones non perturbées ne comportent quasiment pas de biomasse. Nous y reviendrons dans la partie discussion.

Nous observons que le témoin est le traitement ayant la biomasse la plus faible et le traitement chauffé, la plus élevée.

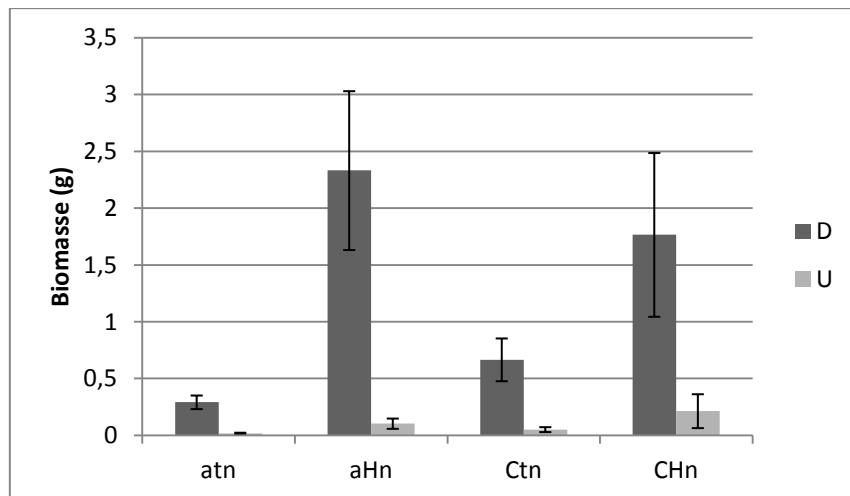


Figure 42: Biomasse finale des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2011-2012. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.

Le Tableau 11, présentant les résultats des analyses SAS, indique un effet très significatif de la température et un effet très hautement significatif de la perturbation sur la biomasse. Cette observation est similaire à l'année passée, excepté le fait que le CO₂ avait un impact.

Tableau 11: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience principale – Période 2011-2012)

Facteurs de variation	Biomasse		
	df	F	P
CO ₂	1, 29	0.22	0.6446
Température	1, 29	8.77	0.0060
Perturbation	1, 29	57.43	<.0001
CO ₂ *Température	1, 29	1.32	0.2594
CO ₂ *Perturbation	1, 29	0.12	0.7322
Température*Perturbation	1, 29	0.17	0.6849
CO ₂ *Température*Perturbation	1, 29	0.71	0.4052

4.2.3.2 Expérience irrigation

La Figure 43 montre une très grosse différence de biomasse finale entre le traitement irrigué et le traitement témoin. Il est de plus intéressant de voir que même avec une irrigation, les plants ne sont pas arrivés à se développer convenablement en présence de la végétation native. Le Tableau 12 confirme que l'irrigation et la perturbation ont un effet très hautement significatif.

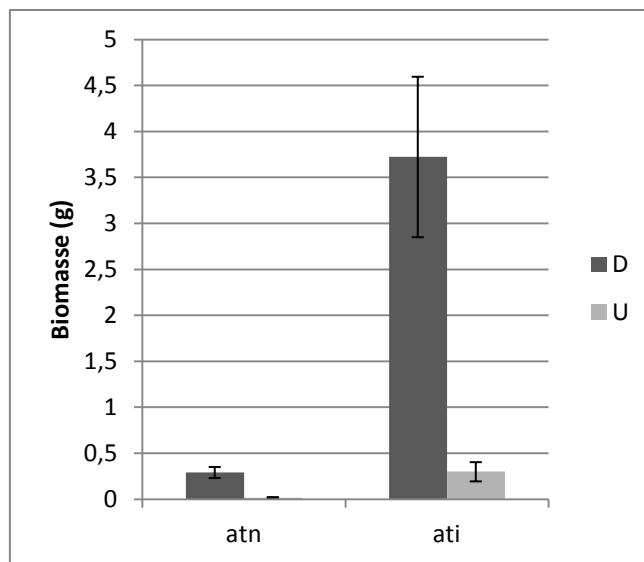


Figure 43: Biomasse finale des plants de *B. tectorum* par traitement, pour la période 2010-2011. La colonne foncée (D) correspond à la zone perturbée, la colonne claire (U) à la zone non-perturbée. Chaque zone mesure 0.4m². Chaque colonne est la moyenne de la biomasse totale de chacun des 5 plots composants le traitement.

Tableau 12: Résultats de l'analyse ANOVA de la biomasse finale (Expérience irrigation – Période 2011-2012)

Facteurs de variation	Biomasse		
	df	F	P
Irrigation	1, 14	77.23	<.0001
Perturbation	1, 14	82.03	<.0001
Irrigation*Perturbation	1, 14	0.09	0.7689

4.3 Tableau synthétique des deux périodes

Le Tableau 13, ci-après, présente synthétiquement les effets des principaux facteurs de variation sur les traits étudiés.

Tableau 13: Tableau synthétique présentant les effets des principaux facteurs de variations sur les traits étudiés. Les signes « + » et « - » indiquent un effet significatif respectivement positif et négatif. Deux signes indiquent un effet très significatif, et trois signes un effet très hautement significatif. Le signe « 0 » indique une absence d'effet significatif.

	Période 2010-2011				Période 2011-2012			
	Hauteur moyenne cumulée	Densité des plants	Hauteur moyenne	Biomasse	Hauteur moyenne cumulée	Densité des plants	Hauteur moyenne	Biomasse
Expérience principale								
CO ₂	-	---	0	---	0	0	0	0
Température	+++	+++	+++	++	+++	+++	+++	++
CO ₂ *Température	0	++	0	0	0	0	0	0
Perturbation	---	---	-	--	+++	+++	+	+++
Expérience irrigation								
Irrigation	0	0	0	0	+++	++	+++	+++
Perturbation	---	---	-	0	+++	+++	0	+++

5 Interprétation et discussion

5.1 Avant propos

Avant d'interpréter en détail les résultats, il est essentiel de mettre en lumière un fait ayant une influence non négligeable. La différence importante entre les résultats obtenus pour les deux périodes étudiées pourrait être en partie expliquée par des conditions météorologiques très contrastées. En effet, les figures présentant l'humidité du sol pendant la durée de l'expérience (Figure 31 et la Figure 41) montrent des évolutions différentes. Alors que la période 2010-2011 a bénéficié de nombreux épisodes de pluie gardant en général l'humidité du sol au dessus de $0.2\text{m}^3/\text{m}^3$, la période 2011-2012 est apparue beaucoup plus sèche : l'humidité a décrue tout au long de l'expérience jusqu'à atteindre la valeur de $0.05\text{m}^3/\text{m}^3$ (pour le traitement témoin).

Le centre national de données climatiques américain (National Oceanic and Atmospheric Administration - National Climatic Data Center, 2012) classe l'année 2012 comme une année anormalement chaude et sèche. La dernière année ayant eu les mêmes conditions arides est l'année 2002. En opposition, l'année 2011 est considérée comme une année aux précipitations légèrement plus importantes que la normale (10% de plus pour l'année 2011 et 20% de moins pour les années 2002 et 2012, que la moyenne des trente dernières années) (University of Colorado Cooperative Institute for Research in Environmental Sciences, 2012).

L'impact de ce contraste météorologique est facilement mesurable en observant la différence de hauteur ou de biomasse finale obtenues pour les deux années. En effet, la hauteur moyenne finale en 2011 était de 138 millimètres contre 62 en 2012 et la biomasse moyenne en 2011 était de 6,47 grammes contre 1,89 en 2012.

Par conséquent, les mesures de la période 2011-2012 sont à interpréter avec précaution, comme exemple d'année sèche, en gardant à l'esprit qu'elles correspondent à des conditions climatiques relativement anormales.

5.2 L'enrichissement en CO₂

Lorsque nous avons discuté des effets de l'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air sur les plantes et écosystèmes (Point 2.4.2.1), l'enrichissement en CO₂ a été présenté comme étant un facteur favorisant le développement et la croissance, via un rendement photosynthétique accru (Morison, 1987), et une meilleure utilisation des nutriment par la plante (Drake et al., 1997). Et les plantes invasives sont bien plus compétitives dans les environnements avec des taux de ressources disponibles plus élevés (Blumenthal, 2006). Néanmoins, le CO₂ peut également diminuer le pool d'azote inorganique (Dijkstra et al., 2010), ce qui constitue une baisse de ressources.

Par ailleurs, nous avons également fait référence à différents auteurs (Bradley et al., 2010, Dukes and Mooney, 1999, Thuiller et al., 2007) qui ont présenté l'augmentation du CO₂ atmosphérique comme un facteur encourageant souvent les invasions biologiques. Toutefois, rappelons que les impacts du changement climatique sur une invasion particulière dépendent de la nature des principaux changements, de la localisation géographique de l'aire d'invasion, ainsi que de l'espèce invasive considérée.

L'expérience en environnement contrôlé, réalisée par Ziska et al. (2005), a également été citée. Elle confirme les précédentes remarques, en montrant une réaction favorable de *B. tectorum* en termes de productivité, à des concentrations en CO₂ enrichies.

A la suite de l'ensemble de ces considérations, il est légitime d'attendre de l'enrichissement en CO₂ un impact significatif, favorisant le développement de *B. tectorum*.

C'est pourquoi les résultats obtenus pour les deux années d'études de *B. tectorum* sur le site PHACE sont très intéressants. En effet, lors de la période d'étude 2011-2012, plutôt que de favoriser le développement comme attendu, le facteur CO₂ n'a pas eu d'effet positif sur la croissance ou la biomasse. Celui-ci a même été jusqu'à défavoriser de manière très hautement significative la densité des plants ainsi que la biomasse (Voir Tableau 5 et Tableau 7). Comment expliquer ces résultats ?

Premièrement, nous avons discuté des effets d'une concentration en CO₂ augmentée sur le développement des plantes (Point 2.4.2.1 : « L'augmentation de la concentration en CO₂ de l'air »). Pour rappel, une concentration plus élevée en CO₂ a un impact positif sur le développement des plantes. En réduisant la conductance stomacale ainsi que la transpiration, les plantes améliorent le rendement de la photosynthèse, de l'utilisation de l'eau, et de la lumière (Morison, 1987). Lors d'expositions prolongées à des concentrations élevées en CO₂, un phénomène d'acclimatation de la photosynthèse s'observe, entraînant une baisse d'enzymes clés intervenant dans le cycle de réduction du carbone, provoquant alors un rendement accru de l'utilisation des nutriments par la plante (Drake et al., 1997).

Deuxièmement, nous avons discuté de l'expérience de Ziska et al. (2005), qui nous a montré que le facteur CO₂ n'a vraisemblablement pas d'effet négatif direct sur *B. tectorum*. Effectivement, ceux-ci constatèrent une augmentation du rendement pour les mêmes concentrations en CO₂ que notre expérience. Cependant, il ne faut pas occulter le fait que l'expérience de Ziska et al. a été réalisée en milieu contrôlé. Et donc, si un effet négatif du CO₂ a été constaté, celui-ci doit être indirect et en lien avec la nature *in-situ* de notre expérience.

Troisièmement, nous avons remarqué la nette différence d'humidité entre les deux périodes, ce qui a probablement joué un rôle dans la différence d'expression du facteur CO₂ sur les traits étudiés.

Il est maintenant temps d'introduire l'expérience de Morgan et al. (2011). Cette expérience s'est déroulée sur le site *PHACE* avant l'étude de *B. tectorum*. Cette expérience a eu pour objectif de montrer que l'augmentation de la concentration en CO₂ peut complètement balancer les effets de desséchement du sol induit par une élévation de température modérée. Comme il s'agit du site *PHACE*, la concentration augmentée en CO₂ et la température élevée sont les mêmes que dans le cas de notre expérience sur *B. tectorum*. L'expérience s'est déroulée sur quatre ans, et en plus de l'humidité du sol, la biomasse de la végétation native a été relevée. Une augmentation de 17,3% du contenu en eau du sol des pots augmenté en CO₂ a été observée, tandis que celui des plots chauffés a subi une diminution de 13,1%. Les plots témoins et les plots à la température et au CO₂ augmentés avaient d'ailleurs presque les mêmes valeurs (respectivement 15,5% et 15,6%). Il a été également observé que la biomasse aérienne des plots à la concentration en CO₂ augmentée a subi une élévation de 33% en moyenne, par rapport aux plots témoins. Par contre, lors de la dernière année de mesure, le CO₂ n'a eu que peu d'effets. Les auteurs présument que cela est dû au fait que cette année a été très humide, et donc que le CO₂ n'a pas favoriser les plants, ayant déjà suffisamment d'eau à disposition.

D'après l'ensemble de ces remarques, il est possible de tenter une hypothèse explicative des résultats observés. Si nous considérons l'expérience de Ziska et al. (2005), le facteur CO₂ n'a pas pu avoir un effet négatif direct sur le brome. Dès lors, nous pouvons résumer que, grâce à l'expérience de Morgan et al. (2011), le facteur CO₂ a favorisé de manière plus importante la végétation native, mieux en place que *B. tectorum*, puisque composée entre autres d'espèces pérennes également de saison froide (*P. smithii*, *S. comata*, *C. duriuscula*, etc.). Par conséquent, nous pouvons imaginer que l'avantage compétitif procuré par l'augmentation en CO₂ a profité de manière plus importante à la végétation native, et a eu un effet négatif sur le développement de *B. tectorum*. Cette hypothèse pourrait donc expliquer pourquoi l'effet du CO₂ a été négatif lors de la première année.

Penchons-nous maintenant sur la deuxième année. Lors de celle-ci, *B. tectorum* s'est beaucoup mieux développé dans la zone perturbée et a donc pu profiter de l'avantage offert par le facteur CO₂, loin de la compétition de la végétation native (Voir les graphiques de la répartition de la biomasse finale entre les zones perturbée et non perturbée : Figure 32 et Figure 42). Nous parlerons plus tard de ce déséquilibre entre les zones perturbée et non-perturbée (Au point 5.5 : « La perturbation de la végétation native »). Cependant, cet effet positif n'a peut-être pas été suffisant que pour compenser l'effet négatif observé dans la zone non-perturbée, d'où une absence d'effet significatif du CO₂ pour la deuxième période.

Toutefois, l'hypothèse formulée est compromise par une absence d'effet significatif au niveau de l'interaction entre le facteur CO₂ et le facteur perturbation (Tableau 5, Tableau 7, Tableau 9, et Tableau 11) (A l'exception de la période 2010-2011 au niveau de la hauteur moyenne (Tableau 5)). Néanmoins, l'effet de la perturbation a varié significativement en fonction du temps dans la majorité des cas. L'absence d'interaction entre le facteur CO₂ et perturbation provient donc peut-être du fait que l'impact de la végétation native ne joue un rôle crucial que sur un très court laps de temps, masqué par la longue période de mesure.

Les raisons de l'effet, apparemment négatif, du facteur CO₂ sur le développement de *B. tectorum* reste une question épingleuse. Peut-être que les prochaines mesures sur le brome, ou l'analyse des isotopes présents dans les tissus, apporteront de nouveaux éléments de réponse à cette question.

5.3 L'augmentation de la température

L'augmentation de la température est un facteur ayant un effet direct sur les plantes et, en fonction de son intensité, peut provoquer d'importants changements dans la structure et la fonction des écosystèmes. Une légère augmentation de température (de 1,5 à 2,5 °C) est d'ailleurs attendue comme augmentant le risque d'extinction de nombreuses espèces, au détriment de la biodiversité et des biens et services des écosystèmes (GIEC, 2007).

Le rôle du facteur température n'a pas un effet clairement posé sur les invasions végétales. En effet, Bradley et al. (2010) ont montré qu'il pouvait, dans certains cas, faciliter les invasions de certaines plantes ou au contraire, agir à l'encontre de celles-ci.

Les résultats obtenus ont démontré que le facteur température a un effet très important sur le développement de *B. tectorum*. Pour les deux périodes étudiées, et pour tous les traits mesurés (densité, hauteur moyenne, biomasse), la température s'est révélée avoir un impact au moins très significatif et positif. Même lors de l'année très sèche, le traitement chauffé dominait les autres (en termes de HMC et de biomasse). A ce propos, il est intéressant de noter que l'aridité était telle, en fin d'expérience, qu'elle a probablement entraîné la très nette perte de croissance en hauteur et la mortalité importante observée en fin d'expérience. Si la sécheresse avait été plus sévère, ou était survenue plus tôt, les résultats auraient pu être très différents. Toutefois, l'année 2012 étant déjà anormalement sèche, le scénario d'une année encore plus aride est peu probable.

Nous pouvons expliquer cette très bonne réponse de *B. tectorum* aux températures élevées par les habitats arides qu'il affectionne naturellement. Comme vu dans la partie «Habitat et Biologie» (Point 2.2.3), les habitats chauds et secs comme les sables dénudés, les vieux murs, les ballasts de voie ferrées, se voient très appréciés par le brome.

Nous avons également pu parler de la région du *Great Basin* (Point 2.3.2.1 : « La région du Great Basin »). Cette région, qui constitue la zone la plus sèche et la plus aride du pays, est justement la plus vulnérable et la plus touchée par l'invasion du brome. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant de constater une bonne réponse du brome à un facteur faisant se rapprocher les conditions de l'écosystème *mixed-grass prairie* à celui du *Great Basin*...

Par conséquent, la température a favorisé *B. tectorum*, mieux adapté et plus enclin à profiter de températures plus élevées, que la végétation native de la *mixed-grass prairie*.

5.4 La combinaison « Température – CO₂ »

Le traitement combinant une augmentation de température et un enrichissement de la concentration en CO₂ est sans doute le traitement le plus important en théorie, puisque c'est celui qui est le plus représentatif des conditions environnementales vers lesquelles nous nous dirigeons. En effet, l'augmentation de la température n'étant qu'un effet induit de l'enrichissement de l'atmosphère en CO₂, il est opportun d'analyser ces deux facteurs en présence l'un de l'autre. L'objectif est donc de mettre en lumière un effet supplémentaire éventuel de la combinaison du facteur CO₂ et du facteur température, qui aurait été invisible au sein d'une étude étudiant séparément ces deux facteurs.

La littérature nous renseigne une modification de la réponse des plantes aux augmentations de CO₂, et ce en présence de températures augmentées. Lorsque dans certains cas des augmentations de température et de CO₂ mènent à des taux de production accrus, dans d'autres, ces facteurs peuvent diminuer la production de la surface foliaire et augmenter la vitesse de sénescence, ce qui influence négativement la croissance (Coleman et al., 1991). Rawson (1992) renseigne encore que l'impact des deux facteurs combinés dépend très fortement du stade de développement de la plante, ainsi que des conditions du milieu, comme la disponibilité en ressources du sol, les précipitations et l'exposition.

L'expérience de Morgan et al. (2011), dont nous avons parlé au point précédent, a montré que l'effet du CO₂ tendait à compenser l'effet de dessèchement entraîné par l'augmentation de température et augmentait de façon significative la biomasse. Elle a également montré que la végétation native répondait très favorablement à ces augmentations.

Les figures présentant l'évolution des traits de croissance par traitement (Figure 25, Figure 26, Figure 27, Figure 34, Figure 35, et Figure 36) ainsi que les figures présentant la biomasse finale par traitement (Figure 32 et Figure 42) montrent que le traitement température-CO₂ a bénéficié d'un développement plus important que le traitement témoin, mais qu'il se situe toujours entre les valeurs du traitement CO₂ et de celles du traitement température. Pour l'année sèche où nous avons remarqué que le CO₂ a eu un effet moins négatif sur le développement de *B. tectorum*, nous constatons que le traitement CO₂-température est beaucoup plus proche du traitement température.

Les tableaux présentant les résultats des analyses statistiques des données de croissances et de biomasse (Tableau 5, Tableau 9, Tableau 7, et Tableau 11) n'indiquent un effet significatif de l'interaction entre le facteur CO₂ et le facteur température, que sur la densité des plants de la première année. Nous pouvons donc vraisemblablement conclure à l'absence d'un effet amplificateur sur le développement lorsque ces deux facteurs sont combinés.

Au niveau de l'humidité du sol (Figure 31 et Figure 41), nous remarquons que le traitement température-CO₂ est très proche du traitement température alors que nous attendions du CO₂ une compensation du dessèchement entraîné par l'augmentation de température.

Dans la continuité de l'hypothèse explicative formulée afin d'expliquer les effets du traitement CO₂ et en accord avec les résultats de l'expérience de Morgan et al. (2011), nous pourrions tenter d'expliquer le résultat obtenu pour l'année humide par le fait que la végétation native a pu profiter de l'augmentation du CO₂ mieux que *B. tectorum*. Ce dernier a tout de même pu lutter honorablement contre cette concurrence accrue grâce à l'augmentation de température dont l'impact est, rappelons-le, très significatif sur tous les traits mesurés.

En ce qui concerne l'année sèche, le CO₂ permettant une utilisation plus efficace de l'eau, a permis, lors de la sécheresse accrue en fin d'expérience, une mortalité légèrement moins importante ainsi qu'une croissance en hauteur également plus importante que le traitement température, faisant se rejoindre les deux courbes de HMC. Toutefois, la mortalité reste plus forte que pour les traitements non chauffés et la croissance en hauteur moins rapide.

En conclusion, le traitement CO₂-température offre une productivité à *B. tectorum* plus importante que le traitement témoin, mais moins importante que le traitement température seul. En cas de sécheresse, ce traitement gagne en productivité, par rapport au traitement témoin (puisque dans l'absolu, la hauteur et la biomasse sont très réduits en cas de faible précipitation).

5.5 La perturbation de la végétation native

Dans la présentation de *B. tectorum* (Point 2.2 : Description de *Bromus tectorum L.*), nous avons parlé du fait que cette plante s'implante plus facilement dans les zones où la couverture végétale a été perturbée, par exemple par la culture, le pâturage, ou le feu (Warg, 1938). Nous avons également dit que la propagation de l'invasion était améliorée par les perturbations, comme le pâturage par le bétail ou le feu (Chambers et al., 2007).

Pour rappel, Thuiller et al. (2007) ont prévu que le changement climatique allait entraîner de nouvelles perturbations associées aux changements d'affectation du sol, augmentant le risque d'invasion biologique. Par ailleurs, les changements d'affectation du sol, créant de nouveaux environnements, sont décrits comme augmentant la disponibilité des ressources (Dukes and Mooney, 1999), ce qui favorise les espèces invasives, par définition adaptées à prospérer dans de nouveaux environnements, et plus aptes à tirer un profit d'une augmentation des ressources disponibles (Blumenthal, 2006).

Les résultats obtenus montrent une différence de tendance entre les deux années étudiées, au niveau de la distribution entre zone perturbée et zone non-perturbée de la HMC (Figure 29 et Figure 37). En effet, pour la première année de mesure, la majorité de la biomasse s'est retrouvée dans la zone non-perturbée, alors que sur base de la littérature, *B. tectorum* aurait dû se développer en majeure partie dans la zone où la végétation native a été perturbée, comme cela s'est produit la deuxième année. Comment expliquer ce fait ?

L'explication réside vraisemblablement dans la nature de la perturbation. En effet, la végétation native a été annihilée par application de *Roundup*, probablement trop peu de temps avant le lancement de l'expérience ou en quantités trop importantes. Ce fait expliquerait pourquoi *B. tectorum* a eu tant de mal à s'implanter dans la zone perturbée la première année et rend douteuses les éventuelles conclusions que nous aurions pu tirer à ce sujet, au niveau de cette année.

La figure présentant l'évolution de la HMC par zones perturbée ou non, pour la deuxième année de mesure (Figure 37), dispose d'un faciès se rapprochant plus de celui attendu, c'est-à-dire une évolution plus importante dans la bande perturbée, dont la compétition a été annihilée.

En étudiant les tableaux des analyses statistiques, nous observons que la perturbation a un effet significatif sur tous les traits étudiés à quelques exceptions près. Ce fait est dû à la distribution inégale du nombre de plants et de leur croissance entre les zones, dont nous venons de discuter les causes. Les exceptions concernent l'expérience irrigation, où la perturbation n'aurait pas eu un effet significatif sur la biomasse en 2011 et sur la croissance en hauteur en 2012. Ces exceptions sont anecdotiques, et la faible différence entre zones, pour ces deux cas isolés sont probablement le fait du hasard, puisque l'on n'observe pas d'interactions significatives de la perturbation sur l'irrigation pour ces traits.

La figure présentant la biomasse finale lors de l'année sèche (Figure 42) est intéressante puisqu'elle montre qu'en condition de sécheresse et en présence de la végétation native, le développement du brome est très faible.

Nous remarquons que l'effet de l'interaction entre le temps et le facteur perturbation est souvent renseigné comme significatif (Tableau 5, Tableau 6, Tableau 9 et Tableau 10). Cela indique que l'effet de la perturbation est dépendant du stade de croissance des plants. Au vu des figures présentant la distribution de la HMC entre zones (Figure 28 et Figure 37), il apparaît que la perturbation n'a qu'un faible impact au début des périodes de mesure (bâtonnets de hauteur relativement semblable), avant de marquer une réelle différence entre zones vers le milieu des périodes de mesure.

Nous parlerons de l'effet de la perturbation sur le traitement irrigation au point suivant (Point 5.6 : « L'irrigation »).

5.6 L'irrigation

Nous avons vu quand nous avons parlé de la biologie de *B. tectorum* (Point 2.2.3 : « Habitat et Biologie ») que les précipitations, ainsi que leur répartition saisonnière, ont un impact énorme sur son développement, et donc sur l'invasivité des écosystèmes (Bradford and Lauenroth, 2006).

Lors de l'année humide, l'irrigation n'a naturellement pas eu d'effet significatif sur le développement des plants (Tableau 6). L'interaction entre le facteur perturbation et le facteur irrigation a, par contre, été renseigné comme ayant eu un effet significatif sur la densité et l'HMC. Lorsque nous nous penchons sur l'illustration de la densité au sein du traitement témoin et du traitement irrigation, avec le détail par zone perturbée ou non (Figure 30), nous constatons que l'irrigation a augmenté le nombre de plants dans la zone perturbée, et diminué le nombre de plants dans la zone non perturbée. Nous pouvons imaginer que les plants présents sur la zone perturbée ont pu profiter de l'apport supplémentaire d'eau, tandis que celui-ci semble avoir profité préférentiellement à la végétation native dans la zone non-perturbée. La végétation indigène a donc augmenté sa pression de compétition, et empêché le nombre de plants de brome de monter au même niveau que celui du traitement témoin. La même tendance est observable sur la figure présentant la biomasse finale (Figure 32), bien qu'elle ne soit pas suffisamment marquée que pour être renseignée comme significative (Tableau 8). Ces observations sont à intégrer avec prudence, puisqu'elles sont probablement influencées par les résidus de *Roundup* (Voir point précédent).

L'effet de l'irrigation a par contre été très significatif lors de l'année sèche (Tableau 10), permettant la différence de biomasse finale impressionnante entre le témoin et le traitement irrigué (0.31g contre 4.02g pour le traitement irrigué, soit 13 fois plus) (Figure 43). Cependant, la biomasse finale des plots irrigués de 2012 (4,02g) est loin d'arriver aux valeurs de biomasse des plots témoins de 2011 (8,75g). Ce fait laisse sous entendre que l'irrigation a été insuffisante, ou mal répartie au cours de la période 2011-2012.

6 Conclusion

6.1 L'invasion de la *mixed-grass prairie*

B. tectorum est bien adapté à l'écosystème de la *mixed-grass prairie*. Arrivé il y a moins de 30 ans, il s'est très bien développé et continue de se propager. Les résultats obtenus pour le traitement témoin montrent des données de croissance et de biomasse loin d'être négligeables. De plus, les résultats montrent qu'en général (cas de la période de croissance 2010-2011), le brome dispose d'assez d'eau, élément crucial nécessaire à son développement, puisque le traitement irrigué n'a pas eu une croissance significativement meilleure que le traitement témoin. Néanmoins, en faisant abstraction des résultats douteux obtenus pour les zones perturbées sur la période 2010-2011, il apparaît que le brome ait un besoin capital en zones perturbées pour s'implanter, puisque la végétation native apparaît comme étant très compétitive et résistante à l'invasion du brome.

La question à se poser est de savoir comment risque d'évoluer l'invasion. Comme nous l'avons discuté, l'augmentation de CO₂ a joué un rôle défavorable dans le développement du brome. L'hypothèse soutenue tout le long de la discussion laisse à penser que la végétation native de la *mixed-grass prairie* est très compétitive et réagit mieux que le brome à l'augmentation de CO₂. De ces observations, nous pouvons nous risquer à miser sur un effet négatif de l'augmentation du CO₂ sur l'évolution de l'invasion de *B. tectorum* (en faisant abstraction de l'effet de l'augmentation de température associée à cet enrichissement en CO₂ de l'atmosphère.)

L'augmentation de la température a, au contraire, favorisé de manière très importante le brome, au niveau de tous les traits étudiés, et même pour l'année anormalement chaude et sèche. L'évolution de la température favorisera sans nul doute l'invasion de *B. tectorum* dans cet écosystème.

Le traitement combinant l'enrichissement en CO₂ et l'augmentation de température a eu un résultat intermédiaire. Pour l'année aux conditions météorologiques normales (cas de la période 2010-2011), ce traitement a eu des plants de hauteur plus élevée, une densité plus importante, mais au final une biomasse semblable au traitement témoin. Pour l'année plus chaude et sèche que la normale, le traitement a eu des résultats bien plus élevés, en termes de hauteur, de densité, et de biomasse. De ces observations, nous pouvons conclure à une invasion qui va continuer d'évoluer au même rythme que celui actuel.

En conclusion, en prenant en compte les résultats obtenus et leur interprétation, il peut être prédict que l'invasion ne reculera probablement pas. Dans le meilleur des cas, le brome continuera à se propager au rythme actuel. L'augmentation des vagues de chaleur, l'évolution des températures, la perturbation de la végétation native et les changements d'affectations du sol en général sont autant de facteurs qui tendront à augmenter l'invasion, et qui sont renseignés comme des effets probables du changement global. S'ajoute à cela l'augmentation du CO₂ qui, au contraire, semble défavoriser le brome. La diminution des précipitations, au cours de l'automne ou du printemps, aurait également un impact négatif important sur le brome. L'évolution exacte de l'invasion dépendra donc de l'équilibre complexe entre ces différents facteurs.

6.2 L'invasion du Great Basin

Quelles implications suggèrent nos précédentes remarques quant à l'évolution possible de l'invasion au sein du *Great Basin*?

Il a été discuté qu'un manque d'eau durant les phases de croissance de *B. tectorum* était négatif à son établissement, et qu'à l'inverse, des températures plus élevées que celles observées au sein de la *mixed-grass prairie* lui étaient favorables. Nous pourrions naturellement penser que, comme la région du *Great Basin* est une région plus chaude que la *mixed-grass prairie*, et qu'apparemment les précipitations sont suffisantes au vu du succès actuel de l'invasion, la propagation de *B. tectorum* ne pourra qu'augmenter.

Mais justement, le *Great-Basin* est une région plus chaude que la *mixed-grass prairie* et il est possible qu'une augmentation de température supplémentaire liée à l'augmentation de la concentration en CO₂ commence à nuire à l'établissement du brome, directement ou indirectement.

En effet, la région étant déjà très chaude, une augmentation de température pourrait nuire au développement de *B. tectorum* et à l'invasion dans son ensemble.

Il est donc difficile d'extrapoler les résultats obtenus à d'autres écosystèmes, ou à d'autres régions, puisque le développement des plants dépend d'un équilibre complexe entre beaucoup de facteurs environnementaux.

6.3 Perspectives d'avenir

L'expérience PHACE continuera au minimum un an de plus, selon le même dispositif expérimental d'étude de *B. tectorum*. Ensuite, rien n'est prévu de manière certaine.

A l'avenir, il serait intéressant d'étudier la capacité de *B. tectorum* à survivre et à se ressemer de lui-même, puisque chaque année les plants sont récoltés pour l'évaluation de la biomasse, et un ensemencement est effectué de manière égale sur chaque plot. Nous observerions ainsi une évolution plus « naturelle », et nous aurions des informations sur la capacité du brome à survivre plusieurs années d'affilées sans ensemencement extérieur. L'influence des conditions climatiques de chaque année, prises individuellement, serait ainsi diminuée au profit d'un effet plus axé sur les différents traitements étudiés.

La question de l'effet de la concentration augmentée en CO₂ sur le développement de *B. tectorum* est à étudier plus en profondeur, au vu des résultats difficilement interprétables que nous avons obtenus pour les deux années étudiées.

En plus des mesures effectuées sur le brome, il serait également intéressant de mieux étudier la réaction de la végétation native. Un relevé des espèces présentes, l'évolution de leur croissance et de leur biomasse en présence ou non du brome, permettraient d'identifier quelles espèces sont les plus compétitives face à cet envahisseur. Cette identification pourrait alors mener à expérimenter de nouveaux moyens de lutte, et de restauration d'écosystèmes touchés par l'invasion.

7 Bibliographie

- ADAIR, E. C., BURKE, I. C. & LAUENROTH, W. K. 2008. Contrasting effects of resource availability and plant mortality on plant community invasion by *Bromus tectorum* L. *Plant and Soil*, 304, 103-115.
- AINSWORTH, E. A. & LONG, S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 165, 351-372.
- ALLEN, E. B., STEERS, R. J. & DICKENS, S. J. 2011. Impacts of Fire and Invasive Species on Desert Soil Ecology. *Rangeland Ecology & Management*, 64, 450-462.
- ARREDONDO, J. T., JONES, T. A. & JOHNSON, D. A. 1998. Seedling growth of Intermountain perennial and weedy annual grasses. *Journal of Range Management*, 51, 584-589.
- BERRY, J. & BJÖRKMAN, O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Plant Physiol.*, 31, 491-543.
- BLUMENTHAL, D. M. 2006. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion. *Ecol. Lett.*, 9, 887-895.
- BLUMENTHAL, D. M. 2009. Carbon addition interacts with water availability to reduce invasive forb establishment in a semi-arid grassland. *Biological Invasions*, 11, 1281-1290.
- BRADFORD, J. B. & LAUENROTH, W. K. 2006. Controls over invasion of *Bromus tectorum*: The importance of climate, soil, disturbance and seed availability. *Journal of Vegetation Science*, 17, 693-704.
- BRADLEY, B. A. 2009. Regional analysis of the impacts of climate change on cheatgrass invasion shows potential risk and opportunity. *Global Change Biology*, 15, 196-208.
- BRADLEY, B. A., BLUMENTHAL, D. M., WILCOVE, D. S. & ZISKA, L. H. 2010. Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 310-318.
- BRADLEY, B. A., OPPENHEIMER, M. & WILCOVE, D. S. 2009. Climate change and plant invasions: restoration opportunities ahead? *Global Change Biology*, 15, 1511-1521.
- CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE FRANÇAIS. 2012. *L'écotron européen de Montpellier* [Online]. Available: <http://www.ecologie-fonctionnelle.cnrs.fr/index.php/accueil/71.html?task=view> [Accessed May 1 2012].
- CHAMBERS, J. C., ROUNDY, B. A., BLANK, R. R., MEYER, S. E. & WHITTAKER, A. 2007. What makes great basin sagebrush ecosystems invasible by *Bromus tectorum*? *Ecological Monographs*, 77, 117-145.
- CLARK, R. 1994. State fire management officer, Idaho Bureau of Land Management, Boise, personal communication, January.
- COLEMAN, J. S., ROCHEFORT, L., BAZZAZ, F. A. & WOODWARD, F. I. 1991. Atmospheric CO₂, plant nitrogen status and the suspect an acute increase in temperature. *Plant Cell and Environment*, 14, 667-674.
- COUPLAND, R. T. 1992. *Natural Grasslands: Introduction and Western Hemisphere*.
- CRONK, Q. C. B. & FULLER, J. L. 1996. Plant invaders *Chapman & Hall, Londres* 241.
- DIJKSTRA, F. A., BLUMENTHAL, D., MORGAN, J. A., PANDALL, E., CARILLO, Y. & FOLLET, R. F. 2010. Contrasting effects of elevated CO₂ and warming on nitrogen cycling in a semiarid grassland. *New Phytologist*, 12.
- DRAKE, B. G., GONZÀLEZ-MELER, M. A. & LONG, S. P. 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of plant Physiology and plant molecular biology*, 48, 609-639.
- DRAKE, B. G., LEADLEY, P. W., ARP, W. J., NASSIRY, D. & CURTIS, P. S. 1989. *An open top chamber for field studies of elevated atmospheric CO₂ concentration on saltmarsh vegetation*, Oxford, U.K., Wiley-Blackwell.
- DRAKE, J. A. & WILLIAMSON, M. 1986. ECOLOGICAL MODELING - INVASIONS OF NATURAL COMMUNITIES. *Nature*, 319, 718-719.

- DUKES, J. S. & MOONEY, H. A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 135-139.
- ENCYCLOPÆDIA UNIVERSALIS 2002. *Encyclopædida Universalis*, Etats-unis
- ENVIRONMENTAL SPECIALTIES. 2012. *Turnkey Controlled Environmental Chambers* [Online]. [Accessed May 01 2012].
- GIEC 2007. Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Équipe de rédaction principale, Pachauri, R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de~)]. In: GIEC (ed.). Genève, Suisse,
- HAFERKAMP, M. R., HEITSCHMIDT, R. K., GRINGS, E. E., MACNEIL, M. D. & KARL, M. G. 2001. Suppression of annual bromes impacts rangeland: Vegetation responses. *Journal of Range Management*, 54, 656-662.
- HAFERKAMP, M. R., VOLESKY, J. D., BORMAN, M. M., HEITSCHMIDT, R. K. & CURRIE, P. O. 1993. Effects of mechanical treatments and climatic factors on the productivity of Northern Great Plains rangelands. *Range Manage.*, 46, 346-350.
- HEYS, G. 1967. Carbon Dioxide Enrichment in Greenhouse Atmospheres. *7th World Petroleum Congress*. Mexico City, Mexico: World Petroleum Congress.
- HITCHCOCK, A. S. 1950. *Manual of the grasses of the United States*. Washington, DC.
- HULL, A. C. & PECHANEC, J. F. 1947. Cheatgrass - A challenge to range research. *Jour. Forestry*, 45, 555-564.
- HULL, A. C. & STEWART, G. 1948. Replacing cheatgrass by reseeding with perennial grass on southern Idaho ranges. *Amer. Soc. Agron., Jour.*, 40, 694-703.
- HULL, A. C. J. 'Cheatgrass—A Persistent Homesteader'. In: VALE, ed. Proceedings, Cheatgrass Symposium, 27-30 July 1965 Portland, OR.: U.S. Department of the Interior, Oregon Bureau of Land Management, 22-26.
- HURTT, L. C. 1939. Downy brome (Cheatgrass) range for horses. U.S. Forest Serv., North. Rocky Mnt. Forest and Range Exp. Sta. *Appl. Forestry Note*, 89.
- JOHNSON, B. G., JOHNSON, D. W., CHAMBERS, J. C. & BLANK, R. R. 2011. Fire effects on the mobilization and uptake of nitrogen by cheatgrass (*Bromus tectorum L.*). *Plant and Soil*, 341, 437-445.
- KIMBALL, B. A. 2005. Theory and performance of an infra-red heater for ecosystem warming . *Global Change Biology*, 11, 2041-2056.
- KLEMMEDSON, J. & SMITH, J. 1964. Cheatgrass (*Bromus tectorum L.*). *The Botanical Review*, 30, 226-262.
- LAMBINON, J., DELVOSALLE, L. & DUVIGNEAUD, J. 2004. *Nouvelle flore de la Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines - (Ptéridophytes et Spermatophytes)*.
- LARSON, D. L., ANDERSON, P. J. & NEWTON, W. 2001. Alien plant invasion in *mixed-grass prairie*: Effects of vegetation type and anthropogenic disturbance. *Ecological Applications*, 11, 128-141.
- LEADLEY, P. W. & DRAKE, B. G. 1993. Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange. *Plant Ecology*, 104-105, 3-15.
- LEOPOLD, A. 1941. Cheat takes over. *The land*, 1, 310-313.
- LEUNING, R. & FOSTER, I. J. 1990. Estimation of transpiration by single trees: comparison of a ventilated chamber, leaf energy budgets and a combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51, 63-86.
- LINK, S. O., BOLTON, H. J., THEIDE, M. E. & RICKARD, W. H. 1995. Responses of downy brome to nitrogen and water. *Journal of Range Management*, 48, 290-297.
- LLOYD, J. & FARQUHAR, G. D. 1996. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant-growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status. I. General-principles and forest ecosystems. *Func. Ecol.*, 10, 4-32.

- MACK, N. R. 1981. Invasion of *Bromus tectorum L.* into Western north America: An Ecological Chronicle. *Agro-Ecosystems*, 7, 145-165.
- MACMAHON, J. A. 1885. *Deserts*, Knopf.
- MACNELLY, J. & STRAHM, W. 1997. L'U.I.C.N. et les espèces étrangères envahissantes: *un cadre d'action*, in U.I.C.N. [Ed], *Conservation de la vitalité et de la diversité*. Compte-rendu de l'atelier sur les espèces étrangères envahissantes au Congrès mondial sur la conservation, Ottawa. 3-10.
- MEARNS, L. O., KATZ, R. W. & SHNEIDER, S. H. 1984. Extreme high temperature events: changes in their probabilities with changes in mean temperature. *Journal of Climatology and Applied Meteorology*, 23, 1601-1613.
- MEEHL, G., STOCKER, T., COLLINS, W., FRIEDLINGSTEIN, P., GAYE, A., GREGORY, J., KITO, A., KNUTTI, R., MURPHY, J. & NODA, A. 2007. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge, U. K.
- MELGOZA, G. & NOWAK, R. S. 1991. Competition between cheatgrass and two native species after fire: implications from observations and measurements of root distributions. *Journal of Range Management*, 44, 27-33.
- MIGLIETTA, F., PERESSOTTI, A., VACCARI, F. P., ZALDEI, A., DEANGELIS, P. & SCARASCIA-MUGNOZZA, G. 2001. Free-air CO₂ enrichment (FACE) of a poplar plantation: the POPFACE fumigation system. *New Phytologist*, 150, 465-476.
- MOONEY, H. A., DRAKE, B. G., LUXMOORE, R. J., OECHEL, W. C. & PITELKA, L. F. 1991. Predicting ecosystem responses to elevated CO₂ concentrations. *Journal Name: Bioscience; (USA); Journal Volume: 41:2, Medium: X; Size: Pages: 96-104.*
- MORGAN, J. A., LECAIN, D. R., MOSIER, A. R. & MILCHUNAS, D. G. 2001. Elevated CO₂ enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C-3 and C-4 grasses of the Colorado shortgrass steppe. . *Global Change Biology* 7, 451-466.
- MORGAN, J. A., LECAIN, D. R., PENDALL, E., BLUMENTHAL, D., KIMBALL, B. A., CARILLO, Y., WILLIAMS, D. G., HEISLER-WHITE, J., DIJKSTRA, F. A. & WEST, M. 2011. C4 grasses prosper as carbon dioxide eliminates desiccation in warmed semi-arid grassland. *Nature*, 476, 11 august 2011.
- MORGAN, J. A., PATAKI, D. E., KÖRNER, C., CLARK, H., GROSSO, S. J., GRÜNZWEIG, J. M., KNAPP, A. K., MOSIER, A. R., NEWTON, P. C. D., NIKLAUS, P. A., NIPPERT, J. B., NOWAK, R. S., PARTON, W. J., POLLEY, H. W. & SHAW, M. R. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 140, 11-25.
- MORISON, J. 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: E. ZEIGER, G. F., IR COWAN (ed.) *Stomatal function*. Stanford, CA: Stanfong Univ. Press.
- MULLER, S. 2004. *Plantes invasives en France*, Paris.
- MURRAY, R. B. 1971. Grazing Capacity, Sheep Gains: Cheatgrass, Bunchgrass Ranges in Southern Idaho. *Journal of Range Management*, 24, 407-410.
- NATIONAL OCEANIC AND ATMOSPHERIC ADMINISTRATION - NATIONAL CLIMATIC DATA CENTER. 2012. *State of the Climate : Drought for June 2012* [Online]. Available: <http://www.ncdc.noaa.gov/sotc/drought/> [Accessed July 19 2012].
- OKADA, M., LIEFFERING, M., NAKAMURA, H., YOSHIMOTO, M., KIM, H. Y. & KOBAYASHI, K. 2001. Free-air CO₂ enrichment (FACE) using pure CO₂ injection: system description. *New Phytologist*, 150, 251-260.
- OSORIO, J. & PEREIRA, J. S. 1994. Genotypic differences in water use efficiency and (13)C discrimination in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 14, 871-882.
- PARTON, W. J., MORGAN, J. A., WANG, G. & DEL GROSSO, S. 2007. Projected ecosystem impact of the Prairie Heating and CO₂ Enrichment experiment. *New Phytologist*, 174, 823-834.
- PIEMEISEL, R. L. 1945. Natural replacement of weed hosts of the beet leafhopper as affected by rodents. . *U.S. Dept. Agr. Circ.*, 739.

- PIERSON, F. B., WILLIAMS, C. J., HARDEGREE, S. P., WELTZ, M. A., STONE, J. J. & CLARK, P. E. 2011. Fire, Plant Invasions, and Erosion Events on Western Rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 64, 439-449.
- PLATT, K. & JACKMAN, E. R. 1946. The cheatgrass problem in Oregon. *Oreg. Agr. Ext. Ser., Bull.*, 668.
- PRENTICE, I. C. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: HOUGHTON, J. T., DING, Y., GRIGGS, D. J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P. J., DAI, X., MASKELL, K. & JOHNSON, C. A. (eds.) *Climate change 2001: the scientific basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- RAWSON, H. M. 1992. Plant Responses to Temperature under Conditions of Elevated CO₂. *Australian Journal of Botany*, 40, 473-490.
- RICH, T. D., WISDOM, M. J. & SAAB, V. A. 2005. Conservation of Priority Birds in Sagebrush Ecosystems. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-191*, 18.
- RICHARDSON, D., PYSEK, P., REJMANEK, M., BARBOUR, M., PANETTA, F. & WEST, C. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Biodiversity and Distributions*, 6, 93-107.
- ROBERTS, T. C. 1991. Cheatgrass, management implications for the 90's. *Rangelands*, 13, 70-72.
- ROBOCKER, W. C. 1961. The influence of perennial vegetation and precipitation on occurrence of *Haloxylon glomeratus* and *Bromus tectorum* in arid and semi-arid regions. *Jour. Range Mangt.*, 14, 28-34.
- ROGERS, H. H., HECK, W. W. & HEAGLE, A. S. 1983. A field technique for the study of plant responses to elevated carbon dioxide concentrations. *Journal Name: J. Air Pollut. Control Assoc.; (United States); Journal Volume: 33:1*, Medium: X; Size: Pages: 42-44.
- SBATELLA, G. M., WILSON, R. G., ENLOE, S. F. & HICKS, C. 2011. Propoxycarbazone-Sodium and Imazapic Effects on Downy Brome (*Bromus tectorum*) and Newly Seeded Perennial Grasses. *Invasive Plant Science and Management*, 4, 78-86.
- STEWART, G. & HULL, A. C. 1949. Cheatgrass (*Bromus tectorum L.*) - An Ecologic Intruder in Southern Idaho. *Ecology*, 30, 58-74.
- STEWART, G. & YOUNG, A. E. 1939. The hazard of basing permanent grazing capacity on *Bromus tectorum*. *Amer. Soc. Agron., Jour.*, 31, 1002-1015.
- SURANO, K. A., DALEY, P. F., HOUPIS, J. L. J., SHINN, J. H., HELMS, J. A., PALASSOU, R. J. & COSTELLA, M. P. 1986. Growth and physiological responses of *Pinus ponderosa* Dougl. ex. P. Laws to long term elevated CO₂ concentrations. *Tree Physiology*, 2, 243-259.
- THAYER, R. H. 2012. What depletion and enrichment of CO₂ does to plant growth. Hydrofarm.
- THOMSEN, M. A., D'ANTONIO, C. M., SUTTLE, K. B. & SOUSA, W. P. 2006. Ecological resistance, seed density and their interactions determine patterns of invasion in a California coastal grassland. *Ecology Letters*, 9, 160-170.
- THUILLER, W., RICHARDSON, D. M. & MIDGLEY, G. F. 2007. Will climate change promote alien plant invasions? *Ecological Studies*, 193, 197-211.
- U.S. FISH & WILDLIFE SERVICE. 2010. *Region 6, Great Basin LCC* [Online]. Available: <http://www.fws.gov/mountain-prairie/lcc/greatBasin/> [Accessed May 30 2012].
- U.S. FOREST SERVICE 1914. Notes on National Forest Range Plants, Part I. Grasses (Office of Grazing Studies).
- UNIVERSITY OF COLORADO COOPERATIVE INSTITUTE FOR RESEARCH IN ENVIRONMENTAL SCIENCES. 2012. *Intermountain West Climate Summary* [Online]. Boulder. Available: http://wwa.colorado.edu/IWCS/docs/2012_July/2012_July_Print.html [Accessed July 19 2012].
- UNIVERSITY OF ILLINOIS - USDA-ARS 2011. SOYFACE - Ring 6. In: RING6_FULLSIZE.JPG (ed.).
- USDA - NATURAL RESOURCES CONSERVATION SERVICE 2012. A plants profile of *Bromus tectorum* (cheatgrass) from the USDA plants database.
- VAN DER WAL, R., MADAN, N., VAN LIESHOUT, S., DORMANN, C., LANGVATN, R. & ALBON, S. D. 2000. Trading forage quality for quantity? Plant phenology and patch choice by Svalbard reindeer. *Oecologia*, 123, 108-115.
- VANDERHOEVEN, S. & BRANQUART, E. 2007. Les espèces exotiques envahissantes.

- WARG, S. A. 1938. Life history and economic studies on *Bromus tectorum*. *Unpub.*, 38.
- WEAVER, J. E. & ALBERTSON, F. W. 1956. *Grasslands of the Great Plains: their nature and use.*, Johnsen, Lincoln, Nebr.
- WEBER, E. 1960. *Invasive plant species of the world: a reference guide to environmental weeds*
- WEHKING, P. M. 2002. *The role of the seed bank in the restoration of a big sagebrush dominated riparian corridor to a dry meadow*. University of Nevada.
- WEINSTOCK, L., KENDER, W. J. & MUSSELMAN, R. C. 1982. Microclimate within open-top air pollution chambers and its relation to grapevine physiology. *Amer. Soc. Hort. Sci.*, 107, 923-929.
- WEST, N. E. & YOUNG, J. A. 2000. Intermountain valleys and lower mountain slopes. In: BARBOUR, M. B. & BILLINGS, W. D. (eds.) *North American terrestrial vegetation*. Cambridge, UK.: Cambridge University Press.
- YENSEN, E., QUINNEY, D. L., JOHNSON, K., TIMMERMAN, K. & STEENHOF, K. 1992. Fire, vegetaion changes, and population fluctuations of Townsend's ground squirrels. *American Midland Naturalist*, 128, 299-312.
- ZISKA, L. H., REEVES, J. B. & BLANK, B. 2005. The impact of recent increases in atmospheric CO₂ on biomass production and vegetative retention of cheatgrass (*Bromus tectorum*): implication for fire disturbance. *Global Change Biology*, 11, 1325-1332.

8 Annexes

8.1 Exemples de scripts utilisés dans SAS pour l'analyse des données récoltées

8.1.1 Analyse de mesures répétées

8.1.1.1 Expérience principale

```
title 'Analyse mesures repetees - Core';
proc mixed data=Core2011 plots=studentpanel;
ods graphics on;
class Bloc CO2 DIST T Date Ring;
model TOTHT = CO2 T CO2*T Dist Date CO2*Date T*Date CO2*T*Date CO2*Dist
T*Dist CO2*T*Dist Date*Dist /ddfm=kr;
random Bloc;
repeated / type=ar(1) sub=Ring(CO2*T) rrcorr;
run;
```

8.1.1.2 Expérience irrigation

```
title 'Analyse mesures repetees - Irrigation';
proc mixed data=Irrigation2011 plots=studentpanel;
ods graphics on;
class Bloc irrigation DIST Date Ring;
model TOTHT = irrigation Dist Date irrigation*Date irrigation*Dist
Date*Dist /ddfm=kr;
random Bloc;
repeated / type=ar(1) sub=Ring(irrigation) rrcorr;
run;
```

8.1.2 Analyse de biomasse

8.1.2.1 Expérience principale

```
title 'Analyse Biomasse - Core';
proc mixed data=BioCore2011 plots=studentpanel;
ods graphics on;
class Block CO2 Dist T Ring;
model Total = CO2 T CO2*T Dist CO2*Dist T*Dist CO2*T*Dist /ddfm=kr;
random Block;
run;
```

8.1.2.2 Expérience irrigation

```
title 'Analyse Biomasse - Irrigation';
proc mixed data=BioIrr2011 plots=studentpanel;
ods graphics on;
class Block Irrigation Dist Ring;
model log = Irrigation dist Irrigation*Dist /ddfm=kr;
random Block;
run;
```

8.2 Illustrations supplémentaires

8.2.1 Le site *PHACE* et les mesures sur *B. tectorum*

Les figures suivantes (de la Figure 44 à la Figure 49) illustrent quelques détails à propos du site *PHACE* et des plants de *B. tectorum* lors des mesures.



Figure 44: La bonbonne de CO₂ servant à alimenter les plots du site dont la concentration en ce gaz est augmentée.



Figure 45: La caravane abritant le matériel, les machines, et les ordinateurs, utiles à la gestion du site et à l'enregistrement de certaines données.



Figure 46: Présentation de la taille des plants de *B. tectorum* au jour du 29 mars 2012.



Figure 47 : Représentation de la difficulté d'identifier les jeunes plants de *B. tectorum* au sein de la végétation native non-perturbée. La photographie a été prise le 6 avril 2012.



Figure 48: En comparaison avec la figure précédente, voici l'image d'une zone perturbée à la même date (6 avril 2012).
On peut apercevoir 2 jeunes plants à l'avant-centre.



Figure 49: Le 25 avril 2012, les premières inflorescences sont apparues au sein des plots ayant le plus fort développement (plots chauffés).

8.2.2 La mixed-grass prairie

Les figures suivantes (de la Figure 50 à la Figure 53) présentent différentes photographies, prises aux alentours du site PHACE. Elles présentent quelques caractéristiques de la région.



Figure 50: Faune présente aux alentours du site PHACE



Figure 51: Campagne de récolte des graines de *B. tectorum*, qui seront utilisées pour l'expérience de l'année prochaine (période fin 2012 - début 2013).



Figure 52: Zone très envahie par *B. tectorum* (zone rougeâtre), au bord d'une route, pas très loin du site PHACE.



Figure 53: Une autre zone très proche du site PHACE, également fortement touchée par l'invasion de *B. tectorum*.