



HAL
open science

Quels facteurs limitent l'installation d'une graminée pérenne dominante pour la restauration écologique des pelouses sèches méditerranéennes ?

Christel Vidaller, Thierry Dutoit, Armin Bischoff

► To cite this version:

Christel Vidaller, Thierry Dutoit, Armin Bischoff. Quels facteurs limitent l'installation d'une graminée pérenne dominante pour la restauration écologique des pelouses sèches méditerranéennes ?. *Naturae*, 2021, 24, 10.5852/naturae2021a24 . hal-03432719

HAL Id: hal-03432719

<https://hal.science/hal-03432719>

Submitted on 17 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



REVER 10 – 10^E COLLOQUE DU RÉSEAU D'ÉCHANGE
ET DE VALORISATION EN ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION
PARIS, 19-21 MARS 2019

Édité par Philippe GOURDAIN

Quels facteurs limitent l'installation d'une graminée
pérenne dominante pour la restauration écologique
des pelouses sèches méditerranéennes ?

Christel VIDALLER, Thierry DUTOIT & Armin BISCHOFF

DIRECTEUR DE LA PUBLICATION / *PUBLICATION DIRECTOR*: Bruno David,
Président du Muséum national d'Histoire naturelle

RÉDACTEUR EN CHEF / *EDITOR-IN-CHIEF*: Jean-Philippe Siblet

ASSISTANTE DE RÉDACTION / *ASSISTANT EDITOR*: Sarah Figuet (naturae@mnhn.fr)

MISE EN PAGE / *PAGE LAYOUT*: Sarah Figuet

COMITÉ SCIENTIFIQUE / *SCIENTIFIC BOARD*:

Luc Abbadie (UPMC, Paris)
Luc Barbier (Parc naturel régional des caps et marais d'Opale, Colémbert)
Aurélien Besnard (CEFE, Montpellier)
Vincent Boulet (Expert indépendant flore/végétation, Frugières-le-Pin)
Hervé Brustel (École d'ingénieurs de Purpan, Toulouse)
Patrick De Wever (MNHN, Paris)
Thierry Dutoit (UMR CNRS IMBE, Avignon)
Éric Feunteun (MNHN, Dinard)
Romain Garrouste (MNHN, Paris)
Grégoire Gautier (DRAAF Occitanie, Toulouse)
Olivier Gilg (Réserves naturelles de France, Dijon)
Frédéric Gosselin (Irstea, Nogent-sur-Vernisson)
Patrick Haffner (PatriNat, Paris)
Frédéric Hendoux (MNHN, Paris)
Xavier Houard (OPIE, Guyancourt)
Isabelle Leviol (MNHN, Concarneau)
Francis Meunier (Conservatoire d'espaces naturels – Hauts-de-France, Amiens)
Serge Muller (MNHN, Paris)
Francis Oliveriau (DREAL Centre, Orléans)
Laurent Poncet (PatriNat, Paris)
Nicolas Poulet (OFB, Vincennes)
Jean-Philippe Siblet (PatriNat, Paris)
Laurent Tillon (ONF, Paris)
Julien Touroult (PatriNat, Paris)

COUVERTURE / *COVER*:

Désherbeur thermique utilisé pour réaliser les feux expérimentaux dans les pelouses sèches méditerranéennes de la plaine de Crau – commune de Saint-Martin de Crau. Crédit photo: C. Vidaller (IMBE).



Naturae est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris
Naturae is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*

Adansonia, *Zoosystema*, *Anthropozoologica*, *European Journal of Taxonomy*, *Geodiversitas*, *Cryptogamie* sous-sections *Algologie*, *Bryologie*, *Mycologie*, *Comptes Rendus Palevol*.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle
CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)
Tél.: 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax: 33 (0)1 40 79 38 40
diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

© Publications scientifiques du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 2021
ISSN (électronique / *electronic*): 1638-9387

Quels facteurs limitent l'installation d'une graminée pérenne dominante pour la restauration écologique des pelouses sèches méditerranéennes ?

Christel VIDALLER
Thierry DUTOIT
Armin BISCHOFF

Institut méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
Université d'Avignon, Aix Marseille Université, CNRS, IRD, IUT site Agroparc,
337 Chemin des Meinajaries, BP 61207, F-84911 Avignon cedex 09 (France)

christel.vidaller@gmail.com
thierry.dutoit@univ-avignon.fr
armin.bischoff@univ-avignon.fr

Soumis le 13 décembre 2019 | Accepté le 31 juillet 2020 | Publié le 17 novembre 2021

Vidaller C., Dutoit T. & Bischoff A. 2021. — Quels facteurs limitent l'installation d'une graminée pérenne dominante pour la restauration écologique des pelouses sèches méditerranéennes ?, in Gourdain P. (éd.), REVER 10 – 10^e Colloque du Réseau d'Échange et de Valorisation en Écologie de la Restauration, Paris, 19-21 mars 2019. *Naturae* 2021 (24): 333-343. <https://doi.org/10.5852/naturae2021a24>

RÉSUMÉ

Le Brachypode rameux, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., est une espèce herbacée pérenne qui domine les pelouses sèches méditerranéennes. Dans la plaine de la Crau (Sud-Est de la France), sa recolonisation spontanée est très faible après perturbation du sol. L'objectif principal de ce travail a donc été de tester les différentes hypothèses pouvant expliquer les raisons de cette faible colonisation dans le but d'améliorer l'efficacité des opérations de restauration écologique futures. Nous avons d'abord testé si sa dynamique résulte d'une différenciation génétique entre les populations. Nous avons ensuite étudié la différenciation adaptative des traits phénotypiques en fonction de plusieurs facteurs environnementaux clés et analysé quels facteurs environnementaux limitent alors la recolonisation. Nous avons aussi testé *in situ* l'effet du pâturage et du feu sur le recouvrement végétatif ainsi que sur la reproduction sexuée de *B. retusum*. Pour finir, nous avons mesuré l'effet de l'arrosage initial et du pâturage sur l'installation de ses plantules. Nos résultats ont montré que les populations de *B. retusum* sont génétiquement différenciées pour les marqueurs neutres et les traits phénotypiques. Cette différenciation est supérieure à la dérive seule et suggère donc une adaptation aux conditions environnementales. Les expériences *in situ* ont, quant à elles, montré que le feu a un effet positif sur la reproduction de *B. retusum* et sur sa communauté végétale associée. Enfin, l'effet de l'arrosage a été positif sur la survie de ses plantules uniquement dans les parcelles pâturées. Le pâturage au début du cycle de vie a cependant eu un effet négatif sur le recrutement et la croissance des plantules.

MOTS CLÉS
Adaptation locale,
origine des plantes,
brûlage dirigé,
recrutement
des plantules,
Thero-Brachypodietea.

ABSTRACT

Which factors limit the establishment of a dominant perennial grass for ecological restoration of Mediterranean dry grasslands?

Ramose false brome, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., is a perennial herbaceous species that dominates French dry Mediterranean grasslands. In the Crau plain (South-East of France), its spontaneous re-establishment is very low after human interventions involving soil disturbance contrary to studies from other regions. The major objective of this PhD thesis was to test different hypothesis potentially explaining the different colonisation patterns for improving the re-establishment of this species in future ecological restoration projects. We tested whether these different colonisation pat-

KEY WORDS
Local adaptation,
plant origin,
prescribed burning,
seedling recruitment,
Thero-Brachypodietaea.

terns are the result of genetic differentiation among populations. We further studied the adaptive differentiation of phenotypic traits to several environmental factors. The second part of the study analysed the environmental factors that limit *in situ* re-establishment. We tested the effect of grazing and fire on vegetative cover as well as on sexual reproduction of established *B. retusum*. Finally, we measured the effect of initial watering and grazing on seedling establishment. Our results showed that populations of *B. retusum* are genetically differentiated in neutral markers but also in phenotypic traits. This differentiation is superior to drift alone and suggests adaptation to environmental conditions. *In situ* experiments showed that fire has a positive effect on *B. retusum* reproduction in adult populations and on the associated plant community. During the second season, the positive effect of watering on seedling survival was significant only in the grazed plots. Grazing in early life cycle stages had a negative effect on seedling recruitment and growth.

INTRODUCTION

La superficie totale occupée par les pelouses sèches dans le bassin méditerranéen a considérablement diminué au cours des dernières décennies, mais elle représente encore 424 371 km² (Dixon *et al.* 2014). L'intensification de l'utilisation des terres, en particulier la transformation en terres arables ou au contraire, leur abandon suivi d'une colonisation spontanée par les arbustes, menacent donc ces écosystèmes. Les pelouses sèches méditerranéennes (Thero-Brachypodietaea, « steppes ») sont en déclin mais partiellement protégées par la directive de l'Union européenne sur les habitats (DHFF 92/43/CEE) au titre de l'habitat d'intérêt communautaire prioritaire H6220 (San Miguel 2008). Leur maintien dépend de trois facteurs environnementaux majeurs : le climat, les conditions édaphiques et la gestion des milieux. Les incendies et le pâturage sont en effet des régimes de perturbations utilisés couramment pour l'exploitation des pelouses méditerranéennes et ils ont donc façonné leurs populations et communautés (Naveh 1975 ; Blondel 2006).

La restauration écologique des pelouses sèches méditerranéennes basée sur la succession spontanée de la végétation après dégradation culturale ou industrielle est un processus très lent, même après la remise en place des systèmes de pâturage à l'origine de leur formation et maintien. Plusieurs décennies après l'arrêt des causes de dégradation et leur restauration, la composition spécifique reste ainsi souvent différente de celle de la communauté de référence qui préexistait (Coiffait-Gombault *et al.* 2012). En particulier, les espèces structurantes ne s'y installent pas facilement (Blondel & Aronson 1999 ; Römermann *et al.* 2005).

Brachypodium retusum (Pers.) P. Beauv. est une espèce dominante largement répandue dans les pelouses sèches méditerranéennes. Cependant, plusieurs techniques utilisées pour restaurer ce type de pelouse ont déjà échoué. Par exemple, un apport de foin contenant les graines de cette espèce dans la plus grande pelouse sèche méditerranéenne française de la plaine de la Crau n'a pas rencontré le succès escompté pour l'installation du Brachypode, suggérant donc un faible recrutement à partir des graines (Dutoit *et al.* 2011 ; Coiffait-Gombault *et al.* 2012). L'absence de l'espèce dominante est cependant problématique pour la régénération totale de la richesse et de la diversité spéci-

fique de la formation végétale puisqu'elle influence la structure et le fonctionnement de la communauté via sa dominance en biomasse ainsi que par le nombre d'interactions avec d'autres espèces (Saiz & Alados 2011 ; Raventos *et al.* 2012). En effet, le Brachypode rameux joue aussi un rôle important dans la nutrition des brebis, bien que de nombreuses annuelles montrent une valeur nutritive plus élevée (Tatin *et al.* 2013). Sa réinstallation dans les surfaces dégradées représenterait alors un bénéfice agro-économique pour les éleveurs (Dutoit *et al.* 2011).

Étonnamment, les études d'autres écosystèmes méditerranéens n'ont pas confirmé cette lente recolonisation. En effet, dans ces autres régions telle que la péninsule Ibérique, l'espèce se réinstalle rapidement après les incendies naturels et se rencontre fréquemment dans les habitats perturbés (Caturla *et al.* 2000 ; De Luis *et al.* 2004 ; Cassagne *et al.* 2011). Cela peut s'expliquer par sa forte capacité de repousse à partir de ses rhizomes, lui conférant une forte résilience aux perturbations et un avantage compétitif sur les espèces annuelles. Une forte recolonisation a également été mesurée même après une perturbation intensive du sol par le labour (Caturla *et al.* 2000).

Notre projet a donc visé à identifier les causes de la faible réinstallation de *Brachypodium retusum* dans les pelouses sèches méditerranéennes et en particulier dans la région de la plaine de la Crau.

Afin de comprendre les différentes capacités de colonisation observées chez *Brachypodium retusum*, nous avons dans un premier temps mesuré la différenciation des marqueurs neutres AFLP (polymorphisme de longueur des fragments amplifiés) dans 17 populations méditerranéennes. Dans un second temps, nous avons également testé l'adaptation à différents facteurs environnementaux dans le cadre d'une expérience en jardin commun. Nous avons ensuite analysé *in situ* les facteurs environnementaux susceptibles de limiter le recrutement, la croissance et la reproduction des plantules, notamment les effets du pâturage et du feu sur la régénération végétative ainsi que sur la reproduction sexuée de *B. retusum* adulte et de sa communauté végétale associée, et enfin, les effets de l'arrosage et du pâturage sur l'installation des plantules.

Cet article s'inscrit dans le cadre des travaux présentés à l'occasion du colloque REVER 10, qui s'est tenu en mars 2019 et dont l'article introductif de Dutoit *et al.* (2021) rappelle les faits marquants.



Fig. 1. — *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. cultivé en jardin commun – INRA Saint-Paul, Avignon. Crédit photo: C. Vidaller

L'ESPÈCE ÉTUDIÉE: *BRACHYPODIUM RETUSUM*

Le Brachypode rameux (Fig. 1) est une espèce pérenne rhizomateuse C3 adaptée à la sécheresse estivale (Contu 2013). Elle est répandue dans l'Ouest de la Méditerranée (Espagne, Sud de la France et Italie) mais est également présente dans sa partie Est (Grèce continentale, Crète, Turquie occidentale) (Catalán *et al.* 2015). *B. retusum* est une espèce pollinisée par le vent qui présente une faible autocompatibilité (Catalán *et al.* 2015). Il fleurit d'avril à juillet et montre une forte croissance clonale mais une faible propagation. Ses rhizomes forment un réseau dense près de la surface du sol, ce qui lui confère une grande tolérance aux perturbations en surface telles que les incendies ou le pâturage (Caturla *et al.* 2000).

Brachypodium retusum fait partie des premières espèces qui repoussent après les incendies et sa régénération n'est pas affectée par leur fréquence ou leur sévérité (Caturla *et al.* 2000; De Luis *et al.* 2004). En raison de son système rhizome-racine dense, l'espèce stabilise le sol (Cerdà 1998; Baets *et al.* 2008). *B. retusum* peut aussi faciliter le recrutement des plantules d'autres espèces en réduisant leur mortalité après incendie (Raventós *et al.* 2012). Ces résultats suggèrent donc que *B. retusum* est une espèce qui interagit en partie positivement avec les autres espèces (Saiz & Alados 2011).

ZONE D'ÉTUDE

La zone d'étude et d'échantillonnage destinée à l'analyse de la différenciation génétique comprend l'Espagne (Andalousie et Catalogne), l'Italie (Ligurie) et le Sud de la France (départements du Vaucluse, des Bouches-du-Rhône, du Gard, de l'Hérault et de l'Aude) (Fig. 2A). La zone d'étude principale dans le Sud-Est de la France (Fig. 2B) est caractérisée par un climat méditerranéen typique avec un ensoleillement élevé (plus de 3000 heures par an), un été chaud et sec et un hiver doux (température moyenne de 6,5 °C). La température annuelle est de 15 °C en moyenne et les précipitations maximales du printemps à l'automne (650 mm/an) (données Météo France, Vidaller *et al.* 2020).

Dans la zone d'étude principale (Fig. 2B), *B. retusum* est présent sur des sols calcaires riches en bases (RENDOSOLS) de basses montagnes dont le pH est compris entre 7,5 et 8,0 et sur des sols rouges méditerranéens (FERSIALSOLS) dont le pH est compris entre 6,5 et 7,5 (Baize & Girard 2008). Ces derniers sols proviennent d'anciens lits de grands cours d'eau (Rhône, Durance) et se caractérisent par une forte densité de pierres façonnées par ces cours d'eau (galets). Les brebis y ont pâturé depuis le Néolithique, mais l'histoire récente du pâturage n'est pas connue pour tous les sites échantillonnés (Badan *et al.* 1995; Leveau 2004).

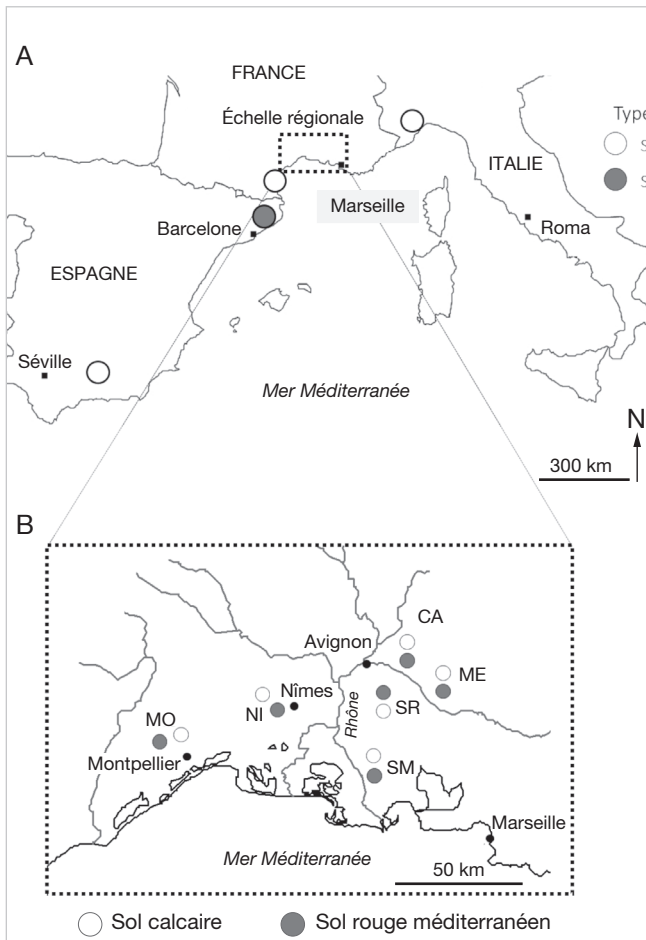


FIG. 2. — Carte d'échantillonnage des 17 populations ouest méditerranéennes de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. (A) et position de six sites d'échantillonnage comprenant chacun deux populations de types de sols différents dans l'échantillonnage régional (B). Abréviations : CA, Caumont ; ME, Mérindol ; MO, Montpellier ; NI, Nîmes ; SM, Saint-Martin-de-Crau ; SR, Saint-Rémy-de-Provence.

SITE EXPÉRIMENTAL *IN SITU*: LA PLAINE DE LA CRAU

La plaine de la Crau (population SM [Saint-Martin-de-Crau] sur sol rouge méditerranéen [Fig. 2B], Fig. 3), d'une superficie d'environ 600 km², est située dans le Sud-Est de la France (département des Bouches-du-Rhône; 43°33'N 4°52'E; 10 m au-dessus du niveau de la mer). Ce site a été utilisé comme système modèle pour tester l'influence de facteurs environnementaux *in situ*. La richesse floristique est élevée et représentative des écosystèmes de «steppe» méditerranéenne. Les espèces caractéristiques sont le Brachypode rameux (*Brachypodium retusum*) mais aussi le Thym (*Thymus vulgaris* L.), le Stipe chevelu (*Stipa capillata* L.) et l'Asphodèle d'Ayard (*Asphodelus ayardii* Jahand. & Maire). Les espèces végétales sont majoritairement communes, hormis deux espèces protégées (*Teucrium aristatum* Maire, Molin. & G.Tallon et *Asplenium sagittatum* (DC.) Bange) et un lichen endémique (*Squamarina conrescens* subsp. *cravensis* (Müll. Arg.)). Cependant, la «steppe» est caractérisée par une association végétale unique abritant une faune patrimoniale avec par exemple deux espèces d'insectes endémiques : le Criquet

rhodanien (*Prionotropis hystrix rhodanica* Uvarov, 1923) et le Bupreste de Crau (*Acmaeoderella perroti* (Schaefer, 1950)), une espèce d'oiseau exclusivement présent dans la plaine de la Crau sur le territoire français : le Ganga cata (*Pterocles alchata* (Linnaeus, 1758)), ou encore le Léopard ocellé (*Timon lepidus* (Daudin, 1802)) (Wolff et al. 2013). Cinquante pour cent de la surface du sol y est occupée par des galets limitant le recouvrement de la végétation (Bourrelly et al. 1983).

La Crau fait partie du paléo-delta de la Durance qui se jetait dans la mer Méditerranée et avait successivement recouvert la plaine de sédiments provenant des Préalpes il y a 650 000 à 70 000 ans (Devaux et al. 1983; Colomb & Roux 1986). L'histoire géologique et le climat méditerranéen ont formé un sol avec de faibles niveaux de fertilité, en particulier en phosphore et en potassium (Römermann et al. 2005). Le sol de la Crau est particulièrement peu profond (40-60 cm) avec une couche imperméable de poudingue (1 à 5 m de profondeur), ce qui n'est pas le cas sur d'autres sites présentant le même type de sol (Devaux et al. 1983). L'absence d'accès aux eaux souterraines augmente le stress dû à la sécheresse, limitant la croissance des plantes sur la plaine de la Crau.

Le pâturage des brebis s'y est généralisé il y a 4000 ans pendant la période romaine et s'est poursuivi du Moyen âge jusqu'à nos jours (Badan et al. 1995; Leveau 2004). La majeure partie de la plaine est intensément pâturée par 40 000 brebis en moyenne au printemps. Une grande partie de la végétation de «steppe» a été perdue à cause de l'irrigation (à partir du milieu du xv^e siècle) transformant les pelouses sèches en prairies de fauche utilisées pour la fenaison («La Crau verte»). La végétation relictuelle de la steppe «La Crau sèche» est classée comme réserve naturelle depuis 2001 et est intégrée dans un site du réseau Natura 2000 (FR9301595). Au xx^e siècle, une partie de la «Crau sèche» a été transformée en champs arables et en vergers. Aujourd'hui, seuls 20 % de la superficie initiale de la «steppe» sont encore intacts, ce qui représente 8600 ha, dont 5811 ha appartiennent à la réserve naturelle (Wolff et al. 2013).

COMPARAISON DE LA DIFFÉRENCIATION NEUTRE ET ADAPTATIVE CHEZ LA GRAMINÉE MÉDITERRANÉENNE *BRACHYPODIUM RETUSUM*

Dans notre étude, nous avons comparé les variations moléculaires et phénotypiques chez *B. retusum* afin d'analyser la différenciation génétique neutre, de tester les effets de la sélection sur la différenciation et d'identifier les principaux moteurs de la différenciation adaptative (Vidaller et al. 2020).

Des graines ou des feuilles de 17 populations de Méditerranée occidentale ont été collectées en France (14 populations), en Espagne (deux populations) et en Italie (une population) couvrant une grande partie de l'aire de répartition de l'espèce (Fig. 2A). La différenciation neutre des populations a été estimée à l'aide de 330 marqueurs AFLP pour un total de 322 individus génotypés. Le polymorphisme de longueur des fragments amplifiés (AFLP) est une méthode d'empreinte d'ADN efficace pour le génotypage, particulièrement lorsqu'on en sait peu sur le génome ou la génétique d'un organisme.



FIG. 3. — Écosystème de la plaine de la Crau – commune de Saint-Martin-de-Crau. Crédit photo : C. Vidaller (IMBE).

Un sous-ensemble de 13 populations françaises à l'échelle régionale a été échantillonné par paires, à proximité les unes des autres, sur des sols calcaires et rouges méditerranéens comme principaux types d'habitat (Fig. 2B). Ces populations ont été cultivées pendant deux ans dans un jardin commun, c'est-à-dire dans des conditions environnementales identiques pour mesurer les traits phénotypiques de la croissance végétative et de la reproduction. Nous avons calculé les valeurs de θ_{ST} (estimation de la différenciation neutre des populations) basées sur des marqueurs AFLP et des valeurs P_{ST} (estimation de la différenciation adaptative des populations) en utilisant les traits phénotypiques végétatifs et reproductifs. Le P_{ST} a été ensuite comparé au θ_{ST} .

Nos résultats ont montré une différenciation neutre globale, θ_{ST} (0,102 ; $P < 0,001$) qui indique une différenciation modérée mais significative entre les populations de la Méditerranée occidentale et ils ont révélé une différenciation des populations non françaises mais pas de schéma géographique clair pour ces populations. Concernant les populations du Sud de la France, le θ_{ST} moyen (0,072 ; $P < 0,001$) indique aussi une différenciation modérée et significative à l'échelle régionale. La différenciation pour les traits végétatifs (P_{ST} veg = 0,171 ;

$P < 0,001$) ainsi que pour les traits reproductifs (P_{ST} rep = 0,138 ; $P < 0,001$) révèle, quant à elle, une différenciation phénotypique significative entre les 13 populations (Fig. 4). Le P_{ST} des caractères végétatifs et reproductifs était supérieur au θ_{ST} , ce qui suggère que la sélection directionnelle a contribué à la différenciation entre les populations.

Nous avons également constaté une importante différenciation à l'échelle locale entre les types de sol mais la magnitude de la différenciation était beaucoup plus élevée à l'échelle régionale. La température moyenne de juillet et la fréquence des gelées hivernales ont été aussi identifiées comme les principaux facteurs de différenciation adaptative.

En conclusion, à l'échelle régionale du Sud de la France, la sélection divergente et la dérive ont été détectées en comparant la différenciation phénotypique et la différenciation moléculaire neutre. Le principal facteur de différenciation adaptative a été le climat, en particulier la température estivale et la fréquence des gelées hivernales. Les deux principaux types de sols de la région ont contribué de manière significative à la différenciation des populations mais expliquent beaucoup moins de variations que le climat et la dérive génétique à plus grande échelle. Une adaptation locale est donc hautement probable chez *B. retusum*.

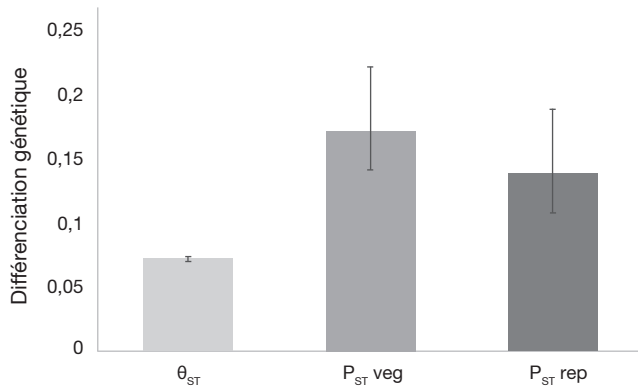


FIG. 4. — Différenciation neutre entre les populations (θ_{ST}) et différenciation adaptative des populations pour les traits végétatifs ($P_{ST\ veg}$) et reproductifs ($P_{ST\ rep}$) de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv.

Par conséquent, le ciblage de la provenance des plantes dans la restauration écologique doit tenir compte de ce modèle spatial et environnemental de différenciation des populations. Les semences locales prélevées sur le même type de sol devraient être préférées, bien que la proximité des populations sources semble plus importante que le type de sol correspondant.

DIFFÉRENCIATION ADAPTATIVE ENTRE LES POPULATIONS DE *BRACHYPODIUM RETUSUM*

L'objectif de cette deuxième étude était de mettre l'accent sur la différenciation adaptative des populations en caractérisant de façon approfondie l'échelle à laquelle se produit la différenciation entre populations ainsi qu'en identifiant si la différenciation est adaptative en termes de conditions de sol (recouvrement en galets/pierres), gestion (pâturage simulé par « clipping », une coupe au ciseau du feuillage) et humidité (germination en fonction de l'humidité du sol) (Vidaller *et al.* 2018).

L'échantillonnage structuré de douze populations provenant de six sites et de deux types de sol pour chaque site a été utilisé pour analyser la structure spatiale et environnementale de la différenciation des populations (Fig. 2B). Les sites d'échantillonnage diffèrent par l'intensité du pâturage et le climat. En sous-ensembles, nous avons analysé la réponse différentielle au recouvrement en galets/pierres, au pâturage et à l'humidité du sol.

Nos résultats ont montré qu'une différenciation significative entre populations a été mesurée à une échelle régionale de 30 à 200 km. Entre les principaux types de sol, de fortes différences environnementales ont été également mesurées à des échelles encore plus petites (10-20 km). Cependant, la différenciation entre les types de sol était plus faible que celle entre les sites, ce qui confirme l'influence majeure du climat et/ou de la dérive génétique sur la différenciation des populations.

Une forte variation de la capacité germinative a été mesurée entre des populations allant de 10 % (Ca, sol rouge méditerranéen) à 75 % (Ni, sol calcaire; Fig. 5). Les populations des sols calcaires et des sites les plus à l'ouest ont germé significativement mieux que celles des sols rouges méditerranéens et des

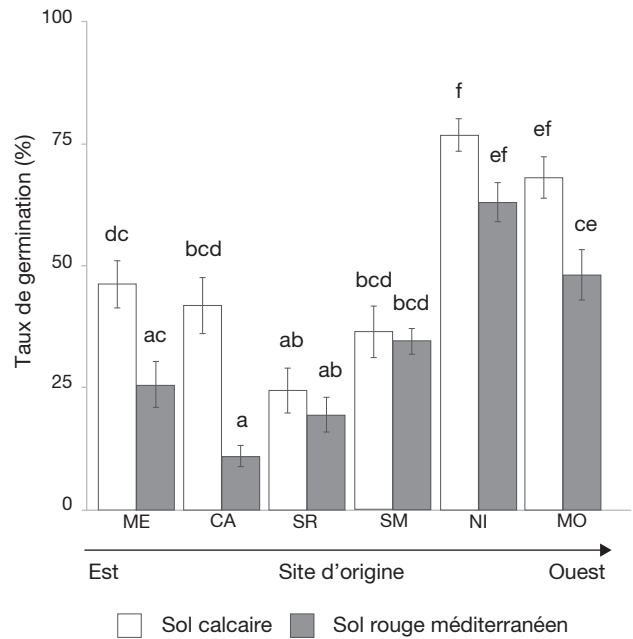


FIG. 5. — Différenciation pour la germination entre populations décomposée par le site d'origine et le type de sol au sein du site d'origine. Les lettres en minuscules indiquent des différences significatives ($P < 0,05$). Abréviations: CA, Caumont; ME, Mérindol; MO, Montpellier; NI, Nîmes; SM, Saint-Martin-de-Crau; SR, Saint-Rémy-de-Provence.

parties est de la zone d'étude. Le site et le sol d'origine ainsi que leur interaction ont donc eu une influence significative sur la germination. Nous avons également constaté des différences significatives entre les populations en ce qui concerne plusieurs traits morphologiques tels que la hauteur de la plante, son diamètre, la longueur des talles cumulés, le nombre et la longueur des feuilles, alors que la variation du nombre de feuilles par tige était faible. La différenciation des traits de croissance n'a pas diminué non plus au cours de la saison de croissance. Le site d'origine expliquait mieux cette différenciation que le type de sol.

Le recouvrement en galets a eu une influence positive sur l'installation et la croissance des plantules et les populations ont montré une réponse différentielle à la présence/absence de galets suggérant une adaptation à ce facteur environnemental. Cependant, nous n'avons pas pu établir un lien entre cette réponse et les différences environnementales des sites d'origine des populations testées. D'autres expériences seront donc nécessaires pour identifier les facteurs potentiels d'adaptation au recouvrement en galets (densité à la surface ou dans les différentes couches du sol).

La repousse après une coupe artificielle du feuillage et des talles « clipping » était plus élevée chez les populations de sols rouges méditerranéens (Fig. 6A, B) plus intensément pâturés suggérant que différents intensités de pâturage dans le passé ont sélectionné différents écotypes.

Dans une dernière expérimentation en chambre climatique, testant les taux de germination des populations en fonction d'une humidité du sol variable, *B. retusum* a montré une germination élevée même dans des conditions de sol sec, cependant les preuves d'une réponse différentielle des populations testées restent faibles.

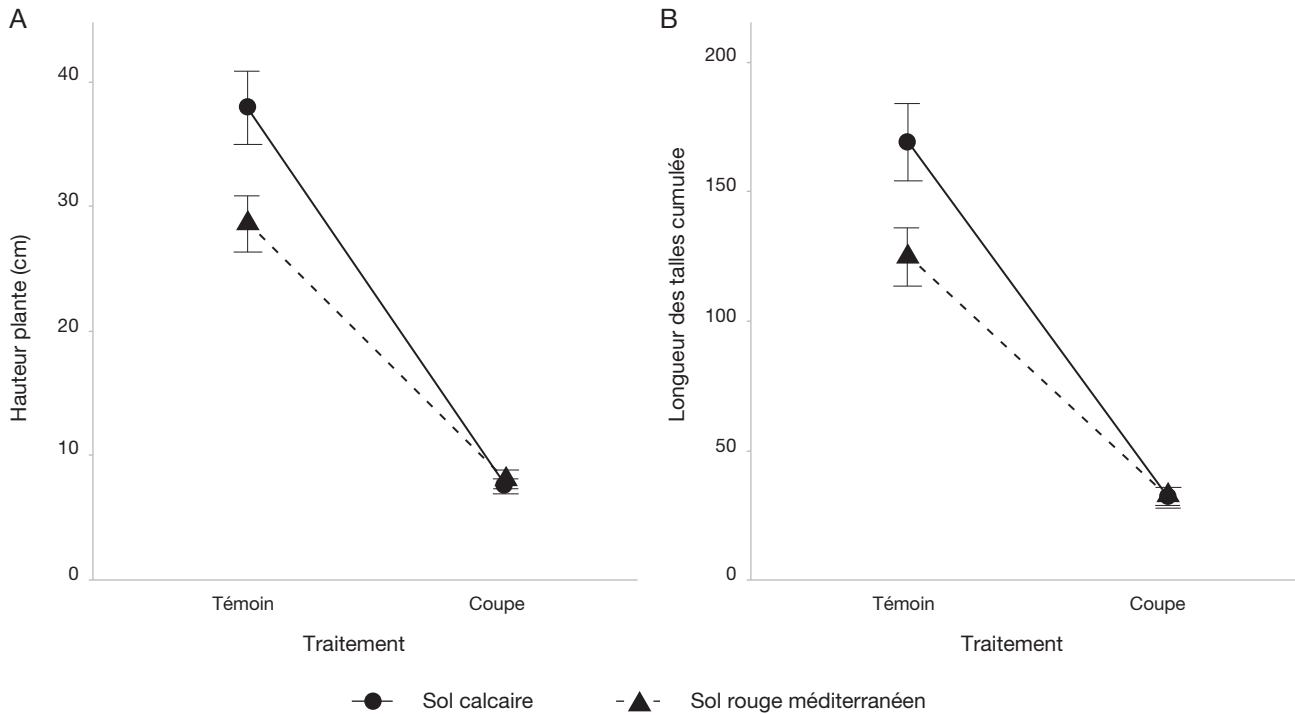


FIG. 6. — Réponse différentielle des populations de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. au pâturage simulé par clipping (valeurs moyennes \pm SE). L'interaction site d'origine \times coupe n'étant pas significative, seules les combinaisons sol d'origine \times coupe sont présentées. **A**, hauteur de la plante; **B**, longueur des tiges cumulée.

En conclusion, la connaissance de la différenciation entre populations et de l'adaptation aux facteurs environnementaux est cruciale pour prédire les processus de colonisation mais aussi pour améliorer le choix des semences en restauration écologique (McKay *et al.* 2005; Vander Mijnsbrugge *et al.* 2010). La différenciation adaptative entre les populations de *B. retusum* démontrée pour la germination et la croissance précoce pourrait avoir contribué à différents schémas de colonisation observés dans différentes régions méditerranéennes (Caturla *et al.* 2000; De Luis *et al.* 2004; Coiffait-Gombault *et al.* 2012). Ces résultats confirment que la provenance doit être soigneusement prise en compte en écologie de la conservation et restauration écologique impliquant la plantation ou le semis de *B. retusum*.

LE FEU AUGMENTE LA REPRODUCTION DE L'ESPÈCE DOMINANTE ET LA DIVERSITÉ DES PELOUSES SÈCHES MÉDITERRANÉENNES

Cette étude vise à comprendre les effets *in situ* du feu et du pâturage sur la croissance végétative et la reproduction sexuée de *Brachypodium retusum* adulte car la production de graines dans les populations sources potentielles peut largement influencer sur la disponibilité et le recrutement de plantules dans les sites de restauration adjacents. Ces facteurs ont également été testés sur la composition en espèces de la communauté végétale associée dans la steppe méditerranéenne de la plaine de la Crau (population SM sur sol rouge méditerranéen, Fig. 2B). En effet, le feu ne peut pas être proposé comme

outil de restauration pour augmenter la réinstallation de *B. retusum* sans tenir compte de ses effets sur la communauté végétale associée (Vidaller *et al.* 2019a).

Nous avons donc mis en place une expérience en split-plot (plan en parcelles divisées) testant les effets de la saison des incendies (fin d'hiver, été; Fig. 7) et du pâturage (pâturé et non pâturé depuis le début de l'expérimentation) sur le recouvrement, le nombre d'inflorescences, la production de graines et la germination de *B. retusum* dans des pelouses gérées de manière traditionnelle. Nous avons également analysé la composition et la diversité des espèces de plantes à l'aide de relevés de végétation. Les mêmes traitements « feu » ont été testés dans une seconde expérience parallèle dans des exclos à long terme abandonnés depuis 2000 en utilisant le même protocole de mesures. Celles-ci ont été réalisées pendant deux saisons.

Nos résultats ont montré que le feu a eu un effet principalement négatif pendant la première saison de mesures qui ont été réalisées peu de temps après les traitements. Cependant, lors de la deuxième saison de mesures, le feu a eu un effet positif sur plusieurs paramètres: *B. retusum* a montré une régénération rapide et significative après l'incendie, même si l'augmentation de son recouvrement n'a pas été plus rapide que chez les autres espèces de la communauté végétale. Néanmoins, les feux d'été ont augmenté la production des inflorescences et le nombre de graines par inflorescence (Fig. 8A). Au niveau de la communauté, le feu a considérablement augmenté sa richesse spécifique (Fig. 8C) et encore une fois, l'effet du feu d'été a été plus fort. L'exclusion de pâturage pendant deux saisons



FIG. 7. — Désherbeur thermique utilisé pour réaliser les feux expérimentaux, commune de Saint-Martin-de-Crau. Crédit photo : C. Vidaller (IMBE).

n'a eu qu'un effet mineur sur *B. retusum* et la communauté végétale (Fig. 8B, D). L'effet des deux traitements « feu » sur *B. retusum* était similaire pour les exclos à long terme. Dans ces exclos, le feu a entraîné un changement dans la composition des espèces de plantes en direction de la steppe gérée de façon traditionnelle.

En conclusion, les effets positifs concomitants du brûlage expérimental sur la reproduction de *B. retusum* et sur la diversité des pelouses sèches méditerranéennes suggèrent que le feu est un facteur important de la dynamique des communautés ainsi que des populations végétales. Les deux stratégies de repousse à partir des organes souterrains et de recrutement des plantules sont efficaces à court terme après un incendie puisque *B. retusum* n'a pas montré un meilleur recouvrement par rapport aux espèces annuelles après le feu. L'exclusion du pâturage à court terme (deux ans) n'a eu que peu d'effets sur *B. retusum* et la communauté végétale associée. Cependant, les exclos à long terme abandonnés 17 ans avant nos expériences ont montré de grandes différences par rapport à la steppe gérée traditionnellement, se traduisant par une reproduction inférieure de *B. retusum* et une richesse floristique inférieure. Dans ces systèmes abandonnés ou sous-pâturés, le feu a un effet particulièrement positif sur la performance de *B. retusum* et la richesse floristique et peut donc compenser l'absence de pâturage à long terme pour conserver cet écosystème.

FACTEURS LIMITANT L'INSTALLATION PRÉCOCE DE *BRACHYPODIUM RETUSUM* SUR DES SITES PERTURBÉS

Dans ce dernier volet, nous avons analysé les effets du pâturage et de l'arrosage sur le recrutement des plantules *in situ* sur la plaine de la Crau (population SM sur sol rouge méditerranéen; Fig. 2B). Une expérience en split-plot a été mise en place afin de tester les effets du pâturage et de l'arrosage initial

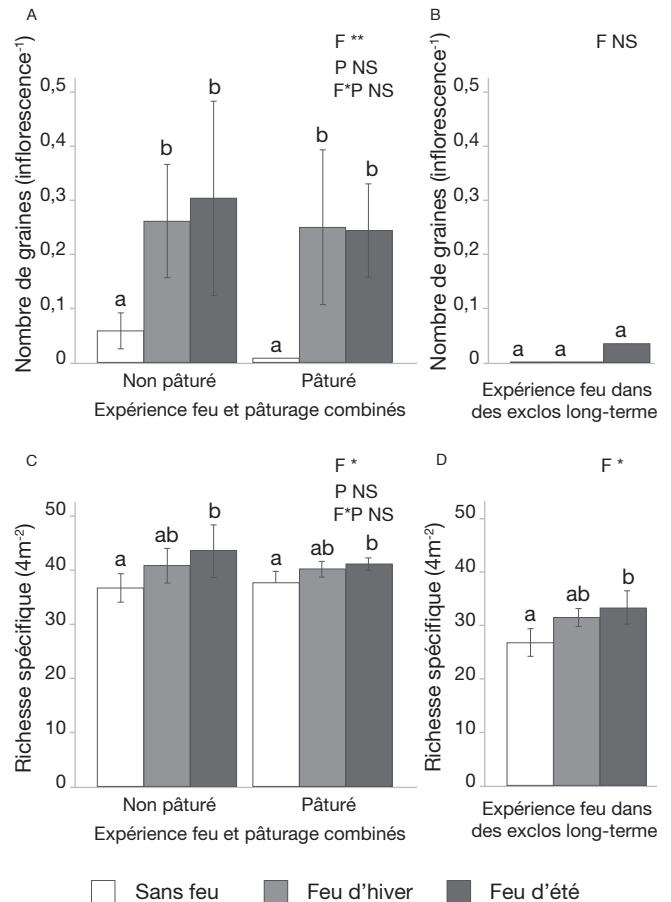


FIG. 8. — Effets du feu et du pâturage sur la reproduction de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. et sur la richesse spécifique de la communauté végétale associée (moyenne \pm SE) dans l'expérience feu et le pâturage combinés (A, C) et l'expérience dans les exclos à long terme (B, D) lors de la deuxième saison post-incendie année. A, B, nombre de graines par inflorescence; C, D, richesse spécifique. Les lettres en minuscules indiquent des différences significatives ($P < 0,05$). Abréviations: F, feu; F*P, interaction feu et pâturage; NS, non significatif; P, pâturage; *, $P < 0,05$; **, $P < 0,01$.

sur la germination *in situ* des graines. Les effets du pâturage et de l'arrosage initial ont également été testés sur la survie des plantules, la hauteur, la longueur des feuilles, le nombre de tiges, le nombre de feuilles et le diamètre des plantules pour les plantules transplantées initialement germées en chambre climatique (phytotron) et les plantules issues de graines semées *in situ* (Vidaller et al. 2019b).

Le pâturage a affecté négativement les taux de germination alors que l'effet de l'arrosage n'était pas significatif. À la fin de la période d'étude, la survie était de 49 % pour les plantules transplantées et de 36 % pour les plantules issues de graines après deux saisons de pâturage. Une interaction significative intéressante s'est produite entre le pâturage et l'arrosage. L'arrosage initial a eu un effet positif dans les parcelles pâturées en compensant les « perturbations » récurrentes induites par le pâturage (Fig. 9).

Le pâturage a également réduit de façon significative la hauteur des plantes, le nombre de feuilles et leur longueur, mais ces effets ont disparu six mois après la fin de la période de pâturage. Néanmoins, le pâturage a augmenté de façon

significative le nombre de talles, tandis que l'arrosage a eu un effet positif significatif attendu sur la croissance des plantules. À la fin de la période de suivi et après la deuxième saison de pâturage, son effet négatif sur les paramètres de croissance sont réapparues.

L'arrosage initial a eu un effet positif sur l'installation précoce des plantules, mais pas sur la germination indiquant que dans les pelouses sèches méditerranéennes, la deuxième étape du recrutement des plantules est limitée par la disponibilité en l'eau. Cependant, l'effet de l'arrosage a disparu après deux années de croissance à l'exception d'un taux de survie significativement plus élevé dans les parcelles pâturées et arrosées. Le pâturage avait un effet généralement négatif sur la germination *in situ* et sur l'installation des plantules au cours des deux premières années.

En conclusion, en restauration écologique, l'exclusion du pâturage dès le début des opérations et pendant au moins deux ans augmente la germination, la survie et la croissance des populations introduites (Buisson *et al.* 2015). Les exclos pourraient donc être suffisants pour éviter l'irrigation des parcelles pâturées. Dans le cas où la mise en place d'exclos est impossible, l'arrosage peut diminuer le stress lié au pâturage. Les plantules pré-cultivées en conditions optimales (chambre climatique) se sont ainsi mieux installées que les plantules issues de graines germées *in situ*. Cependant, l'effet était relativement faible pour la survie des plantules et l'installation des plantules *in situ* a été plus élevée qu'attendu. Des études antérieures ont en effet montré une très faible recolonisation des sites en restauration avec des populations sources adjacentes (Coiffait-Gombault *et al.* 2012). L'utilisation du semis dans des zones non pâturées et clôturées pourrait donc être conseillée en remplacement de l'arrosage dans les zones pâturées et de la transplantation. Il permettrait ainsi de réduire le coût économique et les impacts environnementaux des opérations de restauration.

CONCLUSION

L'analyse génétique à l'aide de marqueurs neutres AFLP a mis en évidence une différenciation entre populations relativement modérée voire faible mais néanmoins significative à l'échelle ouest-méditerranéenne et régionale (Sud de la France). Cette diversité génétique élevée suggère un flux important de gènes parmi les populations. Nous avons aussi démontré par la comparaison des marqueurs AFLP neutres et des traits phénotypiques qu'une partie de cette différenciation est adaptative. Les facteurs de différenciation principaux sont le climat, le type de sol, le recouvrement en galets/pierres, le pâturage et dans une moindre mesure l'humidité du sol. La différenciation adaptative a été particulièrement mise en évidence pour les traits phénotypiques essentiels à l'installation précoce, tels que la germination et le nombre de talles. Les mesures d'introduction de plantes en restauration écologique doivent donc prendre en compte la provenance, y compris la distance géographique et environnementale par rapport aux sites de restauration.

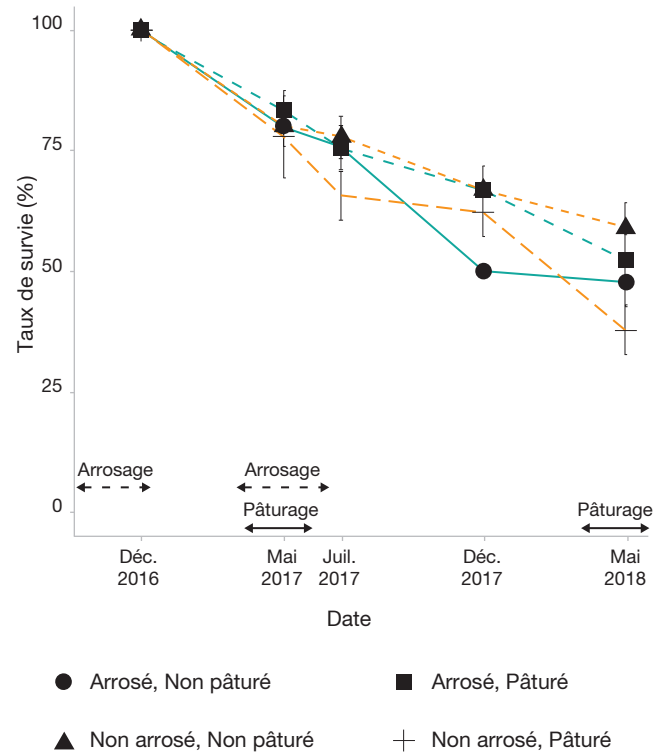


Fig. 9. — Effets de l'arrosage initial et du pâturage sur le taux de survie des plantules transplantées de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. (valeurs moyennes \pm SE). Interaction significative entre arrosage et pâturage : l'arrosage a un effet positif dans les parcelles pâturées.

Nous avons confirmé l'effet fort et majoritairement positif du feu sur les populations de *B. retusum* ainsi que sur les communautés. Bien que le recouvrement végétatif n'ait pas été plus rapide que la moyenne de la communauté, l'espèce avait déjà atteint son recouvrement pré-incendie après deux saisons et, en particulier, a augmenté la production de graines. Les incendies naturels favorisent donc la régénération des populations plus âgées par la repousse, mais aussi par un recrutement plus important de plantules sur les sites les plus ouverts après le feu. Lorsque les sites sont sous-pâturés ou abandonnés, les incendies pourraient remplacer le pâturage en restauration, notamment en tant que mesure de conservation afin de maintenir la structure et la richesse en espèces des communautés de pelouses sèches. Dans le cadre d'opérations de restauration écologique, les incendies pourraient également favoriser la colonisation naturelle par les populations locales encore existantes en augmentant la production de graines et les pluies de graines correspondantes sur les sites à restaurer (friches agricoles ou industrielles).

L'effet du pâturage a été moins positif qu'attendu. Les jeunes plantules ont montré une survie et une croissance plus faibles, dans le cas où le stress induit par le pâturage n'était pas compensé par l'arrosage initial. Deux années d'exclusion du pâturage n'ont pas affecté de manière significative le recouvrement et la reproduction des populations adultes. Cependant, l'abandon à long terme semble avoir un effet négatif sur *B. retusum* car les exclos datant de 2000 présentaient un recouvrement relativement plus faible et une production de graines également plus

TABLEAU 1. — Contribution de la thèse à l'écologie fondamentale et appliquée.

Théorie écologique	Écologie de la restauration	Restauration écologique
Différenciation modérée mais significative; différenciation adaptative principalement liée aux facteurs climatiques et à la gestion	Choix de l'origine des graines pour l'introduction de plantes	La proximité de la provenance est plus importante que de choisir le même type de sol
Facteurs environnementaux limitant la régénération des populations adultes + effets concomitants sur la communauté associée (feu, pâturage)	Gestion des facteurs limitants si les populations adultes sont présentes	Le feu est un outil potentiel de restauration pour augmenter la production de graines; le pâturage est nécessaire pour la préservation sur le long terme
Facteurs environnementaux limitant l'installation précoce après apport de graines ou de plantules (pâturage, arrosage)	Gestion des facteurs limitants en cas de semis dans des zones dégradées; choix entre semis et transplantation	L'exclusion du pâturage ou l'arrosage initial est nécessaire pour l'installation précoce; le semis <i>in situ</i> est viable

faible que les parcelles traditionnellement pâturées. L'arrosage initial a eu un effet positif sur les traits de croissance précoce alors que les différences n'étaient plus visibles au cours de la deuxième saison de croissance. Cependant, dans les parcelles pâturées, l'effet positif de l'arrosage sur la survie était encore significatif à la fin de la période d'étude, ce qui indique que l'arrosage peut compenser le stress induit par le pâturage. Ainsi, l'arrosage pourrait améliorer au final le recrutement et l'installation des plantules en cas de forte pression pastorale et de sécheresse. Si le stress, dû à la sécheresse, n'est pas important pendant la période d'installation – ce qui a été le cas pendant notre expérience – l'exclusion du pâturage pendant un ou deux ans pourrait être également la stratégie la plus efficace et opérationnelle pour améliorer le succès de l'installation de *B. retusum* (Tableau 1).

Remerciements

Ce travail a été soutenu par la région PACA (bourse de thèse) et l'université d'Avignon (Programme d'excellence). Nous remercions Alex Baumel, Marianick Juin, Hans Martin Hanslin, Yosra Ibrahim et Hervé Ramone pour leur collaboration sur ces différentes études. Nous remercions également les éleveurs de la plaine de la Crau, l'association régionale de protection de la nature (CEN-PACA) et la Réserve naturelle de la Crau pour les autorisations de mise en place des expérimentations ainsi que tous les personnels de l'IMBE pour leurs aides diverses. Nous remercions également les relecteurs pour leurs conseils constructifs.

RÉFÉRENCES

BADAN O., CONGÉS G. & BRUN J.-P. 1995. — Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia* 52: 263-310.

BAETS S. D., POESEN J., REUBENS B., WEMANS K., BAERDEMAEKER J. D. & MUYS B. 2008. — Root tensile strength and root distribution of typical Mediterranean plant species and their contribution to soil shear strength. *Plant and Soil* 305: 207-226. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9553-0>

BAIZE D. & GIRARD M. C. 2008. — *Référentiel pédologique*. Éditions Quae, Versailles, 405 p.

BLONDEL J. 2006. — The 'Design' of Mediterranean landscapes: a millennial story of humans and ecological systems during

the historic period. *Human Ecology* 34: 713-729. <https://doi.org/10.1007/s10745-006-9030-4>

BLONDEL J. & ARONSON J. 1999. — *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, 352 p. <https://doi.org/10.1080/0022293031000156213>

BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J. P., LOUIS-PALLUEL J. & ARCHILOQUE A. 1983. — Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau (Bouches du Rhône). *Biologie et écologie méditerranéenne* 10: 55-82.

BUISSON E., CORCKET E. & DUTOIT T. 2015. — Limiting processes for perennial plant reintroduction to restore dry grasslands: Perennial plant reintroduction in dry grasslands. *Restoration Ecology* 23 (6): 947-954. <https://doi.org/10.1111/rec.12255>

CASSAGNE N., PIMONT F., DUPUY J.-L., LINN R. R., MARELL A., OLIVERI C. & RIGOLOT E. 2011. — Using a fire propagation model to assess the efficiency of prescribed burning in reducing the fire hazard. *Ecological Modelling* 222 (8): 1502-1514. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.004>

CATALAN P., LÓPEZ-ÁLVAREZ D., DÍAZ-PÉREZ A., SANCHO R. & LÓPEZ-HERRÁNZ M. L. 2015. — Phylogeny and evolution of the genus *Brachypodium*, in VOGEL J. P. (éd.), *Genetics and Genomics of Brachypodium*. Springer International Publishing, Berlin, Heidelberg, New York: 9-38.

CATURLA R. N., RAVENTÓS J., GUARDIA R. & VALLEJO V. R. 2000. — Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.) in old fields of the Valencia region (eastern Spain). *Acta Oecologica* 21 (1): 1-12. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(00\)00114-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(00)00114-4)

CERDA A. 1998. — Soil aggregate stability under different Mediterranean vegetation types. *CATENA* 32 (2): 73-86. [https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(98\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(98)00041-1)

COIFFAIT-GOMBAULT C., BUISSON E. & DUTOIT T. 2012. — Are old Mediterranean grasslands resilient to human disturbances? *Acta Oecologica* 43: 86-94. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2012.04.011>

COLOMB E. & ROUX M. R. 1986. — La Crau, histoire Plio-Pléistocène. *Méditerranée* 58: 31-42.

CONTU S. 2013. — *Brachypodium retusum*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2013: e.T44393494A44505478. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2013-2.RLTS.T44393494A44505478.en>

DE LUIS M. D., RAVENTÓS J., CORTINA J., GONZÁLEZ-HIDALGO J. C. & SÁNCHEZ J. R. 2004. — Fire and torrential rainfall: effects on the perennial grass *Brachypodium retusum*. *Plant Ecology* 173 (2): 225-232. <https://doi.org/10.1023/B:VEGE.0000029321.92655.a6>

DEVAUX J. P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALLUEL J. 1983. — Notice de la carte phyto-écologique de la Crau (Bouches du Rhône). *Biologie et écologie méditerranéenne* 10: 5-54.

DIXON A. P., FABER-LANGENDOEN D., JOSSE C., MORRISON J. & LOUCKS C. J. 2014. — Distribution mapping of world grassland types. *Journal of Biogeography* 41 (11): 2003-2019. <https://doi.org/10.1111/jbi.12381>

- DUTOIT T., GALLET S., HECKENROTH A. & BUISSON É. 2021. — 2008-2019, plus d'une décennie d'échanges et de débats autour de la restauration écologique en France, in GOURDAIN P. (éd.), REVER 10 – 10^e Colloque du Réseau d'Échange et de Valorisation en Écologie de la Restauration, Paris, 19-21 mars 2019. *Naturae* 2021 (19): 271-276. <https://doi.org/10.5852/naturae2021a19>
- DUTOIT T., BUISSON É., FADDA S., HENRY F., COIFFAIT-GOMBAULT C. & JAUNATRE R. 2011. — Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne: impacts des changements d'usage et restauration écologique. *Sécheresse* 22: 75-85.
- LEVEAU P. 2004. — L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau: relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30: 25-33.
- MCKAY J. K., CHRISTIAN C. E., HARRISON S. & RICE K. J. 2005. — "How local is local?" – a review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restoration Ecology* 13 (3): 432-440. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00058.x>
- NAVEH Z. 1975. — The evolutionary significance of fire in the mediterranean region. *Vegetatio* 29 (3): 199-208.
- RAVENTÓS J., WIEGAND T., MAESTRE F. T. & DE LUIS M. 2012. — A resprouter herb reduces negative density-dependent effects among neighboring seeders after fire. *Acta Oecologica* 38: 17-23. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2011.08.004>
- RÖRMERMANN C., DUTOIT T., POSCHLOD P. & BUISSON É. 2005. — Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation* 121 (1): 21-33. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.04.006>
- SAIZ H. & ALADOS C. L. 2011. — Structure and spatial self-organization of semi-arid communities through plant-plant co-occurrence networks. *Ecological Complexity* 8 (2): 184-191. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2011.02.001>
- SAN MIGUEL A. 2008. — *Management of Natura 2000 habitats*. 6220* *Pseudo-steppe with grasses and annuals of the Thero-Brachypodietea*. European Commission, Madrid, 27 p.
- TATIN L., WOLFF A., BOUTIN J., COLLIOT E. & DUTOIT T. 2013. — *Écologie et conservation d'une steppe méditerranéenne: la plaine de Crau*. Éditions Quae, Versailles, 384 p.
- VANDER MIJNSBRUGGE K., BISCHOFF A. & SMITH B. 2010. — A question of origin: where and how to collect seed for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 11 (4): 300-311. <https://doi.org/10.1016/j.baaec.2009.09.002>
- VIDALLER C., DUTOIT T., IBRAHIM Y., HANSLIN H. M. & BISCHOFF A. 2018. — Adaptive differentiation among populations of the Mediterranean dry grassland species *Brachypodium retusum*: the role of soil conditions, grazing, and humidity. *American Journal of Botany* 105 (7): 1123-1132. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1116>
- VIDALLER C., DUTOIT T., RAMONE H. & BISCHOFF A. 2019a. — Fire increases the reproduction of the dominant grass *Brachypodium retusum* and Mediterranean steppe diversity in a combined burning and grazing experiment. *Applied Vegetation Science* 22 (1): 127-137. <https://doi.org/10.1111/avsc.12418>
- VIDALLER C., DUTOIT T., RAMONE H. & BISCHOFF A. 2019b. — Factors limiting early establishment of the Mediterranean grassland species *Brachypodium retusum* at disturbed sites. *Basic and Applied Ecology* 37: 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.baaec.2019.04.003>
- VIDALLER C., BAUMEL A., JUIN M., DUTOIT T. & BISCHOFF A. 2020. — Comparison of neutral and adaptive differentiation in the Mediterranean grass species *Brachypodium retusum*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 192 (3): 536-549. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz089>
- WOLFF A., TATIN L. & DUTOIT T. 2013. — La Crau, une steppe méditerranéenne unique en France?, in TATIN L., WOLFF A., BOUTIN J., COLLIOT E. & DUTOIT T. (éds), *Écologie et conservation d'une steppe méditerranéenne: la plaine de Crau*. Éditions Quae, Paris: 13-28.

Soumis le 13 décembre 2019;
 accepté le 31 juillet 2020;
 publié le 17 novembre 2021.