

---

## **Les successions spontanées sur les remblais de terres de découvertures limoneuses des carrières calcaires : Implication pour la restauration de la diversité des pelouses**

**Auteur :** Joassin, Vladimir

**Promoteur(s) :** Mahy, Grégory; Seleck, Maxime

**Faculté :** Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

**Diplôme :** Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

**Année académique :** 2019-2020

**URI/URL :** <http://hdl.handle.net/2268.2/8672>

---

*Avertissement à l'attention des usagers :*

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---

**LES SUCCESSIONS SPONTANÉES SUR LES  
REMBALAIS DE TERRES DE DECOUVERTURES  
LIMONEUSES DES CARRIÈRES CALCAIRES :  
IMPLICATION POUR LA RESTAURATION DE LA  
DIVERSITÉ DES PELOUSES**

**VLADIMIR JOASSIN**

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

**ANNÉE ACADÉMIQUE 2019-2020**

**CO-PROMOTEURS: GRÉGORY MAHY  
MAXIME SÉLECK**

*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.*

**LES SUCCESSIONS SPONTANÉES SUR LES  
REMBALAIS DE TERRES DE DECOUVERTURES  
LIMONEUSES DES CARRIÈRES CALCAIRES :  
IMPLICATION POUR LA RESTAURATION DE LA  
DIVERSITÉ DES PELOUSES**

**VLADIMIR JOASSIN**

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

**ANNÉE ACADÉMIQUE 2019-2020**

**CO-PROMOTEURS: GRÉGORY MAHY  
MAXIME SÉLECK**

## Remerciements

Je tiens à remercier sincèrement mon co-promoteur, Maxime Séleck, pour son suivi, sa disponibilité et sa bienveillance au long de ces six mois. Je le remercie également pour toutes ses relectures et ses retours. Il m'a prouvé qu'il était possible de réaliser un TFE dans 7 carrières différentes sans avoir le permis de conduire. Je remercie aussi mon co-promoteur et professeur d'écologie, Grégory Mahy, pour ses conseils avisés, son encadrement et sa passion pour les écosystèmes herbacés qu'il m'a transmise.

Un énorme merci à Pascal Hauteclair qui avec patience et gentillesse m'a appris à identifier d'innombrables espèces.

Merci à Kathleen Merken pour ta bonne humeur, toutes ces tasses de thés et les trajets en voiture. Merci à toute l'équipe de l'unité Biodiversité et Paysages pour leur bonne humeur.

Je remercie Adeline Fayolle, pour le temps qu'elle m'a consacré et pour ses précieux conseils relatifs aux analyses.

Je remercie Emilie Guilimin, de la Tsuga Team au projet Life, merci pour tes conseils, ton amitié et ta générosité.

Je tiens aussi à remercier Nil Fernandez Lojo pour ses conseils, sa rigueur et son soutien.

Je remercie également les carriers que j'ai rencontré et qui ont permis la réalisation de mes inventaires sur leurs sites : Emmanuel Boland de la carrière Lhoist d'Hermalle-sous-Huy et Christian Jodard de la carrière Lhoist de Marche-les-Dames.

Je remercie toute les personnes avec qui j'ai partagé des moments inoubliables pendant mes 5 années à la faculté.

Merci à Average, aux Corsos et à la team Gembloutoise.

Merci à mes parents pour leur soutien depuis toutes ces années.

Je remercie les acteurs du projet Life in Quarries (LIFE14 NAT/BE/000364), sans qui ce travail n'aurait pas vu le jour.



## Abstract

While conservation valuable grasslands and meadows are among the most endangered protected habitats in temperate Europe, extractive activity offers unexpected opportunities to promote these ecosystems. Within quarries, ecological restoration actions attempt to restore these endangered ecosystems. Our study focused on the passive restoration of these habitats through spontaneous recolonization in limestone quarries in southern Belgium. It also aims to support the "Life in Quarries" project. Seventeen spontaneously recolonized silty spoil heaps were subjected to phytosociological inventories and analysis of environmental variables. We investigated, through phytosociological relevés and environmental variables analysis, (1) the environmental factors driving floristic composition of spontaneous successions; (2) the diversity of the communities and their main characteristics; and (3) the similarity between these spontaneous communities and reference ecosystems such as hay meadows and calcareous grasslands. A canonical correspondence analysis (CCA) of environmental variables identified the most contributive factors to the floristic variation. A multivariate analysis (two dimensional nMDS ordination) of vegetation abundances helped identify six communities and linking them to the reference ecosystems. Within studied environmental factors, site effect followed by the age of the successions, soil texture and slope best explained variations in floristic composition. One community contained hay meadows while other communities shared common features with hay meadows and mesophilous grasslands. The spontaneous recolonizations of silty spoil heaps in limestone quarries thus reveal a true potential for the conservation of habitats of concern.

**Keywords :** spontaneous recolonization, passive restoration, spoil heaps, hay meadow, calcareous grassland, Life in Quarries

## Résumé

Alors que les pelouses et prairies d'intérêt biologique comptent parmi les habitats protégés les plus menacés d'Europe tempérée, l'activité extractive offre des possibilités inattendues pour promouvoir ces écosystèmes. Au sein des carrières, des actions de restauration écologique tentent de reconstituer ces écosystèmes en danger. Notre étude s'est intéressée à la restauration passive de ces habitats par le biais de la recolonisation spontanée dans les carrières calcaires du sud de la Belgique. Cette étude vise également à soutenir le projet "Life in Quarries". Dix-sept remblais de terres de découvertures limoneuses spontanément recolonisés ont fait l'objet d'inventaires phytosociologiques et d'analyses de variables environnementales pour identifier (1) les facteurs expliquant la composition floristique des successions spontanées; (2) la diversité des communautés qui les composent et leurs principales caractéristique; et (3) le lien entre ces communautés spontanées et les écosystèmes de référence (prairies de fauche et pelouses calcaires). Une Analyse Canonique des Correspondances (CCA) menée sur les variables environnementales a permis d'identifier les facteurs contribuant le plus à la variation floristique et une analyse multivariée (nMDS à 2 dimensions) sur les abondances a permis d'identifier six communautés et de les relier aux écosystèmes de référence. Parmi les variables environnementales étudiées, l'effet site suivi de l'âge des successions, de la texture et de la pente du sol expliquent au mieux les variations de composition floristique. Une communauté s'apparente aux prairies de fauche et d'autres sont proches des prairies de fauche et des pelouses mésophiles. La recolonisation spontanée des remblais de terres limoneuses de découvertures en carrières calcaires révèle ainsi un réel potentiel pour la conservation d'habitats d'intérêt biologique.

**Mots-clés :** recolonisation spontanée, restauration passive, prairie de fauche, terre de découverte, pelouse calcaire, Life in Quarries

# Introduction contextuelle à l'article scientifique

## Table des matières

<b>1</b>	<b>Contexte et Concepts</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>Écosystèmes de Référence</b>	<b>10</b>
<b>3</b>	<b>Le projet Life in Quarries</b>	<b>10</b>
<b>4</b>	<b>Cadre de l'Étude et Objectifs</b>	<b>13</b>
	<b>Bibliographie</b>	<b>14</b>
<b>5</b>	<b>Annexes</b>	<b>18</b>
5.1	Annexe 1 : objectifs de restauration selon le SER . . . . .	18

## Avant-propos

Ce préambule à l'article scientifique "Spontaneous successions on silty spoil heaps in limestone quarries : Implication for grasslands diversity restoration" vise à expliciter le contexte et les concepts principaux qui interviendront dans notre étude, mais également de poser le cadre et les objectifs de ce travail de fin d'études.

Tous les relevés phyto-sociologiques et environnementaux ont été encodés sur le site de l'OFFH (acronyme pour l'"Observatoire de la Faune, de la Flore et des Habitats") afin de contribuer à la base de données d'observation floristique en Wallonie.

# 1 Contexte et Concepts

La perte de la biodiversité a été largement étudiée (Ehrlich and Ehrlich, 1981; Wilson et al., 1988; Ehrlich et al., 1991), c'est une des composantes principales des changements environnementaux globaux actuels (Isbell et al., 2013; Hooper et al., 2012; Cardinale et al., 2012). Cette diminution de biodiversité est régulièrement liée à plusieurs facteurs majeurs : le changement d'occupation du sol, la surexploitation des écosystèmes, les espèces exotiques envahissantes, la pollution et le changement climatique (Cardillo et al., 2004, 2005; Brook et al., 2008; Leader-Williams et al., 2011). Notre étude se concentre sur les écosystèmes tempérés prairiaux et de pelouses d'intérêt biologique. Dans le contexte industrialisé ouest européen, leur disparition est principalement liée aux changements d'occupation du sol, impliquant la fragmentation des habitats, suivi par l'augmentation de CO<sub>2</sub> atmosphérique et l'eutrophisation (Chapin et al., 2001). Toutefois, les changements d'occupation du sol peuvent offrir des opportunités inattendues pour la conservation de la biodiversité. En effet, de nombreuses études affirment que les zones industrielles abandonnées peuvent s'apparenter à des refuges pour les habitats de grande valeur conservatoire, tel que les communautés végétales (Wheater and Cullen, 1997; Prach and Pyšek, 2001; Řehouňková et al., 2016, 2019). Celles-ci favorisent de multiples taxons comme les communautés de lépidoptères (Benes et al., 2003), de scarabées (Brändle et al., 2000), d'abeilles, de guêpes, d'orthoptères (Řehouňková et al., 2016), d'araignées (Bell et al., 2001) ou encore d'oiseaux (Bejček et al., 1980).

Conscientes de cette situation, certaines organisations cherchent à promouvoir la biodiversité à travers l'écologie de la restauration. La restauration écologique est définie comme le processus d'aide au rétablissement d'un écosystème endommagé, dégradé ou détruit (for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group et al., 2004). Le projet "Life in Quarries" (LIFE14 NAT/BE/000364, <http://www.lifeinquarries.eu/>), coordonné par la FEDIEX (la Fédération Belge de l'Industrie Extractive), vise à l'amélioration de la diversité biologique dans les carrières en tenant en compte la biodiversité durant la phase extractive et ce, afin de développer la capacité d'accueil des sites pour les habitats et espèces. Effectivement, le secteur carrier a le potentiel d'accueillir des communautés de grande valeur grâce aux importantes surfaces qu'il exploite (Usher, 1979; Jefferson, 1984). De plus, les carrières révèlent des conditions devenues rares dans les paysages dominés par l'intensification des activités humaines : des surfaces périodiquement perturbées, avec des successions pionnières et hétérogènes, accompagnées de conditions abiotiques extrêmes et d'une productivité minimale (Schulz and Wiegleb, 2000; Novák and Prach, 2003). Enfin, les carrières calcaires semblent constituer un atout majeur pour la conservation des pelouses calcaires, lesquelles comptent parmi les habitats les plus riches mais les plus menacés d'Europe (Jefferson, 1984; WallisDeVries et al., 2002; Pitz, 2018).

Un écosystème dégradé, s'il est restauré et ne décline pas, peut suivre différentes trajectoires écologiques (Figure 1). En effet, la restauration, la réhabilitation ou la réallocation (ou réaffectation) représentent différentes trajectoires possibles. La "**restauration**" (voir Figure 1, "Restoration") est le terme utilisé lorsque l'écosystème est revenu à un état initial, précédemment désigné comme naturel (annexes 5.1 : critères de réussite). La "**réhabilitation**" (voir Figure 1, "Rehabilitation") fait référence à la restauration d'une partie des fonctions écologiques clés, et non à l'ensemble de celles-ci. Dans ce cas, l'écosystème n'aura rétabli qu'une partie de ses fonctions initiales. La "**réallocation**" (voir Figure 1, "Reclamation") oriente l'écosystème vers un nouvel état doté d'une biodiversité différente et de fonctions sans rapport avec l'écosystème original. Enfin, sans actions anthropiques, il est possible qu'un écosystème dégradé mais résilient puisse revenir partiellement ou complètement à son état initial par une **succession spontanée** (voir Figure 1, « Natural resilience ») (Hobbs and Norton, 1996; Clewell and Aronson, 2013; Dutoit et al., 2014; McDonald et al., 2016).

Différentes contraintes peuvent limiter le succès d'une restauration (voir Figure 1, "Failure"). On distingue les filtres à la dispersion, les filtres abiotiques et biotiques (voir Belyea and Lancaster, 1999; Lake et al., 2007; Cristofoli and Mahy, 2010). Les **filtres à la dispersion** sont des barrières qui freinent l'arrivée, l'établissement et la recolonisation des espèces sur un site. Ils régulent la fréquence et l'abondance des propagules. On peut citer l'absence de banque de graines ou la fragmentation des habitats. Les **filtres abiotiques** sont générés par l'environnement physique et les conditions du lieu. Ils contraignent la composition et le développement des espèces. Par exemple : la texture du sol, l'exposition ou encore le régime hydrique. Enfin, les **filtres biotiques** sont des interactions entre espèces au niveau du site, qui influencent leur probabilité d'établissement et de survie. À titre d'exemple, on peut citer les invasions d'espèces exotiques sur un site empêchant la recolonisation par d'autres espèces, la compétition liée aux herbivores ou les agents pathogènes.

Ces filtres peuvent être manipulés. La barrière à la dispersion peut être levée par des transferts directs d'individus (Guilmin, 2019), des transferts indirects (par exemple : ajout d'une couche de sol supérieur contenant une banque de graines (Bulot et al., 2017), transferts de foin (Coiffait-Gombault et al., 2011)). Dans ces interventions, des recommandations sont à observer afin de limiter la modification du pool génétique local et les zones d'origine d'où proviennent les graines ou individus (Kirmer et al., 2008; Goret and Janssens, 2014). Pour



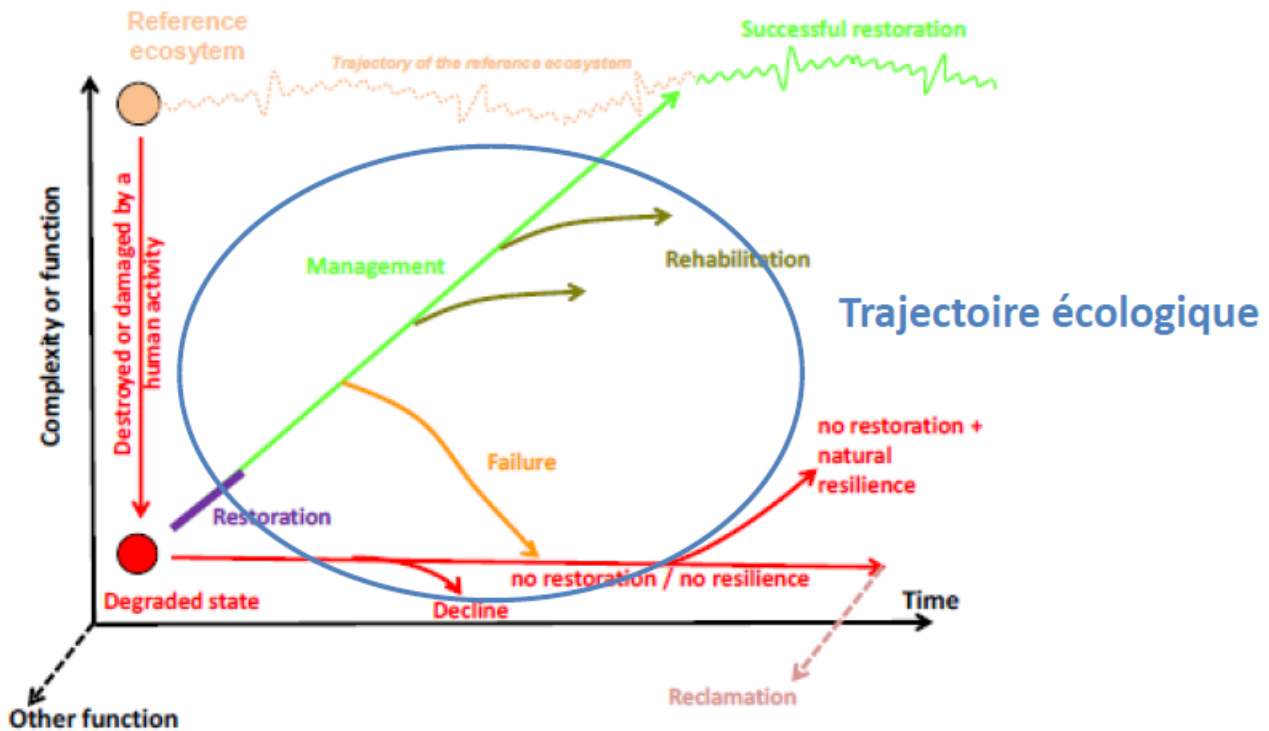


FIGURE 1 – Courbe des trajectoires écologiques d'un écosystème dégradé à travers le temps et ses différents états écologiques fonctionnels (Hobbs and Norton, 1996; Clewell and Aronson, 2013; Dutoit et al., 2014; McDonald et al., 2016)

lutter contre les filtres abiotiques, la couche supérieure de sols eutrophisés ou pollués peut être exportée (Hölzel and Otte, 2003). Il peut être nécessaire de planter des espèces métalphytes pour réaliser une phyto-extraction des métaux du sol (Epelde et al., 2009). Pour manipuler les filtres biotiques, on peut favoriser des **espèces-ingénieurs** (ou "keystone species" (Mills et al., 1993)) qui exercent sur leur milieu une influence considérable par rapport à la taille de la population (Western, 1989), ou des **espèces "nurses"**, qui par leur présence, facilitent le développement d'autres espèces (Padilla and Pugnaire, 2006).

En général, les techniques de **restauration active** consistent à recouvrir les sites d'une couche arable fertile, à semer des mélanges d'herbacées, à planter des arbres ou des arbustes. À l'inverse, les restaurations actives de pelouses et de milieux ouverts passent régulièrement par un étrépage (retrait des couches superficielles de sol notamment pour l'appauvrir). Les successions spontanées se rangent quant à elles dans la catégorie des **restaurations passives** (régénération naturelle et restauration non-assistée) (Zahawi et al., 2014; Palmer et al., 2016). Elles ne nécessitent pas de semis ou de plantation. Par contre, la gestion des espèces envahissantes peut s'avérer essentielle (Tischew and Kirmer, 2007; Prach and Hobbs, 2008). On peut légitimement se poser la question du rôle que doit jouer l'Homme dans ces restaurations écologiques (Larrère, 2014) : les restaurations peuvent être artificielles mais les habitats restaurés sont parfois eux-mêmes des habitats semi-naturels qui, par définition, sont issus d'une co-production historique de l'Homme et de la nature, par exemple : les prairies de fauche et pelouses calcaires (Bensettiti et al., 2005). Mais on distingue tout de même des restaurations lourdes, les modes de gestion légers tels que la fauche et le pâturage. La restauration passive apporte un avantage éthique : la question du rôle de l'Homme y est minime car la plupart des actions, proviennent de la nature elle-même et de sa résilience. L'hypothèse de "diversité-stabilité" (McNaughton, 1977) suppose que la résilience naturelle d'un écosystème soit reliée à sa diversité en espèce. Hypothèse vérifiée, par exemple, pour les écosystèmes de pelouses (Tilman and Downing, 1994). Lorsqu'on s'appuie sur la restauration passive, c'est la résilience de l'écosystème qui lève les filtres à la dispersion, biotiques et abiotiques évoqués plus haut. Il a été observé que les pelouses issues de successions spontanées se régénèrent d'autant mieux qu'elles se trouvent, non-loin, d'espèces fournissant les graines (Ruprecht, 2006; Lencová and Prach, 2011; Johanidesová et al., 2015). Cette résilience inter-parcelles souligne l'importance de restaurer des milieux diversifiés qui pourraient, à terme, permettre eux-mêmes d'en restaurer d'autres. De là aussi tout l'intérêt de comprendre la valeur conservatoire de ces successions.

On peut alors se demander vers quoi tendent les écosystèmes restaurés spontanément ? Les zones post-

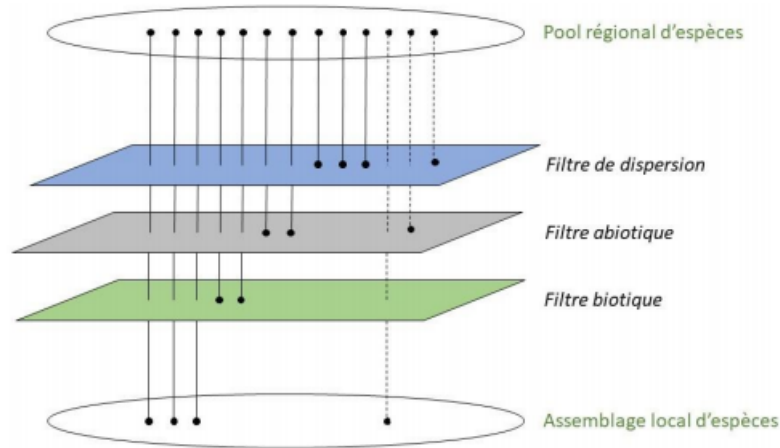


FIGURE 2 – Schéma de la théorie des filtres (Pitz, 2018) adapté de (Lake et al., 2007)

exploitations dans les carrières offrent des possibilités qui, grâce à la restauration écologique, peuvent mener à des **habitats (semi-)naturels** ou à des **écosystèmes analogues**. Par exemple, l'ensemencement artificiel dans les carrières désaffectées constitue un moyen efficace de restaurer les habitats semi-naturels des pelouses sèches (voir par exemple Novák and Prach, 2010; Kirmer et al., 2012). Des écosystèmes analogues peuvent se développer sur des sites carriers fortement dégradés après exploitation (Richardson et al., 2010). Ils se définissent comme des écosystèmes pouvant soutenir une biodiversité propre, différente des milieux naturels mais abritant des structures ou fonctions écologiques similaires (Lundholm and Richardson, 2010). Les "**novel ecosystems**" (ou "écosystèmes émergents") se caractérisent par des abondances relatives, des structures et des compositions d'espèces jamais observées auparavant (Hobbs et al., 2006). Ils résultent soit de la dégradation et de l'invasion d'écosystèmes naturels ou semi-naturels, soit de l'abandon de systèmes gérés de manière intensive (Hobbs et al., 2006). Nous en savons peu sur la résilience, les trajectoires écologiques, les avantages et les coûts de ces écosystèmes pour la société (Milton, 2003). Moyennant gestion, les "novel ecosystems" pourraient tendre vers des écosystèmes analogues et ainsi permettre de rendre leurs services écosystémiques (Lundholm and Richardson, 2010).

Les recolonisations spontanées ont parfois l'aspect de friches non-entretenu, ce qui peut entraîner comme conséquence leur perception négative par le public. Ces lieux suscitent alors aussi l'incompréhension, des éleveurs mal informés qui y font paître leur bétail et impactent ce qui avait été recolonisé (Zahawi et al., 2014). L'ajout de clôtures et la sensibilisation des acteurs locaux entraînent alors un coût non prévu au départ pour ces solutions pourtant peu onéreuses. Un autre désavantage est le temps d'attente lié à la restauration passive de certains écosystèmes, là où la restauration active peut permettre d'accélérer la réalisation d'objectifs pré-fixés. D'ailleurs dans ces cas-là, à l'échelle du temps, la restauration passive peut s'apparenter à un échec (Zahawi et al., 2014). Compte-tenu de la menace pesant sur les habitats ouverts semi-naturels dans de nombreuses régions, les mesures actives de restauration des sites après l'exploitation minière pourraient se limiter à maintenir les premiers stades de la succession, plutôt que d'accélérer la succession (Tropek et al., 2010).

Cependant, l'avantage de l'utilisation de la recolonisation spontanée reste principalement le moindre coût généré par les opérations en comparaison des restaurations conventionnelles. De plus, sans semis, les espèces ayant des génomes adaptés proviennent théoriquement d'un pool génétique local (Kirmer et al., 2008). De nombreuses études ont démontré l'intérêt de la recolonisation spontanée dans le cadre de la restauration écologique et du maintien des espèces. Les pelouses pionnières des carrières calcaires abandonnées, réapparues spontanément peuvent tendre vers des communautés semi-naturelles de pelouses calcaires et de prairies maigres de fauche (Pitz et al., 2018). Tropek et al. (2010) observent également que les sites restaurés par une recolonisation spontanée, après exploitation de carrières, développent une richesse spécifique comparable aux sites restaurés techniquement. Ces zones spontanément recolonisées peuvent abriter des espèces plus rares. Ceci est lié à l'effet négatif de l'ajout d'une couche de sol supérieure sur les micro-habitats fournis par la litière, l'herbe et la mousse lors de restaurations actives (Tropek et al., 2010). Le choix des méthodes de restauration post-exploitation affecte ainsi considérablement la capacité des différentes espèces à réinvestir le site et par conséquent, le potentiel conservatoire de l'habitat (Ursic et al., 1997; Prach and Pyšek, 2001; Hodačová and Prach, 2003).

## 2 Écosystèmes de Référence

Dans le cadre de la directive "Habitats" (92/43/CEE), les États membres de l'Union Européenne ont l'obligation d'atteindre un état de conservation favorable des biotopes et des espèces sur l'ensemble des régions biogéographiques. Son article 17 prévoit des rapports de ces états de conservation mis à jour tous les six ans. En Belgique, le premier rapport initié en 2007 jusqu'au dernier en cours depuis 2018, informent de la situation des habitats naturels à préserver. Pour la région biogéographique continentale (zone située en Wallonie, au sud du sillon Sambre et Meuse), les prairies de fauche (code habitat du réseau Natura 2000 : 6510) et les pelouses calcaires mésophiles et xérophiles (6210) souffrent d'états de conservation défavorables (U2) (<https://www.eionet.europa.eu/article17/>; Service public de Wallonie, 2019).

Les carrières calcaires recolonisées naturellement pourraient s'apparenter à des habitats (semi-)naturels ou analogues des pelouses calcaires et prairies de fauche (Pitz et al., 2018; Guilmin, 2019). On connaît ainsi des **pelouses calcaires** apparues après exploitation des carrières du domaine atlantique wallon (nord du sillon Sambre et Meuse) alors qu'elles sont quasi-absentes du domaine en Belgique. Ces habitats historiquement liés au pastoralisme profitaient du rafraîchissement de couvert engendré par le pâturage d'ovins et de caprins. Ils se développent sur des substrats oligotrophes, secs et calcaires (pH basique). Les pelouses calcaires accueillent une grande diversité d'espèces d'orchidées. Les pelouses à orchidées sont désignées par la Commission européenne comme habitats prioritaires à conserver. Les phénomènes affectant ces habitats sont : la rareté des stations, leurs structures et fonctions médiocres dues à l'isolement et à la faible taille des populations d'espèces typiques, l'évolution de la végétation (jachères, boisements), la propagation d'espèces exotiques envahissantes et l'eutrophisation. La tendance est cependant jugée positive, plusieurs stations ayant été restaurées (<https://www.eionet.europa.eu/article17/>; Service public de Wallonie, 2019).

On désigne comme **prairies de fauche**, des prairies permanentes fauchées une ou deux fois l'an et/ou pâturées. Afin de maintenir un niveau trophique acceptable pour obtenir des rendements agricoles, ces habitats anthropiques recevaient autrefois des engrais organiques. Les graminées caractéristiques de prairies de fauche sont le fromental *Arrhenatherum elatius* et l'avoine dorée *Trisetum flavescens*. On y retrouve aussi la grande marguerite *Leucanthemum vulgare*, la crépide biennale *Crepis biennis* ou le salsifis des prés *Tragopogon pratensis*. Elles ont vu leurs surfaces existantes diminuer de plus de 25% dans le réseau Natura 2000 au sein de la région biogéographique continentale belge entre 2007 et 2013 (Dufrêne and Delescaille, 2007; Wibail et al., 2014). La tendance ne semble pas s'inverser d'après les premiers retours du dernier rapport (<https://www.eionet.europa.eu/article17/>; Service public de Wallonie, 2019). La principale perturbation affectant l'habitat est l'intensification de l'activité agricole : surpâturage, sursemis, mise en culture. L'invasion par les plantes ligneuses due à l'abandon des parcelles vient s'ajouter à cette liste (Service public de Wallonie, 2019). Les surfaces de ces habitats sont insuffisantes et entraînent donc un état de conservation défavorable. En 2014, le taux de dégradation ou de disparition des prairies avait dépassé le seuil de 1% par année sur la période d'investigation couverte par le rapport. Pour pallier ce problème, des projets LIFE (par exemple, "Life Herbages" en Lorraine, "Life Prairies bocagères" en Fagne-Famenne) ou PwDR (le Programme wallon de Développement Rural) visent à restaurer des prairies de fauche.

Les projets "Life (L'Instrument Financier pour l'Environnement) Nature et Biodiversité" viennent en soutien au réseau Natura 2000 et complètent le réseau écologique wallon (Figure 3, Life in Quarries). Ils mettent en application les directives "Oiseaux" (79/409/CEE remplacée en 2009 par la directive 2009/147/CE) et "Habitats" (92/43/CEE). Ils instaurent des projets visant à améliorer l'état de conservation d'espèces et de biotopes du réseau Natura 2000 en état de conservation défavorable insatisfaisant (U1) et défavorable mauvais (U2).

## 3 Le projet Life in Quarries

En 2009, on dénombrait 5000 anciennes carrières en Wallonie (Remacle, 2009). Sans aplanissement ou boisement, des espèces végétales pionnières de milieux ouverts recolonisent spontanément ces lieux. La succession spontanée passe ensuite par des milieux de pelouses et de prairies, puis atteignent un embroussaillage, enfin un état forestier de valeur conservatoire moindre (Milberg, 1995; Tropek et al., 2010). On reconnaît ainsi l'intérêt de gérer et aménager ces espaces pour la biodiversité dans les carrières en activité, les perturbations fréquentes bénéficiant à de nombreuses espèces dépendantes de cette dynamique particulière (Prach et al., 2013) (Figure 4). En effet, l'extraction des matériaux et le passage d'engins lourds, reconduit régulièrement la succession écologique à ses stades pionniers. Les bassins de décantation, remblais de terres de découverte, falaises meubles des sablières, anciens fossés comblés d'eau douce sont autant d'éléments pionniers spécifiques à l'extraction.

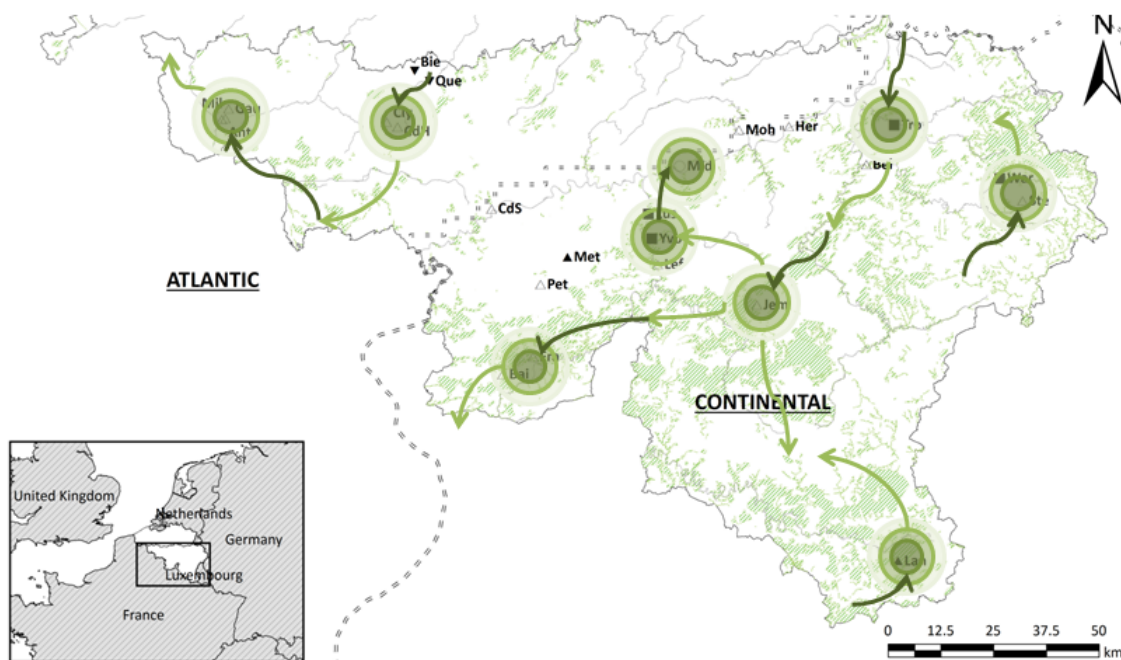


FIGURE 3 – Le projet "Life in Quarries" supportant le réseau écologique wallon

Les directives européennes "Oiseaux" (directive 79/409/CEE remplacée par la directive 2009/147/CE) et "Habitats" (Directive 92/43/CEE) protègent intégralement certaines espèces et habitats menacés. Les carrières abritant une biodiversité d'intérêt, des actions extractives ont parfois dû être stoppées suite à la découverte d'espèces protégées. Depuis 2003, le réaménagement des sites en fin d'exploitation doit préserver des zones ouvertes afin de favoriser les espèces des milieux pionniers et de pelouses (Arrêté du Gouvernement wallon de 2003 portant sur les conditions sectorielles relatives aux carrières et à leurs dépendances). Historiquement en Belgique, les carrières devaient reboiser ces zones (Loi wallonne de 1911 sur la conservation de la beauté des paysages) entraînant une diminution du potentiel écologique lié aux milieux ouverts (Milberg, 1995; Prach and Hobbs, 2008; Tropek et al., 2010). Afin de promouvoir la co-existence de leurs activités et la préservation des espèces d'intérêt, la Fédération de l'Industrie Extractive s'est récemment portée coordinatrice du projet "Life in Quarries" (LIFE14 NAT/BE/000364, <http://www.lifeinquarries.eu/>) qui a pour but de promouvoir la biodiversité dans les carrières par le biais de la restauration écologique.

Le projet est actif depuis 2015 et en janvier 2020, un total de 27 carrières participent au projet. Une première phase s'étalant de 2015 à 2018 a d'abord testé et mis en œuvre des pratiques de gestion dynamique de la biodiversité avec 14 carrières. La seconde, de 2018 à 2020, permet de valider et d'étendre la mise en application de ces pratiques au reste du réseau. Enfin, une fois validés, ces apprentissages doivent être transmis et mis en œuvre à l'étranger dans un minimum de six carrières européennes (Life in Quarries, 2019c).

Différents acteurs participent au projet. La Région wallonne y est représentée par la Direction Générale Agriculture, Ressources Naturelles et Environnement (DGRNE) et le Département de la Nature et des Forêts (DNF) dans leur fonction d'amélioration de l'environnement et de la biodiversité. Les sociétés carrières qui collaborent (fédérées par la FEDIEX) participent activement à l'implémentation d'actions de conservation et de restauration au sein de leur site. L'unité Biodiversité et Paysage de Gembloux Agro-Bio Tech (ULiège) fournit un appui scientifique en combinant recherches et développement d'application tout en sensibilisant le public à la gestion de la biodiversité. L'ASBL de protection de la nature Natagora étudie et recense les espèces, acquiert et érige des réserves naturelles et restaure des milieux rares. Enfin, le Parc Naturel des Plaines de l'Escaut (PNPE) préserve et restaure son patrimoine naturel et paysager (Life in Quarries, 2019b).

La Commission européenne soutient les projets de restauration écologique via son programme LIFE, le projet Life in Quarries est co-financé par la Commission européenne à hauteur de 56%. Le secteur carrière participe à hauteur de 21%, la Région wallonne à hauteur de 20% et les autres partenaires à hauteur de 3%. Pour un total



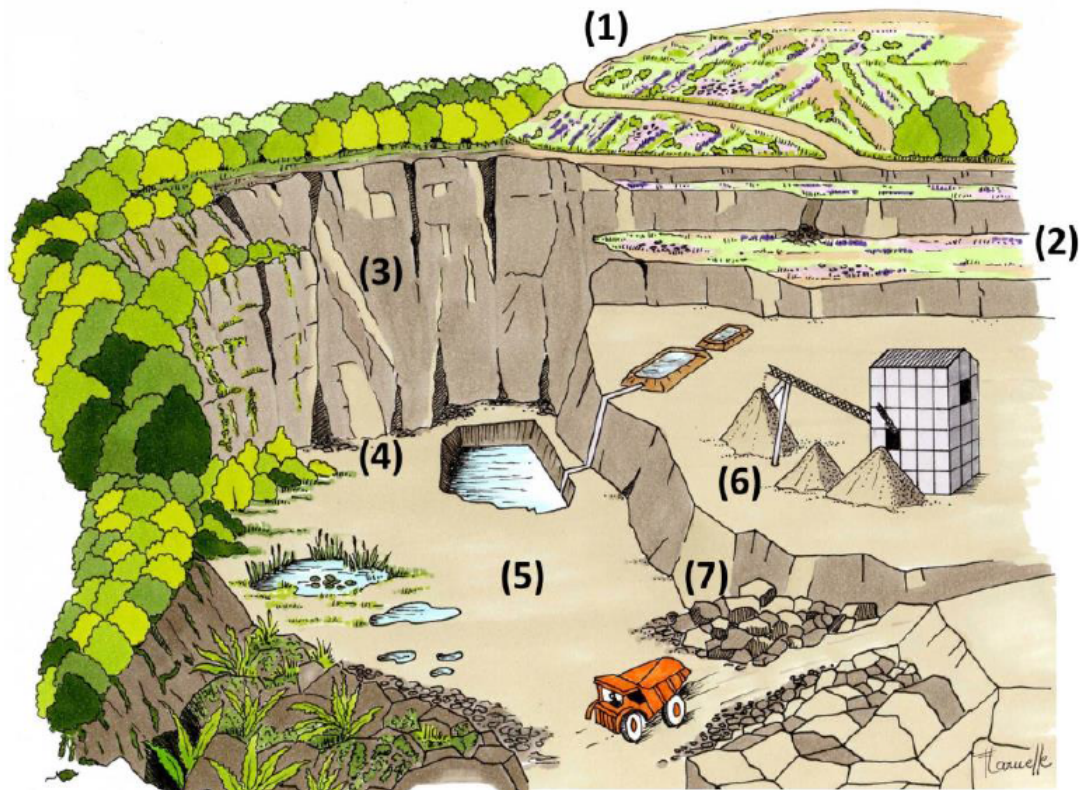


FIGURE 4 – Diversité d’habitats constitués au cours des activités extractives issue de Fedieux, Service public de Wallonie, Pierres et Marbres, 2015 : (1) terre de découverte issue du raclage de la couche de terre arable, non-utilisée, au-dessus du gisement ; (2) gradins successifs (terrasses), issus de l’exploitation du gisement en palier, par tir de mine ; (3) falaises rocheuses obtenues à la fin de l’exploitation des gradins ; (4) éboulis rocheux ; (5) fond de fosse rocheux ; (6) stocks de matériaux produits ; (7) remblais de stériles (terres dites stériles, non commercialisables incluses dans le gisement). Ces différents habitats temporaires ou permanents peuvent être plus ou moins naturellement recolonisés par la végétation

de 5 millions d’euros (Life in Quarries, 2019c).

La gestion dynamique de la biodiversité adoptée par le projet va de pair avec la notion d’habitat temporaire. Cette gestion se caractérise par un réseau d’habitats mobiles dans le temps et dans l’espace, dont la structure dépend de l’activité extractive, assurant une disponibilité constante de milieux propices au développement d’une biodiversité inféodée à ces milieux éphémères. Cela permet de mettre en œuvre des actions de conservation innovante pendant l’exploitation des roches. Cette exploitation produit elle-même certains habitats (Life in Quarries, 2019a). La gestion dynamique profite ainsi à plusieurs espèces-cibles devenues rares et protégées en Wallonie comme l’hirondelle de rivage (*Riparia riparia*), le petit gravelot (*Charadrius dubius*), le lézards des souches (*Lacerta agilis*) et le lézard des murailles (*Podarcis muralis*), le crapaud accoucheur (*Alytes obstetricans*), le crapaud calamite (*Epidalea calamita*) ou encore aux algues de milieux pauvres comme les characées (Remacle, 2005; Séleck et al., 2019).

Parmi les habitats temporaires du projet on compte des mares pionnières accueillant le crapaud calamite et accoucheur. L’objectif du projet est d’établir 120 mares temporaires au sein du réseau de sites permettant aux espèces d’accomplir leur cycle de vie. Les pelouses pionnières, sur substrat sec ou associées aux mares pionnières, abritent une diversité d’insectes et de plantes annuelles ainsi que l’alouette lulu (*Lullula arborea*) et le petit gravelot qui s’y reproduisent. La stabilisation des berges de cours d’eau ayant raréfié l’habitat naturel de l’hirondelle de rivage, l’espèce jouit des rafraîchissements annuels de sédiments meubles de falaises dans les carrières. Parmi ces mesures temporaires, on observe aussi l’installation d’abris pour les reptiles, les amphibiens et les insectes (Life in Quarries, 2019a).

Sur des zones en fin d’activité, les milieux sont réhabilités *via* des mesures permanentes. Ces actions visent à développer des milieux d’intérêt accueillant des habitats d’espèces rares, en dehors des réserves naturelles

et du réseau Natura 2000. Les carrières participent ainsi activement au réseau écologique wallon, en servant de zones de liaison entre réserves naturelles, sites Natura 2000 et autres sites d'intérêt biologique. On observe parmi ces initiatives : des plans d'eau permanents où vit le triton crêté (*Triturus cristatus*) ; la mise en place de plateformes flottantes pour la nidification des oiseaux d'eau ; la sécurisation de galeries à chauves-souris ; ou encore la restauration et la gestion de prairies de fauche (Life in Quarries, 2019a). Ces dernières au contraire ont été restaurées sur des substrats constitués de boues de bassins de décantation, de déchets calcaires et de remblais pierreux. Les remblais semblent adaptés à la création de prairies de fauche lorsque le semis est principalement composé de *Poaceae* (Guilmin, 2019). Les auteurs du projet se sont également intéressés à la valeur conservatoire de la recolonisation spontanée des pelouses et prairies. Les prairies pionnières des carrières de calcaire abandonnées peuvent évoluer spontanément vers des communautés semi-naturelles de pelouses calcaires et de prairies de fauche riches en biodiversité (Pitz et al., 2018). De grandes superficies de remblais de terres limoneuses de découvertures sont également recolonisées spontanément. Ces successions spontanées présentent-elles aussi un intérêt intrinsèque ?

## 4 Cadre de l'Étude et Objectifs

Notre étude entend évaluer la valeur conservatoire des recolonisations spontanées en carrière. Elle explore le sud du sillon Sambre et Meuse, dans la région biogéographique continentale. L'étude de la recolonisation spontanée de remblais de terres de découvertures limoneuses (section 3 Figure 4 (1)) par des végétaux se base sur les observations effectuées dans sept carrières calcaires (roche mère calcaire ou dolimitique). Les parcelles recensées sont laissées à la succession spontanée (section 1 Figure 1). Ces écosystèmes dégradés récemment régénérés peuvent potentiellement évoluer vers trois types d'écosystèmes : des "novel ecosystems", écosystèmes analogues ou encore écosystèmes (semi-)naturels.

L'objectif de cet article est d'identifier, au sein du contexte continental de la Wallonie, dans les successions spontanées qui réinvestissent les remblais de terres limoneuses des carrières calcaires :

- (1) les variables expliquant la composition floristique des communautés ;
- (2) la diversité des communautés herbacées qui composent les successions spontanées et leurs principales caractéristiques ;
- (3) le lien entre les communautés spontanées et les écosystèmes de référence (prairies de fauche et pelouses calcaires méso- et xérophiles).

## Bibliographie

- Bejcek, V. et al. (1980). Primary succession and species diversity of avian communities on spoil banks after surface mining of lignite in the most basin (north-western bohemia). *Folia Zoologica*, 29(1) :67–77.
- Bell, J. R., Wheeler, C. P., and Cullen, W. R. (2001). The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities : a review. *Journal of zoology*, 255(3) :377–387.
- Belyea, L. R. and Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86(3) :402–416.
- Benes, J., Konvicka, M., Vrabec, V., and Zamecnik, J. (2003). Do the sibling species of small whites, leptidea sinapis and l. reali (lepidoptera, pieridae) differ in habitat preferences? *Biologia Bratislava*, 58(5) :943–952.
- Bensettiti, F., Boulet, V., Chavaudret-Laborie, C., and Deniaud, J. (2005). Cahiers d’habitats natura 2000. connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire. tome 4-habitats agropastoraux. *La documentation Française*, 2 :227–229.
- Brändle, M., Durka, W., and Altmöös, M. (2000). Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in central germany. *Biodiversity & Conservation*, 9(9) :1297–1311.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., and Bradshaw, C. J. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in ecology & evolution*, 23(8) :453–460.
- Bulot, A., Potard, K., Bureau, F., Bérard, A., and Dutoit, T. (2017). Ecological restoration by soil transfer : impacts on restored soil profiles and topsoil functions. *Restoration ecology*, 25(3) :354–366.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O. R., Sechrest, W., Orme, C. D. L., and Purvis, A. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738) :1239–1241.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J. L., Bielby, J., and Mace, G. M. (2004). Human population density and extinction risk in the world’s carnivores. *PLoS biology*, 2(7) :e197.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., et al. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401) :59.
- Chapin, F. S., Sala, O. E., Huber-Sannwald, E., and Iii, F. (2001). *Global biodiversity in a changing environment : scenarios for the 21st century*, volume 152. Springer Science & Business Media.
- Clewell, A. F. and Aronson, J. (2013). *Ecological restoration : principles, values, and structure of an emerging profession*. Island Press.
- Coiffait-Gombault, C., Buisson, E., and Dutoit, T. (2011). Hay transfer promotes establishment of mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction. *Restoration Ecology*, 19(201) :214–222.
- Cristofoli, S. and Mahy, G. (2010). Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 14(1) :203–211.
- Dufrène, M. and Delescaille, L.-M. (2007). Synthèse du rapportage sur les critères d’état de conservation (régions biogéographiques) des habitats natura 2000 pour la période 2001-2007. Technical report, SPW/DGRNE/CRNFB.
- Dutoit, T., Buisson, E., and Mesléard, F. (2014). *L’écologie de la restauration a 80 ans ! Espoirs et limites d’une discipline scientifique controversée*.
- Ehrlich, P. and Ehrlich, A. (1981). Extinction : the causes and consequences of the disappearance of species. page 305.
- Ehrlich, P. R. et al. (1991). Biodiversity studies : science and policy. *Science*, 253(5021) :758–762.
- Epelde, L., Mijangos, I., Becerril, J. M., and Garbisu, C. (2009). Soil microbial community as bioindicator of the recovery of soil functioning derived from metal phytoextraction with sorghum. *Soil Biology and biochemistry*, 41(9) :1788–1794.
- Fediex, Service public de Wallonie, Pierres et Marbres (2015). Carrières et biodiversité.

- for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, S. et al. (2004). The ser international primer on ecological restoration.
- Goret, T. and Janssens, X. (2014). Lignes directrices pour la restauration de prairies et pelouses. *LIFE-Nature «Prairies bocagères» et «Herbages»*.
- Guilmin, E. (2019). Etude des stades initiaux des trajectoires écologiques de création de prairies de fauche de l'arrhenatherion elatioris dans le cadre du projet life in quarries. unpublished.
- Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., et al. (2006). Novel ecosystems : theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global ecology and biogeography*, 15(1) :1-7.
- Hobbs, R. J. and Norton, D. A. (1996). Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology*, 4(2) :93-110.
- Hodačová, D. and Prach, K. (2003). Spoil heaps from brown coal mining : technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration Ecology*, 11(3) :385-391.
- Hölzel, N. and Otte, A. (2003). Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science*, 6(2) :131-140.
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez, A., Duffy, J. E., Gamfeldt, L., and O'Connor, M. I. (2012). A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486(7401) :105.
- Isbell, F., Reich, P. B., Tilman, D., Hobbie, S. E., Polasky, S., and Binder, S. (2013). Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(29) :11911-11916.
- Jefferson, R. G. (1984). Quarries and wildlife conservation in the yorkshire wolds, england. *Biological Conservation*, 29(4) :363-380.
- Johanidesová, E., Fajmon, K., Jongepierová, I., and Prach, K. (2015). Spontaneous colonization of restored dry grasslands by target species : restoration proceeds beyond sowing regional seed mixtures. *Grass and forage science*, 70(4) :631-638.
- Kirmer, A., Baasch, A., and Tischew, S. (2012). Sowing of low and high diversity seed mixtures in ecological restoration of surface mined-land. *Applied Vegetation Science*, 15(2) :198-207.
- Kirmer, A., Tischew, S., Ozinga, W. A., Von Lampe, M., Baasch, A., and Van Groenendael, J. M. (2008). Importance of regional species pools and functional traits in colonization processes : predicting re-colonization after large-scale destruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 45(5) :1523-1530.
- Lake, P. S., Bond, N., and Reich, P. (2007). Linking ecological theory with stream restoration. *Freshwater biology*, 52(4) :597-615.
- Larrère, R. (2014). Questions éthiques à propos de la restauration écologique. *Rey F., Gosselin F., Doré A.(coordinateurs) Ingénierie écologique : des actions par et/ou pour le vivant*, pages 43-50.
- Leader-Williams, N., Adams, W. M., and Smith, R. J. (2011). *Trade-offs in conservation : deciding what to save*, volume 8. John Wiley & Sons.
- Lencová, K. and Prach, K. (2011). Restoration of hay meadows on ex-arable land : commercial seed mixtures vs. spontaneous succession. *Grass and Forage Science*, 66(2) :265-271.
- Life in Quarries (2019a). Actions. En ligne, [http://www.lifeinquarries.eu/actions/#\\_biodiversite](http://www.lifeinquarries.eu/actions/#_biodiversite), visité le 2019-12-15.
- Life in Quarries (2019b). Partenaires. En ligne, [http://www.lifeinquarries.eu/collaboration/#\\_partenaires](http://www.lifeinquarries.eu/collaboration/#_partenaires), visité le 2019-12-15.
- Life in Quarries (2019c). Phasage. En ligne, <http://www.lifeinquarries.eu/projet/#phasage>, visité le 2019-12-15.



- Lundholm, J. T. and Richardson, P. J. (2010). Mini-review : Habitat analogues for reconciliation ecology in urban and industrial environments. *Journal of Applied Ecology*, 47(5) :966–975.
- McDonald, T., Gann, G., Jonson, J., and Dixon, K. (2016). International standards for the practice of ecological restoration—including principles and key concepts.(society for ecological restoration : Washington, dc, usa.). *Soil-Tec, Inc.,© Marcel Huijser, Bethanie Walder*.
- McNaughton, S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities : a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979) :515–525.
- Milberg, P. (1995). Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, pages 3–13.
- Mills, L. S., Soulé, M. E., and Doak, D. F. (1993). The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, 43(4) :219–224.
- Milton, S. J. (2003). 'emerging ecosystems'-a washing-stone for ecologists, economists and sociologists ?
- Novák, J. and Prach, K. (2003). Vegetation succession in basalt quarries : pattern on a landscape scale. *Applied vegetation science*, 6(2) :111–116.
- Novák, J. and Prach, K. (2010). Artificial sowing of endangered dry grassland species into disused basalt quarries. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(3) :179–183.
- Padilla, F. M. and Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4) :196–202.
- Palmer, M. A., Zedler, J. B., and Falk, D. A. (2016). Ecological theory and restoration ecology. In *Foundations of restoration ecology*, pages 3–26. Springer.
- Pitz, C. (2018). Restauration écologique en carrière, habitats analogues et résistances aux invasions végétales (thèse de doctorat). Université de Liège, Liège, Belgique.
- Pitz, C., Piqueray, J., Monty, A., and Mahy, G. (2018). Naturally recruited herbaceous vegetation in abandoned belgian limestone quarries : towards habitats of conservation interest analogues ? *Folia geobotanica*, 53(2) :147–158.
- Prach, K. and Hobbs, R. J. (2008). Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16(3) :363–366.
- Prach, K., Lencová, K., Řehouňková, K., Dvořáková, H., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Novák, J., and Trnková, R. (2013). Spontaneous vegetation succession at different central european mining sites : a comparison across seres. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(11) :7680–7685.
- Prach, K. and Pyšek, P. (2001). Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats : experience from central europe. *Ecological Engineering*, 17(1) :55–62.
- Řehouňková, K., Čížek, L., Řehounek, J., Šebelíková, L., Tropek, R., Lencová, K., Bogusch, P., Marhoul, P., and Máca, J. (2016). Additional disturbances as a beneficial tool for restoration of post-mining sites : a multi-taxa approach. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(14) :13745–13753.
- Řehouňková, K., Vítovcová, K., and Prach, K. (2019). Threatened vascular plant species in spontaneously revegetated post-mining sites. *Restoration Ecology*.
- Remacle, A. (2005). L'inventaire des carrières de wallonie (belgique) : présentation générale et aspects entomologiques. *Notes fauniques de Gembloux*, 57(1) :73–79.
- Remacle, A. (2009). Contribution des anciennes carrières à la biodiversité wallonne. In *Convention "Les carrières en Région wallonne : inventaire et intérêt biologique"(C45). Rapport non publié, Service public de Wallonie, Direction générale opérationnelle de l'Agriculture, des Ressources naturelles et de l'Environnement, Direction de la Nature*.
- Richardson, P. J., Lundholm, J. T., and Larson, D. W. (2010). Natural analogues of degraded ecosystems enhance conservation and reconstruction in extreme environments. *Ecological Applications*, 20(3) :728–740.

- Ruprecht, E. (2006). Successfully recovered grassland : a promising example from romanian old-fields. *Restoration Ecology*, 14(3) :473–480.
- Schulz, F. and Wiegleb, G. (2000). Development options of natural habitats in a post-mining landscape. *Land Degradation & Development*, 11(2) :99–110.
- Service public de Wallonie (2019). Prioritised action framework (paf) for natura 2000 in wallonia (belgium) for the eu multiannual financing period 2014 - 2020. Technical report, SPW/DGO3/DNF/DNEV/Natura 2000 Unit.
- Séleck, M., Mathelart, C., Gauquie, B., Taymans, J., Sneessens, A., Calozet, M., and Mahy, G. (2019). Synthèse des inventaires biologiques des 24 carrières du life in quarries. Technical report, Life In Quarries.
- Tilman, D. and Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(6461) :363.
- Tischew, S. and Kirmer, A. (2007). Implementation of basic studies in the ecological restoration of surface-mined land. *Restoration Ecology*, 15(2) :321–325.
- Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., Banar, P., Tuf, I. H., Hejda, M., and Konvicka, M. (2010). Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, 47(1) :139–147.
- Ursic, K., Kenkel, N. C., Larson, D. W., et al. (1997). Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology*, 34(2) :289–303.
- Usher, M. (1979). Natural communities of plants and animals in disused quarries. *Journal of Environmental Management*.
- WallisDeVries, M. F., Poschlod, P., and Willems, J. H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern europe : integrating the requirements of flora and fauna.
- Western, D. (1989). The ecological role of elephants in africa.
- Wheater, C. P. and Cullen, W. R. (1997). The flora and invertebrate fauna of abandoned limestone quarries in derbyshire, united kingdom. *Restoration Ecology*, 5(1) :77–84.
- Wibail, L., Goffart, P., Smits, Q., Delescaille, L., Couvreur, J., Keulen, C., Delmarche, C., Gathoye, J., Manet, B., and Derochette, L. (2014). Évaluation de l'état de conservation des habitats et espèces natura 2000 en wallonie. résultats du rapportage article 17 au titre de la directive 92/43/cee pour la période 2007-2012. *SPW, DGARNE, DEMNA, Gembloux*.
- Wilson, E. O. et al. (1988). The current state of biological diversity. *Biodiversity*, 521(1) :3–18.
- Zahawi, R. A., Reid, J. L., and Holl, K. D. (2014). Hidden costs of passive restoration. *Restoration Ecology*, 22(3) :284–287.

## 5 Annexes

### 5.1 Annexe 1 : objectifs de restauration selon le SER

Objectifs à atteindre pour une restauration écologique réussie selon le SER International (for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group et al., 2004)

1. L'écosystème restauré contient un ensemble caractéristique d'espèces de l'écosystème de référence qui procure une structure communautaire appropriée.
2. L'écosystème restauré est constitué pour la plupart d'espèces indigènes. Dans les écosystèmes culturels restaurés, des concessions peuvent être faites pour des espèces exotiques domestiquées et pour des espèces rudérales et ségétales non invasives ayant vraisemblablement coévolué avec elles. Les rudérales sont des plantes qui colonisent les sites perturbés tandis que les ségétales poussent typiquement en association avec des cultures.
3. Tous les groupes fonctionnels nécessaires à l'évolution continue et/ou à la stabilité de l'écosystème restauré sont représentés ou, s'ils ne le sont pas, les groupes manquant ont la capacité à le coloniser naturellement.
4. L'environnement physique de l'écosystème restauré est capable de maintenir des populations reproductrices d'espèces nécessaires à sa stabilité ou à son évolution continue le long de la trajectoire désirée.
5. L'écosystème restauré fonctionne en apparence normalement lors de sa phase écologique de développement et les signes de dysfonctionnement sont absents.
6. L'écosystème restauré est intégré comme il convient dans une matrice écologique plus large ou un paysage, avec qui il interagit par des flux et des échanges biotiques et abiotiques.
7. Les menaces potentielles du paysage alentour sur la santé et l'intégrité de l'écosystème restauré ont été éliminées ou réduites autant que possible.
8. L'écosystème restauré est suffisamment résilient pour faire face à des événements normaux de stress périodiques de l'environnement local, ce qui sert à maintenir l'intégrité de l'écosystème.
9. L'écosystème restauré se maintient lui-même au même degré que son écosystème de référence et a la capacité à persister indéfiniment sous les conditions environnementales existantes. Cependant, les aspects de sa biodiversité, de sa structure et de son fonctionnement peuvent changer au cours de l'évolution normale d'un écosystème et peuvent fluctuer en réponse à des événements normaux de stress périodiques et à des perturbations occasionnelles de plus grande importance. Comme dans n'importe quel écosystème intact, la composition spécifique ainsi que les autres attributs d'un écosystème restauré peuvent évoluer si les conditions environnementales changent.

Master thesis  
Spontaneous successions on silty spoil heaps in limestone quarries:  
Implication for grasslands diversity restoration

Vladimir Joassin

January 2020

**Co-promoters:** Grégory Mahy and Maxime Séleck

# Contents

<b>1</b>	<b>Abstract</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>Introduction</b>	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Material and methods</b>	<b>4</b>
3.1	Site description . . . . .	4
3.2	Data collection . . . . .	5
3.3	Data analysis . . . . .	5
<b>4</b>	<b>Results</b>	<b>6</b>
4.1	Variables driving floristic diversity . . . . .	6
4.2	Diversity of community . . . . .	7
4.3	Reference ecosystems . . . . .	9
<b>5</b>	<b>Discussion</b>	<b>9</b>
<b>6</b>	<b>Acknowledgements</b>	<b>12</b>
	<b>Bibliography</b>	<b>13</b>
<b>7</b>	<b>Supplementary material</b>	<b>17</b>
7.1	Appendix 1: Main Characteristics of the seven quarry sites . . . . .	17
7.2	Appendix 2: Canonical Correspondence Analysis (CCA) . . . . .	17
7.3	Appendix 3: non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS) . . . . .	18
7.4	Appendix 4: non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS) With reference ecosystems . . . . .	20
7.5	Appendix 5: Soil Texture Diagram . . . . .	21
7.6	Appendix 6: Supplementary Tables . . . . .	22

## List of Figures

1	Location of the seven sampled quarries in continental southern Belgium (n = 170) and boundaries of biogeographical regions. Symbols : triangle - limestone, circle - dolomite sites . . . . .	5
2	non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) ordination diagrams . . . . .	10

## List of Tables

1	Variation explained by environmental factors . . . . .	7
2	Comparisons of mean environmental factors between grassland communities identified on the basis of K-mean clustering . . . . .	8

# 1 Abstract

While conservation valuable grasslands and meadows are among the most endangered protected habitats in temperate Europe, extractive activity offers unexpected opportunities to promote these ecosystems. Within quarries, ecological restoration actions attempt to restore these endangered ecosystems. Our study focused on the passive restoration of these habitats through spontaneous recolonization in limestone quarries in southern Belgium. Seventeen spontaneously recolonized silty spoil heaps were subjected to phytosociological inventories and analysis of environmental variables. We investigated, through phytosociological relevés and environmental variables analysis, (1) the environmental factors driving floristic composition of spontaneous successions; (2) the diversity of the communities and their main characteristics; and (3) the similarity between these spontaneous communities

**Keywords:** spontaneous recolonization, passive restoration, spoil heaps, hay meadow, calcareous grassland, Life in Quarries

---

# 2 Introduction

Grassland ecosystems disappearance has been closely linked to land use changes (Chapin et al., 2001). With a diversity of studies asserting the role that abandoned industrial areas can play as refuges for plant communities (Wheater and Cullen, 1997; Prach and Pyšek, 2001; Řehouňková et al., 2016, 2019), these changes have shown to offer unexpected opportunities for biodiversity. In post-industrial contexts, these habitats are important support for communities of butterflies (Benes et al., 2003), beetles (Brändle et al., 2000), bees, wasps, orthopterans (Řehouňková et al., 2016), spiders (Bell et al., 2001) or birds (Bejček et al., 1980).

Quarries are characterized by periodically disturbed surfaces with extreme abiotic conditions and low productivity, sheltering pioneer and heterogeneous habitats, conditions that have become rare in human dominated homogeneous landscapes (Schulz and Wiegand, 2000; Novák and Prach, 2003). Disused quarry sectors have the potential to host communities of great value linked to the large areas exploited (Usher, 1979; Jefferson, 1984).

Anthropogenic disturbances resulting from extractive activity are often subject to ecological rehabilitation (Neri and Sánchez, 2010). Through ecological restoration, post-quarrying areas can be directed towards analogue or natural habitats. While analogue ecosystems can emerge spontaneously on severely degraded post-quarried sites (Richardson et al., 2010), active restoration such as artificial sowing has proven an efficient way to restore dry grasslands of high con-

and reference ecosystems such as hay meadows and calcareous grasslands. A canonical correspondence analysis (CCA) of environmental variables identified the most contributive factors to the floristic variation. A multivariate analysis (two dimensional nMDS ordination) of vegetation abundances helped identify six communities and linking them to the reference ecosystems. Within studied environmental factors, site effect followed by the age of the successions, soil texture and slope best explained variations in floristic composition. One community contained hay meadows while other communities shared common features with hay meadows and mesophilous grasslands. The spontaneous recolonizations of silty spoil heaps in limestone quarries thus reveal a true potential for the conservation of habitats of concern.

servation value (Novák and Prach, 2010).

The choice of post-exploitation restoration methods (*e.g.* sowing, adding top-soil layer, spontaneous successions) considerably affects the ability of different species to colonize sites and, consequently, the conservation value of the resulting plant communities (Uřic et al., 1997; Prach and Pyšek, 2001; Hodačová and Prach, 2003). Technical rehabilitation often involves heavy machinery works to cover sites with fertile top-soil, sowing mixtures of grasses and sometimes planting trees or shrubs. On the other side, spontaneous succession can provide restoration at low costs, however over a longer time scale. In general, the efficiency of spontaneous recolonization to restore an ecosystem presents an optimum at the center of the productivity-stress gradient. It has thus been recommended to limit costly active restorations to the extremes of this gradient (Prach and Hobbs, 2008).

Prohibitive costs of invasive species management has been viewed as a limit to spontaneous restoration (Tischew and Kirmer, 2007; Prach and Hobbs, 2008). Nevertheless, it has been observed that impact of invasive species is less than expected in the case of spontaneous recolonization under certain conditions (Prach et al., 2013, 2019) and can decrease over time (Ruprecht, 2006). This has led authors to further limit the promotion of active restoration to cases where there is a danger of erosion or specific public demands (Tischew and Kirmer, 2007).

Considering the threat to semi-natural, frag-

mented habitats in industrialized landscapes, active site restoration measures should be limited to maintaining early stages of succession, rather than accelerating succession (Tropek et al., 2010). Spontaneously revegetated quarried areas have shown to present species richness comparable or higher to those actively reclaimed while hosting rarer species (Tropek et al., 2010; Šebelíková et al., 2019). In these spontaneous areas, because there is no sowing, local and adapted species gene pools are favored (Kirmer et al., 2008; Goret and Janssens, 2014).

Communities that reappear on abandoned industrial areas may form new species compositions. These assemblages, at the crossroads of different communities, can potentially drift towards novel ecosystems (Hobbs et al., 2006). Communities resulting from spontaneous recolonization can also evolve towards semi-natural habitats valued and endangered across Europe such as hay meadows (Lencová and Prach, 2011) or meso- and xerophilous grasslands (Ruprecht, 2006; Johanidesová et al., 2015; Pitz et al., 2018).

Restoration of limestone quarries could thereby constitute a major asset for the conservation of limestone grasslands, among the richest and most threatened habitats in Europe (Jefferson, 1984; WallisDeVries et al., 2002). While stony-calcareous grounds in abandoned limestone quarries can spontaneously tend towards semi-natural communities of hay meadows and mesophilous grasslands (Pitz et al., 2018), the potential for natural evolution of silty overburden material stored in embankments, backfilling and heaps, hereafter referred to as “silty spoil heaps”, to host plant communities analogous of semi-natural herbaceous habitats has been little studied (but see Hall, 1957; Russell and Roi, 1986).

In the Belgian continental biogeographical region (western temperate Europe), lowland hay meadows (Natura 2000 habitat code: 6510) and calcareous meso- and xerophilous grasslands (6210) present an unfavorable conservation status (U2) (<https://www.eionet.europa.eu/article17/>; Service public de Wallonie, 2019a). These are the results of the 2007, 2012 and 2018 reports relating to Article 17 of the Habitats Directive (92/43/EEC) on the state and characteristics of the habitats in the Natura 2000 network.

Lowland hay meadows consist in permanent grasslands cut once or twice a year and/or grazed. These anthropogenic habitats historically receive moderate organic manure in order to maintain a certain trophic level and agricultural yields. Characteristic grasses include *Arrhenatherum elatius* and *Trisetum flavescens* while dominating forbs consist of *e.g.* *Leucanthemum vulgare*, *Crepis biennis* or *Centaurea jacea s.l.* Remaining surfaces (13705 ha) have decreased by more than 25% in the Natura 2000 network within the Belgian continental biogeographical region between 2007

and 2018 largely due to agricultural intensification (Dufrière and Delescaille, 2007; Wibail et al., 2014; Service public de Wallonie, 2019a).

Semi-natural dry calcareous grasslands consisting in perennial herbaceous communities develop on nutrient-poor, dry and basic substrates and historically linked to agro-pastoralism. They have mainly been impacted by afforestation and abandonment of agro pastoralism practices. However, their conservation status trend is considered positive, with 465 ha in several stations having been restored (Service public de Wallonie, 2019a).

Our study aims at characterizing spontaneous grasslands communities establishing on silty spoil heaps of limestone quarries, their driving environmental variables and conservation value for the continental biogeographical region of Wallonia, Belgium. Our study supports the "Life in Quarries" project (LIFE14 NAT/BE/000364, <http://www.lifeinquarries.eu/>) in its restoration of hay meadows on a diversity of post-exploitation substrates.

The objective of our study is to identify, in grasslands colonizing spontaneously silty spoil heaps in limestone quarries:

- (1) The environmental factors driving floristic composition;
- (2) Herbaceous communities and their main characteristics; and
- (3) How these communities compare with the reference ecosystems (hay meadows and calcareous meso- and xerophilous grasslands)?

## 3 Material and methods

Nomenclature: the 6<sup>th</sup> edition of "Nouvelle flore de la Belgique, du G.-D. de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines" (Lambinon and Verloove, 2012).

### 3.1 Site description

Our study was conducted in continental southern Belgium. A total of seven quarries located in the continental biogeographic region (Figure 1) were surveyed between June 6 and July 8, 2019. Quarries are situated within a distance of maximum 82 km with sizes ranging from 60 to 247 ha (Appendix 7.1).

Hereafter, quarries will be referred to as "sites", the different grassland areas within a quarry referred to as "plots" and the 1-m<sup>2</sup> relevés as "quadrats". Seventeen plots with naturally occurring open herbaceous habitats spontaneously recolonizing silty spoil heaps in six hard limestone and one dolomite quarries were

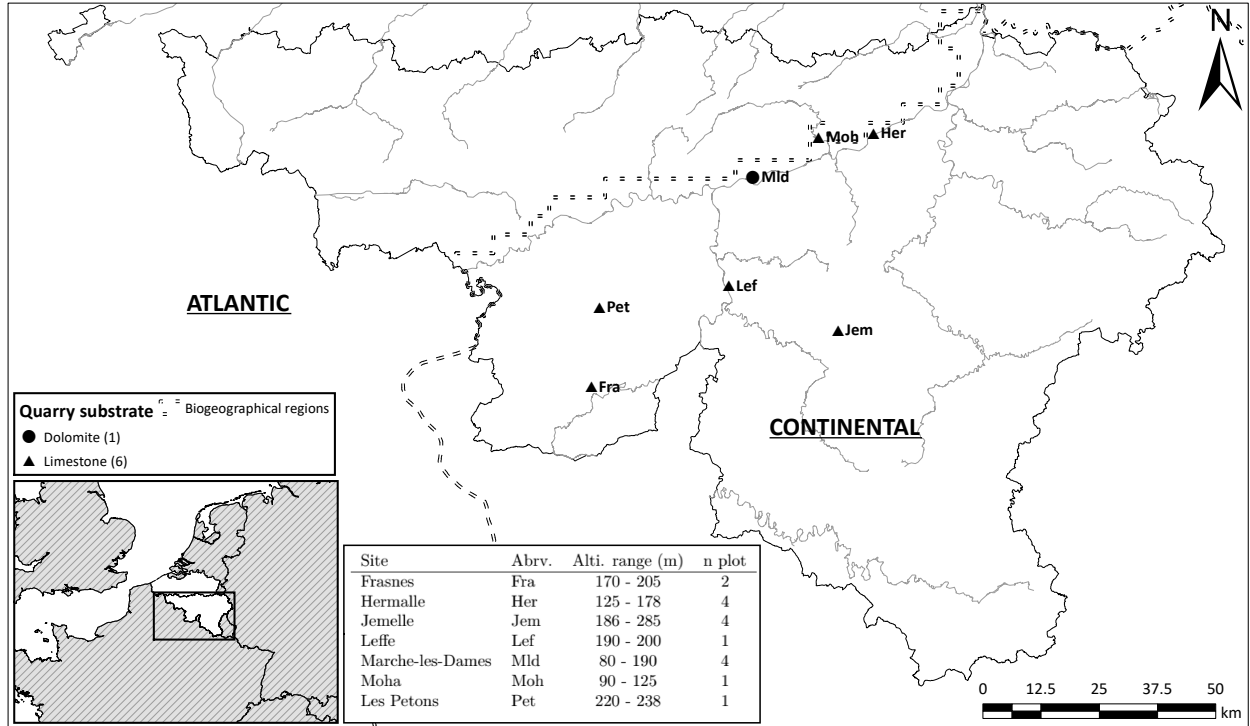


Figure 1: Location of the seven sampled quarries in continental southern Belgium ( $n = 170$ ) and boundaries of biogeographical regions. Symbols : triangle - limestone, circle - dolomite sites

selected. These plots were not actively managed or rehabilitated (except a single mowing or grazing) and have not been sown. Plots were established at altitudes ranging from 80m to 285m.

### 3.2 Data collection

Plots' edges were trimmed by three meters to avoid edge effects. For each plot, ten randomly placed 1-m<sup>2</sup> quadrats were surveyed for a total of 170 quadrats. Among the three tallest species of the quadrat, the average height of the most abundant was used to define the maximum community height (*max height*). Percentage of bare soil (*bare ground*) and estimated slopes (*slope*) were recorded. Abundances of all vascular plant species present in the quadrats were estimated in percent. It resulted in the density of species (*sp density*), species of concern number (*sp concern*) (Belgian Monitor, 1973; Saintenoy-Simon et al., 2006; DGARNE, 2006), invasive species number (*sp invasive*) (Belgian Forum on Invasive Species, 2019) and occurrence number of invasive species within the quadrats (*occurrence rate*).

For a subset of four sites (14 out of 17 plots), 20 cm deep composite soil samples were collected from three corners of the quadrat with a Dutch auger. To measure the percentage of coarse soil elements (*rocky load*), samples were air-dried for 45 days between July and August (average temperature: 12° Celsius) grinded

and sieved to 2 mm (Saad et al., 2012) and coarse soil elements weighted.

Soil samples were analyzed through physical analyses to identify the texture (*Sand*, *Silt* and *Clay* percentage) and water pH (*pH*). Total organic C ( $C_{org}$ ) was determined following the Springer-Klee method (Springer and Klee, 1954).  $CaCO_3$  content ( $CaCo_3$ ) was estimated by modified Dourniaud-Galet method (Guilloux-Benatier et al., 1978). Total N content ( $N_{tot}$ ) was estimated by modified Kjeldahl method (Nelson and Sommers, 1982). C/N ratio ( $C/N$ ) was deduced from the division of  $C_{org}$  by  $N_{tot}$ . P content ( $P$ ) was determined after an extraction by 1 N of  $CH_3COONH-EDTA$  (pH 4.65) for 30 min (ratio soil:solution of 1:5) (Lakanen and Erviö, 1971).

Plots were divided into three age classes since last disturbance: class 1: 0 - 5 years (median = 2.5 years); class 2: 6 - 20 years (median = 13 years); class 3: 21 - 35 years (median = 28 years); deduced from Ortho imagery (Service public de Wallonie, 2019b). Hereafter, variable *age* was referred to the age class medians.

### 3.3 Data analysis

To equalize the relative importance of rare and dominant species, abundances data were log transformed ( $x+1$ ) thus avoiding bias due to extreme values (McCune et al., 2002). Analysis were performed using R statistical software (R Core Team, 2019): 've-



gan' package (Oksanen et al., 2019), `indval` function of the 'labdsv' package (Dufrêne and Legendre, 1997; Roberts, 2019) and the 'soiltexture' package (Moeys, 2018) and Minitab 17 for Tukey test's grouping (Minitab, 2017).

### Variables driving floristic diversity

A Canonical Correspondence Analyses (CCA) (Ter Braak, 1986; Ter Braak and Smilauer, 2002) was performed on the abundances dataset and environmental variables, *i.e.*, *site effect*, *Environmental* (all factors but *site effect*), *age*, *Sand*, *Silt*, *Clay*, *rocky load*, *slope*, *N<sub>tot</sub>*, *P*, *CaCO<sub>3</sub>*, *C<sub>org</sub>*, *pH* and *C/N*. A first analysis was run in order to describe ecological patterns of the relevés.

In order to differentiate *environmental factors* contributions from *site effect*, species abundances variation was distributed into independent components: pure spatial, pure environmental (Borcard et al., 1992). The proportion of constrained inertias from total inertia ( $100 \times \text{Eigenvalue of constrained axis} / \sum \text{eigenvalues (Global Inertia)}$ ) allowed us to evaluate inertia of *site effect* and *environmental* factors as well as their unique contribution to Global inertia. Pseudo F-values and the significances of all CCA models were obtained from a randomization test with 999 permutations (Kalusová et al., 2009).

Reduced models taking or not into consideration *site effect* as a variable were determined through a forward selection ('step' command, `vegan` (Oksanen, 2015)). A second analysis was run on the same dataset without the Frasnès Quarry's quadrats, the youngest community of the set regarding *age*, in order to subtract peculiar conditions of this site effect from Global inertia.

### Herbaceous communities and main characteristics

A two dimensions Nonmetric Multidimensional Scaling (nMDS) ('metaMDS', `vegan`) run on a Bray Curtis distance matrix (Faith et al., 1987; Legendre and Legendre, 2012), allowed for the representation of vegetation quadrats. Ordination coordinates were clustered by K-means using ('cascadKM', `vegan`) (Gower, 1966; Caliński and Harabasz, 1974; Legendre and Legendre, 2012) to form communities. A Shepard diagram (Shepard, 1962) was produced to evaluate the good representation of the original distance matrix on the ordination ('stressplot', `vegan`). The optimal number of clusters was given by the 'ssi' criterion (Dolnicar et al., 1999) preferred to 'Calinsky' criterion as 'ssi' provided groups of similar sizes.

The indicator species of the clusters (*sp indic*) formed by the K-mean were calculated by 'indval' function (`labdsv`, (Dufrêne and Legendre, 1997)).

In order to increase homoscedasticity and improve normality of factors, environmental variables were normalized (square root for *N<sub>tot</sub>* and *max height* and log for *slope*, *bare ground*, *P*, *C<sub>org</sub>*, *CaCO<sub>3</sub>*, *pH*, *C/N* and *Sand*). A Multivariate Variance Analysis ('manova', `stats`) allowed to evaluate the global difference among the clusters, followed by multiple ANOVA ('aov', `stats`) in R to show marginal similarities of *age*, *slope*, *Sand*, *Silt* and *Clay*, *pH*, *CaCO<sub>3</sub>*, *N<sub>tot</sub>*, *C<sub>org</sub>*, *rocky load*, *P*, *C/N*, *bare ground*, *max height* and *sp density*. *Post-hoc* pairwise comparisons Tukey tests were run on Minitab to test for mean variables differences among communities.

A  $\chi^2$  independence test followed by a Fischer test adapted for small-sized samples tested the relation between clusters and sites.

### Reference ecosystems

Our study's quadrats were compared, through a second nMDS, to relevés of reference habitats (vegetal communities of Natura 2000 habitats) obtained from typical relevés of previous surveys in: (1) hay meadows (6510) in eight 1-m radius circular plots (Piqueray et al., 2016); (2) mesophilous grasslands (6210 *pro partim*) in 15 1-m<sup>2</sup> square plots (in vegetation cover types 1 and 3) (Piqueray et al., 2007); and (3) xerophilous grasslands (6210 *pro partim*) in 15 1-m<sup>2</sup> square plots (Piqueray et al., 2008). The data from these studies were reduced to abundances over a 1-m<sup>2</sup> to allow for comparison with the study's quadrats.

## 4 Results

A total of 197 taxa of vascular plants were identified in the 170 quadrats. Sixteen are identified as alien of whom five considered invasive (Belgian Forum on Invasive Species, 2019). Sixteen others, hereafter referred to as "species of concern", present either a regional protection (Belgian Monitor, 1973; Saintenoy-Simon et al., 2006) or are regional red-list status (DGARNE, 2006). The total number of species estimated by the Bootstrap index value (Efron, 1992; Smith and van Belle, 1984; Sarmah, 2017) within these ecosystems from the 197 species recorded on 170 quadrats was of 223.52 ( $\pm 5.15$ ) species.

### 4.1 Variables driving floristic diversity

For the 140 quadrats for which environmental variables were collected, Table 1 (see also Appendix 7.2) presents the variation of the floristic dataset explained by *environmental* variable and *site effect*. Inertia is divided between raw variation and variation without the *site effect* involved (condition).

Table 1: Variation explained by environmental factors

Factor	Raw variation			Variation without site shared effect				
	Full	Reduced	Without FRA	Pseudo-F	<i>p</i> -value	Full	Pseudo-F	<i>p</i> -value
Global Inertia	15.97	-	14.61	-	-			
Explained Inertia	3.11 (19.47%)	-	2.67 (18.28%)	2.00	*			
Site effect	1.17	1.17	0.55	3.58	*	-	-	-
Environmental	2.46	-	-	1.92	*	1.94	1.56	*
age (year)	0.49	0.21	0.23	4.41	*	0.23	2.15	*
Sand (%)	0.34			3.03	*	0.20	1.88	*
slope (degree)	0.34	0.25	0.30	2.97	*	0.25	2.33	*
Silt (%)	0.31			2.70	*	0.19	1.73	*
<i>C<sub>org</sub></i> (g.kg <sup>-1</sup> )	0.28			2.42	*	0.16	1.46	0.056
Clay (%)	0.27			2.40	*	0.18	1.63	*
pH	0.26	0.24	0.25	2.29	*	0.25	2.31	*
CaCO <sub>3</sub> (%)	0.26			2.30	*	0.24	2.18	*
N <sub>tot</sub> (%)	0.24			2.15	*	0.14	1.27	0.087
rocky load (%)	0.22			1.89	*	0.18	1.61	*
P (mg.100g <sup>-1</sup> )	0.20			1.76	*	0.20	1.87	*
C/N	0.19			1.67	*	0.12	1.07	0.354
Total		1.67 (11.71%)	1.87 (10.46%)					

Raw variation = (100\*eigenvalue of constrained axis:  $\sum$  eigenvalues) (Global Inertia). Pseudo-F and *p*-value columns are related to the full model. Reduced models variables included by forward selection have a *p*-value < 0.001. "Reduced" column shows the increase in variation explained by inclusion of a variable in the reduced model. "Without FRA" column shows the increase in variation explained by inclusion of a variable in the reduced model without Frasn quadrats (20). Variation without site shared effect removes the shared variation between site effect and other factors. "Environmental" variable regroups all factors but site effect

\*: *p*-value < 0.001; n = 140

19.47% (3.11) of the Global inertia (15.97) was constrained by the entire dataset. Environmental factors (all factors but *site effect*) explained 15.40% (2.46) of the variation while *site effect* alone explained 7.32% (1.17), *i.e.*, the largest gross influence followed by the contribution of the *age* (3.07%), *Sand* (2.13%) and *slope* (2.13%). The shared contribution of the *environmental* and the *site effect* was of 3.26% (0.47).

The regression model provided by the forward and backward selections explained 10.46% of the Global inertia and included *site effect* 7.32% (1.17), *slope* 1.57% (0.25), *pH* 1.5% (0.24) and *age* 1.31% (0.21). The regression model without Frasn quadrats (20) explained 9.1% of the Global inertia and included *site effect* which dropped at 3.76% (0.55), *slope* and *pH* increasing respectively to value of 2.05% (0.30) and 1.71% (0.25) and *age* decreasing at 1.57% (0.23). All factors of both reduced models were significant (*p*-value < 0.001).

The variation without *site effect* removes *site effect* and its shared contribution with *environmental* factors. In this case *environmental* factors explained 12.15%

(1.94) of the variation. The largest gross contribution was provided equally by *slope* and *pH*, each at 1.57% (0.25), followed by *CaCO<sub>3</sub>* 1.50% (0.24) and *age* 1.44% (0.23).

## 4.2 Diversity of community

Two dimensions nMDS ordination (Figure 2a) presented a final stress of 0.25 after 11 iterations (non-metric fit:  $r^2 = 0.936$ , linear fit:  $r^2 = 0.692$ , see Appendix 7.3(a)). Within the first ten partitions, the ssi criterion indicated the most appropriate number of clusters at six, with a ssi value of 0.979 (see Appendix 7.3(b)). The first axis of the nMDS ordination appeared related to a gradient of *age* and *CaCO<sub>3</sub>* while the second axis was related to *pH* (see Appendix 7.3(c)). The Multivariate Variance Analysis (MANOVA) allowed to notice a global significant difference between the six communities in relation to the environmental variables (*p*-value < 0.001).

Community 6 clearly distinguished from others (Ta-

Table 2: Comparisons of mean environmental factors between grassland communities identified on the basis of K-mean clustering

Factor	P-value	Communities						N
		1 (n = 27)	2 (n = 23)	3 (n = 46)	4 (n = 23)	5 (n = 32)	6 (n = 19)	
age (year)	***	17.4 (7.0) <sup>c</sup>	18.9 (7.5) <sup>bc</sup>	23.4 (7.0) <sup>ab</sup>	17.1 (7.7) <sup>c</sup>	24.3 (6.6) <sup>a</sup>	2.5 (0) <sup>d</sup>	170
slope (degree)	***	3.9 (7.4) <sup>c</sup>	12 (15.4) <sup>bc</sup>	13.2 (17.2) <sup>c</sup>	22 (16.6) <sup>ab</sup>	5 (12.3) <sup>c</sup>	27.6 (16.6) <sup>a</sup>	170
Sand (%)	***	46.8 (24.1) <sup>ab</sup>	23.3 (25.1) <sup>bc</sup>	31.4 (22) <sup>ab</sup>	20 (16.6) <sup>bc</sup>	46.3 (20) <sup>a</sup>	7.9 (1.2) <sup>c</sup>	140
Silt (%)	***	36.8 (20.8) <sup>d</sup>	59.2 (22.9) <sup>ab</sup>	51.8 (22.3) <sup>bc</sup>	59.6 (13.6) <sup>ab</sup>	38.3 (17.7) <sup>cd</sup>	68.5 (2.2) <sup>a</sup>	140
Clay (%)	***	16.4 (5.7) <sup>bc</sup>	17.5 (7.6) <sup>abc</sup>	16.8 (6.1) <sup>bc</sup>	20.4 (7.3) <sup>ab</sup>	15.3 (5.6) <sup>c</sup>	23.6 (1.8) <sup>a</sup>	140
pH	***	8.25 (0.42) <sup>a</sup>	8.3 (0.4) <sup>a</sup>	7.92 (0.35) <sup>b</sup>	8.09 (0.15) <sup>ab</sup>	8.18 (0.3) <sup>a</sup>	8.25 (0.1) <sup>a</sup>	140
CaCO <sub>3</sub> (%)	***	23.9 (20.71) <sup>a</sup>	6.28 (9.68) <sup>bc</sup>	9.41 (18.76) <sup>c</sup>	18.05 (29.01) <sup>abc</sup>	26.49 (30.7) <sup>ab</sup>	4.3 (3.99) <sup>bc</sup>	140
N <sub>tot</sub> (%)	**	0.22 (0.14) <sup>ab</sup>	0.15 (0.06) <sup>ab</sup>	0.24 (0.1) <sup>a</sup>	0.23 (0.06) <sup>ab</sup>	0.25 (0.14) <sup>a</sup>	0.15 (0.01) <sup>b</sup>	140
C <sub>org</sub> (g.kg <sup>-1</sup> )	.	52.9 (25.8) <sup>a</sup>	30 (21) <sup>ab</sup>	35.1 (19.3) <sup>ab</sup>	25.6 (11.1) <sup>ab</sup>	52.6 (52.4) <sup>ab</sup>	14.4 (2.5) <sup>b</sup>	128
rocky load (%)	*	54 (23) <sup>ab</sup>	49 (12) <sup>ab</sup>	61 (16) <sup>a</sup>	57 (19) <sup>ab</sup>	62 (17) <sup>ab</sup>	47 (09) <sup>b</sup>	140
P (mg.100g <sup>-1</sup> )	***	0.71 (0.69) <sup>b</sup>	3.07 (3.23) <sup>a</sup>	2.61 (3.01) <sup>a</sup>	1.58 (0.91) <sup>ab</sup>	1.16 (2.04) <sup>b</sup>	1.17 (0.51) <sup>ab</sup>	140
C/N	*	30.7 (24.5) <sup>a</sup>	30.2 (40.5) <sup>ab</sup>	17.2 (17) <sup>ab</sup>	11.3 (5.7) <sup>b</sup>	22 (21) <sup>ab</sup>	9.7 (1.4) <sup>ab</sup>	128
Explained factor								
bare ground (%)	*	12.5 (19.2) <sup>ab</sup>	16.6 (25.2) <sup>ab</sup>	8.5 (15.3) <sup>b</sup>	11.7 (19.1) <sup>ab</sup>	20.9 (19.9) <sup>a</sup>	17.7 (19.8) <sup>ab</sup>	170
max height (cm)	***	79.1 (42.6) <sup>bc</sup>	61.7 (32.7) <sup>cd</sup>	107 (38.2) <sup>a</sup>	108.7 (40.3) <sup>ab</sup>	51.2 (36.9) <sup>d</sup>	49.5 (14.7) <sup>cd</sup>	170
sp density (sp.m <sup>-2</sup> )	***	12.7 (4.2) <sup>a</sup>	11.5 (3.8) <sup>a</sup>	13.1 (3.1) <sup>a</sup>	8.6 (2.6) <sup>b</sup>	11.4 (2.5) <sup>a</sup>	11.7 (2) <sup>a</sup>	170
sp indic		12	5	5	5	9	21	170
sp concern		4	9	7	2	6	0	170
sp invasive		3	2	1	0	3	0	170
occurrence rate		6	4	2	0	6	0	170

Pairwise comparisons using Tukey test: different letters indicate significant differences for  $\alpha = 0.05$

N = quadrats number (Some C<sub>org</sub> and C/N values were null because samples were so carbonated that we reached the limits of the method. When we subtracted the C of CaCO<sub>3</sub> from the total C determined by dry combustion, the values were negative (n = 12)); max height = maximum community height; sp indic = indicator species number; sp concern = species of concern number; sp invasive = invasive species number; occurrence rate = occurrence number of invasive species within the quadrats

ble 2, see also Appendix 7.3(c)) as the youngest (between 0 to 5 years) on the most silty loamy soil (*Silt*: 68.5 ± 2.2%; *Clay*: 23.6 ± 1.8%) and thus less sandy soil (*Sand*: 7.9 ± 1.2%). It corresponded to a younger development stage of an herbaceous ruderal community. Community 6 was only observed in site Frasnés. Indicator species were *Phleum pratense*, *Tussilago farfara*, *Poa trivialis* and *Lapsana communis* (see detailed list at Appendix 7.6(b)). Its soils presented the lowest amount of N<sub>tot</sub> (0.15 ± 0.01%). It presented 51 species in 19 quadrats with a Bootstrap index value of 57.65 (±2.79) species. Its three most abundant species within the 19 quadrats were *Phleum pratense* (cumulated percentage cover: 356%), *Poa trivialis* (277%) and *Tussilago farfara* (273%). No invasive or species of concern were observed within the community (Appendix 7.6(d)).

Community 5 consisted in dry, short and open grasslands as it presented the highest percentage of bare ground (20.9 ± 19.9%), the minimum value of max height (51.2 ± 36.9 cm) and highest rocky load (62 ± 17%). Regarding the soil texture it was the sandiest (*Sand*: 46.3 ± 20%) and the least clayey (*Clay*: 15.3 ± 5.6%) community. Group 5 was the oldest grassland

community (*age*: 24.3 ± 6.6 years) with the highest N<sub>tot</sub> (0.25 ± 0.14%) and a low P (1.16 ± 2.04 mg.100g<sup>-1</sup>). Its indicator species were *Hieracium bauhinii*, *Lotus corniculatus*, *Carlina vulgare*, *Hieracium murorum* and *Organum vulgare*. Community 5 presented 89 species in 32 quadrats with a Bootstrap index value of 104.89 (±4.8) species. Its three most abundant species within the 32 quadrats were *Lotus corniculatus* (297.5%), *Organum vulgare* (262.5%) and *Festuca rubra* (202%). It was home to three invasive species occurring six times within the 32 quadrats (occurrence rate: 19%; average abundance percentage in a quadrat when occurring: *Cotoneaster horizontalis* 0.5%, *Oenothera sp.* 1% and *Senecio inaequidens* 0.75%). Six species of concern were observed within the community.

Communities 1, 2, 3 and 4 were more similar and part of a *continuum*. Their characteristics were more closely related to that of hay meadows and *Arrhenatherion elatioris*. Nonetheless, community 3 was a little drier, and among those four, it was the oldest (mean *age*: 23.4 ± 7.0 years) and one of the sandiest (31.4 ± 22.0%) community with a high N<sub>tot</sub> content (0.24 ± 0.1%) in the same way as group 5 was the oldest (*age*: 24.3 ± 6.6 years) and sandiest (46.3 ± 20%) com-

munity with the highest  $N_{tot}$  ( $0.25 \pm 0.14\%$ ). With the lowest  $pH$  value ( $7.92 \pm 0.35$ ), it was the less alkaline grassland. This community presented the highest average in *species density* ( $13.1 \pm 3.1 \text{ sp.m}^{-2}$ ). *Leucanthe-mum vulgare*, *Plantago lanceolata*, *Inula conyzae* and *Heracleum sphondylium* were sorted out as the indicator species. It presented 119 species in 46 quadrats with a Bootstrap index value of 138.06 ( $\pm 4.77$ ) species. Within its 46 quadrats the three most abundant species were *Arrhenatherum elatius* (2137%), *Origanum vul-gare* (303%) and *Leucanthe-mum vulgare* (193%). It presented one invasive species occurring twice within the 46 quadrats (occurrence rate: 4.3%; average abundance percentage in a quadrat when occurring: *Senecio inaequidens* 2.75%). Seven species of concern were observed within this community.

Community 1 was the most disparate group in the ordination and presented the lowest proportion of *silt* ( $36.8 \pm 20.8\%$ ), a low proportion of *clay* ( $16.4 \pm 5.7\%$ ) and a high proportion of *sand* ( $46.8 \pm 24.1\%$ ). It presented the highest  $C/N$  ( $30.7 \pm 24.5$ ) and a basic  $pH$  value ( $8.25 \pm 0.42$ ) *Festuca arundinaceae*, *Medicago lupulina*, *Vicia sativa* and *Trifolium pratense* were the indicator species. It presented 84 species in 27 quadrats with a Bootstrap index value of 96.62 ( $\pm 4.37$ ) species. Within the 27 quadrats three most abundant species were *Festuca arundinacea* (789%), *Origanum vulgare* (152%) and *Arrhenatherum elatius* (143%). It presented three invasive species occurring six times within the 27 quadrats (occurrence rate: 22%; average abundance percentage in a quadrat when occurring: *Buddleja davidii* 25%, *Robinia pseudoacacia* 1.00% and *Senecio inaequidens* 0.63%). Four species of concern were observed within the community.

Community 2 and 4 were close on the ordination but community 2 appeared closer to a ruderal fallow land with its collection of indicator taxa composed of *Rubus sp.*, *Festuca rubra*, *Sonchus asper* and *Conyza canadensis*. It presented 101 species in 23 quadrats and a Bootstrap index value of 122.24 ( $\pm 7.49$ ) species. Its three most abundant species within the 23 quadrats were *Rubus sp.* (393%), *Festuca rubra* (391%) and *Lotus corniculatus* (221%). It presented two invasive species occurred four times within the 23 quadrats (17% occurrence rate; average abundance percentage in a quadrat when occurred: *Buddleja davidii* 20% and *Senecio inaequidens* 12%). We observed nine species of concern within community. Community 4 indicated by *Arrhenatherum elatius*, *Myosotis arvensis*, *Carduus crispus* and *Vicia hirsuta*, had the lowest mean *species density* ( $8.6 \pm 2.6 \text{ sp.m}^{-2}$ ) and a low  $C/N$  ( $11.3 \pm 5.7$ ). The 23 quadrats presented 79 species and a Bootstrap index value of 96.24 ( $\pm 5.83$ ) species. Its three most abundant species within the 23 quadrats were *Arrhen-atherum elatius* (1146%), *Clematis vitalba* (100.5%) and *Tanacetum vulgare* (84%). No invasive species and two species of concern were observed within the

community.

The  $\chi^2$  independence test ( $p$ -value $<0.001$ ) followed by a Fischer test ( $p$ -value $<0.001$ ) highlighted the significant relation between K-mean clusters and sites.

### 4.3 Reference ecosystems

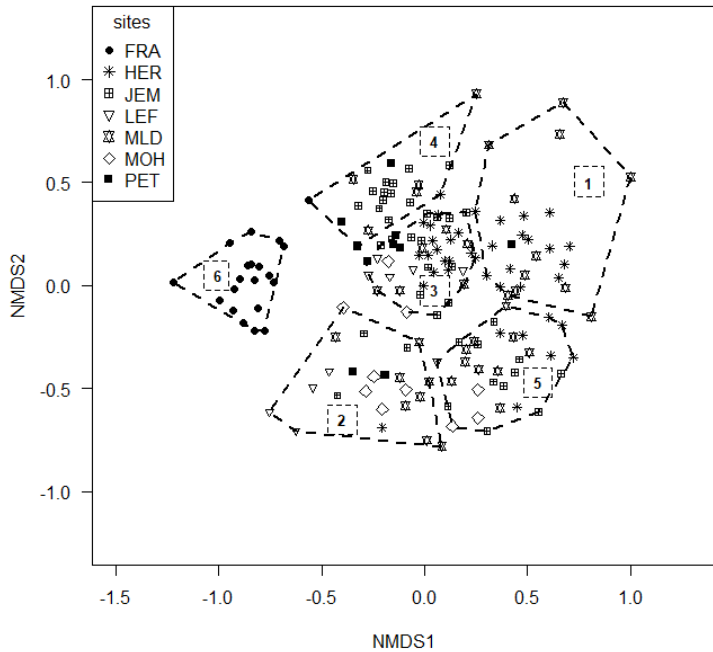
The nMDS run with reference ecosystems (stress of 0.22; eleven iterations; non-metric fit:  $r^2 = 0.951$ , linear fit:  $r^2 = 0.807$ , see also Appendix 7.4(a)) showed similarity between hay meadows and communities 2, 3 and 4 (Figure 2b). Although distant, community 5 was the closest community to xerophilous grasslands and communities 2 and 5 were almost equally close to mesophilous grasslands.

## 5 Discussion

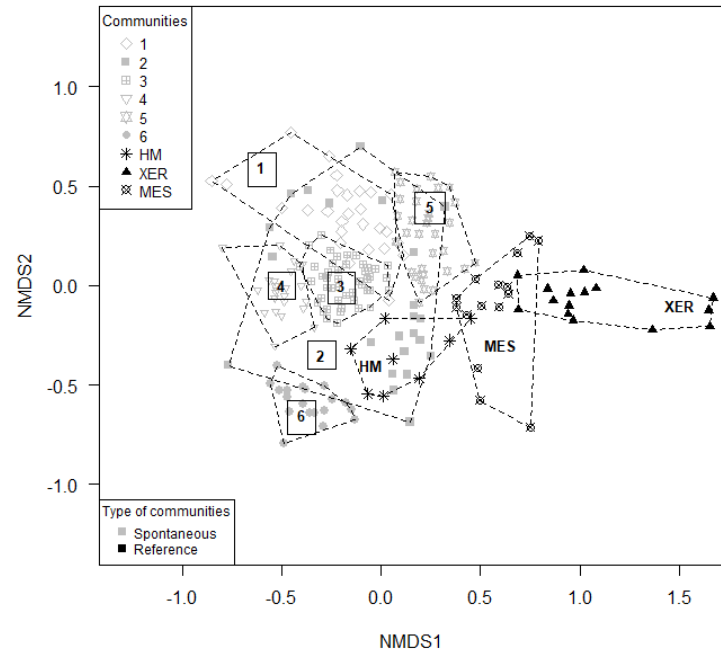
### Variables driving floristic diversity

The full model of the CCA indicated a large influence of site. *Site effect* can include other factors influencing the floristic dataset such as geographical position of the sites and arrival of propagules from adjacent areas or locally specific physical parameters. *Age* of plots was the second largest contributor to the variation. This agrees with previous studies that hypothesized that successions through time induce ecosystem modifications (Walker et al., 2003; Pitz et al., 2018). Temporal factor (*age*) followed by textural (*Sand*) and topographic (*slope*) factors prevailed on trophic factors. The importance of the slope as the driver of the variation has been demonstrated in some cases (Russell and Roi, 1986; Filibeck et al., 2019). Several studies confirmed the importance of soil texture in floristic variation (e.g. Russell and Roi, 1986). The low contribution of the *rocky load*, in contrast to what has been described in other contexts (Acherkouk et al., 2011; Saad et al., 2012), could be explained by the sampling depth, limited to c. 20cm.

Although the full CCA model gave little weight to trophic parameters, the reduced model integrated  $pH$ , while synthesizing other trophic factors as  $CaCO_3$ ,  $P$  and  $N_{tot}$ , added the inertia unexplained by the other factors of the model (see Appendix 7.6(c)). These other factors explained different components of the environment (*site effect* (geography and shared variation), *age* (time) and *slope* (topography)). The variation of  $pH$  values was very narrow (less than one unit in total), so despite statistical differences its ecological impact is expected to be limited. Texture disappearance from the model could be related to its link to the sites. This can be confirmed looking at the contribution when we removed the shared variation between *site effect* and *environmental* factors. Textural factors saw their contribution dropping. Without, these shared part, *slope*



(a) non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) ordination



(b) nMDS ordination with reference ecosystems

Figure 2: non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) ordination diagrams

(a) non-Metric Multidimensional scaling (nMDS) ordination diagram of the spontaneous recolonised relevés ( $n=170$ ) in limestone quarries distributed in the six communities clustered by K-mean (relevés circled with the community boxed number). Sites are indicated by symbols (FRA = Frasnés; HER = Hermalle; JEM = Jemelle; LEF = Leffe; MLD = Marche-les-Dames; MOH = Moha; PET = Les Petons)

(b) non-Metric Multidimensional scaling ordination diagram ( $n=208$ ) with reference ecosystems. spontaneous recolonised relevés in gray ( $n=170$ ) and references relevés in black ( $n=38$ ). The six communities clustered by K-mean and the three reference ecosystems are circled (with the community boxed number) and differentiate by symbols (HM = Hay meadow; XER = Xerophilous grassland; MES = Mesophilous grassland)

and  $pH$  are the factors explaining the largest contribution, followed by  $CaCO_3$  and  $age$ .

The importance of the *site effect* in organizing floristic variation in our dataset needs to be nuanced. As the youngest community (between 0 and 5 years), Frasnés contributed the most to the importance of *site effect*. Reduced model without Frasnés site described it well: *site effect* dropped and *age* dropped at becoming the less contributive factor of the reduced model. Also, some plots hosted almost exclusively one community (Appendix 7.6(a)) traducing the floristic uniformity of certain spoil heaps. On sites characterized by uniform spoil heaps, such plots could reinforce *site effect*.

The low impact of trophic factors, usually essential in the floristic structuring of meadows and grasslands vegetation (Marini et al., 2007; Piqueray et al., 2007; Séleck et al., 2013), could be explained by the overall low  $P$  and  $N_{tot}$  levels. However, a threshold of  $P$  not to be exceeded under risk of standardizing the flora has been observed at  $5mg.100g^{-1}$ , when actively restoring

agricultural soils one of the challenges can thus be to dephosphorize the soil (Janssens et al., 1998). Here in spite of (or thanks to) the mixture of soils, soils from all communities presented value well below this threshold, which could explain the successful installation of a diversity of species.

Information provided by *age* variable should be discussed. Indeed, grassland more than 20 years old does not imply that these ecosystems do not tend towards bushy or shrubby cover. The plots identified as grasslands with low shrub and bush covers were selected as corresponding to the study subject. The state of seminatural, sparsely vegetated habitats in industrialized landscapes, should orient active restoration measures to the maintenance of early succession stages, rather than accelerating succession towards forest ecosystems when it is not suitable (Tropek et al., 2010).

Abiotic filters did not limit the succession to grasslands or meadows of concern. But dissimilarities even after 20 years were perhaps due to a limit to dispersion.

### Diversity of herbaceous communities linked to reference habitats and conservatory value

We distinguished six different communities reinvesting post-mining areas on limestone quarries' silty spoil heaps. Community 6 is a young ruderal stage of open grassland. This community did not present species of concern, perhaps they will occur as it ages (Kirmer et al., 2008; Piqueray et al., 2011). Perhaps due to the recent mineralization, its young soils presented the lowest amount of  $N_{tot}$  value. Community 5 occurred on flat and drier plots with a higher *rocky load* and high value of  $N_{tot}$  and  $CaCO_3$ . Species indicators *Origanum vulgare* and *Sanguisorba minor* indicated calcareous environment of this community. Those species are typical of semi-natural calcareous grasslands. Four communities display characteristics similar to those of hay meadows. Community 3 consisted in tall mesophilous grassland with the lowest percentage of *bare ground* and a high *rocky load*. *Leucanthemum vulgare*, the first indicator species, is characteristic of mesophilous meadows. Community 1 was more similar to humid lawns. *Festuca arundinacea*, the first indicator species pointed out by indval, is characteristic of humid meadows. Low  $P$  and the indicator species: *Dactylorhiza fuchsii* support the hypothesis of a humid and oligotrophic meadow. This can also be confirmed by the high  $C/N$ , reflecting an accumulation of organic as in fresh and humid environments. Community 2 is similar to a poor nutrient hay meadows with brambles or agricultural fallows tendencies (heliophilic and ruderal indicator species: *Rubus sp.*, *Sonchus asper*). Its high  $P$  value also pointed to the agricultural fallow tendencies, even though this highest observed values do seem to conduct to vegetation the most similar to that of hay meadows. Its high  $P$  value also points to the agricultural fallow tendencies. Community 4 presented a low  $C/N$ , indicating a high  $N_{tot}$  so a rich nutrient grasslands (indicator species *Carduus crispus* is characteristic of eutrophic environment). Its low species density could be explained by its steep slopes (Russell and Roi, 1986).

Nonetheless, this floristic dataset seems to indicate a *continuum* especially between communities 1, 2, 3 and 4 where differences are more subtle. That means we could add more than two axes and perhaps perceive finer specifications according to redirected gradients but with an ecological *continuum* (Austin, 1985), there could not have been a more obvious break in the dataset to form coherent sets. The fact that these 4 communities settled on the same plot in Petons (Figure 2a) proved their similarity.

Fifty-six establishing events of the 16 species of concern have been recorded (see Appendix 7.6(d)). Communities 1, 2, 3, 4 and 5 sheltered species of concern, respectively four, nine, seven, two and six species with

12, 15, nine, two and 18 occurrences. As expected in meso-xerophilous grasslands, oldest communities 3 and 5 presented high species densities (Ruprecht, 2006; Simonová and Lososová, 2008).

Contrary to some studies (Ruprecht, 2006), the youngest stages (communities 6 and 4) of recolonization seem to be the least invaded by exotic species. In accordance to previous studies (Prach et al., 2019; Pitz et al., 2019), alien species were found on the coarser sediments and substrate influenced their occurrences. The low percentage of bare ground observed in most communities may limit introduction of invasive species (Hill et al., 2002; Monty et al., 2008; Prach et al., 2019). Average abundance percentage in a quadrat when alien species occurred is the place not left for habitats of conservation value. Such space is often mostly invaded by *Senecio inaequidens* in accordance with previous results of Pitz et al. (2016); Monty et al. (2019).

We can also assess the conservation value of these communities through their floristic resemblance with reference habitats (Pitz et al., 2018). Spontaneous recolonized grasslands were akin to or tend towards habitats of concern in accordance with several studies (Tischew and Kirmer, 2007; Tropek et al., 2010; Šebelíková et al., 2019; Prach et al., 2019). Part of the spontaneous grassland community 2 was representative to hay meadows (6510) (Figure 2b). It can be considered as a hay meadow with however a larger diversity than the references data. References data are characteristics of those habitats but do not expose the entire variety within reference habitats.

The ecological importance of hay meadows could be overlooked, but it would be forgetting that these habitats derive their potential not from their species richness but rather from the quantity of flowers and pollen they offer. Management (mowing, grazing and sowing of missing reference species) of communities 6, 3, 5 and, to a lesser extent, 1 and 4 would likely lead to hay meadows or mesophilous (Service public de Wallonie, 2019a). Community 5 and further more community 2 could become true mesophilous grasslands. Silty spoil heaps studied were mixtures of formerly agricultural lands. Hay meadows reference ecosystems (6510) are particularly linked to agriculture practices, so it is not absurd to see them reappear on these lands (Ellenberg, 1996; Bournérias et al., 2001; Bensettiti et al., 2005; Guilmin, 2019).

Those silty spoil heaps also proved their potential through comparison with other substrates studied in the same Belgian biogeographical region. Spontaneous recolonizations of bedrocks can tend towards mesophilous grasslands (6210) as they age (Pitz et al., 2018). Among actively restored areas, sown spoils heaps (with and without fertilizers), sludge from settling ponds, lime waste and rock fill, only spoil heaps originating from agricultural overburden soils appeared best fitted for the creation of hay meadows (6510)

(Guilmin, 2019; Pitz et al., 2019). In our case, some of the spontaneous recolonization clearly corresponds to hay meadows (6510) while others, on the lower end of the trophic gradient, tend towards mesophilous grasslands (6210) (Tropek et al., 2010; Šebelíková et al., 2019).

## Opening

With such a prevalence of site effect, it would be interesting to study the communities spontaneously recolonizing limestone quarries in other contexts and biogeographic regions (*e.g.* Belgian Atlantic domain).

Under the "Diversity-stability hypothesis" (McNaughton, 1977) focused biodiversity research is of interest in developing resilient grasslands (Tilman and Downing, 1994). An additional step could be to characterize the functional richness within these groups in order to discuss the functional diversity of these ecosystems (Guilmin, 2019; Pitz et al., 2018) and assess provided ecosystem services (Lemaire et al., 2011).

## Implication for management

Spontaneous recolonization appears to be an ecologically suitable and low cost-effective way to restore grasslands on post-quarried limestone sites. It could be favored over active reclamation (Tischew and Kirmer, 2007; Prach and Hobbs, 2008; Kirmer et al., 2008; Lencová and Prach, 2011; Prach et al., 2013; Šebelíková et al., 2019). It can lead to a diversity of communities of concern related to hay meadows and mesophilous grasslands, by environmental factors such as *site*, *age*, *texture* and *slope*. It can host species of concern with lower occurrence of invasive species. If overburden soils from quarries present conditions such as those of communities 2 and 5 (Table 2, see also Appendix 7.5): soil with a high *rocky load* and sandy texture, a low *P* content, and if the surrounding seed resources are deemed sufficient: one should leave nature take its course. Spontaneous successions have been reported to be optimal when species of concern were found in a 500-m-radius from the restored grasslands (Ruprecht, 2006). Colonization of species of concern has indeed shown to be more correlated to their surrounding presence than to their dispersal mode (Ruprecht, 2006; Lencová and Prach, 2011; Johanidesová et al., 2015). We thus recommend restoring sites spontaneously especially when they are close to habitats supporting a high diversity of native species. This is to be further advocated for in large-scale, open and nutrient-poor plots (Kirmer et al., 2008).

In other cases, spontaneous communities could be different than that of reference habitats, mainly due to dispersal limitation. In this case, assisted dispersal may prove useful in accelerating reconstitution of high

value communities. After a species census, one could compare present species with typical target ecosystems and identify which species (or functional traits) are missing and could supplement the community (through *e.g.*, hay transfer or seeding of target species) (Valkó et al., 2011). Most of indicator species in these communities being common, replication in other parts of this environmental setting could be simple. Light management such as mowing and grazing should be carried out to either tend towards hay meadows (6510) or calcareous grasslands (6210) otherwise there is a risk of cover closure and a return to pre-forest communities (Bensettiti et al., 2005; Milberg, 1995; Monty et al., 2019). Itinerant grazing would further promote inter-plot dispersion of propagules (Plassmann et al., 2010). However, such light management would likely impact relative abundances of species but will not impact presence of reference species.

In this context, the answer to the question "How do we intervene?" would rather become "Should we intervene?".

## 6 Acknowledgements

We would like to thank the Life in Quarries project (LIFE14 NAT/BE/000364) for gave us access to the quarry sites and providing us information about the sites. We are grateful to Maxime Séleck and Grégory Mahy for reviews and supervision. We thank Pascal Hauteclair for help with plant identification. We thank Nil Fernandez Lojo and Emilie Guilim for their availability and their valuable comments that helped to improve the manuscript.

## Bibliography

- Acherkouk, M., Maatougui, A., El Houmaiz, M. A., et al. (2011). Communautés végétales et faciès pastoraux dans la zone de taourirt-tafoughalt du maroc oriental: écologie et inventaire floristique.
- Austin, M. P. (1985). Continuum concept, ordination methods, and niche theory. *Annual review of ecology and systematics*, 16(1):39–61.
- Bejcek, V. et al. (1980). Primary succession and species diversity of avian communities on spoil banks after surface mining of lignite in the most basin (north-western bohemia). *Folia Zoologica*, 29(1):67–77.
- Belgian Forum on Invasive Species (2019). Harmonia database. Online, <http://ias.biodiversity.be>, visited 2019-11-15.
- Belgian Monitor (1973). Loi du 12 juillet 1973 sur la conservation de la nature.
- Bell, J. R., Wheeler, C. P., and Cullen, W. R. (2001). The implications of grassland and heathland management for the conservation of spider communities: a review. *Journal of zoology*, 255(3):377–387.
- Benes, J., Konvicka, M., Vrabec, V., and Zamecnik, J. (2003). Do the sibling species of small whites, *leptidea sinapis* and *l. reali* (lepidoptera, pieridae) differ in habitat preferences? *Biologia Bratislava*, 58(5):943–952.
- Bensettiti, F., Boulet, V., Chavaudret-Laborie, C., and Deniaud, J. (2005). Cahiers d’habitats natura 2000. connaissance et gestion des habitats et des espèces d’intérêt communautaire. tome 4-habitats agropastoraux. *La documentation Française*, 2:227–229.
- Borcard, D., Legendre, P., and Drapeau, P. (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3):1045–1055.
- Bournérias, M., Arnal, G., and Bock, C. (2001). Groupements végétaux de la région parisienne. *Éd. Belin*.
- Brändle, M., Durka, W., and Altmöös, M. (2000). Diversity of surface dwelling beetle assemblages in open-cast lignite mines in central germany. *Biodiversity & Conservation*, 9(9):1297–1311.
- Caliński, T. and Harabasz, J. (1974). A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics-theory and Methods*, 3(1):1–27.
- Chapin, F. S., Sala, O. E., Huber-Sannwald, E., and Iii, F. (2001). *Global biodiversity in a changing environment: scenarios for the 21st century*, volume 152. Springer Science & Business Media.
- DGARNE (2006). Liste rouge de la flore de wallonie. Online, <http://observatoire.biodiversite.wallonie.be/especes/flore/LR2010/liste.aspx>, visited 2019-11-15.
- Dolnicar, S., Grabler, K., Mazanec, J. A., Woodside, A., Crouch, G., Oppermann, M., et al. (1999). *A tale of three cities: Perceptual charting for analyzing destination images*. Vienna University of Economics and Business Administration.
- Dufrêne, M. and Delescaille, L.-M. (2007). Synthèse du rapportage sur les critères d’état de conservation (régions biogéographiques) des habitats natura 2000 pour la période 2001-2007. Technical report, SPW/DGRNE/CRNFB.
- Dufrêne, M. and Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs*, 67(3):345–366.
- Efron, B. (1992). Bootstrap methods: another look at the jackknife. In *Breakthroughs in statistics*, pages 569–593. Springer.
- Ellenberg, H. (1996). *Vegetation mitteleuropas mit den alpen*, 5 auflage.–eugen ulmer, stuttgart.
- Faith, D. P., Minchin, P. R., and Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69(1-3):57–68.
- Filibek, G., Sperandii, M. G., Bazzichetto, M., Mancini, L. D., Rossini, F., and Cancellieri, L. (2019). Exploring the drivers of vascular plant richness at very fine spatial scale in sub-mediterranean limestone grasslands (central apennines, italy). *Biodiversity and Conservation*, pages 1–25.
- Goret, T. and Janssens, X. (2014). Lignes directrices pour la restauration de prairies et pelouses. *LIFE-Nature «Prairies bocagères» et «Herbages*.
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53(3-4):325–338.
- Guilloux-Benatier, M., Duteau, J., and Seguin, G. (1978). Les grands types de sols viticoles de pomerol et saint-emilion. *OENO One*, 12(3):141–165.
- Guilmin, E. (2019). Etude des stades initiaux des trajectoires écologiques de création de prairies de fauche de l’arrhenatherion elatioris dans le cadre du projet life in quarries. unpublished.
- Hall, I. (1957). The ecology of disused pit heaps in england. *The Journal of Ecology*, pages 689–720.
- Hill, M. O., Roy, D. B., and Thompson, K. (2002). Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact. *Journal of Applied Ecology*, 39(5):708–720.
- Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., et al. (2006). Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global ecology and biogeography*, 15(1):1–7.
- Hodačová, D. and Prach, K. (2003). Spoil heaps from brown coal mining: technical reclamation versus spontaneous revegetation. *Restoration Ecology*, 11(3):385–391.



- Janssens, F., Peeters, A., Tallowin, J., Bakker, J., Bekker, R., Fillat, F., and Oomes, M. (1998). Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and soil*, 202(1):69–78.
- Jefferson, R. G. (1984). Quarries and wildlife conservation in the yorkshire wolds, england. *Biological Conservation*, 29(4):363–380.
- Johanidesová, E., Fajmon, K., Jongepierová, I., and Prach, K. (2015). Spontaneous colonization of restored dry grasslands by target species: restoration proceeds beyond sowing regional seed mixtures. *Grass and forage science*, 70(4):631–638.
- Kalusová, V., Le Duc, M. G., Gilbert, J. C., Lawson, C. S., Gowing, D. J., and Marrs, R. H. (2009). Determining the important environmental variables controlling plant species community composition in mesotrophic grasslands in great britain. *Applied Vegetation Science*, 12(4):459–471.
- Kirmer, A., Tischew, S., Ozinga, W. A., Von Lampe, M., Baasch, A., and Van Groenendael, J. M. (2008). Importance of regional species pools and functional traits in colonization processes: predicting recolonization after large-scale destruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 45(5):1523–1530.
- Lakanen, E. and Erviö, R. (1971). A comparison of eight extractants for the determination of plant available micronutrients in soils. *Helsingin yliopiston rehtorin professori Erkki Kivisen juhlaulkaisu/Viljo Puustjärvi (toim.)*.
- Lambinon, J. and Verloove, F. (2012). Nouvelle flore de la belgique, du nord de la france et des régions voisines.
- Legendre, P. and Legendre, L. F. (2012). *Numerical ecology*, volume 24. Elsevier.
- Lemaire, G., Hodgson, J., and Chabbi, A. (2011). *Grassland productivity and ecosystem services*. Cabi.
- Lencová, K. and Prach, K. (2011). Restoration of hay meadows on ex-arable land: commercial seed mixtures vs. spontaneous succession. *Grass and Forage Science*, 66(2):265–271.
- Marini, L., Scotton, M., Klimek, S., Isselstein, J., and Pecile, A. (2007). Effects of local factors on plant species richness and composition of alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119(3-4):281–288.
- McCune, B., Grace, J. B., and Urban, D. L. (2002). *Analysis of ecological communities*, volume 28. MjM software design Glenden Beach, OR.
- McNaughton, S. J. (1977). Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. *The American Naturalist*, 111(979):515–525.
- Milberg, P. (1995). Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, pages 3–13.
- Minitab, L. (2017). Getting started with minitab 18. *Minitab Inc., State College, PA, USA*, page 73.
- Moeys, J. (2018). *soiltexture: Functions for Soil Texture Plot, Classification and Transformation*. R package version 1.5.1.
- Monty, A., Jorion, A., Pitz, C., Géron, C., and Mahy, G. (2019). Alien invasive plants in belgian limestone quarries. *BASE*.
- Monty, A., Stainier, C., Lebeau, F., Pieret, N., and Mahy, G. (2008). Seed rain pattern of the invasive weed senecio inaequidens (asteraceae). *Belgian Journal of Botany*, pages 51–63.
- Nelson, D. and Sommers, L. (1982). Total carbon, organic carbon, and organic matter 1. *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties*, (methodsofsoilan2):539–579.
- Neri, A. C. and Sánchez, L. E. (2010). A procedure to evaluate environmental rehabilitation in limestone quarries. *Journal of environmental management*, 91(11):2225–2237.
- Novák, J. and Prach, K. (2003). Vegetation succession in basalt quarries: pattern on a landscape scale. *Applied vegetation science*, 6(2):111–116.
- Novák, J. and Prach, K. (2010). Artificial sowing of endangered dry grassland species into disused basalt quarries. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(3):179–183.
- Oksanen, J. (2015). Multivariate analysis of ecological communities in r: vegan tutorial. r doc.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., and Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6.
- Piqueray, J., Bisteau, E., Bottin, G., and Mahy, G. (2007). Plant communities and species richness of the calcareous grasslands in southeast belgium. *Belgian Journal of Botany*, pages 157–173.
- Piqueray, J., Bottin, G., Delescaille, L.-M., Bisteau, E., Colinet, G., and Mahy, G. (2011). Rapid restoration of a species-rich ecosystem assessed from soil and vegetation indicators: the case of calcareous grasslands restored from forest stands. *Ecological Indicators*, 11(2):724–733.
- Piqueray, J., Mahy, G., and Vanderhoeven, S. (2008). Naturalization and impact of a horticultural species, cotoneaster horizontalis (rosaceae) in biodiversity hotspots in belgium. *Belgian Journal of Botany*, pages 113–124.
- Piqueray, J., Rouxhet, S., Hendrickx, S., and Mahy, G. (2016). Changes in the vegetation of hay meadows under an agri-environment scheme in south belgium. *Conservation Evidence*, pages 47–50.

- Pitz, C., Jorion, A., Mahy, G., and Monty, A. (2016). Occurrence rates of invasive plants in limestone quarries (southern belgium).
- Pitz, C., Mahy, G., Harzé, M., Uyttenbroeck, R., and Monty, A. (2019). Comparison of mining spoils to determine the best substrate for rehabilitating limestone quarries by favoring native grassland species over invasive plants. *Ecological engineering*, 127:510–518.
- Pitz, C., Piqueray, J., Monty, A., and Mahy, G. (2018). Naturally recruited herbaceous vegetation in abandoned belgian limestone quarries: towards habitats of conservation interest analogues? *Folia geobotanica*, 53(2):147–158.
- Plassmann, K., Jones, M. L. M., and Edwards-Jones, G. (2010). Effects of long-term grazing management on sand dune vegetation of high conservation interest. *Applied Vegetation Science*, 13(1):100–112.
- Prach, K., Chenoweth, J., and del Moral, R. (2019). Spontaneous and assisted restoration of vegetation on the bottom of a former water reservoir, the elwha river, olympic national park, wa, usa. *Restoration Ecology*, 27(3):592–599.
- Prach, K. and Hobbs, R. J. (2008). Spontaneous succession versus technical reclamation in the restoration of disturbed sites. *Restoration Ecology*, 16(3):363–366.
- Prach, K., Lencová, K., Řehouňková, K., Dvořáková, H., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Novák, J., and Trnková, R. (2013). Spontaneous vegetation succession at different central european mining sites: a comparison across seres. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(11):7680–7685.
- Prach, K. and Pyšek, P. (2001). Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: experience from central europe. *Ecological Engineering*, 17(1):55–62.
- R Core Team (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Řehouňková, K., Čížek, L., Řehounek, J., Šebelíková, L., Tropek, R., Lencová, K., Bogusch, P., Marhoul, P., and Máca, J. (2016). Additional disturbances as a beneficial tool for restoration of post-mining sites: a multi-taxa approach. *Environmental Science and Pollution Research*, 23(14):13745–13753.
- Řehouňková, K., Vítovcová, K., and Prach, K. (2019). Threatened vascular plant species in spontaneously revegetated post-mining sites. *Restoration Ecology*.
- Richardson, P. J., Lundholm, J. T., and Larson, D. W. (2010). Natural analogues of degraded ecosystems enhance conservation and reconstruction in extreme environments. *Ecological Applications*, 20(3):728–740.
- Roberts, D. W. (2019). *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 2.0-1.
- Ruprecht, E. (2006). Successfully recovered grassland: a promising example from romanian old-fields. *Restoration Ecology*, 14(3):473–480.
- Russell, W. and Roi, G. L. (1986). Natural vegetation and ecology of abandoned coal-mined land, rocky mountain foothills, alberta, canada. *Canadian Journal of Botany*, 64(7):1286–1298.
- Saad, L., Parmentier, I., Colinet, G., Malaisse, F., Faucon, M.-P., Meerts, P., and Mahy, G. (2012). Investigating the vegetation–soil relationships on the copper–cobalt rock outcrops of katanga (dr congo), an essential step in a biodiversity conservation plan. *Restoration Ecology*, 20(3):405–415.
- Saintenoy-Simon, J., Barbier, Y., Delescaille, L., Dufrière, M., Gathoye, J., and Verté, P. (2006). Première liste des espèces rares, menacées et protégées de la région wallonne (ptéridophytes et spermatophytes). *Version*, 1(7):3.
- Sarmah, C. K. (2017). Chao, jackknife and bootstrap estimators of species richness.
- Schulz, F. and Wiegand, G. (2000). Development options of natural habitats in a post-mining landscape. *Land Degradation & Development*, 11(2):99–110.
- Šebelíková, L., Csicssek, G., Kirmer, A., Vítovcová, K., Ortmann-Ajkai, A., Prach, K., and Řehouňková, K. (2019). Spontaneous revegetation versus forestry reclamation—vegetation development in coal mining spoil heaps across central europe. *Land degradation & development*, 30(3):348–356.
- Séleck, M., Bizoux, J.-P., Colinet, G., Faucon, M.-P., Guillaume, A., Meerts, P., Piqueray, J., and Mahy, G. (2013). Chemical soil factors influencing plant assemblages along copper-cobalt gradients: implications for conservation and restoration. *Plant and soil*, 373(1-2):455–469.
- Service public de Wallonie (2019a). Prioritised action framework (paf) for natura 2000 in wallonia (belgium) for the eu multiannual financing period 2014 - 2020. Technical report, SPW/DGO3/DNF/DNEV/Natura 2000 Unit.
- Service public de Wallonie (2019b). Walonmap. Online, Version 2019-5, <https://geoportail.wallonie.be/>, visited 2019-10-10.
- Shepard, R. N. (1962). The analysis of proximities: multidimensional scaling with an unknown distance function. i. *Psychometrika*, 27(2):125–140.
- Simonová, D. and Lososová, Z. (2008). Which factors determine plant invasions in man-made habitats in the czech republic? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10(2):89–100.
- Smith, E. P. and van Belle, G. (1984). Nonparametric estimation of species richness. *Biometrics*, pages 119–129.

- Springer, U. and Klee, J. (1954). Prüfung der leistungsfähigkeit von einigen wichtigeren verfahren zur bestimmung des kohlenstoffs mittels chromschwefelsäure sowie vorschlag einer neuen schnellmethode. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 64(1):1–26.
- Staff, U.-S. C. (1951). Soil survey manual. us dept. *Agricul. Handbook*, 18.
- Ter Braak, C. J. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5):1167–1179.
- Ter Braak, C. J. and Smilauer, P. (2002). Canoco reference manual and canodraw for windows user’s guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Technical report, www.canoco.com.
- Tilman, D. and Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(6461):363.
- Tischew, S. and Kirmer, A. (2007). Implementation of basic studies in the ecological restoration of surface-mined land. *Restoration Ecology*, 15(2):321–325.
- Tropek, R., Kadlec, T., Karesova, P., Spitzer, L., Kocarek, P., Malenovsky, I., Banar, P., Tuf, I. H., Hejda, M., and Konvicka, M. (2010). Spontaneous succession in limestone quarries as an effective restoration tool for endangered arthropods and plants. *Journal of Applied Ecology*, 47(1):139–147.
- Ursic, K., Kenkel, N. C., Larson, D. W., et al. (1997). Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *Journal of Applied Ecology*, 34(2):289–303.
- Usher, M. (1979). Natural communities of plants and animals in disused quarries. *Journal of Environmental Management*.
- Valkó, O., Török, P., Tóthmérész, B., and Matus, G. (2011). Restoration potential in seed banks of acidic fen and dry-mesophilous meadows: can restoration be based on local seed banks? *Restoration Ecology*, 19(101):9–15.
- Walker, L. R., Del Moral, R., et al. (2003). *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press.
- WallisDeVries, M. F., Poschlod, P., and Willems, J. H. (2002). Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern europe: integrating the requirements of flora and fauna.
- Wheater, C. P. and Cullen, W. R. (1997). The flora and invertebrate fauna of abandoned limestone quarries in derbyshire, united kingdom. *Restoration Ecology*, 5(1):77–84.
- Wibail, L., Goffart, P., Smits, Q., Delescaille, L., Couvreur, J., Keulen, C., Delmarche, C., Gathoye, J., Manet, B., and Derochette, L. (2014). Évaluation de l’état de conservation des habitats et espèces natura 2000 en wallonie. résultats du rapportage article 17 au titre de la directive 92/43/cee pour la période 2007-2012. *SPW, DGARNE, DEMNA, Gembloux*.

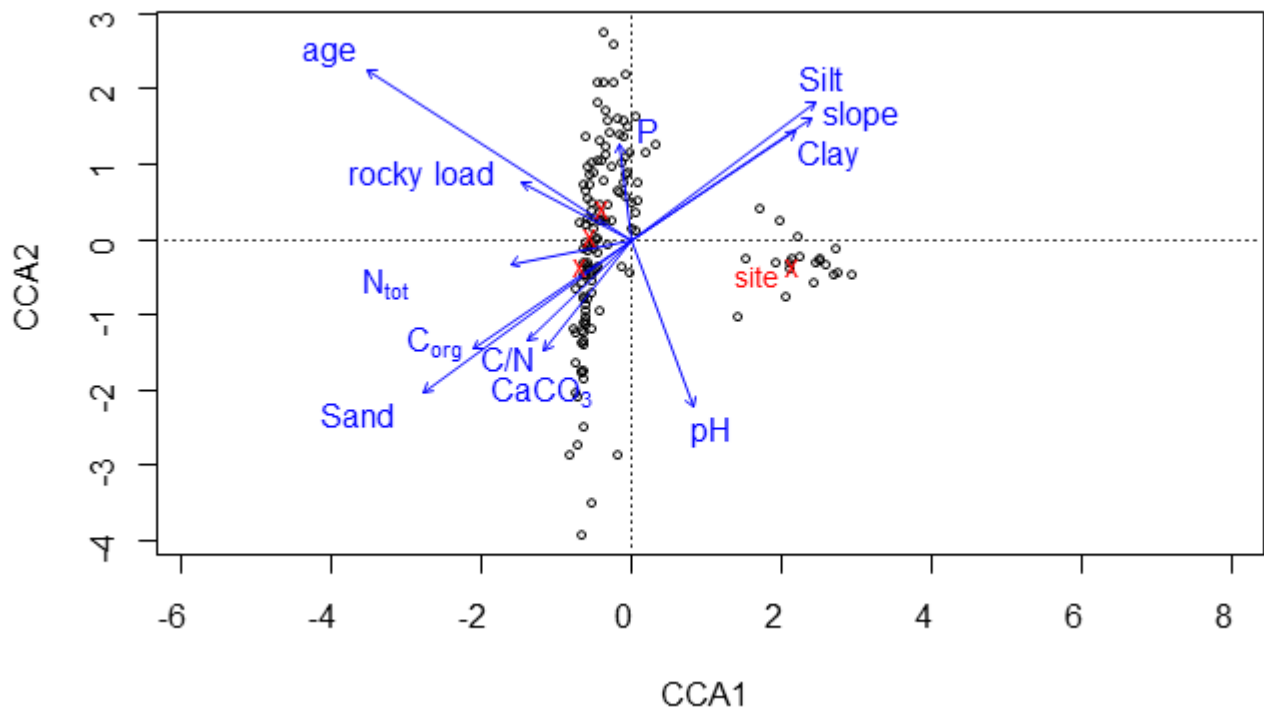
## 7 Supplementary material

### 7.1 Appendix 1: Main Characteristics of the seven quarry sites

Main characteristics of the seven quarry sites studied (17 plots and 170 quadrats) including coordinates, quarries' surfaces (ha), Plot's altitude range (m), plots number, quadrats number and lithological nature

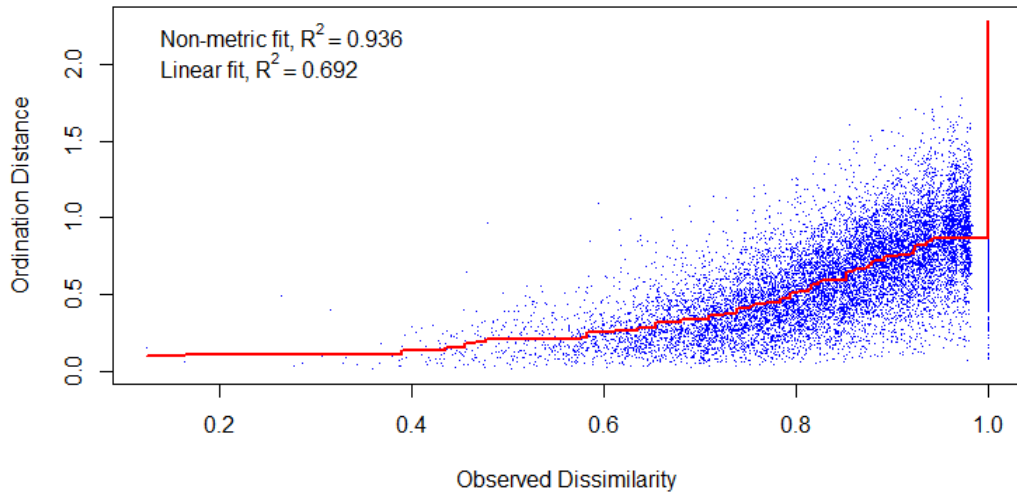
Site	Abrv.	Coordinates		Size (ha)	Alti. range (m)	n plot	n quad.	Lithological nat.
		Latitude (N)	Longitude (E)					
Frasnes	Fra	50.07915939	4.49342019	60	170 - 205	2	20	hard limestone
Hermalle	Her	50.56509260	5.35003748	231	125 - 178	4	40	hard limestone
Jemelle	Jem	50.18610294	5.23585449	211	186 - 285	4	40	hard limestone
Leffe	Lef	50.27412631	4.90888675	67	190 - 200	1	10	hard limestone
Marche-les-Dames	Mld	50.48290371	4.98337414	247	80 - 190	4	40	dolomite
Moha	Moh	50.55890805	5.18338568	243	90 - 125	1	10	hard limestone
Les Petons	Pet	50.23292522	4.51785161	86	220 - 238	1	10	hard limestone

### 7.2 Appendix 2: Canonical Correspondence Analysis (CCA)

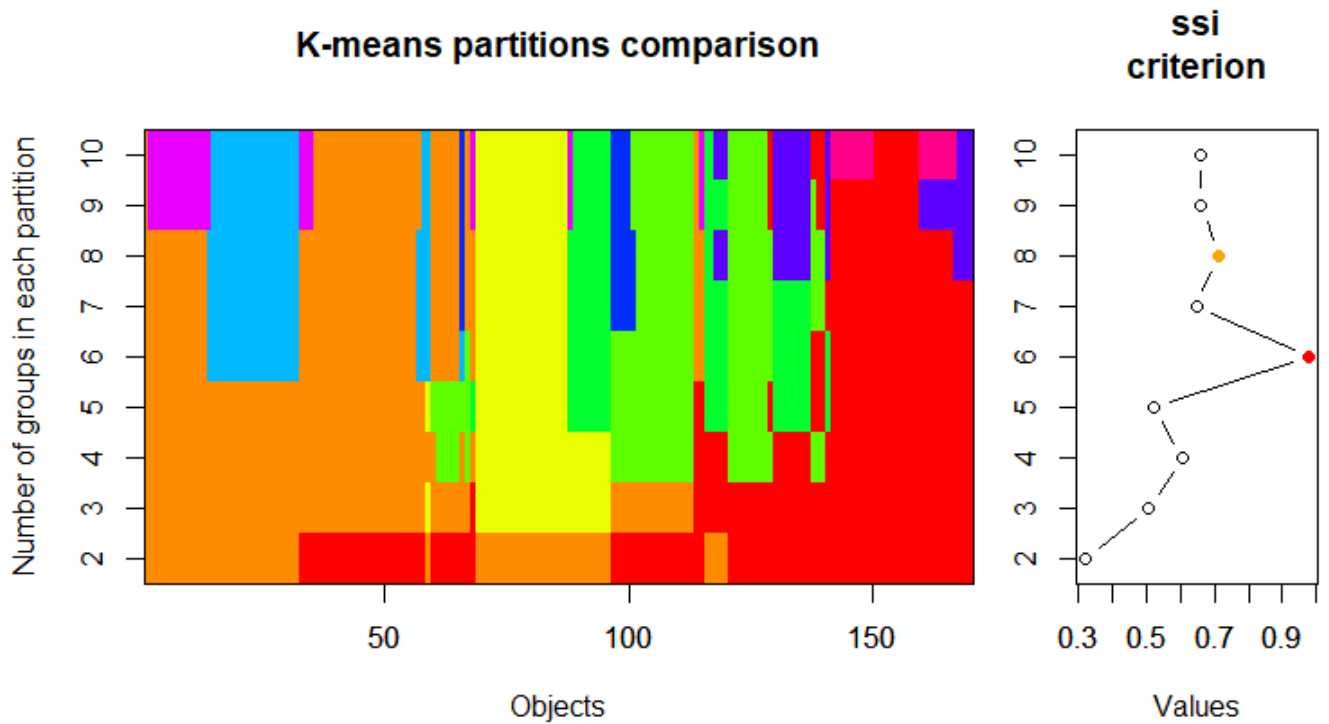


Canonical Correspondence Analysis (CCA) ordination. Raw variation Full model (Table 1)

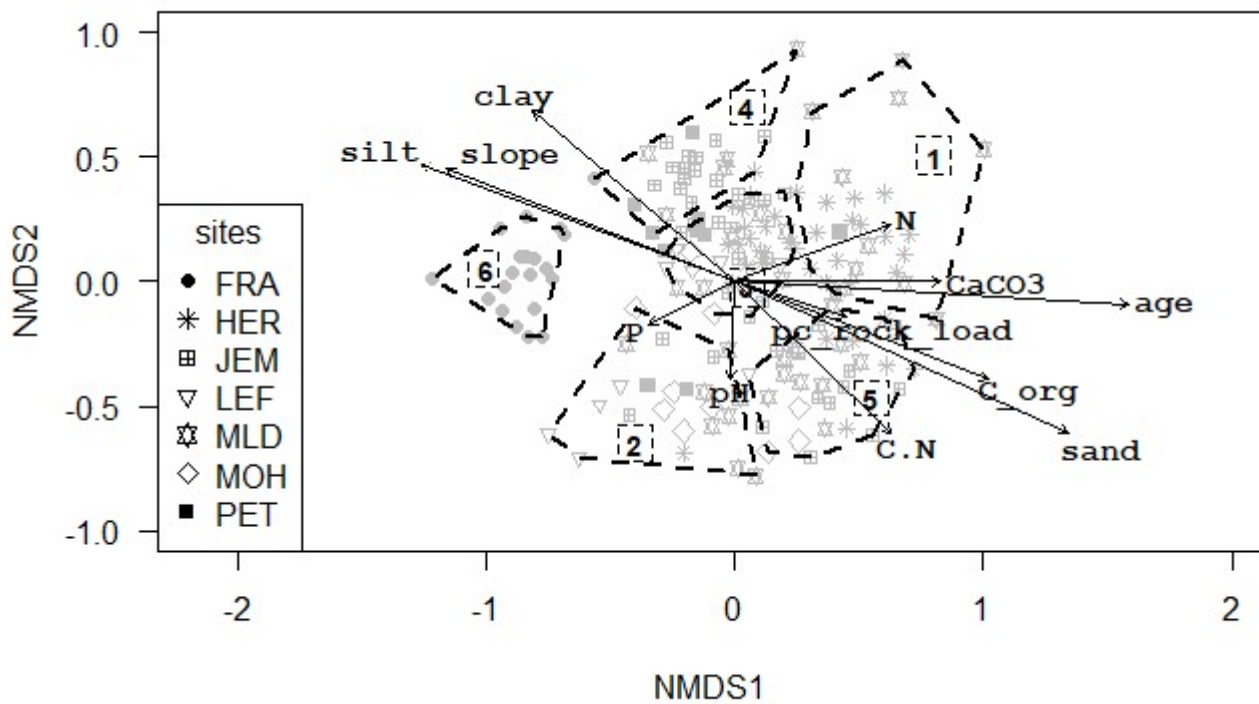
### 7.3 Appendix 3: non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS)



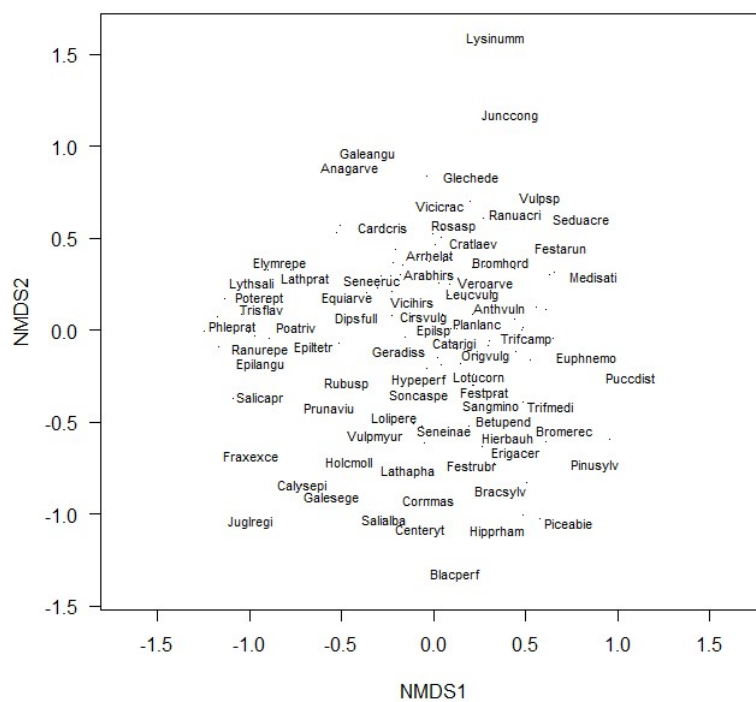
(a) Shepard diagram: stress plot of nMDS (Figure 2a)



(b) K-means partitions with ssi criterion

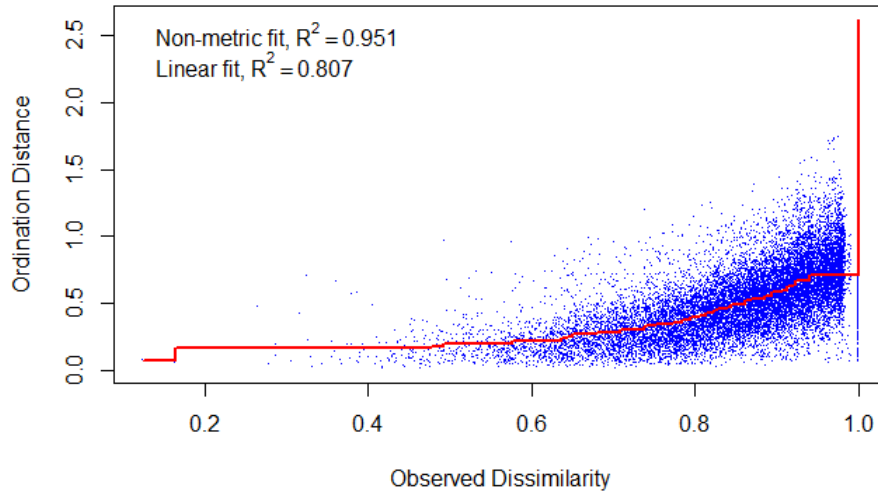


(c) non-Metric Multidimensional Scaling ordination (nMDS) Figure 2a with environmental gradient. Fitted environmental vectors are overlain by using the envfit command of Vegan (FRA = Frasnés; HER = Hermalle; JEM = Jemelle; LEF = Leffe; MLD = Marche-les-Dames; MOH = Moha; PET = Les Petons)

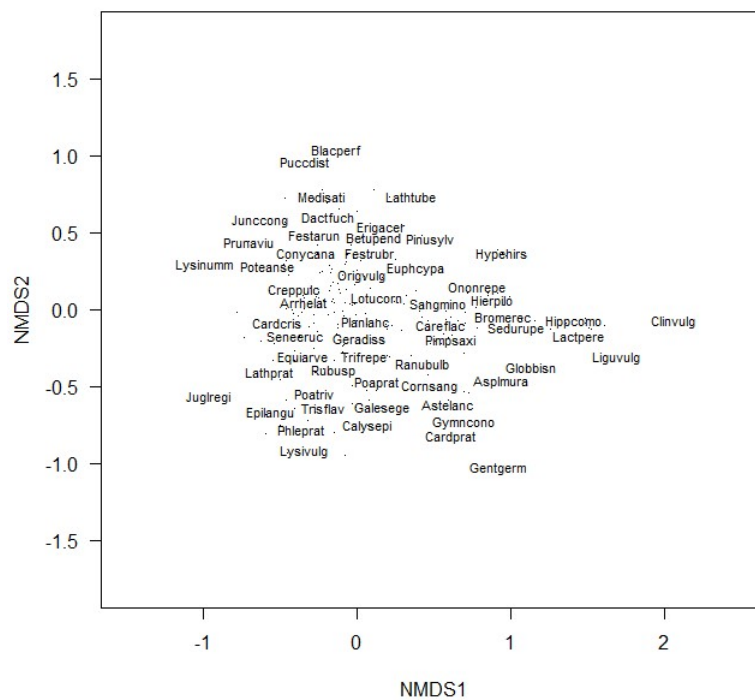


(d) non-Metric Multidimensional scaling species plot (Figure 2a). Names are abbreviated by the first 4 letters of the genera and species

7.4 Appendix 4: non-Metric Multidimensional Scaling (nMDS) With reference ecosystems

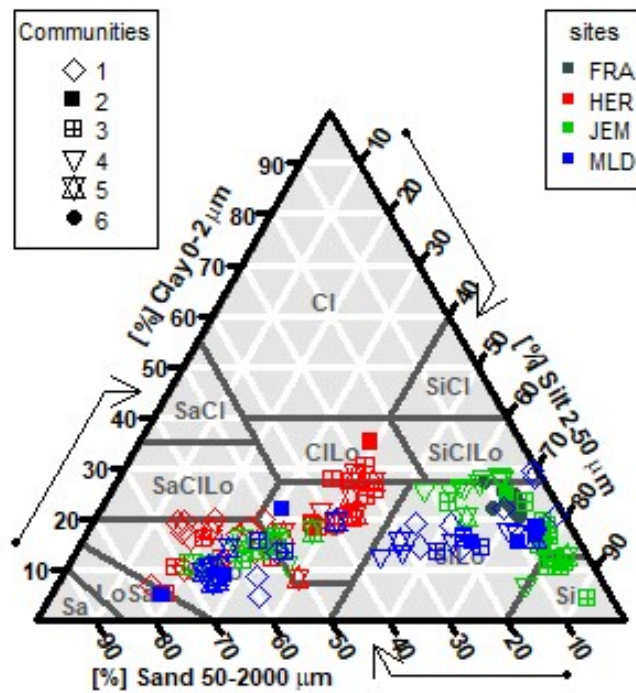


(a) Shepard diagram: stress plot of nMDS with reference ecosystems(Figure 2b)



(b) non-Metric Multidimensional scaling species plot with reference ecosystems (Figure 2b). Names are abbreviated by the first 4 letters of the genera and species

## 7.5 Appendix 5: Soil Texture Diagram



Soil Texture Diagram. Soil textures were classified in the U.S.D.A. soil classification (Staff, 1951). Sites are indicated by colors; Communities are indicated by symbols (FRA = Frasnés; HER = Hermalle; JEM = Jemelle; MLD = Marche-les-Dames)



## 7.6 Appendix 6: Supplementary Tables

(a) Quadrats number repartition among sites and communities

	1	2	3	4	5	6
FRA				1		19
HER	15	1	16	1	7	
JEM			3	13	13	11
LEF			4	5		1
MLD	11	8	6	5	10	
MOH			5	2		3
PET	1	2	4	3		

FRA = Frasnés; HER = Hermalle; JEM = Jemelle; LEF = Leffe; MLD = Marche-les-Dames; MOH = Moha; PET = Les Petons

(b) Indicator species of communities

Communities					
1	2	3	4	5	6
<i>Festuca arundinacea</i>	<i>Rubus</i> sp	<i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>	<i>Hieracium bauginii</i>	<i>Phleum pratense</i>
<i>Medicago lupulina</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Myosotis arvensis</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Tussilago farfara</i>
<i>Vicia sativa</i>	<i>Sonchus asper</i>	<i>Inula conyzae</i>	<i>Carduus crispus</i>	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Poa trivialis</i>
<i>Trifolium pratense</i>	<i>Conyza canadensis</i>	<i>Acer campestre</i>	<i>Vicia hirsuta</i>	<i>Hieracium murorum</i>	<i>Lapsana communis</i>
<i>Veronica arvensis</i>	<i>Vulpia myuros</i>	<i>Heracleum sphondylium</i>	<i>Galium aparine</i>	<i>Origanum vulgare</i>	<i>Ranunculus repens</i>
<i>Anthyllis vulneraria</i>				<i>Sanguisorba minor</i>	<i>Trisetum flavescens</i>
<i>Arenaria serpyllifolia</i>				<i>Carlina vulgaris</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>				<i>Erigeron acer</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>
<i>Medicago sativa</i>				<i>Bromus erectus</i>	<i>Epilobium tetragonum</i>
<i>Crepis biennis</i>					<i>Potentilla reptans</i>
<i>Crepis polymorpha</i>					<i>Sonchus oleraceus</i>
<i>Bromus hordeaceus</i>					<i>Senecio erucifolius</i>
					<i>Lysimachia vulgaris</i>
					<i>Epilobium angustifolium</i>
					<i>Lythrum salicaria</i>
					<i>Cornus sanguinea</i>
					<i>Solanum dulcamara</i>
					<i>Symphytum officinale</i>
					<i>Galium mollugo</i>
					<i>Elymus repens</i>
					<i>Poa compressa</i>

(c) Correlation matrix

	bare ground	max height	slope	rocky load	age	P	$C_{org}$	$N_{tot}$	C/N	pH	Clay	Silt	Sand	CaCO <sub>3</sub>
bare ground	1													
max height	-0.09	1												
slope	0.036	0.131	1											
rocky load	-0.158	-0.124	-0.021	1										
age	0.004	0.136	-0.17 *	0.103	1									
P	-0.012	0.006	0.128	-0.165	0.215 *	1								
$C_{org}$	-0.247 **	0.112	-0.184 *	0.021	0.299 ***	0.1	1							
$N_{tot}$	-0.214 *	0.114	0.024	0.299 ***	0.186 *	0.1	0.529 ***	1						
C/N	-0.147	0.046	-0.223 **	-0.129	0.097	-0.182 *	0.471 ***	-0.25 **	1					
pH	0.239 **	-0.176 *	-0.207 *	-0.329 ***	-0.152	-0.354 ***	-0.247 **	-0.667 ***	0.349 ***	1				
Clay	-0.001	0.105	0.358 ***	-0.056	-0.229 **	0.051	-0.284 ***	0.081	-0.421 ***	-0.185 *	1			
Silt	0.041	-0.051	0.157	-0.494 ***	-0.243 **	0.303 ***	-0.515 ***	-0.31 ***	-0.375 ***	0.103	0.297 ***	1		
Sand	-0.036	0.018	-0.235 **	0.453 ***	0.276 ***	-0.283 ***	0.533 ***	0.254 **	0.445 ***	-0.042	-0.529 ***	-0.967 ***	1	
CaCO <sub>3</sub>	0.391 ***	-0.142	-0.276 ***	0.229 **	0.195 *	-0.277 ***	-0.256 **	-0.085	-0.131	0.368 ***	-0.266 **	-0.223 **	0.269 **	1

∴  $p$ -value < 0.1; \*;  $p$ -value < 0.05; \*\*;  $p$ -value < 0.01; \*\*\*;  $p$ -value < 0.001

(d) Species of concern, invasive and exotic species occurrences within quadrats

Species of concern	Communities						Status
	1	2	3	4	5	6	
<i>Blackstonia perfoliata</i>		1					CR/VIb
<i>Ophrys apifera</i>			2		1		VU/VIb
<i>Centaureum erythraea</i>		1			1		NT/VII
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	4	1					VU/VII
<i>Rosa rubiginosa</i>			2				EN/VII
<i>Crepis foetida</i>					1		CR
<i>Lathyrus aphaca</i>		1	1				CR
<i>Catapodium rigidum</i>	1	1	1				VU
<i>Crepis polymorpha</i>	3		1				VU
<i>Hieracium glaucinum</i>		1					VU
<i>Galeopsis angustifolia</i>				1			DD
<i>Lathyrus tuberosus</i>					1		DD
<i>Vulpia bromoides</i>			1				DD
<i>Vulpia myuros</i>		4	1	1	1		DD
<i>Hieracium aurantiacum</i>		1					NE
<i>Hieracium bauginii</i>	4	4			13		NE
Total occurrence	12	15	9	2	18	0	
Invasive species							
<i>Senecio inaequidens</i>	4	3	2		4		B3
<i>Buddleja davidii</i>	1	1					B3
<i>Robinia pseudoacacia</i>	1						B3
<i>Cotoneaster horizontalis</i>					1		A2
<i>Oenothera sp.</i>					1		-
Total occurrence	6	4	2	0	6	0	
Exotic Species							
<i>Conyza canadensis</i>	3	7	6	2			-
<i>Erigeron annuus</i>			2		1		-
<i>Hieracium aurantiacum</i>		1					-
<i>Hieracium bauginii</i>	4	4			13		-
<i>Hippophae rhamnoides</i>					1		-
<i>Medicago sativa</i>	3						-
<i>Onobrychis viciifolia</i>	2						-
<i>Picea abies</i>					1		-
<i>Puccinellia distans</i>	1						-
<i>Veronica persica</i>		1					-
<i>Vicia sativa</i>	14	3	13	4	5		-
Total occurrence	27	16	21	6	21	0	