

Table des matières

Table des tableaux	10
Table des illustrations	11
Introduction générale	13
Objectifs de la thèse	16
Organisation de la thèse	17
Cadre conceptuel	20
La théorie des successions et les règles d'assemblages au cœur de l'écologie de la restauration	20
Structuration et dynamique de la communauté	20
Les perturbations et la résilience	22
Les successions	23
Les facteurs responsables de la structure et de la composition de la communauté	25
L'Écologie de la restauration et la restauration écologique	31
L'écosystème de référence	34
Site d'étude : La pseudo-steppe de la plaine de la Crau et ses faciès dégradés	35
Les écosystèmes steppiques méditerranéens	35
La plaine de la Crau	36
Méthode générale	40
Démarche de l'étude	40
Les outils d'analyse des données	41
Partie 1 : Etude de la résilience et des facteurs responsables de l'assemblage de la communauté végétale steppique	45
Résumé	47
Abstract	49
Introduction	50
Methods	53
Study area	53
Vegetation survey	54
Statistical analyses	55
Results	57
Effect of pipeline disturbance on soil characteristics	57
Structure and community composition changed by pipeline construction	58
Discussion	63
Disturbance impact on soil properties	63
Disturbance impact on plant community succession	63
Conclusion	67
Première inter-partie	69

Partie 2 : Réintroduction potentielle d'un maximum d'espèces de la steppe par transfert de foins	71
Résumé.....	73
<i>Abstract</i>	74
<i>Introduction</i>	75
<i>Methods</i>	78
<i>Study area</i>	78
<i>Protocol</i>	78
<i>Results</i>	83
<i>Soil nutrient status and plant community characteristics just after disturbance</i>	83
<i>Species richness</i>	85
<i>Vegetation composition among the different treatments</i>	86
<i>Comparisons of donor site, pipeline, steppe and cultivated hay samples</i>	87
<i>Discussion</i>	89
<i>Soil properties and consequences for restoration</i>	89
<i>Consequences of hay transfer for steppe community</i>	89
<i>Grazing effect</i>	91
<i>Conclusion</i>	92
<i>Appendix A</i>	93
Deuxième inter-partie	99
Partie 3 : Réintroduction d'espèces structurantes	101
Résumé.....	103
<i>Abstract</i>	105
<i>Introduction</i>	106
<i>Methods</i>	109
<i>Study area</i>	109
<i>Experimental design</i>	109
<i>Germination tests in laboratory</i>	111
<i>Field measurements</i>	111
<i>Statistical analyses</i>	112
<i>Results</i>	114
<i>Controlled germinations</i>	114
<i>Foundation species establishment</i>	114
<i>Foundation species impact on plant community</i>	115
<i>Complemental species establishment results</i>	118
<i>Discussion</i>	122
<i>Foundation species establishment and their impact on plant community</i>	122
<i>Impact of restoration protocol on supplemental species</i>	124
<i>Conclusion</i>	126
<i>Appendix B</i>	127
Troisième inter-partie	129

Partie 4 : Tests des interactions biotiques	131
Résumé.....	133
Introduction	134
Matériel et méthodes.....	139
Origine et caractéristiques des espèces testées.....	139
Dispositif expérimental.....	140
Analyses statistiques	144
Résultats.....	146
Caractéristiques des sols	146
Interactions biotiques et abiotiques	146
Discussion	156
Conclusions et perspectives	160
Discussion générale	163
Synthèse des résultats obtenus sur les règles d’assemblages de la communauté herbacée steppique	165
1. La production, la dispersion des graines et leur viabilité dans le sol.....	165
2. Les propriétés physico-chimiques du sol.....	166
3. Les interactions entre espèces végétales	167
4. Le pâturage ovin	170
La dynamique de la communauté herbacée steppique n’est donc pas un phénomène aléatoire	171
Synthèse des résultats obtenus en écologie de la restauration	173
Perspectives.....	177
Etudes à envisager pour approfondir les connaissances sur les règles d’assemblages...177	
Perspectives en écologie de la restauration	182
Bibliographie	183
Annexes	209
Annexe 1 : Article « Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne : impact des changements d’usages et restauration écologique »	211
Annexe 2 : Article « <i>Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction</i> »	222
Annexe 3 : Article « Restauration écologique en plaine de Crau Adaptation de la méthode du transfert de foin »	231
Annexe 4 : Article « Restaurer la végétation steppique par aspiration et transfert de foin : une technique qui promet »	238
Annexe 5 : Article « <i>Hay transfer and sowing structuring species: two complementary ecological engineering techniques to restore dry grassland communities</i> »	239
Annexe 6 : Article « Entre expérimentations scientifiques et veille écologique : comment évaluer des mesures d’atténuations proposées par une étude d’impacts ? Le cas de canalisations enterrées dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France) »	246

I

1

2

3

4

D

B

A

Table des tableaux

Table 1 : <i>Comparison (Kruskal-Wallis tests) of the soil parameters of the different areas.</i>	57
Table 2 : <i>Jaccard index results calculated on paired-samples of each area and for each year.</i>	60
Table 3 : <i>Results of student test on physical and chemical properties of soil environmental and vegetation data</i>	83
Table 4 : <i>Plant species recorded in each treatment..</i>	93
Table 5 : <i>Description of the different treatments tested in the experiment.....</i>	110
Table 6 : <i>Results of the analysis of repeated measures ANOVA performed on the richness data</i>	116
Table 7 : <i>Results of logrank analyses for each complemental species.....</i>	119
Table 8 : <i>T-test results with Welch correction performed on soil physical and chemical properties..</i>	127
Tableau 9 : <i>Détails du dispositif expérimental.....</i>	142
Tableau 10 : <i>Résultats des test-T des paramètres physico-chimiques des sols de friche et de steppe.</i>	146
Tableau 11 : <i>Comparaisons des indices d'interactions obtenus pour chacune des espèces matricielles en fonction des différents types de sol et en fonction du développement de B. retusum.</i>	148
Tableau 12 : <i>Comparaisons des indices d'interactions obtenus en 2009 pour chacune des espèces matricielles en fonction des différents types de sol et en fonction du pâturage de B. retusum mature.</i>	149

Table des illustrations

Figure 1 : Schéma contextuel de la thèse.....	16
Figure 2 : Schéma général d'organisation de la thèse.	19
Figure 3 : Evolution d'une communauté végétale herbacée depuis un stade pionnier jusqu'à un état d'équilibre. Les formes géométriques représentent l'amplitude des niches de différentes espèces.....	22
Figure 4 : Passage des différents états d'équilibres en fonctions des changements de paramètres environnementaux.	24
Figure 5 : Les principaux processus et filtres responsables de l'assemblage d'une communauté végétale	25
Figure 6 : Synthèse des relations entre l'écologie théorique, l'écologie de la restauration et la restauration écologique	31
Figure 7 : Modèle général décrivant la dégradation des écosystèmes et les trois voies majeures envisagées pour y remédier.....	33
Figure 8 : Localisation des sites d'étude dans la plaine de la Crau dans le sud est de la France.	36
Figure 9 : Ecosystème de référence et écosystème dégradé	45
Figure 10 : <i>Impact on the steppe vegetation of the pipeline built in 2006</i>	54
Figure 11 : <i>Location of survey sites along pipelines in the "Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau".</i>	55
Figure 12 : <i>Mean values of vegetation cover on new pipeline, old pipeline and on their adjacent steppe for each year of survey.</i>	59
Figure 13 : <i>Mean plant species richness per 4m² for each year of survey on each pipeline and steppe area.</i>	59
Figure 14 : <i>Species–environment biplot, presenting the results of the Canonical Correspondence Analysis (CCA) run on the vegetation surveys in 2004, 2007, 2008 and 2009 combined with soil parameters.</i>	62
Figure 15 : Filtres identifiés et manipulés pour comprendre l'assemblage de la communauté steppique et la restaurer	69
Figure 16 : Carrés expérimentaux avec et sans transfert de foin sur la steppe de référence et la canalisation en mai 2007.....	71
Figure 17 : <i>Experimental unit consisting of two plots in an area altered by pipeline construction</i>	79
Figure 18 : <i>Principal protocol stages (hay harvesting and sowing)</i>	80
Figure 19 : <i>Mean values of C:N, pH and CaO of steppe and pipeline soils</i>	84
Figure 20 : <i>PCA on soil physical-chemical properties, environmental, and vegetation variables for the three sites in 2007</i>	85

Figure 21 : Anova performed on the mean plant species richness of the different treatments in 2007, 2008 and 2009..	86
Figure 22 : Correspondence analysis run on the vegetation matrix at the three sites in 2007, 2008 and 2009.	87
Figure 23 : Friche expérimentale ayant reçue le semis d'espèces structurantes.	101
Figure 24 : Anova performed on percent cover of <i>Brachypodium retusum</i> , <i>Trifolium subterraneum</i> and number seedlings of <i>Thymus vulgaris</i> on dry grassland unsown and the different treatments on the ex-arable field in 2009.	115
Figure 25 : Repeated measures Anova performed on the mean plant species richness on the various treatments in 2008 and 2009	116
Figure 26 : Correspondence Analyses (CA) run on the vegetation matrix for all treatments, and sowed and unsown treatments and grazed and ungrazed treatments in 2008 and 2009.	118
Figure 27 : Mean percent of emerged and survival seedlings	121
Figure 28 : Filtres manipulés en conditions ex-situ	129
Figure 29 : Dispositif expérimental permettant de tester les interactions biotiques	131
Figure 30 : Valeurs moyennes de la biomasse totale de l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de <i>B. retusum</i> et selon son stade de développement (juvénile vs mature).	151
Figure 31 : Valeurs moyennes de la surface occupée par l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de <i>B. retusum</i> et selon son stade de développement et selon la coupe de <i>B. retusum</i> .	152
Figure 32 : Valeurs moyennes de la SLA de chaque espèce voisine selon la présence ou non de <i>B. retusum</i> et selon son stade de développement (pour <i>T. caput-medusae</i> , <i>L. strictum</i> , <i>E. pygmaea</i>) et selon la coupe de <i>B. retusum</i> (pour <i>A. ayardii</i>).	154
Figure 33 : Valeurs moyennes de la hauteur de l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de <i>B. retusum</i> et selon son stade de développement et selon la coupe de <i>B. retusum</i> .	155
Figure 34 : Synthèse des principaux filtres identifiés responsables de l'assemblage de la communauté steppique.	165
Figure 35 : Processus écologiques conduisant à la convergence.	168

Introduction générale

Dès le Néolithique, l'Homme a transformé la Nature en passant du statut de « chasseur - cueilleur » à celui de « cultivateur - éleveur ». Ce changement sociétal est le résultat de la sédentarisation et de l'augmentation démographique des populations humaines (Godelier 1978 ; Pison 1986). Dès lors, l'Homme a modifié les habitats naturels afin de disposer des ressources qui lui sont nécessaires pour satisfaire ses besoins. Les changements sociaux sont donc la base de la modification des écosystèmes et datent de fait de plusieurs millénaires (Lee 1992). Toutes les sociétés évoluent. Cette évolution s'exprime au travers de nouvelles connaissances techniques, de nouvelles situations économiques, sociales et par la création de nouveaux besoins ayant des répercussions directes sur les écosystèmes (Rossi 2006). Depuis le début du 19^{ème} siècle, l'avènement de l'ère industrielle a été un véritable bouleversement pour les sociétés mais aussi pour les systèmes écologiques. La surexploitation des ressources naturelles et énergétiques fossiles accompagnée de l'urbanisation, l'industrialisation et de l'intensification de l'agriculture ont conduit à la destruction et à la fragmentation de nombreux habitats dont certains présentaient une forte diversité végétale et animale (Kiviniemi 2008). La prise de conscience collective des services rendus par les écosystèmes et la biodiversité (support de la vie, production de biens et de ressources, régulation du climat, de l'air, services culturels, etc.) a permis ces dernières années que leur préservation mobilise tous les acteurs de la société (Costanza et al. 2007 ; Sell et al. 2007 ; Wendland et al. 2010 ; Schneiders et al. 2011 ; Sommerville 2011). Citoyens et politiques s'investissent donc dans cette démarche de préservation, mais la connaissance et la gestion de la biodiversité nécessitent l'intervention des scientifiques. La diversité biologique est au cœur des recherches en écologie, et ce bien avant que le terme biodiversité ne soit utilisé (Alard et al. 1998 ; Aubertin et al. 1998). Cette science de l'observation (Lévêque 2001) permet d'étudier la diversité animale et végétale à différents niveaux interdépendants : génétique, systémique mais aussi à l'échelle de la population, de la communauté, de l'écosystème ou bien du paysage, et dans des fenêtres spatiales et temporelles différentes. L'étude de ces différents compartiments permet ainsi de mieux préserver la biodiversité, mais certains écosystèmes ont déjà atteint une dégradation trop avancée qui ne permet plus leur restauration spontanée pour des pas de temps historiques et nécessite en conséquence une intervention humaine. Une nouvelle discipline est donc apparue et s'est rapidement développée au cours des années 1990 : l'écologie de la restauration. L'objectif de cette discipline scientifique est de

comprendre les lois, principes ou processus qui régissent le fonctionnement et l'assemblage des différentes communautés qui composent un écosystème afin d'initier ou de favoriser son rétablissement après qu'il ait subi une ou des dégradations. L'étude de l'assemblage des communautés comprend non seulement l'étude des interactions spécifiques mais aussi l'étude de l'impact des facteurs abiotiques qui influencent la structure et la composition de la communauté. Etant donné le rôle majeur que tiennent les organismes végétaux dans le bon fonctionnement des cycles biogéochimiques et des chaînes trophiques, la restauration écologique consiste généralement à appliquer des techniques et développer des approches qui favorisent la reconstitution des communautés végétales en vue de réhabiliter le fonctionnement des écosystèmes (Temperton et al. 2004).

Les écosystèmes méditerranéens figurent parmi les espaces naturels ayant subi les plus grands changements d'usage notamment ces derniers siècles (Groves & Di Castri 1991 ; Pausas & Vallejo 1999 ; Blondel et al. 2010). Les impacts de ces dégradations sont d'autant plus importants que ces régions sont caractérisées par une grande diversité spécifique et une importante présence d'espèces endémiques et/ou rares qui en font des « points chauds de biodiversité » à l'échelle mondiale (Médail & Quézel 1997). Parmi ces écosystèmes les plus menacés, figurent notamment les écosystèmes de pelouses sèches (Russi et al. 1992 ; Noy-Meir 1995 ; Bonanomi et al. 2006). Alors que ce type de milieu est étudié depuis longtemps dans le nord de l'Europe (Tansley 1939 ; Smith 1980 ; Hillier et al. 1990 ; Dutoit & Alard 1996 ; Willems 2001 ; Poschold & WallisDeVries 2002) ce n'est que récemment que les études sur ces écosystèmes se sont développées dans le sud (Puerto et al. 1990 ; Russi et al. 1992 ; Malo & Peco 1995 ; Lahav & Steinberger 2001 ; Peco et al. 2001 ; Peco et al. 2003 ; Peco et al. 2005 ; Hodgson et al. 2005 ; Buisson & Dutoit 2006 ; Buisson et al. 2006 ; Fadda et al. 2008 ; Henry et al. 2010). Ces études ont pu démontrer que même si la structure de ces communautés était plus ou moins semblable entre le nord et le sud, il existe cependant d'importantes différences notamment en termes de successions végétales. Les pelouses sèches du pourtour méditerranéen sont en effet caractérisées par une régénération très lente (Blondel & Aronson 1999 ; Römerman et al. 2005). Des études sont donc nécessaires pour comprendre les processus à l'origine de ces types de dynamiques successionnelles qui ne semblent donc pas liées uniquement au climat sec qui caractérise le bassin méditerranéen. La compréhension du fonctionnement de ces écosystèmes permettra ainsi la mise en place d'opérations de restauration et de gestion plus adaptées à ces milieux en dehors de la transposition des

modèles élaborés dans le nord de l'Europe. La pseudo-steppe de la plaine de La Crau située dans le sud-est de la France constitue un site atelier représentatif de ces écosystèmes, et ses formations végétales de pelouses sèches ont été utilisées comme modèle biologique pour nos recherches (Dutoit et al. 2011 (Annexe 1)).

Objectifs de la thèse

Ce travail de thèse est une contribution à l'écologie de la restauration appliquée à la végétation des écosystèmes herbacés méditerranéens. Il a pour double objectif fondamental et appliqué (1) de contribuer aux connaissances actuelles sur les règles d'assemblages des communautés herbacées méditerranéennes afin (2) de mettre au point et d'améliorer des protocoles de restauration écologique.

Au niveau scientifique la question fondamentale posée est la suivante :

Quels sont les filtres qui ont le plus d'importance dans l'agencement de la communauté herbacée steppique ?

Cette thèse se donne donc comme objectif principal d'apporter des éléments de réponse à cette question. Une première étape a cependant tout d'abord été d'identifier les filtres. Par la suite, des expérimentations ont été mises en place afin de mieux discriminer notamment les filtres de : dispersion, compétition, pâturage et changement trophique (Figure 1).

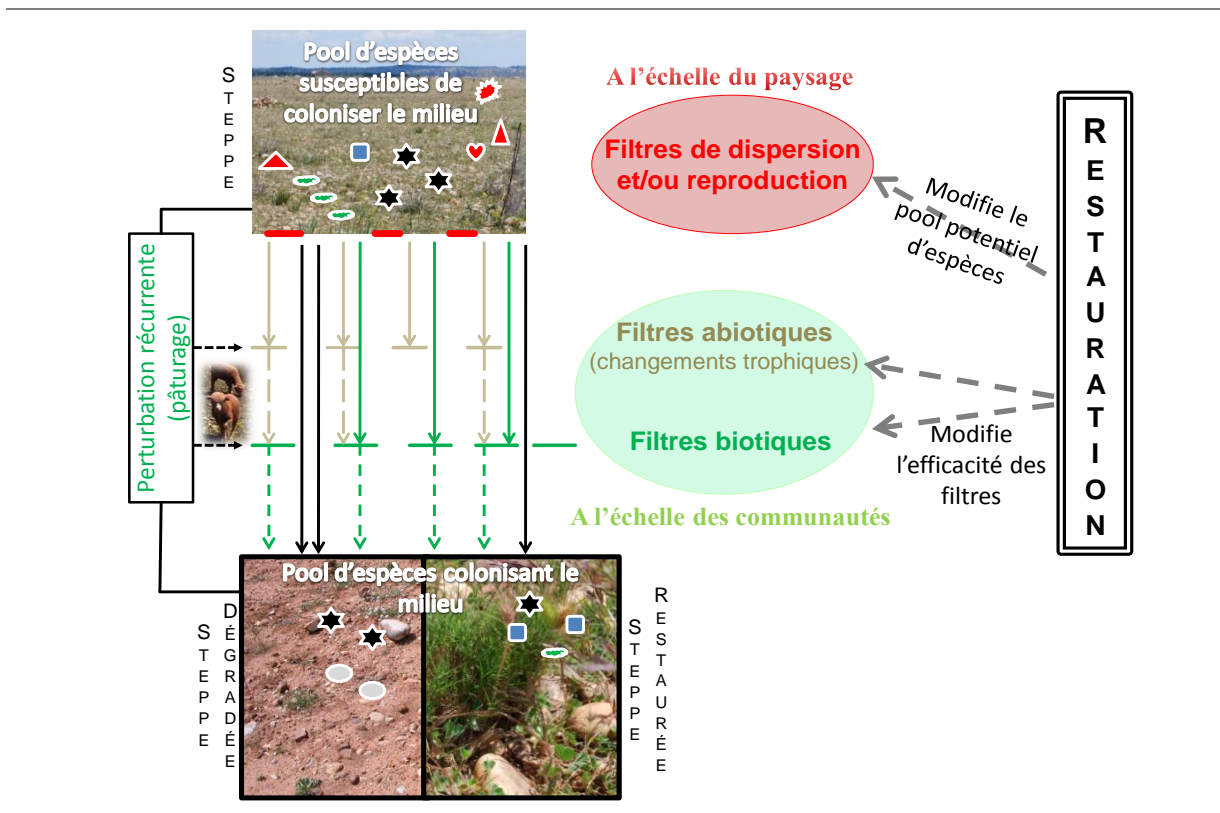


Figure 1 : Schéma contextuel de la thèse.

Organisation de la thèse

Comme de nombreux écosystèmes herbacées méditerranéens (Bonanomi et al. 2006 ; Le Houérou 2001), la plaine de Crau est un écosystème steppique qui a subi de nombreuses dégradations par les activités anthropiques, en particulier les cultures intensives et les ouvrages de génie civil (Römermann et al. 2005, Buisson et Dutoit 2006). Ce constat a initié ce travail de thèse structuré en quatre parties présentées sous forme d'articles qui répondent à nos différents questionnements (Figure 2).

Dans la **première partie** du manuscrit sont présentées la dynamique végétale de la steppe et sa capacité de résilience après une perturbation majeure d'origine anthropique correspondant à l'excavation de terres pour la mise en place de canalisations enterrées. Contrairement aux travaux de Römermann et al. (2005) conduits sur des friches culturales, cette perturbation modifie moins drastiquement les propriétés physico-chimiques du sol. Cette étude devrait permettre d'identifier des filtres potentiellement responsables de l'assemblage de la communauté végétale. L'article issu de ces travaux est en cours de révision après corrections majeures dans *Acta Oecologia*.

Les parties deux et trois ont pour vocation d'expliquer le rôle des filtres de dispersion, du changement trophique et du pâturage ovin traditionnel dans l'assemblage de la communauté. Leurs manipulations sont en effet des étapes nécessaires pour affiner la compréhension de la dynamique successionnelle de l'écosystème et ainsi initier sa restauration. Le filtre de dispersion a été abordé différemment selon deux plans expérimentaux et sur deux types de perturbations (parties 2 et 3).

La **deuxième partie** aborde ainsi la réintroduction d'un maximum d'espèces steppiques à partir de la méthode de restauration écologique de « transfert de foin » sur un site de steppe récemment perturbé par l'enfouissement d'une canalisation. Les résultats de ces travaux ont été publiés dans *Restoration Ecology*, 2011 (vol. 19, No. 201, pp. 214–222).

La **troisième partie** traite plutôt de la réintroduction par la méthode du semis d'une sélection d'espèces structurantes. Ce protocole a pour but d'accélérer la dynamique végétale d'une ancienne parcelle de steppe détruite à des fins culturales. La répercussion de ce protocole sur la communauté steppique a été évaluée par un semis de quatre espèces

steppiques sélectionnées. L'ensemble de ces travaux ont été synthétisé dans un article accepté avec révisions mineures dans *Applied Vegetation Science*.

La **quatrième partie** présente une expérimentation en conditions semi-contrôlées visant à comprendre comment certains filtres biotiques et abiotiques peuvent agir sur l'assemblage de la communauté et comment ils peuvent interagir entre eux. En particulier, cette partie a pour objectif de démontrer les variations des interactions spécifiques en fonction du régime de perturbation ancestral qu'est le pâturage ovin et en fonction de changements de ressources trophiques. Cet article sera soumis à la revue *Journal of Vegetation Science*.

Enfin, une discussion générale présentant une synthèse de l'ensemble de ces travaux clôture le manuscrit. Cette discussion aboutit sur les perspectives de recherches et de gestions envisageables sur l'écosystème steppique de la plaine de Crau et à l'ensemble des écosystèmes herbacés méditerranéens.

Avant de présenter les résultats de ces différentes expérimentations, la suite de cette introduction générale sera consacrée aux concepts et disciplines scientifiques auxquels fait appel ce travail ainsi qu'une présentation du site atelier, du modèle biologique et de la démarche scientifique mise en place aux cours de mes recherches doctorales.

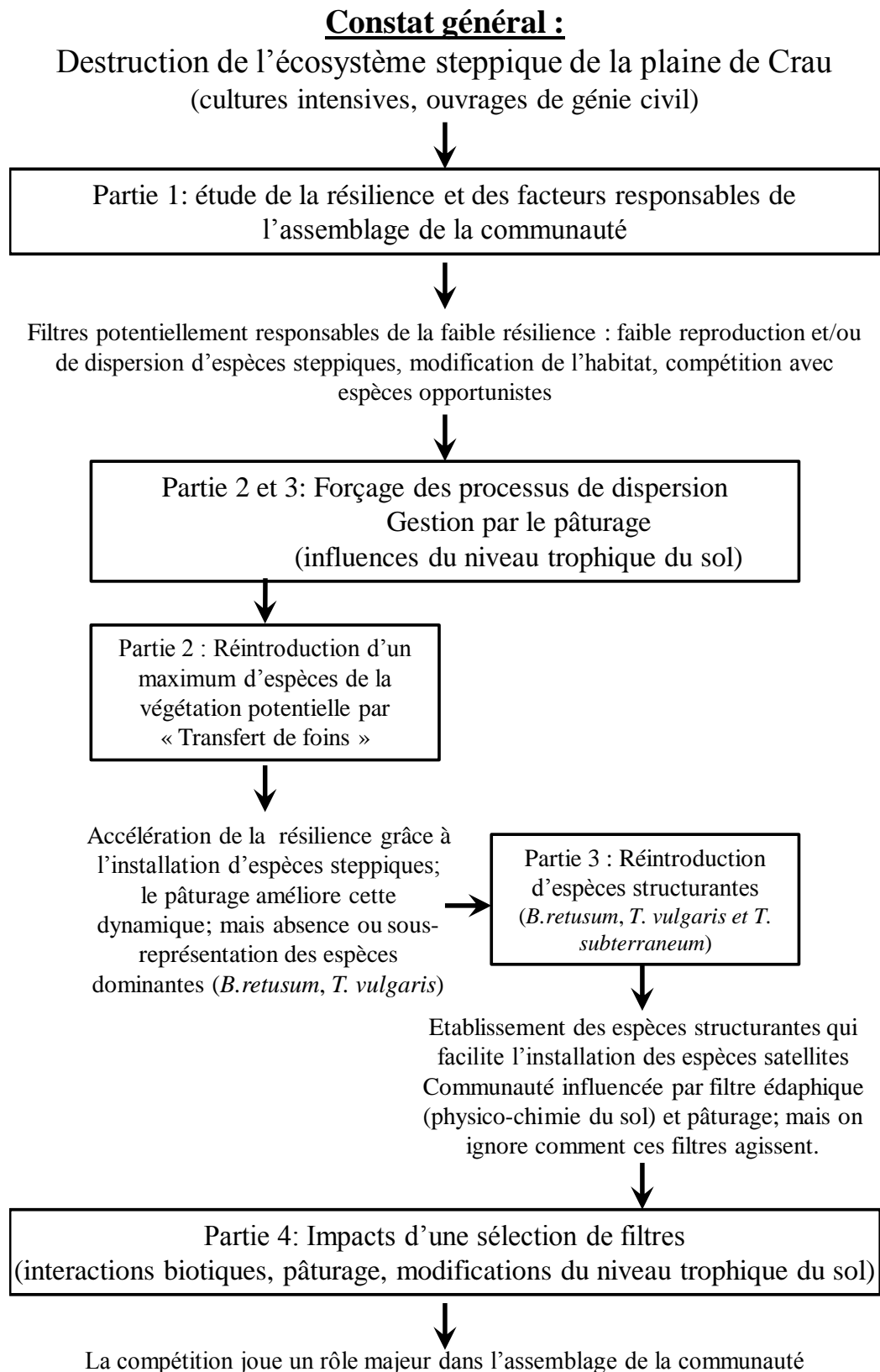


Figure 2 : Schéma général d'organisation de la thèse.

Cadre conceptuel

La théorie des successions et les règles d'assemblages au cœur de l'écologie de la restauration

La restauration écologique initie ou accélère l'assemblage d'une série d'espèces, elle est donc fondée sur la théorie des successions et les règles d'assemblages (Temperton et al. 2004 ; Cortina et al 2006 ; Cristofoli & Mahy 2010). L'étude de l'assemblage des communautés est nécessaire pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème. La compréhension de l'assemblage des espèces, des communautés et des écosystèmes et leur sélection parmi un pool d'espèces permet non seulement de déterminer les stratégies de gestion les plus pertinentes, mais aussi permet de piloter la succession vers un état désiré.

Structuration et dynamique de la communauté

Une communauté est un assemblage d'espèces dont l'organisation (distribution, composition, structure) est régit aléatoirement par des interactions abiotiques (climat, topographie), biotiques (facilitation, compétition, prédation) et des régimes de perturbation (e.g. incendies, fauches, labours, marées, etc.) (Lortie et al. 2004 ; Gaudet & Keddy 1988 ; Callaway & Walker 1997). Les processus responsables de la construction d'une communauté, appelés règles d'assemblages, sont souvent comparés aux processus utilisés dans la théorie de l'évolution, plus particulièrement à la sélection naturelle (Keddy 1992).

La communauté est une structure hétérogène où des espèces apparaissent et coexistent. A l'instar de nombreuses théories qui se focalisent sur une cause unique, la théorie de la coexistence des espèces est basée sur une combinaison de mécanismes régissant la structure des communautés (Kuang & Chesson 2010). Une communauté évolue en fonction des capacités physiologiques des espèces (Dislich et al. 2010) à s'adapter aux conditions environnementales et aux interactions biotiques (Shmida & Ellner 1984). En intégrant les dimensions spatiale et temporelle, on pourra distinguer différents modèles de structuration des communautés en fonction de l'apparition et de la coexistence des espèces et de leur stabilité dans la communauté. Pour les systèmes herbacés ouverts, on différencie quatre mécanismes principaux (Figure 3). Les deux premiers pouvant évoluer, on parlera de « non-equilibrium », les deux autres représentants des états stables on parlera d' « equilibrium » (Chesson & Case

1986). Ces mécanismes, pouvant également être décrits comme des états de la dynamique végétale se différencieront des uns des autres par la biomasse, la richesse spécifique et l'hétérogénéité (Alard & Poudevigne 2002 ; Chabrierie 2002 ; Henri 2009).

1) « *Non-equilibrium cooccurrence* » :

Dans un premier temps, l'écosystème récemment perturbé (stade pionnier) sera colonisé par les espèces à partir des réservoirs séminaux (banque de graines, pluie de graines). Leur installation s'effectuera dans un habitat qui ne sera pas saturé et dépendra de leur capacité à s'adapter aux conditions du milieu. Il présentera une faible hétérogénéité, biomasse et richesse spécifique.

2) « *Non-equilibrium coexistence* » :

Cet état intermédiaire qui suit le stade pionnier est conditionné principalement par les relations biotiques et en particulier par la réponse compétitive des espèces. Cet état est caractérisé par un chevauchement de l'ensemble des niches des espèces et présente une augmentation de la biomasse, de la richesse spécifique et de l'hétérogénéité.

3) « *Equilibrium coexistence* »

Cet état stable apparaît généralement suite à une perturbation mineure ou un apport en nutriments. L'exclusion compétitive qui régnait au précédent stade intermédiaire a conduit à une perte de richesse spécifique et d'hétérogénéité corrélée à une augmentation de la biomasse. Cette augmentation de la biomasse est généralement due à l'espèce dominante de la matrice qui a conduit à l'exclusion de nombreuses espèces.

4) « *Equilibrium cooccurrence* »

Cette alternative au stade précédent apparaît pour des communautés soumises à des perturbations récurrentes. L'installation des espèces est dépendante de ce régime de perturbation qui crée de nouveaux micro-habitats favorable au maintien des espèces. Ce stade est généralement décrit avec une hétérogénéité importante à petite échelle et une très grande richesse spécifique.

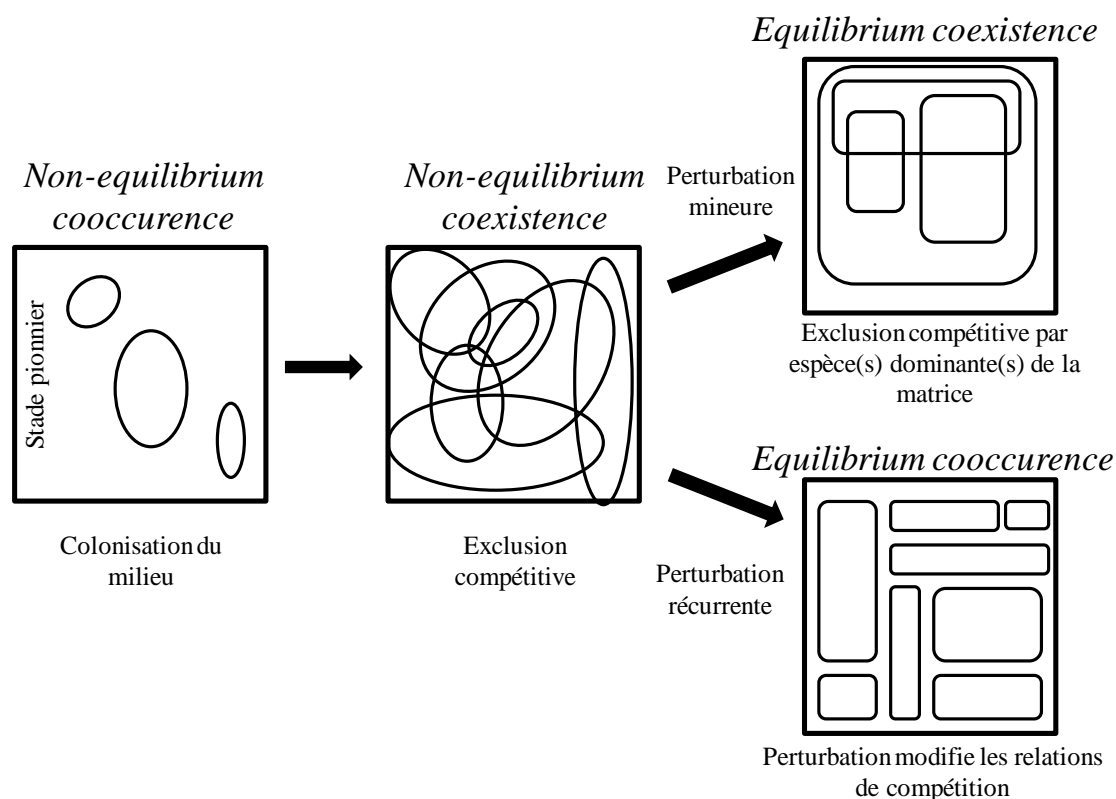


Figure 3 : Evolution d'une communauté végétale herbacée depuis un stade pionnier jusqu'à un état d'équilibre. Les formes géométriques représentent l'amplitude des niches de différentes espèces (modifié d'après Chabrierie 2002 et Alard & Poudevigne 2002).

Les perturbations et la résilience

Les perturbations sont des événements qui affectent tous les écosystèmes sur des échelles spatio-temporelles plus ou moins importantes (White & Jentsch 2004). Elles sont sources d'hétérogénéité en changeant les schémas d'organisation des communautés végétales (Vécrin 2003). White & Jentsch (2004) différencient les perturbations exogènes abruptes et ponctuelles, des régimes de perturbations à caractère continu souvent assimilés à des stress. Ces régimes de perturbations participent à l'évolution et donc à l'adaptation de la végétation à son milieu (Lavorel et al. 1997). Après perturbation, l'écosystème qui présente la capacité de récupérer une trajectoire de référence, en un intervalle de temps variable, est qualifié de résilient (Hirst et al. 2003). La notion de résilience est à dissocier de celle de la résistance qui est la capacité d'un écosystème à faire face à une perturbation (Holling 1973). Ces deux caractères sont mesurables dès lors que l'écosystème est susceptible de retourner à l'état antérieur à sa perturbation, en d'autres termes, qu'il n'a pas franchi un seuil d'irréversibilité. Dans le cas contraire, la restauration spontanée n'est plus possible.

Selon White & Jentsch (2004), lorsqu'un écosystème est affecté par une perturbation d'intensité plus ou moins forte, sa dynamique change suivant l'hétérogénéité des ressources disponibles et l'influence des relations biotiques au sein des différentes communautés d'espèces. Anticiper et ordonner les successions des communautés végétales nécessite donc une bonne connaissance des stratégies de réponse aux perturbations et au stress de chaque espèce (Barbaro et al. 2000). Une perturbation ne provoque pas pour autant une perte de diversité. Lorsqu'elle est modérée en termes de fréquence, intensité ou amplitude, elle permet aux espèces résidentes et aux espèces pionnières de coexister et ainsi favorise une plus grande richesse spécifique (théorie de la perturbation intermédiaire).

Les successions

Une succession végétale est décrite comme un processus évolutif progressif de l'installation d'espèces sur un milieu (Clements 1916). Il fait intervenir un enchaînement de stades intermédiaires, chacun associé à un cortège floristique particulier. Au cours du temps, la composition spécifique change et évolue vers un état d'équilibre ultime nommé climax (Clements 1916). Cette notion suscitera de nombreux débats opposant les défenseurs d'une « succession orientée » à ceux affirmant le rôle primordial du hasard (Gleason 1926) dans ce processus successional. Il existe une distinction entre succession primaire et secondaire : la première correspond à la colonisation d'un milieu ne présentant aucun sol; la seconde se met en place pour assurer un rôle de « réparation » des conséquences d'une perturbation (Vanpeene 1998).

Les points de vue concernant la dynamique végétale sont là encore très controversés. Certains scientifiques s'accordent à penser que la végétation tend à se stabiliser à l'état de climax (Clements 1916). Pour d'autres, la végétation évolue continuellement (Cooper in Génot 2006) ou bien elle change en passant par des états d'équilibres relatifs et temporaires successifs (*Alternative stable states*) (Gleason 1926 ; Suding et al. 2004 ; Schröder et al. 2005 ; Scott & Morgan 2011) (Figure 4). L'idée qu'une végétation tende à se stabiliser et devienne statique semble trop simpliste. En effet, en conditions naturelles le système peut être considéré comme ouvert s'il présente une capacité de réponse face à des perturbations extérieures. Aussi, la dynamique d'un écosystème s'organise et s'oriente suivant l'action des différents facteurs, souvent très nombreux et dont les actions sont difficiles à décomposer. Selon la contribution plus ou moins grande de ces facteurs dans la structuration de la végétation et selon l'échelle

spatiale et temporelle à laquelle on se place, la succession végétale va adopter une certaine trajectoire (Buisson 2006). Cette trajectoire pourra être influencée par le contexte paysager, les conditions locales, les processus stochastiques de colonisation et les perturbations (Turner et al. 1998 ; Cook et al. 2005 ; Cary et al. 2006). Ces paramètres et leurs interactions, difficilement modélisables, rendent la prédiction des trajectoires encore plus fastidieuse.

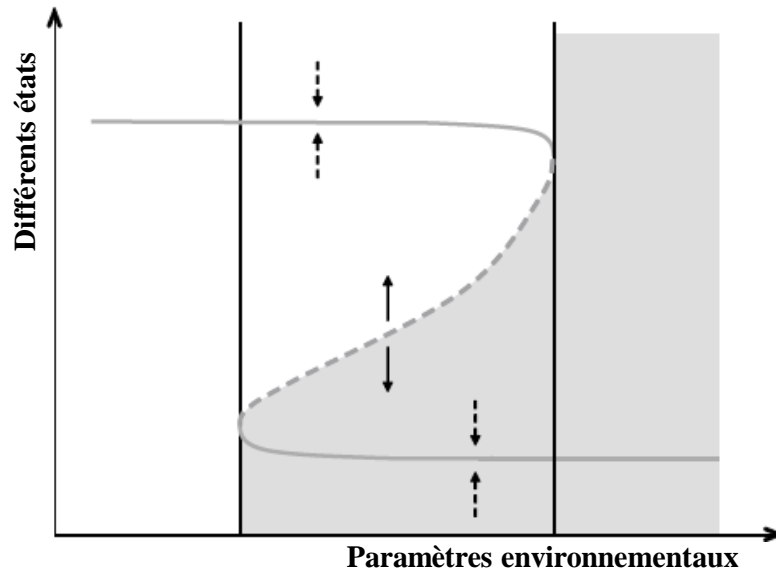


Figure 4 : Passage des différents états d'équilibres en fonctions des changements de paramètres environnementaux. Les états stables sont donnés par des lignes continues et l'état instable par la ligne en pointillés. La zone grisée claire montre l'état stable antérieur. Le point de retour possible est indiqué par les flèches pleines et les points de non retour par des flèches en pointillés (traduite et simplifiée d'après Schröder et al. 2005).

Nous l'avons vu précédemment, une perturbation entraîne une restructuration de l'écosystème. A ce titre, c'est un processus de réinitialisation dans le phénomène de succession écologique (Lévêque 2001). Néanmoins, certaines perturbations n'occasionnent pas pour autant un retour au stade initial de la succession. Les perturbations récurrentes telles que le feu, les inondations récurrentes ou la gestion par le pâturage, peuvent seulement engendrer un retour à un état antérieur, bloquer ou ralentir la dynamique successione (White & Jentsch 2004 ; Buisson 2011). La trajectoire ne sera donc pas forcément changée. Elle pourra se poursuivre pour atteindre l'équilibre qui était atteint avant la perturbation, on parlera à ce moment là de régénération.

Les facteurs responsables de la structure et de la composition de la communauté

Différents filtres agissent lors de la formation, la structuration et l'évolution d'une communauté (Callaway & Walker 1997). Ces filtres varient selon l'espace mais aussi le temps, ce qui crée des difficultés pour les répertorier et pour établir des schémas généraux de l'assemblage des communautés (Keddy 1992 ; Lortie et al. 2004) (Figure 5). Ils peuvent être des processus stochastiques, liés à des événements biogéographiques ou liés à des limites de dispersion, et opèrent en particulier à l'échelle continentale ou régionale (Lortie et al. 2004 ; Forey et al. 2010). A l'échelle locale, les filtres intervenant dans l'assemblage des communautés sont des interactions abiotiques et biotiques (Hraber & Milne 1997 ; Zobel 1997 ; Lortie et al. 2004 ; Sargent & Ackerly 2008 ; Roscher et al. 2009). Ils engendrent une adaptation des espèces traduite par des variations de leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques regroupés sous le terme de traits fonctionnels (Gross 2010 ; Liancourt et al. 2009).

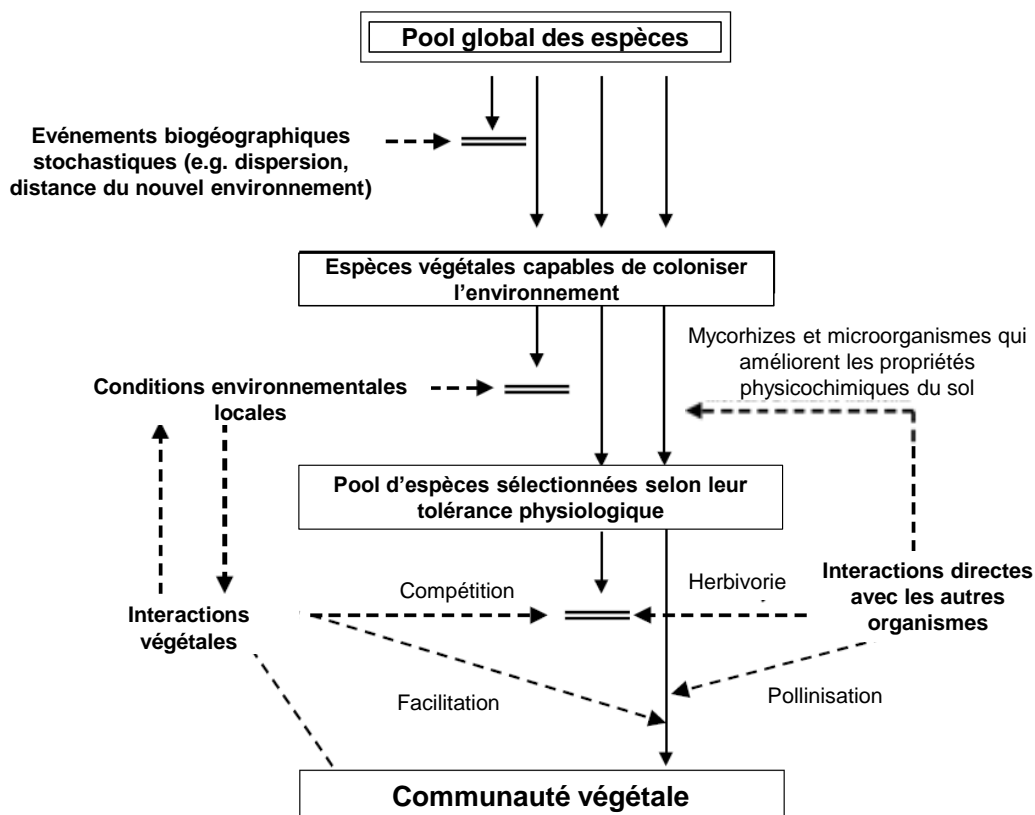


Figure 5 : Les principaux processus et filtres responsables de l'assemblage d'une communauté végétale (traduit d'après Lortie 2004)

La production et la dispersion des graines

L'absence d'une espèce dans une communauté peut être liée à un manque de graines, qui peut être dû à une limitation de la production ou de la dispersion de graines (Pärtel et al. 1998 ; Turnbull et al. 2000 ; Foster & Tilman 2003 ; Ekelinen & Virtanen 2005 ; Gross et al. 2005 ; Ehrlén et al. 2006 ; Viard-Crédat 2008). La dispersion est un paramètre à ne pas négliger dans l'étude d'une communauté car elle a un effet sur la richesse spécifique mais aussi sur la diversité génétique (Saatkamp 2009). De nombreux vecteurs sont susceptibles d'influencer la dispersion des graines tels que le vent, l'apésanteur, l'eau ou les animaux, chacun de ces vecteurs étant eux même soumis au contexte paysager (Munzbergová 2004).

Les interactions biotiques

Les filtres biotiques sont des interactions entre les différents individus dans une communauté ou un écosystème. Ces interactions peuvent intervenir entre espèces au niveau d'une même population (interactions intra-spécifiques), entre espèces de la même communauté (interactions interspécifiques) et entre espèces végétales et/ou animales au sein de l'écosystème. Les interactions peuvent avoir un impact négatif (compétition ou allélopathie) ou positif (facilitation) sur l'établissement et/ou la croissance des individus (Callaway & Walker 1997). Qu'elles soient négatives ou positives, ces interactions jouent un rôle primordial dans la structure et la dynamique des communautés (Holzapfel et al. 2006). On parlera d'interactions directes ou indirectes suivant si l'espèce, par son action sur l'habitat (e.g. modifications de l'intensité lumineuse, de l'humidité du sol, de la richesse en nutriments, de la température, de la structure et texture du sol) influencera directement la plante cible (interaction directe) ou si elle agira sur un troisième individu (animal ou végétal) qui modifiera à son tour ses relations avec la plante cible (interaction indirecte).

Compétition

La compétition est attribuée à des individus en concurrence pour la même ressource limitée (en quantité et/ou qualité), concurrence qui entraîne une modification de la survie, la croissance et/ou la reproduction (Begon et al. 1986 ; Keddy 1989). Pour les espèces végétales, ces ressources ne sont autres que l'eau, la lumière, les nutriments, l'espace et les pollinisateurs (Naeem et al. 1999 ; Brooker et al. 2008). La définition du processus de compétition a évolué au fil du temps, pour intégrer finalement une notion d'aptitude à la

compétition qui est la capacité à entrer en compétition avec des espèces supportant des perturbations importantes et la notion de réponse compétitive de l'espèce concurrente qui est la tolérance de cette compétition par les espèces voisines (Fayolle 2005). La compétition est mesurée principalement par l'effet compétiteur d'une espèce, défini comme un individu déprimant la capacité à entrer en compétition avec une espèce voisine (Goldberg 1990).

Facilitation

La facilitation est un concept ancien (Connell & Slatyer 1977 ; Boucher et al. 1982 ; Pickett et al. 1987), mais l'étude de ce type d'interaction ne s'est développée que tardivement avec l'émergence des théories modernes de l'écologie (Bruno et al. 2003). Cette interaction positive est considérée comme un facteur important dans la structuration des communautés végétales, en particulier dans des milieux soumis à des stress ou à des perturbations intenses (Maestre & Cortina 2004 ; Holzapfel et al. 2006). L'étude de ce processus permettrait de comprendre la répartition et la coexistence des espèces (Tilman 1982 ; Forey 2007) mais également certains processus évolutifs (Forey 2007 ; Pugnaire et al. 2011). Globalement la facilitation s'oppose à la compétition puisqu'il s'agit d'une amélioration de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction d'un individu permettant son établissement et/ou son maintien dans une communauté (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992 ; Humphrey & Schupp 2003). Cette facilitation peut s'exprimer au sens darwinien pour les espèces végétales comme une protection contre l'impact des herbivores, contre des espèces potentiellement compétitives, une amélioration des conditions climatiques et/ou une meilleure disponibilité de certaines ressources (Brooker et al. 2008).

En écologie de la restauration de nombreuses études sont menées sur les espèces facilitantes également appelées espèces nurses (Drezner 2006 ; Vandenberghe et al. 2009 ; Blanco-García et al. 2011). L'espèce nurse offre une amélioration des conditions de l'habitat qui permet l'établissement des plantules de cette espèce et/ou d'autres espèces de la communauté. Ces recherches s'effectuent dans le but d'exploiter leur potentiel facilitateur pour recouvrer la communauté (Padilla & Pugnaire 2006 ; Ren et al. 2008). La plupart des recherches sur ces espèces (plus de la moitié) ont été conduites dans des écosystèmes arides ou semi-arides (Pugnaire et al. 2011).

Les facteurs abiotiques

Les filtres abiotiques sont des filtres environnementaux qui nécessitent une adaptation physiologique des espèces pour tolérer ces contraintes (Levin & Muller-Landau 2000). Ces contraintes peuvent être de nature chimique ou physique (e.g. type de sol) et ont elles-mêmes un rôle dans les relations biotiques des espèces (Callaway & Walker 1997 ; Olofsson et al. 1999 ; Laughlin & Abella 2007 ; Rajaniemi & Allison 2009). La nature géologique du sol et le macroclimat sont principalement responsables de ces filtres, d'où l'importance des projets multidisciplinaires, alliant écologues, géologues, géographes, pédologues, climatologues pour une meilleure prise en compte de l'environnement dans l'évolution des systèmes biologiques (Lévêque 2001). Le relief et la nature du sol sont les facteurs abiotiques géologiques incontournables pour toutes études écologiques. La genèse des sols, l'altération de la roche mère et l'apport en matière organique, va influencer les propriétés des sols et en particulier les quantités de minéraux qui sont disponibles pour la vie des végétaux et des animaux. La réciproque a également été démontrée ; les végétaux et les animaux influencent la nature du sol. Les paramètres climatiques, tels que la température, l'insolation, les précipitations, le vent et l'humidité de l'air joueront donc un rôle direct ou indirect sur la répartition des végétaux et des animaux. En effet, le climat intervient également dans les phénomènes d'érosion qui déterminent les aspects du relief et la disponibilité en nutriments.

Les interventions humaines

Par sa place de super-prédateur (Regenstein 1985), l'Homme est au cœur de l'assemblage des communautés. Il est très difficile d'effectuer un inventaire exhaustif des activités anthropiques qui modifient la structure et la composition des communautés végétales ; de ce fait nous nous cantonnerons à développer ici les principales activités qui ont joué un rôle dans le cadre de nos travaux.

Le pâturage anthropozoogène

Le pâturage est un mode de gestion couramment utilisé pour maintenir des écosystèmes ouverts. Cette pratique ancestrale peut être considérée comme une perturbation récurrente ayant un rôle dans la productivité, la diversité, le fonctionnement, la dynamique et la structure de nombreux écosystèmes (Sala et al. 1986 ; Dutoit & Alard 1995 ; Farris et al. 2010 ; Faust et al. 2011 ; Marion 2011 ; Reid et al. 2011 ; Rossignol et al. 2011). Le type de troupeau

(ovin, caprin, équin ou bovin), la période, la fréquence et l'intensité du pâturage influenceront différemment ces paramètres (Boschi & Baur 2007 ; Stewart & Pullin 2008 ; Carilla et al. 2011).

Les principales actions des herbivores sur un habitat pouvant conduire sa modification sont le prélèvement de biomasse végétale, le piétinement et le dépôt d'urine et de fèces. Outre leur impact direct sur les plantes (perte de biomasse, dépression de vigueur, élimination d'espèces, modification banque de graines), ces différentes actions du pâturage peuvent avoir des effets sur l'environnement abiotique (lumière, fertilité) et biotique (notamment ils provoquent des phénomènes de facilitation et de compétition) (Dhillon 1995 ; Marion 2011 ; Faust et al. 2011 ; Carilla et al. 2011 ; Dreber et al. 2011).

Les changements d'usage des terres au cours de ces dernières décennies ont conduit à la disparition de la gestion traditionnelle de certains écosystèmes par le pâturage extensif. En région méditerranéenne, l'abandon de cette pratique a engendré une perte de biodiversité et la disparition de certains paysages (Peco et al 2006 ; Farris et al. 2010). Néanmoins, ce type de gestion est perpétué dans certaines régions pour son caractère économique et culturel comme dans le cas de la plaine de La Crau.

Les cultures

Par définition, l'agriculture est l'ensemble des travaux utilisant et/ou modifiant le milieu naturel pour la production de végétaux et d'animaux utiles à l'Homme. Les cultures ont donc engendré une destruction considérable et une fragmentation importante des habitats naturels au cours des siècles (Hilty et al. 2006). Ce type de phénomènes s'est accéléré après la seconde guerre Mondiale suite à la mise en place des nouvelles politiques agricoles. Aujourd'hui, l'agriculture est le premier facteur anthropique à contrôler la biodiversité en Europe de l'Ouest. C'est également l'activité considérée comme la première menace sur la biodiversité en France, notamment par le fait que les zones agricoles représentent 60% du territoire français. Les activités agricoles, et particulièrement les pratiques intensives, sont considérées comme des perturbations sur les écosystèmes (Buhk et al. 2007 ; Swinton et al. 2007). L'irrigation, le labour, la fertilisation et les traitements phytosanitaires sont les principales pratiques liées aux cultures intensives et participent aux bouleversements dans les communautés végétales et animales. En revanche, lorsque les cultures sont pratiquées de

manière traditionnelle, elles sont responsables de l'existence et du maintien de milieux riches en espèces et permettent la préservation des espèces messicoles qui tendent à disparaître (Dutoit et al. 2005 ; Saatkamp et al. 2009).

Le génie civil

En France, les opérations de génie civil, telles que la mise en place de canalisations, la création de routes, d'autoroutes, de pistes de ski, de barrages, de carrières, constituent l'une des principales causes de destructions des écosystèmes prairiaux (Muller et al. 1998 ; Sawtschuk et al. 2011). Ces différentes perturbations engendrent une dégradation des sols mais aussi des changements irréversibles de la végétation. Ces chantiers offrent également l'opportunité aux espèces exotiques de coloniser ces milieux impactés (Putwain et al. 1982 ; Webb 2002). Au vue de l'augmentation et de la généralisation de la mise en place de canalisations souterraines à l'échelle mondiale (Sovacool 2009 ; Yang et al. 2010) et de la facilité d'étudier ce type de perturbation sur notre écosystème nous avons choisi de développer cet aspect dans cette thèse.

L'Écologie de la restauration et la restauration écologique

La restauration écologique a été définie comme le processus qui assiste l'autoréparation d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit (SER 2004). L'écologie de la restauration est donc la discipline scientifique sur laquelle se base la pratique de la restauration écologique. Elle fournit les concepts, les modèles et les informations techniques à partir desquels travaillent les praticiens. En d'autres termes, c'est la discipline scientifique qui permet de passer certaines frontières ou front de sciences de l'écologie théorique grâce aux études d'écosystème restaurés et/ou de ceux qui sont en cours de restauration (Clewett & Aronson 2010). Il existe ainsi un lien fort entre la recherche fondamentale en écologie et la restauration écologique appliquée. Les clés de la réussite d'une opération de restauration réside en effet dans l'identification et la manipulation des facteurs abiotiques et biotiques (Palmer et al. 1997 ; Suding et al. 2004) qui régissent l'assemblage des communautés ; l'ensemble de ces communautés composant l'écosystème. Complémentairement, l'étude et la pratique de la restauration peuvent aider à tester les bases des théories écologiques et contribuer ainsi à la connaissance fondamentale sur les écosystèmes, les communautés et les organismes (Harper 1987 ; Bradshaw 1987 ; Palmer et al. 1997 ; Young et al. 2005 ; Falk et al. 2006) (Figure 6).

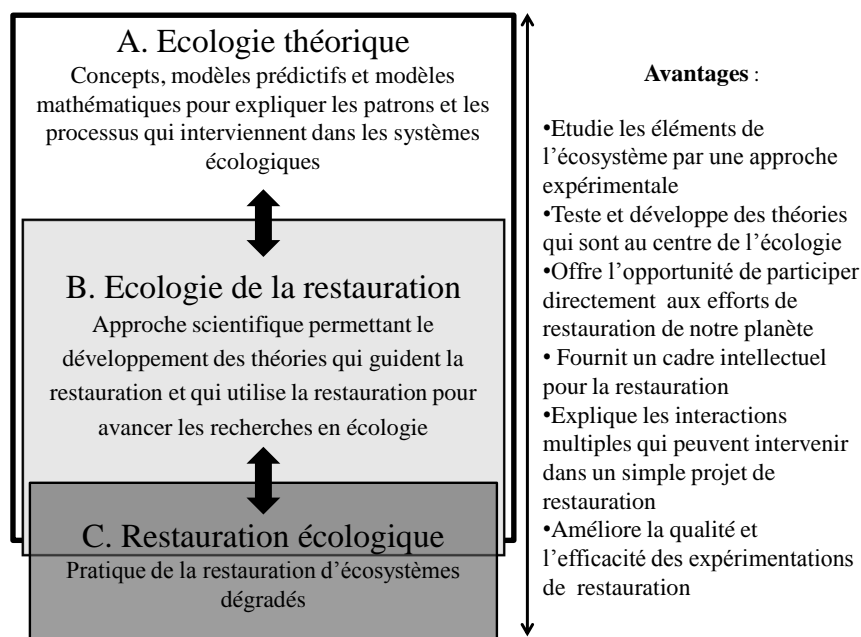


Figure 6 : Synthèse des relations entre l'écologie théorique, l'écologie de la restauration et la restauration écologique (modifiée d'après Falk et al. 2006)

Plusieurs termes viennent préciser les différents objectifs d'interventions en restauration écologique : rajeunissement, réhabilitation, récupération, *réclamation* et réaffectation (Figure 7). Cette différenciation de terminologie vient de la difficulté de recouvrer une parfaite réplique du passé (Clewell & Aronson 2010). Chacun de ces mots répond à un objectif différent. Le rajeunissement d'un écosystème a pour but de le faire revenir à un stade de succession antérieur à celui dans lequel il se trouve (Muller et al. 1998, Vecrin 2003). La réhabilitation permet à l'écosystème de retrouver, aussi rapidement que possible, certaines de ses fonctions principales (productivité et services) sans pour autant viser le retour de toutes les espèces indigènes (Aronson et al. 1995 ; Clewell & Aronson 2010). La « *réclamation* » (ou récupération) restaure également les fonctions de l'écosystème sans se préoccuper de la structure et de la composition des communautés, mais à la différence de la réhabilitation, elle a une quête sociale plus large telle que la stabilisation d'un terrain, l'assurance de la sécurité publique ou l'amélioration esthétique d'un paysage (SER 2004). La réaffectation transforme quant à elle l'écosystème pour un nouvel usage de type économique, cette approche permet ainsi de faire abstraction de l'état initial de l'écosystème ; on parle également de renaturation ou de revégétalisation quand il n'y a pas de référence à un écosystème passé, à une exploitation durable ou à une action en faveur de la biodiversité pour le nouvel écosystème reconstruit (Aronson et al. 1993 ; Clewell & Aronson 2010). Ce dernier type de démarche nécessite des apports permanents d'intrants sous forme de fertilisants, d'eau ou d'énergie (Aronson et al. 1995).

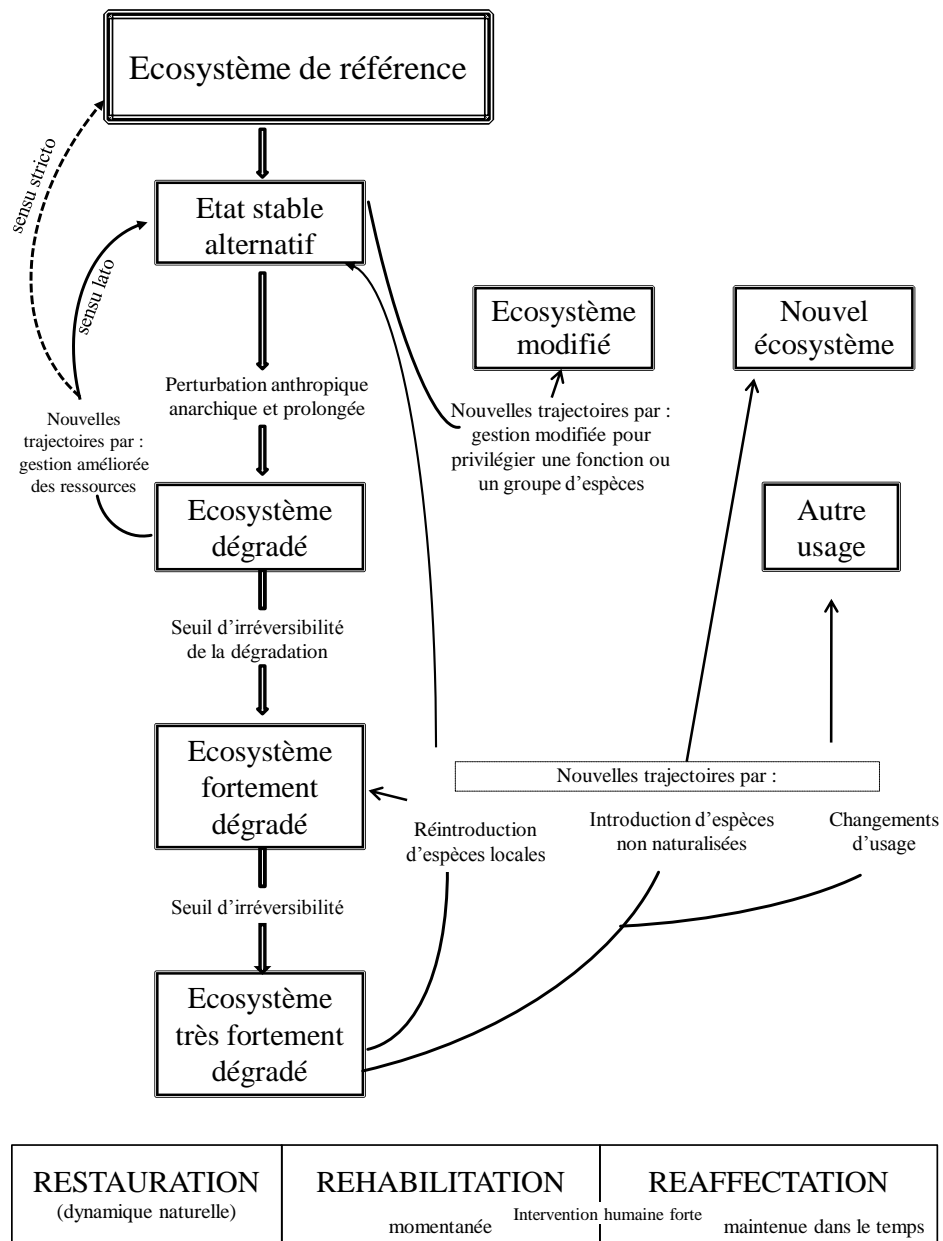


Figure 7 : Modèle général décrivant la dégradation des écosystèmes et les trois voies majeures envisagées pour y remédier (modifié d'après Aronson et al. 1995).

L'écosystème de référence

L'écosystème de référence est un outil de base en restauration. Il sert non seulement de modèle dans le projet de restauration mais pourra aussi être utilisé pour évaluer la réussite du projet (SER 2004). Cet écosystème est généralement l'écosystème historique (Wagner et al. 2000 ; Falk et al. 2006). Ce modèle décrit au niveau des composantes biotiques et abiotiques grâce à diverses sources d'informations (cartographie, photographie, paléoécologie, ouvrages,...) est l'état stable de l'écosystème avant perturbation anthropique (Egan & Howell 2000). Le choix de cet écosystème peut également être guidé par des besoins économiques, sociaux et/ou culturels (Wagner et al. 2000). Même si la prise en compte de ces différentes dimensions complexifie le choix de l'écosystème de référence elle reste importante pour assurer la réussite et la pérennité des projets (Cairns 2000 ; Moreira et al. 2006). La subjectivité de cette notion d'écosystème de référence a engendré une véritable controverse. Plusieurs états stables au cours de la trajectoire successioneuse pourront en effet être pris comme référence (Cortina et al. 2006). On peut donc se poser la question de quelle est la véritable légitimité d'un écosystème de référence lorsqu'il est issu d'une sélection conduite dans un panel d'écosystèmes existants mais aussi susceptibles d'exister lorsqu'on intègre au modèle de référence les changements futurs notamment liés au réchauffement climatique et/ou aux activités économiques et besoins sociétaux (Choi 2007). Afin d'harmoniser le langage des scientifiques, philosophes, gestionnaires, décideurs politiques ou organisations non gouvernementales qui débattent sur les termes de sauvage (*wild*) et de naturel (*natural*) sans réussir à s'accorder sur leurs définitions, Naeem (2011) propose une nature « authentique » (*authentic nature*), dans la même démarche nous pourrions peut-être proposer un écosystème « authentique » qui est un écosystème stable fournissant un ensemble de fonctions et de services.

Site d'étude : La pseudo-steppe de la plaine de la Crau et ses faciès dégradés

Les écosystèmes steppiques méditerranéens

Une importante diversité biologique et une grande richesse spécifique caractérisent les écosystèmes herbacés naturels et semi naturels (Liebrand & Sykora 1996 ; Pärtel et al. 1998 ; Willems 2001 ; Alard et al. 2005 ; IUCN 1998). Malgré ces caractéristiques qui témoignent de leur importance, ces écosystèmes ont été au 20^{ème} siècle, et sont toujours, soumis à certaines activités humaines qui provoquent leur destruction et leur fragmentation (Bakker & Berendse 1999 ; Bischoff 2002 ; Burnside et al. 2002 ; Poschlod & Biewer 2005 ; Buisson & Dutoit 2006). En région méditerranéenne, l'origine de ces écosystèmes est notamment liée aux contraintes climatiques et aux activités anthropiques (Le Houérou 1969 ; Dutoit et al. 2011). Si les contraintes climatiques (notamment la pluviométrie) ont un rôle prépondérant dans leur origine on parlera alors de steppe (Le Houérou 2001). Par contre, si l'Homme durant plusieurs siècles, avec des pratiques agricoles tel que le pâturage, associées aux contraintes édaphiques, détermine cette formation, on utilisera alors plutôt le terme de pelouses sèches. Il est cependant parfois difficile d'établir la part de chacun de ces facteurs dans l'assemblage des communautés (Henry 2009). On utilisera alors dans notre cas, le terme de pseudo-steppe afin de souligner l'aspect paysager de la formation végétale tout en s'affranchissant de l'aspect lié à « l'impact anthropique » (Devaux et al. 1983 ; Henry et al. 2010). La surface de ces écosystèmes a été drastiquement réduite ces dernières décennies et ne couvre en effet plus que 3 700 000 ha dans la partie orientale du bassin méditerranéen (“*Dehesas*” en Espagne; “*Montado*” au Portugal; “*Crau*” en France) et 63 000 000 ha en Afrique du nord (Le Houérou 1995). Face à la menace de la disparition de ces espaces naturels, les scientifiques s'accordent sur le besoin de les étudier et de les protéger. Leur protection ne consiste pas à les mettre « sous cloche » mais consiste à maintenir ou alors rétablir un mode de gestion appropriée.

La plaine de la Crau

Situation géographique

Située dans le département des Bouches-du-Rhône, dans le sud-est de la France, la plaine de Crau (43°33'N, 4°52'W) forme un triangle isocèle de 30 km de côté entre les villes d'Arles, de Salon-de-Provence et de Fos-sur-Mer couvrant 60 000 ha. Cette vaste étendue est limitée par des barrières géographiques, qui sont au nord la chaîne des Alpilles, à l'est l'étang de Berre, à l'ouest le delta de la Camargue et au sud la mer Méditerranée (Figure 8).

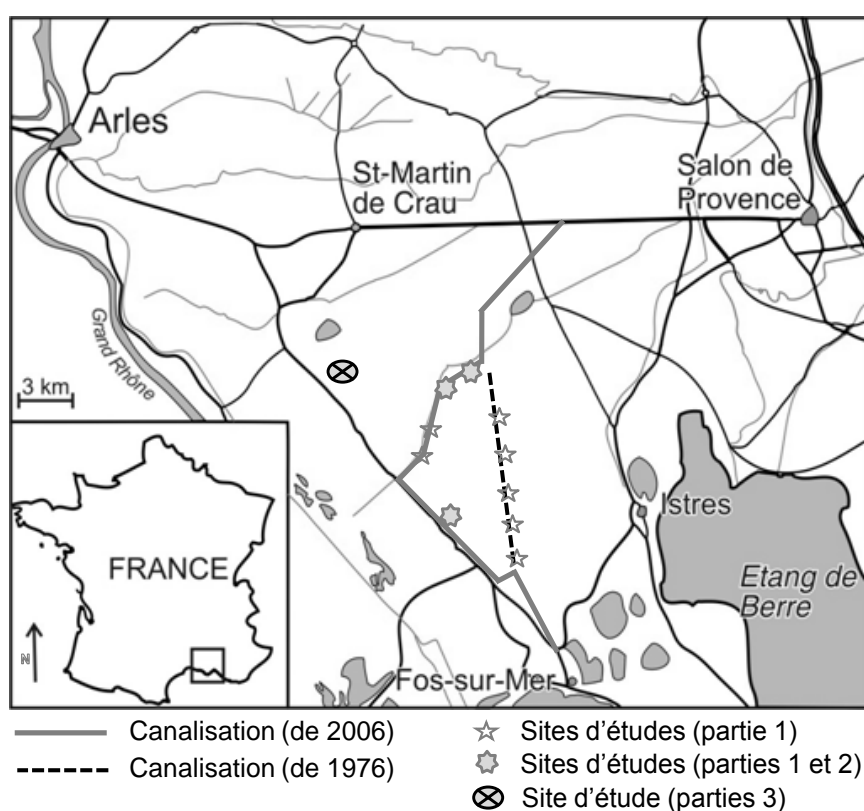


Figure 8 : Localisation des sites d'étude dans la plaine de la Crau dans le sud est de la France.

Le climat

La plaine de Crau est soumise au climat méditerranéen caractérisé par une sécheresse et une chaleur estivale prononcées et un hiver doux. L'ensoleillement est important (plus de 3000 heures de soleil par an) et les précipitations annuelles sont faibles (en moyenne 400 à 500 mm par an). Elles se répartissent essentiellement en automne et au printemps sous la forme

d'épisodes pluvieux pouvant être intenses et qui compensent leur faible fréquence (moins de 100 jours par an).

Le vent souffle environ 334 jours par an. Le vent dominant est le mistral, il arrive du nord ouest et se présente sous forme de bourrasques pouvant atteindre plus de 100 km/h.

Nature du sol

Ancien delta de la Durance, la plaine de Crau est recouverte de 40 à 70% de galets (Bourrelly et al. 1983) qui ont été arrachés aux massifs alpins et transportés pendant près de 600 000 ans par ce fleuve (Devaux et al. 1983). Sous cette couverture caillouteuse, se trouve un sol à horizon brun à brun-rouge à texture limono-sableuse lessivé et décalcifié qui présente de nombreux cailloux (environ 40%). Ce sol peu profond de type rouge fersiallitique est limité à 40-60 cm (Römermann et al. 2005) par un poudingue imperméable (matrice calcaire appelée localement "taparas") pouvant mesurer plusieurs mètres. Sa nature est acide (pH d'environ 6.5), il présente de faibles niveaux de fertilité et un déficit en phosphore et en potassium (Römermann et al. 2005 ; Gonzalez Pech 2010).

Modèle biologique : La communauté végétale steppique

La pseudo-steppe de la plaine de la Crau présente une végétation herbacée rase, sans aucune espèce arborée, laissant apparaître de nombreux espaces de sols nus. Appelée localement *Coussouls* ou *Coussous* (terres de parcours), cette association unique en France est dénommée par les phytosociologues *Asphodeletum fistulosi* (Molinier & Tallon 1950). Elle se compose de plus de 50% d'espèces annuelles et est dominée par quelques espèces pérennes notamment *Brachypodium retusum* (représentant 50% de la biomasse végétale), *Asphodelus ayardii*, *Thymus vulgaris*, *Stipa capillata*, *Lavandula latifolia*. Ce type de formation végétale est semblable aux steppes semi-arides d'Afrique du Nord (e.g. pelouses à stipes) et de la composante herbacée de quelques formations steppiques du Sud de l'Europe occidentale telles que la « *Dehesas* » en Espagne ou le « *Montado* » au Portugal. Ces différentes formations se distinguent les unes des autres par leur composition floristique (San Miguel Ayanz 2008).

Histoire et dynamique

La végétation de la plaine de la Crau, et en particulier l'absence d'espèces arborées, est le résultat d'une combinaison de facteurs climatiques, édaphiques et anthropiques ; ces deux derniers étant directement liés à l'histoire de cet environnement (Henry 2009).

Nous l'avons vu précédemment, cette plaine s'est formée au cours des temps géologiques sur l'ancien delta de la Durance. La présence passée de cette rivière est ainsi responsable de la topographie plane de la Crau et des particularités de son sol. Le sol est caractérisé par la présence d'un poudingue qui empêche les espèces végétales d'accéder à la nappe phréatique sous-jacente (Devaux et al. 1983). Cette contrainte combinée aux conditions climatiques méditerranéennes à caractère aride en période estivale, pourraient expliquer à elles seules le fait que seules les espèces herbacées accompagnées de quelques petits chamaephytes (lavande, thym, germandrée) ont colonisé cet espace. Mais une contrainte supplémentaire apparaît dès le Néolithique : la pratique du pâturage ovin itinérant. Cette activité pastorale multiséculaire a ainsi participé à la formation de ce paysage ouvert. Aujourd'hui environ 100000 brebis continuent à parcourir cet espace (Gonzalez Pech 2010) de la fin du mois de février au début du mois de juin (parfois également quelques semaines en automne), et maintiennent ainsi ce faciès de pelouse rase (Henry 2009).

Même si la gestion de la communauté steppique a été conservée pour ces formations végétales, on ne peut pas en dire autant de l'intégralité de l'écosystème. En effet, dès le 16^{ème} siècle, l'Homme a commencé à transformer ces terres considérées comme pauvres et arides en terres fertiles grâce à l'installation d'un réseau de canaux d'irrigation acheminant l'eau de la Durance (Rainaud 1893 ; Molinier & Tallon 1950). Cet apport d'eau et de limons a permis la mise en place d'un système agricole plus productif : les prairies de fauche. De nouveaux systèmes de cultures ont pris place au cours des siècles, notamment le maraîchage, la céréaliculture et l'arboriculture. A ces changements d'usage agricole, se sont rajoutées des installations militaires et industrielles en lien avec la faible démographie de cet espace. L'ensemble de ces aménagements est à l'origine de la destruction de plus de 80% de la pseudo-steppe avec une accélération marquée aux 19^{ème} et 20^{ème} siècles (Dutoit et al. 2011). Aujourd'hui, cet écosystème steppique ne couvre plus que 10500 ha agencés sous la forme d'une quinzaine de fragments dont le plus grand s'étend sur une surface de 6500 ha (Gaignard 2003). La création en 2001 de la Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau a offert à

cette communauté steppique un statut de protection fort. Même si elle a permis de mettre un frein à sa destruction cette dernière décennie, de nombreuses pressions anthropiques subsistent : canalisations pétrolières, carrières, développement urbain et industriel, etc.

Du point de vue de la communauté végétale, ces différentes perturbations ont entraîné des déviations des séries successionales, ne permettant pas à la communauté steppique de se rétablir plusieurs décennies après l'abandon de la perturbation malgré la remise en place de sa gestion par le pâturage itinérant traditionnel.

Face à ce constat, il était donc important de comprendre quels processus régissent l'assemblage de cette communauté afin d'améliorer sa restauration. Depuis 2001, les espaces relictuels de cet écosystème steppique et les zones dégradées sont donc devenus un véritable site atelier pour des recherches en écologie de la restauration.

Méthode générale

Démarche de l'étude

Approches diachronique et synchronique

La dynamique de la végétation est une approche temporelle de l'étude des communautés végétales. Il était important de commencer notre étude en décrivant les successions végétales secondaires qui se succèdent au cours de la régénération de la végétation steppique après une perturbation majeure et d'évaluer sa capacité de résilience. Deux méthodes ont permis cette approche temporelle: la méthode diachronique et la méthode synchronique.

Les études diachroniques consistent en la répétition de mesures (e.g. composition, biomasse) dans le temps, sur les mêmes sites avec des méthodes similaires afin que les résultats soient comparables. Elles permettent des observations très fines de l'évolution des communautés végétales. Ce type d'étude est pour l'instant très peu réalisé pour étudier les successions végétales, d'autant plus dans les milieux ouverts qui ne présentent pas de recolonisation spontanée par les ligneux à court terme (Debussche et al. 1996 ; Bonet 2004). Cette méthode adaptée à l'évaluation de la réussite des opérations de restauration écologique (Herrick et al. 2006 ; Sawtschuk et al. 2010) a également été utilisée pour étudier l'impact de nos protocoles de restauration sur la communauté végétale à très court terme.

L'étude synchronique se distingue du fait qu'elle mène à une interprétation de résultats obtenus à un instant donné et sur plusieurs sites d'âges variés. Elle est donc menée sur des échelles d'espaces beaucoup plus vastes. Elle apporte une information descriptive sur l'état de la végétation à ces différents instants. Ce type d'étude permet ainsi de reconstituer la séquence chronologique d'une succession à partir de la juxtaposition de ces étapes lorsqu'elles se déroulent à priori dans les mêmes conditions stationnelles.

Approches empiriques et expérimentales

L'observation et l'expérimentation sont les démarches scientifiques les plus couramment utilisées pour acquérir de nouvelles connaissances ou démontrer et tester de nouvelles théories. L'écologie a tout d'abord été une science descriptive. La démarche expérimentale a ensuite pris place rapidement afin d'étudier « la causalité dans la Nature » (Ricklefs & Miller

2005). Les hypothèses testées par les expérimentations émanent de l'observation. Ces deux types d'approches sont donc complémentaires et extrêmement liées.

L'étude des successions végétales (partie I) a tout d'abord été une démarche d'observation de la communauté végétale grâce à la réalisation de relevés floristiques. Cette approche empirique permet d'émettre des hypothèses en adéquation avec la réalité. Mais une communauté est une structure complexe. Il était donc difficile par la simple observation d'expliquer tous les mécanismes qui régissent l'assemblage des espèces. Une démarche expérimentale a donc été conduite par la suite. La plupart des expérimentations présentées dans ce travail sont des expériences en écologie de la restauration. Ce type d'expérimentations est considéré comme de véritables « test à l'acide » pour valider les théories écologiques (Bradshaw 1987 ; Young et al. 2005). Elles ont une double vocation scientifique et technique : expliquer et réparer ; Suding (2005) parle même de mariage entre la théorie scientifique et l'application pratique en conditions réelles.

L'un des fondements de la recherche expérimentale est la manipulation de facteurs impliqués dans le ou les processus étudiés. Leur manipulation permet ainsi d'évaluer leurs conséquences sur les individus ou systèmes étudiés. Cette démarche demande un plan d'expérience avec des traitements (e.g. pâturage, labours, fertilisation) et des répliques. Le choix du lieu d'expérience dépend de la question posée. Nos expérimentations en écologie de la restauration, ainsi que la description de la dynamique végétale ont naturellement été conduites en conditions *in-situ*, c'est-à-dire au sein même de l'écosystème d'étude. Afin de discriminer l'importance de certains facteurs responsables de l'assemblage de la communauté la dernière expérimentation présentée dans ce travail a été réalisée dans des conditions semi-contrôlées en pépinière (conditions *ex-situ*).

Les outils d'analyse des données

Cette partie du mémoire a pour vocation d'exposer les principales méthodes d'analyse des données qui ont été utilisées au cours de ce travail.

Analyses multivariées

Les méthodes d'analyses statistiques multivariées sont communément utilisées en écologie des communautés (Shi 1993 ; Legendre & Legendre 1998 ; Wong et al. 2003 ; Dray & Chessel

2009). Ce sont des statistiques descriptives qui permettent de comprendre l'organisation des données autour des axes du plan (plan euclidien, plan tridimensionnel). Elles fournissent un moyen de structurer les données en séparant systématiquement les variations des données du bruit de fond. Ainsi elles permettent de visualiser la distribution conjointe de plusieurs variables (TerBraak & Verdonschot 1995). Plusieurs analyses multivariées ont été utilisées dans ce travail :

L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances, ou analyse des correspondances simples, est une méthode exploratoire d'analyse des tableaux de contingence (ou tableau croisé de co-occurrence). Cette technique a été créée et essentiellement développée par Jean-Paul Benzécri. Elle est essentiellement utilisée pour de grands tableaux de données toutes comparables entre elles (e.g. fréquence, abondance des espèces en fonction des sites). Elle sert à déterminer et à hiérarchiser toutes les dépendances entre les lignes et les colonnes du tableau. En écologie végétale, cette analyse permet d'examiner les variations de composition spécifique entre les différents sites et met en évidence des associations d'espèces indépendamment de leur abondance. Alors que certaines méthodes éliminent, ou minorent de l'analyse, les espèces rares, l'AFC les valorise. Les phénomènes de distorsion dans le diagramme d'ordination que l'on nomme « effet d'arche » (aussi appelé « effet fer à cheval » ou « effet Guttman » (Lobry 2009) peuvent être un frein à l'utilisation de cette analyse. Nous avons donc également testé la DCA qui fait « éclater » le gradient en nuage de points sur le plan factoriel et évite ainsi de voir figurer cet effet d'arche sur deux dimensions. Les résultats de la DCA étant semblables à l'AFC mais la lecture du graphique étant plus fastidieuse car les points étaient plus proches les uns des autres, j'ai donc opté d'utiliser des AFC.

L'Analyse en Composantes Principales (ACP)

L'analyse en composante principale est une analyse multivariée qui évalue les corrélations entre des variables descriptives interdépendantes d'un même jeu de données. Elle est couramment utilisée pour exploiter des données de variables mésologiques ayant des unités de mesures différentes relevés sur plusieurs sites. Les projections des vecteurs des variables sur les axes du cercle de corrélation apportent parfois à ces axes une signification écologique. Chaque axe est alors interprété comme un gradient environnemental re-synthétisé et associé aux variables les plus corrélées avec lui. Cette technique condense graphiquement

l'information contenue dans un important jeu de données en perdant un minimum d'informations.

L'Analyse Canonique des Correspondances (ACC)

L'analyse canonique des correspondances est apparue en écologie en 1986 (ter Braak 1986). Cette méthode permet de relier des données d'abondance d'espèces aux données environnementales recueillies sur les mêmes sites par des couplages de tableaux du type AFC/ACP (Chessel et al. 1987). Elle représente graphiquement la combinaison linéaire des paramètres environnementaux qui sont potentiellement les plus responsables de la séparation de niche des espèces (ter Braak & Verdonschot 1995 ; McCune 1997). Ce type d'analyse permet d'étudier la séparation spatiale et temporelle des communautés expliquée par des modifications des variables environnementales (ter Braak & Verdonschot 1995).

Analyses univariées

Des analyses de variances ont été utilisées afin d'analyser séparément l'influence des différents facteurs (e.g. sites, traitements) sur une variable mesurée. L'objectif de l'analyse de la variance est de comparer les moyennes de plusieurs populations. Cette méthode doit son nom au fait qu'elle utilise des mesures de variance afin de déterminer le caractère significatif, ou non, des différences de moyenne mesurées sur les populations. Plus précisément, l'objectif de cette analyse est de savoir si le fait que des moyennes d'échantillons qui sont différentes peut être attribué au hasard de l'échantillonnage ou provient du fait que le facteur de variabilité génère réellement des échantillons qui sont significativement différents.

Le test non paramétrique de Kruskal-Wallis a remplacé l'ANOVA dans le cas où les données étaient hétéroscédastiques, c'est-à-dire que les variances n'étaient pas égales (testées par le test de Levene) ou dans le cas où les données ne répondaient pas à la normalité (même transformée).

Les données de survie ont été analysé par le test de logrank également appelé test de Mantel-Cox. Ce test non paramétrique est le plus populaire pour comparer des courbes de survies car adapté aux données censurées (Alberti et al. 2005), c'est-à-dire qu'elles sont bornées du fait de l'arrêt de l'expérience.

Indices mesurant la diversité

La richesse spécifique représente le nombre total d'espèces relevées dans la communauté ou dans un site donné. Cet indice est une mesure de la diversité α . Il a été calculé pour toutes les données floristiques récoltées.

La diversité β a été calculé par l'utilisation de l'indice de similarité (ou de dissimilarité) de Jaccard. Cet indice permet de comparer la composition de la végétation. Cet indice varie de 0, lorsque la composition est totalement différente, à 1 lorsqu'elle est identique.

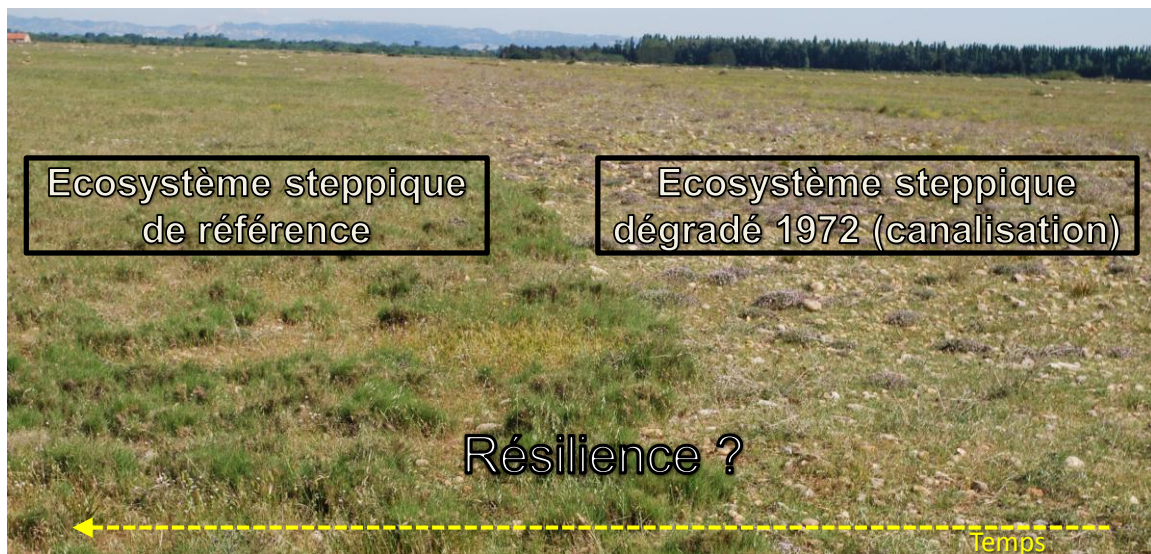
Indice mesurant la compétition

Le RII (*Relative Interaction Intensity*) a été utilisé afin de mesurer l'intensité et la direction des interactions de quelques espèces sélectionnées dans la communauté végétale étudiée. Cet indice permet la comparaison de l'effet des différents voisins par l'établissement de hiérarchies compétitives.

Partie 1 :

Etude de la résilience et des facteurs responsables de l'assemblage de la communauté végétale steppique

1



Quelles sont les principales étapes de la dynamique végétale après une perturbation ?

La communauté végétale steppique est-elle résiliente ?

Quels sont les filtres responsables de l'assemblage de la communauté végétale ?

Figure 9 : Ecosystème de référence et écosystème dégradé

Are old Mediterranean grasslands resilient to human disturbances?

Auteurs : Clémentine Coiffait-Gombault, Elise Buisson, Thierry Dutoit

Article en révision dans *Acta Oecologica*

1

Résumé

De nombreux écosystèmes herbacés subissent des dégradations et sont caractérisés par une faible résilience après perturbation. Certaines de ces perturbations peuvent avoir des conséquences sur la végétation à l'échelle de la communauté végétale mais aussi à l'échelle du paysage. L'excavation de terres pour la construction de canalisations souterraines figure parmi ce type de perturbations.

La méthode d'études synchroniques est la meilleure approche pour obtenir rapidement une vision de la dynamique successionnelle des écosystèmes possédant une faible résilience. Afin de mieux comprendre les différentes étapes de succession végétale dans des pelouses méditerranéennes, nous avons comparé sur le même écosystème steppique les effets de l'enfouissement de deux canalisations, l'une mise en place en 1972 et la seconde en 2006.

Des relevés floristiques sur les tracés de ces canalisations ont permis d'étudier la composition et la richesse de la communauté. Cette démarche permet ainsi de mieux comprendre la succession végétale après une simple perturbation qui n'engendre pas d'importants changements dans la composition physico-chimique du sol, contrairement aux activités agricoles. Même si les propriétés édaphiques du sol ont peu changé, ce type de perturbation occasionne des changements dans la composition floristique qui perdurent sur le long terme (>30 ans). La première étape de la succession débute juste après la perturbation, elle est caractérisée par de nombreuses espèces opportunistes. Un état intermédiaire a été décrit dans notre étude trente ans après la perturbation. Il correspond à un assemblage d'espèces annuelles et pérennes qui est différencié de la steppe de référence par l'absence d'espèces qui la caractérise. La steppe de référence est alors décrite comme un stade plus mature de la

succession. Elle est caractérisée par une association d'espèces herbacées typiques, de quelques petits chaméphytes (e.g. *Thymus vulgaris*) et en particulier par la présence de *Brachypodium retusum*. Cette communauté correspond à une pelouse méditerranéenne très ancienne. Le climat méditerranéen ainsi que sa gestion par un pâturage ovin traditionnel multiséculaire sont responsables de sa formation. Cette étude confirme la faible résilience de cette communauté steppique et montre l'importance de poursuivre les recherches sur cette steppe et en particulier sur les facteurs biotiques et abiotiques impliqués dans sa formation.

Abstract

Many dry herbaceous ecosystems suffer damage and are characterized by low resilience after disturbance. Among these forms of disturbance, soil excavation due to the construction of underground pipelines affects vegetation at plant community and landscape scales. Synchronic studies are the best approach for more rapid study of plant succession on ecosystems with low resilience. In order to better understand plant succession in a Mediterranean dry grassland, we compared the effect of a recent disturbance caused by the digging of a pipeline in 2006 with that of a pipeline created in 1972 in the same area. Surveys of floristic composition and richness were carried out along both pipelines in order to understand the succession after this single disturbance, one that does not drastically change soil chemical properties unlike former agricultural practices. Nevertheless, this type of disturbance still changes the floristic composition in the long term (>30 years). The first stage begins just after disturbance with the occurrence of many weed species. Another level between the first and the mature stage was characterized in our study, thirty years after the disturbance, by an assemblage of annual and perennial species but still lacking species typical of the reference steppe. The reference steppe is described as the mature level of the succession with an assemblage of typical grasses, forbs and a few small chamaephytes and, in particular, by the presence of *Brachypodium retusum*. This community corresponds to a very old Mediterranean grassland that has evolved under the Mediterranean climate and traditional sheep grazing management systems since the Neolithic Age. This study confirms the low resilience of this steppe community and shows the importance of pursuing research on this steppe and in particular on the biotic and abiotic processes involved in community assembly.

Keywords: Resilience, regeneration, soil erosion, dry grassland, vegetation succession, chronosequence.

Introduction

Plant succession is a dynamic process which alters the composition, structure and functioning of plant communities; it also leads to changes in biomass, productivity, diversity, niche, etc. (Odum 1969 ; Connell & Slatyer 1977 ; Chapin et al. 2002 ; Van der Maarel 2005). Plant succession study helps to understand ecosystem functioning which in turn is fundamental in ecology for the management and protection of Earth's resources (Chapin et al. 2002). Ecological successions were well described and documented in the last century (Clements 1916 ; Gleason 1926 ; Odum 1969 ; Chapin et al. 1994 ; Krivtsov et al. 2000) but research on some ecosystems is still needed especially in ecosystems disturbed in a recurring way over the long term. A lot of grasslands or steppes have been subjected to recurrent (e.g. grazing, mowing) or intensive disturbances. Steppes represent, in the Mediterranean area, more than 1.6 million hectares of broad, open landscape. Herbaceous communities dominate this formation type because climate, soil and anthropogenic activities limit tree diaspore colonization (Le Houérou 1995). Principal studies on open landscapes were carried out on ex-arable land (Van der Putten et al. 2000 ; El-Sheikh 2005 ; Römermann et al. 2005) and synchronic studies are uncommon (Wiegand & Moloney 2001).

Human disturbances can radically affect ecosystem trajectories and change species composition and relative abundance to create “novel ecosystems” (also called “emerging ecosystems”) (Milton 2003 ; Hobbs et al. 2006). This ecosystem type is called novel or emerging because it has never been observed previously in the studied biome. Communities which develop on these modified nature patches are persistent and are characterized by a loss in biodiversity and new species combinations. There has been little research describing these ecosystems, in particular their ecological trajectories, stability, resilience or costs and benefits to society (Milton 2003), and this lack may be problematic with regard to the management of these areas.

Understanding ecosystem stability and the response of ecosystems to disturbances are essential for conservation management and successful restoration. This is particularly true in regularly disturbed plant communities with a high conservation value (Hirst et al. 2003 ; Hirst et al. 2005). The conservation and/or restoration of these habitats are still highly dependent on interventionist practices and require robust scientific knowledge on the resistance and

resilience of community stability. Ecosystem stability can be divided into two separate but interrelated properties: resistance and resilience. Resilience studies examine the rate at which a system returns to a “stable” state but also analyze changes in communities (Peterson et al. 1998). The goals of this type of study are to predict the ecosystem response after a disturbance (Westman 1986 ; Peterson et al. 1998) and to enable active adaptive management of resilience to restore ecosystems (Folke et al. 2004 ; Briske et al. 2008). Each ecosystem has its own resilience which can vary with regard to temporal and spatial scales (Peterson et al. 1998 ; Gunderson 2000). Biodiversity, in particular high species richness and high functional diversity, appears to be critical for ecosystem resilience (Peterson et al. 1998 ; Folke et al. 2004).

Most research on disturbances in Mediterranean herbaceous ecosystems has focused on agricultural practices (Römermann et al. 2005 ; Otto et al. 2006). Despite these studies, changes in vegetation trajectories are still poorly understood (Bonet 2004). Few investigations have studied a single disturbance such as soil excavation or tilling not followed by cultivation and their impact on the communities. Sometimes, after several millennia, a stable successional stage also called mature stage is maintained without trees, such as on steppes (Le Houérou 1995). Climate, soil conditions and/or grazing are responsible for this balanced dynamic stage without woody species (Gibson 2009). This is the case of a French Mediterranean steppe in the plain of La Crau: grazing and summer drought are responsible for the formation and the sustainability of this particular ecosystem (Henry et al. 2010), like a lot of semi arid ecosystems (Archer 2004). The steppe of La Crau (11,500 ha), composed of grasses and forbs where tree species are absent, is located within an open landscape: a 6,500 ha steppe patch. The mature ecosystem is characterized by the domination of a tussock perennial *Brachypodium retusum* (Henry et al. 2010) associated with *Thymus vulgaris* which represents around 50% of above-ground biomass (Buisson et al. 2006). This ecosystem is characterized by a low resilience (Buisson & Dutoit 2006 ; Buisson et al. 2006). Thirty years after the cessation of cultivation, the plant community remains different from the reference steppe (Römermann et al. 2005). Perennial steppe species only colonize field margins where adjacent with patches of the reference ecosystem (Buisson et al. 2006). Disturbances affect the vegetation and seed banks and seem to create “novel ecosystem”. A study carried out on fragments of steppe destroyed in order to cultivate melons and cereals has already shown that cultivation leads to a decrease in plant species richness, and a drastic change in plant

community composition and structure (Römermann et al. 2005). This research was carried out several decades (11-57 years) after the cessation of the disturbance, which implies a lack of knowledge of the first succession series.

Pipeline installation is a commonly used method to safely transport gas, refined products or other flow across long distances. The security brought by subterranean transport systems (Egbunike & Potter 2010) and lower transportation costs (Liu et al. 1998) have led to an increase in the construction of this type of structure, which passes through a variety of natural ecosystems (Eliason & Allen 1997 ; Lewis et al. 2002 ; Dunne & Quinn 2009). Among the consequences of these pipelines are the destruction of soils, irreversible changes in the vegetation and invasion by exogenous species (Putwain et al. 1982 ; Webb 2002). The spread of pipelines is a global and constantly increasing phenomenon which threatens all types of environment (Sovacool 2009 ; Yang et al. 2010). In the steppe of La Crau (11,500 ha), ten pipelines were buried over the past fifty years which represents 110 kilometres of pipes, thus approximately 300 ha of steppe impacted. Some trenches contain five or six pipes, which have never been re-opened since their construction. Due to its strategic position near the Gulf of Fos petroleum platforms (oil refineries) (Zorita et al. 2008) and to its flat topography, the steppe of La Crau is constantly under threat of the construction of new pipelines.

We seized the opportunity of the availability of a single disturbance created by the digging of two pipelines separated by 34 years (the first pipeline was built in 1972 and the second in 2006), in order to understand plant succession on this type of Mediterranean dry grassland using a synchronic method. These pipelines were built on the steppe of La Crau in the same area in the same landscape matrix and following the same protocol, leading to similar soil destructuring and identical plant community destruction.

Our aims in this study were 1) to describe the plant species richness and the floristic composition above both these pipelines and to compare them with the steppe reference ecosystem to see if a “novel ecosystem” has been created. This description leads 2) to better understanding of the succession after a single disturbance. Better understanding of succession will provide the means for understanding the low community resilience on this old grazing herbaceous Mediterranean ecosystem type after soil disturbance.

Methods

Study area

The study was carried out on the plain of La Crau (43°31'N, 4°50'E), a Mediterranean steppe located in south-eastern France that was once a stony river delta. This steppe is covered by a herbaceous vegetation adapted to ancestral sheep grazing (Henry et al. 2010), a dry climate, and particular soil conditions. Soil is characterized by a calcareous matrix several meters deep which prevents roots from accessing groundwater. The soil is composed of 50% of round stones. This stone cover creates a microclimate beneficial to plant roots during drought.

The steppe ecosystem is characterized by an assembly of typical grasses, forbs and a few chamaephytes (Buisson et al. 2006 ; Henry et al. 2010 ; Fadda et al. 2008 ; Coiffait-Gombault et al. 2011a). *Brachypodium retusum* is the target species of the mature ecosystem. This perennial grass represents 50% of above-ground biomass of the steppe and is totally absent in early and intermediate succession. This species dominates the vegetation with a chamaephyte, *Thymus vulgaris* (Römmermann et al. 2005). Even if the steppe is dominated by perennial species, a mix of short annual species covers the plain of La Crau in the spring; a lot of them are Poaceae (Devaux et al. 1983). These species are characterized by traits adapted to stressful conditions, such as a harsh climate and recurrent grazing (Alhamad 2006 ; Fernández-Lugo et al. 2009 ; Farris et al. 2010).

In the past, this ecosystem covered 60,000 hectares but anthropogenic pressures have fragmented and reduced this area by a factor of six, especially during the past fifty years. Since 2001, the steppe has been protected by Nature Reserve status (Buisson & Dutoit 2006) in an effort to reduce biodiversity losses. However, some development pressures remain and destruction sometimes occurs, such as that caused by the construction of an underground pipeline in 2006. The burial of this pipeline measuring 45cm in diameter generated the destruction of 23 ha of natural area in the Plain of La Crau to a maximum depth of 2.2 m and a width of 24 m. Our study was carried out on this recent pipeline and on a gas pipeline built in 1972 on a width varying from 25 to 30 m. These two pipelines cross the central part of the steppe, and thus the largest fragment which measures 6,500 hectares (Figure 10). From 1927 to spring 2009 no maintenance had been applied to these two pipelines that could have caused other disturbance events after their construction.



Figure 10 : Impact on the steppe vegetation of the pipeline built in 2006 (photo SAGESS-GRTgaz)

Vegetation survey

Five sites were chosen along each pipeline, at least one kilometre apart from one another, in order to assess plant community changes (Figure 11). For each site, four permanent plots measuring 4 m² (2 m × 2 m) were set up, two on the pipeline and two on the adjacent steppe. Floristic surveys based on presence/absence of all individuals and total vegetation cover evaluation were carried out on the permanent plots in 2004, 2008 and 2009 on the old pipeline and in 2007 (a few months after disturbance), 2008 and 2009 on the new pipeline.

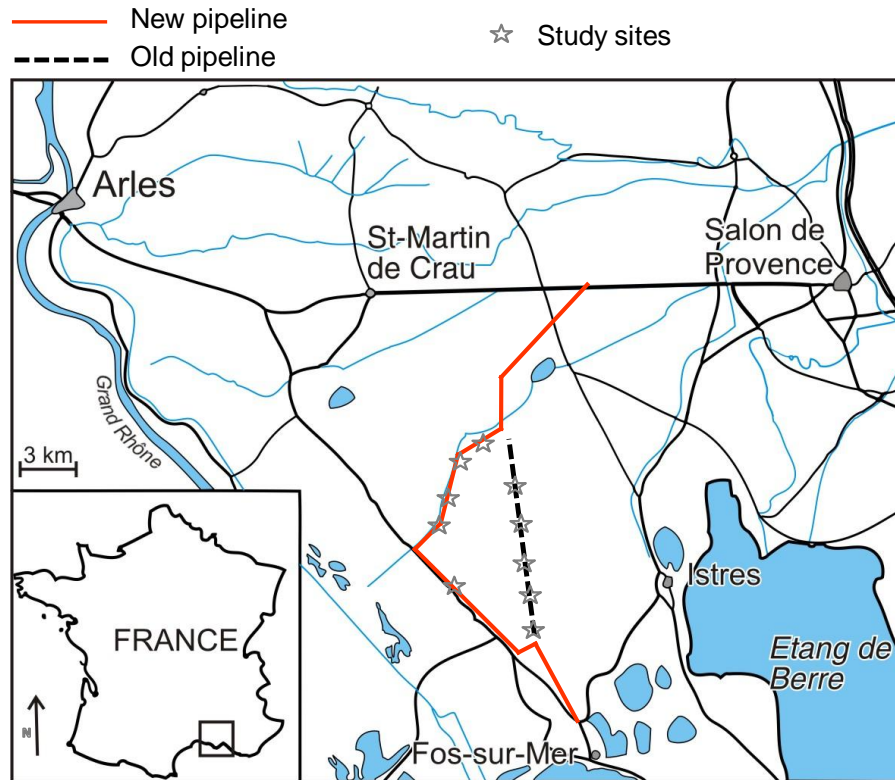


Figure 11 : Location of survey sites along pipelines in the “Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau”.

In 2007, three soil samples of 200 g each (0–10 cm depth) were randomly collected at each site on the pipelines (5 sites per pipeline) and on the adjacent steppe (5 sites per adjacent steppe) to analyze physical and chemical properties of the mineral A horizon (60 soil samples as a whole). Samples were dried and sieved (2 mm) to recover the fine soil needed for granulometric (clay, fine and coarse silt, fine and coarse sand) and chemical analyses (total carbon and total nitrogen by Olsen Method, C:N, O.M., pH, CEC, Ca^{2+} , CaCO_3 , K^+ , P_2O_5) (Baize, 2000).

Statistical analyses

Differences in the physical and chemical properties between steppe and pipeline soils were compared using Kruskal-Wallis tests. They were run on granulometry, N, C, C:N, O.M., pH, CEC, Ca^{2+} , CaCO_3 , K^+ , and P_2O_5 separately. When tests were significantly different they were followed by a Wilcoxon rank test adjusted by a Bonferroni correction.

To examine the disturbance effects on vegetation, comparisons of vegetation cover and plant species richness on pipelines and on both adjacent steppe areas were carried out. Two split-plot ANOVAs followed by Tukey tests were performed on all surveys (2004, 2007, 2008 and 2009) for each these data used as dependent variable. For both ANOVAs, main areas (old pipeline, steppe next to the old pipeline, new pipeline and steppe next to the new pipeline) were used as explanatory variables. Data were transformed in $\cos(x+1)$ for vegetation cover and $\log(x+1)$ for species richness to meet normality (tested with the Bartlett method) and homogeneity (tested with Shapiro-Wilk test) requirements. Means and standard errors presented in text and figures were calculated using non-transformed data.

To get further insight into the similarity between communities, we used presence/absence data for each area and for each year to calculate Jaccard dissimilarity indices. This index varies between 0 and 1 ; species compositions of areas are similar when the index approaches 0. The Jaccard dissimilarity is one of the most valuable measures for computing the dissimilarity among the several dozens of dissimilarity coefficients proposed in the ecological literature (Ricotta & Burrascano 2009).

Soil data (17 explanatory variables) were matched with the floristic data recorded in 2004, 2007, 2008 and 2009 (155 species) on 120 plots using a canonical correspondence analysis (CCA) (Ter Braak 1986). Floristic data are species occurrences on plots, they represent some binary variables which were not transformed. As the lengths of the ordination axes were more than 2SD (measured with a Detrended Correspondence Analysis), most of the response curves were unimodal and a CCA was appropriate. The aim of CCA was to explain floristic variations in samples by the variations of the physical and chemical properties of soils which are the explanatory variables. We tested significance of the overall CCA ordination with a Monte Carlo permutation procedure (999 runs) (Lepš & Šmilauer 2003).

All statistical analyses were performed using the ‘vegan’ and ‘ade4’ packages (Oksanen et al. 2010 ; Thioulouse et al. 2004) of the software R (R Development Core Team 2010).

Results

Effect of pipeline disturbance on soil characteristics

Granulometry is a parameter which does not vary among treatments, except fine silt which is significantly lower on the old pipeline than on the steppe next to this old pipeline (Table 1).

Reference steppe (next to the old pipeline and next to the new pipeline) is significantly similar, except for the pH and calcium (Ca^{2+}) parameters, which are lower on the steppe next to the old pipeline (Table 1). pH, CaCO_3 , and Ca^{2+} are affected by the pipeline construction: they are significantly higher on the new and old pipelines (Table 1).

Other soil chemical properties are affected by pipeline disturbances. Organic matter and carbon are significantly lower on the new pipeline soil than on soils of the steppe (Table 1). Nitrogen is affected by the building of the new pipeline; these soil samples are characterized by a lower value than on the steppe next to this pipeline (Table 1). C:N percent is correlated with these results, this parameter is significantly lower on the new pipeline than with the other treatments (Table 1). Few variations in phosphorous are recorded in soil samples; this element is significantly lower on the steppe next to the old pipeline than on the old pipeline (Table 1). Potassium (K^+) is significantly lower on the old pipeline than on the steppe next to the new pipeline (Table 1).

*Table 1 : Comparison (Kruskal-Wallis tests) of the soil parameters of the different areas. Stars indicate significant results: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ and *** $p < 0.001$. Letters indicate differences found with the Wilcoxon rank test adjusted by Bonferroni correction*

	Steppe next to the old pipeline (n=15)	Old pipeline (n=15)	Steppe next to the new pipeline (n=15)	New pipeline (n=15)	KW test
Clay	19.64±1.40	20.75±2.52	19.70±1.56	20.09±1.16	4.35
Fine silt	18.94±1.34 ^a	17.37±2.67 ^b	19.25±2.36 ^{ab}	18.54±1.50 ^{ab}	8.57*
Coarse silt	15.96±1.42	15.48±4.18	15.53±1.13	14.66±1.32	7.82
Fine sand	22.76±2.49	21.14±2.60	23.42±2.30	22.77±3.10	5.20
Coarse sand	22.70±3.41	25.26±4.39	22.10±3.85	23.94±3.60	5.58
N	1.60±0.16 ^{ab}	1.51±0.25 ^{ab}	1.66±0.14 ^a	1.45±0.29 ^b	11.34**
C	17.02±2.02 ^a	15.70±2.50 ^{ab}	17.31±1.79 ^a	14.03±2.93 ^b	15.86**
C:N	10.62±0.32 ^a	10.39±0.42 ^a	10.44±0.47 ^a	9.67±0.55 ^b	21.34***

	Steppe next to the old pipeline (n=15)	Old pipeline (n=15)	Steppe next to the new pipeline (n=15)	New pipeline (n=15)	KW test
Organic Matter	29.41±3.50 ^a	27.17±4.34 ^{ab}	29.94±3.08 ^a	24.27±5.06 ^b	13.71 ^{***}
pH	6.61±0.19 ^a	8.07±0.17 ^c	7.18±0.32 ^b	7.79±0.47 ^c	44.68 ^{***}
CEC	8.05±0.47	8.37±1.03	8.44±0.60	8.00±1.00	4.26
Ca²⁺	1.36±0.13 ^a	3.87±1.26 ^c	1.65±0.28 ^b	3.78±2.02 ^c	45.09 ^{***}
CaCO₃	0.82 ±0.38 ^a	20.03±27.57 ^b	1.20±0.26 ^a	14.92 ±20.9 ^b	34.44 ^{***}
P₂O₅	0.00±0.00 ^a	0.02±0.01 ^b	0.01±0.00 ^{ab}	0.01±0.01 ^{ab}	11.02 ^{**}
K⁺	0.16±0.16 ^{ab}	0.11±0.01 ^a	0.14±0.04 ^b	0.11±0.04 ^{ab}	9.49 [*]

Structure and community composition changed by pipeline construction

Vegetation cover, species richness, species diversity and floristic composition change with pipeline construction. This disturbance induced the greatest changes in structure during the first years. Surveys carried out in 2007 show that six months after the construction of the new pipeline, vegetation cover had colonized just 14% of the soil cover, which is significantly lower than on both the adjacent steppes and on the old pipeline ($F=18.16$, $p<0.001$) (Figure 12). Nevertheless, vegetation cover colonizes rapidly and in 2009 no more difference is detected between treatments (Figure 12). These results are similar for species richness (Figure 13). Species richness is significantly lower on the new pipeline than with the other treatments during the first year (2007) ($F=11.46$; $p<0.001$). This result changes quickly, and after three years of survey, the species richness of the new pipeline had increased twofold to be significantly similar to the other treatments. In the first year (2007) the mean plant species richness on the new pipeline was 15, in 2008, 24 and in 2009, 38. The result found in 2009 is comparable to the mean species richness on the old pipeline (31 species) and on the steppe next to the new and the old pipeline during three years (respectively 35 and 36 species). On relatively stable community such as steppe or old pipeline, interannual variability is not detected.

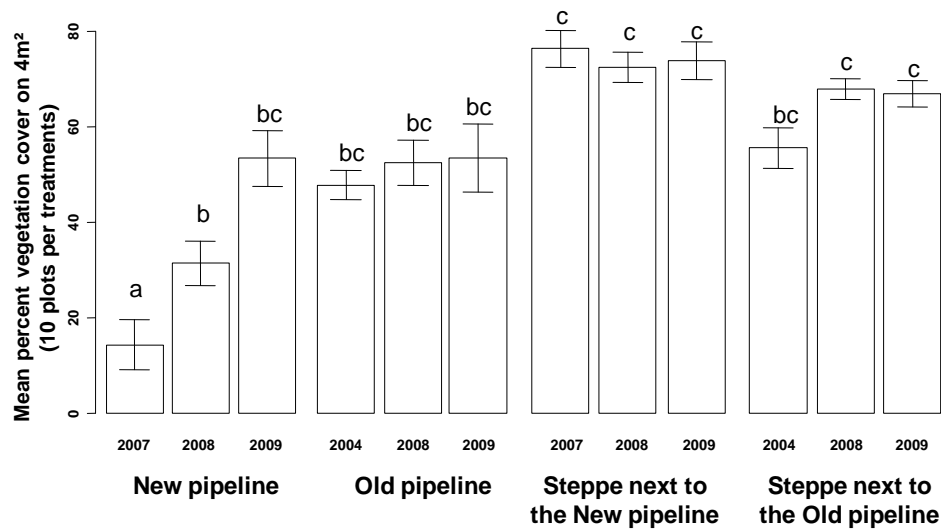


Figure 12 : Mean values of vegetation cover on new pipeline, old pipeline and on their adjacent steppe for each year of survey. Error bars show SE and letters indicate significant differences between treatments obtained by Tukey tests ($p < 0.01$).

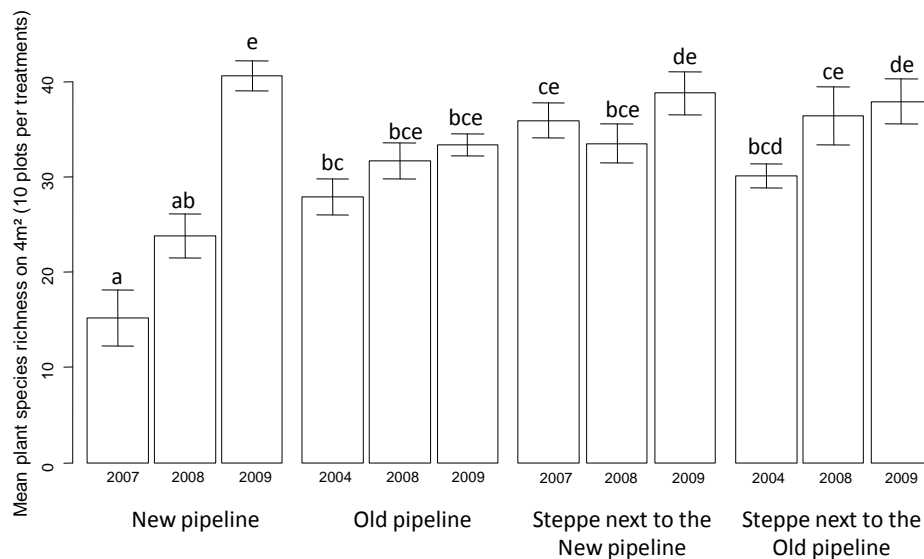


Figure 13 : Mean plant species richness per 4m² for each year of survey on each pipeline and steppe area. Significant differences between treatments obtained by Tukey tests ($p < 0.01$) are shown with letters. Error bars show SE.

Results of Jaccard dissimilarity indices show that these changes in structure are accompanied by changes in floristic composition. As for species richness and vegetation cover, the highest differences are found the first year after the pipeline construction. The lowest similarities ($J =$

0.68 to 0.72) are found between the new pipeline just after the disturbance (2007) and the others areas (steppe and old pipeline). Results in Table 2 show that plant species composition varies among areas and years ranging from 0.28 to 0.72. For all treatments, species composition changes between years ($J > 0$). Most steppe relevés have a similar plant composition ($J = 0.28, 0.32, 0.35, 0.38, 0.39$). The highest similarity ($J=0.28$) is found between relevés from 2008 and 2009 on the steppe located next to the old pipeline.

Table 2 : Jaccard index results calculated on paired-samples of each area and for each year. Values in bold show a high similarity and values in italic show a low similarity between treatments.

	Steppe next to old pipe surveys in 2004	Old pipe surveys in 2004	Steppe next to new pipe surveys in 2007	New pipe surveys in 2007	Steppe next to old pipe survey in 2008	Steppe next to new pipe survey in 2008	Old pipe surveys in 2008	New pipe surveys in 2008	Steppe next to old pipe surveys in 2009	Steppe next to new pipe surveys in 2009	Old pipeline surveys in 2009
Old pipe surveys in 2004	0.47										
Steppe next to new pipe surveys in 2007	0.50	0.61									
New pipe surveys in 2007	0.72	0.72	0.71								
Steppe next to old pipe survey in 2008	0.45	0.60	0.45	0.71							
Steppe next to new pipe survey in 2008	0.47	0.54	0.43	0.72	<i>0.38</i>						
Old pipe surveys in 2008	0.54	0.44	0.55	0.70	0.48	0.40					
New pipe surveys in 2008	0.68	0.71	0.69	0.59	0.66	0.63	0.65				
Steppe next to old pipe surveys in 2009	0.46	0.59	0.43	0.71	0.28	<i>0.39</i>	0.46	0.66			
Steppe next to new pipe surveys in 2009	0.48	0.56	0.40	0.70	<i>0.38</i>	<i>0.35</i>	0.46	0.62	<i>0.32</i>		
Old pipeline surveys in 2009	0.57	0.46	0.58	0.71	0.52	0.48	0.33	0.67	0.45	0.46	
New pipeline surveys in 2009	0.59	0.64	0.58	0.68	0.55	0.57	0.57	0.53	0.52	0.48	0.56

Changes in floristic composition are demonstrated by the CCA which shows that these changes are related with the soil properties changes (Figure 14). Granulometry, N, C, C:N,

O.M., pH, CEC, Ca^{2+} , CaCO_3 , K^+ , and P_2O_5 explain 26.56% of the total variability of the floristic distribution. A test for significance with an unrestricted Monte Carlo permutation test finds that the F-ratio for the eigenvalue of axis 1 and the trace statistic to be significant ($p < 0.001$) indicating that the observed patterns did not arise by chance. Four groups are identified and defined by their soil characteristics and their different floristic composition: the new pipeline, the old pipeline, the steppe next to the new pipeline and the steppe next to the old pipeline. Both steppe areas have similar soil properties and floristic composition; they have more homogenous physical and chemical properties than pipeline soils. Steppe soils are characterized by higher values in organic matter, carbon and C:N than pipeline soils. Typical steppe species characterize these plots such as *Brachypodium retusum*, *Stipa capillata*, *Teucrium chamaedrys*, *Filago gallica*, *Taeniatherum caput-medusae*, *Evax pygmaea*, and *Botriochloa ischaemum*. *Brachypodium retusum*, *Euphorbia segueriana*, *Euphorbia sulcata* and *Teucrium polium* are species growing only on the sampled steppe.

Both pipelines are distinctly separated on CCA, they are characterized by a higher pH and higher concentrations in calcium than the steppe plots. Some species are encountered only on these plots with particular soil properties such as *Hordeum murinum*, *Calamintha nepeta*, *Capsella bursa pastoris*, *Chenopodium album*, *Reseda phyteuma*, *Parapholis incurva*, *Arenaria serpyllifolia* and *Rumex pulcher*. The new pipeline is differentiated from the other treatments by axis one (Eigen value: 19.9%), which is characterized by a higher concentration in coarse silt and a higher CEC than the other treatments. Flora of recent disturbance characterizes the new pipeline, such as *Hordeum murinum*, *Polygonum aviculare*, *Sagina apetala*, *Torilis nodosa*, *Arenaria leptoclados*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Diplotaxis tenuifolia* and *Cerastium pumilum*. The composition of the old pipeline is characterized by an assembly of mature and early succession series species, characterized by steppe species such as *Asphodelus ayardii*, *Avena barbata* or *Linum strictum* and weed species which establish after a disturbance such as *Calmintha nepeta*, *Verbascum sinuatum* or *Sixalix atropurpurea*. Old pipeline is correlated with a higher value in clay.

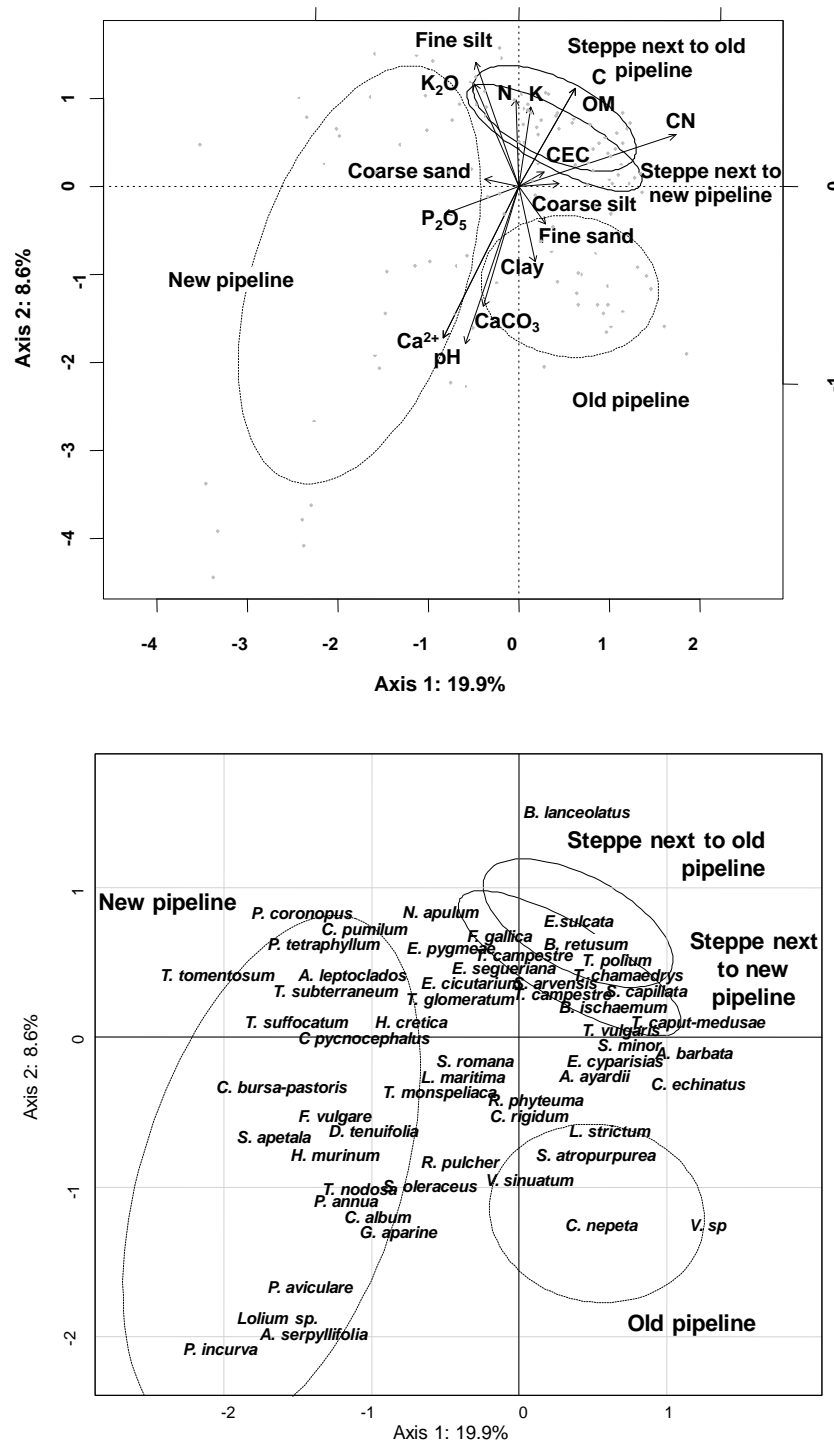


Figure 14 : Species–environment biplot, presenting the results of the Canonical Correspondence Analysis (CCA) run on the vegetation surveys in 2004, 2007, 2008 and 2009 combined with soil parameters. For reasons of clarity, two separate graphs are used for the species and for environmental variables. Only the 50 species with the highest contribution are shown. The different community compositions: Steppe next to the old pipeline, Steppe next to the new pipeline, Old pipeline, New pipeline are defined by the first two axes and assembled with ellipses, their center are their centroid.

Discussion

Disturbance impact on soil properties

Pipeline construction disturbs steppe soil. Soil properties are still different from the reference steppe soil even several decades after disturbance. As in the Stylinski & Allen study (1999), our results show a decrease in organic matter and total nitrogen following soil excavation. Soil excavation mixes the A-horizon with subsurface soil materials which uniformly distributes organic matter in deeper layers (Kosmas et al. 2000). The effects of disturbance on organic matter are closely associated with soil warming and a decrease of soil moisture (Harper & Kershaw 1997). Plant destruction and physical soil disturbances during pipeline construction increase mineralization and explain the changes in nitrogen cycles (Zink & Allen 1998). C: N is a good indicator for survey changes in steppe ecosystem functioning (Gonzalez-Polo & Austin 2009), and it decreases just after the disturbance. In contrast to the Römermann et al. (2005) study, where thirty years after the cessation of cultivation C:N is always lower than on the steppe, the old pipeline recovered the same C:N as the steppe soil in the same amount of time. The authors of this latter study have shown that cultivation increases pH, and this soil parameter also increased in our study. Pipeline soils are therefore characterized by a higher concentration in calcium. During the excavation, construction machines dug out the calcareous matrix under the topsoil, which liberated calcium ions.

Disturbance impact on plant community succession

This study shows that after a single disturbance caused by soil destructuring of some metres depth with part of the calcareous matrix over a few months and without chemical input, the plant community quickly changes during the first succession stage but does not reach the original trajectory 32 to 37 years after the cessation of impact. Our results are similar to the conclusions of Römermann et al. (2005) on former fields even if changes of chemical soil properties are more drastic in theirs. Both these results are common for European grasslands where the time periods proposed for community reestablishment are over 30 years (Charman & Pollard 1995 ; Poptcheva et al. 2009) and perhaps much more than a century, as recently demonstrated by Karlik & Poschlod (2009). Resilience appears to last longer and might not ever occur as found so far after pipeline digging in northern Canadian tundra (Wunderlich 2010). A study in semi-arid Mediterranean landscape (Ackermann et al. 2004) demonstrated

that a similar disturbance from the construction of a road in the 9th century BC, still shows vegetation different than that of the undisturbed community. During reestablishment, species richness varies and plant community composition changes (Collins 1990 ; Gibson & Brown 1992 ; Castro et al. 2010). These community alterations are explained in part by soil property changes. Mixing topsoil and subsurface soils alters the physical, chemical and biological properties that influence viable seed densities and plant community composition (DeFalco et al. 2009).

As in other herbaceous ecosystems (Bornkamm 2006), disturbance decreases steppe species' richness. During the first year, few species colonize the remodeled soil surface; vegetation covers 14% of pipeline ground, which is five times less than on the steppe. However, colonization dynamics is rapid, and three years after disturbance vegetation on pipeline covers 53% of the soil. The rapid vegetation cover recovery after pipeline construction has also been shown in South America by Malizia et al. (2004). Fast vegetation cover recovery is helped by the absence of competition with preexisting vegetation because the disturbance has removed all vegetation (Malizia et al. 2004). In three years, species richness tends to be similar to the steppe species richness. However, the dissimilarity index demonstrates that plant species richness is not a good enough indicator to compare succession. The new pipeline exhibits some dissimilarity with the steppe, which shows that although they have a similar species richness, species compositions are still totally different. Species diversity can change quickly during succession; nevertheless the ecological dynamics may be slow (Kinzig et al. 1999).

As in other grasslands (Leps & Stursa 1989 ; Gibson & Brown 1992) after all types of disturbance, Mediterranean steppe is colonized by weedy and ruderal species (*sensu* Grime, 1977) during the first succession stage. These species types characterize the plant community of the new pipeline. Their colonization is the result of the long term seed bank and/or their high dispersion capacity (anemochory or zoochory). Among these species *Diplotaxis tenuifolia*, *Hordeum murinum* or *Lobularia maritima* also characterize plant communities of ex-arable fields of this area (Römermann et al. 2005). *Arenaria leptoclados*, *Chenopodium album*, *Polygonum aviculare* and *Senecio vulgaris* belong to the pool of first colonizing species. These species make the most of the free space created by disturbance because the competition for niches and/or for light is low (Platt 1975 ; Foster 2001 ; Bakker & Olff 2003).

The study of the old pipeline plant community demonstrates a dynamic progression in succession with changes in plant community. It is characterized by some species characterizing the steppe (e.g. *Asphodelus ayardii*, *Linum strictum*) but differs by the presence of a few individuals of weedy species established during the first succession stage and the absence or a low abundance of characteristic steppe species such as *Brachypodium retusum*, *Avena barbata*, *Stipa capillata*, *Thymus vulgaris*. The lack of characteristic species of the reference community has already been described in a steppe restoration experiment (Coiffait-Gombault et al. 2011a) and can be explained by species traits which characterized the species of mature successional stage: low fecundity, transient seed bank (e.g. *Brachypodium retusum*), short-distance dispersal (e.g. *Thymus vulgaris*) or slow growth (Pacala & Rees 1998 ; Buisson et al. 2006). This intermediate stage is characterized, as in the Critchley and Fowbert (2000) study on abandoned arable land, by an increase in perennial species and the concurrent decline of annuals species. The development of perennial species can be facilitated by the accumulation of soil organic carbon and nutrients during several decades (Zhao et al. 2005). The plant community re-establishment depends on the distance separating the disturbed area from the reference ecosystem which provides the species source (Wiegand & Moloney 2004 ; Zhao et al. 2005). Seed dispersal can be improved by the presence of sheep flocks (Bakker & Olff 2003) which graze the steppe and the pipeline. For 6000 years, sheep have grazed the steppe communities and have organized and structured them (Buisson et al. 2006 ; Fadda et al. 2008). This factor explains in part why this community 1) is not totally restored after thirty years and 2) may require a grazing period as long as the one that was needed for its construction. As a consequence a novel ecosystem seems to have been created following the definition of Hobbs et al. (2006).

As described in other studies (Buisson et al. 2006 ; Henry et al. 2010 ; Fadda et al. 2008 ; Coiffait-Gombault et al. 2011a), the mature steppe ecosystem in our studies is characterized by an assembly of typical grasses, forbs and a few chamaephytes. Perennial species generally dominate late succession (Tscherko et al. 2005); our herbaceous ecosystem is covered by an assembly of perennial grasses such as *Brachypodium retusum*, which dominates the community, *Stipa capillata* or *Botriochloa ischaemum*;; forbs such as *Euphorbia seguieriana* and chamaephytes like *Thymus vulgaris*, *Teucrium chamaedrys* and *Teucrium polium*. *Brachypodium retusum* is not recorded in early (new pipeline) and more advanced succession (old pipeline). This absence can be explained by recruitment limitation caused by its weak

productivity of seeds. Like a lot of perennial species, it uses its resources to reproduce asexually. The floristic composition of this studied area shows as in other studies on the plain of La Crau, a lot of short annual species (e.g. *Aira cupaniana*, *Brachypodium distachyon*, *Filago* sp., *Sherardia arvensis*, *Evax pygmaea*) adapted to this dry and grazed ecosystem.

Conclusion

Our study predicts that the area destroyed by the pipeline construction in 2006 will remain different from the reference community more than thirty years after the disturbance and seems to have created a novel ecosystem. This result shows the importance of understanding the biotic and abiotic filters responsible for community assembly in order to restore an endangered ecosystem with low resilience. It also highlights the fact that this type of construction should not be allowed to cross natural areas such as steppe and old fields, even if is not visually unpleasant and if it seems economically viable.

Acknowledgements

This study was sponsored by the C.E.N. P.A.C.A Ecomusée de Crau, the “Réserve naturelle nationale des coussouls de Crau”, and was financially supported by the Conseil Régional de Provence Alpes Côte d’Azur, GRTgaz and SAGESS companies. We thank the people who helped us: Coraline Fafin, Catherine Rugari, Daniel Pavon, Tim Bahti, EcoMed and the editor and anonymous reviewers for critical feedback on the draft manuscript.

Première inter-partie

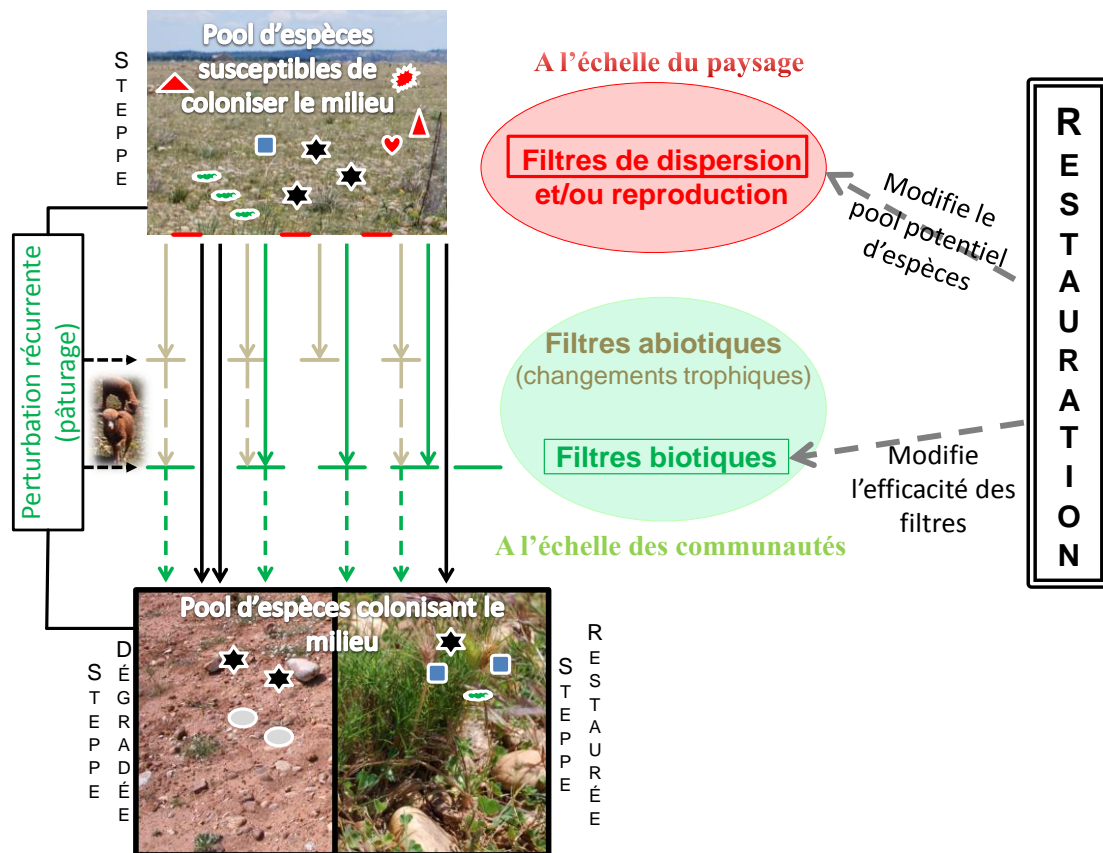


Figure 15 : Filtres identifiés et manipulés (texte encadré) pour comprendre l'assemblage de la communauté steppique et la restaurer

La première partie de cette thèse a démontré l'importance d'initier activement une dynamique de régénération de la communauté végétale steppique puisque trente ans après une perturbation ponctuelle, la communauté végétale de référence ne se rétablit pas. Cette étude a également permis d'identifier des filtres potentiellement responsables de cette faible résilience : la modification de l'habitat, les phénomènes de compétition entre espèces végétales et les problèmes de régénération de certaines espèces steppiques qui pourraient être liées à leur faible capacité à se reproduire et/ou à se disséminer. Les parties qui suivent ont pour vocation de tester et mesurer l'importance des rôles de ces différents filtres.

Ainsi, les deux parties qui suivent présentent chacun un protocole expérimental de restauration écologique. Ces différentes expérimentations ont notamment permis d'étudier le rôle des filtres de dispersion, du changement trophique et du pâturage ovin traditionnel dans

l'assemblage de la communauté (Figure 15). Leur manipulation et leur compréhension sont alors des étapes nécessaires pour comprendre la dynamique successionnelle de l'écosystème et ainsi initier sa restauration. La complémentarité entre ces deux prochaines parties est la façon dont laquelle le filtre de dispersion a été abordé. La partie 2 a ainsi permis de tester potentiellement la dispersion de l'ensemble des espèces végétales de la communauté steppique en expérimentant la technique de restauration du « transfert de foin » sur une parcelle de steppe récemment détruite pour la mise en place d'une canalisation. La partie 3 a quant à elle testé plus finement la dispersion d'une sélection d'espèces cibles de la steppe grâce à la mise en place d'un protocole de restauration par semis directs. Cette expérimentation a été testée sur une parcelle de steppe transformée en friche culturale car ne pouvant être mise en place sur les tracés des canalisations enterrées pour des raisons de sécurité et d'obtention d'autorisations complexes.

Partie 2 :

Réintroduction potentielle d'un maximum d'espèces de la steppe par transfert de foins

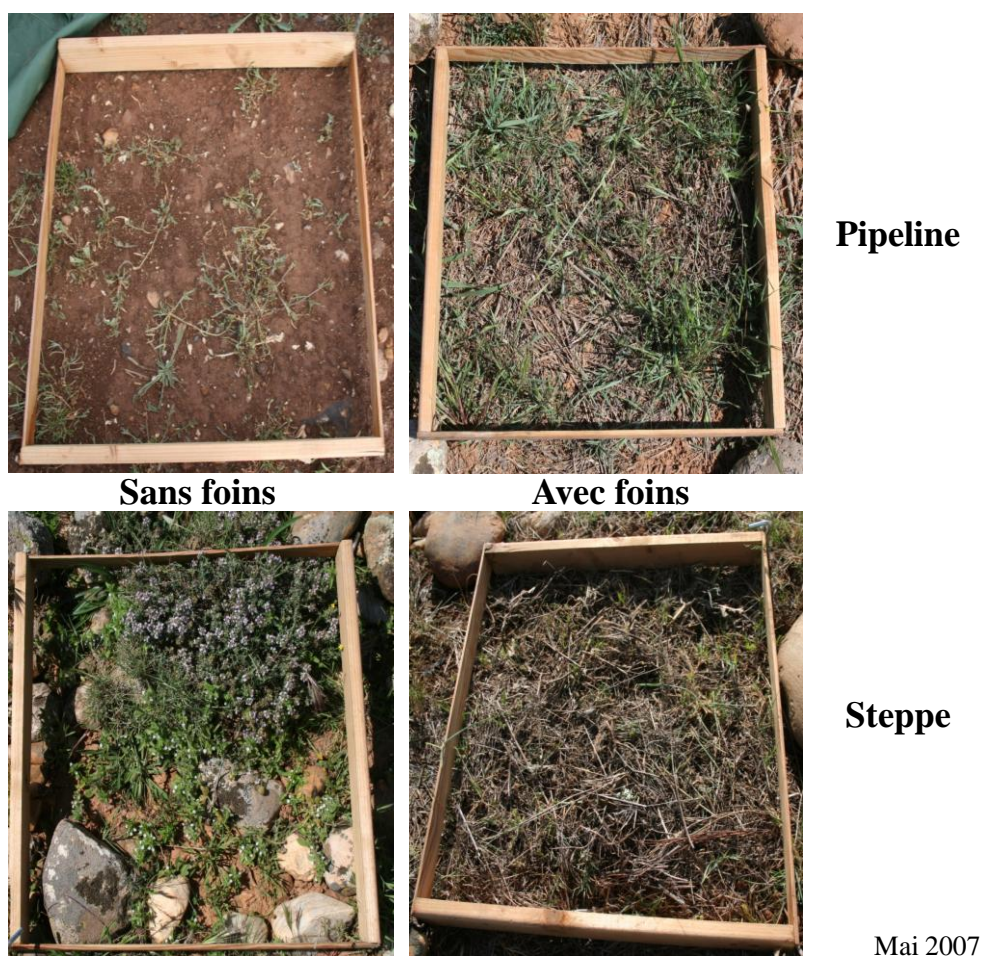


Figure 16 : Carrés expérimentaux avec et sans transfert de foin sur la steppe de référence et la canalisation en mai 2007.

Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction

Auteurs : Clémentine Coiffait-Gombault, Elise Buisson, Thierry Dutoit

Article publié en mars 2011 dans *Restoration Ecology* (Volume 19, Pages 214 à 222) (Annexe 2).

Résumé

La Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau est une steppe xérique abritant de nombreuses espèces animales remarquables. L'augmentation des activités anthropiques ce dernier siècle est responsable de sa destruction partielle et de sa fragmentation. Aujourd'hui, cette steppe ne couvre plus que 9 500 hectares soit plus que 5/6^{ème} de la surface qui existait au début du 16^{ème} siècle. Bien que cet écosystème soit protégé (Réserve Naturelle, ZPS, SIC), 23 hectares d'habitat naturel ont été détruits en 2006 pour la construction d'une canalisation souterraine. Afin d'atténuer les dommages engendrés par ces travaux d'ingénierie civile, une expérience originale en écologie de la restauration a été adaptée et testée : la technique du transfert de foin. L'objectif de cette expérience était d'accélérer la régénération de la communauté steppique sur ce sol récemment perturbé en réintroduisant des espèces steppiques. Un dispositif expérimental a donc été mis en place pour tester les effets des nouvelles caractéristiques environnementales, du pâturage et du transfert de foin. Les résultats obtenus après trois ans de suivis démontrent qu'il est possible d'utiliser le transfert de foin pour restaurer les écosystèmes steppiques méditerranéens. En effet, cette technique a permis d'augmenter significativement la richesse spécifique des parcelles restaurées et en particulier a réintroduit des espèces steppiques. Parmi ces espèces nous trouvons de nombreuses espèces herbacées annuelles qui jouent un rôle clé dans la régénération de la végétation steppique et fournissent de la nourriture pour les troupeaux ovins. La gestion par le pâturage devra être maintenue durant la restauration écologique de la communauté végétale steppique, car ce facteur augmente significativement la richesse spécifique des parcelles restaurées sans changer l'assemblage des espèces.

Abstract

The “Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau” is a xeric steppe providing a habitat for remarkable animals. Over the last centuries, this steppe has been partly destroyed and fragmented and has been reduced to 9,500 hectares out of the 55,000 hectares existing before the 16th century. Although this ecosystem is protected, 23 hectares of natural habitat were nonetheless destroyed in 2006 during the construction of an underground pipeline. To mitigate potential future damage, an original experiment in restoration ecology was adapted and tested: the technique of hay transfer. The objective of this experiment was to find ways of accelerating steppe vegetation colonization on the soil over the buried pipelines by the reintroduction of steppe species. A factorial experiment was set up to test the effects of habitat characteristics, grazing and hay transfer. The results obtained for three years after the experimentation set-up are conclusive in favour of using hay transfer for the restoration of Mediterranean steppe ecosystem. Hay transfer has significantly increased the species-richness on restored areas and has allowed the reintroduction of some typical steppe species. Among these species, we found a wide variety of annual grasses which play a key role in the recovery of steppe vegetation and provide food for sheep flocks. Sheep herding must be maintained during the ecological restoration of the herbaceous steppe community, because grazing significantly increases species richness on restored areas without changing species assemblies.

Keywords: species-richness, sheep grazing, herbaceous ecosystems, Mediterranean community, diaspore transfer, plant material transfer.

Introduction

In the last centuries, a lot of herbaceous ecosystems, including steppes, have been damaged, fragmented or have disappeared as a result of industrialisation, agricultural intensification, or changes in agricultural practices (Bakker & Berendse 1999 ; Bischoff 2002 ; Burnside et al. 2002 ; Poschlod & Biewer 2005 ; Buisson & Dutoit 2006). These ecosystems are in many cases species-rich habitats (Liebrand & Sykora 1996 ; Alard et al. 2005) and these changes have a detrimental impact on botanical diversity (Rasran et al. 2006 ; Edwards et al. 2007) and induce a decline in many vertebrate and invertebrate species (Dupré & Diekmann 2001 ; Cremene et al. 2005).

The steppe of La Crau, with its geographical situation in southern Mediterranean France, its flat topography and a climate favourable to cultivation, has not escaped these changes in land-uses which have led to the destruction of 5/6 of this steppe area (Buisson & Dutoit 2006). As for a lot of herbaceous ecosystems which have been subjected to intensive agriculture, the characteristic plant species of this fragmented and disturbed steppe have not recolonized it, even 30 years after the cessation of disturbance and after the restoration of traditional grazing systems (Bischoff 2002 ; Römermann et al. 2005 ; Buisson et al. 2006). Grazing restoration is an important factor for this ecosystem shaped by migrant sheep grazing for 5,000 years (Henry et al. 2010). Grazing has selected leaf, flower and fruit consumption (Peco et al. 2006), and indirect effects induced are changes in the light environment of seeds and the regulation of plant interactions such as competition or facilitation (Dobarro et al. 2009). Grazing modifies ecosystem functioning: vegetation equilibrium can be disturbed by changes in management or in grazing intensity (Somodi et al. 2004) and therefore induce changes in environmental factors such as topsoil, hydrology or litter (Jeddi & Chaieb *in press*) and animal community composition (Mouissie et al. 2008).

Other disturbances can affect this type of ecosystem by influencing species richness through competitive relationships between species, and by changing spatial heterogeneity and habitat conditions (Dupré & Diekmann 2001). Germination successes including seed production (period, quantity) and seed dispersion (type, distance), installation and survival of steppe plant species, in particular stress tolerant species, are limited and are controlled by environmental factors, constraints or filters (Fagan et al. 2008). The type and the level of disturbances have a

greater or lesser impact on i) abiotic filters, such as climate, physical-chemical soil properties, landscape structure, and/or on ii) biotic filters (Coulson et al. 2001 ; Rasran et al. 2006 ; Fagan et al. 2008) derived from species interactions. In spite of this and of its protected area status, La Crau is still subjected to damage. In particular, in 2006, the building of an underground pipeline destroyed 23 ha of the “Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau”. Although it was documented that steppe vegetation was not resilient on the pipeline built in 1970, this construction was inevitable within the framework of national strategic planning. Digging to install underground pipelines disturbs the soil structure by mixing the different soil horizons which can alter surface characteristics in particular the physical, chemical and biological properties that influence viable seed densities, promote ruderal species establishment (DeFalco et al. 2009) or limit germination (Bochet & Garcia-Fayos 2004).

As part of the mitigation measures during the construction, the topsoil was removed and stock-piled in order to save the seed bank. It was planned to spread the topsoil back on top at the end of construction before the autumn rains. However, construction work lasted longer than planned and the topsoil was spread back too late, just before winter and long after the first autumnal rains. This measure was thus not sufficient to improve plant community resilience because, as for many grasslands and steppes, the seed bank is mainly transient or of short-term persistence and cannot survive long periods of intensive disturbance (Bischoff 2002 ; Rasran et al. 2006 ; Römermann et al. 2005 ; Buisson et al. 2006). Moreover re-installation from soil seed bank alone is often limited (Burnside et al. 2002) and insufficient in itself.

Most of the time, in terrestrial restoration, experiments have mainly focused on manipulating species interactions. Commercial seed mixtures are often used in vegetation restoration measures; they often mainly consist of species and varieties of non-local provenance (Liebrand & Sykora 1996). Genetic integrity and regional biodiversity are very important in restoration projects according to SER – Society for Ecological Restoration guidelines (Clewett et al. 2005); we therefore wanted to focus our effort on reintroducing a maximum of characteristic steppe species. Kiehl et al. (2010) have inventoried the principal techniques for restoring plant communities with local target species in Europe. These techniques include seeding of site-specific seed mixtures (Lindborg 2006), transferring turves or seed-containing

soil (Bullock 1998), transferring seed-enriched chaff, threshing and brush-harvesting (Losvik & Austad 2002), transferring fresh seed-containing hay (Patzelt et al. 2001 ; Klimkowska et al. 2010), transferring raked material and vacuum harvesting (Riley et al. 2004).

Hay transfer is an ancient agricultural technique (Hölzel & Otte 2003) used in ecological restoration in North America (Graf & Rochefort 2008) and in temperate Europe on calcareous grasslands (Kiehl & Wagner 2006), on chalk grasslands (Edwards et al. 2007), on magnesian limestone grasslands (Riley et al. 2004), on wet and flood meadows (Poschlod & Biewer 2005 ; Donath et al. 2007) and on fen grasslands (Rasran et al. 2006). Hay transfer is a solution adapted for the restoration an ecosystem that cannot regenerate by means of seed banks or with a limited seed dispersal capacity especially for dry grasslands (Hölzel & Otte 2003 ; Donath et al. 2007 ; Klimkowska et al. 2010 ; Kiehl et al. 2010), but it has never been tested in dry or arid open landscapes. Hay contains a significant amount of viable seeds which allow species reestablishment (Rasran et al. 2006). Hay litter improves hygrometric conditions and reduces temperature variations (Eckstein & Donath 2005); it helps to break seed physical dormancy (Eckstein & Donath 2005); it extends germination periods (Donath et al. 2007) and moisture and temperature improvement conditions are crucial factors for successful seedling recruitment (Bissels et al. 2006).

For these reasons and because of the existence of large areas of undisturbed steppe (9,500 ha) in the plain of La Crau, this technique was tested for the first time in a Mediterranean dry grassland on areas disturbed by pipeline construction. During this operation, in order to achieve an optimum protocol for ecological restoration, soil changes were measured and grazing effects were analyzed.

Methods

Study area

The steppe of La Crau is located in South-Eastern France (43°31'N, 4°50'E), between the Rhône Delta and the Berre lagoon on the former delta of the Durance River (50,000 ha) formed during the Palaeolithic. This steppe is characterized by vegetation tolerant of the dry Mediterranean climate (yearly precipitation: 500–600 mm) with a high frequency wind regime (average: 334 days / year) and particular soil conditions. The topsoil is covered by 50 % of stones and the substratum is an impermeable 1-5 m thick conglomerate layer, made of a calcareous matrix, which prevents roots from accessing groundwater (Buisson & Dutoit 2006). Since the Neolithic, the vegetation of this fossil delta has been subjected to sheep grazing (Henry et al. 2010). Vegetation is principally composed of *Brachypodium retusum* (Poaceae) and *Thymus vulgaris* (Lamiaceae) which represents 50% of the total herbaceous biomass of the steppe (Buisson et al. 2006 ; Fadda et al. 2008). Today, this steppe has been reduced to 9,500 ha, broken up into fifteen pieces of land, the largest of which is 6,500 ha (Buisson et al. 2006) and which is where our experiment was set up.

Protocol

Experimental set-up

The experiment was set up in November 2006 at three replicate sites: North Petit Carton (A), South Petit Carton (B) and Grand-Abondoux (C). Each replicate is composed of one area of steppe used as a control (S for steppe), and one 10 meter wide area altered by the building of the pipeline (P for pipeline) (Figure 17).

At each site and in each area, four experimental units were set up, each separated by 30 meters. Each unit was composed of two plots: one enclosure (g) and one grazed plot (G for grazing), each measuring 1.5 m x 3 m. Each plot was divided into two 1.5 m x 1.5 m subplots: in one subplot hay transfer was tested and the other served as a control where no treatment was applied (Figure 17).

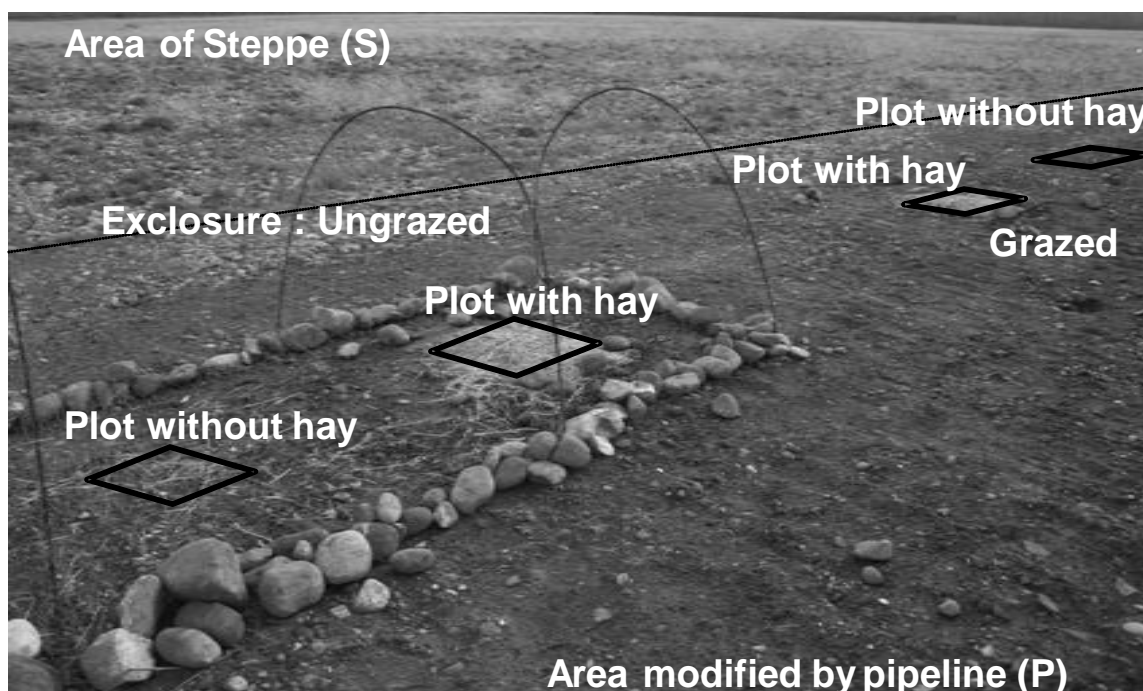


Figure 17 : Experimental unit consisting of two plots in an area altered by pipeline construction

Hay transfer

Although hay transfer is already used in ecological restoration in other ecosystems, it had to be adapted to this particular Mediterranean environment. Hay harvesting had to be carried out manually in this xeric environment where the high rate of stones covering the soil (> 50%) prevents mechanical mowing and where plant species produce few seeds because most of the inflorescences are eaten by sheep in an overgrazed context. First, during three consecutive days at the beginning of July 2006, when the production of seeds is at a maximum, hay was collected on a donor site: a 3 ha steppe area which had not been grazed for five years, less than 5.5 km from the three experimental sites, and on which species composition and species-richness remain unchanged compared to the original steppe (Henry 2005). The potential steppe vegetation is thus the same, and the genetic integrity of the population is maintained as proposed by Walker et al. (2004). Hay was manually mown with a scythe, and then immediately collected by hand vacuum equipment to suck up leaves (Figure 18, A).



Figure 18 : Principal protocol stages (hay harvesting and sowing)

Initially, hay transfer was scheduled in September before the autumn rainfall necessary for the germination of Mediterranean species; but pipeline work took two months longer than expected, so the hay was dispersed after the end of pipeline construction, on November 23 2006. For each subplot where hay was applied (H), 112 g of hay was applied on a 40 cm x 40 cm quadrat located in the center of each subplot (700 g/m²) (Figure 18, B). This weight is similar to the mass of hay dispersed during previous experiments in North Europe (Kiehl & Wagner 2006 ; Kiehl et al. 2006). A study testing the application of six different hay weights found that the highest weight (805 g/m²), containing the most species and viable seeds, is the most appropriate for restoration (Kiehl et al. 2006).

To improve germination conditions:

- Before the dispersion of hay, soil was lightly harrowed in order to air it and allow better seed adherence. This was also done on subplots without hay transfer (control).
- Quadrats receiving hay were watered (5 liters / quadrat), before and after dispersion in order to help germination and allow better adherence of seeds to the soil. Subplots without hay transfer (control) were also watered.

- During the first five months only, hay was covered with wire netting to reduce the loss of hay due to wind in the quadrats covered by hay only but not in the control quadrats where no hay was spread (Figure 18, C).

Hay composition

To find out the composition, richness, and species abundance in the hay, three 112g samples were grown in a greenhouse. Each sample was sown in three trays of 42cm x 27cm on gauze-covered substrate composed 50% of potting soil and 50% of vermiculite. The trays were watered and sprinkled several times per week and regularly moved to obtain homogenous germination conditions. Fifteen days after sowing and every two weeks thereafter during six months, seedlings were identified weekly, counted and extracted to avoid competition.

Vegetation surveys

Vegetation surveys in the field were carried out in May 2007, 2008 and 2009 when a maximum of species can be identified (Casado et al. 1985). In each 40 cm x 40 cm quadrat, whether they received hay or not, percent cover of each species, percent covers of stones and bare ground, litter, lichens and vegetation were assessed (quadrat total / year= 96). Mean vegetation height was also assessed in each quadrat (mean calculated out of five measures).

Soil analyzes

At the end of 2006, three soil samples of 200g were collected from each of the two areas (steppe S, Pipeline P) at each of the three sites (A, B, C) to analyze physical and chemical properties (18 samples). Samples were dried and sieved (2mm) to recover fine soil needed for granulometric (clay, fine and coarse silt, fine and coarse sand) and chemical analyses (C, N, C:N, pH, CEC, CaO, CaCO₃, K₂O, P, O.M.) following standardized methods (Baize 2000).

Statistical analyses

A split-split-plot ANOVA followed by Tukey tests were carried out (R statistical computing version 2.0.1, 2005) to determine the effects of hay dispersal and grazing on species richness during the three years. The different areas (steppe, pipeline), grazing (with grazing, without grazing), hay transfer (with hay, without hay) and survey years (2007, 2008, 2009) were

treated as explanatory variables. Normality (Shapiro-Wilk test) and variance homogeneity (Levene test) were tested first.

To determine the effects of remodeling soil and explain vegetation composition using environmental variables, a PCA (Principal Component Analysis) was performed. The PCA analyze combined (1) all environmental variables: granulometry, C, N, C:N, O.M., pH, CEC, CaO, CaCO₃, K₂O, P, percent cover of stones and bare ground; and (2) vegetation variables: percent cover of vegetation, mean vegetation height. Normality of these variables was tested (Shapiro-Wilk test) and the significativity of the data was also tested using Student test with different areas (steppe, pipeline) as the explanatory variable.

A CA (Correspondence Analysis) was performed to describe vegetation composition using species presence/absence (Appendix A) depending on treatments (steppe or pipeline, grazed or ungrazed, hay transfer or no hay) for 2007, 2008 and 2009 (288 points x 129 species).

Results

Soil nutrient status and plant community characteristics just after disturbance

Steppe soils have a significantly lower pH and CaO and a significantly higher C:N than pipeline soils (Table 3, Figure 19).

Table 3 : Results of student test on physical and chemical properties of soil environmental and vegetation data

	t	p value
Clay	1.171	0.261
Fine silt	-0.11	0.914
Coarse silt	-1.601	0.129
Fine sand	-1.751	0.099
Coarse sand	1.482	0.159
N	-0.452	0.659
C:N	-2.196	0.043
Organic Matter	-1.648	0.119
pH	2.938	0.009
CaCO ₃	1.814	0.107
P	1.144	0.274
CEC	0.791	0.443
CaO	2.794	0.022
K ₂ O	-0.976	0.343
Vegetation cover	-1.305	0.21
Litter	0.055	0.956
Bare ground	0.611	0.55
Vegetation height	-3.107	0.007

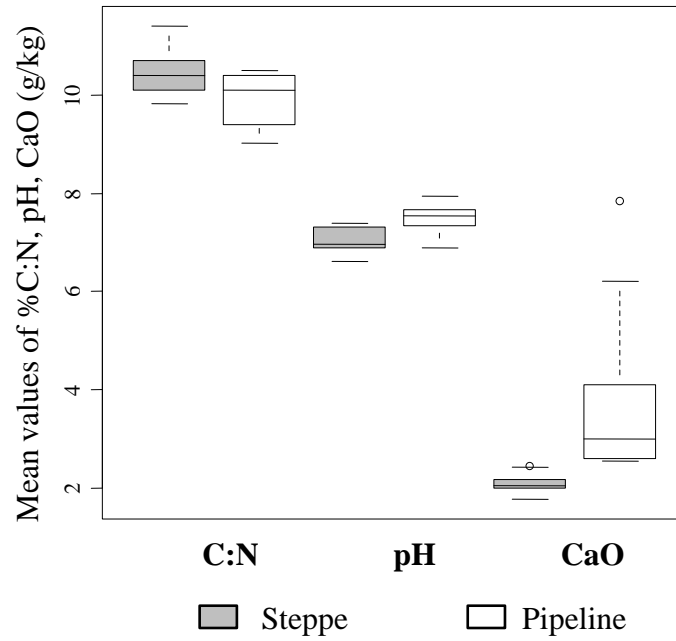
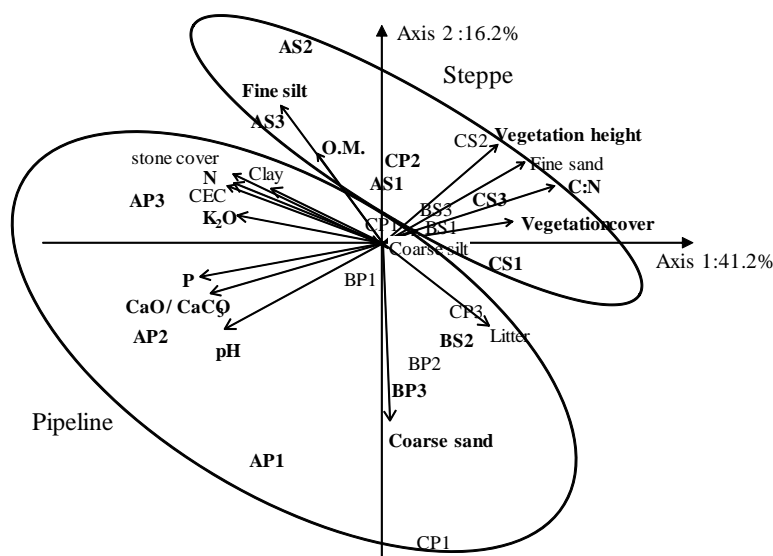


Figure 19 : Mean values of C:N, pH and CaO of steppe and pipeline soils (N=9). Error bars show SE and points show extreme values.

Figure 20 shows that the first PCA axis separates A samples from B and C samples. A samples (e.g. AP3, AP2) have higher concentrations in P, CaO, CaCO₃, pH, N, and K₂O and higher stone cover than B and C (e.g. CS1, CS3) samples which have higher C:N and vegetation cover. The second PCA axis separates pipeline sites (P) from steppe sites (S). Coarse sand contents are higher in pipeline soils (e.g. AP1, BP3, BP2) than in steppe soils. Soil samples taken on steppe (e.g. AS2, AS3) have a higher proportion of fine silt and Organic Matter. Mean plant height is greatest on the steppe.



The first letter : A, B or C	The different sites replicates
The second letter : S or P	The different areas: S = steppe et P = pipeline
The number : 1, 2, 3, or 4	The different experimental units
example : CS2	Site C, on steppe, on experimental unit 2

Figure 20 : PCA on soil physical-chemical properties, environmental, and vegetation variables for the three sites in 2007 (18 points x 13 variables)

Species richness

Overall, during the three years, species richness is significantly different between each treatment (Figure 21): steppe vs pipeline, with hay vs. without hay and grazed vs ungrazed. For all treatments, species richness increases throughout the three years.

In the first year (2007), steppe quadrats, with hay and without hay, have significantly higher species richness than pipeline quadrats. Steppe with hay has significantly lower species richness than steppe without hay (Tukey tests, $p < 0.01$). This difference disappears in subsequent years, with species richness greater on steppe with hay than without hay in 2008 and 2009 (Tukey tests $p < 0.001$).

For the three years, species richness is significantly greater on pipeline quadrats with hay than pipeline quadrats without hay (Tukey tests first year: $p < 0.01$, second year: $p < 0.001$, third year $p < 0.05$).

In 2007, grazing does not have a significant effect on species richness, but for the second and third year grazing has a significant positive effect on species richness of pipeline quadrats with hay.

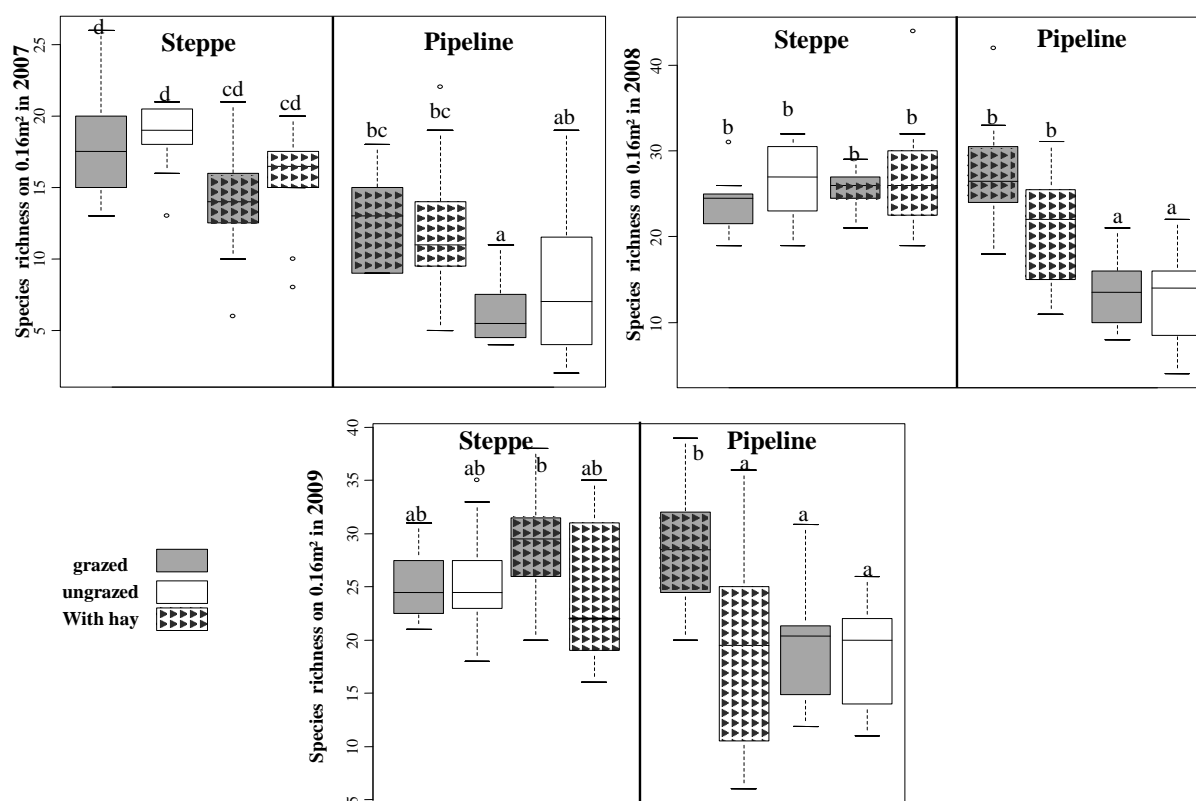


Figure 21 : Anova performed on the mean plant species richness of the different treatments in 2007, 2008 and 2009. Significant differences ($p < 0.001$) are shown with letters. Error bars show SE.

Vegetation composition among the different treatments

CA results (Figure 22) show three groups of quadrats defined by their species composition: 1) steppe quadrats (with and without hay), 2) pipeline-with-hay quadrats and 3) pipeline-without-hay quadrats. Pipeline-with-hay quadrats are found between pipeline-without-hay quadrats on one side and steppe quadrats on the other (Figure 22).

Steppe quadrat (with and without hay) species are relatively similar during the three years (2007, 2008, 2009). However, pipeline (with and without hay) quadrats have a different species composition between the first year, the second and the third year.

There are not marked different vegetation compositions among the treatments with or without grazing.

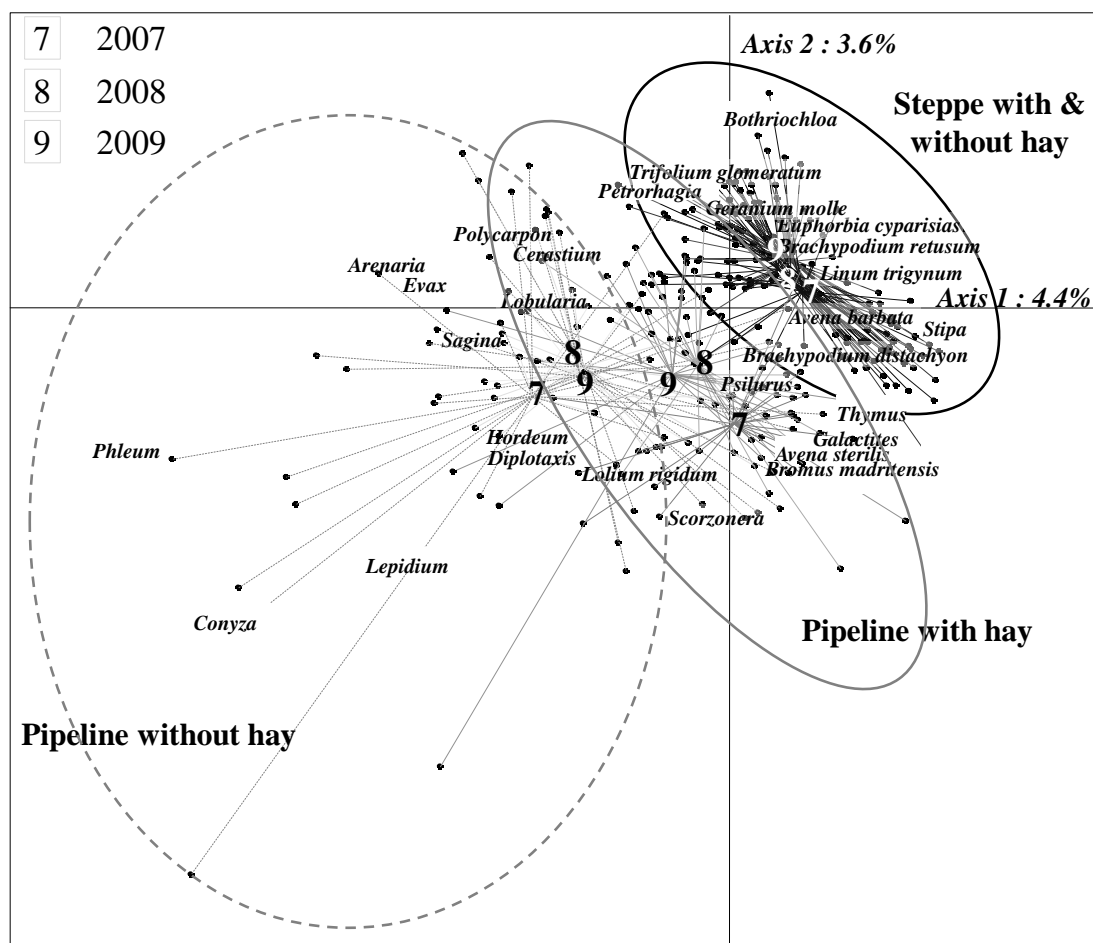


Figure 22 : Correspondence analysis run on the vegetation matrix at the three sites in 2007 (7), 2008(8), and 2009(9) (288 points x 149 species). The middle of the stars is the gravity center (7, 8, 9) linking to the points of its belonging class (sites)

Comparisons of donor site, pipeline, steppe and cultivated hay samples

Species on donor sites and hay samples

In 2007, 49% of the species are common to the donor site and the pipeline with hay, 59% in 2008 and 65% in 2009. 58% species are common to the donor site and hay samples grown in greenhouse. In these 336g of hay, 2529 seedlings grew and represented 63 species. The species which most sprouted in trays are some annual Poaceae: *Aegilops ovata* (575 seedlings), *Psilurus incurvus* (483), *Vulpia bromoides* (393), *Taeniatherum caput-medusae* (78), *Brachypodium distachyon* (69) and some perennial Poaceae: *Stipa capilata* (113), *Poa*

bulbosa (102), *Dactylis glomerata* (89), one perennial Lamiaceae: *Thymus vulgaris* (74) and other forbs, such as *Silene gallica* (46), *Senecio vulgaris* (34), *Crepis foetida* (33), *Sonchus oleraceus* (33), *Galium murale* (29) or *Sherardia arvensis* (28).

A lot of Asteraceae are found only at the donor site such as *Andryala integrifolia* (found in 67% of the samplings) carried out at the donor site (Henry, 2005), *Leontodon tuberosus* (100%), *Centaurea melitensis* (67%), *Carduus tenuiflorus* (67%), *Centaurea solstitialis* (17%). Other species belonging to other families are present only on the donor site, such as *Euphorbia falcata* (Euphorbiaceae) (83%), *Neatostema apulum* (Boraginaceae) (17%), *Anthoxanthum odoratum* (Poaceae) (33%), *Biscutella laevigata* (33%) and *Sinapis alba* (33%) (Brassicaceae), *Trinia glauca* (Apiaceae) (17%), *Stellaria media* (Caryophyllaceae) (17%), *Convolvulus cantabricus* (Convolvulaceae) (17%), *Vicia lathyroides* (Fabaceae) (17%), *Teucrium chamaedrys* (17%) and *Calamintha nepeta* (17%) (Lamiaceae).

One species is detected only in trays: *Crassula tilae* (Crassulaceae). Two species (*Scorpiurus muricatus*, *Urospermum picroides*) are exclusively found on pipeline with hay; these species are annual. On pipeline without hay transfer we found species growing only on this disturbed area belonging to different families, such as *Anagallis arvensis* (Primulaceae), *Phleum sp.* (Poaceae), *Foeniculum piperatum* or *Torilis arvensis* (Apiaceae).

Characteristic steppe species

Some species grow exclusively on the steppe area (including donor site): *Brachypodium retusum* (Poaceae, appears on 85% of steppe samplings and 83% of donor site), *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae appears on 26% of steppe samplings), *Linaria arvensis* (Scrophulariaceae appears on 4% of steppe samplings and 33% of donor site samplings), *Ranunculus bulbosus* (Ranunculaceae, appears on 1% of steppe samplings and 50% of donor site samplings) and *Phlomis lychnitis* (Labiaceae appears 0.7% on steppe samplings).

Discussion

Soil properties and consequences for restoration

Hay transfer is often used after topsoil removal (Patzelt et al. 2001 ; Kiehl & Pfadenhauer 2007 ; Kardol et al. 2009 ; Klimkowska et al. 2010); the latter reduces nitrogen mineralization and removes organic matter, or is accompanied by liming or hydrological interventions to slow down soil acidification (Bakker & Berends 1999). In our study, few physical-chemical properties were changed by soil disturbance: significant changes were only measured for pH, C:N and CaO. Indeed, different concentrations of these compounds and pH are observed in the plain leading to slightly different steppe vegetation composition (Römermann et al. 2005). A particular short vegetation facies called “tonsure” is established in patches on La Crau steppe where soil is more acidic and is associated with bryophytes, lichens and characteristic vascular plants which are more acidophilous and xerophilous than other steppe species (Rieux et al. 1977).

Consequences of hay transfer for steppe community

As in a lot of ecosystems (Kiehl et al. 2006 ; Klimkowska et al. 2010), hay transfer on the pipeline has provided a successful restoration method for the steppe ecosystem with a significant increase in species richness six months after hay transfer and throughout the three years. More than an increase in total species-richness, this method has enabled the transfer of more typical steppe species than with natural dispersion processes by wind or animals (sheep, ants, rabbits, wild boars, etc.). The first year, the experimental device to reduce hay loss by wind prevented some heliophilous species from germinating which explains the lower species richness on steppe with hay that year. This device did not have a long-term negative effect because species richness increased in subsequent years after removing this device.

The absence of some target species is often an issue in ecological restoration experimentation (Kiehl & Pfadenhauer 2007 ; Poschlod & Biewer 2005 ; Riley et al. 2004), even decades after restoration and although large populations may occur in adjacent reference sites (Bischoff 2002). The transfer of hay is a very efficient method to overcome dispersal limitation for plant species of target communities and to reduce competition by ruderals during the initial

restoration phase because of the impact of hay layer which reduces bare soil surfaces available for ruderal plant seedlings (Kiehl & Wagner 2006).

58% of the donor site species were found in 336 g of hay coming from this site, and after three years, 65% of the donor site species were found on pipeline which received hay. Our results are comparable with those of Rasran et al. (2006) as they found that 41 to 72% of the species occurring in the aboveground vegetation were present as seeds in the hay and with the study by Patzelt et al. (2001) where, after five years, 70% of the species from the donor site had been transferred. These results are higher than those of Riley et al. (2004) for magnesian limestone grasslands where they harvested 50% of the species from the donor species and than the results of Donath et al. (2007) in floodplains which obtained hay containing between 20.8% and 61.2% of the species pool from donor sites. To improve our transferred species results, we should collect hay at several donor sites as in the studies of Patzelt et al. (2001) and Rasran et al. (2006) to increase the probability to harvest all target species and harvest two or three times (late spring, summer, late autumn) to avoid phenological bias. In our experiment, annual grass species are abundant in the hay which corroborates the study by Kardol et al. (2009) in which there was a large number of Poaceae seedlings in trays. This is contrary to the study by Donath et al. (2007), where grasses were under-represented in the plant material compared with their high abundance at the donor site.

Steppe vegetation is composed of many annual species and some perennial species, such as *Brachypodium retusum* and *Thymus vulgaris* which have been identified as target species for ecological restoration because they are the dominant species of this ecosystem. If *Thymus vulgaris* has been reintroduced by hay transfer, the success of this experiment was not achieved for *Brachypodium retusum*, because this resprouter species produces few seeds (Caturla et al. 2000). This species is also considered as a promising species for restoration (Caturla et al. 2000) and to advance the research on its transfer, it would be interesting to find a way to reintroduce it. Its seed production being low, other techniques than seeding could be used to reintroduce this species, such as young transplants often used in forest restoration (Castro et al. 2006) or rhizome fragments already used for Poaceae species in dune restoration (Miller et al. 2003).

Grazing effect

Extensive grazing, like sheep grazing in the plain of La Crau, is appropriate for plant conservation objectives (Buisson & Dutoit 2006 ; Stewart & Pullin 2008) and in ecological restoration operations because livestock grazing has a considerable impact on community structure and floristic composition (Peco et al. 2006). In our study, grazing did not have any impact on species assembly in the first three years but increases species richness on restored areas with hay transfer as has been already shown by Bakker & Berendse (1999). This increase in species richness appears at local scale (0.16m²); two years after the start of the study, sheep grazing limits competition, creates gaps, increases the clonal production of Poaceae and may introduce new species (Kiehl & Pfadenhauer 2006). This factor is important in the assembly of a community grazed for several centuries (Buisson et al. 2006); it would thus be interesting to study life traits (Hellström et al. 2003) of characteristic steppe species and colonizing species to understand whether species assemblies are linked with life traits and also survey grazing impact on these traits.

While grazing is a positive factor in ecological restoration through positive effects on species establishment and recruitment (Girel & Manneville 1998), this factor can be problematic during the first steps of restoration. In this steppe area modelled by grazing, inflorescences are eaten by sheep which reduces seed availability in the hay. To have a maximum of species, we got around the grazing problem by harvesting the seeds in an enclosure; but there are few enclosures in this steppe area. Five steppe enclosures are scattered over the plain of La Crau. The largest enclosure measures 140 hectares, but is a private area and administrative procedures will prevent easy hay harvesting. Although the other four enclosures are located in the Nature Reserve and therefore are more accessible, they are smaller (0.2, 0.25, 3 and 3.7 hectares). This donor site problem complicates this technique's applicability on a larger scale. Moreover, the high percentage of roundish stones covering the soil prevents mechanic mowing. Technical solutions will have to be developed to adapt machinery to this environment.

Conclusion

These results are very promising and are encouraging to test hay transfer on a larger scale.

For the continuation of our study, it will be very important 1) to survey the same plots in the long term to know whether new species colonized, whether succession dynamics persists, and whether floristic composition changes and 2) to survey around the plots where hay was transferred to identify potential edge effects because plots where hay was applied could play the role of nuclei which become a refuge and later a source in order to restore communities more rapidly.

Implications for practices

- Hay transfer can be used in ecological restoration of Mediterranean steppe vegetation and probably other dry areas just after a disturbance, before the installation of ruderal species.
- The best time for hay collection is at the peak of seed production at the beginning of summer in Mediterranean regions, and the best time for hay transfer is just before the first autumn rains.
- Grazing should be maintained during the restoration of Mediterranean steppe ecosystems as it increases species richness in restored areas, reduces species competitiveness and increases clonal production of Poaceae.
- Devices with net strewing reducing hay losses, manual hay harvesting and seeding are suitable for ecological restoration at small scale but these techniques require improvement for use at larger scales.

Acknowledgments

This study was sponsored by CEN P.A.C.A. Ecomusée de Crau, the “*Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau*”, and was financially supported by the Conseil Régional de Provence Alpes Côte d’Azur, and GRTgaz and SAGESS companies. We thank all the people who helped us: F. Henry, P. Touflan, V. Robin for hay mowing and transfer, C. Rolando for granulometric analyses, A. Saatkamp for species identification, F. Torre and R. Jaunatre for statistics and L. Affre and A. Bence of the IMEP shared greenhouses and garden for their contributions in the cultivation of hay trays.

Appendix A

Table 4 : Plant species recorded in each treatment. DS, donor site; T, trays in greenhouse; Shg, steppe without hay without grazing; ShG, steppe without hay with grazing; SHg, steppe with hay without grazing; SHG, steppe with hay with grazing; Phg, pipeline without hay without grazing; PhG, pipeline without hay with grazing; PHg, pipeline with hay without grazing; PHG, pipeline with hay with grazing. The values correspond to the mean frequency of each species (%). Species in bold are typical steppe species of the plain of La Crau. Species exclusively found in trays are preceded by *. Species exclusively found in donor site are underlined.

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Aegilops ovata</i> L.	100	100	69	69	97	92	39	36	81	86
<i>Aegilops triuncalis</i> L.	0	0	0	3	17	0	3	6	11	3
<i>Aira cupaniana</i> Guss.	17	67	14	8	6	6	6	0	3	3
<i>Anagallis arvensis</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
<u><i>Andryala integrifolia</i> L.</u>	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<u><i>Anthoxanthum odoratum</i> L.</u>	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Arenaria leptoclados</i> (Reichenb.) Guss.	0	0	0	0	6	3	11	17	0	14
<i>Artemisia annua</i> L.	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Asphodelus ayardii</i> L.	100	33	11	11	3	14	3	0	0	0
<i>Asterolinon linum-stellatum</i> (L.) Dubv	0	0	22	11	17	6	6	0	6	11
<i>Avena barbata</i> Link	100	0	69	67	83	69	19	6	53	39
<i>Avena sterilis</i> (L.) De Wet	0	0	17	0	19	8	8	3	36	19
<i>Bellis sylvestris</i> Cirillo	100	0	64	67	39	50	28	56	19	28
<u><i>Biscutella laevigata</i> L.</u>	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	0	0	28	22	8	17	3	0	8	0
<i>Brachypodium distachyon</i> L. P. Beauv.	83	100	67	67	86	89	33	42	75	86
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv.	83	0	75	89	92	86	3	3	0	0
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	100	100	42	44	22	42	14	3	25	22
<i>Bromus madritensis</i> L.	83	100	22	11	19	6	22	8	36	28
<i>Bromus rubens</i> L.	83	100	56	56	44	50	31	25	53	44

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Calamintha nepeta</i> (L.) Savi	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Camphorosma monspeliaca</i> L.	83	0	0	3	0	0	0	0	0	0
<i>Cardamine hirsuta</i> L.	17	33	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus nigrescens</i> Vill.	17	67	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	0	0	31	22	22	14	17	8	19	28
<i>Carduus</i> sp.	0	0	0	8	11	6	0	0	6	17
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carlina corymbosa</i> L.	83	0	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>Carlina lanata</i> L.	67	0	14	6	6	8	0	0	0	6
<i>Carthamnus lanatus</i> L.	100	0	17	17	11	19	11	11	17	14
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.	0	67	39	47	33	47	56	53	33	58
<i>Centaurea melitensis</i> L.	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centaurea solstitialis</i> L.	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Centranthus calcitrapa</i> (L.) Dufresne	83	0	0	3	0	3	0	0	0	0
* <i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerastium pumilum</i> Curtis	17	100	11	3	11	0	22	22	17	14
<i>Convolvulus cantabricus</i> L.	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	0	33	0	0	0	0	0	3	3	3
* <i>Crassula tillaea</i> Lester Garland	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crepis bursifolia</i> L.	0	33	0	3	0	3	3	0	6	3
<i>Crepis foetida</i> L.	100	100	56	50	78	64	11	11	67	81
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	50	100	58	47	47	56	14	17	22	39
<i>Crucianella angustifolia</i> L.	0	33	8	0	6	0	3	0	3	0
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	0	0	6	6	6	3	0	6	3	0
<i>Cynosurus echinatus</i> L.	0	0	8	3	6	3	0	0	19	6
<i>Dactylis glomerata</i> L.	100	100	44	58	50	72	11	31	25	39
<i>Daucus carota</i> L.	0	0	0	3	0	0	3	3	3	8
<i>Diplotaxis eruroides</i> (L.) DC.	0	0	0	8	3	8	75	69	39	25
<i>Echium vulgare</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Epilobium sp.</i>	17	33	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hérit. in Aiton	67	0	19	25	11	25	17	19	3	17
<i>Eryngium campestre</i> L.	100	33	3	8	17	19	8	0	6	17
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	0	33	44	50	58	47	3	3	0	8
<i>Euphorbia exigua</i> L.	100	67	92	92	67	83	31	31	56	69
<u><i>Euphorbia falcata</i> L.</u>	83	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euphorbia seguieriana</i> Necker	0	0	17	6	17	8	0	0	3	3
<i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot.	33	33	3	3	0	3	19	28	0	31
<i>Filago gallica</i> L.	50	67	31	11	0	8	14	22	6	14
<i>Filago minima</i> (Sm) Pers.	0	0	8	3	3	11	0	11	0	11
<i>Filago pyramidata</i> L.	50	0	0	0	0	6	8	11	0	8
<i>Filagovulgaris</i> Lam.	0	0	0	0	0	0	0	3	3	6
<i>Foeniculum piperatum</i> (Ucria) Béguinot	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Galactites tomentosa</i> (All.) Soldano	83	0	19	14	31	11	14	22	22	25
<i>Galium aparine</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>Galium murale</i> (L.) All	50	100	28	11	19	14	6	8	17	47
<i>Galium parisiense</i> L.	100	67	67	72	72	47	28	11	28	31
<i>Galium triuncalis</i> L.	0	0	0	0	3	8	8	6	3	6
<i>Gastridium ventricosum</i> (Gouan) Schinz & Thell.	0	0	11	8	17	3	17	6	8	6
<i>Geranium molle</i> L.	100	67	64	64	61	75	6	11	14	14
<i>Glaucium flavum</i> Crantz	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0
<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.- Cours.	100	100	50	58	28	47	25	36	17	50
<i>Hedypnois rhagaloides</i> (L.) F.W. Schmidt in E. Maver	0	0	3	8	0	8	0	0	0	3
<i>Hordeum murinum</i> L.	33	0	0	3	6	3	22	17	36	31
<i>Hypochoeris glabra</i> L.	67	100	33	42	19	42	14	8	14	31
<i>Hypochoeris radicata</i> L.	0	0	3	3	0	3	0	3	0	3
<i>Leontodon tuberosus</i> L.	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidium graminifolium</i> L.	33	0	0	19	8	6	14	17	17	19
<i>Linaria arvensis</i> (L.) Desf.	33	0	11	0	3	0	0	0	0	0

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Linum strictum</i> L.	0	0	25	28	28	25	0	0	3	0
<i>Linum trigynum</i> L.	33	0	53	53	31	36	0	3	6	6
<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	83	0	61	75	53	53	83	69	56	61
<i>Lolium perenne</i> L.	0	0	0	3	0	3	0	0	0	8
<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	0	0	0	0	8	28	17	11	42	22
<i>Lolium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	3	6	8
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	67	0	8	0	3	6	0	8	3	19
<i>Medicago monspeliaca</i> (L.) Trautv.	50	0	22	22	14	19	3	22	11	28
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.	33	0	3	3	8	3	17	8	14	14
<i>Medicago</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0
<i>Medicago truncatula</i> Gaertner	0	0	6	0	11	0	0	0	3	0
<i>Minuartia hybrida</i> (Vill.) Schischkin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Neotostema apulum</i> (L.) I.M. Johnston	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paronychia argentea</i> Lam.	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3
<i>Petrorrhagia prolifera</i> (L.) P.W. Ball & Heywood	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3
<i>Phleum pratense</i> L.	0	0	0	0	0	0	3	6	0	0
<i>Phlomis Lychnitis</i> L.	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Plantago bellardii</i> All.	0	0	22	11	17	19	11	11	17	11
<i>Plantago bellardii</i> All.	100	100	6	11	11	14	3	11	6	11
<i>Plantago coronopus</i> L.	0	0	0	0	0	0	3	6	0	3
<i>Plantago lagopus</i> L.	33	0	50	42	39	39	64	61	31	56
<i>Plantago lanceolata</i> L.	0	0	25	28	28	25	19	11	8	22
<i>Poa annua</i> L.	0	0	6	6	3	11	0	0	3	0
<i>Poa bulbosa</i> L.	100	100	42	39	31	44	39	25	56	78
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	0	0	39	42	31	36	31	31	19	31
<i>Psilurus incurvus</i> (Gouan) Schinz & Thell	50	100	31	28	22	42	42	42	42	72
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	50	0	0	3	0	3	0	0	0	0
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth	83	67	75	69	72	69	17	17	19	28
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	0	0	31	17	8	14	22	11	17	17

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Sagina apetala</i> Ard.	0	0	6	0	0	6	11	31	3	19
<i>Salvia verbenaca</i> L.	100	0	8	8	3	8	0	3	0	14
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	83	100	22	8	25	19	17	6	11	22
<i>Scorpiurus muricatus</i> L.	0	0	0	0	0	3	0	6	6	3
<i>Scorzonera laciniata</i> L.	0	0	3	0	0	0	3	6	22	39
<i>Senecio vulgaris</i> L.	100	100	31	28	42	22	19	17	28	25
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	0	0	0	0	3	0	8	0	6	0
<i>Sherardia arvensis</i> L.	100	100	6	14	61	75	3	6	69	75
<i>Sideritis romana</i> L.	100	67	56	61	64	56	6	8	22	22
<i>Silene galica</i> L.	0	100	8	8	6	11	6	0	6	3
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertner	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3
<i>Sinapis alba</i> L.	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sixalix atropurpurea</i> (L.) Greuter & Burdet in Greuter &	17	0	3	3	14	17	6	0	22	36
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	33	100	6	0	3	0	0	0	0	3
<i>Sonchus oleacerus</i> L.	100	100	14	3	6	6	19	8	17	28
<i>Sonchus</i> sp.	0	0	8	11	14	8	6	3	6	19
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stipa capillata</i> L.	50	100	19	14	17	11	0	0	0	3
<i>Taeniaterum caput medusae</i> L.	0	100	17	14	31	33	14	8	47	39
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Teucrium polium</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Thymus vulgaris</i> L.	67	100	31	22	14	19	3	0	19	31
<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner	0	0	17	31	14	25	0	3	6	25
<i>Torilis arvensis</i> (Hudson) Link	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0
<i>Tragopogon</i> sp.	50	0	0	3	6	0	0	0	0	6
<i>Trifolium campestre</i> Schreber in Sturm	0	0	36	22	25	3	3	3	6	19
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	17	33	25	17	19	19	14	17	17	17
<i>Trifolium scabrum</i> L.	50	33	25	22	11	39	8	8	22	39
<i>Trifolium</i> sp.	0	0	0	0	14	0	0	0	8	0

Species	DS (2006)	T (2007)	Shg	ShG	SHg	SHG	Phg	PhG	PHg	PHG
<i>Trifolium stellatum</i> L.	67	0	19	25	17	19	0	3	11	11
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	100	33	14	14	17	14	19	6	6	19
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	0	67	3	3	0	0	3	8	0	14
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	3	0	6
<u>Trinia glauca (L.) Dumort.</u>	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt	33	0	3	0	14	3	3	0	0	0
<i>Urospermum picroides</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt	0	0	8	3	11	0	0	0	8	8
<i>Verbascum sinuatum</i> L.	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0
<i>Veronica arvensis</i> L.	0	0	22	28	25	8	19	17	6	14
<u><i>Vicia lathyroides</i> L.</u>	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vulpia sp</i>	100	100	97	86	69	78	44	58	61	72

Deuxième inter-partie

Les deux précédents articles de cette thèse montrent la difficulté de retrouver rapidement l'intégrité de l'écosystème steppique par régénération spontanée comme par la restauration active par la méthode de transfert de foin ; notamment *Brachypodium retusum*, espèce dominante de la steppe, toujours absent de la nouvelle communauté végétale. L'absence de cette espèce est problématique pour la régénération totale de la richesse et de la diversité de la formation végétale puisqu'elle influence la structure et le fonctionnement de la communauté via sa dominance en biomasse et recouvrement.

Ces recherches précédentes ont permis également de constater que, comme pour de nombreux écosystèmes herbacés méditerranéens perturbés, la dynamique successionnelle semble ralentie à court terme par la présence des espèces rudérales qui colonisent en forte densité l'écosystème perturbé pendant les premières phases de successions (Hobbs & Huenneke 1992).

L'expérimentation qui suit a donc eu pour objectif de réintroduire des espèces structurantes de la steppe et en particulier *B. retusum*, afin d'utiliser cette couverture végétale comme filtre pour limiter l'installation des espèces rudérales durant les premières phases de succession et ainsi accélérer la dynamique végétale vers la steppe de référence (rôle d'espèce nurse). Cette opération est basée sur un semis réalisé en 2007 sur un ancien fragment de steppe transformé en parcelle culturale dans les années soixante puis abandonnée en 2006, cette opération n'ayant pu être réalisée sur le tracé de la canalisation enterrée.

2

3

Partie 3 :

Réintroduction d'espèces structurantes



3

Figure 23 : Friche expérimentale ayant reçue le semis d'espèces structurantes.

Using a two-phase sowing approach to restore Mediterranean grassland – first results on restoration success

Running title: How to use foundation and complementary species in restoration projects?

Auteurs : Clémentine Coiffait-Gombault, Elise Buisson, Thierry Dutoit

Article accepté avec corrections mineures dans *Applied Vegetation Science*

Résumé

Questions : Est-il possible de restaurer par le semis d'espèces structurantes les pelouses sèches méditerranéennes qui ont été transformées par les activités agricoles ? Quel est l'impact du pâturage dans la restauration de cet écosystème ? Comment peut-on évaluer rapidement le succès d'une méthode de restauration ?

Site d'étude : Réserve naturelle nationale des coussouls de la plaine de Crau dans le Sud-est de la France (43°31'N, 4°50'E).

Méthodes : Sur une friche culturale, nous avons semé un mélange d'espèces indigènes en 2007. Ce mélange était composé de deux espèces pérennes qui apparaissent comme des espèces structurantes de l'écosystème herbacé de référence : *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris* et une espèce annuelle : *Trifolium subterraneum* qui a la capacité de couvrir rapidement le sol. Pour évaluer l'effet du semis des espèces structurantes sur la communauté végétale, nous avons semé et suivi l'établissement de quatre espèces indigènes en 2008 : *Taeniatherum caput-medusae*, *Linum strictum*, *Evax pygmaea* et *Asphodelus ayardii*. Ces espèces, nommées espèces cibles, sont caractéristiques de la pelouse sèche étudiée, leur préservation est souhaitable au point de vue de la conservation.

Résultats : Le semis a été un moyen efficace pour réintroduire les espèces structurantes. Leur installation rapide sur la friche favorise l'établissement des espèces de la pelouse sèche et entrave l'installation des espèces rudérales, permettant ainsi un changement dans la composition floristique. Le retrait du pâturage permet une augmentation de la couverture

végétale. Les espèces cibles s'établissent mieux sur les parcelles semées avec les espèces structurantes et pâturées.

Conclusion : A court terme, le semis des espèces structurantes et le maintien du pâturage semblent être une bonne méthode pour restaurer les communautés végétales herbacées qui ont un faible pouvoir de régénération. Cette étude démontre que le semis et le suivi d'espèces cibles est une méthode efficace pour tester rapidement l'impact d'un protocole de restauration écologique sur l'établissement et l'assemblage d'une communauté végétale sur le long terme.

Abstract

Questions: Is it possible to restore target herbaceous plant community on ex-arable land by sowing foundation species? What is the impact of sheep grazing on the restoration of this ecosystem? How can we quickly evaluate the success of restoration methods?

Location: Nature reserve of the plain of La Crau, South-eastern France (43°31'N, 4°50'E)

Methods: In an ex-arable field, we sowed an indigenous species mix in 2007. It was composed of two perennial species which are foundation species of the reference grassland ecosystem (*Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*) and one annual species *Trifolium subterraneum*, which is well-known for its ability to quickly cover bare soils. To evaluate the impact of the foundation species mix on the plant community, one year later we sowed and surveyed the establishment of four indigenous complementary species in 2008: *Taeniatherum caput-medusae*, *Linum strictum*, *Evax pygmaea* and *Asphodelus ayardii*. These species are typical species of the reference grassland ecosystem whose preservation is desirable from a conservation point of view.

Results: Sowing was an effective means of reintroducing the foundation species. Their presence in the ex-arable field very rapidly promoted grassland species and impeded the establishment of weeds. When grazing is excluded, they induced covering of the bare ground. Complementary species established better in relation to the sown and grazed treatment.

Conclusion: In the short term, sowing indigenous foundation species and maintaining grazing seems to be a good method to restore grassland plant communities which have poor capacity to re-establish spontaneously. This study demonstrates that sowing and monitoring complementary species is an efficient method to quickly find out whether a particular restoration protocol will have an impact on community recruitment and assembly.

Keywords: ex-arable fields, native species, nurse species, survivor curves, sheep grazing, steppe

Nomenclature: « Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France » (Tela-Botanica 2011)

Introduction

Grassland ecosystems have undergone extensive damage throughout the world. Their destruction and fragmentation are consequences of human use, in particular agricultural activities (Walker et al. 2004). Ploughing, stone removal and fertilization decreased their plant species-richness, and changed their floristic composition (Lawson et al. 2004 ; Römermann et al. 2005). Plant communities shifted towards a dominance of indigenous weeds (Römermann et al. 2005) which are spontaneous species promoted by human activities characterized by high reproduction, dispersion and colonization capacities (Zimdahl 2007). Grassland species, in particular perennial species, are not adapted to modern cultural landscapes (Lawson et al. 2004 ; Critchley et al. 2006 ; Nordbakken et al. 2010) and disappear from the ex-arable field seed banks (Römermann et al. 2005 ; Walker et al. 2004 ; Martinez-Duro et al. 2009). On the other hand, these seed banks mainly contain weed seeds (Walker et al. 2004) which can affect the establishment of grassland species by competing for resources (Keddy 2007), such as light, space, or soil nutrients. “Passive conservation” is not sufficient to preserve grassland biodiversity (Heywood & Dulloo 2005) and restoration of these ecosystems is often necessary. One solution for restoring herbaceous ecosystems is to eliminate weed species and change the trajectory by seed introduction (Nordbakken et al. 2010 ; Prach & Pysek 2001).

Seed availability is a key factor in the re-assembly of species-rich grassland communities. To recreate plant communities, the reintroduction of some species from a local pool is often used (Padilla et al. 2009 ; Walker et al. 2004 ; Hellström et al. 2009 ; Öster et al. 2009). Soil seed bank transfer, hay transfer or seed sowing are various methods used to restore herbaceous ecosystems (Kiehl et al. 2010). These techniques have proved their success but are sometimes limited. Restoration success can be incomplete. This is reflected by lower species richness than in the reference ecosystem and a lack of characteristic species. Species absence can have a detrimental effect on conservation and restoration ecosystem if missing species are endangered or if they are foundation species playing an essential role in community structure and diversity (Bruno et al. 2003 ; Ellison et al. 2005).

The use of hay transfer in the French Mediterranean dry grassland of La Crau is an example of these incomplete restoration experiments. While this technique has led to positive results

on plant species-richness and floristic composition on a recently disturbed dry-grassland area, some perennial species remain absent (such as *Brachypodium retusum*) or are weakly abundant (e.g. *Thymus vulgaris*) from the restored area (Coiffait-Gombault et al. 2011a). These two species are the dominant species of the reference ecosystem and represent 50% of the grassland biomass (Buisson et al. 2006 ; Fadda et al. 2008). Their absence is detrimental to restoration success because they seem to structure the grassland and consequently seem to be foundation species.

In early succession, plant cover over disturbed areas is characterized by patches of weeds and bare ground. Sowing species-rich seed mixes seems a good option to reduce weed establishment (Kleijn et al. 1998 ; Critchley et al. 2006 ; Öster et al. 2009 ; Nordbakken et al. 2010 ; Török et al. 2010). Weed exclusion facilitates target plant establishment (Walker et al. 2004) and increases species richness (Kleijn et al. 1998), thus accelerating plant succession. Furthermore, this technique is more sustainable compared to the financial (Bainbridge 2007) and energy cost of other restoration techniques (e.g. transplanting seedlings, blanket transfer) and can be employed over larger areas.

However, species-rich seed mixes are sometimes not available for purchase (i.e. in Mediterranean areas). Sowing only a few foundation species is thus a good compromise as: i) it increases plant cover which protects the soil from wind and rain and increases water infiltration, thereby reducing erosion and fostering material cycling (Schulze et al. 2009); ii) it creates patches where abiotic and biotic conditions are improved and where target species may spontaneously colonize (safe sites), and iii) it maintains genetic integrity because species are indigenous. In the long term, by their dominance or their function, foundation species or matrix building species determine the community structure. These species generally exhibit high persistence and short distance spreading (Herben et al. 1993). To restore dry grassland of La Crau after cultivation, we chose to sow three indigenous grassland species which were identified as foundation species: *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris* and *Trifolium subterraneum*.

Plant community response often takes a long time, as succession generally runs over decades to hundreds of years (Walker et al. 2007). This is inadequate for many restoration project aims, which require rapid evaluation of the potential success, especially when the reference ecosystem is endangered. Monitoring and assessment of restoration success is often not

planned on a long-term basis (Bainbridge 2007) but is only carried out for few years (Walker et al. 2007). Plant establishment is one of the major factors driving succession. It is required as a means of finding out whether the restored habitat and the restored community are adequate for the establishment of target species which will colonize later from the surrounding landscape. Target species are defined by Wessels et al. (2008) as “habitat-typical species, the preservation of which is desirable from a conservation point of view”. To do so, we sowed four target species of the reference ecosystem in the field where foundation species were sown the year before. The sown foundation species are also considered as target species, to avoid confusion we called “complemental species” the four species introduced during the second year. The emergence and survival of complemental species seedlings were surveyed i) because their establishment is a key process for the maintenance of plant density (Cipriotti et al. 2008) and ii) to rapidly predict the trajectory of the restored ecosystem (Hutchings & Booth 1996).

The aim of this experiment is therefore to test an original method to restore grassland communities: the sowing of indigenous foundation species along with two grazing treatments (grazed, ungrazed). Restoration success is evaluated by classical methods: surveys of the establishment of foundation species and their effect on plant community composition. The second aim is to quickly test the efficiency of this restoration method on the establishment of grassland species by sowing and surveying the success of four complemental species’ establishment.

Methods

Study area

Reference ecosystem

The “*Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau*”, located in southeastern France (43°31'N, 4°50'E), is a 7400 ha Mediterranean dry grassland conservation area (pseudo-steppe; Henry et al. 2010) also protected by the European Habitat Directive. This grassland is characterized by herbaceous vegetation tolerant of the dry Mediterranean climate with a lot of wind and special soil conditions. The soil contains 50% of stones and the substratum is a 5-25 m thick conglomerate layer, made of a calcareous matrix, which prevents roots from accessing groundwater (Buisson & Dutoit 2006). Since the Neolithic period, the vegetation of this fossil delta has been subjected to extensive sheep grazing (Henry et al. 2010). At the end of the spring, sheep flocks leave the grassland to spend the summer in the Alps.

Ecosystem to be restored: an ex-arable field

The study area is a 16 hectare abandoned field (43°33' N, 4°48' E) which was formerly a patch of dry grassland adjacent to the “*Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau*” and was destroyed in the 60's, first in order to cultivate vegetables, then cereals. Cultivation was abandoned in 2006 and the abandoned field has since been grazed by sheep. The flock is composed of one thousand ewes grazing on 260 ha, from February to May.

Cultivation has not changed soil granulometry but has altered the chemical composition (Appendix B). Compared to the reference grassland, ex-arable field soil contains significantly higher total phosphorus concentrations. Organic matter, carbon, nitrogen and potassium are lower in the field.

Experimental design

Sowing of foundation species

The experiment was set up in December 2007 after the first autumnal rains in the ex-arable field. Twelve 50 m × 25 m plots separated by 30 m were lightly ploughed with a chisel. Each plot was split into two 50 m × 12.5 m subplots: one subplot was sown using a mechanical

seed drill with three native dry-grassland species and the other subplot was left unsown. Six of the twelve plots were randomly chosen to be protected from sheep grazing with electrified exclosures during first two years of the experiment. The ex-arable field and the adjacent dry grassland were used as two controls for this restoration protocol. We therefore had six treatments (Table 5).

Table 5 : Description of the different treatments tested in the experiment

Treatments		Location	Replicates	Ecosystem formation
Control	Grazed	Dry grassland	3	Several millennium
		Ex-arable field	3	2006
Recently ploughed unsown	Grazed	Ex-arable field	6	2007
	Ungrazed	Ex-arable field	6	2007
Recently ploughed sown	Grazed	Ex-arable field	6	2007
	Ungrazed	Ex-arable field	6	2007

Seeds sown in the ex-arable field are a mixture with three native dry-grassland species: *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris* and *Trifolium subterraneum*. We chose to sow a high density of *Brachypodium retusum* (47 kg/ha = 3315 seeds/m²) because its seed viability is low and its establishment was documented as being difficult (Buisson 2006). *Trifolium subterraneum* and *Thymus vulgaris* were sown respectively at 13 kg (208 seeds/m²; Smetham 2003) and at 4 kg (134 seeds/m²) per hectare, in relation with their cover in the control dry grassland. After sowing, seeds were pressed down with a roller to help seeds stick to the soil and to reduce seed predation by birds.

Sowing of complementary species

Four characteristic species of the reference dry grassland were selected as complementary species, sown and surveyed to evaluate restoration effect on their establishment. These species were chosen in such a way that they differed as much as possible in their ecological requirements.

We chose 1) *Taeniatherum caput-medusae*, a rare annual Poaceae, 2) *Evax pygmaea*, an annual prostrate Asteraceae adapted to trampling and open landscape, 3) *Linum strictum*, an annual Linaceae, and 4) *Asphodelus ayardii*, a perennial Xanthorrhoeaceae with a reserve bulb-type organ.

Fruits were collected in the reference ecosystem in summer 2008 ; seeds were then separated from caryopsis, capsule or inflorescences. One week before seeding they were stored in dry conditions at 4°C to break dormancy during six weeks. Each species was sown on October 21 2008 on 30 0.4m × 0.4m quadrats randomly distributed in each treatments (six treatments × five replicates= 30 quadrats / species). Seed quantities per square meter were respectively 3161 seeds for *Taeniatherum caput-medusae*, 46636 for *Evax pygmaea*, 48732 for *Linum strictum* and 7326 for *A. ayardii*. Quadrats were precisely marked with spikes to allow accurate monitoring. To favor germination, quadrats were harrowed and watered before sowing. Seeds were hand-broadcast in a 0.4m × 0.4m stencil after mixing them with 0.25 litre of river sand in order for them to be regularly sown on each quadrat. After sowing, quadrats were watered with two liters of water.

Germination tests in laboratory

Germination capacities of foundation and complementary species were tested in the laboratory. Tests were conducted before the field experiment began, to adjust seed quantity sown in the *in-situ* experiment according to the percent germination success found in the laboratory. One hundred seeds of each species were sown on filter paper in four Petri dishes. The Petri dishes were covered, watered regularly, and placed in a growth chamber at 25°C and lit during 14 hours (Baskin & Baskin 2001). Every week, seedlings were counted and removed.

Field measurements

Restoration success was first estimated by the establishment of foundation species and floristic composition changes. Percent cover and seedling number of sown foundation species and bare ground cover were estimated in May 2009 on 30 1m × 1m quadrats randomly set on each treatment (180 quadrats).

To evaluate floristic composition changes, three permanent vegetation quadrats of 4m² (2m × 2m) were established for each replicate. Vegetation relevés were made in May 2008 and May 2009. In each quadrat, percent cover of each vascular plant species was estimated.

Secondly, restoration success was evaluated on the basis of complementary species establishment. Hutchings and Booth method (1996) was reproduced to see whether

foundation species had a positive effect on germination and establishment of complementary species. For each complementary species, seedlings were mapped every week during three weeks and later monthly during 4 months until the sheep flock arrived. Maps were drawn on acetate sheets covering the sown area (40 cm × 40 cm), applied on a Plexiglas table. For each seedling, we recorded when it germinated and when it died or if it stayed alive until the end of experiment; subsequent survival was thus determined for each seedling.

Statistical analyses

The comparison of foundation species establishment between each treatment and their impact on bare ground was evaluated using an ANOVA followed by Tukey tests. Normality (Shapiro-Wilk test) and variance homogeneity (Levene test) were tested first. These analyses were performed with R statistical computing version 2.7.2 (R Development Core Team 2008). As the foundation species percentage cover was similar and null in the ex-arable field, the unsown grazed and the unsown ungrazed treatments, these three treatments were grouped under the treatment term “disturbed unsown” for this analysis.

To evaluate the impact of foundation species on plant community, two analyses were carried out, in which foundation species were removed from the data set in order to see their effect on other species. Changes in species richness across years (2008, 2009) were compared using repeated measure analysis of variance (ANOVA) with the different treatments as factor and species number in 2008 and 2009 as dependant variables. ANOVA was carried out using a General Linear Model (GLM) procedure. Post-hoc adjustments for multiple comparisons were made using Bonferroni's test. These analyses were performed with STATISTICA 10 (Statsoft, 2011).

Two CA (Correspondence Analysis) were performed to describe vegetation composition depending on treatments in 2008 and 2009. The first CA was performed on all treatments (156 samples x 135 species). To describe better the impact of sowing and grazing, the second CA excluded the controls (144 samples x 97 species). We tested the significance of the second CA ordination with a Monte Carlo permutation procedure (999 permutations; R Development Core Team, 2008).

To compare survival of complementary species between treatments, a logrank test was calculated. This non-parametric test compares the survival rates of the four complementary species between each treatment (grazed *vs.* ungrazed; seeds *vs.* without seeds; ex-arable field *vs.* ex-arable field ploughed) (R Development Core Team 2008).

Kruskal-Wallis non-parametric H tests of significance with multiple comparisons of mean ranks were used to test differences in complementary species germination (total percent seedlings which germinated corrected according to laboratory results), mortality (total number seedlings which died) and percent survival of complementary species between each treatment (R Development Core Team 2008).

Results

Controlled germinations

In the laboratory, *Brachypodium retusum* has 74% of germination success, *Thymus vulgaris* 77%, and *Trifolium subterraneum* 95%. For complementary species, *Taeniatherum caput-medusae*, *Evax pygmaea* and *Linum strictum* have a percent germination higher than 90% (respectively 91%, 98% and 96%) and *Asphodelus ayardii* of 50% only.

Foundation species establishment

Two years after sowing, foundation species are present in the ex-arable field where they were sown only. *Brachypodium retusum* has a significantly higher percent cover on the grazed treatment plots with a mean cover of 10% compared to the ungrazed treatment (2%; $F=12.0$, $p<0.001$) (Figure 24.A). *Trifolium subterraneum* has a significantly higher cover on the ungrazed treatment (54%) compared to the grazed treatment (8%; $F=56.4$, $p<0.001$) (Figure 24.B). *Thymus vulgaris* is less abundant than both other species; there is less than one seedling per 1m² quadrat surveyed. Seedlings are less abundant on the grazed treatment plots than the ungrazed treatment but this result is not significant (Figure 24.C).

Germination success for *Brachypodium retusum* and *Thymus vulgaris* is not as good on the ex-arable field as under controlled conditions. Both species germinate more than 70% less in the ex-arable field than in the laboratory.

Grazing and foundation species sowing changed bare ground cover. ANOVA results show that bare ground cover is significantly lower on the sown ungrazed treatment plots (6%) than for the other treatments of the ex-arable field ($>31\%$; $F=13.4$, $p<0.001$).

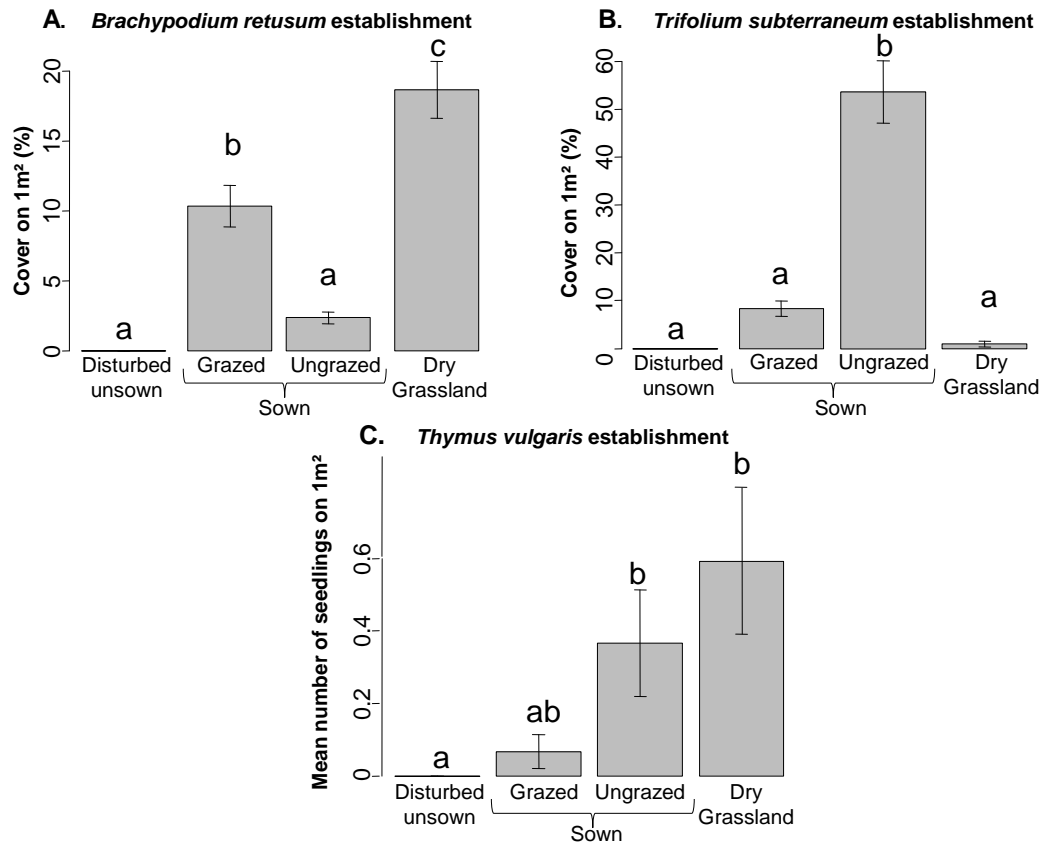


Figure 24 : Anova performed on percent cover of *Brachypodium retusum* (A) ($df=3$, $F=71.7$, $p<0.001$), *Trifolium subterraneum* (B) ($df=3$, $F=78.9$, $p<0.001$) and number seedlings of *Thymus vulgaris* (C) ($df=3$, $F=7.7$, $p<0.001$) on dry grassland unsown and the different treatments on the ex-arable field in 2009, significant differences at Tukey test are shown with letters ($p<0.05$). As the foundation species percentage cover was similar and null on the ex-arable field, the unsown grazed and the unsown ungrazed treatments, these three treatments were grouped under the treatment term “disturbed unsown” for this analysis.

Foundation species impact on plant community

Species richness

In total, 135 vascular plant species were found on the plots of the experiment. Species richness was significantly affected by an interaction between the factors treatment and year. Additionally, both factors had a significant main effect on species richness (Table 6). Species richness is significantly highest on the dry grassland with a mean of 36 species on 4m² in 2008 and, 49 species in 2009. Where there were some disturbances (cultivation, grazing, ploughing), species richness is lower by half than that of the dry grassland. In 2008, species richness on the sown with foundation species treatments (grazed and ungrazed) is

significantly higher than the unsown treatments (grazed and ungrazed). In 2009, species richness increases for all treatments except in the ex-arable field. The latter has similar species richness to all ploughed treatments (Figure 25).

Table 6 : Results of the analysis of repeated measures ANOVA (using a GLM procedure) performed on the richness data

	df	MS	F	p
Treatment	5	767.1	58.0	<0.001
Year	1	558.1	63.6	<0.001
Year*treatment	5	69.0	7.9	<0.001
error	72	8.8		

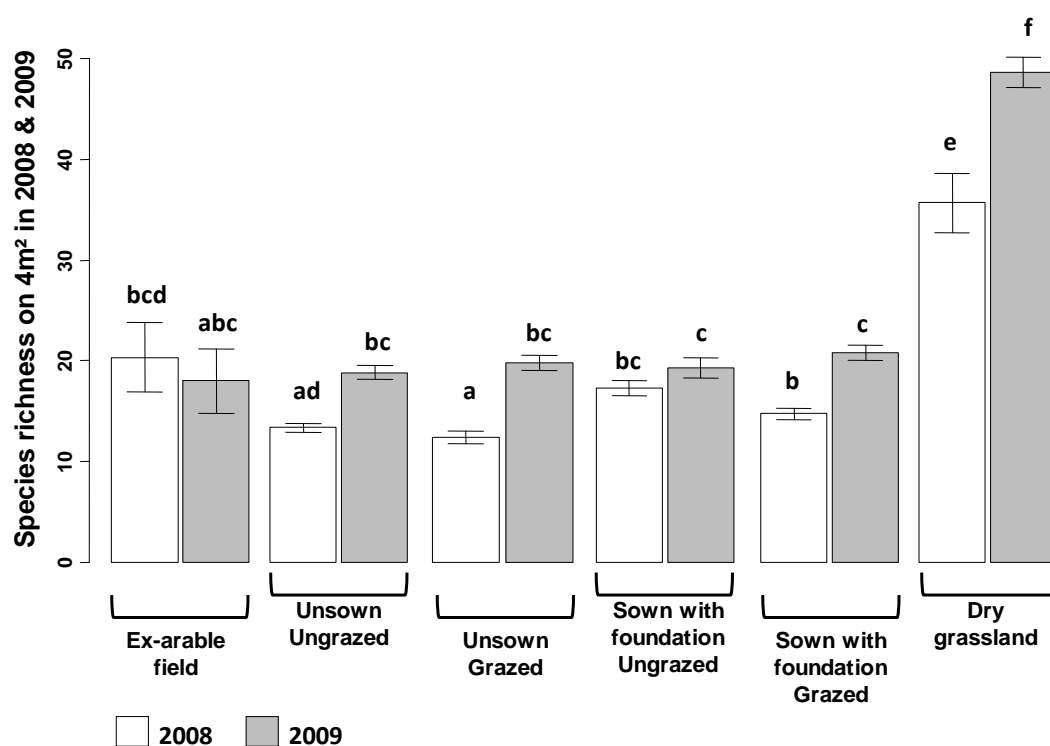


Figure 25 : Repeated measures Anova performed on the mean plant species richness on the various treatments in 2008 and 2009, significant differences ($p < 0.05$) are shown with letters.

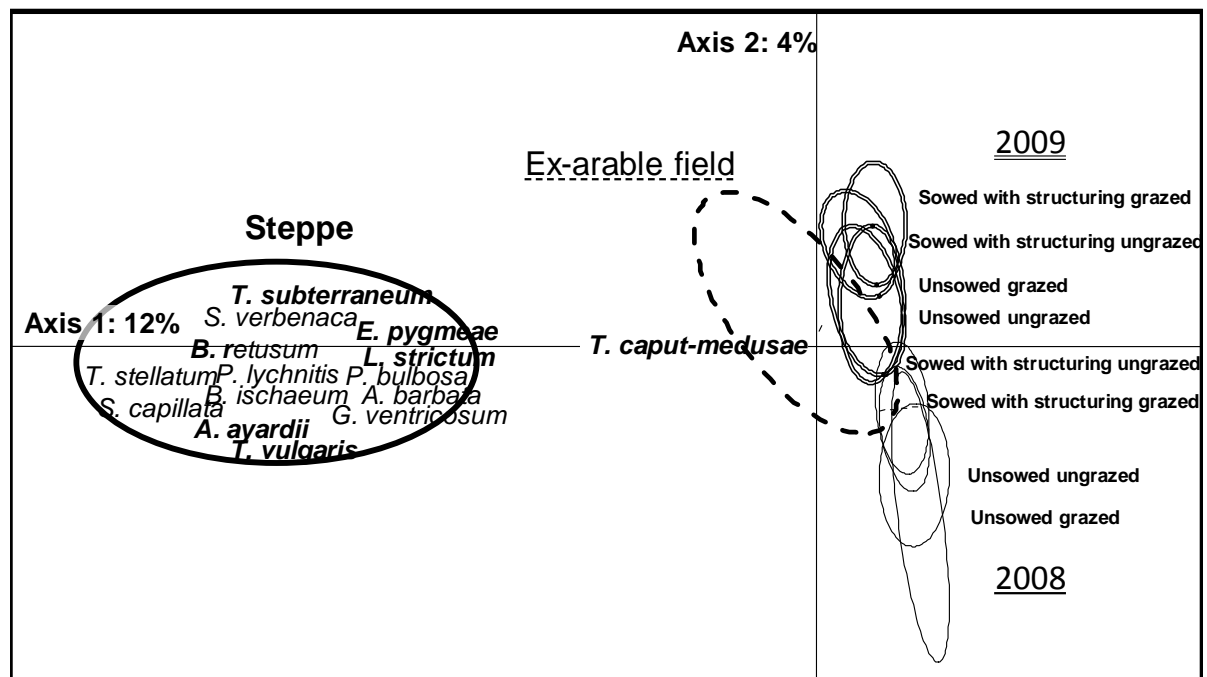
Floristic composition

The CA performed on all data shows that the floristic composition of the dry grassland is clearly separated from floristic groups of the different treatments of the ex-arable field on axis 1 (Figure 26-a). Species characterizing the dry grassland are: *Brachypodium retusum*, *Thymus*

vulgaris, *Asphodelus ayardii*, *Linum strictum*, *Evax pygmaea*, *Trifolium subterraneum*, *Trifolium stellatum*, *Poa bulbosa*, *Stipa capillata*, *Phlomis lychnitis*, *Salvia verbenaca*.

The CA, where controls are excluded, shows that axis 1 separates the 2008 floristic survey from that of 2009 (Figure 26-b). *Polygonum aviculare*, *Rumex pulcher*, *Heliotropium europaeum* and *Senecio vulgaris* are more abundant in 2008 and *Sideritis romana* and *Vulpia* sp. in 2009. For each year, the CA shows four different plant communities which have many similarities but are slightly differentiated by axis 2: sown & ungrazed, sown & grazed, unsown & ungrazed and unsown & grazed. Permutation tests (Monte-Carlo simulation) showed that the assembly vegetation depends on the treatments ($F=5.10^{-6}$, $p=0.001$).

Unsown treatments are characterized by *Polygonum aviculare*, *Hirschfeldia incana*, *Capsella bursa-pastoris*, *Syllibum marianum* and *Heliotropium europaeum*. They are opposed to sown treatments characterized by *Euphorbia exigua*, *Aira cupaniana* or *Dactylis glomerata*.



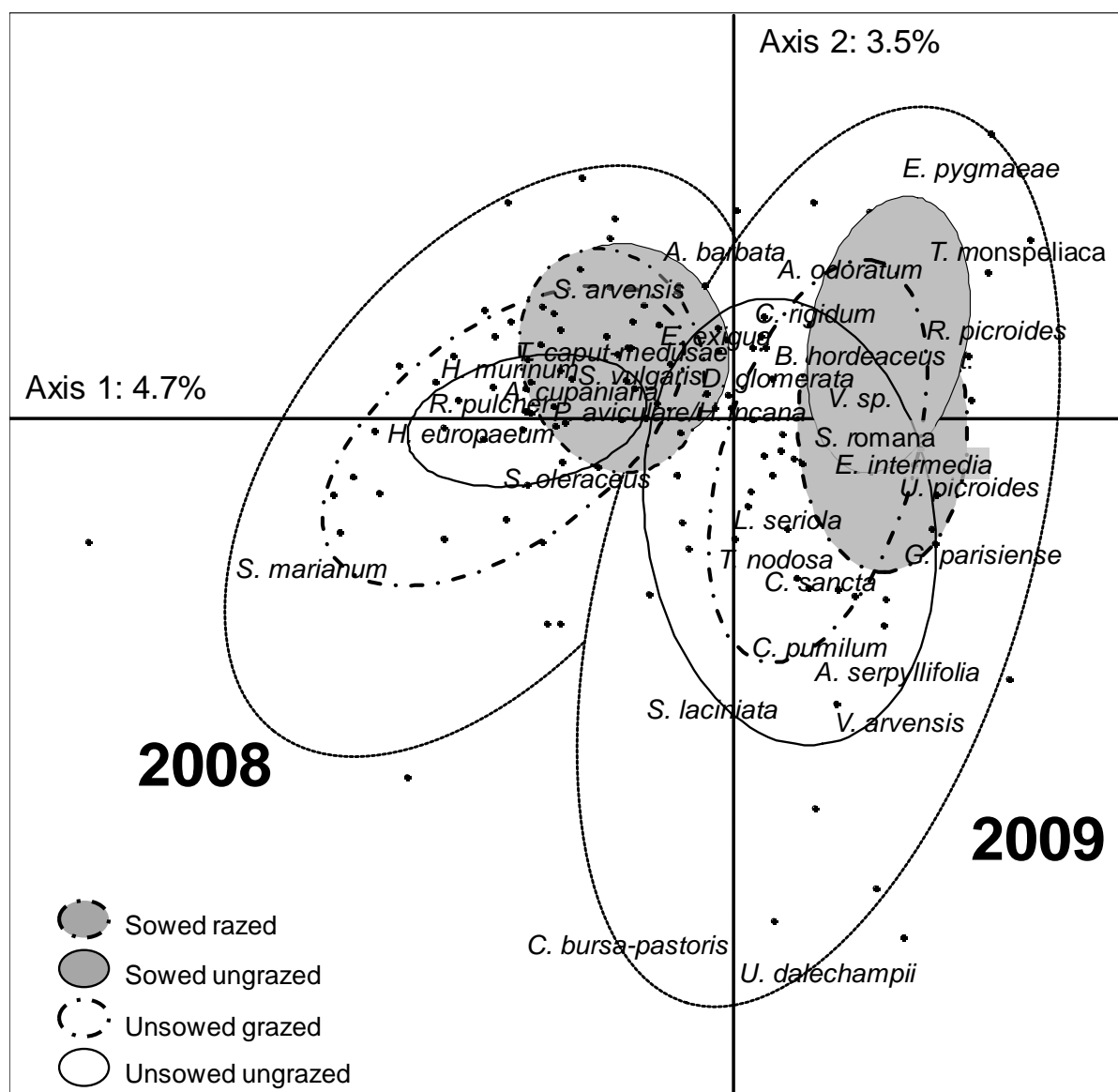


Figure 26 : Correspondence Analyses (CA) run on the vegetation matrix for a) all treatments, and b) sowed and unsown treatments and grazed and ungrazed treatments in 2008 and 2009.

Complemental species establishment results

No seedling of the four complemental species emerged spontaneously in any of the control quadrats in the ex-arable field. Percent germination of complemental species decreased drastically between the laboratory and the field conditions.

Overall, complemental species have larger populations on the treatments which are grazed and/or where soil was recently disturbed by ploughing and to a lesser extent when foundation species were introduced. Ex-arable field with no treatment is the more unfavorable treatment

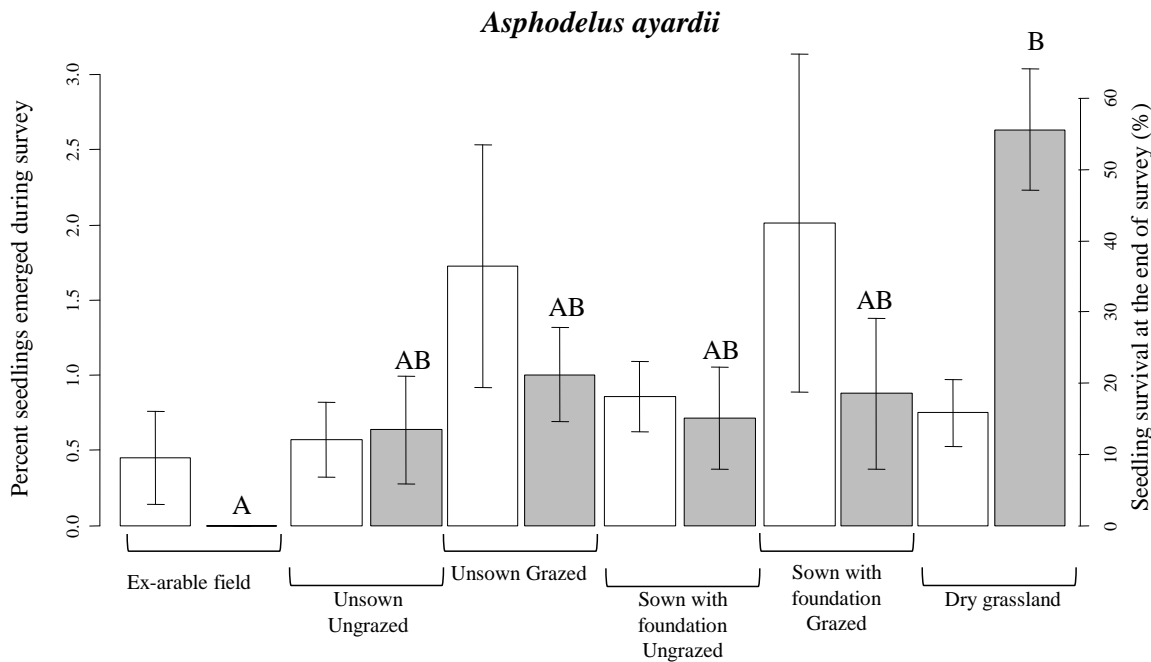
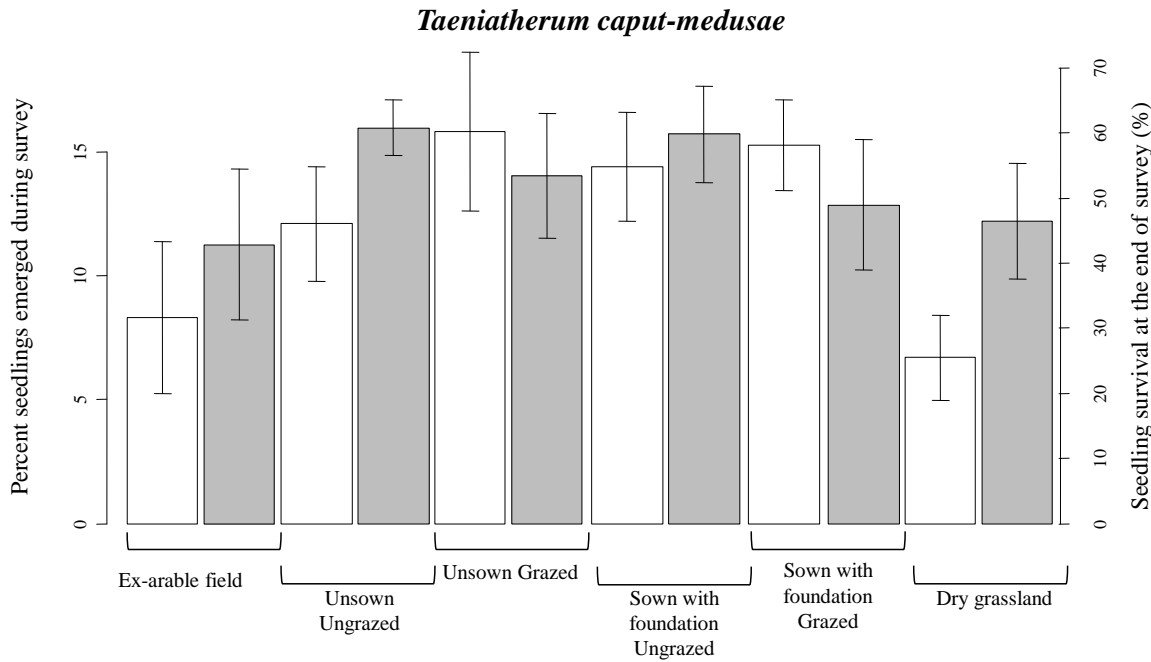
for complementary species survival. For example, *Asphodelus ayardii* has a null survival result on ex-arable field which is significantly lower than the survival result found on the dry grassland: 56% ($\chi^2=15.6$, $df=5$, $p=0.008$); survival rates on the other treatments are intermediate, between 10 and 25% (Figure 27). *Evax pygmaea* also presents a significant result lower on the ex-arable than the unsown grazed treatment ($\chi^2=11.3$, $df=5$, $p=0.04$) (Figure 27). While seedling survival of *Taeniatherum caput-medusae* is significantly better on the ungrazed treatment, logrank tests for *Evax pygmaea*, *Asphodelus ayardii* and *Linum strictum* show a significant positive impact of grazing on seedling survival (Table 7). For *Asphodelus ayardii* and *Linum strictum*, sowing foundation species, regardless of grazing treatment, has a significant positive effect on seedling survival compared with treatments without foundation species. Ploughing has a positive effect on seedling survival of *Evax pygmaea*, *Asphodelus ayardii* and *Linum strictum* because results are significantly better for the unsown treatments than in the control ex-arable field.

Table 7 : Results of logrank analyses for each complementary species ($df=1$)

Species	Treatment 1	Treatment 2	Value of logrank statistic	Significance (adjusted p-values)	Treatment giving the highest survival
<i>Taeniatherum caput medusae</i>	Grazed	Ungrazed	11.5	***	Ungrazed
	Sown	Unsown	2.8	0.08	-
	Ex-arable field	Unsown grazed	0.03	0.8	-
<i>Evax pygmaea</i>	Grazed	Ungrazed	89.7	***	Grazed
	Sown	Unsown	2.8	0.09	-
	Ex-arable field	Unsown grazed	104	***	Unsown grazed
<i>Asphodelus ayardii</i>	Grazed	Ungrazed	96.7	***	Grazed
	Sown	Unsown	13.2	***	Sown
	Ex-arable field	Unsown grazed	55.8	***	Unsown grazed
<i>Linum strictum</i>	Grazed	Ungrazed	8.2	**	Grazed
	Sown	Unsown	6.2	*	Sown
	Ex-arable field	Unsown grazed	39.5	***	Unsown grazed

Dry grassland is unfavorable for germination of *Evax pygmaea*. This species germinates significantly better on the unsown grazed and sown grazed treatments than on the dry grassland ($\chi^2=17$, $df=5$, $p=0.004$). But mortality is significantly higher on sown grazed treatment than on the dry grassland ($\chi^2=15.7$, $df=5$, $p=0.007$).

Seedling emergence and survival for target species



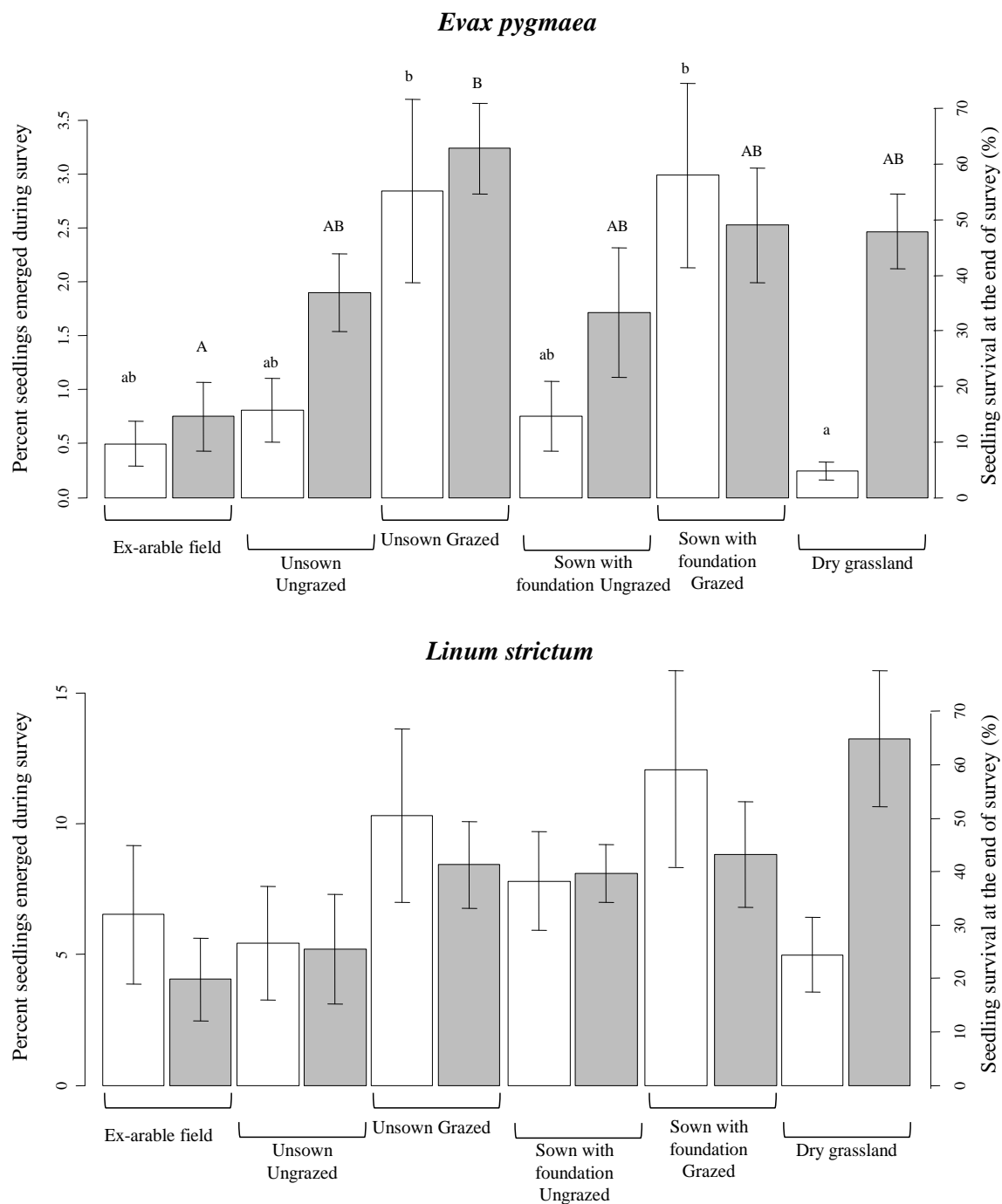


Figure 27 : Mean percent of emerged (in white) and survival (in grey) seedlings with S.E. Significant results obtained with ANOVA of emerged seedlings are shown with small letter and significant results of survival in capital letter.

Discussion

Foundation species establishment and their impact on plant community

The introduction of the three selected foundation species, *Brachypodium retusum*, *Trifolium subterraneum* and *Thymus vulgaris*, has been a success. These characteristic dry-grassland species do not spontaneously germinate in the ex-arable field probably because of either low production or low dispersal of diaspores, or both. Reintroduction of *Brachypodium retusum* at large scale has been a success in dry-grassland restoration for the first time. It is an important result because this species is considered as an ideal restoration treatment in other herbaceous ecosystems (Caturla et al. 2000). Fifty kilograms of seeds per hectare is an appropriate density for promoting the establishment of a reasonable amount of individuals even if this species does not germinate much in the ex-arable field compared to laboratory tests. Grazing has already been recognized as an ideal treatment in herbaceous ecosystem restoration (Hellström et al. 2003); in our study this treatment proved to be an efficient method to facilitate establishment of *Brachypodium retusum* because after two years, the cover of this species is already half that of the control dry grassland in the sown and grazed treatment.

Thymus vulgaris has a low percent cover on restored areas because it was sown in low proportion; however on the ungrazed treatment, its establishment reaches 2/3 of the individuals growing on the dry grassland. Low quantity of *Thymus vulgaris* is preferable in the first succession stages because this species may inhibit germination of dry-grassland species by the production of allelochemical compounds (Tarayre et al. 1995). Its presence is nonetheless important because this species can also positively influence the establishment and growth of some dry-grassland species. A canopy of small shrubs can facilitate other dry-grassland species establishment by reducing sheep predation (Elhers & Thompson 2004), by trapping the seeds, and by providing a nursery area for seedlings during drought. The presence of other foundation species is important for the expansion of *Thymus vulgaris* as they capture thyme calyces when moved horizontally by wind dissemination, thus increasing and multiplying thyme patches (Martínez-Duro et al. 2009).

As in many grasslands transformed for cultivation, the soil underwent disturbances which changed its chemical properties (e.g. Römermann et al. 2005). *Trifolium subterraneum* is a foundation species suited for the restoration of the study ex-arable field which is depleted in

nitrogen. This indigenous species has the capacity to fix atmospheric nitrogen and improve soil nutrients (den Hollander et al. 2007). The presence of this annual species two years after sowing shows that it has produced and dispersed its seeds. Its persistence is important to improve long-term nitrogen soil properties and to participate in the ex-arable field restoration by increasing the productivity of the other foundation species (e.g. *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*).

The establishment of foundation species is controlled by extensive grazing. This factor generally increases the cover of perennial species (Bork et al. 1998 ; Hoshino et al. 2009). This is the case for *Brachypodium retusum*, which is not grazed much and thus benefits from plant competitive exclusion. In contrast, grazing negatively impacts *Trifolium subterraneum* expansion (Smetham 2003) by decreasing its spread, reproduction and competitiveness. Grazing therefore seems to promote the equilibrium between foundation species (*Brachypodium retusum* and *Trifolium subterraneum*). *Thymus vulgaris* is more abundant on ungrazed subplots and seedlings are taller. Grazing limits the spread of thyme and *Trifolium subterraneum* creates safe sites which may have promoted the canopy diameter of *Thymus vulgaris* (Al Ramamneh 2009).

The establishment of foundation species favours covering of the bare ground when grazing is excluded. Decreased bare ground cover prevents land degradation by wind and water erosion (Dabney et al. 2001). This is often required in grassland restoration, in particular in arid and semi-arid climate (García-Palacios et al. 2010).

Exogenous disturbances of old dry grasslands caused by ploughing result in a return to early succession phases, which decreases plant species richness especially in ecosystems established in poor soils (Carneiro et al. 2008). Even if foundation species sowing without grazing has a positive effect on community richness the first year, this treatment seem does not have a durable positive effect. In the first colonization stages, species richness is not an appropriate variable to explain community alterations in itself (Coiffait-Gombault et al. partie 1 ; Onaindia et al. 2004); the best explanatory variable in this ecosystem type to detect the influence of disturbances is differences in species composition (Tárrega et al. 2009).

Vegetation composition and structure respond to ploughing, foundation species sowing and grazing. These changes, and in particular community composition, can be a sign of

accelerating succession (Walker et al. 2007). The ex-arable field is characterized by weedy herbaceous vegetation typical of a disturbed area (Cramer et al. 2008, Török et al. 2010). Unsown treatment communities show the natural dynamic of a plant community just after a disturbance; these communities changed from the first to the second year and are characterized by many weed species. Weeds are responsible for slowing down plant dynamics, probably by competitive exclusion when they are at high density (Alard et al. 2005). As we show in this study, establishing foundation species in early colonization stages is an effective restoration strategy to exclude some weeds or decrease their establishment and create new available niches (Funk et al. 2008, Kardol et al. 2008 ; here *Centaurea solstitialis* or *Bromus madritensis*). Exclusion of weeds by dominance of foundation species can facilitate the establishment and recruitment of desired grassland species by changing the competitive hierarchy of a plant community (Wassmuth 2008). The communities where foundation species were sown are here characterized by many forbs and grasses characteristic of the dry grassland such as *Aira cupaniana*, *Euphorbia exigua* or *Dactylis glomerata*. These grassland species, persistent in the seed bank (Thompson et al. 1997), seem to be promoted by foundation species. Our results support the idea that sowing propagules of late successional species can considerably facilitate the regeneration process (Török et al. 2010). The grazing treatments also change community composition. This factor promoted asexual reproduction of grasses which characterize the treatments with foundation species (e.g. *Dactylis glomerata*) and the dry grassland (Coiffait-Gombault et al. 2011a).

Impact of restoration protocol on complementary species

Complementary species do not spontaneously colonize the ex-arable field. However, when seeds are brought, seedlings establish. These results show that dry grassland species encounter some difficulties in dispersing their seeds and have micro-site limitation. This is in accordance with the findings of other studies on grasslands (Hellström et al. 2009 ; Kiehl et al. 2010 ; Török et al. 2010) and arid ecosystems (Barberà et al. 2006 ; Pugnaire et al. 2006 ; Martínez-Duro et al. 2009). The plant communities of these ecosystems have low resilience because characteristic species have low seed production, dispersal limitation, transient seed banks and few safe sites for germination and establishment. Our complementary species have been shown not to disperse well (Buisson et al. 2006) and here show that they lack regeneration niches on the dry grassland and the ex-arable field. On dry grasslands, niches are saturated by the species diversity as in our study, where there are up to 49 vascular plant

species per square meter. In some grasslands, tall and dense vegetation also induce low light intensity which can cause the inhibition of germination (Hutchings & Booth 1996). Ex-arable fields function differently: few species are found, but they are at high density and are highly competitive. In both these ecosystems all spaces are therefore occupied and this prevents establishment of new plant species (Römermann et al. 2005). Gaps, microsites or safe sites are necessary for easy establishment of new seedlings (Zhu et al. 2003 ; Schumann et al. 2003 ; Ruprecht et al. 2010). Here, ploughing creates these safe sites which allow three of the four complementary species (*Evax pygmaea*, *Asphodelus ayardii* and *Linum strictum*) to establish on recently disturbed areas (ploughed in 2007) rather than on areas in the very early colonization stage of the ex-arable field.

Both foundation species and grazing are important for the survival of *Linum strictum* and *Asphodelus ayardii*. Foundation species may facilitate the establishment of complementary species through a nurse effect (Padilla & Pugnaire 2006). They can reduce temperature fluctuations and retain soil moisture, can prevent seedling desiccation (Hutchings & Booth 1996), and can improve physical conditions or prevent herbivory (Padilla & Pugnaire 2006). Sheep promote the creation of gaps by trampling and grazing (Watt & Gibson 1988). Due to selective grazing, livestock species can generate heterogeneous vegetation structure and composition which creates a mosaic at landscape scale (habitats mosaic) and community scale (mosaic of species assemblages) (Villagra et al. 2009). Except for *Taeniatherum caput-medusae*, which is a palatable species, complementary species survival is higher on grazed treatments. They seem to be adapted to this ancestral disturbance, growing in a prostrate form (*Evax pygmaea*), and being isolated (*Linum strictum*) or toxic (*Asphodelus ayardii*). Furthermore, grazing has a direct effect on water and light availability (Martin & Wilsey 2006). It promotes prostrate plants (Navarro et al. 2006), like *Evax pygmaea*, which develop on open micro-sites.

Conclusion

Many grasslands have diaspore availability issues because species which characterized the community produced and/or dispersed few seeds (Kiehl et al. 2010 ; Török et al. 2010). To restore them, plant species reintroduction is required. Sowing an indigenous foundation species can be used in addition to maintenance of appropriate disturbances (Hayes & Holl 2003). Extensive grazing appears to be an ideal management method to restore grasslands which have historically been grazed. Without the introduction of suitable seeds and without grazing to regulate vegetation cover, plant interactions and increased clonal production of grass, the restoration of grassland is a very slow process (Hutchings & Booth 1996 ; Römermann et al. 2005). In the future, sowing foundation species is a method which can be combined with hay transfer because these two methods are complementary. The first reintroduces mainly perennial and functional species (N-fixers) and the second reintroduces a broad panel of species (Coiffait-Gombault et al. 2011a).

Monitoring vegetation richness, composition, or structure for a short period of time does not provide good enough information on colonization to know whether the restored ecosystem will quickly evolve toward the reference ecosystem. This study shows that sowing and surveying a few complementary species is a good way of seeing whether a restoration protocol will have a positive effect on the establishment of complementary species. To confirm these results permanent plots have been installed and are surveyed.

Acknowledgements

This study was sponsored by C.E.N. P.A.C.A. Ecomusée de Crau, the “*Réserve naturelle nationale des Coussouls de Crau*”, and was financially supported by the Conseil Régional de Provence Alpes Côte d’Azur, the C.N.R.S., program Ingecotech, GRTgaz and SAGESS companies. We warmly thank people who helped us in the field: R. Jaunatre, F. Henry, M. S. Dao, M. Cassien, S. Alvarado, C. Rugari, L. Glatard, C. Fafin; T. Bahti and M. Paul for checking the English of this manuscript and five anonymous reviewers for their comments on drafts of this manuscript.

Appendix B

Table 8 : T-test results with Welch correction performed on soil physical and chemical properties. Mean (\pm S.E.) of three soil samples collected in November 2007 on dry grassland and ex-arable field are presented.

	Mean on dry grassland		Mean on ex-arable field		t	df	p-value
Clay (%)	20.07	\pm 0.91	19.60	\pm 0.86	-0.64	3.9	0.5
Fine silt (%)	17.90	\pm 0.63	17.67	\pm 0.47	-0.52	3.7	0.6
Coarse silt (%)	15.27	\pm 0.71	15.37	\pm 0.68	0.18	3.9	0.8
Fine sand (%)	22.67	\pm 0.66	24.50	\pm 0.95	2.73	3.5	0.06
Coarse sand (%)	24.10	\pm 1.74	22.87	\pm 0.97	-1.07	3.1	0.3
C.E.C (meq/g)	7.86	\pm 0.31	7.35	\pm 0.61	-1.28	3	0.2
pH	6.52	\pm 0.08	6.33	\pm 0.26	-1.23	2.4	0.3
O.M. (g/kg)	29.90	\pm 0.44	19.73	\pm 1.04	-5.61	2.7	<0.001
C (g/kg)	17.30	\pm 0.26	11.40	\pm 0.62	-15.07	2.7	<0.001
N (g/kg)	1.61	\pm 0.02	1.17	\pm 0.02	-27.11	3.5	<0.001
C:N	10.73	\pm 0.06	9.72	\pm 0.42	-4.13	2.1	0.05
P₂O₅ (g/kg)	0.00	\pm 0.00	0.04	\pm 0.02	4.63	2	<0.05
CaO (g/kg)	1.81	\pm 0.12	1.83	\pm 0.23	0.15	2.9	0.8
CaCO₃ (g/kg)	1.29	\pm 0.08	1.30	\pm 0.17	0.12	2.9	0.9
K⁺ (g/kg)	0.14	\pm 0.01	0.09	\pm 0.00	-5.55	2.1	<0.05

Troisième inter-partie

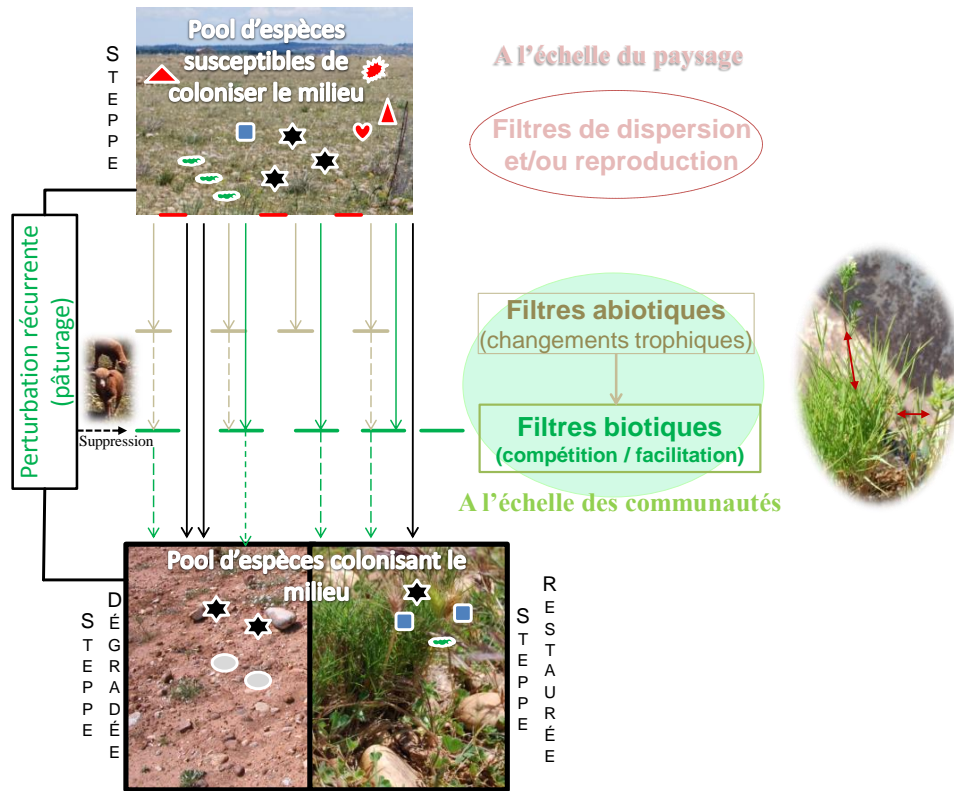


Figure 28 : Filtres manipulés (en encadré) en conditions *ex-situ*

Les expérimentations précédentes ont permis de démontrer que le pâturage ovin et les propriétés édaphiques influençaient l'assemblage de la communauté végétale. De plus, tandis que certaines expériences en milieu méditerranéen montrent que *Brachypodium retusum* est une espèce compétitrice (Pausas et al. 2003 ; Bonet 2004 ; Pausas et al. 2004 ; Prévosto et al. 2011) il semblerait que dans cet écosystème steppique il puisse faciliter l'établissement d'autres espèces directement ou indirectement. Afin d'étudier plus finement le rôle de cette espèce et de ces différents filtres dans l'assemblage de la communauté, une expérience les isolant a été mise en place en pépinière. Cette dernière expérimentation a pour objectif de démontrer les variations des interactions spécifiques en fonction du régime de perturbation « coupe » de l'appareil végétatif (simulant le pâturage), en fonction de changements de ressources trophiques induits par les cultures (Figure 28) et en fonction du stade de maturité de *B. retusum*.

Partie 4 :

Tests des interactions biotiques



4

Figure 29 : Dispositif expérimental permettant de tester les interactions biotiques (Pépinière d'Etat d'Aix-les-Milles, France)

Variations des interactions entre une poacée pérenne et des espèces herbacées annuelles selon le régime de perturbation, le niveau trophique et le stade de développement.

En préparation pour Journal of vegetation science.

Résumé

L'étude des règles d'assemblage des communautés végétales est une étape incontournable pour comprendre leur fonctionnement. Les expériences en conditions semi-contrôlées permettent de décomposer et comprendre plus facilement les différentes relations biotiques et abiotiques qui régissent l'organisation de ces communautés. Afin de mieux comprendre quels sont les facteurs prépondérants qui expliquent l'assemblage de la communauté herbacée steppique de la plaine de La Crau (Bouches du Rhône, France) ; nous avons conduit une expérience de compétition inter-spécifique en pépinière. Nous avons ainsi testé les interactions entre l'espèce dominante de la communauté (*Brachypodium retusum*) et d'autres espèces satellites caractéristiques de la steppe (*Asphodelus ayardii*, *Evax pygmaea*, *Linum strictum*, *Taeniatherum caput-medusae*) selon différents niveaux de perturbations (avec ou sans pâturage), niveaux trophiques (sol de steppe ou sol de friche culturale) et selon le développement de l'espèce dominante (juvénile vs. adulte). Des mesures de la biomasse, de la hauteur, du diamètre, de la S.L.A. et des calculs d'indices d'interactions ont permis de mesurer l'importance de chaque facteur testé isolément ou en interactions avec les autres. Les résultats montrent qu'en présence de *B. retusum*, les espèces steppiques sont principalement soumises à la compétition. Cependant, ces interactions varient et parfois même s'inversent en fonction 1) du stade de développement de *B. retusum*, 2) du prélèvement de biomasse aérienne par la coupe mais aussi 3) du niveau trophique du substrat. En conclusion, nos résultats montrent pour partie comment la variabilité des interactions pourrait expliquer la co-existence de nombreuses espèces végétales dans les communautés herbacées de type steppique.

Mots clés : compétition, règles d'assemblages, *Brachypodium retusum*, steppe.

Introduction

L'étude de l'assemblage des communautés est nécessaire pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes. Les recherches scientifiques sur les règles d'assemblage des communautés végétales sont anciennes, mais se sont de nouveau récemment développées (Weiher & Keddy 1995 ; Callaway & Walker 1997 ; Díaz et al. 1998 ; Grime 1998 ; Belyea & Lancaster 1999 ; Wilson 2001 ; Weiher & Keddy 2001 ; Krebs 2001 ; Laakso 2001 ; Lortie et al. 2004 ; Cingolani et al. 2007). En effet, dans le cadre actuel des changements globaux, l'étude des règles d'assemblages des communautés est importante car la disparition, la diminution ou la prolifération de certaines populations peuvent entraîner l'altération de certains processus écologiques. Notamment le changement de composition et/ou de structure d'une communauté peut générer une augmentation de la vulnérabilité de l'écosystème face aux invasions d'espèces exogènes (Chapin et al. 2000). Par ailleurs, il est important de connaître les processus par lesquels les communautés perturbées expriment leur capacité de résilience pour revenir à un état avant perturbation selon différentes trajectoires *via* divers états stables alternatifs (White & Jentsch 2004). La connaissance de ces règles permet alors de prédire le parcours d'une communauté après une perturbation (Drake & al. 2004). Cette prédiction des trajectoires successionales et la maîtrise du réassemblage des communautés sont des démarches indispensables notamment pour contribuer à l'avancée des recherches en écologie de la restauration (Palmer et al. 1997 ; Cortina et al. 2006).

Différents filtres agissent lors de la formation, la structuration et l'évolution d'une communauté (Callaway & Walker 1997). Ces filtres peuvent être des processus stochastiques liés à des événements biogéographiques ou liés à des limites de dispersion et opèrent en particulier à l'échelle continentale ou régionale (Lortie et al. 2004 ; Forey et al. 2010). A l'échelle locale, les filtres intervenant dans l'assemblage des communautés sont plutôt abiotiques et biotiques (Hraber & Milne 1997 ; Zobel 1997 ; Lortie et al. 2004 ; Sargent & Ackerly 2008 ; Roscher et al. 2009).

Les filtres abiotiques sont des filtres environnementaux qui nécessitent une adaptation physiologique des espèces pour tolérer ces contraintes (Levin & Muller-Landau 2000). Elles peuvent être de nature chimique ou physique et ont elles-mêmes un rôle dans les relations

biotiques des espèces (Callaway & Walker 1997 ; Olofsson et al. 1999 ; Laughlin & Abella 2007 ; Rajaniemi & Allison 2009).

Les filtres biotiques quant à eux, sont des interactions entre les différents individus dans une communauté ou un écosystème. Ces interactions peuvent intervenir entre espèces au niveau d'une même population (interactions intra-spécifiques), entre espèces de la même communauté (interactions interspécifiques) et entre espèces végétales et/ou animales au sein de l'écosystème. Les interactions peuvent avoir un impact négatif (compétition ou allélopathie) ou positif (facilitation) sur l'établissement et/ou la croissance des individus (Callaway & Walker 1997). Qu'elles soient négatives ou positives, ces interactions jouent un rôle primordial dans la structure et la dynamique des communautés (Holzapfel et al. 2006).

Begon et ses collaborateurs (1986) et Keddy (1989) ont défini la compétition comme un type de relation entre individus qui partagent un besoin commun pour une ressource limitée (en quantité et/ou qualité) conduisant à une réduction de la valeur sélective (croissance, survie, reproduction) d'un ou des individus en compétition. Pour les espèces végétales, ces ressources sont l'eau, la lumière, les nutriments, l'espace et les pollinisateurs (Naeem et al. 1999 ; Brooker et al. 2008). Cette définition a ensuite été complétée par le concept d'aptitude à la compétition qui introduit les notions d'effet compétiteur et de réponse compétitive. L'effet compétiteur est l'aptitude à déprimer la performance des plantes voisines, et la réponse compétitive, l'aptitude à tolérer la présence de plantes voisines (Goldberg 1990).

La facilitation est un concept ancien (Connell & Slatyer 1977 ; Boucher et al. 1982 ; Pickett et al. 1987), mais l'étude de ce type d'interactions ne s'est développée que tardivement avec l'émergence des théories modernes de l'écologie (Bruno et al. 2003). Cette interaction positive est considérée comme un facteur important dans la structuration des communautés végétales, en particulier dans des milieux soumis à des stress ou à des perturbations intenses (Maestre & Cortina 2004 ; Holzapfel et al. 2006). Globalement la facilitation s'oppose à la compétition puisqu'il s'agit d'une amélioration de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction d'un individu permettant son établissement et/ou son maintien dans une communauté (Glenn-Lewin & van der Maarel 1992 ; Humphrey & Schupp 2003). Cette facilitation peut s'exprimer pour les espèces végétales comme une protection contre l'impact des herbivores, contre des espèces potentiellement compétitives, une amélioration des

conditions climatiques et/ou une meilleure disponibilité de certaines ressources (Brooker et al. 2008).

Au niveau d'une communauté végétale, les interactions entre espèces peuvent changer au cours des successions, suivant les stades démographiques des espèces, suivant la taille et la densité des populations, suivant les stress ou les perturbations ou encore suivant les conditions environnementales. L'adaptation des espèces face aux interactions abiotiques et biotiques se traduit par une variation de leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques regroupées sous le terme de traits fonctionnels (Gross 2010 ; Liancourt et al. 2009). Plusieurs études sur des espèces végétales, herbacées et ligneuses (Aguiar & Sala 1994 ; Rousset & Lepart 2000 ; Dutoit et al. 2001 ; Espigares et al. 2004 ; Miriti 2006 ; Leger & Espeland 2010) ont démontré qu'une espèce pouvait avoir une interaction positive (facilitation) ou négative (compétition) sur une espèce à un stade de vie précis, notamment juvénile, et exercer l'interaction inverse à un stade de vie plus avancé. Ce phénomène s'explique en partie par les formes que peuvent prendre une plante au cours de sa croissance (Dormann & Brooker 2002). Ces changements de relations entre individus ont également été démontrés lorsque la forme d'un des individus est modifiée par une destruction partielle de son appareil végétatif due à une coupe, à sa prédation ou son abrutissement (Taylor et al. 1997) ou encore lorsque les conditions environnementales ou la disponibilité des ressources sont différentes (Maestre & Cortina 2004 ; Holzapfel et al. 2006 ; Brooker et al. 2008).

La compréhension de l'assemblage des communautés végétales reste néanmoins incomplète car les différents filtres intervenant dans la formation et l'évolution de ces communautés sont très complexes à analyser, notamment parce qu'ils varient en fonction de l'espace et du temps (Lortie et al. 2004) et qu'ils sont interdépendants. Cette compréhension est au cœur des recherches ayant pour but de préserver et restaurer les écosystèmes soumis à une importante érosion de biodiversité, tels que les écosystèmes méditerranéens (Médail & Quézel 1999). Notre étude concerne l'un de ces écosystèmes méditerranéens : la pseudo-steppe de la plaine de La Crau. Depuis le 17^{ème} siècle, il est soumis à de nombreuses dégradations, perturbations et destructions, créant sa fragmentation et une réduction de sa surface. Cet écosystème est caractérisé par une faible capacité de résilience face aux perturbations exogènes (e.g. cultures, affouillements) (Buisson et al. 2006). De précédents travaux (Buisson 2006 ; Fadda et al. 2008 ; Henry 2009 ; Coiffait-Gombault et al. 2011a) ont ainsi permis d'identifier certains

filtres impliqués dans ce ralentissement de la dynamique successionnelle (e.g. modification de l'habitat, phénomènes de compétition entre espèces végétales, faible capacité de reproduction et/ou dispersion). Nous avons choisi de conduire une étude *ex-situ* en pépinière afin d'en isoler et d'en discriminer certains (ressources trophiques, régime de perturbation et stade de développement d'une herbacée pérenne), d'observer leurs incidences sur le développement d'espèces végétales caractéristiques de la steppe afin de mieux comprendre leurs influences sur l'assemblage de la communauté.

De précédentes études ont révélé l'importance des perturbations dans la formation, la structuration et la composition des communautés (Odum 1969 ; Connell & Slatyer 1977 ; Palmer et al. 1997 ; van der Maarel 2005). La plaine de La Crau est soumise à deux principaux types de perturbations : un régime de perturbations récurrentes et des perturbations intensives. Le pâturage ovin extensif est un régime de perturbations endogènes récurrentes conduit depuis plusieurs millénaires sur la plaine et serait un des facteurs responsable de la formation de cette communauté herbacée steppique sur le très long terme (Henry et al. 2010). Les perturbations intensives sont, quant à elles, exogène et à l'origine de la fragmentation et de la destruction de l'écosystème (Römermann et al. 2005). L'agriculture est l'une des plus anciennes pratiques anthropiques modifiant les écosystèmes. Néanmoins, ce n'est que depuis la révolution industrielle accompagnée de ses nouvelles technologies que cette pratique est véritablement en inadéquation avec l'environnement. Durant les années 60, de nombreuses parcelles de steppe ont ainsi été transformées en terres arables. Lorsque les cultures sont abandonnées, même depuis plusieurs décennies, la communauté végétale de référence ne se rétablit pas (Römermann et al. 2005). Les labours intensifs et profonds et les intrants caractéristiques de cette nouvelle conduite de l'agriculture changent les propriétés physico-chimiques du sol, notamment le niveau de fertilité. Les propriétés édaphiques agiraient donc comme un filtre régissant l'établissement des espèces végétales au sein de la communauté. Il était donc important d'étudier dans notre expérience ces deux types de filtres liés aux activités humaines (pâturage, modification des propriétés édaphiques) afin de connaître leur rôle dans l'assemblage de la communauté.

L'étude des interactions biotiques s'est effectuée sur cinq espèces végétales caractéristiques de la communauté herbacée steppique : *Brachypodium retusum*, *Taeniatherum caput-medusae*, *Evax pygmaea*, *Linum strictum* et *Asphodelus ayardii*. *B. retusum* a été sélectionné

comme phytomètre et les quatre autres espèces ont été utilisées comme espèces voisines. Le phytomètre est l'espèce de référence de l'étude sur lequel tous les facteurs étudiés sont testés ; il pourra également être utilisé comme espèce de référence pour d'autres études si les réponses qu'il fournit face aux paramètres testés sont intéressantes (Clements & Goldsmith 1924). Des études précédentes ont montré que *B. retusum* se montre généralement compétitif avec les espèces dont il partage le milieu (Pausas et al. 2003 ; Bonet 2004 ; Pausas et al. 2004 ; Prévosto et al. 2011). Même si ces recherches sont un premier pas dans la compréhension de l'interaction de cette espèce, aucune étude n'a pris en compte la variabilité éventuelle de ces interactions suivant l'âge de la plante ou suivant son degré d'abroustissement. Nous avons donc utilisé cette espèce à deux stades de vie différents : au stade juvénile (5 mois) et au stade mature (18 mois) où l'on voit apparaître les premières inflorescences. Au stade mature, nous avons également testé l'impact du pâturage sur *B. retusum* en le simulant par une coupe des parties aériennes. La coupe de l'appareil végétatif permet uniquement de simuler la perte de biomasse induite par le pâturage. D'autres processus induits par ce facteur, tels que la défoliation par sélection, l'arrachement, ou la déposition de salive (Fan et al. 2011) ne sont donc pas testés dans cette expérience. Afin de connaître si les relations biotiques de cette espèce changent suivant ces différents facteurs et suivant les espèces avec lequel il partage le milieu, nous avons associé *B. retusum* à chacune des espèces voisines. Ces espèces voisines, représentatives de l'écosystème de référence, ont été sélectionnées pour maximiser l'hétérogénéité des traits qui les caractérisent (e.g. famille, taille, port, reproduction, dissémination, stratégie de Grime (Grime 1979)). L'expérience vise donc à mettre en évidence les interactions biotiques entre *B. retusum* et les quatre espèces végétales steppiques sélectionnées, suivant 1) l'âge de l'individu, 2) le pâturage de l'appareil végétatif et 3) d'évaluer l'impact du changement trophique engendré par la culture sur ces différentes interactions. Au niveau appliqué, cette étude devrait permettre une meilleure compréhension du potentiel de réponse des espèces des communautés végétales herbacées *via* les interactions biotiques de la végétation et ainsi éventuellement améliorer les protocoles de restauration écologique des écosystèmes herbacés méditerranéens dégradés par des phases culturales.

Matériel et méthodes

Origine et caractéristiques des espèces testées

Les espèces étudiées ont été récoltées sur la communauté steppique de référence située dans le paléo-delta de la Plaine de La Crau et sont caractéristiques de celle-ci. Ces espèces sont adaptées aux conditions pédo-climatiques particulières du site, caractérisées par un climat sec et venteux et un accès limité aux réserves hydriques due à la présence d'un poudingue (Colomb & Roux 1978 ; Buisson et al. 2004). Ces espèces en conditions *in-situ* sont soumises à une perturbation récurrente mais néanmoins ancestrale : le pâturage ovin itinérant (Henry 2009).

B. retusum : l'espèce phytomètre

B. retusum est l'espèce qui domine la végétation steppique (Römermann et al. 2005). Cette poacée pérenne polymorphe se reproduit essentiellement de façon clonale grâce à la formation d'abondants rhizomes (Bonet 2004 ; Gonzalez Pech 2010). Elle semble avoir un rôle dans la structuration de la communauté herbacée steppique et a une importance dans les circuits de pâturage.

Les espèces matricielles

T. caput-medusae est une annuelle appartenant à la famille des Poacées. Elle est considérée comme rare dans le département des Bouches-du-Rhône (Fadda et al. 2008 ; Pavon *sous presse*). *E. pygmaea* est une petite annuelle prostrée xérophile de la famille des Astéracées (Pavon *sous presse*), cette espèce adaptée aux milieux piétinés, sableux et ouverts caractérise en particulier les tonsures de La Plaine de La Crau (portions de la steppe présentant une végétation rase et un fort recouvrement de sol nu). *L. strictum* est une annuelle érigée stress-tolérante appartenant à la famille des Linacées (Pavon *sous presse*). *A. ayardii* est l'espèce caractéristique de l'association phytosociologique de l'écosystème de référence : *Asphodelum fistulosii*. Cette espèce de la famille des Xanthorrhoeaceae est présente en France uniquement dans les départements du Vaucluse et des Bouches-du-Rhône (Pavon *sous presse*). La présence de composés chimiques dans ses différents organes aériens la protège de la prédation par les brebis (Devaux et al. 1983).

Sélection des graines

Toutes les graines ont été récoltées manuellement en été 2007 sur des plantes en fructification dans différentes placettes de la steppe de référence. Les graines ont été triées manuellement à l'aide d'une table lumineuse afin de sélectionner les graines morphologiquement viables. Les graines sélectionnées ont ensuite été placées dans des sacs en papier dans un lieu sec puis mises au réfrigérateur à 4°C deux mois avant la mise en place des semis afin de lever leurs éventuelles dormances (Hopkins & Evrard 2006). Les graines d'*A. ayardii* ont été scarifiées afin d'améliorer leur pouvoir germinatif (Baskin & Baskin 2001).

Dispositif expérimental

Origine du sol et mise en place des pots de culture (novembre 2007)

Deux types de sol ont été prélevés par étrépage sur la Plaine de La Crau en novembre 2007 : un sol caractéristique de l'écosystème steppique de référence (S) et un sol de friche culturale (F) caractéristique de l'écosystème steppique perturbé. Le sol correspondant à la communauté végétale steppique de référence est un sol qui était voué à la destruction. Il a été prélevé sur un carreau de la carrière de la Ménudelle en préparation pour l'extraction de granulats. Le sol caractéristique des sites perturbés a été prélevé au lieu-dit La Bergerie des Dominos (Sud de la Crau) sur une friche céréalière cultivée depuis les années soixante et abandonnée en 2006. Trois prélèvements par type de sol (200g de sol par prélèvement) ont été effectués afin d'analyser leurs propriétés physiques et chimiques (Baize 2000).

Chaque sol a été tamisé à une maille de cinq centimètres pour extraire les gros cailloux, pierres et blocs de poudingue. Le sol tamisé a ensuite été mélangé avec de la Vermiculite dans une proportion de 1/3:2/3, ceci afin d'augmenter sa porosité et d'éviter sa compaction dans les pots. Ces différents types de sol ont été répartis dans des pots en plastique d'un volume de 3 litres et de 16 centimètres de diamètre. Une couche de trois centimètres de galets de taille moyenne provenant du sol prélevé a été disposée au fond des pots afin de faciliter le drainage.

L'ensemble des pots a été disposé aléatoirement sur une surface bétonnée ensoleillée de la pépinière d'Etat d'Aix-Les-Milles (43°30'35.19" N ; 5°24'30.55" E ; altitude 120m) présentant des conditions climatiques semblables aux conditions climatiques de l'écosystème étudié. Avant d'effectuer le semis, une phase de pré-germination des graines contenues dans

les sols a été effectuée dans les pots pendant un mois. Cette étape éliminant les espèces contenues dans la banque de graines de ces sols permet ainsi de travailler uniquement sur les espèces sélectionnées et semées.

Semis et culture des espèces

L'expérience a été conduite sur deux ans afin de tester l'action de *B. retusum* sur les espèces voisines à deux âges différents : juvénile (5 mois) et mature (18 mois). *B. retusum* juvénile se différencie de *B. retusum* mature par un thalle petit (quelques brins) et une incapacité de se reproduire de manière sexuée. Afin d'évaluer les interactions biotiques entre espèces, les espèces ont été testées i) en assemblage : un phytomètre accompagné de quatre individus de l'espèce voisine testée, ii) le phytomètre seul (sans espèce voisine) et iii) les espèces voisines seules (quatre individus sans phytomètre) selon le protocole standard de Gaudet & Keddy 1995.

Le semis du phytomètre (*B. retusum*) a été effectué en janvier 2008 dans 220 pots (110 sur sol S, 110 sur sol F). 60 pots ont été utilisés la première année pour la première partie de l'expérience, testant les interactions biotiques avec *B. retusum* juvénile. Les 160 pots restant ont été utilisés la seconde année pour tester les interactions biotiques avec *B. retusum* mature (Tableau 9). Le phytomètre a été cultivé au centre du pot en sur-semis. Au stade phénologique d'apparition de la première feuille, les individus excédentaires ont été enlevés pour conserver un unique individu au centre.

Les espèces voisines ont été semées à la fin de l'hiver 2008 pour la première partie de l'expérience et à la fin de l'hiver 2009 pour la seconde partie. Pour chaque espèce voisine, quatre individus ont été cultivés par pot à un angle de 90° les uns par rapport aux autres par rapport au centre du pot (phytomètre) (Gaudet & Keddy 1995). La culture des espèces voisines a été effectuée en sur-semis de la même manière que pour le phytomètre.

La première année, l'expérience a visé à tester les interactions biotiques de *B. retusum* juvénile avec les espèces voisines selon les deux types de sol (friche vs steppe). L'expérience étant répliquée six fois, elle a nécessité l'utilisation de 108 pots (Tableau 9).

Tableau 9 : Détails du dispositif expérimental

Année de l'expérience	Nombre de répliques	Espèces testées	Sol testés (friche, steppe)	Nombre de pots	Nombre total de pots utilisés
2008	6	<i>B. retusum</i> juvénile	2	12	108
		<i>B. retusum</i> juvénile + Voisines (4 espèces)	2	48	
		Voisines (4 espèces)	2	48	
2009	8	<i>B. retusum</i> mature coupé	2	16	224
		<i>B. retusum</i> mature non coupé	2	16	
		<i>B. retusum</i> mature coupé + Voisines (4 espèces)	2	64	
		<i>B. retusum</i> mature non coupé + Voisines (4 espèces)	2	64	
		Voisines (4 espèces)	2	64	

La seconde année, l'expérience a été répliquée huit fois, le dispositif a nécessité l'utilisation de 224 pots (Tableau 9). Ce dispositif expérimental vise à observer les changements des interactions biotiques entre *B. retusum* et les différentes espèces voisines en fonction du développement de *B. retusum*, en fonction du type de sol (friche vs steppe) et en fonction du pâturage de *B. retusum*. Le pâturage a été simulé en pépinière par une coupe de l'appareil végétatif de *B. retusum*. Cette coupe s'est effectuée au début du mois d'avril, ce mois correspond à la période de pâturage de la steppe en conditions *in-situ*. Cette coupe a été réalisée sur la moitié des traitements à 2,5 cm du sol. Le choix de la hauteur se réfère aux conditions *in-situ*, les brebis mangent rarement en dessous de 2 cm ; les espèces voisines ne sont pas coupées car ces espèces sont à cette période au stade de jeunes plants (hauteurs < 2cm selon la pluviométrie printanière) lorsque les troupeaux parcourent la steppe, et sont donc moins disponibles aux ovins.

Durant ces deux années d'expérimentation, une veille constante a été apportée pour avoir une homogénéité des conditions entre les différents pots. Les pots ont été déplacés quatre fois et disposés de manière aléatoire afin de limiter les effets des variabilités microclimatiques. L'installation d'un système d'arrosage au goutte à goutte a permis l'arrosage réguliers des pots en quantité identique pour chacun des pots. La prédation des plantes par les escargots, limaces et fourmis de la pépinière a été contrôlée par leur ramassage. Les espèces adventices anémochores n'ont pu se développer dans les pots grâce à un désherbage manuel régulier.

Mesures

Quatre traits fonctionnels ont été sélectionnés et mesurés afin d'évaluer les interactions biotiques et abiotiques sur le phytomètre (*B. retusum*) et les espèces voisines. Ces traits ont été mesurés au début des étés 2008 et 2009 en moins d'une semaine. Cette période de mesure correspondant au stade phénologique de fructification des espèces voisines avant leur dégénérescence estivale. Les traits fonctionnels sélectionnés sont : la biomasse aérienne totale, la hauteur maximale des parties végétatives, la surface et la SLA (*Specific Leaf Area*). Ces traits ont été choisis en raison de leur utilisation lors d'expériences antérieures (Gaudet & Keddy 1988 ; Rösch et al. 1997 ; Navas & Moreau-Richard 2005), et du fait de leur pertinence comme indicateurs des interactions biotiques par rapport aux objectifs de cette recherche. A partir de ces mesures un indice d'interaction a été calculé pour chaque espèce testée : le RII (*Relative Interaction Intensity*). Cet indice permet la comparaison de l'effet des interactions biotiques par l'établissement de hiérarchies compétitives (Howard 2001 ; Armas et al. 2004). Le RII se calcule de la façon suivante :

$$\text{RII} = (\text{Performance}_{\text{avec voisins}} - \text{Performance}_{\text{sans voisin}}) / (\text{Performance}_{\text{avec voisins}} + \text{Performance}_{\text{sans voisin}}).$$

Il a été choisi pour ses propriétés mathématiques et statistiques : 1) il est symétrique par rapport à zéro, avec des valeurs absolues identiques pour la compétition et la facilitation (de 0 à +1 facilitation et de 0 à -1 compétition), 2) il est linéaire, et 3) il n'a pas de discontinuités dans sa gamme (Howard 2001 ; Armas et al. 2004).

Des mesures simples, c'est-à-dire à l'aide d'un mètre ruban, ont été effectuées sur les individus encore en place. Ces mesures sont la hauteur maximum des parties végétatives (H) et les diamètres de l'individu. Ces diamètres sont le diamètre le plus grand (D_1) et le diamètre passant par le centre et perpendiculaire à celui-ci (D_2). La mesure des diamètres (D_1 et D_2) a permis de calculer la surface (S) de chaque individu selon la formule :

$$S \text{ (cm}^2\text{)} = \pi \times (D_1/2) \times (D_2/2).$$

Une fois les mesures prises, quatre feuilles de chaque individu de *B. retusum* et une feuille de chaque individu des espèces voisines ont été prélevées dans chaque pot et immédiatement

scannées afin de calculer la SLA. Le scannage des feuilles a permis de calculer la surface foliaire à l'aide d'un traitement d'image par le logiciel Photoshop®. Les feuilles ont ensuite été séchées à l'étuve à 50°C pendant 48 heures (jusqu'à poids constant) puis pesées. Le poids et la surface foliaire ont ainsi permis de calculer la SLA suivant la formule:

$$SLA (cm^2.g^{-1}) = \text{Surface foliaire (cm}^2\text{)} / \text{Biomasse foliaire (g)}$$

La mesure de la biomasse aérienne totale a nécessité une coupe de l'appareil végétatif au niveau du collet de tous les individus. Ces individus ont été ensuite stockés séparément dans des sacs papiers pour être séchés à l'étuve à 50°C pendant 48 heures puis pesés. La biomasse aérienne totale correspond à cette biomasse mesurée à laquelle nous avons ajouté la biomasse des feuilles récoltées pour la SLA de l'individu considéré.

Analyses statistiques

Des tests de Student ont été effectués sur la granulométrie (argile, limons fins, sables grossiers, limons grossiers, sables fins) et les paramètres chimiques (C, N, C/N, MO, pH, P₂O₅, CEC, CaCO₃, K₂O) pour déterminer les différences entre les deux types de sol.

Pour évaluer la réponse compétitive des différentes espèces testées, c'est-à-dire, l'aptitude à tolérer la présence des espèces voisines, des comparaisons de la performance de *B. retusum* avec/sans individus des espèces voisines ont été effectuées à partir du calcul de RII. Des ANOVA factorielles suivies des tests post-hoc de Tukey ont été effectuées séparément sur les RII calculés sur les quatre traits mesurés (biomasse totale, SLA, hauteur, surface) sur *B. retusum* suivant les différents types de sol (steppe/friche) et les différentes espèces voisines, traités en tant que variables explicatives. Afin de répondre aux hypothèses de normalité et d'homogénéité des variances, une transformation logarithmique ($\ln(x+1)$) des variables a été réalisée si nécessaire.

Afin d'étudier l'effet compétiteur, c'est-à-dire l'aptitude à déprimer la performance des plantes voisines, des analyses ont été réalisées sur l'effet de *B. retusum* sur chaque espèce des plantes voisines. Des ANOVA factorielles ont été effectuées sur les quatre traits mesurés (biomasse totale, SLA, hauteur, surface) et sur les RII pour chaque espèce voisine en prenant pour variables explicatives 1) le type de sol et l'âge de *B. retusum*, et lorsque *B. retusum* est

mature 2) le type de sol et la coupe ou non de celui-ci. Afin de répondre aux hypothèses de normalité et d'homogénéité des variances, une transformation logarithmique ($\log(x+1)$) des variables a été réalisée si nécessaire. Lorsque les ANOVA étaient significatives ($p < 0,05$), des analyses post-hoc de Tukey ont été effectuées afin de déterminer les différences significatives de chaque variable. Les résultats présenteront uniquement les valeurs significatives, les tendances non significatives discutées seront signalées comme telles.

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R-2.9.1.

Résultats

Caractéristiques des sols

Les analyses des sols montrent des compositions physico-chimiques significativement différentes entre le sol de friche et le sol de steppe (Tableau 10). Le sol de friche est caractérisé par des proportions significativement plus fortes en sables grossiers et une plus grande concentration en phosphore différente des sols remaniés par les canalisations enterrées. Par opposition, le sol de steppe est caractérisé par de plus fortes proportions en argiles et en limons fins, par un pH et une capacité d'échange cationique significativement plus élevés et par de plus fortes teneurs en matière organique, en carbone, en azote total, en potassium et en calcium

Tableau 10 : Résultats des test-T des paramètres physico-chimiques des sols de friche et de steppe.

	Steppe	Friche	t	p
C (g/kg)	16,67	11,4	-12,15	<0,001
N (g/kg)	1,67	1,17	-24,00	<0,001
MO(g/kg)	28,77	19,73	-12,58	<0,001
pH	7,11	6,33	-5,22	<0,05
P₂O₅ (g/kg)	< 0,01	0,04	4,63	<0,05
CEC (meq/g)	9,12	7,35	-4,65	<0,01
CaCO₃ (g/kg)	1,95	1,30	-6,31	0,01
K₂O(g/kg)	0,13	0,11	21,99	<0,001
Argile (%)	23,13	19,60	-5,42	<0,01
Limons fins (%)	19,93	17,67	-4,54	<0,01
Sables Grossiers (%)	16,33	22,87	10,38	<0,01
Limons Grossiers (%)	16,10	15,37	-1,64	0,19
Sables Fins (%)	24,10	24,50	0,56	0,60
C/N	10,01	9,72	-1,17	0,35

Interactions biotiques et abiotiques

B. retusum subit la compétition de toutes les espèces voisines testées. La tendance générale de cette expérience montre que *B. retusum* a une forte capacité de compétition sur les espèces voisines. Son effet compétiteur varie en fonction des différents facteurs testés et s'exprime

différemment selon les traits mesurés. Les résultats des indices d'interactions mesurés sur les différents traits des espèces voisines montrent que *B. retusum*, juvénile comme mature, est d'une manière générale plus compétitif lorsqu'il est sur sol de steppe (Tableau 11) mais le pâturage de *B. retusum* sur sol de friche augmente son effet compétiteur (notamment pour *T. caput-medusae* et *A. ayardii*) (Tableau 12).

L'étude de la biomasse totale et de la surface des différentes espèces voisines montre que *B. retusum* produit une interaction négative sur ces traits pour les espèces testées et que cet effet est d'autant plus grand lorsque *B. retusum* est mature pour *T. caput-medusae*, *L. strictum* et *E. pygmaea* (Tableau 11, Figure 30 et Figure 31). Cette interaction négative de *B. retusum* sur les espèces testées existe également lorsque celui-ci est pâturé (Tableau 12). Il existe cependant une exception pour ce résultat pour *T. caput-medusae* qui présente un indice d'interaction positif pour la biomasse et la surface lorsqu'il est associé à *B. retusum* juvénile sur sol de friche (Tableau 9). Ce résultat ne montre pas pour autant que cette espèce produit une biomasse plus importante sur ce type de sol, puisque l'ANOVA effectuée sur ce trait et pour cette espèce (Figure 30-a) révèle qu'elle se développe mieux sur sol de steppe sans *B. retusum*. De plus, cette analyse montre que lorsque *T. caput-medusae* est associé avec *B. retusum* mature, il présente alors une biomasse significativement inférieure aux autres traitements. L'ANOVA effectuée sur les résultats des mesures de surface de *T. caput-medusae* en 2009 montre des tendances similaires, puisque associée à un *B. retusum* mature (coupé ou non) la surface de cette espèce est significativement inférieure à la surface mesurée lorsqu'elle est seule (Figure 31-B).

Tableau 11 : Comparaisons des indices d'interactions obtenus pour chacune des espèces matricielles en fonction des différents types de sol et en fonction du développement de *B. retusum*. Les valeurs en italique ne sont pas significatives et les valeurs en gras sont positives. Les lettres indiquent les traitements qui sont significativement différents des autres traitements ($p < 0.05$)

	<i>B. retusum</i> juvénile (2008)		<i>B. retusum</i> mature (2009)		F	p-value	Traitement influençant significativement les interactions
	Sol de Friche	Sol de Steppe	Sol de Friche	Sol de Steppe			
<i>T. caput-medusae</i>	Biomasse totale	0,12± 0,24	-0,26± 0,29	-0,54±0,29	1,35	0,01	Année
	Surface	0,15± 0,31	-0,31± 0,23	-0,59±0,13	12 / 16,2	0,001 / <0,001	Sol / Année
	SLA	-0,04± 0,2	-0,12± 0,23	0,13±0,14	5,5 / 25,8	<0,05 / <0,001	Sol / Année
	Hauteur	0,10± 0,12	-0,14± 0,13	-0,18±0,1	34,74	<0,001	Sol
<i>A. ayardii</i>	Biomasse totale	-0,31± 0,32	-0,33±0,25	0,05±0,39	6,74	0,01	Sol
	Surface	-0,33± 0,5	-0,30±0,26	-0,19±0,17	ns	ns	ns
	SLA	-0,02± 0,11	-0,11±0,12	-0,01±0,09	ns	ns	ns
	Hauteur	-0,07± 0,16	-0,10±0,16	0,06±0,10	15,18	<0,001	Année
<i>L. strictum</i>	Biomasse totale	-0,03± 0,36	-0,05± 0,44	-0,57±0,42	6,85	0,01	Année
	Surface	0,01± 0,39	-0,10± 0,45	-0,76±0,3	30,44	<0,001	Année
	SLA	-0,02± 0,17	0,04± 0,2	0,18±0,15	0,40	<0,001	Année
	Hauteur	0,04± 0,12	0,04± 0,25	0,06±0,43	ns	ns	ns
<i>E. pygmaea</i>	Biomasse totale	-0,19± 0,28	-0,22± 0,43	-0,82±0,21	73,56	<0,001	Année
	Surface	-0,20± 0,27a	-0,24± 0,42a	-0,75±0,21b	9,06	<0,01	Sol+Année
	SLA	-0,11± 0,26	0,16± 0,24	0,28±0,37	6,88	0,01	Année
	Hauteur	-0,16± 0,31ab	-0,02± 0,26b	-0,25±0,19a	10,49	<0,01	Sol+Année

Tableau 12 : Comparaisons des indices d'interactions obtenus en 2009 pour chacune des espèces matricielles en fonction des différents types de sol et en fonction du pâturage de *B. retusum* mature. Les valeurs en italique ne sont pas significatives et les valeurs en gras sont positives.

	Sol de Friche		Sol de Steppe		F	p-value	Traitement influençant significativement les interactions
	<i>B. retusum</i> non pâturé	<i>B. retusum</i> pâturé	<i>B. retusum</i> non pâturé	<i>B. retusum</i> pâturé			
<i>T. caput-medusae</i>	Biomasse totale	-0,35±0,43	-0,55±0,27	-0,54±0,29	ns	ns	ns
	Surface	-0,32±0,27	-0,61±0,23	-0,59±0,13	3,85	0,05	Pâturage
	SLA	0,34±0,22	0,30±0,42	0,13±0,14	3,59	0,06	ns
	Hauteur	-0,01±0,11 a	-0,28±0,15 b	-0,18±0,1 ab	11,59	<0,01	Sol + pâturage
<i>A. ayardii</i>	Biomasse totale	0,05±0,4	-0,22±0,62	-0,45±0,23	3,62	0,06	ns
	Surface	-0,19±0,18	-0,38±0,34	-0,37±0,26	6,44	< 0,01	Pâturage
	SLA	-0,01±0,1 a	-0,18±0,15 a	-0,06±0,16 a	9,77	< 0,01	Sol + pâturage
	Hauteur	0,06±0,1	-0,16±0,33	0,13±0,17	4,731	< 0,05	Pâturage
<i>L. strictum</i>	Biomasse totale	-0,57±0,42	0,04±0,71	-0,46±0,48	ns	ns	ns
	Surface	-0,76±0,3 a	-0,03±0,68 b	-0,8±0,31 a	6,80	0,01	Sol + pâturage
	SLA	0,18±0,15	0,04±0,2	0,29±0,34	3,28	0,08	ns
	Hauteur	0,06±0,43	0,16±0,59	0,24±0,36	ns	ns	ns
<i>E. pygmaea</i>	Biomasse totale	-0,82±0,21	-0,79±0,27	-0,98±0,01	ns	ns	ns
	Surface	-0,75±0,21	-0,73±0,29	-0,97±0,02	ns	ns	ns
	SLA	0,28±0,37	0,33±0,39	0,35±0,49	ns	ns	ns
	Hauteur	-0,25±0,19	-0,26±0,25	-0,50±0,16	5,14	<0,05	Sol

Même si globalement, *B. retusum* exerce une interaction négative sur la biomasse et la surface de *L. strictum*, il semblerait que cet effet soit diminué voir même neutralisé pour la surface sur sol de friche lorsque *B. retusum* est juvénile ou bien mature pâturé (Tableau 11 et Tableau 12, Figure 31-B et Figure 31-C). Ce changement d'interaction liée au sol a également été détecté pour la surface d'*E. pygmaea* qui présente un indice d'interaction plus faible sur sol de friche que sur sol de steppe lorsque *B. retusum* est mature (Tableau 11). L'influence du sol de friche a également été démontrée pour cette espèce qui a un développement de sa surface significativement plus important sur sol de friche lorsqu'elle n'est pas associée à *B. retusum* en particulier pour la première année d'expérience (Figure 31-E).

Une interaction proche de la neutralité a été mesurée par les calculs de RII sur la biomasse pour *A. ayardii* sur sol de friche lorsque *B. retusum* est mature. Même si les résultats ne sont pas significatifs pour 2009, il faut signaler que cette interaction devient négative lorsque *B. retusum* est mature (Tableau 12). Il n'existe pas de différences significatives entre la biomasse totale des différents traitements sur sol de friche ; par contre la biomasse d'*A. ayardii* est significativement supérieure sur sol de steppe lorsqu'elle n'est pas en association avec *B. retusum* (juvénile comme mature ; Figure 30-b). Associée avec *B. retusum* mature (pâturé ou non), *A. ayardii* présente une surface significativement plus petite (Figure 31-F). Ce trait pour cette espèce est d'autant plus déprimée lorsque *B. retusum* est coupé (Tableau 12).

Les calculs des indices d'interactions sur les SLA des espèces testées montrent que lorsque *B. retusum* est mature, les interactions dépriment moins ce trait et deviennent même des interactions significativement positive pour trois d'entre elles : *T. caput-medusae*, *L. strictum* et *E. pygmaea* (Tableau 11). Lorsque *B. retusum* est juvénile, la SLA de ces trois espèces est plus petite que celle des témoins et lorsqu'il est mature, la SLA de ces espèces est plus grande que les témoins (Figure 32). Pour les deux niveaux de maturité de *B. retusum*, la performance de *T. caput-medusae* diminue sur sol de steppe (Tableau 11). Pour *A. ayardii* la présence de *B. retusum* fait apparaître une dépression de la SLA, cependant la coupe de celui-ci sur sol de steppe change l'interaction négative en interaction positive (Tableau 12).

Biomasse totale des espèces voisines

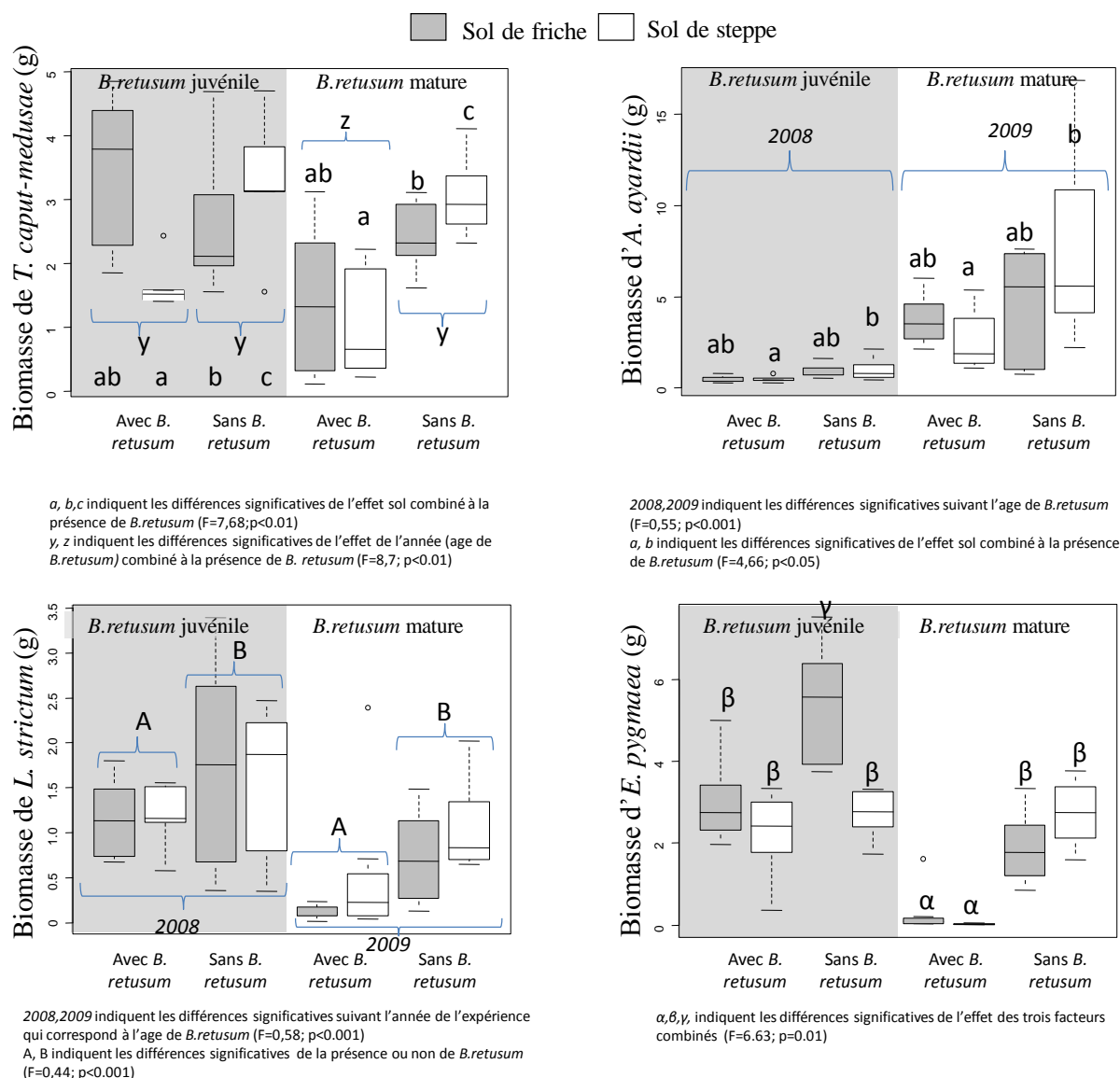


Figure 30 : Valeurs moyennes de la biomasse totale de l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de *B. retusum* et selon son stade de développement (juvénile vs mature). Les barres d'erreur montrent l'écart type.

Surface occupée par les espèces voisines

■ Sol de friche □ Sol de steppe

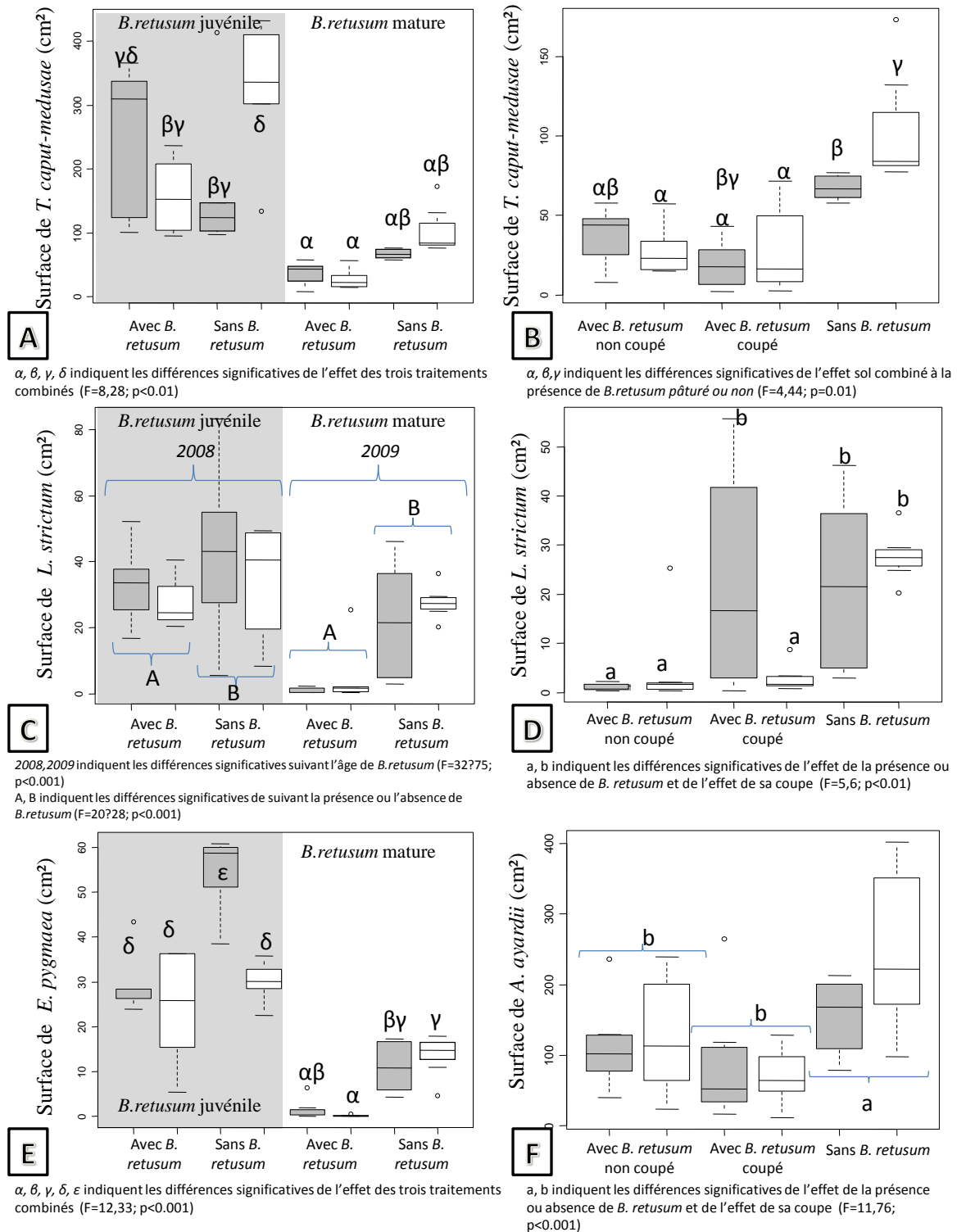


Figure 31 : Valeurs moyennes de la surface occupée par l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de *B. retusum* et selon son stade de développement (juvénile vs mature) (Figures A, C, E) et selon la coupe de *B. retusum* (Figures B, D, F). Les barres d'erreur montrent l'écart type.

Les comparaisons des indices d'interactions effectués sur la hauteur pour chaque traitement montrent qu'il existe une grande variabilité de réponse pour ce trait pour chacune des espèces testées (Figure 33, Tableau 11 et Tableau 12). Indifféremment de l'âge de *B. retusum*, la hauteur de *T. caput-medusae* est déprimée en présence de celui-ci sur sol de steppe (Figure 33-A). Lorsqu'il est sur sol de friche on voit apparaître une interaction positive lorsqu'il est en présence d'un *B. retusum* juvénile (Tableau 11). Cette interaction interspécifique se transforme en compétition lorsque *B. retusum* est mature et en neutralité lorsque *B. retusum* n'est pas pâture (Tableau 12).

Le sol n'influence pas la croissance en hauteur d'*A. ayardii* (Figure 33-C). Cette espèce a des performances déprimées lorsqu'elle est en présence de *B. retusum* juvénile, la tendance s'inverse en interaction positive lorsque *B. retusum* est mature (Tableau 11). Le pâturage de *B. retusum* mature diminue le phénomène de facilitation et génère une compétition sur sol de friche (Tableau 12). La hauteur d'*A. ayardii* lorsqu'elle est associée à *B. retusum* pâture est également significativement inférieure à la hauteur d'*A. ayardii* lorsqu'elle est associée à *B. retusum* non pâture (Figure 33-D).

B. retusum exerce une compétition sur la hauteur d'*E. pygmaea* (Tableau 11 et Tableau 12). Cette compétition est plus importante et donc déprime plus sa hauteur lorsque *B. retusum* est mature (Figure 33-E et Figure 33-F, Tableau 12). A ce stade de développement, on relève également que sur sol de steppe les interactions sont négatives (Tableau 12).

SLA des espèces voisines

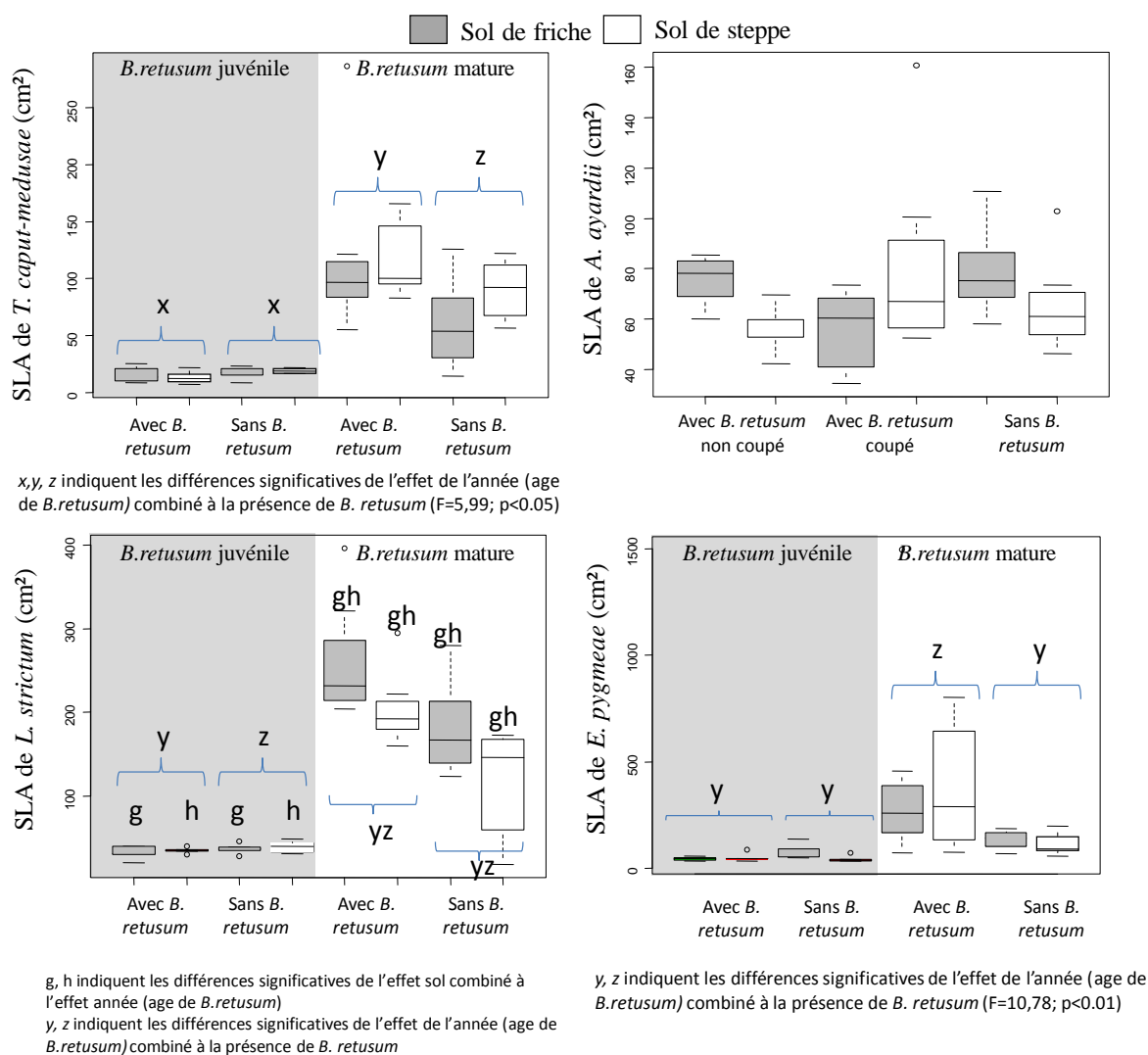


Figure 32 : Valeurs moyennes de la SLA de chaque espèce voisine selon la présence ou non de *B. retusum* et selon son stade de développement (juvénile vs mature) (pour *T. caput-medusae*, *L. strictum*, *E. pygmaea*) et selon la coupe de *B. retusum* (pour *A. ayardii*). Les barres d'erreur montrent l'écart type.

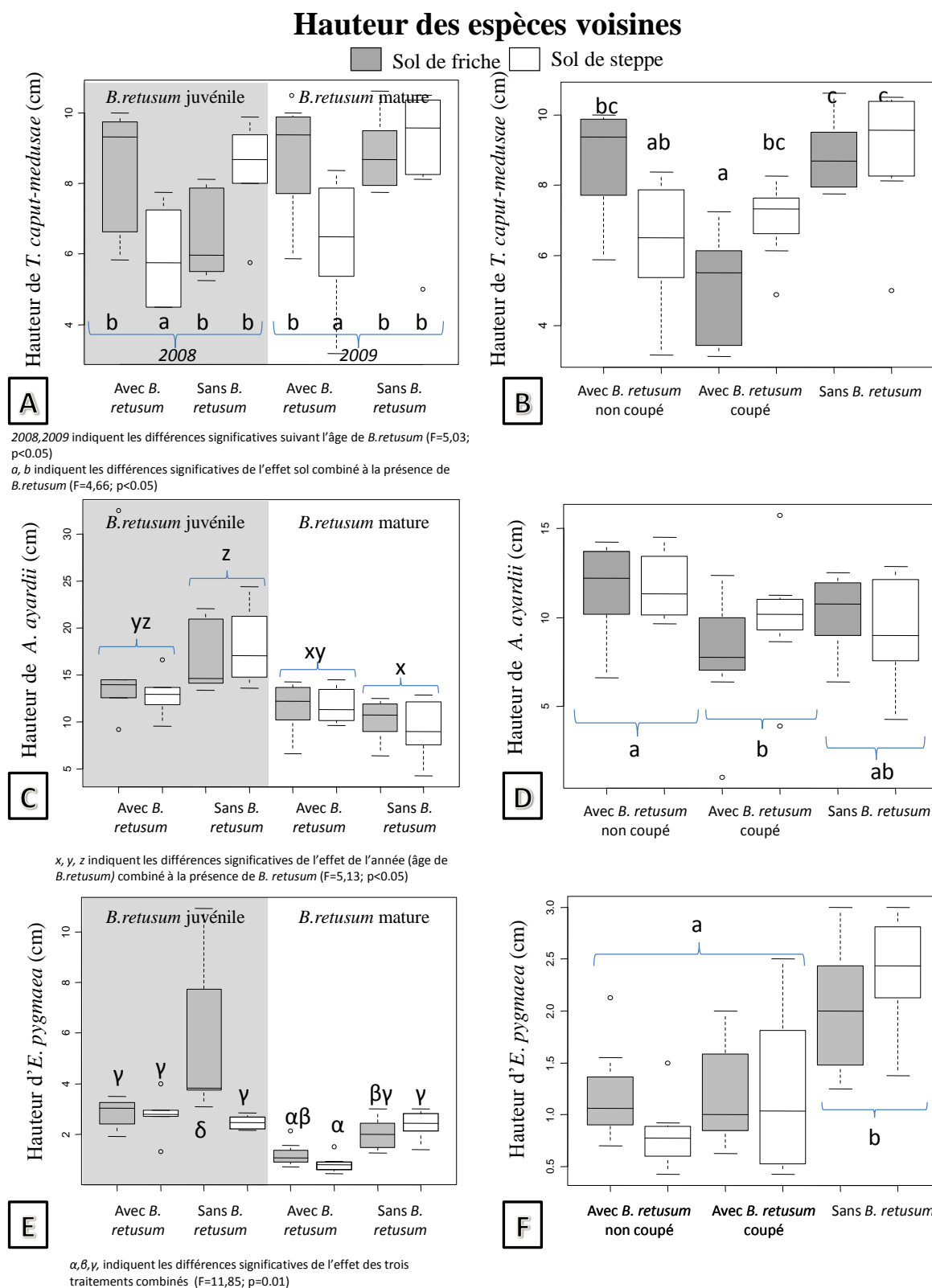


Figure 33 : Valeurs moyennes de la hauteur de l'appareil végétatif de chaque espèce voisine selon la présence ou non de *B. retusum* et selon son stade de développement (juvénile vs mature) (Figures A, C, E) et selon la coupe de *B. retusum* (Figures B, D, F). Les barres d'erreur montrent l'écart type.

Discussion

L'effet compétiteur de *B. retusum* a déjà été démontré sur d'autres espèces végétales de différentes communautés méditerranéennes (Bonet 2004 ; Prévosto et al. 2011), et plus particulièrement avec des ligneux tels que *Pinus halepensis* (Pausas et al. 2003 ; 2004) ou *Rosmarinus officinale* (Clary et al. 2004). Néanmoins, aucune de ces études n'avaient encore révélé que les interactions entre cette espèce et les espèces avec laquelle elle partage le milieu, variaient en fonction du niveau trophique (propriétés physico-chimiques du sol), du régime de perturbation (pâturage) ou que cette espèce interagissait différemment suivant son stade de développement (juvénile vs. mature). Dans notre étude, la compétition de *B. retusum* sur les espèces voisines engendre des variations morphologiques des espèces (biomasse, surface et taille de l'appareil végétatif ainsi que la surface foliaire). Ces variations traduites par les résultats d'indices d'interactions (R.I.I.) démontrent ainsi l'importance de *B. retusum* dans l'organisation et la structuration de la communauté steppique. Globalement, *B. retusum* semble être moins compétitif sur sol de friche, mais sur ce type de sol, le pâturage augmente le pouvoir compétiteur de *B. retusum*.

La biomasse aérienne totale est le principal indicateur de l'effet compétiteur et le meilleur trait pour prédire l'aptitude à la compétition d'une espèce (Gaudet & Keddy 1988 ; Rösch et al. 1997 ; Howard 2001 ; Navas & Moreau-Richard 2005). Dans notre étude la présence de *B. retusum* a engendré des variations significatives de ce trait sur les espèces voisines testées. Nous avons également pu observer que la biomasse et la surface de recouvrement des espèces voisines répondaient similairement à la compétition de *B. retusum*. Ces traits sont affectés négativement par la présence de *B. retusum* et cette interaction est d'autant plus forte pour *T. caput-medusae*, *L. strictum* et *E. pygmaea* lorsque *B. retusum* est mature. Le stade de vie (juvénile vs mature) de l'espèce compétitrice affecte les interactions interspécifiques (Callaway & Walker 1997 ; Gasque & García-Fayos 2004). Les principaux changements morphologiques de *B. retusum* entre les deux stades de vie testés sont une augmentation de sa biomasse foliaire, de sa taille et une meilleure occupation de l'espace de son thalle par propagation végétative. Ces changements de traits peuvent diminuer la disponibilité des ressources, en particulier pour la lumière, nécessaire au bon développement des plantes voisines, ce qui peut expliquer cette augmentation de la compétition sur ces plantes à ce stade de vie (Ryel et al. 1990). Afin de compenser ce manque de lumière, ces espèces vont investir

au niveau des organes spécialisés dans la capture des photons : les feuilles. Cette relocation des ressources est traduite dans notre expérience par des résultats d'indice d'interaction positifs sur la SLA. Alors que *T. caput-medusae*, *L. strictum* et *E. pygmaea* ont un appareil végétatif occupant une surface plus réduite et d'un poids moindre en présence de *B. retusum*, elles sont dotées alors de plus grandes feuilles pour capter un maximum de lumière. Cette asymétrie des traits dues à la compétition, suivant la disponibilité des ressources est un phénomène couramment observé (Anten & Hirose 2001 ; Liu et al. 2009). Une asymétrie peut également apparaître entre la hauteur des espèces et leur SLA, en particulier chez les espèces herbacées (Dutoit et al. 2001 ; Westoby et al. 2002). Nous avons pu observer cette asymétrie sur *T. caput-medusae* et *E. pygmaea*. Cette interaction positive relevée sur la SLA est importante dans notre étude d'assemblage car une grande SLA apparaît comme une stratégie avantageuse pour contrecarrer les phénomènes de compétition (Liu et al. 2009). Cette adaptation pourrait sembler être en inadéquation avec le pâturage, puisque une faible SLA est une adaptation des espèces herbacées pour résister au pâturage (Patty et al. 2010). Mais l'augmentation de la SLA dans notre étude, bien que significative, reste faible. Elle ne semblerait donc pas augmenter le risque de prédation de l'espèce. De plus, en condition *in-situ*, ces espèces poussent généralement au sein des touffes de *B. retusum* dont la couverture végétale serait susceptible d'offrir une protection contre le pâturage ; cette facilitation indirecte n'a pu cependant être mesurée dans cette étude. D'autre part, certaines espèces de la steppe peuvent voir leur SLA augmenter sans présenter plus de risque face au pâturage puisqu'elles sont dotées de poils (*E. pygmaea*) pouvant détourner l'attention des herbivores (Patty et al. 2010).

Les mesures de la biomasse et de la surface ont également permis de démontrer que le niveau trophique et le pâturage de l'espèce compétitrice influencent les interactions ; notamment *L. strictum* présente une meilleure réponse compétitive sur sol de friche et lorsque *B. retusum* est pâturé. Cette réponse se traduit par une augmentation des traits, particulièrement sur les mesures de surface. L'étude de Bonanomi et al. (2006) avait déjà permis de démontrer que dans un écosystème méditerranéen dominé par *Brachypodium rupestre* la coupe de celui-ci engendrait une augmentation du recouvrement de *L. strictum*. L'ouverture du milieu par le pâturage semble donc nécessaire à son développement. Par ailleurs, Gonzales Pech (2010) a démontré que le mode de gestion de pâturage engendrait un changement de forme de *B. retusum*. Le prélèvement de biomasse aérienne de *B. retusum* a ainsi un effet indirect dans

l'organisation et la structuration de la communauté en limitant l'effet compétitif de cette espèce. L'hétérogénéité spatiale de la végétation créée par le pâturage facilite la coexistence des espèces herbacées de la steppe. Cette méthode de gestion lorsqu'elle est pratiquée de manière extensive est à la base de l'organisation spécifique de la communauté (Wu et al. 2011) puisqu'elle peut provoquer une réponse compétitive sur les espèces végétales allant de la diminution de la performance à une croissance plus élevée et une augmentation de la productivité (Ricklefs & Miller 2005).

Nous avons choisi d'étudier simulé par une coupe l'effet du pâturage sur la croissance et le développement des espèces voisines mais d'autres changements liés à la présence de troupeaux d'ongulés pourraient causer une modification de la communauté. En effet, ces grands herbivores sont susceptibles par leur piétinement ou par leurs déjections (riches en azote) de transformer les propriétés physico-chimiques du sol (Semmartin et al. 2010). Même si ces changements sont à considérer plus finement dans de futures études, ils ont été abordés dans cette expérience par l'étude de l'impact des changements trophiques du sol. L'augmentation de l'azote ou l'altération du pH du sol sont des paramètres qui ont déjà prouvés leur implication dans l'assemblage de la communauté en changeant les équilibres des interactions entre espèces végétales (Tilman 1988). Dans notre étude, les principaux changements au niveau des propriétés chimiques entre les deux types de sol testés sont une plus faible teneur en phosphore, des teneurs plus élevées en matière organique, en azote, en carbone, en ions calcium et en potassium pour le sol de steppe, ce qui induit également une augmentation de la capacité d'échange cationique et un pH plus élevé pour celui-ci. L'apport de phosphore apparaît donc un élément contrôlant la croissance de *L. strictum*. Le travail du sol a également engendré des changements des propriétés physiques. Le sol de steppe est caractérisé par de plus grandes teneurs en argiles et en limons fins tandis que le sol de friche présente de plus importantes teneurs en sables grossiers. Un sol caractérisé par de plus grandes teneurs en sables grossiers offre une meilleure circulation de l'air et de l'eau (Fabre 2006). De plus, la faible teneur en argiles du sol de friche est synonyme d'une faible charge d'anions ce qui diminue la capacité d'absorption et rend les éléments minéraux, comme le phosphore (P_2O_5) plus disponibles pour *L. strictum*. Cette disponibilité en phosphore est importante puisqu'il est un élément de base pour la croissance de la plante (Duchaufour 1988).

Au-delà d'influencer les interactions interspécifiques, la composition physico-chimique du sol, est un facteur connu depuis longtemps, pour faire varier la physiologie et la morphologie des espèces (Gleeson & Tilman 1992). La disponibilité de l'eau et des nutriments, ressources nécessaires pour le développement des végétaux, est principalement dépendante de la nature du substrat. Dans notre étude, nous avons pu démontrer que *T. caput-medusae* occupait une plus grande surface et présentait un meilleur développement de sa hauteur et de sa biomasse sur sol de steppe. La plus grande disponibilité d'azote dans le sol de steppe semblerait être un facteur explicatif du changement morphologique de cette espèce (James 2008).

Cet effet bénéfique du sol de steppe pour le développement des espèces voisines ne semble pas pouvoir être généralisé. De nombreux observateurs ont constaté que la majorité des espèces méditerranéennes se présentent sous une forme généralement plus petite dans cette plaine. Plusieurs hypothèses ont alors été évoquées sur les facteurs responsables de ce nanisme, tels que le pâturage et les conditions pédoclimatiques. Même si ces hypothèses ne sont pas à écarter, nous avons désormais prouvé par l'intermédiaire de cette expérience, que le sol de steppe, en comparaison au sol de la friche qui contient plus de phosphore, pouvait déprimer la biomasse, la surface, la hauteur ou la SLA de certaines espèces caractéristiques de la steppe. *E. pygmaea* illustre bien ce phénomène, puisque les mesures effectuées sur sa biomasse, sa surface et sa hauteur sont significativement plus faibles sur sol de steppe que sur le sol de friche. Ces différences de croissance des espèces selon le type de sol pourraient également être expliquées par d'autres paramètres qui n'ont pas été testés, notamment les différences de composition en mycorhizes de chaque sol (van der Heijden & Sanders 2003). Ce type d'analyse serait donc intéressant à effectuer dans de futures expériences.

Durant des campagnes de terrains, les espèces voisines ont pu être observées en supériorité numérique au pied de *B. retusum*, notamment plus de quatre plants. Même si cette configuration ne semble pas empêcher l'établissement et la survie de *B. retusum*, nous avons cependant testé cette association pour voir s'il existait des interactions entre les espèces steppiques et l'espèce dominante. Cette partie de l'expérimentation a démontré que pour tous les traitements *B. retusum* subit la compétition de toutes les espèces voisines lorsqu'elles sont nombreuses.

Conclusions et perspectives

Cette étude *ex-situ* permet de mieux comprendre l'assemblage de la communauté végétale de la plaine de La Crau. Tout comme l'étude menée par Peltzer (2001) en lisière de prairie, la compétition semble être le filtre qui a le plus fort impact sur la performance des plantes herbacées étudiées, néanmoins ce filtre ne semble pas empêcher l'établissement des espèces. Les résultats obtenus ne pourront être extrapolés intégralement à la communauté steppique car les conditions de cette expérience ne sont pas identiques aux conditions de terrain. Notamment, l'arrosage des pots est susceptible d'influencer les interactions et peut être à l'origine de la prédominance de la compétition. Ce résultat, déjà démontré il y a une vingtaine d'années pour les systèmes peu productifs (Wilson & Tilman 1991), est en inadéquation avec la théorie qui prédit une dominance des phénomènes de facilitation en milieu à fortes contraintes (Callaway & Walker 1997), tels que les milieux xériques comme la steppe de la plaine de Crau.

De plus, notre étude ne s'est focalisée que sur quelques espèces et dans des conditions bien particulières. Nous n'avons pas mesuré les phénomènes de coopération qui peuvent exister sur le terrain, tel que la création de niche de régénération qui pourrait être un phénomène de facilitation impossible à observer dans nos conditions et qui a été suspectée dans une précédente expérience (Coiffait-Gombault et al. en révisions dans *Applied Vegetation Science*). De nouvelles expérimentations sur le terrain sont donc nécessaires pour étudier plus finement ce type d'interactions.

Même si les filtres qui ont été testés dans cette expérience produisent des réponses hétérogènes entre espèces et au sein des différents traits mesurés, nous pouvons cependant conclure qu'il est important de les manipuler pour faire avancer la recherche fondamentale et expérimentale. Cette manipulation au cours d'opérations de restauration écologique permet ainsi de favoriser l'établissement et le développement d'espèces voisines. Nous avons notamment pu démontrer que les ressources trophiques agissent sur le pouvoir compétitif de *B. retusum*. Ce dernier est diminué sur sol de friche. Ce type de résultat est intéressant en termes de conservation et de restauration. Il permet de détecter le potentiel d'espèces nurses ou structurantes qui seraient susceptibles d'accélérer la dynamique successionnelle d'une communauté végétale. Bien qu'elle ne substitue pas aux expérimentations de terrain, ce type

d'étude peut être une première étape pour valider le choix de la méthode de gestion et des espèces utilisées pour une opération de restauration écologique de manière moins coûteuse que des expérimentations *in-situ*.

Discussion générale

L'objectif fondamental de la thèse était de contribuer à une meilleure compréhension des règles qui régissent l'assemblage des communautés herbacées steppiques méditerranéennes. Ce travail a été réalisé avec la plaine de La Crau comme site atelier et sa végétation steppique comme modèle biologique. Les principales étapes qui ont abouti à ce travail de réflexion globale ont été présentées dans les différentes parties de ce manuscrit.

La première partie de la thèse a ainsi permis d'identifier et de discriminer les principaux filtres potentiellement responsables de l'assemblage de la communauté végétale steppique. Les parties suivantes ont ensuite permis d'évaluer et/ou de mieux comprendre leur rôle et leur fonctionnement. Ainsi nous avons pu étudier comme filtres principaux : 1) la production et/ou la dispersion des graines sans pouvoir toutefois identifier leurs rôles isolément, 2) les propriétés physico-chimiques du sol, 3) les interactions entre espèces végétales et 4) le pâturage ovin.

Dans un premier temps, cette discussion dressera une synthèse des principaux résultats recueillis dans ces différentes parties pour chacun de ces filtres.

Les résultats obtenus par l'étude de la résilience de la communauté végétale steppique après une perturbation ponctuelle (partie 1) s'accordent avec les résultats obtenus dans des études précédentes (Coffin & Lauenroth 1994 ; Coffin et al. 1996 ; Römermann et al. 2005 ; Buisson 2006) : la communauté végétale steppique possède une très faible résilience. Cette conclusion montre alors l'importance de comprendre les règles d'assemblages de cette communauté afin de mettre en place des protocoles de restauration écologique adaptés et ainsi initier son rétablissement. Nous discuterons donc par la suite des résultats de la recherche appliquée obtenus dans les parties 2 et 3 de cette thèse qui permettent de suggérer des méthodes de restauration adaptées à ce type d'écosystème.

D

Synthèse des résultats obtenus sur les règles d'assemblages de la communauté herbacée steppique

La synthèse des filtres identifiés responsables de l'assemblage de la communauté herbacée steppique est présentée dans la figure 35 et détaillée dans la partie qui suit.

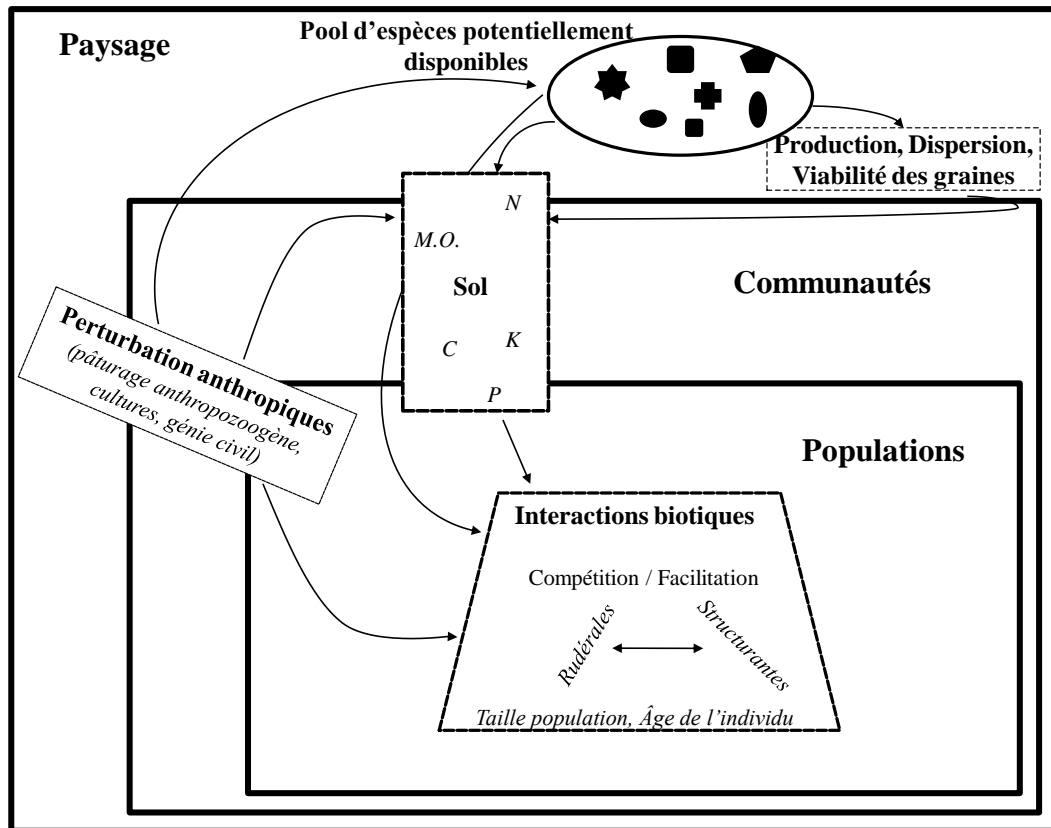


Figure 34 : Synthèse des principaux filtres identifiés responsables de l'assemblage de la communauté steppique (cadres en pointillés). Les cadres en traits continus représentent les différentes échelles où interviennent les filtres.

D

1. La production, la dispersion des graines et leur viabilité dans le sol

L'un des principaux obstacles de la régénération de la communauté herbacée steppique est la disponibilité en graines. De nombreuses espèces steppiques, notamment les espèces pérennes, sont caractérisées par une faible capacité de reproduction et/ou de dispersion de leurs graines. Ce filtre est couramment observé dans les écosystèmes herbacés (Hutchings & Booth 1996 ; Bischoff 2000 ; Coiffait et al. 2008 ; Hellström et al. 2009 ; Kiehl et al. 2010 ; Török et al.

2010 ; Piqueray et al. 2011) et dans les milieux xériques (Barberà et al. 2006 ; Pugnaire et al. 2006 ; Martínez-Duro et al. 2009). L'espèce dominante de la steppe, *Brachypodium retusum*, se reproduit essentiellement de manière asexuée (Caturla et al. 2000 ; Larchevêque et al. 2005 ; Baeza & Vallejo 2008) et figure donc parmi ces espèces. Ce résultat semble déterminant pour l'avenir de la steppe car son absence sera responsable d'une régénération spontanée incomplète. La végétation steppique est majoritairement stress-tolérante. Les espèces qui la composent sont caractérisées par des graines lourdes et/ou sont myrmécochores. Ces traits limitent leur dispersion sur de faibles distances (Bakker & Berendse 1999 ; Buisson et al. 2006). De plus, la taille de ces graines peut être corrélée au temps qu'elles résident dans le sol, grosses, elles présentent une viabilité très réduite (inférieure à un an) (Thompson et al. 1997). Ainsi, comme pour de nombreuses pelouses pâturées, la banque de graines de la steppe est essentiellement transitoire (Mitlacher et al. 2002 ; Dutoit et al. 2003 ; Römermann et al. 2005 ; Henry 2009) ce qui limite sa capacité de régénération après une perturbation.

2. Les propriétés physico-chimiques du sol

Le sol de l'écosystème steppique est très sensible aux perturbations. Les perturbations suite à l'enfouissement de canalisations (parties 1 et 2) ou créées par les pratiques culturales (parties 3 et 4) engendrent des changements des propriétés physico-chimiques des sols. Notamment une diminution du potassium, de la matière organique, du carbone et de l'azote total et une légère augmentation du phosphore. La destruction de la matrice calcaire lors des travaux pour la mise en place des canalisations a créé également une augmentation des ions calcium et a fait basculé le pH plus au moins neutre en pH basique. Ces changements toujours décelables plus de trente ans après la perturbation engendrent eux-mêmes des modifications de la richesse, de la composition et de la structure de la communauté végétale sur la même échelle temporelle. Ces résultats sont comparables avec ceux obtenus sur d'autres écosystèmes méditerranéens (Ackermann et al. 2004) et herbacées d'Europe (Charman & Pollard 1995 ; Poptcheva et al. 2009) dont certains prévoient un délai de régénération supérieur au siècle (Ackermann et al. 2004, Karlik & Poschlod 2009). Ces changements engendrent également des modifications à l'échelle de certains traits de certains individus. Ainsi, nous avons pu observer en conditions semi-contrôlées (partie 4) qu'ils étaient notamment responsables des variations morphologiques de certaines espèces. Par exemple, pour *Taeniatherum caput-medusae* ces changements induisent une dépression de sa surface et de sa biomasse

indépendamment de la compétition avec *Brachypodium retusum*. La modification des propriétés physico-chimique du sol steppique n'empêche cependant pas la réussite des espèces structurantes (brachypode, thym, trèfle). Ce résultat démontre que l'absence de *Brachypodium retusum* sur les parcelles de steppe perturbée n'est pas corrélée aux modifications de l'habitat.

3. Les interactions entre espèces végétales

Comme pour la plupart des travaux sur les assemblages des communautés végétales (Gotelli & McCabe 2002 ; Holdaway & Sparrow 2006 ; Bertiller et al. 2009 ; Siles et al. 2010 ; Filotas et al. 2010), nous avons examiné les interactions entre certaines espèces qui la composent car elles ont un rôle déterminant (Callaway & Walker 1997 ; Weiher & Keddy 2001) notamment en influençant son organisation, sa structure et sa distribution (Connor & Simberloff 1983 ; Roxburgh & Wilson 2000 ; Wilson 2001 ; Watkins & Wilson 2003 ; Zhang et al. 2009). Certains de ces travaux montrent que la cooccurrence et la coexistence des espèces est définie, au moins en partie, par les phénomènes de compétition (Didham & Watts 2005 ; Zhang et al. 2009). Selon la théorie de « *texture convergence* », la structure des communautés peut être identique entre plusieurs communautés de continents différents par le principe d'exclusion compétitive avec des espèces présentant des traits semblables. Ce principe se base sur le fait que plusieurs espèces peuvent occuper la même niche spatiale mais seule restera l'espèce la plus compétitive, c'est à dire possédant les traits les plus adaptés à la niche (Figure 35). Il est donc important d'identifier ces espèces puis les traits qui les caractérisent afin de définir un patron de structure. L'information de présence/absence n'est pas toujours suffisante pour définir et/ou expliquer un patron de végétation, on utilise alors l'abondance ou la densité des espèces (Laughlin & Abella 2007).

Nous avons donc dans un premier temps abordé globalement ces interactions en les étudiant à l'échelle de la communauté en utilisant comme indicateur la présence/absence et l'abondance des espèces (parties 1, 2, 3), puis nous avons isolé une sélection d'espèces en pépinière afin d'étudier ces interactions plus finement en effectuant des mesures quantitatives sur certains traits (Keddy 1992).

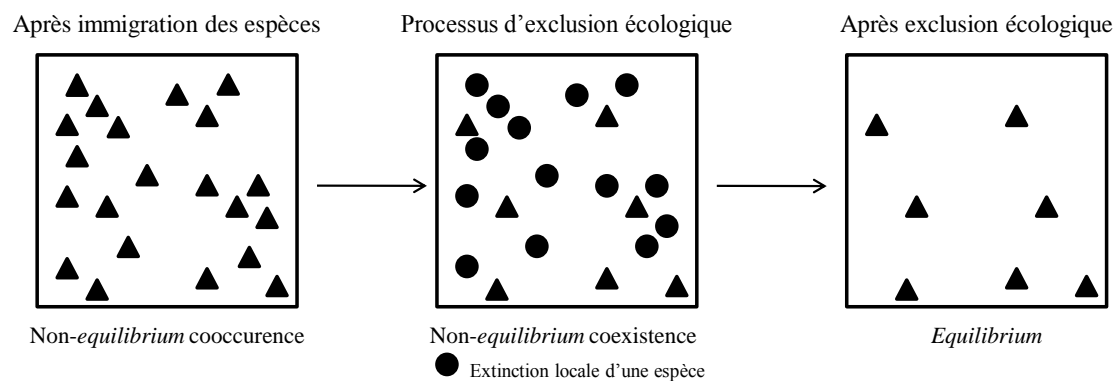


Figure 35 : Processus écologiques conduisant à la convergence. Le carré représente l'espace fonctionnel (modifiée d'après Wilson 2001).

Au niveau de la communauté :

Les espèces végétales qui colonisent les parcelles de steppe récemment perturbées sont majoritairement des espèces adventices plus ou moins rudérales (e.g. *Diplotaxis tenuifolia*, *Polygonum aviculare*, *Hirschfeldia incana*, *Arenaria leptoclados*, *Chenopodium album*, *Hordeum murinum*, *Lobularia maritima*, *Rumex pulcher*). Ce type de succession après une perturbation est fréquemment observé sur les écosystèmes herbacées (Owen & Marss 2000 ; Wagner et al. 2006 ; Conrad & Tischew 2011 ; Piqueray et al. 2011 ; Pywell et al. 2011). Cette nouvelle communauté végétale très compétitive du fait de sa banque de graines persistante qui lui permet de coloniser rapidement le milieu et de la densité des individus présents (Grubb 1977), va saturer le milieu et va ainsi ralentir la dynamique successionnelle en empêchant les espèces steppiques d'accéder rapidement à des niches de régénération (Huston 1979 ; Römermann et al. 2005).

Certaines espèces sont susceptibles d'offrir une niche favorable à l'installation d'autres espèces. Ces espèces, souvent pérennes, par leur présence, vont améliorer les conditions environnementales pour permettre à d'autres espèces (essentiellement annuelles) de la communauté (ou même à d'autres individus de son espèce), de s'installer en créant un site favorable pour leurs germinations (niche de régénération, également appelée niche de recrutement) et/ou favoriser le développement de leurs organes (niche d'adultes également nommée niche habitat) (Grubb 1977 ; Young et al. 2005). *Brachypodium retusum* par son caractère persistant et sa reproduction clonale, pourra être comparé à des espèces arborées possédant les mêmes traits qui offrent des niches de régénération dans des environnements

perturbés et pour lesquelles on parle de « niche persistante » (Bond & Midgley 2001 ; García & Zamora 2003). Dans notre étude, nous n'avons pas identifié de facilitation directe. Néanmoins la présence des espèces structurantes favorise l'installation des espèces cibles (partie 3) ce qui semble être de la facilitation indirecte, mais on ignore sur quel(s) paramètre(s) environnemental (aux) ces espèces agissent. Notamment on ignore encore si elles protègent les espèces de la prédation (Padilla & Pugnaire 2006) ou si elles améliorent les conditions environnementales telles que la température, l'humidité ou la luminosité (Hutchings & Booth 1996).

Au niveau des interactions interspécifiques (partie 4)

B. retusum, espèce dominante de la steppe, exerce de la compétition sur les espèces de la communauté de référence. L'intensité de cette interaction varie en fonctions des propriétés physico-chimiques du sol, de la coupe de l'appareil végétatif et du stade de développement (juvénile vs mature) de l'espèce dominante. Cette compétition est traduite sur les espèces voisines par une dépression de la biomasse, de la surface foliaire, de la hauteur et/ou du diamètre. L'augmentation de la S.L.A. et/ou de la hauteur des espèces voisines induite par la présence de *Brachypodium retusum* (en particulier lorsqu'il était mature) n'est pas un phénomène de facilitation mais est le reflet d'un phénomène d'étiollement qui est une adaptation physiologique des espèces pour compenser la perte de lumière (Falster & Westoby 2003). De précédentes études ont déjà démontré que *B. retusum* était une espèce compétitrice (Pausas et al. 2003, 2004 ; Bonet 2004 ; Prévosto et al. 2011). Une espèce peut simultanément exercer de la compétition et de la facilitation sur une même espèce (Cipriotti et al. 2008) et plusieurs espèces peuvent être compétitives entre elles (Roxburgh & Wilson 2000) mais notre étude ne s'est cantonnée qu'à mettre en interaction des couples d'espèces. Cette expérience n'a donc pas pu mesurer les effets de facilitation indirecte, tel que la création de niches de régénérations auparavant citée. Même si ces résultats permettent de mieux comprendre la complexité des phénomènes d'interactions biotiques et leur fonctionnement, les conditions de cette expérience ne sont pas identiques aux conditions de terrain. Les résultats obtenus ne peuvent donc être extrapolés intégralement au niveau d'organisation de la communauté.

4. Le pâturage ovin

Depuis 6000 ans, les troupeaux ovins parcourent l'écosystème steppique et sont à l'origine de son organisation et de sa structuration (Fadda et al. 2008 ; Henry 2009). Ainsi ces espèces sont pour la majorité adaptées à cette perturbation récurrente (e.g. petite taille, espèces filiformes, prostrées, présence de composés toxiques, de poils, etc.). Globalement, la présence de ces cheptels en plaine de Crau semble bénéfique au maintien et à la régénération de la communauté végétale steppique (Römermann et al. 2005 ; Henry 2009 ; Gonzales Pech 2010). En effet, le pâturage améliore la dispersion, le recrutement et l'installation de nombreuses espèces (Woldu & Saleem 2000 ; Baraza & Valiente-Banuet 2008 ; Ramos et al. 2010 ; Piqueray et al. 2011). Nous avons ainsi pu démontrer qu'il favorisait l'établissement de « l'espèce dominante ou structurante » de la communauté : *Brachypodium retusum* (partie 3). D'autre part, il crée une dynamique interne au sein de la communauté végétale en créant des niches de régénération qui pourrait augmenter la disponibilité en eau et en lumière (Martin & Wilsey 2006). De plus, de nombreuses espèces répondent à cette perturbation par une variation d'un ou plusieurs de leurs traits morphologiques. Notamment, elle stimule la reproduction clonale de nombreuses poacées et la couverture de nombreuses espèces pérennes (Hoshino et al. 2009).

La présence des brebis peut aussi limiter la régénération de la communauté végétale. En effet, l'écosystème est pâturé (voir même surpâturé) au printemps, lorsque la plupart des espèces végétales sont en floraison ce qui réduit la disponibilité des graines (Animut & Goetsch 2008).

Comme nous l'avons vu dans la partie 4, il ne faut pas oublier que le pâturage, simulé en condition *ex situ*, engendre des variations dans les interactions biotiques. Il peut augmenter le pouvoir compétiteur de *Brachypodium retusum* en stimulant sa production de thalles, tout comme pour de nombreuses espèces herbacées dominantes, le diminuer en réduisant sa hauteur, sa biomasse ou sa couverture (Kooijman & Smit 2001 ; Jacobs & Naiman 2008 ; Niemelä et al. 2008). Il serait donc intéressant maintenant d'étudier ce type de variations plus finement, notamment en incorporant une échelle temporelle (phénologie) car ces changements de traits peuvent faire varier la disponibilité des ressources, en particulier pour la lumière.

La dynamique de la communauté herbacée steppique n'est donc pas un phénomène aléatoire ...

L'étude des interactions végétales permet de mieux comprendre comment *B. retusum* a pris place dans la communauté steppique et comment il interagit avec les autres espèces. Cette espèce tolérante au stress est moins compétitive lorsque les ressources trophiques sont importantes (sol de friche, Partie 4) et lorsque la communauté est dominée par les rudérales et les compétitrices (Parties 1, 2 & 3). Ce sol de friche pourrait très bien s'apparenter à un sol de début de succession où la communauté ne présente pas d'*equilibrium*. Le pâturage va ensuite, sur le long terme, modifier les ressources trophiques en prélevant la biomasse végétale (en particuliers les espèces annuelles) et ainsi diminuer les concentrations d'éléments nutritifs dans le sol (Shan et al. 2011). Ces différentes actions du pâturage vont initier un état stable, où l'installation de *B. retusum* va être favorisée. Par son expansion clonale stimulée par le pâturage, cette espèce, à terme, dominera la communauté végétale et caractérisera la communauté végétale mature. Ainsi, le Mérinos d'Arles, espèce anthropozoogène composant les cheptels de Crau semble faciliter l'installation de *B. retusum* et être à l'origine de cet état d'*equilibrium* steppique. Il existe donc bien une dynamique de succession au sein de cette communauté herbacée steppique où la composition et la structure évolue au cours du temps grâce à la présence d'une perturbation récurrente (Partie 1).

Synthèse des résultats obtenus en écologie de la restauration

Deux protocoles de restauration ont été expérimentés afin d'accélérer la réinstallation de la communauté herbacée steppique. Ces deux protocoles manipulent principalement le filtre de dispersion en apportant des graines de la communauté steppique au sein de l'écosystème perturbé. L'introduction de ces différentes espèces qui spontanément ne réapparaissent pas ou se ré-établissent très lentement, permet ainsi d'accélérer les processus de colonisation d'un site perturbé (Öster et al. 2009).

Le transfert de foins est une méthode efficace pour apporter un maximum d'espèces de la végétation potentielle (Patzelt et al. 2001 ; Riley et al. 2004 ; Rasran et al. 2006 ; Donath et al. 2007 ; Edwards et al. 2007 ; Kardol et al. 2009 ; Vander Mijnsbrugge et al. 2010). Cette méthode pour la première fois testée en milieu steppique (plaine de La Crau) obtient des résultats similaires à ceux trouvés en Europe du nord. Il permet d'augmenter rapidement la richesse spécifique d'un espace qui a subi une perturbation récente en aidant l'établissement des espèces typiques de l'écosystème de référence (Coiffait-Gombault et al. 2010 ; van Looy 2011). De plus, les résultats obtenus montrent que ce dispositif permet de limiter l'installation et donc la compétition des espèces rudérales durant les premières phases de la succession (Kiehl & Wagner 2006) qui constitue l'un des obstacles à la restauration de nombreux écosystèmes (Walker et al. 2004). Cette technique peut également être utilisée sur un site perturbé dans le passé en utilisant conjointement un griffage ou un labour en surface du sol afin de créer des microsites et ainsi favoriser l'établissement des graines contenues dans les foins (Bischoff et al. 2009).

Sur un écosystème soumis à des vents forts et fréquents, il est préférable d'ajouter un dispositif limitant la perte de foins pendant quelques mois, le temps que les graines apportées par les foins s'établissent. Dans cette étude expérimentale (partie 2) nous avons ainsi utilisé un dispositif combinant paillage et grillage. Il serait néanmoins plus recommandé économiquement et techniquement d'utiliser sur de plus grandes surfaces un dispositif ayant les mêmes propriétés mais plus facile à installer comme de la toile de jute ou de coco (Hanke

et al. 2011) ou d'augmenter l'adhérence des graines au sol par le passage d'un rouleau identique à celui qui a été utilisé pour faire adhérer les semences des espèces structurantes.

Le semis d'espèces structurantes sur un labour est une méthode efficace pour réinstaller des espèces typiques de la communauté de référence après une perturbation (partie 3). Cette méthode permet ainsi de ré-établir des espèces qui ne se réinstallent pas spontanément et/ou avec d'autres méthodes de restauration. De plus, le semis d'espèces structurantes, comme pour l'épandage de foin, permet de limiter l'installation des espèces rudérales (facilitation indirecte). Cette méthode, conjuguée au labour en surface, favorise ainsi le recrutement et l'établissement des espèces provenant de l'écosystème de référence (Roscher et al. 2009).

L'un des résultats majeurs de cette expérience est la réintroduction de *Brachypodium retusum*, espèce dominante de la communauté steppique, qui semble être une espèce structurante pour la restauration de cet écosystème (Caturla et al. 2000) et qui n'avait pu être réintroduite avec le transfert de foin. De la même manière ce protocole a permis de réintroduire *Thymus vulgaris* qui même s'il réapparaît par restauration par transfert de foin, il y reste cependant sous représenté.

L'utilisation d'espèces indigènes capables de piéger l'azote atmosphérique semble également adaptée pour améliorer les sols appauvris (Bradshaw 1997 ; Peratoner et al. 2007). Néanmoins l'étude que nous avons menée serait à compléter en évaluant l'efficacité réelle de *Trifolium subterraneum* dans l'amélioration de la qualité du sol de friche qui se différencie de la steppe de référence par une concentration d'azote plus faible. La fixation de l'azote va permettre d'augmenter la productivité des autres espèces structurantes. Outre cette propriété, cette espèce semble appréciée par les bergers pour l'apport nutritif qu'elle fournit aux troupeaux ovins puisqu'elle conduit à des gains de poids vif et de note d'état corporel des brebis, de plus, il est possible de faire pâturer les brebis plus longtemps sur ce type de parcelles (Adama 1994). L'opération de restauration est ainsi mieux perçue et acceptée par les éleveurs.

Pour ces deux méthodes de restauration, le **pâturage ovin extensif** est une méthode de gestion qui s'accorde avec les objectifs de conservation de la communauté végétale steppique

(Buisson & Dutoit 2006 ; Stewart & Pullin 2008) puisqu'elle est en partie responsable de sa structure et de sa composition. Cette méthode de gestion permet d'augmenter la richesse spécifique et/ou de changer la composition végétale des parcelles restaurées en favorisant le recrutement des espèces steppiques. Néanmoins, elle ne semble pas suffire pour recouvrer l'écosystème de référence après une perturbation intense, même à long terme (plusieurs décennies) (Hutchings & Booth 1996 ; Römermann et al. 2005).

L'utilisation de ces différentes techniques de restauration nécessite néanmoins de lourds investissements en termes de coûts énergétiques (évaluer en bilan carbone) et financiers. L'utilisation de machines agricoles, voir même de machines adaptées aux conditions environnementales, la main d'œuvre pour mettre en place le projet, la production et/ou l'achat de semences, le suivi sur le long terme sont autant de raisons économiques mais aussi philosophiques (augmenter l'empreinte écologique pour recréer des espaces de nature) qui freine la mise en place de tels projets. De plus, les communautés qui résultent de ces techniques de restauration ne sont toujours pas identiques à la communauté de référence sur le très court terme (deux à trois ans pour nos protocoles de restauration). Ceci démontre que même si nous comprenons mieux aujourd'hui les facteurs expliquant l'organisation de cette communauté, il est cependant toujours difficile de la restaurer dans son intégralité car il n'est pas aisé de manipuler et de trouver un équilibre entre l'action de ces différents facteurs. Il est donc désormais plus que nécessaire de continuer à conserver cet écosystème et de pérenniser les systèmes de pâturage ovin traditionnel en termes de biologie de la conservation.

Perspectives

Etudes à envisager pour approfondir les connaissances sur les règles d'assemblages

Plus le nombre de paramètres responsables de l'assemblage d'une communauté végétale est important, plus il complexifie la compréhension de leur fonctionnement et leur interprétation (Wilson 2001). Cette thèse a permis d'étudier les principaux facteurs responsables de la communauté steppique mais d'importantes recherches doivent encore être menées afin d'affiner la compréhension des filtres et pouvoir par la suite découvrir une règle d'assemblage de la communauté transposable aux autres communautés steppiques méditerranéennes.

1. Les différentes étapes de la multiplication sexuée des espèces steppiques (pollinisation, production des graines)

Les pièges à pollen permettent d'étudier de manière quantitative la production de pollen des espèces (Seppäa & Hicks 2006) et ainsi contribuent à étudier la capacité de reproduction des plantes par voie sexuée. De nombreuses analyses paléo-écologiques montrent que la production du pollen varie selon le climat (Benslama et al. 2010 ; Feddi et al. 2011 ; Djamali et al. *in press*) mais peu d'études confrontent les analyses polliniques actuelles avec les données climatiques (Xu et al. 2009). Néanmoins les variations climatiques et polliniques sont susceptibles d'influencer l'assemblage de la végétation. Il serait intéressant d'étudier la production de pollen actuel et de confronter les résultats à des analyses polliniques de carottes sédimentaires pris dans un plan d'eau de la plaine de Crau afin d'expliquer l'assemblage pollinique actuel et passé en fonction du climat et de voir son rôle dans l'assemblage de la végétation. La mise en place d'une étude de ce type permettrait d'expliquer l'absence d'espèces de la steppe tel que *Brachypodium retusum* lors de sa régénération si cette espèce ne produit pas ou produit en faible quantité du pollen. Ces espèces peuvent également produire du pollen mais avoir des problèmes pour le disperser, notamment ne pas avoir de pollinisateurs qui le transportent (Sargent & Ackerly 2008). Même si des études sur la plaine se sont intéressées à l'entomofaune (Léonide 1983 ; Cerdan et al. 1986 ; Fadda et al. 2007a ; Fadda et al. 2007b ; Fadda et al. 2008 ; Alignan 2010) aucune ne s'est focalisée sur les relations entre les espèces pollinisatrices et les plantes steppiques.

Au-delà de la pollinisation, la faible production de graines ou l'incapacité d'en produire, due aux conditions environnementales (ex. disponibilité en eau, nutriments, pâturage) peut expliquer l'absence d'une espèce dans une communauté végétale (Viard-Crétat et al. 2011).

2. La dispersion des graines et leur viabilité dans le sol

Les traits de dispersion ont été peu étudiés dans l'assemblage des communautés végétales, pourtant ils permettent d'améliorer la compréhension de sa composition (Weiher & Keddy 2001 ; Lavorel & Garnier 2002). Ainsi, il est primordial d'élargir les recherches sur le filtre de dispersion sur le plan spatial (distance et vecteur de propagation des diaspores) comme temporel (banque de graines) (Cristofoli & Mahy 2010). Ces recherches peuvent se focaliser sur les processus responsables de la dissémination des espèces : zoochorie, anémochorie, barochorie. Les brebis présentes sur la plaine de Crau sont susceptibles de disperser les graines par épizoochorie et endozoochorie (Fischer et al. 1996 ; Olson et al. 1997 ; Buisson et al. 2006 ; Manzano & Malo 2006). Ainsi, il serait intéressant d'effectuer une récolte et une identification des graines présentes dans les fèces et sur les toisons ovines (avant leur départ aux estives (mois de juin), car bien que la majorité des espèces steppiques se disséminent en juillet, d'autres espèces fructifient dès le mois d'avril et sont susceptibles d'utiliser ce vecteur de dispersion.

D'autres techniques d'études seraient envisageables pour ce type de recherches telles que l'étude du transport des graines ou encore l'observation des contenus des terriers de fourmis.

L'absence de certaines espèces steppiques sur les espaces perturbés semble être le résultat d'un temps de résidence minimale dans la banque de graines. Il serait néanmoins possible que ces graines ne puissent pas s'établir ou s'établissent difficilement dans le sol ce qui expliquerait leur absence dans la banque de graines (Wagner et al. 2006). Les contraintes du milieu tel que le vent, la sécheresse, le pâturage seraient en effet des facteurs qui pourraient expliquer que certaines espèces n'aient pas le temps d'intégrer la banque de graines. Ce type de filtre pourrait être analysé par une étude plus fine du devenir de la graine après dispersion et de la banque de graines. Outre la méthode classique d'étude de la banque de graines, il serait peut être envisageable de suivre la dispersion d'une sélection d'espèces jusqu'à la banque de graines en adaptant par exemple une technique de suivi de la dispersion des pollens par peinture phosphorescente (Waser & Price 1982 ; Campagne et al. 2009).

3. La disponibilité des graines et les propriétés physico-chimiques du sol

Même si l'étude de l'assemblage de la communauté effectuée sur les canalisations n'a pas révélé que les propriétés physico-chimiques du sol empêchaient l'installation des espèces steppiques puisqu'elles germent de façon significative quand elles sont apportées sous forme de foin (partie 2) ou sous la forme de semences (partie 3 avec *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*, *Trifolium subterraneum*, *Asphodelus ayardii*, *Evax pygmaea*, *Linum strictum*, *Taeniatherum caput-medusae*), ce filtre pourrait néanmoins agir sur la viabilité des graines (Baskin & Baskin 2001 ; Renison et al. 2004). Ces paramètres peuvent ainsi engendrer des changements dans la densité de certaines espèces végétales et donc influencer la structure de la communauté. Il serait donc intéressant d'étudier à l'avenir l'impact des variations des principales caractéristiques physico-chimiques des sols perturbés (matière organique, N, C, P, K) sur la viabilité des graines d'espèces steppiques.

4. Les filtres biotiques

Les principaux filtres biotiques à étudier dans cette communauté steppique sont la compétition, la facilitation et le mutualisme. Afin d'établir plus aisément des règles d'assemblages et de pouvoir les généraliser, il serait approprié de travailler sur les traits fonctionnels des espèces végétales étudiées (Alard & Poudevigne 2002 ; Drobnik et al. 2011).

La compétition par les fortes densités d'espèces rudérales

Les espèces rudérales semblent constituer l'un des principaux filtres responsable de la faible résilience de la communauté de référence. Néanmoins, nous n'avons pas mesuré leurs incidences réelles sur le développement des espèces steppiques. Une expérience *ex-situ* semblable à celle que nous avons menée avec *Brachypodium retusum* a été conduite afin de quantifier leur pouvoir compétitif en prenant pour modèle *Diploaxis tenuifolia*. Le traitement de ces résultats constitue une prochaine étape de ces travaux.

Nos études ont démontré qu'après une perturbation (cultures et mise en place de canalisation) les espèces rudérales s'installaient en forte densité et devenaient très compétitives, mais on ignore leur temps de résidence, d'où l'importance d'effectuer un suivi sur le long terme. Les deux protocoles de restauration ont été mis en place durant les premières phases de succession. Les espèces de rudérales et les espèces semées ont ainsi eu la même chance de coloniser la niche habitat. Ainsi, on ignore la réussite de ces protocoles sur des parcelles

perturbées plus anciennement et présentant un milieu saturé en espèces rudérales. Afin de répondre à ces questionnements, il serait envisageable de tester un protocole de restauration sur plusieurs parcelles de perturbation identique mais d'âge différent. Ce type d'étude permettrait de voir l'impact de ces espèces rudérales sur l'assemblage de la communauté à différentes phases de succession et de savoir le moment le plus propice pour la mise en place d'opérations de restaurations.

La facilitation indirecte

Les résultats de nos expérimentations montrent qu'il existe des phénomènes de facilitation indirecte au sein de la communauté steppique, mais aucune n'a réellement permis de mesurer comment elle intervenait sur les différentes étapes de développement (germination, établissement) et de croissance des individus. Il serait notamment intéressant d'étudier comment *Brachypodium retusum* et *Thymus vulgaris* participent au recrutement, à l'installation et au maintien des espèces de la steppe. Il semblerait que ces deux espèces constituent des microsites favorables à l'établissement des espèces steppiques en les protégeant du pâturage ovin, en créant des conditions environnementales qui leurs sont bénéfiques ou en capturant les graines (Elhers & Thompson 2004) mais aussi en diminuant la compétition avec les espèces rudérales. Il est donc nécessaire d'étayer dorénavant ces hypothèses par des mesures physiques sur le terrain (e.g. compaction du sol, hygrométrie, ensoleillement, ...) et par la mise en place d'un protocole permettant de suivre et comparer le recrutement des espèces steppiques aux pieds de ces espèces.

Nous avons pu mesurer également que le pâturage est en partie responsable de la structure et de la composition de la communauté. De plus fines observations ont aussi montré qu'il semble avoir un effet sur la reproduction clonale de *Brachypodium retusum* en stimulant sa production de thalles et qu'il est responsable de son polymorphisme (Gonzales Pech 2010) en réduisant sa hauteur et sa couverture. Il serait donc intéressant d'étudier plus finement les variations morphologiques de *Brachypodium retusum* en fonction des périodes de pâturage car ces changements de traits peuvent faire varier la disponibilité des ressources, en particulier pour la lumière et permettre ainsi la création de niches de régénération. Ce type de recherche pourrait ainsi permettre la réalisation d'un bilan des conséquences indirectes de l'abroustissement. La présence des troupeaux ovins induit également un phénomène de piétinement et un apport de composés azotés par les fèces pouvant amener des changements

des conditions environnementales influençant la communauté. Cette activité peut être considérée comme néfaste pour la communauté végétale en détruisant notamment les jeunes plants ou en changeant la porosité et le drainage des sols. Néanmoins des auteurs ont démontré son impact positif, notamment elle participe à l'enfouissement des graines ou permet de rétablir le rapport C/N (Eldridge 1998 ; Miller et al. 1999 ; Torre et al. 2007 ; Maharning et al. 2009).

Les interactions végétales et animales

De précédentes études ont démontré l'importance des communautés myrmécochores dans la dispersion des espèces steppiques (Cerdan et al. 1986 ; Cerdan 1989). Un protocole de restauration écologique alliant recherche expérimentale et appliquée, a été mis en place en automne 2010 visant à manipuler le filtre de dispersion en utilisant cette faune locale (Bulot 2011). La manipulation d'espèces ingénieures a pour but une réduction des coûts de restauration. L'implantation de cette espèce sur les sites à restaurer est un succès. L'étude doit se poursuivre afin d'approfondir les connaissances sur les processus de dispersion.

Perspectives en écologie de la restauration

Les deux méthodes de restauration utilisées dans cette thèse se révèlent complémentaires (Coiffait-Gombault et al. *in press*). Le transfert de foin permet la réintroduction d'un large panel d'espèces, majoritairement annuelles et le semis d'espèces structurantes permet de réintroduire des espèces pérennes dominantes ou des espèces clés (fixatrices d'azote atmosphérique). En guise de perspectives, il serait donc intéressant de combiner ces deux techniques sur un même site en intégrant une gestion par le pâturage ovin. Puisque pour chacune de ces expérimentations il agit favorablement dans le recrutement des espèces végétales steppiques et de plus il est responsable de la structuration de cette communauté.

Dans un système qui n'est pas stable, il est important d'inclure une variable temporelle lorsqu'on teste un nouveau protocole car elle peut influencer son succès. Ainsi, il faudrait envisager de tester le transfert de foin sur semis d'espèces structurantes à différents pas de temps (1 an, 2 ans, trois ans, cinq ans,...) afin de connaître quel est le moment le plus approprié pour effectuer l'épandage. Les résultats de nos recherches ont démontré qu'une friche récemment perturbée ne présentait pas la même composition floristique qu'une friche abandonnée depuis deux ans. Cette différence de communauté pourrait influencer la réussite de la restauration. On pourrait donc tester cette combinaison de méthodes de restauration sur des friches d'âges différents.

L'une des expérimentations de cette thèse (partie 3) a mis en évidence que la manipulation (semis) et le suivi de l'établissement d'espèces cibles est un moyen pour observer rapidement l'effet d'un protocole de restauration sur les espèces steppiques. Néanmoins, aucun indice ne présage de la restauration intégrale de l'écosystème, même sur le long terme. En attendant de trouver des bio-indicateurs faciles à utiliser et évaluant la réussite des opérations de restauration, la meilleure solution reste à continuer de suivre l'évolution de ces différentes communautés restaurées en poursuivant les relevés floristique sur une échelle de temps nettement supérieure à celle d'une thèse (Coiffait-Gombault et al. 2011b).

Bibliographie

- Ackermann O., Maeira A.M., Bruins H.J. 2004. Unique human-made catenary changes and their effect on soil and vegetation in the semi-arid Mediterranean zone: a case study on *Sarcopoterium spinosum* distribution near Tell es-Sâfi/Gath, Israel. *Catena* 57 : 309-330.
- Adama T. 1994. Evaluation de différentes végétations pastorales et fourragères utilisées par des ovins dans une région steppique du Sud de la France: la Crau. Thèse, Université de Montpellier 2.
- Aguiar M.R. & Sala O.E. 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in Patagonian steppe. *Oikos* 70 : 26-34.
- Alard D., Chabrierie O., Dutoit T., Roche P., Langlois E. 2005. Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology* 6 : 161-173.
- Alard D. & Poudevigne I. 2002. Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation. P. 9-24. In *Application of geographic information systems and remote sensing in river studies*. Leuven R.S.E.W., Poudevigne I. , Teeuw R.M. editors. Backuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Alard D., Poudevigne I., Dutoit T., Decaëns T. 1998. Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecologica* 19 : 275-284
- Alberti C., Timsit J.F., Chevre S. 2005. Analyse de survie : le test du logrank. *Revue des Maladies Respiratoires* 22 : 5 : 829-832.
- Alhamad M.N. 2006. Ecological and species diversity of arid Mediterranean grazing land vegetation. *Journal of Arid Environments* 66 : 698-715.
- Alignan J.F. 2010. Impact de la réhabilitation et de la restauration écologique d'un verger sur les populations d'orthoptères d'une steppe méditerranéenne. Rapport Master 2, Université Aix Marseille 3, 45p.
- Al-Ramamneh E.A.M. 2009. Plant growth strategies of *Thymus vulgaris* L. in response to population density. *Industrial Crops and Products* 30 : 389-394.
- Animut G. & Goetsch A.L. 2008. Co-grazing of sheep and goats: Benefits and constraints. *Small Ruminant Research* 77 : 127-145.
- Anten N.P.R. & Hirose T. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. *Oecologica* 129 : 186-196
- Archer E.R.M. 2004. Beyond the "climate versus grazing" impasse: using remote sensing to investigate the effects of grazing system choice on vegetation cover in the eastern Karoo. *Journal of Arid Environments* 57 : 381-408.
- Armas C., Ordiales R., Pugnaire F.I. 2004. Measuring plant interactions : a new comparative index. *Ecology* 85 : 2682-2686.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1 : 8-17.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle C., Pontanier R. 1995. Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. In *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait?* édité par Pontanier R., M'Hiri A., Akrimi N., Aronson J., Le Floc'h E., John Libbey Eurotext, Paris , 11-29.

Aubertin C., Boisvert V., Vivien F.D. 1998. La construction sociale de la question de la biodiversité. *Natures, Sciences, Sociétés* 6 : 7-19.

Baeza M.J. & Vallejo V.R. 2008. Vegetation recovery after fuel management in Mediterranean shrublands. *Applied Vegetation Science* 11 : 151-158.

Bainbridge D.A. 2007. A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands. Island press, Washington.

Baize D. 2000. Guide des analyses en pédologie. INRA Editions, Paris.

Bakker E.S., Olff H. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. *Journal of Vegetation Science* 14, 465-474.

Bakker J. P. & Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *TREE* 14 : 63-68.

Baraza E. & Valiente-Banuet A. 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornscrub of Mexico. *Journal of Arid Environments* 72 : 1973-1976.

Barbaro, Corcket E., Dutoit T., Peltier J.P. 2000. Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. *Revue Canadienne de botanique* 78 : 1010-1020.

Barberà G.G., Navarro-Cano J.A., Castillo V.M. 2006. Seedling recruitment in a semi-arid steppe: The role of microsite and post-dispersal seed predation. *Journal of Arid Environments* 67 : 701-714.

Barrau J. & Peeters A. 1972. Histoire et préhistoire de la préparation des aliments d'origine végétale, les techniques d'utilisation de ces aliments chez les cueilleurs et les cultivateurs archaïques de l'Australasie. In: *Journal de la Société des océanistes* 35 : 28 : 141-152.

Baskin C.C. & Baskin J.M. 2001. Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination. Academic Press, London.

Begon M., Harper J., Townsend C.R. 1986. Ecology, Individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, London, UK.

Belyea L. R. & Lancaster J. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86 : 402-416.

Benslama M., Andrieu-Ponel V., Guiter F., Reille M., de Beaulieu J.-L., Migliore J., Djamali M. 2010. Nouvelles contributions à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation en Algérie : analyses polliniques de deux profils sédimentaires du complexe humide d'El-Kala. *Comptes Rendus Biologies* 333: 744-754.

Bertiller M.B., Marone L., Baldi R., Ares J.O. 2009. Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73 : 212-221.

Bischoff A. 2000. Dispersal and re-establishment of *Silene silaus* (L.) in floodplain grassland. *Basic and Applied Ecology* 1 : 125-131.

Bischoff A. 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation* 104 : 25-33.

Bischoff A., Warthemann G., Klotz S. 2009. Succession of floodplain grasslands following reduction in land use intensity: the importance of environmental conditions, management and dispersal. *Journal of Applied Ecology* 46 : 241-249.

Bissels S., Donath T.W., Hölzel N., Otte A. 2006. Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic and Applied Ecology* 7 : 433-442.

Blanco-García A., Sáenz-Romero C., Martorell C., Alvarado-Sosa P., Lindig-Cisneros R. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest *Ecological Engineering* 37 : 994-998.

- Blondel J. & Aronson J. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford University Press, Oxford.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.Y., Boeuf Y. 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford University Press.
- Bochet E. & Garcia Fayos P. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12 : 166-174.
- Bonanomi G., Caporaso S., Allegrezza M., 2006. Short-term effects of nitrogen enrichment, litter removal and cutting on a Mediterranean grassland. *Acta Oecologica* 30 : 419-425.
- Bond W.J. & Midgley J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16 : 45-51.
- Bonet A. 2004. Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments* 56 : 213-233.
- Bork E.W., West N.E., Walker J.W. 1998. Cover Components on Long-Term Seasonal Sheep Grazing Treatments in Three-Tip Sagebrush Steppe. *Journal of Range Management* 51 : 293-300.
- Bornkamm R. 2006. Fifty years vegetation development of a xerothermic calcareous grassland in Central Europe after heavy disturbance Flora - Morphology, Distribution, Functional. *Ecology of Plants* 201 : 249-267.
- Boschi C. & Baur B. 2007. The effect of horse, cattle and sheep grazing on the diversity and abundance of land snails in nutrient-poor calcareous grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8 : 55-65.
- Boucher D.H., James S., Keeler K.H. 1982. The ecology of mutualism. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13 : 315-347.
- 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. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 55-82.
- Bradshaw A. 1997. Restoration of mined lands-using natural processes. *Ecological Engineering* 8 : 255-269.
- Bradshaw A.D. 1987. Restoration: the acid test for ecology. In: *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research* (eds Jordan, W.R., Gilpin, M.E. & Aber, J.D.). Cambridge University Press, Cambridge, UK : 23-29.
- Briske D.D., Bestelmeyer B.T., Stringham T.K., Shaver P.L. 2008. Recommendations for Development of Resilience-Based State-and-Transition Models. *Rangeland Ecology & Management* 61 : 359-367.
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.M., Lortie C.L., Cavieres L.A., Kunstler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J.M.J., Anthelme F., Armas C., Coll L., Corcket E., Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C.L., Saccone P., Schiffers K., Seifan M., Touzard B., Michalet R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96 : 18-34.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J., Bertness M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution* 18 : 119-125.
- Buhk C., Retzer V., Beierkuhnlein C., Jentsch A. 2007. Predicting plant species richness and vegetation patterns in cultural landscapes using disturbance parameters. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 122 : 446-452.

- Buisson E. 2006. Ecological restoration of Mediterranean grasslands in Provence and California. Thèse de doctorat de l'Université Paul Cézanne, Aix-Marseille. Imprimerie Universitaire d'Avignon.
- Buisson E. 2011. Community and restoration ecology : Importance of disturbance, natural resilience & assembly rules. Thèse de HDR, Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse.
- Buisson E. & Dutoit T. 2006. Creation of the natural reserve of La Crau: Implications for the creation and management of protected areas. *Journal of Environmental Management* 80 : 318-326.
- Buisson E., Dutoit T., Rolando C. 2004. Composition et structure de la végétation aux interfaces entre friches post-culturelles et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* 30 : 71-84.
- Buisson E., Dutoit T., Torre F., Römermann C., Poschod P. 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115 : 6-14.
- Bulot A. 2011. "La fourmi *Messor barbarus* comme ingénieur de la restauration: mise au point d'un protocole expérimental d'implantation". Rapport de Master 2, Université Aix-Marseille 3, 44p.
- Bullock J.M. 1998. Community translocation in Britain: Setting objectives and measuring consequences. *Biological Conservation* 84 : 3 : 199-214.
- Burnside N.G., Smith R. F., Waite S. 2002. Habitat suitability modelling for calcareous grassland restoration on the South Downs, United Kingdom. *Journal of Environmental Management* 65 : 209-221.
- Cairns J. 2000. Setting ecological restoration goals for technical feasibility and scientific validity. *Ecological Engineering* 15 : 171-180.
- Callaway R. & Walker L. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 : 7 : 1958-1965.
- Campagne P., Affre L., Baumel A., Roche P., Tatoni T. 2009. Fine-scale response to landscape structure in *Primula vulgaris* Huds.: does hedgerow network connectedness ensure connectivity through gene flow? *Population ecology* 51 : 209-219.
- Carilla J., Aragón R., Gurvich D.E. 2011. Fire and grazing differentially affect aerial biomass and species composition in Andean grasslands. *Acta Oecologica* 37 : 337-345.
- Carneiro M., Fábão A., Martins M.C., Fábão A., Abrantes da Silva M., Hilário L., Lousã M., Madeira M. 2008. Effects of harrowing and fertilisation on understory vegetation and timber production of a *Eucalyptus globulus* Labill. plantation in Central Portugal. *Forest Ecology and Management* 255 : 591-597.
- Cary G.J., Keane R.E., Gardner R.H., Lavorel S. 2006 - Comparison of the sensitivity of landscape-fire-succession models to variation in terrain, fuel pattern, climate and weather- Landscape
- Casado M.A., de Miguel J.M., Sterling A., Peco B., Galiano E.E., Pineda E.D. 1985. Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio* 64 : 75-86.
- Castro H., Lehsten V., Lavorel S., Freitas H. 2010. Functional response traits in relation to land use change in the *Montado*. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137 : 183-191.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A. 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science* 9 : 137-142.
- Caturla R.N., Raventós J., Guàrdia 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 : 1-12.

- Cerdan P. 1989. Etude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis moissonneuses du genre *Messor* (Hymenoptera, Formicidae) en Crau. Thèse Université d'Aix-Marseille, 198 pp.
- Cerdan P., Borel L., Palluel J., Delye G. 1986. The harvester ants and the vegetation of Crau (Bouches-du-Rhone) [*Messor barbarus*, *Messor sanctus*]. *Ecologia Mediterranea* 12: 15-23.
- Chabrierie O. 2002. Analyse intégrée de la diversité des communautés végétales dans les pelouses calcicoles de la basse vallée de la Seine. Thèse, Université de Rouen.
- Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology, Springer.
- Chapin F.S., Walker L.R., Fastie C.L., Sharman L.C. 1994. Mechanisms of primary succession following deglaciation at glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64 : 149-175.
- Chapin F.S., Zavaleta E.S., Eviner V.T., Naylor R.L., Vitousek P.M., Reynolds H.L., Hooper D.U., Lavorel S., Sala O.E., Hobbie S.E., Mack M.C., Díaz S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405 : 234-242.
- Charman D.J. & Pollard A.J. 1995. Long-term vegetation recovery after vehicle track abandonment on Dartmoor, SW England, UK. *Journal of Environmental Management* 45 : 73-85.
- Chessel D., Lebreton J.D., Yoccoz N. 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances; une illustration en hydrobiologie. *Revue de la statistique appliquée* 35 : 55-71.
- Chesson P.L. & Case T.J. 1986. Overview : Nonequilibrium community theories : chance, variability, history, and coexistence. In Diamond J. & Case T., eds, "Community Ecology," Harper and Row pp. 229-239.
- Choi Y.D. 2007 Restoration Ecology to the Future: New Paradigm. *Restoration Ecology* 15 : 351-353.
- Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science* 18 : 911-920.
- Cipriotti P.A., Flombaum P., Sala O.E., Aguiar M.R. 2008. Does drought control emergence and survival of grass seedlings in semi-arid rangelands? An example with a Patagonian species. *Journal of Arid Environments* 72 : 162-174.
- Clary J., Savé R., Biel C., De Herralde F. 2004. Water relations in competitive interactions of Mediterranean grasses and shrubs. *Annals of Applied Biology* 144 : 149-155.
- Clements F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington, Washington.
- Clements F.E. & Goldsmith G.W. 1924. The phytometer method in ecology : The plant and community as instruments. Carnegie Institution of Washington, Washington, USA.
- Clewell A.F. & Aronson J. 2007. Ecological restoration: principles, values, and structure of an emerging profession. Island press, Washington, 217p.
- Clewell A.F. & Aronson J. 2010. La restauration écologique. Actes Sud, Arles, 340p.
- Clewell A., Rieger J., Munro J. 2005. Guidelines for developing and managing ecological restoration projects, 2nd Edition. www.ser.org and Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Coffin D. P. & Lauenroth W.K. 1994. Successional dynamics of a semiarid grassland: effects of soil texture and disturbance size. *Vegetatio* 110 : 67-82.
- Coffin D. P., Lauenroth W.K., Burke I.C. 1996. Recovery of vegetation in a semiarid grassland 53 years after disturbance. *Ecological Applications* 6 : 5 : 38-555.
- Coiffait C., Buisson E., Dutoit T. 2008. Restauration écologique en plaine de Crau. Adaptation de la méthode du transfert de foin in *Actualité de la recherche en écologie des communautés végétales*. TEC&DOC, Paris, 113-119. (**Annexe 3**)

- Coiffait-Gombault C., Buisson E., Dutoit T. 2010. Restaurer la végétation steppique par aspiration et transfert de foin : une technique qui promet. *Revue Espaces Naturels* 29 : 27. (**Annexe 4**)
- Coiffait-Gombault C., Buisson E., Dutoit T. 2011a. Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction. *Restoration Ecology* 19 : 214-222. (**Annexe 2**)
- Coiffait-Gombault C., Fadda S., Mroczko C., Braud Y., Viglione J., Buisson E., Dutoit T. 2011b. Entre expérimentations scientifiques et veille écologique : comment évaluer des mesures d'atténuations proposées par une étude d'impacts ? Le cas de canalisations enterrées dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France). *Sciences Eaux et territoires* 5 : 54-57. (**Annexe 6**)
- Coiffait-Gombault C., Buisson E., Dutoit T. *in press*. Hay transfer and sowing structuring species: two complementary ecological engineering techniques to restore dry grassland communities. *Procedia Environmental Sciences*. (**Annexe 5**)
- Collins S.L. 1990. Patterns of community structure during succession in tallgrass prairie. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117 : 397-408.
- Colomb E. & Roux R.M. 1978. La Crau, données nouvelles et interprétations. *Géologie méditerranéenne* 5 : 303-324.
- Connell J.H. & Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Connor E.F. & Simberloff D. 1983. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos* 41:455-465.
- Conrad M. K. & Tischew S. 2011. Grassland restoration in practice: Do we achieve the targets? A case study from Saxony-Anhalt/Germany. *Ecological Engineering* 37 : 1149-1157.
- Cook W.M., Yao J., Foster B.L., Holt R.D. 2005 - Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology* 86 : 1267-1279
- Cortina J., Maestre F.T., Vallejo R., Baeza M. J., Valdecantos A., Pérez-Devesa M. 2006. Ecosystem structure, function, and restoration success: Are they related? *Journal for Nature Conservation* 14 : 152-160.
- Costanza R., Fisher B., Mulder K., Liu S., Christopher T. 2007. Biodiversity and ecosystem services: A multi-scale empirical study of the relationship between species richness and net primary production. *Ecological Economics* 61 : 478-491.
- Coulson S.J., Bullock J.M., Stevenson M.J., Pywell R.F. 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38 : 204-216.
- Cramer V.A., Hobbs R.J., Standish R.J. 2008. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Ecology & Evolution* 23 : 104-112.
- Cremene C., Groza G., Rakosy L., Schileiko A.A., Baur A., Erhardt A., Baur B. 2005. Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 19 : 1606-1618.
- Cristofoli S. & Mahy G. 2010. Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 14 : 203-211.
- Critchley C.N.R., Fowbert J.A. 2000. Development of vegetation on set-aside land for up to nine years from a national perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 79 : 159-174.
- Critchley C.N.R., Fowbert J.A., Sherwoodb A.J., Pywell R.F. 2006. Vegetation development of sowed grass margins in arable fields under a countrywide agri-environment scheme. *Biological Conservation* 132 : 1-11.

- D**abney S.M., Delgado J.A., Reeves D.W. 2001. Using winter cover crops to improve soil and water quality. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32 : 1221-1250.
- Debussche M., Escarré J., Lepart J. Houssard C., Lavorel S. 1996. Changes in Mediterranean plant succession : old fiels revisited. *Journal of vegetation science* 7 : 519-526.
- DeFalco L.A., Esque T.C., Kane J.M., Nicklas M.B. 2009. Seed banks in a degraded desert shrubland: Influence of soil surface condition and harvester ant activity on seed abundance. *Journal of Arid Environments* 73 : 885-893.
- Den Hollander N.G., Bastiaans L., Kropff M.J. 2007. Clover as a cover crop for weed suppression in an intercropping design: I. Characteristics of several clover species. *European Journal of Agronomy* 26 : 92-103.
- Devaux J.P., Archiloque A., Borel L., Bourrelly M., Louis-Palluel J. 1983. Notice de la carte phytocéologique de La Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Ecologie méditerranéenne* X : 5-54.
- Dhillion S.S. 1995. Reconstitution de l'hétérogénéité environnementale par les techniques de restauration: interactions des espèces, caractéristiques du micro-site et pertinence avec la diversité des espèces. Dans *l'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?*, R. Pontanier et al. Editions John Libbey Eurotext 1995, 455 p.
- Díaz S., Cabido M., Casanoves F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9 : 1 : 113-122.
- Didham R.K. & Watts C.H. 2005. Are systems with strong underlying abiotic regimes more likely to exhibit alternative stable states? *Oikos* 110: 409-416.
- Dislich C., Johst K., Huth A. 2010. What enables coexistence in plant communities? Weak versus strong species traits and the role of local processes. *Ecological Modelling* 221 : 2227-2236.
- Djamali M., Biglari F., Abdi K., Andrieu-Ponel V., de Beaulieu J.L., Mashkour M., Ponel P. *in press*. Pollen analysis of coprolites from a late Pleistocene–Holocene cave deposit (Wezmeh Cave, west Iran): insights into the late Pleistocene and late Holocene vegetation and flora of the central Zagros Mountains. *Journal of Archaeological Science*.
- Dobarro I., Valladares F., Peco B. 2009. Light quality and not quantity segregates germination of grazing increasers from decreasers in Mediterranean grasslands. *Acta Oecologica* 36 : 74-76.
- Donath T.W., Bissels S., Hölzel N., Otte A. 2007. Large scale application of diaspore transfer with plant material in restoration practice – Impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation* 138 : 224-234.
- Dormann C.F. & Brooker R.W. 2002. Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica* 23 : 297-301.
- Drake J.A., Zimmermann C.R., Purucker T., Rojo C. 2004. On the nature of the assembly trajectory in Ecological Assembly: Advances, Perspectives, Retreats. Ed. E. Weiher and P. Keddy, 233-250. Cambridge: Cambridge University Press.
- Dray S. & Chessel D. 2009. L'ordination des tableaux écologiques. Fiche TD avec le logiciel R : ter2 : 25p.
- Dreber N., Oldeland J., van Rooyen G.M.W. 2011. Species, functional groups and community structure in seed banks of the arid Nama Karoo: Grazing impacts and implications for rangeland restoration . *Agriculture, Ecosystems & Environment* 141 : 399-409.
- Drezner T.D. 2006. Plant facilitation in extreme environments: The non-random distribution of saguaro cacti (*Carnegiea gigantea*) under their nurse associates and the relationship to nurse architecture. *Journal of Arid Environments* 65 : 46-61.

- Drobnik J., Römermann C., Bernhardt-Römermann M., Poschlod P. 2011. Adaptation of plant functional group composition to management changes in calcareous grassland . Agriculture, Ecosystems & Environment *In Press*.
- Duchaufour P. 1988. Pédologie. Masson, Paris. 224p.
- Dunne B.M. & Quinn M.S. 2009. Effectiveness of above-ground pipeline mitigation for moose (*Alces alces*) and other large mammals. Biological Conservation 142 : 332-343.
- Dupré C. & Diekmann M. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. Echography 24 : 275-286.
- Dutoit T. & Alard D. 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. Biodiversity and Conservation 4 : 939-950.
- Dutoit T. & Alard D. 1996. The use of functional groups to predict the impact of different management regimes on the vegetation of chalk grasslands. Pages 111–137 in Dutoit T. editor. Dynamique et gestion des pelouses calcaires de Haute-Normandie. Université de Rouen.
- Dutoit T., Buisson E., Fadda S., Henry F., Coiffait-Gombault C., Jaunatre J. 2011. Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne : impact des changements d'usages et restauration écologique. Sécheresse 22 : 75-85. (**Annexe 1**)
- Dutoit T., Forey E., Römermann C., Buisson E., Fadda S., Saatkamp A., Gaignard P., Trivelly E. 2005. Rémanence des utilisations anciennes et gestion conservatoire des pelouses calcicoles en France. Biotechnol. Agron. Soc. Environ 9 : 125-132.
- Dutoit T., Gerbau E., Ourcival J.-M., Roux M., Alard D. 2001. Recherche prospective sur la dualité entre caractéristiques morphologiques et capacités de compétition des végétaux : le cas des espèces adventices et du blé. C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la vie. Life Sciences 324 : 261-272.
- Dutoit T., Buisson E., Roche P., Alard D. 2003. Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France) : new implications for their conservation management. Biological Conservation 115 : 1-19.

- E**ckstein R.L. & Donath T.W. 2005. Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. Journal of Ecology 93 : 807-816.
- Edwards A.R., Mortimer S.R., Lawson C.S., Westbury D.B., Harris S.J., Woodcock B.A., Brown V. K. 2007. Hay strewing, brush harvesting of seed and soil disturbance as tools for the enhancement of botanical diversity in grasslands. Biological conservation 134 : 372-382.
- Egan D. & Howell E.A. 2000. The Historical Ecology Handbook: A Restorationist's Guide to Reference Ecosystems. Island Press, Washington.
- Egbunike O.N., Potter A.T. 2010. Are freight pipelines a pipe dream? A critical review of the UK and European perspective. Journal of Transport Geography. doi:10.1016/j.jtrangeo.2010.05.004.
- Ehrlén J., Müenzbergova Z., Diekmann M., Eriksson O. 2006. Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment. Journal of Ecology 94 : 1224-1232.
- Eldridge D.J. 1998. Trampling of microphytic crusts on calcareous soils, and its impact on erosion under rain-impacted flow. CATENA 33 : 221-239.
- Elhers B.K. & Thompson J. 2004. Do co-occurring plant species adapt to one another ? The response of *Bromus erectus* to the presence of different *Thymus vulgaris* chemotypes. Oecologia 141 : 511-518.
- Eliason S.A. & Allen E.B. 1997. Exotic grass competition in suppressing native shrubland re-establishment. Restoration Ecology 5 : 245-255.

- Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D., Colburn E.A., Elliott K., Ford C.R., Foster D.R., Kloeppel B.D., Knoepp J.D., Lovett G.M., Mohan J., Orwig D.A., Rodenhouse N.L., Sobczak W.V., Stinson K.A., Stone J.K., Swan C.M., Thompson J., Von Holle B., Webster J.R. 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3 : 479-486.
- El-Sheikh M.A. 2005. Plant succession on abandoned fields after 25 years of shifting cultivation in Assuit, Egypt. *Journal of Arid Environments* 61 : 461-481.
- Eskelinen A. & Virtanen R. 2005. Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos* 110: 360-368.
- Espigares T., López-Pintor A., Rey Benayas J.M. 2004. Is the interaction between *Retama sphaerocarpa* and its understorey herbaceous vegetation always reciprocally positive? Competition-facilitation shift during *Retama* establishment. *Acta Oecologica* 26 : 121-128.
- F**abre B. 2006. Les avancées du Groupe Chaulage depuis sa création in ISARA Lyon : publications. G. Thévenet et L. Faedy (eds.). ISARA Lyon : 79-86.
- Fadda S., Orgeas J., Ponel P., Buisson E., Torre F., Dutoit T. 2007a. Past cultivation is a factor driving organization of dry grassland ground-active beetle communities. *Environmental Conservation* 34 : 132-139.
- Fadda S., Orgeas J., Ponel P., Henry F., Buisson E., Dutoit T. 2007b. Conséquences de l'arrêt d'un pâturage séculaire sur les communautés de Coléoptères terricoles de pelouses sèches. *Ecologia Mediterranea* 33 : 53-72.
- Fadda S., Henry F., Orgeas J., Ponel P., Buisson E., Dutoit T. 2008. Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages. *Comptes Rendus Biologies* 331 : 532-546.
- Fagan K.C., Pywell R.F., Bullock J.M., Marrs R.H. 2008. Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. *Journal of Applied Ecology* 45 : 1293-1303.
- Falk D.A., Palmer M.A., Zedler J.B. 2006. Foundations of restoration ecology. Island Press.
- Falster D.S. & Westoby M. 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution* 18 : 337-343.
- Fan W., Cui W., Li X., Chen S., Liu G., Shen S. 2011. Proteomics analysis of rice seedling responses to ovine saliva. *Journal of Plant Physiology* 168 : 500-509.
- Farris E., Filigheddu R., Deiana P., Farris G.A., Garau G. 2010. Short-term effects on sheep pastureland due to grazing abandonment in a Western Mediterranean island ecosystem: A multidisciplinary approach. *Journal for Nature Conservation* 18 : 258-276.
- Faust C., Süß K., Storm C., Schwabe A. 2011. Threatened inland sand vegetation in the temperate zone under different types of abiotic and biotic disturbances during a ten-year period. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206 : 611-621.
- Fayolle A. 2005. Effet filter de la végétation en place sur le recrutement de quatre espèces cibles : *B. madritensis*, *C. foetida*, *D. carota* et *G. rotundifolium*. DEA. Université de Montpellier II.
- Feddi N., Fauquette S., Suc J.-P. 2011. Histoire plio-pléistocène des écosystèmes végétaux de Méditerranée sud-occidentale : apport de l'analyse pollinique de deux sondages en mer d'Alboran. *Geobios* 44: 57-69.
- Fernández-Lugo S., de Nascimento L., Mellado M., Bermejo L.A., Arévalo J.R. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132 : 276-282.

- Filotas E., Grant M., Parrott L., Rikvold P.A. 2010. Positive interactions and the emergence of community structure in metacommunities. *Journal of Theoretical Biology* 266 : 3: 419-429.
- Fischer S.F., Poschlod P., Beinlich B. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *Journal of Applied Ecology* 33:1206-1222.
- Folke C., Carpenter S., Walker B., Scheffer M., Elmqvist T., Gunderson L., Holling C.S. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35 : 557-581.
- Forey E. 2007. Importance de la perturbation, du stress et des interactions biotiques sur la diversité végétale des dunes littorales d'Aquitaine. Thèse, Université Bordeaux 1.
- Forey E., Touzard B., Michalet B. 2010. Does disturbance drive the collapse of biotic interactions at the severe end of a diversity–biomass gradient? *Plant Ecology* 206 : 287-295.
- Foster E.L. 2001. Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecology Letters* 530-535.
- Foster B.L. & Tilman D. 2003. Seed Limitation and the Regulation of Community Structure in Oak Savanna Grassland. *Journal of Ecology* 91 : 999-1007.
- Funk J.L., Cleland E.E., Suding K.N., Zavaleta E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23 : 695-703.
- G**aignard P. 2003. Changement d'usage agricole et dynamique spatio-temporelle de la steppe de Crau (13) depuis 1955, secteurs de la ZPS (Zone de Protection Spéciale). Rapport de D.E.A., Université Aix-Marseille III.
- García D. & Zamora R. 2003. Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science* 14 : 921-926.
- García-Palacios G., Soliveres S., Maestre F.T., Escudero A., Castillo-Monroy A.P., Valladares F. 2010. Dominant plant species modulate responses to hydroseeding, irrigation and fertilization during the restoration of semiarid motorway slopes. *Ecological Engineering* 36 : 1290-1298.
- Gasque M. & García-Fayos P. 2004. Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 189 : 251-261.
- Gaudet C.A. & Keddy P.A. 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334 : 6179 : 242-243.
- Gaudet C.A. & Keddy P.A. 1995. Competitive performance and species distribution in shoreline plant communities: a comparative approach. *Ecology* 76 : 280-291.
- George M.R., Brown J.R., Clawson W.J. 1992. Application of nonequilibrium ecology to management of Mediterranean grasslands. *Journal of Range Management* 45 : 435-440.
- Gibson C.W.D. & Brown V.K. 1992. Grazing and vegetation change: deflected or modified succession? *Journal of Applied Ecology* 29 : 120-131.
- Gibson D.J. 2009. Grasses and grassland ecology. Oxford University Press, New York.
- Girel J. & Manneville O. 1998. Present species richness of plant communities in alpine stream corridors in relation to historical river management. *Biological Conservation* 85 : 21-33.
- Gleason H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull Torrey Bot Club* 53 : 7-26.
- Gleason S.K. & Tilman D. 1992. Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *The American Naturalist* 139 : 315-336.

- Glenn-Lewin D. & van der Maarel E. 1992: Patterns and processes of vegetation dynamics. In *Plant Succession. Theory and prediction*. Ed.D Glenn-Lewin, R.K Pret and Th. Veslen. Chapman & Hall.
- Godelier M. 1978. Reproduction des écosystèmes et transformation des systèmes sociaux. In: *Économie rurale*. N°124. Ecologie et société - Première partie : 10-15.
- Goldberg D. 1990. Components of resource competition in plant communities. In *Perspectives on plant competition*. Ed. Grace J.B. & Tilman D. Academic Press : 27-49.
- Gonzalez Pech P.G. 2010. Évaluation de la fonctionnalité des diverses structures végétales de la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône) en tant que ressource alimentaire pour des troupeaux ovins conduits par des bergers. Thèse AgroParisTech, 208 p.
- Gonzalez-Polo M. & Austin A.T. 2009. Spatial heterogeneity provides organic matter refuges for soil microbial activity in the Patagonian steppe, Argentina. *Soil Biology and Biochemistry* 41 : 1348-1351.
- Gotelli N.J. & McCabe D.J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of JM Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83 : 2091-2096.
- Graf M. D. & Rochefort L. 2008. Techniques for restoring fen vegetation on cut-away peatlands in North America. *Applied Vegetation Science* 11 : 521-528.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.* 111 : 1169-1194.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley, Chichester, England.
- Grime J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86 : 902-910.
- Grime J.P., Mackey J.M.L., Hillier S.H., Read D.J. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328 : 420-422.
- Gross N., Liancourt P., Choler P., Suding K.N., Lavorel S. 2010. Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12 : 9-19.
- Gross K.L., Mittelbach G.G., Reynolds H.L. 2005. Grassland Invasibility and Diversity: Responses to Nutrients, Seed Input, and Disturbance. *Ecology* 86:476-486.
- Groves R.H. & Di Castri F. 1991. *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge University Press.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Revue* 52: 107-145.
- Gunderson L.H. 2000. Ecological resilience-in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31 : 425-439.
- H**anke W., Gröngröft A., Jürgens N., Schmiedel U. 2011. Rehabilitation of arid rangelands: Intensifying water pulses from low-intensity winter rainfall. *Journal of Arid Environments* 75 : 185-193.
- Harper J.L. 1987. The heuristic value of ecological restoration. In *Restoration ecology: a synthetic approach to ecological research* edited by Jordan W.R., Gilpin M.E., Aber J.D. p. 35.
- Harper K.A. & Kershaw G.P. 1997. Soil characteristics of 48-year-old borrow pits and vehicle tracks in shrub tundra along the CANOL No 1 pipeline corridor, Northwest Territories, Canada. *Arctic and Alpine Research* 29 : 105-111.
- Hayes G.F. & Holl K.D. 2003. Site-specific responses of native and exotic species to disturbances in a mesic grassland community. *Applied Vegetation Science* 6 : 235-244.

- Hellström K., Huhta A.P., Rautio P., Tuomi J. 2009. Seed introduction and gap creation facilitate restoration of meadow species richness. *Journal for Nature Conservation* 17 : 236-244.
- Hellström K., Huhta A.P., Rautio P., Tuomi J., Oksanen J., Laine K. 2003. Use of sheep grazing in the restoration of semi-natural meadows in northern Finland. *Applied Vegetation Science* 6 : 45-52.
- Henry F. 2005. Succession secondaire post-pastorale dans un écosystème herbacé steppique : le cas de la plaine de la Crau. Mémoire de Master 2 de l'Université Paul Cézanne, Aix-Marseille.
- Henry F. 2009. Origine et dynamique à long terme d'un écosystème herbacé pseudo steppique, le cas de la plaine de La Crau (Bouches du Rhône, France). Thèse, Université Paul Cézanne Faculté des Sciences et Techniques 227p.
- Henry F., Talon B., Dutoit T. 2010. The age and the history of the French Mediterranean steppe revisited by soil wood charcoal analysis. *The Holocene* 20 : 25-34.
- Herben T., Krahulec F., Hadincova V., Kovarova M. 1993. Small-scale spatial dynamics of plant species in a grassland community over six years, *Journal of Vegetation Science* 4 : 171-178.
- Herrick J.E., Schuman G.E., Rango A. 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal for Nature Conservation*. 14 : 161-171.
- Heywood V.H. & Dulloo M.E. 2005. In situ conservation of wild plant species: a critical global review of best practices. IPGRI Technical Bulletin 11. IPGRI, Rome, Italy.
- Hillier S.H., Walton D.W.H., Wells D.A. 1990. *Calcareous grassland: ecology and management*. Bluntisham Books, Huntingdon.
- Hilty J.A., Lidicker W.Z., Merenlender A.M. 2006. *Corridor Ecology – The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation*. Island press, London 234 pp.
- Hirst R.A., Pywell R.F., Marrs R.H., Putwain P.D. 2005. The resilience of calcareous and mesotrophic grasslands following disturbance. *J. Appl. Ecol.* 42 : 498-506.
- Hirst R.A., Pywell R.F., Marrs R.H., Putwain P.D. 2003. The resistance of a chalk grassland to disturbance. *J. Appl. Ecol.* 40 : 368-379.
- Hobbs R.J. & Huenneke L.F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation *Conservation Biology*, 6:324-337.
- 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., Norton D., Ojima D., Richardson D.M., Sanderson E.W., Valladares F., Vilà M., Zamora R., Zobel M. 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Glob. Ecol. & Biogeogr.* 15 : 1-7.
- Hodgson J.G., Montserrat-Martí G., Cerabolini B., Ceriani R.M., Maestro-Martínez M., Peco B., Wilson P.J., Thompson K., Grime J.P., Band S.R., Bogard A., Castro-Dyéz P., Charles M., Jones G., Pérez-Rontomé M.C., Caccianiga M., Alard D., Bakker J.P., Cornelissen J.H.C., Dutoit T., Grootjans A.P., Guerrero- Campo J., Gupta P.L., Hynd A., Kahmen S., Poschlod P., Romo-Dyéz A., Rorison A., Rosén E., Schreiber K.-F., Tallowin J., de Torres Espuny L., Villar- Salvador P. 2005. A functional method for classifying European grasslands for use in joint ecological and economic studies. *Basic and Applied Ecology* 6 : 119-131.
- Holdaway R.J. & Sparrow A.D. 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed–grassland successional sequence. *Journal of Ecology* 94 : 1092-1102.
- Holling C.S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics* 4 : 1-23.
- Holzäpfel C., Tielbörger K., Parag H. A., Kigel J., Sternberg M. 2006. Annual plant–shrub interactions along an aridity gradient. *Basic and Applied Ecology* 7 : 268-279.
- Hölzel N. & Otte A. 2003. Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science* 6 : 131-140.

- Hopkins W.G. & Evrard C.M. 2006. *Physiologie Végétale*. Boeck Université.
- Hoshino A., Tamura K., Fujimaki H., Asano M., Ose K., Higashi T. 2009. Effects of crop abandonment and grazing exclusion on available soil water and other soil properties in a semi-arid Mongolian grassland. *Soil & Tillage Research* 105 : 228–235.
- Howard T.G. 2001. The relationship of total and per-gram ranking in competitive effect to the natural abundance of herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 89 : 110-117.
- Hraber P.T. & Milne B. T. 1997. Community assembly in a model ecosystem. *Ecological Modelling* 103 : 267-285.
- Humphrey D.L. & Schupp E.W. 2003. Competition as a barrier to establishment of a native perennial grass (*Elymus elymoides*) in alien annual grass (*Bromus tectorum*) communities. *Journal of Arid Environments* 58 : 405-422.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113 : 81-101.
- Hutchings M.J. & Booth K.D. 1996. Studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *Journal of Applied Ecology* 33: 1182-1190.
- I** Protected areas programme parks-Grassland protected areas. Vol. 8, n° 3, Gland, Switzerland and Cambridge, http://www.unep-wcmc-apps.org/protected_areas/archive/parks/8_3.pdf#page=5.
- J**acobs S.M. & Naiman R.J. 2008. Large African herbivores decrease herbaceous plant biomass while increasing plant species richness in a semi-arid savanna toposequence. *Journal of Arid Environments* 72:891-903.
- James J.J. 2008. Leaf nitrogen productivity as a mechanism driving the success of invasive annual grasses under low and high nitrogen supply. *Journal of Arid Environments* 72 : 1775- 1784.
- Jeddi K. & Chaieb M.. 2009. Changes in soil properties and vegetation following livestock grazing exclusion in degraded arid environments of South Tunisia; *Flora* doi:10.1016/j.flora.2009.03.002.
- K**ardol P., Bezemer T.M., Van Der Putten W.H.. 2009. Soil organism and plant introductions in restoration of species-rich grassland communities. *Restoration Ecology* 17 : 258-269.
- Kardol P., Van der Wal A., Bezemer T.M., de Boer W., Duyts H., Holtkamp R., Van der Putten W.H. 2008. Restoration of species-rich grasslands on ex-arable land: Seed addition outweighs soil fertility reduction. *Biological Conservation* 141 : 2208-2217.
- Karlik P. & Poschlod P. 2009. History or abiotic filter: which is more important in determining the species composition of calcareous grasslands? *Preslia* 81 : 321-340.
- Keddy P.A. 1989. *Competition*. Chapman & Hall, London, UK.
- Keddy P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Keddy P.A. 2007. *Plants and vegetation: origins processes, consequences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kiehl K. & Pfadenhauer J. 2007. Establishment and persistence of target species in newly created calcareous grasslands on former arable fields. *Plant Ecology* 189 : 31-48.
- Kiehl K. & Wagner C. 2006. Effect of hay transfer on long term establishment of vegetation and grasshoppers on former arable fields. *Restoration Ecology* 14 : 157-166.

- Kiehl K., Kirmer A., Donath T., Rasrand L., Hölzel N. 2010. Species introduction in restoration projects. Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology* 11: 285-299.
- Kiehl K., Thormann A., Pfadenhauer J. 2006. Evaluation of initial restoration measures during the restoration of calcareous grassland on former arable fields. *Restoration Ecology* 14 : 148-156.
- Kinzig A.P., Levin S.A., Dushoff J., Pacala S. 1999. Limiting similarity, species packing, and system stability for hierarchical competition-colonization models. *The American Naturalist* 153 : 371-383.
- Kiviniemi K. 2008. Effects of fragment size and isolation on the occurrence of four short-lived plants in semi-natural grasslands. *Acta Oecologia* 33 : 56-65.
- Kleijn D., Joenje W., Le Coeur D., Marshall E.J.P. 1998. Similarities in vegetation development of newly established herbaceous strips along contrasting European field boundaries. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 68 : 13-26.
- Klimkowska A., Kotowski W., Van Diggelen R., Grootjans A.P., Dzierża P., Brzezińska K. 2010. Vegetation re-development after fen meadow restoration by topsoil removal and hay transfer. *Restoration Ecology* 18 : 924-933.
- Kohyani P., Bossuyt B., Bonte D., Hoffmann M. 2008. Grazing as a management tool in dune grasslands: Evidence of soil and scale dependence of the effect of large herbivores on plant diversity. *Biological Conservation* 141 : 1687-1694.
- Kooijman A.M. & Smit A. 2001. Grazing as a measure to reduce nutrient availability and plant productivity in acid dune grasslands and pine forests in The Netherlands. *Ecological Engineering* 17: 63-77.
- Kosmas C., Gerontidis S., Marathianou M. 2000. The effect of land use change on soils and vegetation over various lithological formations on Lesbos (Greece). *Catena* 40 : 51-68.
- Krebs C.J. 2001. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, p. 38.
- Krivtsov V., Corliss J., Bellinger E., Sigee D. 2000. Indirect regulation rule for consecutive stages of ecological succession. *Ecological Modelling* 133 : 73-82.
- Kuang J.J. & Chesson P. 2010. Interacting coexistence mechanisms in annual plant communities: Frequency-dependent predation and the storage effect. *Theoretical Population Biology* 77 : 56-70.
- L**aakso J., Kaitala V., Ranta E. 2001. How does environmental variation translate into biological processes? *Oikos* 92 : 119-122.
- Lahav I. & Steinberger Y. 2001. The contribution of stone cover to biological activity in the Negev Desert, Israel. *Land Degradation and Development* 12 : 35-43.
- Larchevêque M., Montès N., Baldy V., Dupouyet S. 2005. Vegetation dynamics after compost amendment in a Mediterranean post-fire ecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110 : 241-248.
- Laughlin D. C. & Abella S.R. 2007. Abiotic and biotic factors explain independent gradients of plant community composition in ponderosa pine forests. *Ecological modelling* 205 : 231-240.
- Lavorel S. & Garnier E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16 : 545-556.
- Lavorel S., McIntyre S., Landsberg J., Forbes T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12 : 474-478.

- Lawson C.S., Ford M.A., Mitchley J. 2004. The influence of seed addition and cutting regime on the success of grassland restoration on former arable land. *Applied Vegetation Science* 7 : 259-266.
- Lee R.G. 1992. Ecologically effective social organization as a requirement for sustaining watershed ecosystems. In *Watershed management: balancing sustainability and environmental change*. Ed. Naiman R. J. Springer 73-83.
- Legendre P. & Legendre L. 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B.V, Amsterdam.
- Leger E.A. & Espeland E.K. 2010 The shifting balance of facilitation and competition affects the outcome of intra- and interspecific interactions over the life history of California grassland annuals. *Plant Ecology* 208 : 333-345.
- Le Houerou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). *Ann.N.1: Tunis* 42 : 5 : 622p.
- Le Houérou H.N. 1995. Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sècheresse* 6 : 167-182.
- Le Houérou H.N. 2001. Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. *Biogeography of the arid steppeland north of the Sahara. Journal of Arid Environments* 48 : 103-128.
- Léonide J.C. 1983. Richesse et int'er'et du foyer acridien grégarigène et du foyer parasitogène acridiophage de la Crau. *Biologie-Ecologie Méditerranéenne* X : 145-153.
- Lepš J. & Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. University Press, Cambridge.
- Lepš J. & Štursa J. 1989. Species-area curve, life history strategies, and succession: a field test of relationships. *Vegetatio* 83 : 249-257.
- Lévêque C. 2001. *Ecologie – De l'écosystème à la biosphère*. Masson sciences Dunod, Paris 501 p.
- Levin S.A. & Muller-Landau H.C. 2000. The emergence of diversity in plant communities. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences* 323 : 129–139.
- Lewis L.J., Davenport J., Kelly T.C. 2002. A Study of the Impact of a Pipeline Construction on Estuarine Benthic Invertebrate Communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55 : 213-221.
- Liancourt P., Tielbörger K., Bangerter S., Prasse R. 2009. Components of competitiveability' in the LHS model : Implication on coexistence for twelve co-occurring Mediterranean grasses. *Basic and Applied Ecology* 10 : 707-714.
- Liebrand C.I.J.M. & Sykora K.V. 1996. Restoration of semi-natural, species-rich grasslands on river dikes after reconstruction. *Ecological Engineering* 7 : 315-326.
- Lindborg R. 2006. Recreating grasslands in Swedish rural landscapes – Effects of seed sowing and management history. *Biodiversity and Conservation* 15 : 957-969.
- Liu H., Noble J.S., Wu J., Zuniga R., 1998. Economics of coal log pipeline for transporting coal. *Transportation Research Part A: Policy and Practice* 32 : 377-391.
- Liu T., Zhang C., Yang G., Wu J., Xie G., Zeng H., Yin C., Liu T. 2009. Central composite design-based analysis of specific leaf area and related agronomic factors in cultivars of rapeseed (*Brassica napus* L.). *Field Crops Research*. 111 : 92-96.
- Lobry J.R. 2009. L'effet arc-en-ciel. Fiche TD avec le logiciel R : tdr 622.
- Lortie C. J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F. I., Callaway R. M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*. 107(2) : 433-438.
- Losvik M.H. & Austad I. 2002. Species introduction through seeds from an old, species-rich hay meadow: Effects of management. *Applied Vegetation Science* 5 : 185–194.

- M**aestre F.T. & Cortina J. 2004. Are *Pinus halepensis* plantations useful as a restoration tool in semiarid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management* 198 : 303–317.
- Maharning A.R., Mills A.A.S., Adl S. M. 2009. Soil community changes during secondary succession to naturalized grasslands. *Applied Soil Ecology* 41 : 137-147.
- Malizia A., Chacoff N.P., Grau H.R., Brown A.D. 2004. Vegetation recovery on a gas-pipeline track along an altitudinal gradient in the Argentinean Yungas forests. *Ecología Austral* 14 : 165-178.
- Malo J.E. & Peco B. 1995. Extensive cereal farming, steppes and dry-grasslands in Spain: Ecosystems on the brink. Pages 179-183. In Quézel P. editor 7ème Rencontres de l'Agence Régionale pour L'Environnement. Provence-Alpes: Côte d'Azur BIO'MES. Commission Européenne Aix-les Bains.
- Manzano P. & Malo .E. 2006. Extreme long-distance seed dispersal via sheep. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4 : 244-248.
- Marion B. 2011. Impact du pâturage sur la structure de la végétation : interactions biotiques, traits et conséquences fonctionnelles. Thèse, Université de Rennes, 235 p.
- Martin L.M. & Wilsley B.J. 2006. Assessing grassland restoration success: relative roles of seed additions and native ungulate activities. *Journal of Applied Ecology* 43 : 1098-1109.
- Martínez-Duro E., Ferrandis P. & Herranz J.M. 2009. Factors controlling the regenerative cycle of *Thymus funkii* subsp. *funkii* in a semi-arid gypsum steppe: A seed bank dynamics perspective. *Journal of Arid Environments* 73 : 252-259.
- McCook L.J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110 : 115-147.
- McCune B. 1997 Influence of noisy environmental data on canonical correspondence. *Ecology*. FindArticles.com. 15 Sep, 2011. http://findarticles.com/p/articles/mi_m2120/is_n8_v78/ai_20608538/.
- McGarigal K., Cushman S., Stafford S. 2002. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. Springer, York.
- Médail F. & Quézel P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Ann Missouri Bot Gard* 84 : 112-127.
- Médail F. & Quézel P. 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin. *Conservation Biology* 13 : 1510-1513.
- Miller D.L., Yager L., Thetford M., Schneider M. 2003. Potential use of *Uniola paniculata* rhizome fragments for dune restoration. *Restoration Ecology* 11 : 3 : 359-369.
- Miller G.R., Geddes C., Mardon D.K. 1999. Response of the alpine gentian *Gentiana nivalis* L. to protection from grazing by sheep. *Biological Conservation* 87 : 311-318.
- Milton S.J. 2003. 'Emerging ecosystems' – a washing-stone for ecologists, economists and sociologists? *South African Journal of Science* 99 : 404-406.
- Miriti M.N. 2006. Ontogenetic shift from facilitation to competition in a desert shrub. *Journal of Ecology* 94 : 973–979.
- Mitlacher K., Poschlod P., Rosén E., Bakker J.P. 2002. Restoration of wooded meadows. A comparative analysis along a chronosequence on Öland (Sweden). *Applied Vegetation Science* 5 : 63-73.
- Molinier R. & Tallon G. 1950. La végétation de La Crau (Basse-Provence). *Revue générale de Botanique* 56 : 1-111.
- Moreira F., Queiroz A.I., Aronson J. 2006. Restoration principles applied to cultural landscapes. *Journal for Nature Conservation* 14 : 217-224.

- Mouissie A.M., Apol M.E.F., Heil G.W., van Diggelen R. 2008. Creation and preservation of vegetation patterns by grazing. *Ecological Modelling* 28 : 60-72.
- Münzbergová Z. 2004. Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments *Plant Ecology* 92 : 854-867.
- Muller S., Dutoit T., Alard D., Grevilliot F. 1998. Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. *Restoration Ecology* 6 : 94-101.
- N**aeem S. 2011. Redefining nature. *Nature* 477 : 29-30.
- Naeem S., Tjossem S.F., Byers D., Bristow C., Shibin L. 1999. Plant neighborhood diversity and production. *Ecoscience* 6 : 355-365.
- Navarro T., Alados C.L., Cabezudo B. 2006. Changes in plant functional types in response to goat and sheep grazing in two semi-arid shrublands of SE Spain. *Journal of Arid Environments* 64 : 298-322.
- Navas M.-L. & Moreau-Richard J. 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species?. *Acta oecologica* 27 : 107-114.
- Niemelä M., Markkola A., Mutikainen P. 2008. Modification of competition between two grass species by a hemiparasitic plant and simulated grazing. *Basic and Applied Ecology* 9: 117-125.
- Noble I.R. & Slatyer R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. 43 : 5-21.
- Nordbakken J.-F., Rydgren K., Auestad I., Austad I. 2010. Successful creation of species-rich grassland on road verges depend on various methods for seed transfer. *Urban Forestry & Urban Greening* 9 : 43-47.
- Noy-Meir E. 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 6 : 701-710.
- O**dum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164 : 262-270.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., O'Hara R.G., Simpson G.L., Solymos P., Henry M., Stevens H., Wagner H. 2010. *Vegan: community ecology package*. R package version 1.17-0. Retrieved from: <http://CRAN.Rproject.org/>.
- Olson B.E., Wallander R.T., Kott R.W. 1997. Recovery of leafy spurge seed from sheep. *Journal of Range Management* 50 : 10-15.
- Olofsson J., Moen J., Oksanen L. 1999. On the balance positive and negative plant interactions in harsh environments. *Oikos* 86 : 539-543.
- Onaindia M., Dominguez I., Albizu I., Garbisu C., Amezcua I. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195 : 341-354.
- Öster M., Ask K., Römermann C., Tackenberg O., Eriksson O. 2009. Plant colonization of ex-arable fields from adjacent species-rich grasslands: The importance of dispersal vs. recruitment ability. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 130 : 93-99.
- Otto R., Krüsi B.O., Burga C.A., Fernández-Palacios J.M. 2006. Old-field succession along a precipitation gradient in the semi-arid coastal region of Tenerife. *Journal of Arid Environments* 65 : 156-178.
- Owen K.M. & Marrs R.H. 2000. Creation of heathland on former arable land at Minsmere, Suffolk, UK: the effects of soil acidification on the establishment of *Calluna* and ruderal species. *Biological Conservation* 93 : 9-18.

- P**acala S.W. & Rees M. 1998. Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *The American Naturalist* 152 : 729-737.
- Padilla F.M. & Pugnaire F.I. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4 : 196-202.
- Padilla F.M., Ortega R., Sánchez J., Pugnaire F.I. 2009. Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology* 1 : 640-647.
- Palmer M.A., Ambrose R.F., LeRoy Poff N. 1997. Ecological Theory and Community. *Restoration Ecology*. *Restoration Ecology* 5 : 291-300.
- Pärtel M., Kalamees R., Zobel M., Rosén E. 1998. Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: the importance of propagule availability. *Ecological engineering* 10 : 275-286.
- Patty L., Halloy S.R.P., Hiltbrunner E., Körner C. 2010. Biomass allocation in herbaceous plants under grazing impact in the high semi-arid Andes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205 : 695-703.
- Patzelt A., Wild U., Pfadenhauer J. 2001. Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology* 9 : 127-136.
- Pausas J.G. & Vallejo V.R. 1999. The role of fire in European Mediterranean Ecosystems In: Chuvieco E. (ed.) *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin*, pp.3-16. Springer-Verlag.
- Pausas J.G. , Ouadah N., Ferran A., Gimeno T., Vallejo R. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodlands, eastern Iberian Peninsula. *Plant Ecology* 169 : 205-213.
- Pausas J.G., Bladé C., Valdecantos A., Seva J.P., Fuentes D., Alloza J.A., Vilagrosa1 A., Bautista S., Cortina J., Vallejo R. 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: New perspectives for an old practice – a review. *Plant Ecology* 171b: 209-220.
- Pavon D. sous presse. *Mémento pour l'aide à la détermination de la flore vasculaire du département des Bouches-du-Rhône*. Société linnéenne de Provence, Marseille.
- Peco B., Sánchez A.M., Azcárate F.M. 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113 : 284-294.
- Peco B., dePablos I., Traba J., Levassor C. 2005. The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: The case of *dehesa* grasslands. *Basic and Applied Ecology* 6 : 175-183.
- Peco B., Oñate J.J., Requena S. 2001. Dehesa grasslands: natural values, threats and agri environmental measures in Spain. Pages 30-44. In *Recognising European Pastoral Farming Systems and Understanding their Ecology*. Pienkowski et al. editors. EFNC publication n°23. www.efncp.org.
- Peco B., Traba J., Levassor C., Sánchez A.M., Azcárate F.M. 2003. Seed size, shape and persistence in Dry Mediterranean grass and scrublands. *Seed Science Research* 13 : 87-95.
- Peltzer D.A. 2001. Plant responses to competition and soil origin across a prairie-forest boundary. *Journal of Ecology* 89 : 176-185.
- Peratoner G., Joergensen R.G., Spatz G. 2007. Growth of *Trifolium alpinum*: Effects of soil properties, symbionts and pathogens. *Ecological Engineering* 30 : 349-355.
- Peterson G., Allen C.R., Holling C.S. 1998. Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems* 1 : 6-18.

- Pickett S.T.A., Collins S.L., Armesto J.J. 1987. Models, Mechanisms and Pathways of Succession. *The Botanical Review* 53 : 335-371.
- Piqueray J., Bottin G., Delescaille L.-M., Bisteau E., Colinet G., 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 : 724-733.
- Pison G. 1986. La révolution néolithique remise en cause. *Population* 41° année 2 : 372-375.
- Platt W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs* 45 : 285-305.
- Poptcheva K., Schwartze P., Vogel A., Kleinebecker T., Hölzel N. 2009. Changes in wet meadow vegetation after 20 years of different management in a field experiment (North-West Germany). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134 : 108-114.
- Poschold P. & Biewer H. 2005. Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica* 40 : 13-34.
- Poschold P. & WallisDeVries M.F. 2002. The historical and socio-economic perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation* 104 : 361-376.
- Prach K. & Pysek P. 2001. Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* 17: 55-62.
- Prévosto B., Monnier Y., Ripert C., Fernandez C. 2011. Diversification of *Pinus halepensis* forests by sowing *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* acorns: testing the effects of different vegetation and soil treatments. *European Journal of Forest Research* 130 : 67-76.
- Puerto A., Rico M., Matias M.D., Garcia J.A. 1990. Variation in structure and diversity in Mediterranean grasslands related to trophic status and grazing intensity. *Journal of Vegetation Science* 1:445-452.
- Pugnaire F.I., Armas C., Maestres F.T. 2011. Positive plant interactions in the Iberian Southeast: Mechanisms, environmental gradients, and ecosystem function. *Journal of arid environments*, in press.
- Pugnaire F.I., Luque M.T., Armas C., Gutiérrez L. 2006. Colonization processes in semi-arid Mediterranean old-fields. *Journal of Arid Environments* 65 : 591-603.
- Putwain P.D., Gillham D.A., Holliday R.J. 1982. Restoration of Heather Moorland and Lowland Heathland, with Special Reference to Pipelines. *Environmental Conservation* 9 : 225-235.
- Pywell R.F., Meek W.R., Webb N.R., Putwain P.D., Bullock J.M. 2011. Long-term heathland restoration on former grassland: The results of a 17-year experiment. *Biological Conservation* 144 : 1602-1609.

Quinn G.P. & Keough M.J. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Press University, Cambridge.

Rainaud A. 1893. La Crau. *Annales de Géographie* 2 : 189-211.

R Development Core Team 2008. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.r-project.org>.

Rajaniemi T.K. & Allison V.J. 2009. Abiotic conditions and plant cover differentially affect microbial biomass and community composition on dune gradients. *Soil Biology & Biochemistry* 41 : 102-109.

- Ramos M.E., Robles A.B., González-Rebollar J.L. 2010. Ley-farming and seed dispersal by sheep: Two methods for improving fallow pastures in semiarid Mediterranean environments? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137 : 124-132.
- Rasran L, Vogt K., Jensen K. 2006. Seed content and conservation evaluation of hay material of fen grasslands. *Journal for Nature Conservation* 14 : 34-45.
- Regenstein L. 1985. Animal Rights, Endangered Species and Human Survival. In *Defense of Animals*, édité par P. Singer, New York: Basil Blackwell : 118-132.
- Reid M.A., Ogden R., Thoms M.C. 2011. The influence of flood frequency, geomorphic setting and grazing on plant communities and plant biomass on a large dryland floodplain . *Journal of Arid Environments* 75 : 815-826.
- Ren H., Yang L., Liu N. 2008. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science* 18 : 137-142.
- Renison D., Hensen I., Cingolani A. M. 2004. Anthropogenic soil degradation affects seed viability in *Polylepis australis* mountain forests of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 196 : 327-333.
- Ricklefs R.E. & Miller G.L. 2005. *Ecologie*. Edition De Boeck Université.
- Ricotta C., Burrascano S., 2009. Testing for differences in beta diversity with asymmetric dissimilarities. *Ecological Indicators* 9 : 719-724.
- Rieux R., Ritschel G., Roux C. 1977. Etude écologique et phytosociologique de *Crassuletum tillaeae* Molinier et Tallon 1949. *Revue de biologie et d'écologie méditerranéenne* 6 : 117-143.
- Riley J.D., Craft I.W., Rimmer D.L., Smith R.S. 2004. Restoration of Magnesian Limestone Grassland: Optimizing the Time for Seed Collection by Vacuum Harvesting. *Restoration Ecology* 12 : 311-317.
- Römermann C., Dutoit T., Poschlod P., Buisson E. 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation* 121 : 21-33.
- Rösch H., Van Rooyen M.W., Theron G.K. 1997. Predicting competitive interactions between pioneer plant species by using plant traits. *Journal of Vegetation Science* 8 : 489-494.
- Roscher C., Temperton V. M., Buchmann N., Schulze E.D. 2009. Community assembly and biomass production in regularly and never weeded experimental grasslands. *Acta Oecologica* 35 : 206-217
- Rossi G., André V. 2006. La biodiversité : questions de perspectives. *Annales de Géographie* 115 : 651 : 468-484.
- Rossignol N., Chadoeuf J., Carrère P., Dumont B. 2011. A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures. *Applied Vegetation Science* 14 : 189-199.
- Rousset O. & Lepart J. 2000. Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *Journal of Ecology* 88 : 401-412.
- Roxburgh S.H. & Wilson J.B. 2000. Stability and coexistence in a lawn community: experimental assessment of the stability of the actual community. *Oikos* 88: 409-423.
- Ruprecht E., Enyedi M.Z., Eckstein R.L., Donath T.W. 2010. Restorative removal of plant litter and vegetation 40 years after abandonment enhances re-emergence of steppe grassland vegetation. *Biological Conservation* 143 : 449-456.
- Russi L. , Cocks P.S., Roberts E.H. 1992. Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology* 29 : 763-771.

Ryel R.J., Barnes P.W., Beyschlag W., Caldwell M.M., Flint S.D. 1990. Plant competition for light analyzed with a multispecies canopy model - I. Model development and influence of enhanced UV-B conditions on photosynthesis in mixed wheat and wild oat canopies. *Oecologia* 82 : 304-310.

Saatkamp A. 2009. Population dynamics and functional traits of annual plants – a comparative study on how rare and common arable weeds persist in agroecosystems. Thèse, Université Aix-Marseille 3 ET Université de Regensburg, 220p.

Saatkamp A., Affre L., Dutoit T., Poschlod P. 2009. The seed bank longevity index revisited: limited reliability evident from a burial experiment and database analyses. *Annals of Botany* 104 : 715-724.

Sala O.E., Oesterheld M., León R.J.C., Soriano A. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Plant Ecology* 67 : 27-32

San Miguel Ayanz A. 2008. Pseudo-steppes with grasses and annuals of the Thero-Brachypodietea in Natura 2000 sites. In *Management of Natura 2000 Habitats*. European Commission Environment : 1-23.

Sargent R.D. & Ackerly D.D. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology & Evolution* 23 : 123-130.

Sawtschuk J., Gallet S., Bioret F. 2010. Spontaneous Succession as a Restoration Tool for Maritime Cliff-top Vegetation in Brittany, France. *Restoration ecology* 18 : 273–283.

Sawtschuk J., Gallet S., Bioret F. 2011. Evaluation of the most common engineering methods for maritime cliff-top vegetation restoration. *Ecological Engineering*, doi:10.1016/j.ecoleng.2010.12.019.

Schneiders A., Van Daele T., Van Landuyt W., Van Reeth W. 2011. Biodiversity and ecosystem services: Complementary approaches for ecosystem management? *Ecological Indicators*, In Press, doi:10.1016/j.ecolind.2011.06.021.

Schröder A., Persson L., De Roos A. M. 2005. Direct experimental evidence for alternative stable states: a review. *Oikos* 110 : 3-19.

Schulze P.C., Wilcox K.J., Swift A., Beckert J.L. 2009. Fast, easy measurements for assessing vital signs of tall grassland. *Ecological Indicators* 9 : 445-454.

Schumann M.E., White A.S., Witham J.W. 2003. The effects of harvest-created gaps on plant species diversity, composition, and abundance in a Maine oak–pine forest. *Forest Ecology and Management* 176 : 543-561.

Scott A.J. & Morgan J.W. 2011. Recovery of soil and vegetation in semi-arid Australian old fields, *Journal of Arid Environments*, doi:10.1016/j.jaridenv.2011.08.014.

Sell J., Koellner T., Weber O., Proctor W., Pedroni L., Scholz R.W. 2007. Ecosystem services from tropical forestry projects – The choice of international market actors. *Forest Policy and Economics* : 496-515.

Semmartin M., Di Bella C., García de Salamone I. 2010. Grazing-induced changes in plant species composition affect plant and soil properties of grassland mesocosms. *Plant Soil* 328 : 471-481.

Seppä H. & Hicks S. 2006. Integration of modern and past pollen accumulation rate (PAR) records across the arctic tree-line: a method for more precise vegetation reconstructions. *Quaternary Science Reviews* 25: 1501-1516.

SER. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration. [html pages]. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working (Version 2) http://www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp#3 (dernier chargement 7 octobre 2011).

- Shan Y., Chen D., Guan X., Zheng S., Chen H., Wang M., Bai Y. 2011. Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland. *Soil Biology and Biochemistry* 43 : 1943-1954.
- Shi G.R. 1993. Multivariate data analysis in palaeoecology and palaeobiogeography - a review. *Palaeogeography, palaeoclimatology, Palaeoecology* 105 : 199-234.
- Shmida A. & Ellner S. 1984 Coexistence of plant species with similar niches *Vegetatio* 58 : 29-55.
- Siles G., Rey P.J., Alcántara J.M. 2010. Post-fire restoration of Mediterranean forests: Testing assembly rules mediated by facilitation. *Basic and Applied Ecology* 11 : 422-431.
- Smetham M.L. 2003. A review of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.): its ecology, and us as a pasture legume in Austral Asia. *Advances in Agronomy* 79 : 303-350.
- Smith C.J. 1980. *Ecology of the English chalk*. Academic Press: London, UK.
- Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. www.ser.org & Tucson : Society for Ecological Restoration International.
- Sommerville M.M., Milner-Gulland E.J., Jones J.P.G. 2011. The challenge of monitoring biodiversity in payment for environmental service interventions. *Biological Conservation*, doi:10.1016/j.biocon.2011.07.036.
- Somodi I., Virág K., Aszalós R. 2004. The effect of the abandonment of grazing on the mosaic of vegetation patches in a temperate grassland area in Hungary. *Ecological Complexity* 1 : 2 : 177-189.
- Sovacool B.K. 2009. Energy policy and cooperation in Southeast Asia: The history, challenges, and implications of the trans-ASEAN gas pipeline (TAGP) network. *Energy Policy* 37 : 2356-2367.
- StatSoft Inc., 2011. *STATISTICA* (data analysis software system), version 10. www.statsoft.com
- Stewart G.B. & Pullin A.S. 2008. The relative importance of grazing stock type and grazing intensity for conservation of mesotrophic 'old meadow' pasture. *Journal for Nature Conservation* 16 : 3 : 175-185.
- Stylinski C.D. & Allen E.B. 1999. Lack of native species recovery following severe exotic disturbance in southern Californian shrublands. *Journal of Applied Ecology* 36 : 544-554.
- Suding K.N., Gross K.L., Houseman G.R. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19 : 46-53.
- Swinton S.M., Lupi F., Robertson G.P., Hamilton S.K. 2007. Ecosystem services and agriculture: Cultivating agricultural ecosystems for diverse benefits. *Ecological Economics* 64 : 245-252.
- T**ansley A.G. 1939. *The British Island and their vegetation*. Cambridge University Press.
- Tarayre M., Thompson J.D., Escarré J., Linhart Y.B. 1995. Intra-specific variation in the inhibitory effects of *Thymus vulgaris* (Labiatae) monoterpenes on seed germination. *Oecologia* 101 : 110-118.
- Tárrega R., Calvo L., Taboada A., Garcíá-Tejero S., Marcos E. 2009. Abandonment and management in Spanish dehesa systems: Effects on soil features and plant species richness and composition. *Forest Ecology and Management* 257 : 731-738.
- Taylor K., Grace J.B., Marx B.D. 1997. The effects of herbivory on neighbor interactions along a coastal marsh gradient. *American Journal of Botany* 84 : 709-715.
- Tela-Botanica 2011. Base de Données Nomenclaturale de la Flore de France (BDNFF, 4.02). <http://www.tela-botanica.org/>.

- Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T., Halle S. 2004. Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice. Island press, 424p.
- TerBraak C.J.F. & Verdonschot P.F.M. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences* 57 : 255-289.
- TerBraak C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67 : 1167-1179.
- Thioulouse J., Dufour A.B., Chessel D. 2004. ade4: analysis of environmental data: exploratory and euclidean methods in environmental sciences.
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. 1997. Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman D. 1988. Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Tilman D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton.
- Török P., Deák B., Vida O., Lengyel S., Tóthmérész B. 2010. Restoring grassland biodiversity : Sowing low-diversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation* 143 : 806-812.
- Torre I., Díaz M., Martínez-Padilla J., Bonal R., Viñuela J., Fargallo J.A. 2007. Cattle grazing, raptor abundance and small mammal communities in Mediterranean grasslands. *Basic and Applied Ecology* 8 : 565-575.
- Tscherko D., Hammesfahr U., Zeltner G., Kandeler E., Böcker R. 2005. Plant succession and rhizosphere microbial communities in a recently deglaciated alpine terrain. *Basic and Applied Ecology* 6 : 367-383.
- Turner M.G., Baker W.L., Peterson C.J. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, Springer.
- Turnbull L.A., Crawley M.J., Rees M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88 : 225-238.
- V**an der Heijden M.G.A. & Sanders I.R. 2003. Mycorrhizal ecology. Springer, Berlin.
- Van der Maarel E. 2005. Vegetation ecology. Blackwell publishing, Oxford.
- Van der Putten W.H., Mortimer S.R., Hedlund K., Van Dijk C., Brown V.K., Lepä J., Rodriguez-Barrueco C., Roy J., Diaz Len T.A., Gormsen D. 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124 : 91-99.
- Van Looy K. 2011. Restoring river grasslands: Influence of soil, isolation and restoration technique. *Basic and Applied Ecology* 12 : 342-349.
- Vandenbergh C., Smit C., Pohl M., Buttler A., Freléchoux F. 2009. Does the strength of facilitation by nurse shrubs depend on grazing resistance of tree saplings? *Basic and Applied Ecology* 10 : 427-436.
- 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 : 300-311.
- Vanpeene-Bruhier S. 1998. Transformation des paysages et dynamiques de la biodiversité végétale. Les écotones, un concept pour l'étude des végétations post-culturelles. L'exemple de la commune d'Aussois (Savoie). PHD, Grenoble, ENGREF, T.1: 312pp., T.2: 127 p.
- Vécrin M.P. 2003. Mécanismes de restauration de la biodiversité végétale dans les prairies alluviales après une phase de culture. Université de Metz, 230 p.

- Viard-Cretat F. 2008. Mécanismes de régénération des espèces végétales dans les prairies subalpines sur un gradient d'extensification des pratiques agricoles. Thèse, Université Montpellier 2, 228p.
- Viard-Crétat F., de Bello F., Eriksson O., Colace M.-P., Lavorel S. 2011. Filtering of seed traits revealed by convergence and divergence patterns in subalpine grasslands. *Basic and Applied Ecology* 12 : 423-431.
- Villagra P.E., Defossé G.E., del Valle H.F., Tabeni S., Rostagno M., Cesca E., Abraham E. 2009. Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73 : 202-211.
- Wagner M.R., Block W.M., Geils B.W., Wenger K.F. 2000. Restoration Ecology. *Journal of Forestry* 98 : 22-27.
- Wagner M., Heinrich W., Jetschke G. 2006. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions. *Acta Oecologica* 30 : 342-352.
- Walker K.J., Stevens P.A., Stevens D.P., Mountford J.O., Manchester S.J., Pywell R.F. 2004. The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological Conservation* 119 : 1-18.
- Walker L.R., Walker J., del Moral R. 2007. Forging a new alliance between succession and restoration. Linking restoration and ecological succession (eds Walker, L.R., Walker, J. 1 Hobbs R.), pp1-18. Springer, New York, USA.
- Waser N.M. & Price M.V. 1982. A comparison of pollen and fluorescent dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63 : 1168-1172.
- Wasmuth B.E. 2008. Spatial aggregations in annual wild plant communities: competition, performance, and coexistence. PhD thesis, University of Göttingen.
- Watkins A. J. & Wilson J. B. 2003. Local texture convergence: a new approach to seeking assembly rules. *Oikos* 102: 525-532.
- Watt T.A. & Gibson C.W.D. 1988. The effects of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland. *Plant Ecology* 78 : 91-98.
- Webb N.R. 2002. Atlantic heathlands. In: Perrow R & Davy J (eds) *Handbook of ecological restoration*, vol. 2, *Restoration in practice*. Cambridge University Press : 401-418.
- Weiher E. & Keddy P. 1995. The assembly of experimental wetland communities. *Oikos*. 73 : 323-335.
- Weiher E. & Keddy P. 2001. *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University press, Cambridge.
- Wendland K. J., Honzák M., Portela R., Vitale B., Rubinoff S., Randrianarisoa J. 2010. Targeting and implementing payments for ecosystem services: Opportunities for bundling biodiversity conservation with carbon and water services in Madagascar. *Ecological Economics* 69 : 2093-2107.
- Wessels S., Eichberg C., Storm C., Schwabe A. 2008. Do plant-community-based grazing regimes lead to epizoochorous dispersal of high proportions of target species? *Flora* 203 : 304-326.
- Westman W. 1986. Resilience, concepts and measures, in: Dell, B., Hopkins, A.J.M., Lamont, B.B. (Eds.), *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht, Netherlands : 5-19.
- Westoby M., Falster D.S., Moles A.T., Vesk P.A., Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 33 : 125-159.
- White P.S. & Jentsch A. 2004. Disturbance, succession, and community assembly in terrestrial plant community. In *Assembly Rules and Restoration Ecology*. Ed. Temperton V.M., Hobbs R.J., Nuttle T., Halle S. 343-366. Island Press.

- Wiegand G. & Felinks B. 2001. Primary succession in post-mining landscapes of Lower Lusatia--chance or necessity. *Ecological Engineering* 17 : 199-217.
- Willems J. H. 2001. Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restoration Ecology* 9:147-153.
- Wilson J.B. 2001. Assembly rules in plant communities. In *Ecological Assembly : Advances, Perspectives, Retreats*. Ed. E. Weiher and P. Keddy, 130-164. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wilson S. D. & Tilman D. 1991. Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology* 72 : 1050-1065.
- Woldu Z. & Saleem M.A.M. 2000. Grazing induced biodiversity in the highland ecozone of East Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 79 : 43-52.
- Wong D.C.L., Whittle D., Maltby L., Warren P. 2003. Multivariate analyses of invertebrate community responses to a C1215AE-3S anionic surfactant in stream mesocosms. Multivariate analyses of invertebrate community responses to a C1215AE-3S anionic surfactant in stream mesocosms. *Aquatic Toxicology* 62 : 105-117.
- Wu G.-L., Li W., Li X.-P., Shi Z.-H 2011. Grazing as a mediator for maintenance of offspring diversity: Sexual and clonal recruitment in alpine grassland communities. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206 : 241-245.
- Wunderlich N. 2010. Tundra vegetation recovery on 30 year-old seeded and unseeded drilling mud sumps in the Mackenzie River Delta region, NWT Thesis.
- X**u Q., Li Y., Tian F., Cao X., Yang X. 2009. Pollen assemblages of tauber traps and surface soil samples in steppe areas of China and their relationships with vegetation and climate. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153 : 86-101.
- Y**ang S.Z., Jin H.J., Yu S.P., Chen Y., Hao J.Q., Zhai Z.Y. 2010. Environmental hazards and contingency plans along the proposed Chinese–Russian Oil Pipeline route, NE China. *Cold Regions Science and Technology* 64 : 271-278.
- Young T.P. , Petersen D.A., Clary J.J. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662–673.
- Z**hang J., Hao Z., Song B., Li B., Wang X., Ye J. 2009. Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management* 257 : 2115-2120.
- Zhao W.Z., Xiao H.L., Liu Z.M., Lia J. 2005. Soil degradation and restoration as affected by land use change in the semiarid Bashang area, northern China. *Catena* 59 : 173-186.
- Zhu J.J., Matsuzaki T., Lee F.-Q., Gonda Y. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management* 182 : 339-354.
- Zimdahl R.L. 2007. *Fundamentals of weed science*. Academic press, San Diego, USA.
- Zink T.A. & Allen M.F. 1998. The effects of organic amendments on the restoration of a disturbed coastal sage scrub habitat. *Restoration Ecology* 6 : 52-58.
- Zobel M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *TREE*. 12 : 266-269.
- Zorita I., Ortiz-Zarragoitia M., Apraiz I., Cancio I., Orbea A., Soto M., Marigómez I., Cajaraville M.P. 2008. Assessment of biological effects of environmental pollution along the NW Mediterranean Sea using red mullets as sentinel organisms. *Environmental Pollution* 153 : 157-168.

Annexes

Annexe 1 : Article « Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne : impact des changements d'usages et restauration écologique »

SECHERESSE

Article de recherche

Sécheresse 2011 ; 22 : 75-85

Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne : impacts des changements d'usage et restauration écologique

Thierry Dutoit
Elise Buisson
Sylvain Fadda
Frédéric Henry
Clémentine Coiffait-Gombault
Renaud Jaunatre

Université d'Avignon
IUT
Institut méditerranéen d'écologie
et de paléoécologie,
UMR CNRS/IRD IMEP,
Site Agroparc
BP 61207
84911 Avignon cedex 09
France
<thierry.dutoit@univ-avignon.fr>
<elise.buisson@univ-avignon.fr>
<fadda.sylvain@gmail.com>
<henryfdc@yahoo.fr>
<clementine.coiffait@etd.univ-avignon.fr>
<reanaud.jaunatre@yahoo.fr>

Résumé

La plaine de Crau dans le département des Bouches-du-Rhône entre les villes d'Arles, de Salon-de-Provence et de Fos-sur-Mer dans le Sud-Est de la France est considérée comme l'unique steppe méditerranéenne d'Europe occidentale. Au-delà d'un paysage dominé par une formation végétale herbacée rase (les *Coussouls* de Crau), cet écosystème abrite une exceptionnelle biodiversité tant au niveau de la végétation (association végétale unique au monde) que de la faune (présence de nombreuses espèces endémiques). Résultant de conditions climatiques et édaphiques particulières, mais aussi de la pratique multiséculaire du pâturage ovin de parcours, cet écosystème original est donc considéré comme un avant-poste des zones semi-arides nord-africaines. Il a cependant vu sa superficie se réduire de plus de 80 % suite aux aménagements militaro-industriels et agricoles depuis le XVI^e siècle. Entre 2000 et 2010, d'importants programmes de recherche ont donc été menés pour : i) identifier les impacts des changements d'usage du sol (intensification des pratiques agricoles) sur la biodiversité ; ii), identifier le ou les écosystème(s) originel et de référence ; et iii) mettre en place des opérations de restauration écologique. Nos résultats montrent que, malgré les progrès accomplis, il manque encore de nombreuses connaissances et techniques en ingénierie écologique pour restaurer l'intégrité des écosystèmes détruits. Les premiers résultats sont cependant encourageants et transférables en partie à la restauration des vastes steppes semi-arides d'Afrique du Nord.

Mots clés : biodiversité, écosystème, faune et flore, France, Méditerranée, occupation des sols, paléoécologie, restauration, steppe.

Abstract

Ten years of research in a Mediterranean pseudo-steppe: Impacts of land-use changes and ecological restoration

The Crau plain in the department of the Bouches-du-Rhône between the cities of Arles, Salon-de-Provence and Fos-sur-Mer in southeastern France is the unique Mediterranean steppe of Western Europe. On a landscape covered by short herbaceous vegetation (*Coussouls* de Crau), this ecosystem accommodates an exceptional biodiversity for vegetation (presence of a unique plant association) and fauna (presence of numerous endemic species). Resulting from particular climatic and soil

Pour citer cet article : Dutoit T, Buisson E, 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. doi : 10.1684/sec.2011.0299

doi: 10.1684/sec.2011.0299

Tirés à part : T. Dutoit

Sécheresse vol. 22, n° 2, avril-mai-juin 2011

75

conditions, but also from the multi-secular practice of itinerant sheep grazing, this original ecosystem is also considered as an outpost of North African semi-arid steppes in the northern part of the Mediterranean Basin. Nevertheless, its area has been reduced by more than 80% since the 16th century due to military, industrial and intensive agricultural land use. Between 2000 and 2010, important research programs were led to (i) identify the impacts of land-use changes (intensification of agricultural practices) on biodiversity, (ii) identify the original and reference ecosystems, (iii) set up operations of ecological restoration. Our results show that despite the progress made in ecological rehabilitation, the existing knowledge and techniques in ecological engineering are still inadequate to restore the integrity of the destroyed ecosystems. However, results are encouraging and some of them seem to be useful for the restoration of vast semi-arid steppes in North Africa.

Key words: biodiversity, ecosystem, fauna and flora, France, land use, paleoecology, restoration, steppe, the Mediterranean.

Le Bassin méditerranéen est identifié comme un des 34 « points chauds » de biodiversité dans le monde (Médail and Quézel, 1997). Cette importante biodiversité peut être corrélée avec une mise en place particulière des flores et faunes méditerranéennes, mais la diversité des paysages et des écosystèmes rencontrés ne peut s'expliquer sans les millénaires d'interaction avec l'homme. En effet, ces interactions ont à la fois généré d'importantes dégradations en termes de pertes de biodiversité et de fonctions des écosystèmes mais elles ont également été à l'origine de la création et du maintien d'écosystèmes très originaux (Grove and Rackham, 2001) dont le capital naturel a été, dans certains cas, plus ou moins maintenu par des millénaires de pratiques agricoles durables (Blondel *et al.*, 2010).

C'est notamment le cas de la plaine de Crau dans le département des Bouches-du-Rhône en Provence, dans le Sud-Est de la France (Buisson *et al.*, 2009). Cette plaine, d'une superficie de 600 km², forme un triangle isocèle de 30 km de côté entre les villes d'Arles, de Salon-de-Provence et de Fos-sur-Mer. Au niveau géographique, elle se trouve entre la chaîne des Alpilles au nord, l'étang de Berre à l'est, la Camargue à l'ouest et la mer Méditerranée au sud (figure 1). La végétation qui la caractérise sur encore plus de 100 km² est une végétation herbacée rase, laissant apparaître de nombreux espaces de sols nus, sans aucun arbre ou arbuste (Dutoit, 2010). Appelée *Coussouls* ou *Coussous* (du lat. *cursorium*, l'endroit que l'on foule du pied), cette végétation est composée de plus de 50 % d'espèces annuelles et elle peut être apparentée, toutes proportions gardées, à la végétation des steppes semi-arides d'Afrique du Nord dont elle constituerait un « avant-poste » isolé sur la rive nord de la Méditerranée (figure 2). Le Coussoul abrite non seulement une

flore qui n'existe nulle part ailleurs en Europe mais aussi une avifaune tout à fait remarquable (outarde canepetière, ganga cata, faucon crécerellette, etc.) ainsi que de nombreuses espèces d'insectes dont certaines sont endémiques comme le criquet rhodanien (*Prionotropis hystrix rhodanica* Uvarov) ou le bupreste de Crau (*Acmaeoderella cyanepennis perroti* Schaefer).

Le spectre biologique de cette végétation se rapproche également des formations végétales des « *dehesas* » en Espagne (3 millions d'hectares) ou de « *montado* » au Portugal (700 000 hectares) avec cependant des différences dans la

composition floristique (Dutoit *et al.*, 2008). L'absence d'arbres dans tout le centre de la plaine, le maintien d'une végétation herbacée laissant des espaces de sols nus et l'omniprésence du pâturage ovin depuis au moins 2000 ans (Badan *et al.*, 1995) ont entraîné la dénomination de cette végétation sous le terme de « steppe » (Devaux *et al.*, 1983). Nous lui préférons cependant celui de « pseudo-steppe » car, au sens phytogéographique, les conditions climatiques et notamment la pluviométrie moyenne (545 mm/an) ne sont pas réunies pour ranger cette végétation de pelouses sèches dans la même catégorie que les

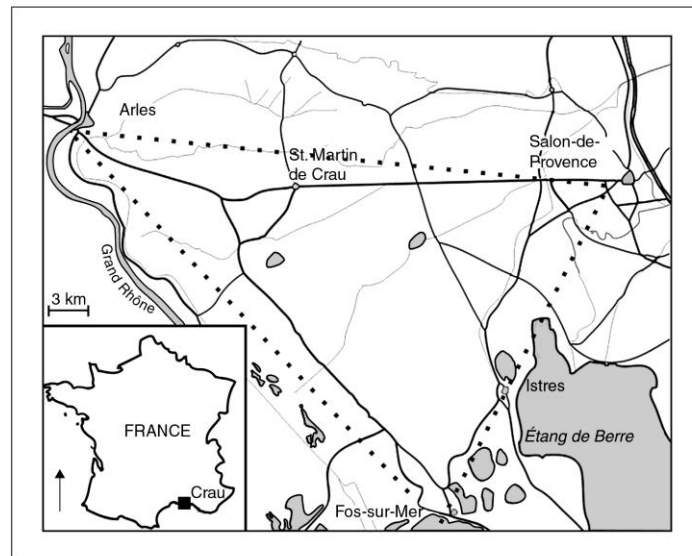


Figure 1. Localisation de la plaine de Crau en France. La végétation pseudo-steppique s'inscrit à l'intérieur des pointillés.



Figure 2. La végétation pseudo-steppique des Coussouls de la Crau.

Notez l'abondance de la couverture de galets et la structuration de la végétation par les touffes de *Brachypodium retusum* (cliché Renaud Jaunatre, IMEP).

steppes semi-arides d'Afrique du Nord, plutôt caractérisées par des pluviométries comprises entre 100 et 400 mm/an (Le Houérou, 1995).

C'est seulement depuis une trentaine d'années qu'a eu lieu la prise en compte de l'exceptionnelle biodiversité de cet espace et des menaces qui pèsent sur lui suite à la conversion depuis le milieu du ^{xvi} siècle de sa végétation de type steppique en prairies de fauche, cultures maraîchères, céréaliers et vergers après la mise en place de réseaux d'irrigation par submersion. A ces changements d'usage agricole se sont rajoutées des installations militaires et industrielles en lien avec la faible démographie de cet espace. L'ensemble de ces aménagements sera à l'origine de la destruction de plus de 80 % de la pseudo-steppe en quatre siècles, avec une accélération marquée aux ^{xix} et ^{xx} siècles (Buisson and Dutoit, 2006).

Si des recherches existaient sur la Crau depuis le début du ^{xix} siècle, celles-ci ont tout d'abord été à caractère naturaliste, puis agronomique, et ce n'est qu'à partir de 1975 qu'elles s'appliquent à la conservation des espèces et aux écosystèmes en parallèle avec la mise en place de différents niveaux de protection. C'est d'ailleurs seulement lorsque les derniers morceaux issus de la pseudo-steppe fragmentée seront protégés en 2001 (74 km²), que se mettront en place les premières recherches pour réhabiliter

et/ou restaurer cet écosystème, bien que les conséquences des changements d'usage sur la flore et la faune aient fait l'objet de recherches dès le début des années 1980 [(Devaux *et al.*, 1983)]. Depuis 2001, les espaces relictuels pseudo-steppiques de la plaine de Crau et les zones dégradées sont donc devenus un véritable site atelier pour des recherches en écologie de la restauration (Dutoit, 2004). Réalisée dans un premier temps à des échelles spatiales et des pas de temps expérimentaux, l'acquisition de connaissances et de techniques en ingénierie écologique (Dutoit et Rey, 2009) a ensuite permis la mise en place d'une restauration écologique opérationnelle concernant notamment plusieurs centaines d'hectares avec des suivis scientifiques prévus sur une période d'au moins 30 années (Dutoit and Sabatier, 2010). La synthèse de nos résultats sera donc présentée ici selon les trois axes qui ont structuré nos recherches dans cet espace depuis 10 ans : i) l'identification des dégradations humaines sur la biodiversité et la dynamique de la pseudo-steppe ; ii) la recherche du ou des écosystèmes originel et de référence en vue de iii), la mise en place d'opérations visant à la réhabilitation de certaines fonctions de l'écosystème ou sa mise sur une trajectoire lui permettant à plus ou moins long terme de retrouver son intégrité d'avant les perturbations et sa place dans la filière ovine traditionnelle.

Matériel et méthode

Depuis le début du ^{xxi} siècle, nos recherches ont été menées essentiellement sur les morceaux de pseudo-steppes et les espaces dégradés proches mais dont le niveau de perturbation n'a pas entraîné le franchissement par l'écosystème de seuils d'irréversibilité ne permettant plus la réhabilitation et/ou restauration de l'écosystème de référence préexistant. En effet, si de nombreux seuils ont été franchis, il ne devient plus pertinent au niveau biologique et socio-économique de chercher à revenir à un écosystème antérieur par rapport à la néoformation d'un nouvel écosystème, encore appelée « opération de réaffectation » (Muller *et al.*, 1998).

Identification de l'impact des dégradations sur la biodiversité de la pseudo-steppe

La consultation des campagnes de photos aériennes disponibles depuis 1944 ont permis de confirmer le maintien en l'état de plus de 10 000 hectares sur les 55 000 hectares existant potentiellement à l'origine mais également l'existence de plus de 1 500 hectares de friches résultant de l'abandon de cultures maraîchères entre les années 1960 et 1980. Ces friches ont été alors choisies pour la restauration de la pseudo-steppe car elles ne présentaient pas de changements majeurs au niveau du substratum (préservation de la couche de poudingue composée de galets pris dans une matrice de carbonates de calcium située à 40 cm de profondeur en moyenne) et étaient toutes plus ou moins imbriquées dans une matrice paysagère comprenant encore des morceaux de pseudo-steppe non détruits par des mises en culture.

Sur six sites répartis aléatoirement dans la plaine, des analyses de sols (granulométrie, éléments chimiques majeurs, matière organique, pH, etc.), des relevés de végétation (10 quadrats de 4 m² relevés en présence-absence dans 25 sous-quadrats de 40 × 40 cm) et du piégeage des coléoptères (trois pièges à fosse disposés en triangle de 1 m de côté et aléatoirement dans la friche avec trois répétitions dans trois friches représentatives, pièges relevés tous les 15 jours entre avril et novembre) ont été effectués pour mesurer les impacts des phases culturales anciennes sur la composition et la richesse des communautés végétales et des assemblages de coléoptères terri-coles par rapport à des morceaux de pseudo-steppe voisins mais non détruits. Ce type de suivi a également été réalisé

tous les mètres sur des transects de 10 m placés perpendiculairement (3 transects répliqués au sein de chaque parcelle avec un espace de 10 m entre chaque transect sur trois parcelles de friches différentes à histoires culturelles contrastées) à la bordure des friches avec des morceaux de pseudo-steppe afin de mesurer d'éventuels effets de lisière (Buisson and Dutoit, 2004).

Identification de l'écosystème originel et de référence

Si le choix de la pseudo-steppe comme écosystème de référence a fait l'objet d'un consensus en lien avec les référents socioculturels forts liés à l'élevage ovin transhumant, au maintien de la race locale (le mérinos d'Arles) et à l'attrait touristique de cet espace, la connaissance de l'écosystème originel (avant les premiers impacts humains significatifs) n'était pas suffisante pour déterminer si la restauration devait être passive (via la reconstitution naturelle, encore appelée résilience naturelle) ou si elle devait être active (avec interventions humaines) ([Etienne *et al.*, 1998] ; [Molinier and Tallon, 1950]).

Afin d'avoir une réponse à une échelle compatible avec l'existence de la végétation steppique, nous avons choisi parmi les techniques d'investigation disponi-

bles en paléoécologie, de focaliser et d'échantillonner les charbons de bois contenus dans les sols (pédoanthracologie) car les charbons de grande taille se diffusent sur de petites surfaces seulement lors des incendies et ceux-ci sont bien présents même dans les sols secs et superficiels contrairement aux pollens (Thinon, 1992). Afin d'accroître nos chances de trouver des charbons dans des sols ayant subi au moins 2 000 ans de pâturage ovin et, une érosion en nappe et éolienne importante, nous avons donc échantillonné au sein de la végétation steppique non perturbée mais aussi sous les fondations identifiées de bergeries antiques afin d'avoir la certitude d'échantillonner des sols en place (figure 3). Au total, 14 fosses ont été réalisées, permettant l'échantillonnage de 60 horizons de sol entre 0 et 40 cm de profondeur, soit 900 litres de sol prélevés au total, desquels ont été extraits 597 charbons de bois dont 23 seulement ont pu être identifiés et datés au carbone 14. L'identification des charbons nécessite un microscope optique épiscopique. Elle s'effectue à l'aide d'ouvrages d'anatomie de bois et par comparaison avec les échantillons carbonisés de la collection de référence. La sélection des charbons à dater par spectrométrie de masse par accélérateur (SMA) est contrainte par la taille des fragments.

La plupart des charbons extraits, issus de la classe de taille comprise entre 800 µm et 1,25 mm, ont une masse inférieure à 1 mg, qui correspond à la masse minimale requise par la plupart des laboratoires de datation (Henry *et al.*, 2008).

Impacts des opérations de restauration

Après identification des principaux filtres empêchant la résilience naturelle de la végétation et des assemblages de coléoptères sur le long terme, il s'avère que ces filtres consistent en de faibles capacités de dispersion de la majorité des espèces composant la végétation de la pseudo-steppe et d'un pouvoir compétitif plus grand des espèces adventices lorsqu'elles sont en forte densité (Coiffait *et al.*, 2008). Les modifications de l'habitat induites par les phases culturelles (augmentation du niveau trophique, changement de la composition granulométrique et de la structure du sol) expliquent alors seulement une partie de l'absence de recrutement des espèces végétales les plus typiques de la pseudo-steppe. Cette action est donc plutôt indirecte, via la présence d'espèces adventices très communes, que directe via l'augmentation du niveau trophique auxquelles les espèces typiques de la pseudo-steppe pourraient s'adapter. Ces espèces adventices ubiquistes devraient ainsi disparaître quand le niveau trophique de la friche à restaurer est semblable à celui de la pseudo-steppe de référence. Cette hypothèse devrait cependant être testée en mesurant leur survie après semis dans la matrice d'une pseudo-steppe.

En conséquence, les opérations de restauration ont consisté au forçage des processus de dispersion par transfert de foin aspirés dans des exclos (zones grillagées pour empêcher le pâturage des ovins) installés dans des morceaux de pseudo-steppe sans destruction afin de maximiser la récolte des graines produites (Coiffait *et al.*, 2008). En raison de la présence en surface de gros galets, cette récolte de foin est effectuée par aspiration et le foin ainsi récolté a été épandu sur le sol à raison de 700 g/m² dans des quadrats (3 répétitions de 4 pseudo-répétitions de 40 × 40 cm) en présence de pâturage ou en son absence. À titre de contrôle, cette opération est également réalisée dans la végétation pseudo-steppique. Au total, ce sont donc 48 quadrats avec épandage de foin et 48 quadrats sans épandage qui ont été suivis pendant trois années (2007-2009). Comme les graines des espèces pérennes qui dominent la steppe (*Brachypodium retusum* & *Thymus*



Figure 3. Échantillonnage des charbons de bois sous les fondations d'une bergerie romaine en Crau

(cliché M. Reuche, IUT d'Avignon).

vulgaris) sont très peu produites et donc très peu présentes dans les foin, elles ont été semées directement en mélange avec *Trifolium subterraneum* dont le rôle couvrant du sol est bien connu. Le mélange est composé de 73 % de brachypode (47 kg/ha), 20 % de trèfle souterrain (13 kg/ha) et 7 % de thym (4 kg/ha). Il est attendu du semis de ces espèces une baisse de la densité des adventices et un accroissement des sites favorables (« safe sites ») à l'installation des espèces typiques de la pseudo-steppe lorsque ce mélange est pâturé. Douze répétitions de 12,5 × 25 m ont été semées avec ce mélange, dont la moitié est accessible au pâturage et l'autre non (figure 4). Les suivis ont été effectués pendant deux années (2008-2009) à l'aide de 3 quadrats (1 m²) pseudo-répliqués dans chaque traitement, soit au total 72 quadrats par an, sans oublier les comparaisons avec trois quadrats dans la pseudo-steppe témoin et trois quadrats dans la friche sans traitement, mais avec du pâturage traditionnel pour ces deux dernières parcelles.

Pour la restauration des assemblages de coléoptères, ce sont de petites surfaces (1,5 × 3 m) réparties de manière aléatoire qui ont de nouveau été couvertes de galets avec ou non exclusion du pâturage pour mesurer l'importance de ces derniers sur la distribution des coléoptères dans une friche (12 répétitions de chaque traitement). Le négatif de ce protocole a été effectué dans la pseudo-steppe relique pour mesurer l'impact du retrait des galets et du pâturage (12 répétitions de chaque traitement, également). Au total, plus de 96 quadrats ont été suivis quatre ans après la réalisation du protocole de réhabilitation pour éviter l'impact négatif de la perturbation due à sa mise en place. Les coléoptères ont été piégés selon la même méthodologie que celle décrite pour mesurer l'impact des dégradations. Enfin, dans le cadre d'une opération de sauvegarde suite à la construction d'une plate-forme logistique, la végétation steppique et son sol ont été retirés en surface (étrépage) sur une profondeur comprise entre 10 et 20 cm selon les

possibilités techniques de la pelleteuse au printemps 2009 puis transportés pour être épanchés dans la même journée sur un sol de friche résultant de l'arrachage d'un verger intensif abandonné en 2006. Au total, 3 000 m² ont été étrépis sur le site donneur pour être épanchés sur 9 000 m² sur le site receveur ; au total, 600 m³ de sol ont été épanchés, soit un rapport de un pour trois qui correspond à ce qui est généralement préconisé pour la restauration de pelouses sèches par épanchage de sol (Kiehl *et al.*, 2010). Les résultats ont été suivis pendant un an après l'épanchage en utilisant 3 quadrats pseudo-répliqués de 4 m² relevés en présence/absence avec attribution d'un coefficient de recouvrement pour chaque espèce et comparés à 18 quadrats positionnés dans la pseudo-steppe témoin et à 18 quadrats positionnés dans la friche sans épanchage de sol. Tous les résultats sont analysés par des tests Anova (*Analysis of variance*) après vérification de la normalité des données (test de Shapiro-Wilk) et homogénéité des variances (test de Levene) (version statistique de calcul R 3.0.1.2005).



Figure 4. Protocole de restauration d'une ancienne friche agricole dans la plaine de Crau par semis d'espèces structurantes (brachypode rameux × trèfle souterrain × thym commun) avec ou sans pâturage.

Notez l'effet de la mise en place des 6 exclos sur la biomasse herbacée un an seulement après leur installation (image : Google Earth, 2008).

Résultats

Identification de l'impact des dégradations sur la biodiversité de la pseudo-steppe

Nos résultats montrent clairement que même après 30 années d'abandon des cultures, celles-ci ont encore un impact significatif sur la composition, la structure, mais aussi la richesse spécifique des friches en espèces végétales par rapport à la pseudo-steppe (figure 5). On mesure notamment une baisse significative de la richesse en espèces des friches, qu'elles aient été cultivées pour la production de melons ou de céréales, mais également un changement drastique de la composition floristique qui se banalise par rapport à l'hétérogénéité de la végétation steppique en lien avec un gradient climatique nord-sud (Römermann *et al.*, 2005). Les espèces les plus typiques de la pseudo-steppe (espèces dominantes et espèces caractéristiques) disparaissent au profit d'une flore composée d'adventices des cultures (Römermann *et al.*, 2005) qui se maintiennent grâce à leur forte capacité de dispersion ou à la viabilité de leurs graines dans le sol. Cette forte rémanence des effets des cultures est d'autant plus marquée

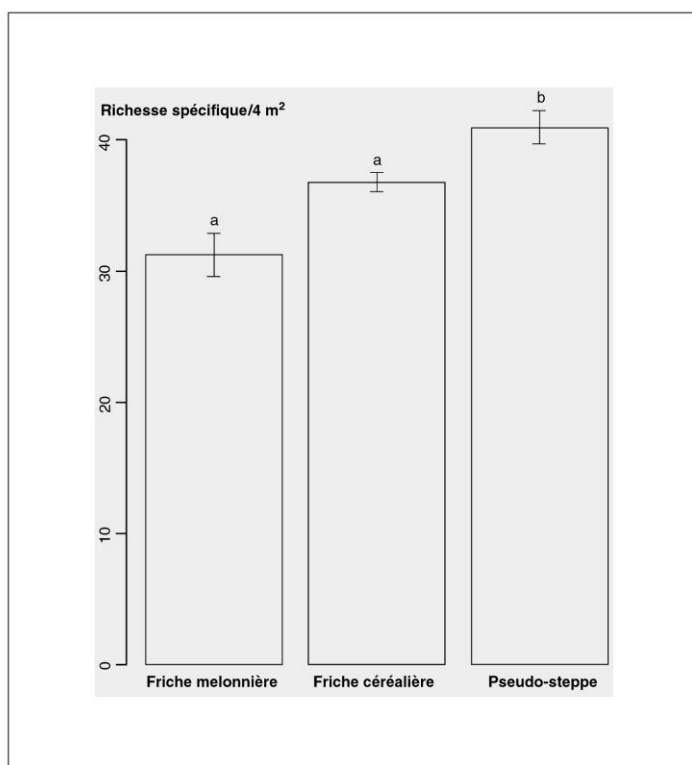


Figure 5. Richesse spécifique de la pseudo-steppe, des anciennes cultures céréalières et melonnières ([Römermann *et al.*, 2005]) modifiée).

Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $p < 0,001$ ($n = 60$).

que la phase culturale a été longue, mais l'âge d'abandon de la friche influence peu la composition floristique actuelle (Römermann *et al.*, 2005). Cette influence sur la végétation peut s'expliquer également par des changements dans la chimie des sols des anciennes cultures qui possèdent toujours des teneurs totales en phosphore, potassium, calcium et carbonates de calcium significativement supérieures à celles des sols de pseudo-steppe (Römermann *et al.*, 2005). Ces modifications sont à relier avec les impacts des pratiques culturales, dont la présence de reliquats de fumure (phosphore, potassium notamment) et des remontées de carbonates dues aux labours profonds qui ont également entraîné une augmentation du pH, certes de 0,5 unité seulement, mais qui a fait passer le pH de la pseudo-steppe d'une légère acidité à la neutralité. L'échantillonnage de la

pluie de graines et de la banque de graines permanentes et transitoires du sol montre en complément que les graines des espèces typiques de la pseudo-steppe se dispersent très peu par le vent et ont de faibles viabilités dans le sol à l'opposé des résultats obtenus pour les graines des espèces adventices (Buisson *et al.*, 2006).

Au niveau des coléoptères, les résultats obtenus sont inverses et montrent une plus grande richesse de coléoptères dans les anciennes cultures abandonnées par rapport à la pseudo-steppe relictuelle (Fadda *et al.*, 2007). Cependant, comme pour la flore, la composition des assemblages de coléoptères terricoles reste très différente de celle de la pseudo-steppe qui présente, malgré une richesse moindre, le plus grand nombre d'espèces à forte valeur patrimoniale en liaison avec la rareté de leur

distribution dans le Sud-Est de la France (Fadda *et al.*, 2007) ; (Fadda *et al.*, 2008)).

Au niveau des lisières, nous n'avons pas mesuré d'augmentation significative de la richesse de la végétation et des assemblages de coléoptères terricoles le long du transect en fonction de la distance à la bordure (Buisson and Dutoit, 2004) ; (Fadda *et al.*, 2008)). Pour la végétation, un effet de lisière se fait seulement ressentir dans les trois premiers mètres du transect à partir de la bordure avec la pseudo-steppe où 60 % des espèces de la steppe ont colonisé cet espace, mais en 30 ans !

• Identification de l'écosystème de référence

Sur les 23 charbons identifiés, aucun ne correspond clairement à l'espèce dominante des vieilles forêts (> 200 ans) en climat méditerranéen (*Quercus ilex*) dans les situations sans traces d'occupation humaine. A la fin du Néolithique, on peut constater un accroissement du régime des incendies vraisemblablement corrélé avec une exploitation humaine plus importante. Les espèces brûlées correspondent aux espèces de garrigues avec *Phillyrea* sp. et *Prunus* sp. Dès l'époque antique et jusqu'à la période moderne, la présence de charbons de bois d'arbres est corrélée avec leur utilisation pour la construction de bergeries et de cabanes (Henry *et al.*, 2010). En revanche, les emplacements sans traces d'occupation humaine sont caractérisés par des espèces de milieux très ouverts (*Lavandula* sp. *Thymus* sp.). En conclusion, au Néolithique, l'homme s'installe dans une végétation de type « steppe arborée » ou de *matorral* et l'impact de ses brûlis et de la création d'un pâturage itinérant aura pour conséquence un fort défrichement des espèces arbustives et la mise en place de la végétation herbacée qui perdure encore jusqu'à nos jours. Les rares traces de ligneux présents semblent plus être corrélées avec les constructions humaines et l'utilisation pour le bois de chauffage. Ce bois aurait ainsi une origine exogène à la plaine dès l'Antiquité (figure 6). La végétation pseudo-steppique de la plaine de Crau n'est donc pas un écosystème originel et stable au sens de (Clements, 1917), il n'est cependant pas issu non plus d'une antique vieille forêt qui aurait été défrichée par l'homme au Néolithique. Depuis plusieurs millénaires les interactions entre le pâturage ovin récurrent, le sol oligotrophe et le climat méditerranéen ont ainsi permis la constitution actuelle de la végétation

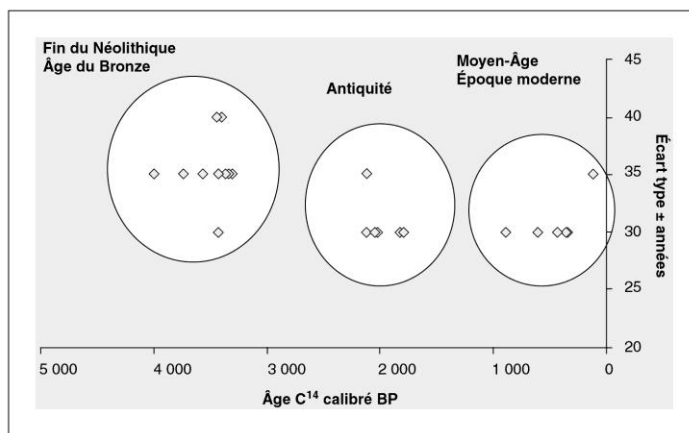


Figure 6. Distribution temporelle des datations des 23 charbons échantillonnés dans la pseudo-steppe de Crau ([Henry et al., 2008]) modifié.

de la pseudo-steppe. Cette dynamique sur le très long terme pourrait ainsi expliquer la très faible résilience de la végétation steppique après une perturba-

tion de type cultural. Les « coussouls » de Crau seraient donc le pendant au niveau herbacé des forêts matures au niveau forestier.

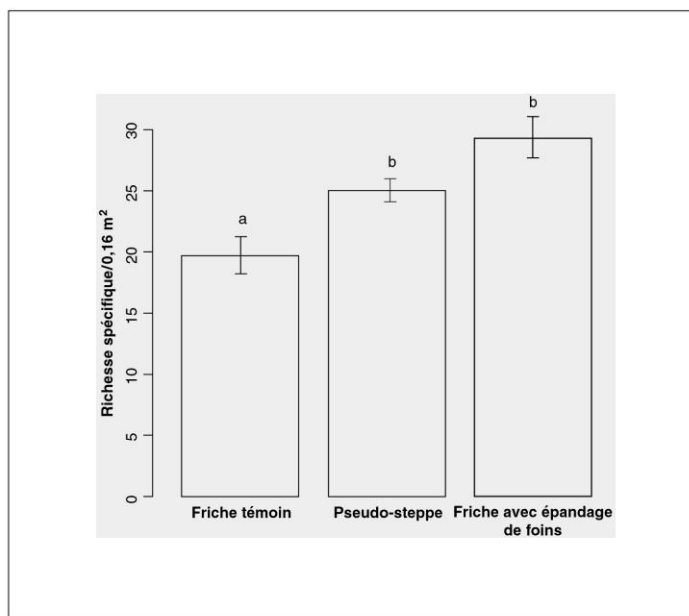


Figure 7. Richesse spécifique moyenne une année après l'épandage de foin de pseudo-steppe sur la friche avec pâturage ([Coiffait et al., 2008]) modifié.

Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $p < 0,001$ ($n = 12$).

• Impacts des opérations de restauration

Dès la première année de suivi, nos résultats ont montré une augmentation significative de la richesse en espèces des quadrats (Coiffait et al., 2011a) où avait été épandu le foin de même qu'un changement de composition permettant l'installation de nombreuses espèces de la pseudo-steppe (figure 7). Cependant, si ces résultats sont particulièrement encourageants pour les espèces annuelles, ce n'est pas le cas des espèces pérennes dominantes (*Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris* notamment) qui n'ont pas été transplantées par cette méthode faute d'une production de graines suffisante et accessible lors du passage des aspirateurs (début juillet 2006, lors du pic de fructification des espèces steppiques).

En conséquence, ces deux espèces dominantes ont été semées en mélange avec le trèfle souterrain dont les propriétés pour couvrir le sol et capter l'azote atmosphérique de l'air sont bien connues. Entre 2008 et 2009, nos résultats ont montré que ces espèces semées se sont bien implantées dans les friches. De plus, le pâturage a eu une action favorable sur le brachypode qui couvre plus le sol par rapport aux exclos non pâturés (figure 8). L'action du semis du mélange sur la richesse en espèces présentes spontanément dans la friche ne montre pas de différences significatives avec le traitement labouré sans semis. Mais une augmentation significative de la richesse en espèces végétales est cependant mesurée avec ce traitement par rapport à la zone de friche pâturée sans aucun traitement qui sert de témoin.

Au niveau de la composition, les zones semées et pâturées avec le mélange sont différentes des autres zones traitées avec notamment des plantes de la famille des Poacées présentes également dans la pseudo-steppe (*Lolium perenne*, *Catapodium rigidum*, *Bromus hordeaceus*, *Taeniatherum caput-medusae*) et donc capables de coloniser spontanément cet espace sous l'action des espèces structurantes semées et du pâturage.

Au niveau des coléoptères, la remise en place de la couverture de galets et l'exclusion du pâturage dans la friche ont permis une augmentation significative de la densité des coléoptères (figure 9) mais non de leur richesse (Blight et al., 2011). Ces résultats confirment une étude précédente qui montrait une forte inertie des changements de la richesse des assemblages de coléoptères en l'absence de pâturage (Fadda et al., 2008).

Pour le transfert de sol effectué au printemps 2009, les relevés effectués

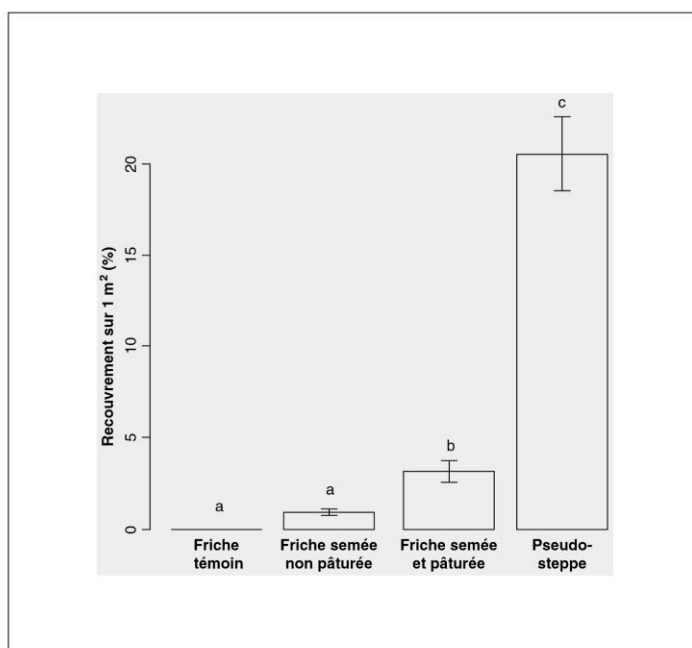


Figure 8. Recouvrement moyen du brachypode un an après son semis dans la friche avec pâturage ([Coiffait *et al.*, 2001b] modifié).

Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $p < 0,001$ ($n = 30$).

un an après montrent une augmentation significative de la richesse en espèces par rapport à la friche témoin sans épandage mais aussi par rapport à la steppe témoin (figure 10). Cette augmentation correspond à la présence non seulement de nombreuses espèces annuelles contenues dans la banque de graines du sol initial de la steppe qui germent suite à la perturbation intense résultant de l'épandage mais aussi et encore des espèces adventices présentes dans la banque de graines du verger abandonné. Cela explique donc la richesse supérieure du traitement avec épandage du sol par rapport à la pseudo-steppe témoin où ces espèces ne sont pas présentes et dont la végétation demeure dominée par certaines pérennes comme le brachypode rameux. Il est à noter que, comme pour le transfert de foin, ces espèces n'ont pas repris ni à partir de germinations, ni à partir de multiplications végétatives bien que l'épandage de sol ait été réalisé immédiatement après la suppression de la couche supérieure de sol du site donneur.

Discussion générale

Des impacts contrastés des phases culturelles sur la biodiversité de la pseudo-steppe

Nos résultats ont montré un impact indéniable des phases culturelles non seulement sur la richesse en espèces de la végétation steppique mais également sur sa composition. Trente ans après l'abandon des cultures et même après une reprise immédiate du pâturage traditionnel, la végétation des anciennes cultures reste plus pauvre et plus banale que celle de la pseudo-steppe. Les assemblages de coléoptères terricoles montrent un résultat inverse pour la richesse, mais, dans les deux cas, les espèces les plus rares et les plus typiques de la pseudo-steppe disparaissent au profit de peuplements plus cosmopolites. Ces résultats montrent l'intérêt de suivre plusieurs compartiments de la biodiversité pour une

meilleure estimation des réponses du vivant aux perturbations.

Une très faible résilience de la végétation pseudo-steppique face aux perturbations exogènes

Ces résultats montrent également la très faible résilience naturelle de la végétation steppique après une phase culturale. Même si celle-ci a entraîné une augmentation de la fertilité du sol encore perceptible 30 ans après l'abandon (teneurs en phosphore et potassium notamment), les changements d'habitats ne sont cependant pas les seuls en cause pour expliquer l'absence de régénération spontanée de la végétation pseudo-steppique. Cette faible résilience pourrait ainsi être expliquée par les stratégies des espèces qui composent la végétation steppique. En effet, nous émettons ici l'hypothèse que ce sont les espèces tolérantes, adaptées aux stress (déficit hydrique) et aux perturbations intermédiaires récurrentes (pâturage ovin de parcours) mais peu productives qui ont des graines qui restent peu viables dans le sol et sont peu transportées par le vent. Cette hypothèse demande cependant maintenant à être testée par des expériences d'enfouissement et de piégeages aériens des graines. La présence d'une matrice de végétation pseudo-steppique et/ou de morceaux de pseudo-steppes reliques est donc de peu d'utilité pour accélérer la régénération de la végétation steppique et de son entomofaune. Il faut ainsi au minimum plusieurs dizaines d'années pour que plus de la moitié seulement des espèces steppiques colonise uniquement la bordure des anciennes cultures ([Buisson and Dutoit, 2004] ; [Buisson *et al.*, 2006]).

La pseudo-steppe de Crau : un vieil écosystème modelé par l'homme

La très faible résilience de certaines communautés végétales a cependant déjà été identifiée pour les communautés forestières (Plue *et al.*, 2008) mais également pour la pseudo-steppe de Crau où les impacts des pratiques d'élevage lors de la période antique et notamment de la concentration des troupeaux dans les bergeries sont encore perceptibles dans la composition chimique du sol, sa banque de graines et la végétation exprimée 1 500 à 2 000 ans après leur abandon (Henry, 2009). Nos investigations en paléoécologie confirment l'ancienneté de la végétation herbacée de type

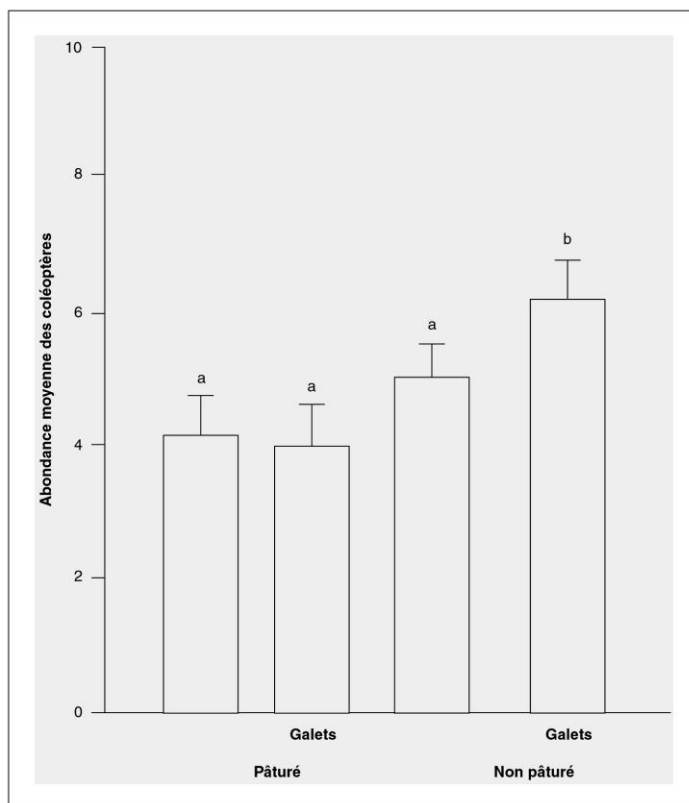


Figure 9. Abondance moyenne des coléoptères avec ou sans remise en place des galets et avec ou sans pâturage dans la friche ([Fadda *et al.*, 2007] modifié).

Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $p < 0,05$ ($n = 12$).

pseudo-steppique qui peut au moins être datée de 5 000 à 6 000 ans BP et résulterait de l'exploitation d'une végétation de type *matorral* à la fin du Néolithique. Cette ancienneté renforce la fragilité de la végétation par rapport à toute autre perturbation que celle avec laquelle elle a « coévolué » (le pâturage ovin depuis au moins 2 000 ans). En effet, bien que la physionomie de cette végétation soit restée herbacée au fil des siècles, sa composition a vraisemblablement changé permettant la constitution de vieilles prairies ou prairies matures. Celles-ci sont composées de nombreuses espèces annuelles mais dominées par une espèce pérenne, le brachypode rameux, qui prendrait ici la place en écosystème prairial des ligneux dits « climaciques » (*Q. ilex*, *Quercus pubes-*

cens) pour les écosystèmes forestiers méditerranéens (Gaillard *et al.*, 2009).

Comment restaurer un écosystème culturel ?

À l'image de nombreuses steppes semi-arides d'Afrique du Nord (Le Houérou, 1995), la végétation de la plaine de Crau n'est pas un écosystème originel ou « climacique », ce qui explique d'autant plus sa faible résilience naturelle qui ne conduira pas spontanément à l'écosystème de référence choisi. Celui-ci correspond plutôt à un vieux agro-écosystème qui a évolué sous la récurrence de pratiques pastorales traditionnelles durables puisque la pression de pâturage actuelle est comparable à celle qui était pratiquée par les bergers romains il y a deux

millénaires (Badan et Brun, 1995). La pseudo-steppe de Crau constitue également un écosystème culturel au sens de (Clewett et Aronson, 2010) qui nécessite donc la mise en place d'opérations de réhabilitation et/ou de restauration active pour le remettre sur la trajectoire lui permettant de retrouver son intégrité écologique passée malgré les incertitudes qui pèsent encore sur la faisabilité de telles opérations tant en termes de connaissances scientifiques que de techniques en ingénierie écologique (Dutoit *et al.*, 2008).

Les principaux seuils d'irréversibilité à la résilience spontanée de la végétation steppique après des phases culturales consistent en la destruction de cette végétation sur de grands espaces (1 500 hectares au total), une augmentation de la fertilité chimique des parcelles, mais aussi la colonisation de ces espaces par de nombreuses espèces adventices cosmopolites. La restauration de la végétation pseudo-steppique, voire des assemblages de coléoptères, passe donc par le forçage des processus de dispersion afin d'amener les graines et les clones des espèces steppiques sur les anciennes cultures (transfert de foin ou de sol) mais également de limiter la couverture des espèces adventices sur les anciennes cultures par des semis d'espèces couvrantes. Le transfert de sol et le transfert de foin montrent de très bons résultats pour restaurer une partie de la composition végétale typique de la pseudo-steppe, notamment pour les espèces annuelles. Ces résultats ont cependant été obtenus sur le très court terme et des bilans réguliers devront donc maintenant être effectués au moins tous les 5 ans.

Le transfert de sol n'est cependant pas en soi une opération de restauration puisque la pseudo-steppe du site donneur est détruite. Il reste donc maintenant à étudier la possibilité de transférer des plaques ou « carpettes » de tailles et d'espacements différents afin de tester non seulement leur rôle de « greffon » ou de « nucleus » via la colonisation spontanée à partir des bordures des carpettes transplantées. Mais il faudra aussi étudier la « cicatrisation » là où les carpettes de pseudo-steppe auront été prélevées. Cette technique reprend ainsi les résultats de la remise en place de petites surfaces couvertes de galets, là où ils avaient été initialement épierrés pour les cultures, et qui montraient une augmentation de la densité des coléoptères dès la quatrième année après la mise en place du protocole expérimental. Il est donc possible d'envisager des opérations de restauration sur de petites

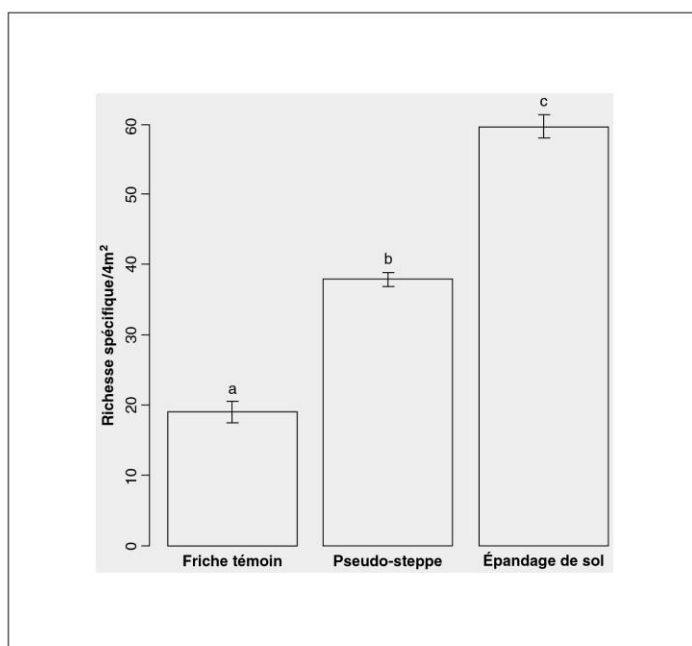


Figure 10. Richesse spécifique moyenne une année après l'épandage de sol de pseudo-steppe sur la friche avec pâturage.

Des lettres différentes indiquent une différence significative au seuil $p < 0,001$ ($n = 18$).

surfaces spatialement fonctionnelles pour réduire les coûts de telles interventions.

Quel transfert des résultats pour les steppes d'Afrique du Nord ?

Les opérations de transfert de sol ou de carottes de steppe représentent bien évidemment un coût économique élevé et ne doivent être envisagées que dans le cadre d'une restauration sur de petites surfaces d'un agro-écosystème à haute valeur patrimoniale, comme dans le cas d'un accident technologique, suite à la fuite d'un oléoduc par exemple. Ces opérations ne sont bien évidemment pas transposables pour la restauration des vastes espaces de steppe semi-arides nord-africaines ([Aronson *et al.*, 1993] ; [Pontanier *et al.*, 1995]) où devront être privilégiés à l'image de nos résultats, des transferts de foin à partir de zones non dégradées et des semis d'espèces couvrantes, si possible les espèces pérennes dominant les steppes non dégradées. Enfin, il semble que ce soit la combi-

son de ces deux pratiques qui offrirait les meilleurs résultats au niveau à la fois de la réhabilitation d'une partie de la composition spécifique de la végétation steppique (espèces annuelles notamment) mais également de sa structuration par l'implantation d'espèces dominantes qui structureront la communauté et seront en mesure de créer des microsites favorables à l'installation d'autres espèces steppiques via leur transport dans la toison ou le système digestif des herbivores domestiques utilisés pour le pâturage de parcours. Nos premiers résultats de semis de brachypodes confirment ainsi la faisabilité de son implantation par des moyens mécaniques, mais son action sur une accélération de la colonisation des friches par les espèces typiques de la pseudo-steppe semble nécessiter plusieurs années. Pour accélérer ce processus, des opérations d'étrépage du sol (pour réduire la fertilité du sol et le stock de graines d'espèces adventices) ont été effectuées en 2009 ainsi que des opérations de transfert de foin là où les brachypodes semés étaient déjà bien implantés. Nos premiers résultats montrent une action indéniable de l'étrépage

sur la réduction du nombre d'espèces d'adventices issues de la banque de graines du sol (comme sur le chénopode blanc par exemple) mais le rôle facilitant du brachypode sur l'implantation des graines transférées par le foin demande encore à être confirmé sur le moyen terme (Coiffait *et al.*, 2011b).

Conclusion

Dix années de recherche sur la végétation pseudo-steppique de la plaine de Crau ont permis d'identifier les principaux impacts de sa dégradation par des phases culturelles, l'origine de la mise en place de cet écosystème et des résultats encourageants en matière de restauration. Outre de nombreuses études complémentaires, notamment sur le rôle des aspects paysagers dans la dynamique spontanée de la végétation des anciennes cultures et du mixage de certaines pratiques de restauration (semis des espèces pérennes dominantes puis épandage du foin quelques années après), la validation des résultats passe encore par le suivi à long terme des protocoles testés et leur transfert lors d'opérations de réhabilitation ou de restauration sur de grandes surfaces avec des moyens d'ingénierie écologique adaptés aux pays en développement. C'est ce rôle qui devrait être joué au travers de la mise en place d'un site atelier dans la plaine de Crau, véritable « plate-forme expérimentale » pour des recherches sur la réhabilitation et/ou restauration des espaces de parcours steppique. ■

Remerciements

Nous remercions particulièrement le CEEP-Ecomusée de Crau et la Réserve naturelle des Coussouls de la Crau pour leur autorisation d'accès aux sites d'études ainsi que les bergers, éleveurs et propriétaires privés. Nos remerciements vont également aux sociétés GRT/GAZ, SAGESS, Gagneraud Constructions et CDC-Biodiversité pour le financement d'une partie des expérimentations. Nos travaux ont également pu être réalisés dans le cadre de différents programmes du ministère de l'Ecologie, de l'Énergie, du Développement durable et de la Mer, programme « Espaces protégés » (2001-2006) ainsi que de l'Institut d'Ecologie et Environnement du CNRS (INEE), programmes « Ingéco » (2007-2009) et Ingécotech (2010-2011).

Références

- Aronson J, Floret C, Le Floc'h E, Ovalle C, Pontanier R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems of arid and semiarid lands. I. A view of the south. *Rest Ecol* : 8-17.
- Badan O, Brun JP, Congès G. 1995. Les bergeries romaines de La Crau d'Arles. *Gallia* 52 : 263-310.
- Blight O, Fadda S, Orgeas J, Ponel P, Buisson E, Dutoit T. 2011. Using stone cover patches and grazing exclusion to restore ground-active beetle communities in a pseudo-steppe. *J Insect Cons* (in press).
- Blondel J, Aronson J, Bodiou JY, Bœuf G. 2010. *The Mediterranean Basin - Biological Diversity in Space and Time*. Oxford : Oxford University Press.
- Buisson E, Dutoit T, Torre F, Römermann C, Poschlod P. 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agr Ecosys Envir* 115 : 6-14.
- Buisson E, Dutoit T, Roche P, Duhem C, Campagne P, Tatoni T. 2009. A cultural landscape of southern France: the plain of La Crau. In : Krzywinski K, O'Connell M, Küster H, eds. *Cultural landscapes in Europe: Fields of Demeter, Haunts of Pan*. Bremen : Aschenbeck Media.
- Buisson E, Dutoit T. 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecol* 174 : 371-84.
- Buisson E, Dutoit T. 2006. Creation of the Natural Reserve of La Crau: implications for the creation and management of protected areas. *J Env Manag* 80 : 318-26.
- Clements FE. 1917. *Plant succession: An Analysis of the development of vegetation*. Washington : Carnegie Institution.
- Clewett AF, Aronson J. 2010. *Restauration écologique: principes, valeurs, et structuration d'une profession émergente*. Arles : Actes Sud.
- Coiffait C, Buisson E, Dutoit T. 2008. Restauration écologique en plaine de Crau. Adaptation de la méthode du transfert de foins. In : Bonis A, eds. *Actualité de la recherche en écologie des communautés végétales*. Paris : Editions Tec & Doc, Lavoisier.
- Coiffait C, Buisson C, Dutoit T. 2011a. Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soils disturbed by pipeline construction. *Rest Ecol* 19 : 214-22.
- Coiffait C, Buisson E, Dutoit T. 2011b. Hay transfer and sowing structuring species: two complementary ecological engineering techniques to restore dry grassland communities. *Procedia Environmental Sciences* (in press).
- Devaux JP, Archiloque A, Borel L, Bourrelly M, Louis Palluel J. 1983. Notice de la carte phytosociologique de la Crau. *Biol Ecol Med* 10 : 5-54.
- Dutoit T, ed. 2004. *Recherches scientifiques dans la plaine de Crau* (Bouches-du-Rhône, France). *Ecol Med NS* 30 : 1-132.
- Dutoit T. 2010. In memoriam, le Coussoul de Crau. *Courrier de l'Environnement de l'INRA* ; 58 : 37-44.
- Dutoit T, Buisson E, Henry F, et al., 2008. Restauration de la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, France) : l'incertitude scientifique face aux besoins de l'ingénierie écologique. In : Allard P, Fox D, Picon B, eds. *Incertain et Environnement : La Fin des Certitudes Scientifiques*. Aix-en-Provence : Edisud.
- Dutoit T, Rey F. 2009. Écologie de la restauration et ingénierie écologique : enjeux, convergences, applications. *Ingénieries EAT NS* : 1-171.
- Dutoit T, Sabatier M. 2010. Écologie de la restauration. De la recherche aux pratiques : enjeux et réalités. *Espaces Naturels* 29 : 20-33.
- Etienne M, Aronson J, Le Floc'h E. 1998. Abandoned lands and land use conflicts in Southern France. *Ecol Stud* 136 : 127-40.
- Fadda S, Orgeas J, Ponel P, Buisson E, Dutoit T. 2007. Past cultivation as a driving factor for the organisation of dry grassland beetle communities (plain of La Crau, Bouches-du-Rhône, France). *Env Cons* 34 : 132-9.
- Fadda S, Henry F, Orgeas J, Ponel P, Buisson E, Dutoit T. 2008. Consequences of the cessation of 3 000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle communities. *C R Biol* 331 : 532-46.
- Gaillard MJ, Dutoit T, Hjelle K, Koff T, O'Connell M. 2009. European cultural landscape - insights into origins and development. In : Krzywinski K, O'Connell M, Küster H, eds. *Cultural landscapes in Europe: Fields of Demeter, Haunts of Pan*. Bremen : Aschenbeck Media.
- Grove AT, Rackham O. 2001. *The nature of Mediterranean Europe: An Ecological History*. Yale : Yale University Press.
- Henry F. 2009. *Origine et dynamique à long terme d'un écosystème herbacée pseudo steppe : le cas de la plaine de La Crau* (Bouches-du-Rhône, France). Thèse de doctorat en sciences, université Paul Cézanne, Marseille.
- Henry F, Talon B, Dutoit T. 2008. Origine de la végétation d'une steppe méditerranéenne (La Crau, Bouches-du-Rhône, France) : premiers éléments de réponse grâce à la pédoanthracologie. In : Bonis A, eds. *Actualité de la recherche en écologie des communautés végétales*. Paris : Editions Tec & Doc, Lavoisier.
- Henry F, Talon B, Dutoit T. 2010. The age and history of the French Mediterranean steppe vegetation revisited by soil wood charcoal analysis. *The Holocene* 20 : 25-34.
- Kiehl K, Kirmer A, Donath TW, Rasran L, Hölzel N. 2010. Species introduction in restoration projects - Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic Appl Ecol* 11 : 285-99.
- Le Houérou HN. 1995. Considérations biogéographiques sur les steppes arides du Nord de l'Afrique. *Sécheresse* 6 : 167-82.
- Médail F, Quézel P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Ann Missouri Bot Gard* 84 : 112-27.
- Molinier R, Tallon G. 1950. La végétation de La Crau (Basse-Provence). *Rev Gen Bot* 56 : 1-111.
- Muller S, Dutoit T, Alard D, Grevilliot F. 1998. Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. *Rest Ecol* 6 : 94-101.
- Plue J, Hermy M, Verheyen K, Thuillier P, Saguez R, Decocq G. 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Lands Ecol* 23 : 673-88.
- Pontanier R, M'Hiri A, Akrimi N, Aronson J, Le Floc'h E. 1995. *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défilé? Montrouge* (France) : John Libbey Eurotext.
- Römermann C, Dutoit T, Poschlod P, Buisson E. 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biol Cons* 121 : 21-33.
- Thinon M. 1992. *L'analyse pédoanthracologique. Aspects Méthodologiques et Applications*. Thèse de doctorat ès-sciences, Université Paul Cézanne, Marseille.

Annexe 2 : Article « Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction »

Restoration Ecology

THE JOURNAL OF THE SOCIETY FOR ECOLOGICAL RESTORATION INTERNATIONAL

RESEARCH ARTICLE

Hay Transfer Promotes Establishment of Mediterranean Steppe Vegetation on Soil Disturbed by Pipeline Construction

Clémentine Coiffait-Gombault,^{1,2} Elise Buisson,¹ and Thierry Dutoit¹

Abstract

The Coussouls de Crau Nature Reserve is a xeric steppe providing a habitat for remarkable animals. Over the past centuries, this steppe has been partly destroyed and fragmented and has been reduced to 9,500 ha out of the 55,000 ha existing before the 16th century. Although this ecosystem is protected, 23 ha of natural habitat were nonetheless destroyed in 2006 during the construction of an underground pipeline. To mitigate potential future damage, an original experiment in restoration ecology was adapted and tested: the technique of hay transfer. The objective of this experiment was to find ways of accelerating steppe vegetation colonization on the soil over the buried pipelines by the reintroduction of steppe species. A factorial experiment was set up to test the effects of habitat characteristics, grazing, and hay transfer. The results obtained for 3 years

after the experimentation setup are conclusive in favor of using hay transfer for the restoration of Mediterranean steppe ecosystem. Hay transfer has significantly increased the species richness on restored areas and has allowed the reintroduction of some typical steppe species. Among these species, we found a wide variety of annual grasses which play a key role in the recovery of steppe vegetation and provide food for sheep flocks. Sheep herding must be maintained during the ecological restoration of the herbaceous steppe community, because grazing significantly increases species richness on restored areas without changing species assemblies.

Key words: diaspore transfer, herbaceous ecosystems, Mediterranean community, plant material transfer, sheep grazing, species richness.

Introduction

In the past centuries, a lot of herbaceous ecosystems, including steppes, have been damaged, fragmented, or have disappeared as a result of industrialization, agricultural intensification, or changes in agricultural practices (Bakker & Berendse 1999; Bischoff 2002; Burnside et al. 2002; Poschlod & Biewer 2005; Buisson & Dutoit 2006). These ecosystems are in many cases species-rich habitats (Liebrand & Sykora 1996; Alard et al. 2005), and these changes have a detrimental impact on botanical diversity (Rasran et al. 2006; Edwards et al. 2007) and induce a decline in many vertebrate and invertebrate species (Dupré & Diekmann 2001; Cremene et al. 2005).

The steppe of La Crau, with its geographical situation in southern Mediterranean France, its flat topography and a climate favorable to cultivation, has not escaped these changes in land-uses which have led to the destruction of 5/6 of this steppe area (Buisson & Dutoit 2006). As for

a lot of herbaceous ecosystems which have been subjected to intensive agriculture, the characteristic plant species of this fragmented and disturbed steppe have not recolonized it, even 30 years after the cessation of disturbance and after the restoration of traditional grazing systems (Bischoff 2002; Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006). Grazing restoration is an important factor for this ecosystem shaped by migrant sheep grazing for 5,000 years (Henry et al. 2010). Grazing has selected leaf, flower, and fruit consumption (Peco et al. 2006), and indirect effects induced are changes in the light environment of seeds and the regulation of plant interactions such as competition or facilitation (Dobarro et al. 2009). Grazing modifies ecosystem functioning: vegetation equilibrium can be disturbed by changes in management or in grazing intensity (Somodi et al. 2004) and therefore induce changes in environmental factors such as topsoil, hydrology or litter (Jeddi & Chaieb 2009), and animal community composition (Mouissie et al. 2008).

Other disturbances can affect this type of ecosystem by influencing species richness through competitive relationships between species, and by changing spatial heterogeneity and habitat conditions (Dupré & Diekmann 2001). Germination successes including seed production (period, quantity) and seed dispersion (type, distance), installation and survival of

¹ Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR CNRS/IRD), IUT, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, site Agroparc BP 1207, 84 911 Avignon cedex 09, France

² Address correspondence to C. Coiffait-Gombault, email clementine.coiffait@univ-avignon.fr
© 2010 Society for Ecological Restoration International
doi: 10.1111/j.1526-100X.2010.00706.x

steppe plant species, in particular stress tolerant species, are limited and are controlled by environmental factors, constraints, or filters (Fagan et al. 2008). The type and the level of disturbances have a greater or lesser impact on (1) abiotic filters, such as climate, physical–chemical soil properties, landscape structure, and/or on; (2) biotic filters (Coulson et al. 2001; Rasran et al. 2006; Fagan et al. 2008) derived from species interactions. In spite of this and of its protected area status, La Crau is still subjected to damage. In particular, in 2006, the building of an underground pipeline destroyed 23 ha of the Natural Reserve des Coussouls de Crau. Although it was documented that steppe vegetation was not resilient on the pipeline built in 1970, this construction was inevitable within the framework of national strategic planning. Digging to install underground pipelines disturbs the soil structure by mixing the different soil horizons which can alter surface characteristics in particular the physical, chemical, and biological properties that influence viable seed densities, promote ruderal species establishment (DeFalco et al. 2009), or limit germination (Bochet & Garcia Fayos 2004).

As part of the mitigation measures during the construction, the topsoil was removed and stock-piled in order to save the seed bank. It was planned to spread the topsoil back on top at the end of construction before the autumn rains. However, construction work lasted longer than planned and the topsoil was spread back too late, just before winter and long after the first autumnal rains. This measure was thus not sufficient to improve plant community resilience because, as for many grasslands and steppes, the seed bank is mainly transient or of short-term persistence and cannot survive long periods of intensive disturbance (Bischoff 2002; Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006; Rasran et al. 2006). Moreover reinstallation from soil seed bank alone is often limited (Burnside et al. 2002) and insufficient in itself.

Most of the time, in terrestrial restoration, experiments have mainly focused on manipulating species interactions. Commercial seed mixtures are often used in vegetation restoration measures; they often mainly consist of species and varieties of non-local provenance (Liebrand & Sykora 1996). Genetic integrity and regional biodiversity are very important in restoration projects according to Society for Ecological Restoration (SER) guidelines (Clewett et al. 2005); we therefore wanted to focus our effort on reintroducing a maximum of characteristic steppe species. Kiehl et al. (2010) have inventoried the principal techniques for restoring plant communities with local target species in Europe. These techniques include seeding of site-specific seed mixtures (Lindborg 2006), transferring turves or seed-containing soil (Bullock 1998), transferring seed-enriched chaff, threshing and brush-harvesting (Losvik & Austad 2002), transferring fresh seed-containing hay (Patzelt et al. 2001; Klimkowska et al. 2009), and transferring raked material and vacuum harvesting (Riley et al. 2004).

Hay transfer is an ancient agricultural technique (Hölzel & Otte 2003) used in ecological restoration in North America (Graf & Rochefort 2008) and in temperate Europe on calcareous grasslands (Kiehl & Wagner 2006), on chalk grasslands (Edwards et al. 2007), on magnesian limestone grasslands

(Riley et al. 2004), on wet and flood meadows (Poschold & Biewer 2005; Donath et al. 2007), and on fen grasslands (Rasran et al. 2006). Hay transfer is a solution adapted for the restoration of an ecosystem that cannot regenerate by means of seed banks or with a limited seed dispersal capacity especially for dry grasslands (Hölzel & Otte 2003; Donath et al. 2007; Klimkowska et al. 2009; Kiehl et al. 2010), but it has never been tested in dry or arid open landscapes. Hay contains a significant amount of viable seeds which allow species reestablishment (Rasran et al. 2006). Hay litter improves hygrometric conditions and reduces temperature variations (Eckstein & Donath 2005); it helps to break seed physical dormancy (Eckstein & Donath 2005); it extends germination periods (Donath et al. 2007), and moisture and temperature improvement conditions are crucial factors for successful seedling recruitment (Bissels et al. 2006).

For these reasons and because of the existence of large areas of undisturbed steppe (9,500 ha) in the plain of La Crau, this technique was tested for the first time in a Mediterranean dry grassland on areas disturbed by pipeline construction. During this operation, in order to achieve an optimum protocol for ecological restoration, soil changes were measured and grazing effects were analyzed.

Methods

Study Area

The steppe of La Crau is located in South–Eastern France (43°31'N, 4°50'E), between the Rhône Delta and the Berre lagoon on the former delta of the Durance River (50,000 ha) formed during the Paleolithic. This steppe is characterized by vegetation tolerant of the dry Mediterranean climate (yearly precipitation: 500–600 mm) with a high-frequency wind regime (average: 334 days/year) and particular soil conditions. The topsoil is covered by 50% of stones and the substratum is an impermeable 1–5 m-thick conglomerate layer, made of a calcareous matrix, which prevents roots from accessing groundwater (Buisson & Dutoit 2006). Since the Neolithic, the vegetation of this fossil delta has been subjected to sheep grazing (Henry et al. 2010). Vegetation is principally composed of *Brachypodium retusum* (Poaceae) and *Thymus vulgaris* (Lamiaceae) which represents 50% of the total herbaceous biomass of the steppe (Buisson et al. 2006; Fadda et al. 2008). Today, this steppe has been reduced to 9,500 ha, broken up into 15 pieces of land, the largest of which is 6,500 ha (Buisson et al. 2006) and which is where our experiment was set up.

Protocol

Experimental Setup. The experiment was set up in November 2006 at three replicate sites: North Petit Carton (A), South Petit Carton (B), and Grand-Abondoux (C). Each replicate is composed of one area of steppe used as a control (S for steppe), and one 10-m wide area altered by the building of the pipeline (P for pipeline) (Fig. 1).

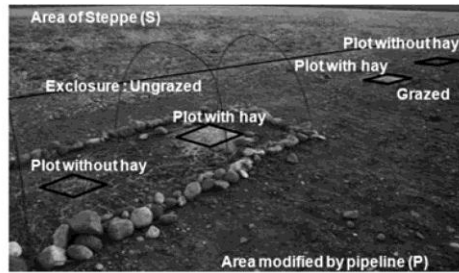


Figure 1. Experimental unit consisting of two plots in an area altered by pipeline construction.

At each site and in each area, four experimental units were set up, each separated by 30 m. Each unit was composed of two plots: one exclosure (g) and one grazed plot (G for grazing), each measuring 1.5 m × 3 m. Each plot was divided into two 1.5 m × 1.5 m subplots: in one subplot hay transfer was tested and the other served as a control where no treatment was applied (Fig. 1).

Hay Transfer. Although hay transfer is already used in ecological restoration in other ecosystems, it had to be adapted to this particular Mediterranean environment. Hay harvesting had to be carried out manually in this xeric environment where the high rate of stones covering the soil (>50%) prevents mechanical mowing and where plant species produce few seeds because most of the inflorescences are eaten by sheep in an overgrazed context. First, during three consecutive days at the beginning of July 2006, when the production of seeds is at a maximum, hay was collected on a donor site: a 3-ha steppe area which had not been grazed for 5 years, less

than 5.5 km from the three experimental sites, and on which species composition and species richness remain unchanged compared to the original steppe (Henry 2005). The potential steppe vegetation is thus the same, and the genetic integrity of the population is maintained as proposed by Walker et al. (2004). Hay was manually mown with a scythe, and then immediately collected by hand vacuum equipment to suck up leaves (Fig. 2a).

Initially, hay transfer was scheduled in September before the autumn rainfall necessary for the germination of Mediterranean species; but pipeline work took 2 months longer than expected; so the hay was dispersed after the end of pipeline construction, on 23 November 2006. For each subplot where hay was applied, 112 g of hay was applied on a 40 × 40 cm quadrat located in the center of each subplot (700 g/m²) (Fig. 2b). This weight is similar to the mass of hay dispersed during previous experiments in North Europe (Kiehl & Wagner 2006; Kiehl et al. 2006). A study testing the application of six different hay weights found that the highest weight (805 g/m²), containing the most species and viable seeds is the most appropriate for restoration (Kiehl et al. 2006).

To improve germination conditions the following procedures were carried out.

- (1) Before the dispersion of hay, soil was lightly harrowed in order to air it and allow better seed adherence. This was also done on subplots without hay transfer (control).
- (2) Quadrats receiving hay were watered (5 L/quadrat), before and after dispersion in order to help germination and allow better adherence of seeds to the soil. Subplots without hay transfer (control) were also watered.
- (3) During the first 5 months only, hay was covered with wire netting to reduce the loss of hay due to wind in the quadrats covered by hay only but not in the control quadrats where no hay was spread (Fig. 2c).

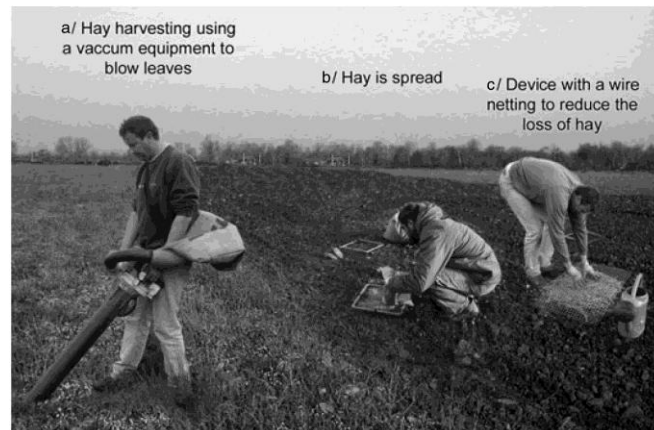


Figure 2. Principal protocol stages (hay harvesting and sowing).

Hay Composition. To find out the composition, richness, and species abundance in the hay, three 112 g samples were grown in a greenhouse. Each sample was sown in three trays of 42 × 27 cm on gauze-covered substrate composed 50% of potting soil and 50% of vermiculite. The trays were watered and sprinkled several times per week and regularly moved to obtain homogenous germination conditions. Fifteen days after sowing and every 2 weeks thereafter during 6 months, seedlings were identified weekly, counted, and extracted to avoid competition.

Vegetation Surveys. Vegetation surveys in the field were carried out in May 2007, 2008 and 2009 when a maximum of species can be identified (Casado et al. 1985). In each 40 × 40 cm quadrat, whether they received hay or not, percent cover of each species, percent covers of stones and bare ground, litter, lichens, and vegetation were assessed (quadrat total/year = 96). Mean vegetation height was also assessed in each quadrat (mean calculated out of five measures).

Soil Analyses

At the end of 2006, three soil samples of 200 g were collected from each of the two areas (steppe S, Pipeline P) at each of the three sites (A, B, C) to analyze physical and chemical properties (18 samples). Samples were dried and sieved (2 mm) to recover fine soil needed for granulometric (clay, fine and coarse silt, fine and coarse sand) and chemical analyses (C, N, C:N, pH, CEC, CaO, CaCO₃, K₂O, P, O.M.) following standardized methods (Baize 2000).

Statistical Analyses

A split-split-plot analysis of variance (ANOVA) followed by Tukey's tests were carried out (R statistical computing version 2.0.1, 2005) to determine the effects of hay dispersal and grazing on species richness during the 3 years. The different areas (steppe, pipeline), grazing (with grazing, without grazing), hay transfer (with hay, without hay), and survey years (2007, 2008, 2009) were treated as explanatory variables. Normality (Shapiro–Wilk test) and variance homogeneity (Levene test) were tested first.

To determine the effects of remodeling soil and explain vegetation composition using environmental variables, a principal component analysis (PCA) was performed. The PCA analyze combined (1) all environmental variables: granulometry, C, N, C:N, O.M., pH, CEC, CaO, CaCO₃, K₂O, P, percent cover of stones and bare ground and (2) vegetation variables: percent cover of vegetation, mean vegetation height. Normality of these variables was tested (Shapiro–Wilk test) and the significance of the data was also tested using Student's test with different areas (steppe, pipeline) as the explanatory variable.

A correspondence analysis (CA) was performed to describe vegetation composition using species presence/absence (Appendix S1) depending on treatments (steppe or pipeline, grazed or ungrazed, hay transfer or no hay) for 2007, 2008, and 2009 (288 points × 129 species).

Results

Soil Nutrient Status and Plant Community Characteristics Just After Disturbance

Steppe soils have a significantly lower pH and CaO and a significantly higher C:N than pipeline soils (Table 1; Fig. 3).

Figure 4 shows that the first PCA axis separates A samples from B and C samples. A samples (e.g. AP3, AP2) have higher concentrations in P, CaO, CaCO₃, pH, N, and K₂O and higher stone cover than B and C (e.g. CS1, CS3) samples which have higher C:N and vegetation cover. The second PCA axis separates pipeline sites (P) from steppe sites (S). Coarse sand contents are higher in pipeline soils (e.g. AP1, BP3, BP2)

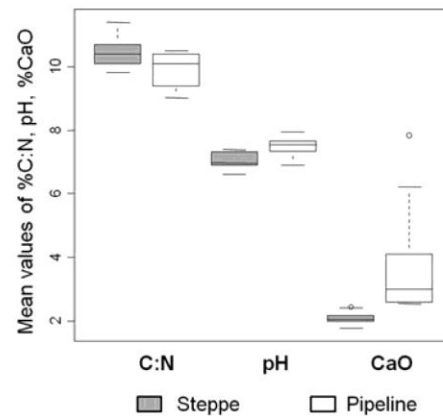


Figure 3. Mean values of C:N, pH, and CaO of steppe and pipeline soils ($N = 9$). Error bars show SE and points show extreme values.

Table 1. Results of student tests on physical and chemical properties of soil and environmental and vegetation data.

	<i>t</i>	<i>p</i> Value
Clay	1.171	0.261
Fine silt	-0.11	0.914
Coarse silt	-1.601	0.129
Fine sand	-1.751	0.099
Coarse sand	1.482	0.159
N	-0.452	0.659
C:N	-2.196	0.043
Organic matter	-1.648	0.119
pH	2.938	0.009
CaCO ₃	1.814	0.107
P	1.144	0.274
CEC	0.791	0.443
CaO	2.794	0.022
K ₂ O	-0.976	0.343
Vegetation cover	-1.305	0.21
Litter	0.055	0.956
Bare ground	0.611	0.55
Vegetation height	-3.107	0.007

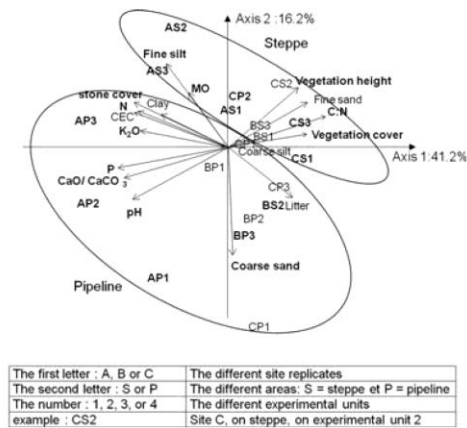


Figure 4. PCA on soil physical-chemical properties, environmental, and vegetation variables for the three sites in 2007 (18 points \times 13 variables).

than in steppe soils. Soil samples taken on steppe (e.g. AS2, AS3) have a higher proportion of fine silt and organic matter. Mean plant height is greatest on the steppe.

Species Richness

Overall, during the 3 years, species richness is significantly different between each treatment (Fig. 5): steppe versus pipeline, with hay versus without hay, and grazed versus ungrazed. For all treatments, species richness increases throughout the 3 years.

In the first year (2007), steppe quadrats, with hay and without hay, have significantly higher species richness than pipeline quadrats. Steppe with hay has significantly lower species richness than steppe without hay (Tukey's tests, $p < 0.01$). This difference disappears in subsequent years, with species richness greater on steppe with hay than without hay in 2008 and 2009 (Tukey's tests $p < 0.001$).

For the 3 years, species richness is significantly greater on pipeline quadrats with hay than pipeline quadrats without hay (Tukey's tests first year: $p < 0.01$, second year: $p < 0.001$, third year $p < 0.05$).

In 2007, grazing does not have a significant effect on species richness, but for the second and third year grazing has a significant positive effect on species richness of pipeline quadrats with hay.

Vegetation Composition Among the Different Treatments

CA results (Fig. 6) show three groups of quadrats defined by their species composition: (1) steppe quadrats (with and

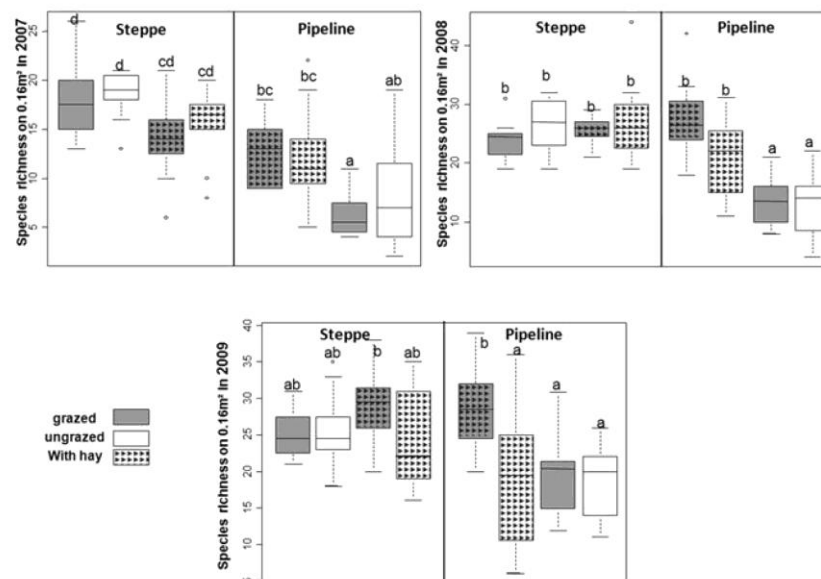


Figure 5. ANOVA performed on the mean plant species richness of the different treatments in 2007, 2008, and 2009. Significant differences ($p < 0.001$) are shown with letters only for 2009. Error bars show SE.

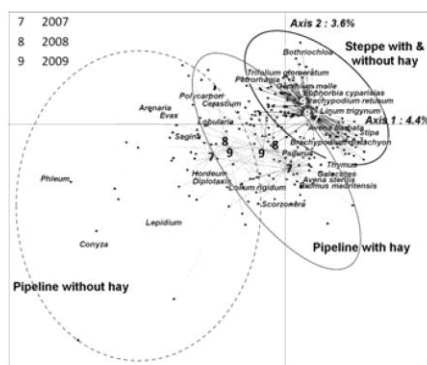


Figure 6. Correspondence analysis run on the vegetation matrix at the three sites in 2007 (7), 2008 (8), and 2009 (9) (288 points \times 149 species). The middle of the stars is the gravity center (7, 8, 9) linking to the points of its belonging class (sites).

without hay), (2) pipeline-with-hay quadrats and (3) pipeline-without-hay quadrats. Pipeline-with-hay quadrats are found between pipeline-without-hay quadrats on one side and steppe quadrats on the other (Fig. 6).

Steppe quadrat (with and without hay) species are relatively similar during the 3 years (2007, 2008, 2009). However, pipeline (with and without hay) quadrats have a different species composition between the first year, the second, and the third year.

There are not marked different vegetation compositions among the treatments with or without grazing.

Comparisons of Donor Site, Pipeline, Steppe, and Cultivated Hay Samples

Species on Donor Sites and Hay Samples. In 2007, 49% of the species are common to the donor site and the pipeline with hay, 59% in 2008 and 65% in 2009. As much as 58% species are common to the donor site and hay samples grown in greenhouse. In these 336 g of hay, 2529 seedlings grew and represented 63 species. The species which most sprouted in trays are some annual Poaceae: *Aegilops ovata* (575 seedlings), *Psilurus incurvus* (483), *Vulpia bromoides* (393), *Taeniatherum caput-medusae* (78), *Brachypodium distachyon* (69) and some perennial Poaceae: *Stipa capillata* (113), *Poa bulbosa* (102), *Dactylis glomerata* (89), one perennial Lamiaceae: *Thymus vulgaris* (74), and other forbs, such as *Silene gallica* (46), *Senecio vulgaris* (34), *Crepis foetida* (33), *Sonchus oleraceus* (33), *Galium murale* (29), or *Sherardia arvensis* (28).

A lot of Asteraceae are found only at the donor site such as *Andryala integrifolia* (found in 67% of the samplings carried out at the donor site [Henry 2005]), *Leontodon tuberosus* (100%), *Centaurea melitensis* (67%), *Carduus tenuiflorus* (67%), *Centaurea solstitialis* (17%). Other species

belonging to other families are present only on the donor site, such as *Euphorbia falcata* (Euphorbiaceae) (83%), *Neotostema apulum* (Boraginaceae) (17%), *Anthoxanthum odoratum* (Poaceae) (33%), *Biscutella laevigata* (33%) and *Sinapis alba* (33%) (Brassicaceae), *Trinia glauca* (Apiaceae) (17%), *Stellaria media* (Caryophyllaceae) (17%), *Convolvulus cantabricus* (Convolvulaceae) (17%), *Vicia lathyroides* (Fabaceae) (17%), *Teucrium chamaedrys* (17%), and *Calamintha nepeta* (17%) (Lamiaceae).

One species is detected only in trays: *Crassula tilae* (Crassulaceae). Two species (*Scorpiurus muricatus* and *Urospermum picroides*) are exclusively found on pipeline with hay; these species are annual. On pipeline without hay transfer, we found species growing only on this disturbed area belonging to different families, such as *Anagallis arvensis* (Primulaceae), *Phleum* sp. (Poaceae), *Foeniculum piperatum*, or *Torilis arvensis* (Apiaceae).

Characteristic Steppe Species. Some species grow exclusively on the steppe area (including donor site): *Brachypodium retusum* (Poaceae, appears on 85% of steppe samplings and 83% of donor site), *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae appears on 26% of steppe samplings), *Linaria arvensis* (Scrophulariaceae appears on 4% of steppe samplings and 33% of donor site samplings), *Ranunculus bulbosus* (Ranunculaceae, appears on 1% of steppe samplings and 50% of donor site samplings), and *Phlomis lychnitis* (Labiaceae appears 0.7% on steppe samplings).

Discussion

Soil Properties and Consequences for Restoration

Hay transfer is often used after topsoil removal (Patzelt et al. 2001; Kiehl & Pfadenhauer 2007; Kardol et al. 2009; Klimkowska et al. 2009); the latter reduces nitrogen mineralization and removes organic matter, or is accompanied by liming or hydrological interventions to slow down soil acidification (Bakker & Berendse 1999). In our study, few physical-chemical properties were changed by soil disturbance: significant changes were only measured for pH, C:N, and CaO. Indeed, different concentrations of these compounds and pH are observed in the plain leading to slightly different steppe vegetation composition (Römermann et al. 2005). A particular short vegetation facies called "tonsure" is established in patches on La Crau steppe where soil is more acidic and is associated with bryophytes, lichens, and characteristic vascular plants which are more acidophilous and xerophilous than other steppe species (Rieux et al. 1977).

Consequences of Hay Transfer for Steppe Community

As in a lot of ecosystems (Kiehl et al. 2006; Klimkowska et al. 2009), hay transfer on the pipeline has provided a successful restoration method for the steppe ecosystem with a significant increase in species richness 6 months after hay transfer and throughout the 3 years. More than an increase in total species

richness, this method has enabled the transfer of more typical steppe species than with natural dispersion processes by wind or animals (sheep, ants, rabbits, wild boars, etc.). In the first year, the experimental device to reduce hay loss by wind prevented some heliophilous species from germinating which explains the lower species richness on steppe with hay that year. This device did not have a long-term negative effect because species richness increased in subsequent years after removing this device.

The absence of some target species is often an issue in ecological restoration experimentation (Riley et al. 2004; Poschlod & Biewer 2005; Kiehl & Pfadenhauer 2007), even decades after restoration and although large populations may occur in adjacent reference sites (Bischoff 2002). The transfer of hay is a very efficient method to overcome dispersal limitation for plant species of target communities and to reduce competition by ruderals during the initial restoration phase because of the impact of hay layer which reduces bare soil surfaces available for ruderal plant seedlings (Kiehl & Wagner 2006).

As much as 58% of the donor site species were found in 336 g of hay coming from this site, and after 3 years, 65% of the donor site species were found on pipeline which received hay. Our results are comparable with those of Rasran et al. (2006) as they found that 41–72% of the species occurring in the aboveground vegetation were present as seeds in the hay and with the study by Patzelt et al. (2001) where, after 5 years, 70% of the species from the donor site had been transferred. These results are higher than those of Riley et al. (2004) for magnesian limestone grasslands where they harvested 50% of the species from the donor species and than the results of Donath et al. (2007) in floodplains which obtained hay containing between 20.8 and 61.2% of the species pool from donor sites. To improve our transferred species results, we should collect hay at several donor sites as in the studies of Patzelt et al. (2001) and Rasran et al. (2006) to increase the probability to harvest all target species and harvest two or three times (late spring, summer, late autumn) to avoid phenological bias. In our experiment, annual grass species are abundant in the hay which corroborates the study by Kardol et al. (2009) in which there was a large number of Poaceae seedlings in trays. This is contrary to the study by Donath et al. (2007), where grasses were underrepresented in the plant material compared with their high abundance at the donor site.

Steppe vegetation is composed of many annual species and some perennial species, such as *Brachypodium retusum* and *Thymus vulgaris* which have been identified as target species for ecological restoration because they are the dominant species of this ecosystem. If *T. vulgaris* has been reintroduced by hay transfer, the success of this experiment was not achieved for *B. retusum*, because this resprouter species produces few seeds (Caturla et al. 2000). This species is also considered as a promising species for restoration (Caturla et al. 2000), and to advance the research on its transfer, it would be interesting to find a way to reintroduce it. Its seed production being low, other techniques than seeding could be used to reintroduce this species, such as young transplants often used

in forest restoration (Castro et al. 2006) or rhizome fragments already used for Poaceae species in dune restoration (Miller et al. 2003).

Grazing Effect

Extensive grazing, like sheep grazing in the plain of La Crau, is appropriate for plant conservation objectives (Buisson & Dutoit 2006; Stewart & Pullin 2008) and in ecological restoration operations because livestock grazing has a considerable impact on community structure and floristic composition (Peco et al. 2006). In our study, grazing did not have any impact on species assembly in the first 3 years but increases species richness on restored areas with hay transfer as has been already shown by Bakker and Berendse (1999). This increase in species richness appears at local scale (0.16 m²); 2 years after the start of the study, sheep grazing limits competition, creates gaps, increases the clonal production of Poaceae, and may introduce new species (Kiehl & Pfadenhauer 2007). This factor is important in the assembly of a community grazed for several centuries (Buisson et al. 2006); it would thus be interesting to study life traits (Hellström et al. 2003) of characteristic steppe species and colonizing species to understand whether species assemblies are linked with life traits and also survey grazing impact on these traits.

Although grazing is a positive factor in ecological restoration through positive effects on species establishment and recruitment (Girel & Manneville 1998), this factor can be problematic during the first steps of restoration. In this steppe area modeled by grazing, inflorescences are eaten by sheep which reduces seed availability in the hay. To have a maximum of species, we got around the grazing problem by harvesting the seeds in an enclosure; but there are few enclosures in this steppe area. Five steppe enclosures are scattered over the plain of La Crau. The largest enclosure measures 140 ha, but is a private area and administrative procedures will prevent easy hay harvesting. Although the other four enclosures are located in the Nature Reserve and therefore are more accessible, they are smaller (0.2, 0.25, 3 and 3.7 ha). This donor site problem complicates this technique's applicability on a larger scale. Moreover, the high percentage of roundish stones covering the soil prevents mechanic mowing. Technical solutions will have to be developed to adapt machinery to this environment.

Conclusion

These results are very promising and are encouraging to test hay transfer on a larger scale. For the continuation of our study, it will be very important (1) to survey the same plots in the long term to know whether new species colonized, whether succession dynamics persists, and whether floristic composition changes and (2) to survey around the plots where hay was transferred to identify potential edge effects because plots where hay was applied could play the role of nuclei which become a refuge and later a source in order to restore communities more rapidly.

Implications for Practice

- Hay transfer can be used in ecological restoration of Mediterranean steppe vegetation and probably other dry areas just after a disturbance, before the installation of ruderal species.
- The best time for hay collection is at the peak of seed production at the beginning of summer in Mediterranean regions, and the best time for hay transfer is just before the first autumn rains.
- Grazing should be maintained during the restoration of Mediterranean steppe ecosystems as it increases species richness in restored areas, reduces species competitiveness, and increases clonal production of Poaceae.
- Devices with net strewing reducing hay losses, manual hay harvesting and seeding are suitable for ecological restoration at small scale but these techniques require improvement for use at larger scales.

Acknowledgments

This study was sponsored by CEEP Ecomusée de Crau, the Réserve Naturelle des Coussouls de La Crau, and was financially supported by the Conseil Régional de Provence Alpes Côte d'Azur, and GRTgaz and SAGESS companies. We thank all the people who helped us: F. Henry, P. Touflan, V. Robin for hay mowing and transfer, C. Rolando for granulometric analyses, A. Saatkamp for species identification, F. Torre and R. Jaunatre for statistics, and L. Affre and A. Bence of the IMEP shared greenhouses and garden for their contributions in the cultivation of hay trays.

LITERATURE CITED

- Alard, D., O. Chabrierie, T. Dutoit, P. Roche, and E. Langlois. 2005. Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology* 6:161–173.
- Baize, D. 2000. Guide des analyses en pédologie. INRA Editions, Paris.
- Bakker, J. P., and F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *TREE* 14:63–68.
- Bischoff, A. 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation* 104:25–33.
- Bissels, S., T. W. Donath, N. Hölzel, and A. Otte. 2006. Effects of different mowing regimes on seedling recruitment in alluvial grasslands. *Basic and Applied Ecology* 7:433–442.
- Bochet, E., and P. Garcia Fayos. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12:166–174.
- Buisson, E., and T. Dutoit. 2006. Creation of the natural reserve of La Crau: implications for the creation and management of protected areas. *Journal of Environmental Management* 80:318–326.
- Buisson, E., T. Dutoit, F. Torre, C. Römermann, and P. Poschlod. 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115:6–14.
- Bullock, J. M. 1998. Community translocation in Britain: setting objectives and measuring consequences. *Biological Conservation* 84:3:199–214.
- Burnside, N. G., R. F. Smith, and S. Waite. 2002. Habitat suitability modelling for calcareous grassland restoration on the South Downs, United Kingdom. *Journal of Environmental Management* 65:209–221.
- Casado, M. A., J. M. de Miguel, A. Sterling, B. Peco, E. E. Galiano, and E. D. Pineda. 1985. Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio* 64:75–86.
- Castro, J., R. Zamora, and J. A. Hódar. 2006. Restoring *Quercus pyrenaica* forests using pioneer shrubs as nurse plants. *Applied Vegetation Science* 9:137–142.
- Caturla, R. N., J. Raventós, R. Guàrdia, and V. R. Vallejo. 2000. Early post-fire regeneration dynamics of *Brachypodium retusum* Pers. (Beauv.) in old fields of the Valencia region (eastern Spain). *Acta Oecologica* 21:1–12.
- Clewett, A., J. Rieger, and J. Munro. 2005. Guidelines for developing and managing ecological restoration projects. 2nd edition. Society for Ecological Restoration International, Tucson, Arizona (available from www.ser.org).
- Coulson, S. J., J. M. Bullock, M. J. Stevenson, and R. F. Pywell. 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38:204–216.
- Cremene, C., G. Groza, L. Rakosy, A. A. Schileiko, A. Baur, A. Erhardt, and B. Baur. 2005. Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots. *Conservation Biology* 19:1606–1618.
- DeFalco, L. A., T. C. Esque, J. M. Kane, M. B. Nicklas. 2009. Seed banks in a degraded desert shrubland: Influence of soil surface condition and harvester ant activity on seed abundance. *Journal of Arid Environments* 73:885–893.
- Dobarro, I., F. Valladares, B. Peco. 2009. Light quality and not quantity segregates germination of grazing increasers from decreasers in Mediterranean grasslands. *Acta Oecologica* 36:74–76.
- Donath, T. W., S. Bissels, N. Hölzel, and A. Otte. 2007. Large scale application of diaspore transfer with plant material in restoration practice—impact of seed and microsite limitation. *Biological Conservation* 138:224–234.
- Dupré, C., and M. Diekmann. 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Echography* 24:275–286.
- Eckstein, R. L., and T. W. Donath. 2005. Interactions between litter and water availability affect seedling emergence in four familial pairs of floodplain species. *Journal of Ecology* 93:807–816.
- Edwards, A. R., S. R. Mortimer, C. S. Lawson, D. B. Westbury, S. J. Harris, B. A. Woodcock, and V. K. Brown. 2007. Hay strewing, brush harvesting of seed and soil disturbance as tools for the enhancement of botanical diversity in grasslands. *Biological conservation* 134:372–382.
- Fadda, S., F. Henry, J. Orgeas, P. Ponel, É. Buisson, and T. Dutoit. 2008. Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages. *Comptes Rendus Biologies* 331:532–546.
- Fagan, K. C., R. F. Pywell, J. M. Bullock, and R. H. Marrs. 2008. Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. *Journal of Applied Ecology* 45:1293–1303.
- Girel, J., and O. Manneville. 1998. Present species richness of plant communities in alpine stream corridors in relation to historical river management. *Biological Conservation* 85:21–33.
- Graf, M. D., and L. Rochefort. 2008. Techniques for restoring fen vegetation on cut-away peatlands in North America. *Applied Vegetation Science* 11:521–528.
- Hellström, K., A. K. Huhta, P. Rautio, J. Tuomi, J. Oksanen, and K. Laine. 2003. Use of sheep grazing in the restoration of semi-natural meadows in northern Finland. *Applied Vegetation Science* 6:45–52.
- Henry, F. 2005. Succession secondaire post-pastorale dans un écosystème herbacé steppique: le cas de la plaine de la Crau. Mémoire de Master 2 de l'Université Paul Cézanne, Aix-Marseille.

- Henry, F., B. Talon, and T. Dutoit. 2010. The age and the history of the French Mediterranean steppe revisited by soil wood charcoal analysis. *The Holocene* **20**:25–34.
- Hölzel, N., and A. Otte. 2003. Restoration of a species-rich flood meadow by topsoil removal and diaspore transfer with plant material. *Applied Vegetation Science* **6**:131–140.
- Jeddi, K., and M. Chaieb. 2009. Changes in soil properties and vegetation following livestock grazing exclusion in degraded arid environments of South Tunisia. *Flora*, doi:10.1016/j.flora.2009.03.002.
- Kardol, P., T. M. Bezemer, and W. H. Van Der Putten. 2009. Soil organism and plant introductions in restoration of species-rich grassland communities. *Restoration Ecology* **17**:258–269.
- Kiehl, K., A. Kirmer, T. W. Donath, L. Rasran, and N. Hölzel. 2010. Species introduction in restoration projects—evaluation of methods for the establishment of semi-natural grasslands. *Basic and Applied Ecology* **11**:285–299.
- Kiehl, K., and J. Pfadenhauer. 2007. Establishment and persistence of target species in newly created calcareous grasslands on former arable fields. *Plant Ecology* **189**:31–48.
- Kiehl, K., and C. Wagner. 2006. Effect of hay transfer on long term establishment of vegetation and grasshoppers on former arable fields. *Restoration Ecology* **14**:157–166.
- Kiehl, K., A. Thormann, and J. Pfadenhauer. 2006. Evaluation of initial restoration measures during the restoration of calcareous grassland on former arable fields. *Restoration Ecology* **14**:148–156.
- Klimkowska, A., P. Dzierża, W. Kotowski, and K. Brzezińska. 2009. Methods of limiting willow shrub re-growth after initial removal on fen meadows. *Journal for Nature Conservation*, doi:10.1016/j.jnc.2009.01.002.
- Liebrand, C. I. J. M., and K. V. Sykora. 1996. Restoration of semi-natural, species-rich grasslands on river dikes after reconstruction. *Ecological Engineering* **7**:315–326.
- Lindborg, R. 2006. Recreating grasslands in Swedish rural landscapes—effects of seed sowing and management history. *Biodiversity and Conservation* **15**:957–969.
- Losvik, M. H., and I. Austad. 2002. Species introduction through seeds from an old, species-rich hay meadow: effects of management. *Applied Vegetation Science* **5**:185–194.
- Miller, D. L., L. Yager, M. Thetford, and M. Schneider. 2003. Potential use of *Uniola paniculata* rhizome fragments for dune restoration. *Restoration Ecology* **11**:359–369.
- Moussie, A. M., M. E. F. Apol, G. W. Heil, R. van Diggelen. 2008. Creation and preservation of vegetation patterns by grazing. *Ecological Modelling* **28**:60–72.
- Patzelt, A., U. Wild, and J. Pfadenhauer. 2001. Restoration of wet fen meadows by topsoil removal: vegetation development and germination biology of fen species. *Restoration Ecology* **9**:127–136.
- Peco, B., A. M. Sánchez, and F. M. Azcárate. 2006. Abandonment in grazing systems: consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **113**:284–294.
- Poschlod, P., and H. Biewer. 2005. Diaspore and gap availability are limiting species richness in wet meadows. *Folia Geobotanica* **40**:13–34.
- Rasran, L., K. Vogt, and K. Jensen. 2006. Seed content and conservation evaluation of hay material of fen grasslands. *Journal for Nature Conservation* **14**:34–45.
- Rieux, R., G. Ritschel, and C. Roux. 1977. Etude écologique et phytosociologique de *Crassuletum tillaiae* Molinier et Tallon 1949. *Revue de Biologie et D'écologie Méditerranéenne* **6**:117–143.
- Riley, J. D., I. W. Craft, D. L. Rimmer, and R. S. Smith. 2004. Restoration of magnesian limestone grassland: optimizing the time for seed collection by vacuum harvesting. *Restoration Ecology* **12**:311–317.
- Römermann, C., T. Dutoit, P. Poschlod, and E. Buisson. 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation* **121**:21–33.
- Somodi, I., K. Virág, and R. Aszalós. 2004. The effect of the abandonment of grazing on the mosaic of vegetation patches in a temperate grassland area in Hungary. *Ecological Complexity* **1**:177–189.
- Stewart, G. B., and A. S. Pullin. 2008. The relative importance of grazing stock type and grazing intensity for conservation of mesotrophic 'old meadow' pasture. *Journal for Nature Conservation* **16**:175–185.
- Walker, K. J., P. A. Stevens, D. P. Stevens, J. O. Mountford, S. J. Manchester, and R. F. Pywell. 2004. The restoration and re-creation of species-rich lowland grassland on land formerly managed for intensive agriculture in the UK. *Biological conservation* **119**:1–18.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Appendix S1. Plant species recorded in each treatment.

Please note: Wiley-Blackwell is not responsible for the content or functionality of any supporting materials supplied by the authors. Any queries (other than missing material) should be directed to the corresponding author for the article.

Annexe 3 : Article « Restauration écologique en plaine de Crau Adaptation de la méthode du transfert de foin »

Restauration écologique en plaine de Crau.
Adaptation de la méthode du transfert de foin

Clémentine Coiffait, Elise Buisson, Thierry Dutoit

Université d'Avignon, IUT, UMR CNRS-IRD IMEP, Institut Méditerranéen
d'Ecologie et de Paléocécologie, Site Agroparc, BP 120784 911 Avignon Cedex 9,
France.
elise.buisson@univ-avignon.fr

Abstract

Concepts on assembly rules of plant communities are a hot topic in plant ecology and are currently being debated. One of the main issues involves the role of abiotic and biotic filters through which species trying to enter a community must pass in order to establish. In 2006, an ecological restoration project carried out in the Crau area after the destruction of 23 ha of protected areas to build an underground pipeline, led to this study which aims at contributing to the understanding of assembly rules in herbaceous Mediterranean plant communities and testing a protocol of ecological restoration using hay transfer. Results show that this method increases species richness on the disturbed areas. While some species are stopped by an abiotic landscape filter linked to species low abilities to disperse and reproduce, other species are negatively influenced by an abiotic environmental filter linked to the destruction and the modification of the habitat.

Introduction

Les règles d'assemblage des communautés végétales induisent l'existence de nombreux filtres intervenant dans leur composition floristique (Palmer *et al.*, 1997). Pour une région biogéographique donnée, les deux premières étapes de la colonisation d'un nouvel espace par les espèces végétales sont qualifiées de « filtres abiotiques » car en grande partie déterminées par les caractéristiques du paysage et de l'écosystème (Lortie, 2004). L'arrivée des espèces végétales dans un écosystème est tout d'abord contrôlée par un filtre paysager (ou barrières géographiques) qui va jouer sur leurs capacités à se disperser. Cette faculté est dépendante des stratégies des espèces à coloniser le milieu et des vecteurs de dispersion. Les espèces ayant réussi à se disperser jusqu'au nouvel écosystème vont ensuite subir les effets d'un second filtre, celui de l'écosystème lui-même. En effet, certaines espèces ne peuvent s'y implanter car leur physiologie n'est pas compatible avec les paramètres physico-chimiques de ce dernier (e.g. eau, température, lumière). La troisième étape de l'assemblage des communautés végétales fait intervenir des filtres biotiques, filtres regroupés sous le terme de « dynamique interne de l'écosystème » (Belyea et Lancaster, 1999). Les espèces

ayant les capacités pour se disperser jusqu'au nouvel écosystème et ayant une physiologie adaptée ou non aux paramètres physico-chimiques vont donc subir des interactions négatives (compétition) et/ou positives (facilitation) avec les espèces (végétales et/ou animales) composant la communauté déjà en place et avec les espèces colonisant le milieu au même moment. La recherche sur les règles d'assemblages des communautés végétales est au cœur des débats scientifiques en écologie végétale et une des principales questions en suspend concerne le fonctionnement des filtres abiotiques et biotiques à travers lesquels les espèces doivent passer pour entrer dans les communautés, s'y établir et y survivre (Temperton *et al.*, 2005).

Pour les communautés végétales méditerranéennes herbacées, ces règles restent cependant encore très peu étudiées (Keddy et Weiher, 2001). En 2006, d'importants travaux répondant à un aménagement stratégique ont endommagé 23 hectares de la Réserve Naturelle des Coussouls de La Crau (Buisson et Dutoit, 2006). Ces travaux offrent donc l'opportunité d'étudier un modèle d'écosystème récemment et très fortement perturbé et un écosystème de référence non perturbé par l'aménagement. Au niveau fondamental, le but de nos travaux, sera de comprendre quels sont les filtres abiotiques et biotiques qui participent à la régénération de cet écosystème méditerranéen et de discriminer leurs importances respectives dans la recolonisation végétale. Au niveau appliqué, les objectifs seront de fournir des propositions de restauration afin de limiter les impacts de cet aménagement sur la végétation.

Notre étude a donc comme objectifs d'apporter de nouvelles connaissances sur les règles d'assemblages des communautés végétales de la pseudo-steppe et de contribuer à répondre à la question des rôles joués par les filtres abiotiques et biotiques dans l'installation des espèces afin de mettre en place un protocole novateur de restauration écologique en s'appuyant sur une technique ancestrale : le transfert de foin (Kiehl et Wagner, 2006; Kiehl *et al.*, 2006).

1. Matériel et méthodes

La pseudo-steppe de la Crau se situe dans les Bouches-du-Rhône entre le delta du Rhône et l'étang de Berre sur l'ancien delta de la Durance (50 000 ha) mis en place entre 650 000 et 30 000 ans BP. Lorsque la Durance s'est retirée progressivement, elle a laissé un espace libre où une végétation particulière a pu s'installer soumise au climat méditerranéen sec (500 à 600 mm de pluies par an), venteux (moyenne de 334 jours/an) et à des conditions de sols très particulières (Deveau *et al.*, 1983). Le sol est en effet constitué à la surface de limons, de sables, d'argiles et de galets (50%) et en profondeur d'une couche imperméable de poudingue qui interdit aux systèmes racinaires l'accès à la nappe phréatique sous-jacente. A partir du Néolithique, la végétation de ce delta fossile a été soumise au pâturage ovin itinérant qui a contribué à la formation d'une pseudo-steppe appelée localement coussous.

Le dispositif expérimental a été mis en place en novembre 2006 sur trois sites répliqués. Chacun des sites est constitué d'une parcelle de steppe témoin et d'une parcelle remaniée par les travaux. Sur chaque site et sur chaque parcelle, quatre unités expérimentales ont été mises en place. Chaque unité est composée de deux placettes permanentes : un exclos de 1,5 m x 3 m et d'une zone de même dimension non protégée du pâturage. Chaque placette a ensuite été divisée en deux zones identiques de 1,5 m x 1,5 m : une sous-placette dans laquelle un transfert de foin a été effectué et une sous-placette témoin laissée intact. En juillet 2006, les foins ont été récoltés sur une parcelle de steppe non pâturée depuis quatre ans qui constitue le site donneur. Les foins ont tout d'abord été fauchés manuellement, puis immédiatement collectés à l'aide d'un aspirateur à feuilles (Stevenson *et al.*, 1997). Pour chaque sous-placette avec épandage, 112 g de foins ont été transférés dans un quadrat de 40 x 40 cm soit 17,92 g/m². En automne, les quadrats recevant l'épandage de foin ont été arrosés avant l'épandage puis après, ce qui en plus de favoriser la germination, permet une meilleure adhérence des graines au sol. Avant la mise en place de l'épandage, le sol de tous les quadrats a été griffé afin d'offrir les meilleures conditions de germination possibles (lit de semence).

Un dispositif composé de paille et d'un grillage a été appliqué sur les quadrats avec épandage permettant de réduire la perte de foins due aux forts vents soufflant en plaine de Crau, d'améliorer les conditions hydriques et de diminuer les variations de température. Pour connaître les potentialités des foins en termes de composition, richesse et d'abondance en espèces, des épandages en serre ont été effectués dans des terrines de semis. Ces épandages ont été réalisés sur douze terrines. Chaque échantillon a été réparti sur des gazes appliquées au dessus d'un substrat composé de 50% de terreau et de 50% de vermiculite. Les inventaires de végétation sur le terrain et dans les terrines ont été effectués au mois de mai 2007 lorsque le maximum d'espèces est identifiable. Les relevés ont été réalisés sur chacun des quadrats de 40 cm x 40 cm en notant le pourcentage de recouvrement de chaque espèce. Afin de décrire les effets des différents traitements (épandage, pâturage) sur la végétation des deux types de parcelles (steppe, canalisation) des trois sites, une AFC (analyse factorielle des correspondances) a été effectuée sur les données de végétation exprimée (96 points x 114 espèces). Pour expliquer précisément les effets des traitements sur la richesse en espèces, une ANOVA *split-plot* et un test post-hoc de Tukey ont été réalisés.

2. Résultats

La steppe avec épandage et la steppe sans épandage ont une richesse significativement plus forte que les répliques sur canalisations ($F=36,7$; $p<0,001$), cependant la steppe avec épandage a une richesse significativement plus faible que la steppe sans épandage (figure 1). Cette analyse permet également de montrer qu'il y a significativement une plus grande richesse spécifique sur les canalisations avec épandage par rapport à celles sans épandage.

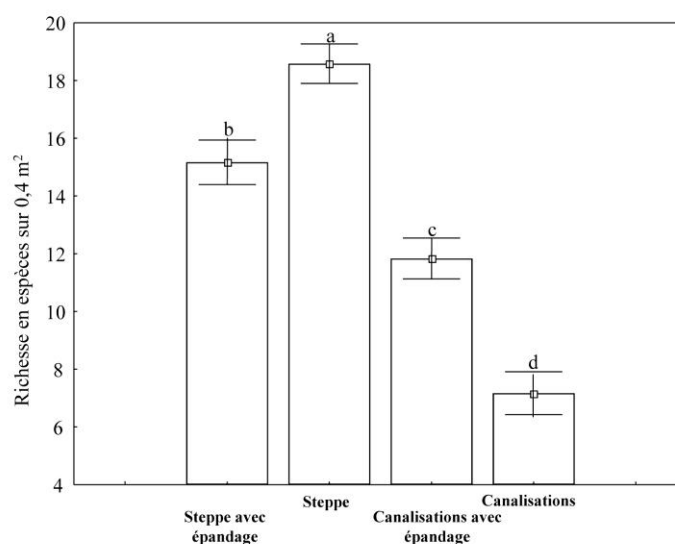


Figure 1. ANOVA réalisée sur la richesse spécifique de la végétation exprimée en fonction des différents traitements. Les lettres indiquent des différences significatives au seuil $p < 0.001$.

Au niveau des germinations enregistrées dans les terrines de semis, 43% des espèces listées dans l'exclos ont germé. Seules deux espèces, *Avena barbata* et *Bellis sylvestris*, présentes dans l'exclos et sur les sites avec épandage n'ont cependant pas germé dans les terrines à partir du foin.

Pour l'AFC réalisée sur la végétation exprimée, les axes 1 et 2 expliquent 17,0% de l'inertie totale (figure 2). L'axe 1 (9,5%) oppose les relevés des canalisations sans épandage avec les espèces *Lobularia maritima*, *Sinapis alba* et *Diplotaxis tenuifolia* aux autres relevés. L'axe 2 (7,5%) oppose les relevés effectués sur la steppe avec les espèces *Thymus vulgaris* et *Brachypodium retusum* aux relevés sur canalisations avec épandage en relation avec l'espèce *Aegilops ovata*.

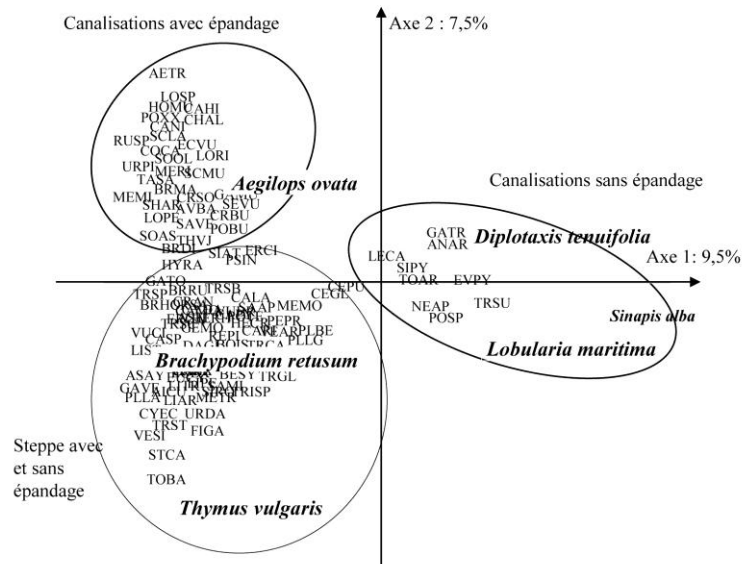


Figure 2. Représentation de l'AFC réalisée sur la matrice végétation exprimée pour les trois répliques (96 points x 114 espèces). Seules les espèces avec une forte contribution aux axes 1 et 2 sont écrites en toutes lettres.

3. Discussion

Au total, plus de 50% des espèces présentes dans l'exclos ont été transférées et ont germés avec succès là où les foins ont été épandus sur le tracé de la canalisation. Ce résultat montre que le filtre majeur pour la régénération de la végétation pseudo-steppique de la plaine de Crau est la faible capacité de production et/ou de dissémination d'espèces appartenant en majorité à la catégorie des tolérantes au stress. Ce résultat doit cependant être interprété avec précaution car il n'est obtenu que quelques mois seulement après l'opération de transfert de foins. Les processus de compétition (filtre biotique) attendus de la forte densité des espèces colonisant spontanément le tracé via la banque (*e.g. Diplotaxis tenuifolia*) et la pluie de graines (*e.g. Carduus* sp.), et appartenant plutôt au groupe des espèces rudérales, ne se sont certainement pas encore pleinement exprimés. Toutefois, ces résultats confirment ceux obtenus précédemment sur la restauration spontanée de friches culturales à partir des lisières de végétation steppique non détruites (Buisson,

2006). Seules quelques mètres ont en effet été colonisés par la végétation typique de la pseudo-steppe même après plus de 30 années d'abandon (Buisson *et al.*, 2006). Les filtres abiotiques, définissant les conditions du nouvel habitat, ne joueraient alors qu'un rôle mineur en liaison avec une augmentation de la fertilité liée à un accroissement de la minéralisation de la matière organique apportée au sol dans les terres remaniées (Römermann *et al.*, 2005).

L'introduction de foins sur les canalisations a donc répondu en parti aux objectifs appliqués de l'expérience en améliorant la richesse spécifique par forçage des processus de dispersion et plus ou moins, par une amélioration de l'habitat receveur. Cependant, après quelques mois, cette richesse n'est toujours pas aussi grande sur les canalisations avec épandage par rapport à la steppe témoin. Se pose ainsi le problème des rôles antagonistes du foin épandu. Les chaumes et limbes permettent en effet de tamponner les variations climatiques mais ils constituent également un obstacle physique et chimique (émission de phénols inhibiteurs de la germination) qui expliquent une chute de la richesse spécifique dans les parcelles de steppe avec épandage. Ces effets négatifs devraient disparaître les années suivantes du fait de leur décomposition et minéralisation mais surtout de leur déplacement sous l'action des vents forts (mistral) qui caractérisent la plaine de Crau. L'opération a cependant permis le transfert de plus d'espèces typiques de la steppe par rapport aux processus de dispersions naturels. Certaines des espèces transférées ont de plus une forte valeur patrimoniale (*Taeniatherum caput-medusae*). La flore de la steppe est composée de nombreuses espèces annuelles et de quelques espèces vivaces tel que *Brachypodium retusum* et *Thymus vulgaris* reconnues comme espèces cibles au niveau de la restauration de l'habitat car elles structurent l'écosystème (Buisson, 2006). Si *Thymus vulgaris* a bien été réintroduit par le transfert de foins, l'expérience n'a pu permettre la réintroduction de *Brachypodium retusum* en liaison avec la faible production de graines de cette espèce dans la plaine de Crau (R. Verlaque, com.pers.).

Le forçage des processus de dispersion grâce au transfert de foin apparaît pour l'instant comme une mesure prometteuse pour la restauration de communautés végétales herbacées abritant plus de 50% d'espèces annuelles. Le fort pourcentage d'espèces germant dans le foin après sa récolte confirme l'efficacité de la méthode qui devrait cependant être répétée au cours de l'année et sur plusieurs années pour récolter plus d'espèces aux phénologies contrastées et enrichir la diversité génétique intra-spécifique par la récolte de plusieurs cohortes de graines. A l'avenir, pour les espèces transférées, il serait intéressant de pouvoir discriminer si leur absence de potentiel de colonisation est plus lié à de faibles pouvoirs de production de graines ou à de faibles potentialités de dispersion (De Lillis *et al.*, 1999; Coulson *et al.*, 2001). Au niveau appliqué, bien que cette expérience d'introduction de foins ait été conduite sur de petites surfaces, les résultats sont cependant convaincants pour certaines espèces appartenant notamment à la famille des poacées. Il serait donc intéressant d'étendre cette expérimentation d'écologie de

la restauration à la restauration écologique de sites à de plus grandes échelles, afin d'initier le retour de la végétation steppique sur de plus grandes surfaces.

Remerciements

Nous remercions vivement le CEEP-Ecomusée de Crau et à la Réserve naturelle nationale des Coussous de La Crau pour les autorisations d'accès. La Région PACA, les sociétés SAGESS et GRT Gaz sont également remerciées pour leurs aides techniques et financières.

Bibliographie

- Belyea LR, Lancaster J (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, **86**: 402-416.
- Buisson E (2006). *Ecological restoration of Mediterranean grasslands in Provence and California*. Thèse de doctorat ès sciences, université Paul Cézanne, Aix-Marseille. Imprimerie Universitaire d'Avignon, Avignon.
- Buisson E, Dutoit T (2006). Creation of the natural reserve of La Crau : Implications for the creation and management of protected areas. *Journal of Environmental Management*, **80**: 318-326.
- Buisson E, Dutoit T, Torre F, Römermann C, Poschlod P (2006). The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **115**: 6-14.
- Coulson SJ, Bullock JM, Stevenson MJ, Pywell RF (2001). Colonization of grassland by sown species : dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 204-216.
- De Lillis M, Fanelli G., Bedogni B, Hodgson GJ (1999). Ecological study of the seed banks of a Mediterranean grassland. *Journal of Mediterranean Ecology*, **1** 109-116.
- Deveau JP, Archiloque A, Borel L, Bourrelly M, Louis-Palluel J (1983). Notice de la carte phyto-écologique de La Crau (Bouches du Rhône). *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, **10**: 5-54.
- Keddy P, Weiher E (2001). *Ecological Assembly Rules Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kiehl K, Thormann A, Pfadenhauer J (2006). Evaluation of initial restoration measures during the restoration of calcareous grassland on former arable fields. *Restoration Ecology*, **14**: 148-156.
- Kiehl K, Wagner C (2006). Effect of hay transfer on long term establishment of vegetation and grasshoppers on former arable fields. *Restoration Ecology*, **14**: 157-166.
- Lortie CJ, Brooker RW, Choler P, Kikvidze Z, Michalet R, Pugnaire FI, Callaway RM (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**: 433-438.

Annexe 4 : Article « Restaurer la végétation steppique par aspiration et transfert de foin : une technique qui promet »



Après aspiration, (photo 1), on procède à l'épandage du foin et de la paille (photo 2). Le grillage évite la dispersion due au vent. Les résultats observés dans les quadrats (photos 3) sont très satisfaisants. On note la réintroduction d'espèces steppiques.

EXPÉRIMENTER EN PLAINE DE LA CRAU

Restaurer la végétation steppique par aspiration et transfert de foin Une technique qui promet

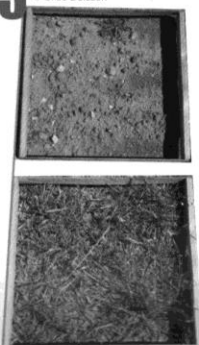
buttes de terre artificielles sur lesquelles étaient implantés les pêcheurs, le sol a été nivelé. Dans cet espace où la production et la dispersion des graines des espèces typiques de la steppe sont faibles, il sera alors possible d'expérimenter le forçage des processus de dispersion. Le mode choisi est celui d'opérations de transfert de foin prélevé dans la steppe par aspiration ainsi que des *inoculum* de sol qui consistent en l'épandage d'une couche superficielle de terre provenant d'un sol de végétation steppique non détruite. Sur ces sites, cette végétation était antérieurement condamnée par l'extension de carrières ou la construction de plate-formes logistiques.

Réintroduire et reconstituer.

Cette opération permet non seulement de réintroduire les graines mais également les clones des espèces pérennes et toute la microflore et microfaune permettant une reconstitution plus rapide de la vie du sol typique de la steppe (sol rouge méditerranéen). Enfin, d'autres expérimentations consisteront à semer des espèces (fétuque ovine, fétuque élevée, trèfle souterrain, etc.) dont on attend des rôles de « nurses » pour faciliter l'installation des autres espèces typiques de la steppe par des changements dans les relations entre plantes et dans les conditions qui définissent l'habitat

3

© Elise Buisson



Les résultats sont satisfaisants : en haut quadrat non traité, en bas quadrat traité avec du foin.

Le transfert du foin est une technique bien connue des agriculteurs qui l'utilisent depuis plusieurs siècles pour créer ou enrichir les prairies en plantes fourragères. Ici, dans la plaine de La Crau (Bouches-du-Rhône), elle a été expérimentée dans le but de restaurer une formation herbacée méditerranéenne de type steppique.

La technique est simple puisqu'elle consiste à faucher un couvert herbacé riche en espèces au moment où le maximum de plantes a fructifié. Il s'agit ensuite d'exporter le produit de fauche, composé de graines et de débris végétaux divers, pour finalement le disperser sur un espace que l'on souhaite enrichir. En Europe du Nord, la méthode a fait ses preuves dans des opérations de restauration écologique. Elle a permis la réintroduction d'espèces inféodées aux pelouses sèches et l'augmentation de la richesse spécifique de friches post-culturales. L'étude visant à tester son efficacité en milieu méditerranéen a été mise en place en 2006 dans la plaine de La Crau.

L'originalité réside dans le fait qu'en plus du fauchage manuel à 20 cm de hauteur, les produits de fauche ont ensuite été prélevés grâce à un aspirateur à feuilles (photo 1). Ce dispositif a été rendu obligatoire par les gros galets qui recouvrent le sol sur plus de la moitié de sa surface.

Pendant la saison estivale, le foin a été conservé au sec, puis, après les premières pluies automnales, il a été épandu sur des terres « remaniées » suite au passage d'une canalisation enterrée (photo 2). Afin de favoriser la germination et de limiter la perte des graines contenues dans le foin, le sol a été préalablement hersé, les placettes ont été arrosées avant et après l'épandage. Un grillage a été appliqué pour éviter la dispersion par le mistral.

Cette technique s'est révélée très efficace. Deux ans après, la richesse végétale observée dans les quadrats (photo 3) avait significativement augmenté et l'on notait la réintroduction d'espèces caractéristiques de la végétation steppique (thym, avoine, pimprenelle, sauge...) On a ainsi compté vingt-cinq espèces sur 0,4 m² contre treize espèces sur le sol n'ayant pas fait l'objet d'épandage. Reste encore à tester cette technique sur une plus grande surface. ●

Clémentine Coiffait Gombault,
Élise Buisson et Thierry Dutoit

IUT Avignon/Imep
clementine.coiffait@etu.univ-avignon.fr
elise.buisson@univ-avignon.fr
thierry.dutoit@univ-avignon.fr

Annexe 5: Article « Hay transfer and sowing structuring species: two complementary ecological engineering techniques to restore dry grassland communities »



Available online at www.sciencedirect.com



Procedia Environmental Sciences 00 (2009) 000–000

**Procedia
Environmental
Sciences**

www.elsevier.com/locate/procedia

Ecological Engineering; from concepts to applications

Hay transfer and sowing structuring species: two complementary ecological engineering techniques to restore dry grassland communities

Clémentine Coiffait-Gombault^{1*}, Elise Buisson, Thierry Dutoit

*Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR CNRS / IRD)
IUT, site Agroparc BP 1207, 84 911 Avignon cedex 09, France*

Abstract

Exogenous disturbances change plant communities and sometimes the spontaneous vegetation that colonizes heavily disturbed areas remains very different even in the very long-term. To speed up a steppe plant succession, two experiments were conducted with or without the restoration of traditional sheep grazing: (1) hay transfer and (2) sowing of indigenous structuring species. Hay transfer significantly increases plant species richness and changes floristic composition reintroducing characteristic steppe species but fails to reintroduce perennials structuring the reference plant community. The second protocol enables to reintroduce these perennial species with the objective to improve changes in the plant community composition and structure.

Keywords: plant communities; species-richness; sheep grazing; ecological restoration; ecological processes; perturbation; sowing native species; steppe; Mediterranean ecosystem.

^{*} Corresponding author. Tel.: +33(0)4 90 84 38 58; fax: +33(0)4 90 84 38 67.
E-mail address: clementine.coiffait@orange.fr

1. Introduction

As a lot of European dry grasslands or steppe ecosystems, the French Mediterranean steppe of La Crau has been damaged and fragmented by industrialization, agricultural intensification and changes in land used in the last centuries. Despite its protection status as a Natural Reserve, over 50 hectares out of 9.500 hectares of steppe were destroyed in the past five years. Destructions of soils and/or the herbaceous plant community have detrimental impacts on the biodiversity of this unique ecosystem [1-2-3].

The steppe of La Crau is the result of a combination of a Mediterranean dry climate, particular soil conditions and a traditional extensive sheep grazing for thousands of years. This partly explains why, the composition of the herbaceous community on disturbed areas is still different from that of adjacent steppe thirty years after the cessation of exogenous disturbances and after the restoration of traditional grazing systems; most of the characteristic steppe species have not recolonized these areas yet [1-2].

Grazing restoration is an important factor for this ecosystem which has been shaped by migrant sheep flocks for 5,000 years [4]. Grazing usually increases species richness, ameliorates plant recruitment [5] and enhances the ability of species to reproduce and set seeds [6], but is not sufficient enough to restore degraded grasslands when a threshold of irreversibility has been passed. Other abiotic factors, such as climate, physical-chemical soil properties, landscape structure and biotic factors are responsible for community assembly [7]. Key factors of plant species establishment are seed production (period, quantity), seed dispersion (type, distance), survival of seedlings and plant species [8]. Species-rich vegetation establishment is often inhibited because there are few colonization sources and because many perennial grassland species have low dispersal capacity [9]. Establishment of stress tolerant species characterizing the steppe is limited; their seed bank is transient or of short-term persistence and cannot survive long periods of intensive disturbance [1-2]. Moreover, the seed bank of disturbed steppe areas contains a high density of weed species characterized by rapid growth and abundant seed production which affects steppe species establishment [10] by competition for resources and space.

Reintroduction of local species is often used to recreate herbaceous plant communities and to control weed species. Common methods include transferring soil seed banks, direct sowing with seed mixtures, transferring propagules contained in hay, transplanting seedlings or pieces of grasslands including the upper-layer of the soil (sod cutting) [11].

In 2006, the building of two underground pipelines has destroyed 23 hectares of the Natural Reserve. A part of the mitigation measures was to find some ways to restore the steppe herbaceous community. Two protocols, never previously tested on a steppe, were chosen and adapted to this particular ecosystem: 1) hay transfer and 2) sowing of indigenous structuring species.

1) Hay transfer is an ancient agricultural technique focused on reintroducing characteristic species of a target community [12]. Hay contains a significant amount of viable seeds which improve species reestablishment [7] and allows the restored area to conserve its regional biodiversity and genetic integrity. This method is used in ecological restoration in most herbaceous ecosystems (wet and flood meadows, fen, calcareous, chalk or magnesian limestone grasslands, etc.) but it was never tested for steppe or semi-arid vegetation.

2) Sowing indigenous herbaceous species seems to be the best option to control weeds [13]. This technique should facilitate the recruitment of steppe species and could accelerate plant succession [14] which is essential in ecosystem restoration [15]. Furthermore, this technique is more sustainable compared to the financial and energetic cost of other restoration techniques. The tested seed mixture was composed of three native steppe species, two perennials which are the structuring species of the reference steppe ecosystem (*Brachypodium retusum* and *Thymus vulgaris*) and one annual (*Trifolium subterraneum*) which is well known for its ability to quickly cover bare soils.

2. Hay transfer

2.1 Hay transfer methods

Hay was manually mowed with a scythe and collected by a hand vacuum equipment to suck up leaves during three consecutive days at the beginning of July 2006, when the production of seeds is at a maximum on the donor site. This harvesting technique is adapted to environmental conditions (high stone cover prevents mechanical mowing) and preserves arthropod activities. The donor site is a steppe area located less than 5.5 km from the experimental site. It is an enclosure of 3 ha which has not been grazed for five years, and on which species composition and species-richness have remained unchanged compared to the original steppe. The enclosure enables to harvest more seeds, because inflorescences of steppe plants are eaten by sheep.

Hay was stored dry during four months and was transferred in November just after the first autumn rains on three replicate sites. Each replicate was composed of one area of steppe used as a control and one area altered by the building of a pipeline. Four experimental units were set up at each site and in each area, each were separated by 30 meters. Each unit was composed of two plots: one enclosure and one grazed plot, each measuring 1.5 m x 3 m. Each plot was divided into two 1.5 m x 1.5 m subplots: in one subplot 112 g of hay was transferred at the center on a 40 cm x 40 cm quadrat and the other subplot was a control where no treatment was applied. To improve germination conditions, before the dispersion of hay, soil was lightly harrowed in order to air it and allow better seed adherence. Quadrats were watered before and after transfer. During the first five months, a wire netting was applied on hay dispersed to reduce the loss of hay due to wind. Vegetation surveys were carried out during three years in May (2007, 2008, 2009) when a maximum of species can be identified.

2.2 Short-term results of hay transfer

Hay transfer is a partially successful fast restoration method for steppe ecosystem. On the disturbed area where hay was applied, species richness quickly increased and kept increasing throughout the three years to reach a species richness similar to that of the steppe in the third year (2009) (figure 1). The first year, the experimental device to reduce hay loss by wind prevented germination of small heliophilous species which explains the significant lower species richness on control steppe with hay the first year (2007). Nevertheless, this negative effect caused by this device disappeared in subsequent years (2008–2009) after its removal.

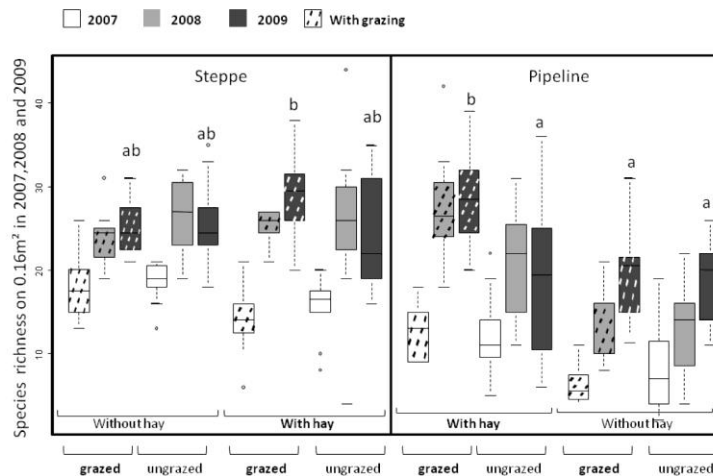


Figure 1: Means of plant species richness of the different treatments in 2007, 2008, 2009. ANOVA results of 2009 only are shown. Error bars show SE.

Extensive grazing is appropriate in ecological restoration operations; livestock grazing has a considerable impact on community structure and floristic composition [16]. In our study, grazing did not have any significant impact on species assembly/composition in the first three years (figure 2) but increased significantly species richness on restored areas two years after the start of the study (figure 1). It is well-known now that sheep grazing limits

competition, creates gaps improving steppe species establishment, increases the clonal reproduction of grasses and disseminates plant species.

This method also enables the transfer of more typical steppe species (figure 2) than with natural dispersion processes by wind or animals (sheep, ants, rabbits, wild boars, etc.). Throughout the three years, three different floristic compositions were discriminated: 1) steppe, 2) disturbed area and 3) disturbed area where hay was applied (figure 2). Steppe vegetation is composed of more than 50% of annual species and some perennial species, such as *B. retusum* and *T. vulgaris* which were identified as target species for ecological restoration because they are the structuring species of this ecosystem. The floristic composition of restored areas is almost similar to steppe composition with the presence of annual steppe species like *Linum strictum*, perennial steppe species, such as *Stipa capillata* or *T. vulgaris* and a lot of grasses like *Psilurus incurvus*, *Bromus madritensis*, *Avena sterilis*. Nevertheless, the success of this experiment was not complete because *B. retusum* has a low production of viable seeds and was therefore not reintroduced. The floristic composition of restored areas is also still different from the steppe floristic composition in 2009 especially because there are still some weed species which characterized heavily disturbed areas e.g. *Diploaxis tenuifolia*, *Lobularia maritima* or *Conyza bonariensis*.

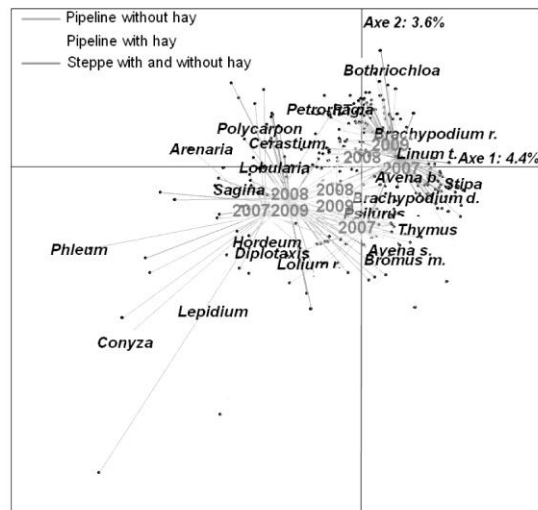


Figure 2: Correspondence analysis on the vegetation matrix at the three sites in 2007, 2008 and 2009 (288 points x 149 species) on the hay transfer experiment.

Hay transfer seems to be a very efficient method to overcome the dispersal limitation of plant species of target communities and to reduce competition by weeds during the initial restoration phase in relation with the ability of hay to reduce bare soil surface available for weed seedlings [17]. These results are very promising and support the use of hay transfer on a larger scale in the Mediterranean areas.

3. Sowing three indigenous structuring species

3.1 A simple garden method

Sowing of native species is a method known to be useful to reestablish indigenous vegetation. Nevertheless, this method can be detrimental to biodiversity because it is not easy to find a native seed mixtures and to conserve the genetic integrity of wild populations. Even when seed mixtures are carefully selected, a diverse plant community is not guaranteed to establish. Moreover it is risky: seeds can be predated, dried or blown by wind. To reduce seed loss, we used an agricultural technique. Species were sown mechanically on a former steppe close to the Natural Reserve on a calm cloudy day in December 2007 after the first autumnal rains. This former steppe was cultivated

during 30 years and grazed by sheep. The experiment was set up on twelve plots of 50 x 25 meters separated by 30 meters. Plots were lightly ploughed with a chisel. Each plot was split in two sub-plots of 50 x 12.5 meters. One half was sown using a mechanical seed drill and the other half was left as a control. The native steppe species chosen to be sown were: *B. retusum* (47 kg/ha), *T. vulgaris* (4kg/ha) and *T. subterraneum* (13 kg/ha). *B. retusum* and *T. vulgaris* are two perennial typical steppe species which represent 50% of the total herbaceous biomass of the reference steppe vegetation [2-3]. *T. subterraneum* is an annual species chosen for its ability to cover soil and because it is a nitrogen fixer. To reduce seed predation by birds and increase seed adhesion to soil, a tractor with a roller was driven on the plots just after sowing. Six plots (50 x 25m) were randomly chosen and protected of sheep grazing by electrified enclosures. Floristic inventories were carried out in May 2008 and May 2009 and sowing success was evaluated in March 2009 and March 2010.

3.2 Impact of sowing mixing species on plant community

Sowing of the selected native seed mixture can be considered as a success. Sowing reintroduces 1) typical structuring steppe species and 2) has a positive effect on the desired plant community (decrease of weed species, increase of steppe species)

For the first time in steppe restoration, reintroduction at a large scale of *B. retusum* is a success for all treatments (figure 3), but the establishment of this species reacts differently between years and grazing effect. The first year (2009), grazing had a positive effect on *B. retusum* establishment with the highest percent cover of all sown areas (cover: 3%) in comparison with enclosures (cover: 1%). This species was less grazed than *T. subterraneum* because the latter is more palatable and represents 16% of the herbaceous cover. The second year (2010), opposites results were obtained. During the winter 2010, *B. retusum* reproduced better asexually in the enclosure (cover: 8%) to cover twice more area than on grazed plots (cover: 3%). These results confirm that *B. retusum* is a promising species for restoration [18]. The density of seeds (around 50 kg/ha) seems to be an appropriate density promoting the establishment of enough individuals and it will be a key factor for the recruitment of species characteristics of the steppe vegetation. Seedling aggregation can facilitate establishment and recruitment of steppe species by determining the competitive hierarchy of a plant community. It allows weed species exclusion (like *Polygonum aviculare*) in the first colonization stages, which are responsible for slowing down plant succession toward the desired ecosystem (figure 4). Previous studies [19] have already shown that the combination of several species allows better results on competitive exclusion of weed species. Hence, it is important to mix *B. retusum* with *T. subterraneum* and *T. vulgaris* which also established well. Two years after sowing, *T. vulgaris* cover is 1% which can be considered low but it is a good result for the low density sown (4kg/ha). *T. subterraneum*, which is an annual species, was reproduced the first year and has given some viable seeds that have colonized more than ten percent of the sown area in 2010. Competitive exclusion is the first stage in restoration to accelerate plant succession. In our case, weed species, like *P. aviculare*, disappear and/or their biomass decreases, in particular that of *Bromus rubens*, *Bromus madritensis* and *Hirschfeldia incana*.

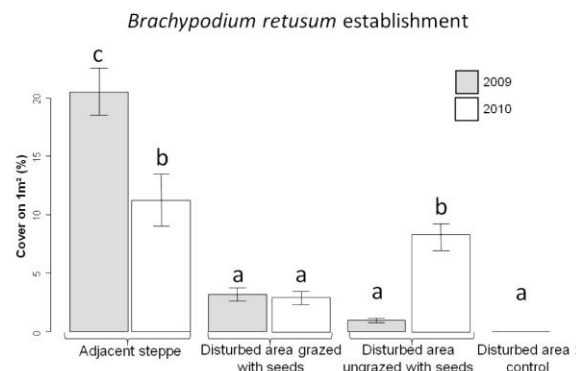


Figure 3: Anova performed on percent cover of *B. retusum* means of the different treatments

Total species richness and floristic composition (figure 4) changed during both years of the experiment. Sown plots resulted in the establishment of a plant community significantly different to the one which developed on the spontaneous regeneration plots without any restoration treatments. As for the pipeline area, the former field is mainly characterized by a weedy plant community. The different restoration treatments resulted in changes in floristic composition. First, the destruction of the abandoned field plant community with a chisel allowed the removing of most of the weed species. Second, sown steppe species decreased weed establishment by filling up available niches, which can explain the various plant assembly obtained with the various treatments (figure 4).

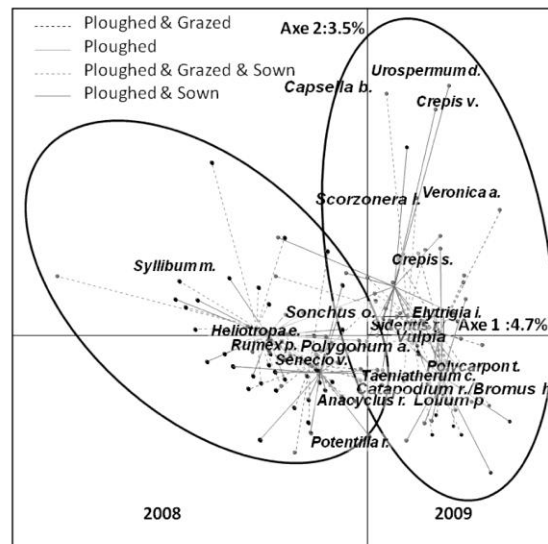


Figure 4: Correspondence analysis on the vegetation matrix in 2008 and 2009 on the sowing experiment.

Sown areas were characterized by the spontaneous presence of a lot of poaceae species (*Lolium perenne*, *Catapodium rigidum*, *Bromus hordeaceus* or *Taeniatherum caput-medusae*) compared to other treatments. Most of these species can be found in the steppe vegetation but their natural distribution is not limited to this ecosystem. Asexual reproduction of Poacea is promoted by grazing. This factor can also explain the changes in species composition. But since the above cited species are not characteristic of the steppe plant community, this factor needs to be monitored for a longer time to evaluate its long-term effect on the successional trajectory. Conclusion: two complementary restoration methods

Hay transfer and sowing structuring species can be used to restore Mediterranean steppe ecosystems that have diaspore availability limitations. These two methods have reintroduced some species (Poaceae) characteristics of the steppe community. Nevertheless, they have not the same effects on plant communities, as they proceeded differently and failed to reintroduce all steppe species. As a consequence, the joint use of the two methods should be even more successful because hay transfer allowed (i) the transfer of a large pool of annual steppe species including Poaceae (91% transferred) and forbs species (62% transferred) in a short time (three years) and (ii) the exclusion of weed species. Some typical perennial steppe species, such as *B. retusum*, were not reintroduced but sowing its seeds is efficient to change plant composition and species richness toward the desired successional trajectory. Nevertheless, these results have been obtained in a very short period and monitoring must be continued to confirm or not these changes.

In both case, sheep grazing is not just a socio-economical element in this landscape, it also plays a key factor in plant community assembly. Grazing has a major effect on species establishment, floristic composition and/or plant

species richness. Grazing reduces species competitiveness and increases clonal production of Poaceae; it is therefore essential in the restoration of such an herbaceous plant community dominated by Poaceae.

A part of the success of these methods lie in the timing for hay transfer and sowing: for the Mediterranean area, it has to be done in autumn before weed seedlings emerge, when the soil is moist and when rain fall is expected in subsequent days.

Acknowledgments

This study was sponsored by the CEEP Ecomusée de Crau, the Réserve Naturelle des Coussouls de la Crau, and was financially supported by the Conseil Régional de Provence Alpes Côte d'Azur, and GRTgaz and SAGESS companies. We thank the Trouillard family for letting us work on their land and all the people who helped us.

References

- [1] C. Römermann, T. Dutoit, P. Poschlod, and E. Buisson. *Biological Conservation*, 121(2005)21.
- [2] E. Buisson, T. Dutoit, F. Torre, C. Römermann, and P. Poschlod. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115 (2006)6.
- [3] S. Fadda, F. Henry, J. Orgeas, P. Ponel, É. Buisson, and T. Dutoit, *Comptes Rendus Biologies*, 33(7)(2008)532.
- [4] F. Henry, B. Talon, and T. Dutoit, *The Holocene*, 20(2010)25.
- [5] C. S. Lawson, M. A. Ford, and J. Mitchley, *Applied Vegetation Science*, 7(2004)259.
- [6] M.M. Blomqvist, W.L.M. Tamis, J.P. Bakker, and E. van der Meijden, *Journal for Nature Conservation*, 14(2006)16.
- [7] L. Rasran, K. Vogt, and K. Jensen, *Journal for Nature Conservation*, 14(2006)34.
- [8] P.A. Cipriotti, P. Flombaumb, O.E. Salab, and M.R. Aguiar, *Journal of Arid Environments*, 72(2006)162
- [9] C.N.R. Critchley, J.A. Fowbert, A.J. Sherwoodb, and R.F. Pywell, *Biological Conservation*, 132(2006)1.
- [10] L.A. DeFalco, T.C. Esque, J.M. Kane, and M.B. Nicklas, *Journal of Arid Environments*, 73(2009)885.
- [11] F.M. Padilla, R. Ortega, J. Sánchez, and F.I. Pugnaire, *Basic and Applied Ecology*, 10(2009)640.
- [12] A. Klimkowska, P. Dzierża, W. Kotowski, and K. Brzezińska, *Journal for Nature Conservation*, 8(1)(2010)12.
- [13] J.F. Nordbakken, K. Rydgren, I. Auestad, and I. Austad, *Urban Forestry & Urban Greening*, 9(2010)43.
- [14] F.X. Wang, Z.Y. Wang, and J.H.W. Lee, *Ecological Engineering*, 31(2007)232.
- [15] K. Prach, and P. Pysek, *Ecological Engineering*, 17(2001)55.
- [16] B. Peco, A.M. Sánchez, and F.M. Azcárate, *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 113(2006)284.
- [17] K. Kiehl and C. Wagner, *Restoration Ecology*, 14(2006)157.
- [18] R.N. Caturla, J. Raventós, R. Guàrdia, and V. R. Vallejo, *Acta Oecologica*, 21(2000)1.
- [19] B.E. Wassmuth, P. Stoll, T. Tschardt, and C. Thies, *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(2009)127.

Annexe 6 : Article « Entre expérimentations scientifiques et veille écologique : comment évaluer des mesures d'atténuations proposées par une étude d'impacts ? Le cas de canalisations enterrées dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France) »

54

La mise en œuvre de la restauration écologique : variété des milieux, des contextes et des pratiques

Note technique

Entre expérimentations scientifiques et veille écologique : comment évaluer des mesures d'atténuations proposées par une étude d'impacts ? Le cas de canalisations enterrées dans la plaine de Crau

L'évaluation de la pertinence des mesures d'atténuations proposées par une étude d'impacts lors d'un projet d'aménagement s'effectue par la mise en place de veilles écologiques. Néanmoins, ce type de suivis est rare puisqu'aucune législation ne l'impose. Focus sur la plaine de Crau où une veille écologique a été mise en place afin d'évaluer les mesures compensatrices et les mesures d'atténuations proposées par une étude d'impact lors de l'enfouissement de canalisations sur un écosystème sensible.

Le développement économique, industriel et démographique a engendré ces dernières décennies la destruction de nombreux habitats naturels. Afin de limiter la dégradation de ces milieux sensibles, la législation française a mis en place depuis la loi du 10 juillet 1976 relative à la protection de la nature, des décrets obligeant les maîtres d'ouvrages à effectuer des études d'impact lors de la réalisation de travaux ou de projets d'aménagement (Article R122 -1). Une étude d'impact présente notamment une analyse de l'état initial du site et de son environnement avec un bilan des espèces animales et végétales qui seront affectées de façon directe ou indirecte par les aménagements ou ouvrages. Cette étude a également pour but de présenter un projet des mesures envisagées ayant pour vocation de supprimer, minimiser, et/ou compenser les dommages sur les espèces et les habitats qui sont concernés.

De nombreuses études d'impact ont déjà été réalisées, mais parallèlement peu de travaux ont été publiés sur des retours d'expérience ou présentant des résultats sur les mesures réellement prises durant la construction des ouvrages et sur les choix et/ou les méthodes adaptées qui permettraient de les améliorer. Cette absence de résultats est issue d'un manque de communications entre les différents acteurs (scientifiques, bureaux d'études) qui interviennent sur chacune de ces mesures, mais résulte également de lacunes législatives.

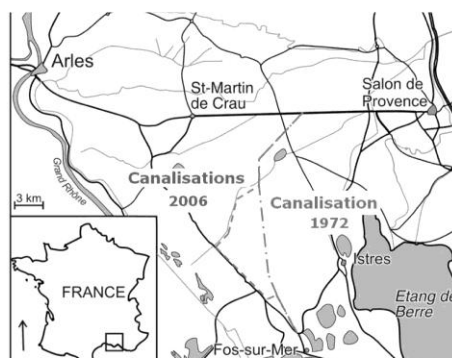
Cet article présente un retour d'expérience suite à la mise en place de mesures cherchant à limiter et réduire les impacts dus à la pose de canalisations souterraines de gaz et d'hydrocarbure sur la Réserve naturelle nationale des Coussouls de La Crau située dans les Bouches-du-Rhône (figure 1). Ce type de projet mobilise de nombreux acteurs : gestionnaires, maîtres d'ouvrages, techniciens, ouvriers, bergers... Cet article ne pourra malheureusement recenser la vision de chacun et sera donc focalisé sur deux types d'intervenants ayant chacun eu un rôle dans la prise et/ou la mise en place des

mesures compensatoires. Les premiers acteurs sont des membres d'un bureau d'étude ayant eu pour mission l'élaboration de l'étude d'impact et par la suite, le suivi de l'impact du chantier notamment sur les peuplements d'orthoptères. Les seconds sont des représentants d'une communauté scientifique universitaire, leur rôle a été d'assurer le suivi de l'impact du chantier sur la flore et sur les peuplements de coléoptères et de tester expérimentalement la restauration écologique de la végétation.

Une volonté de préserver l'écosystème

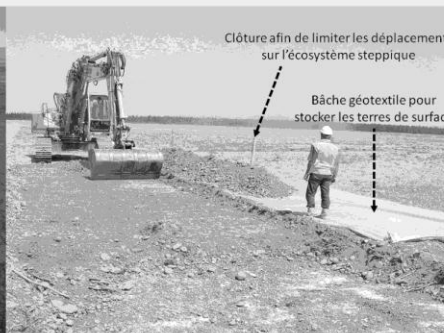
La Réserve naturelle nationale des Coussouls de La Crau est un écosystème herbacé steppique unique en France couvrant une surface de 7 400 hectares et abritant une faune remarquable. Sa formation est le résultat d'une succession d'événements géologiques ayant formé un

1 Localisation de la Réserve naturelle nationale des Coussouls de La Crau et des tracés des canalisations de 2006 et de 1972.





Canalisations mises en place en 2006



Clôture afin de limiter les déplacements
sur l'écosystème steppique

Bâche géotextile pour
stocker les terres de surface

② Canalisations mises en place en 2006.

À gauche, portion du tracé sur lequel on aperçoit le dispositif expérimental de restauration écologique.
À droite, dispositif mis en place sur le chantier pour limiter les impacts sur l'écosystème steppique.

sol imperméable, d'un pâturage ovin multiséculaire et d'un climat méditerranéen caractérisé par des épisodes de sécheresse et de vents importants. Bien qu'en 2006, la mise en place des canalisations a été assurée de manière à minimiser l'impact sur l'écosystème par le biais de mesures d'évitement et réductrices, 23 hectares d'espaces naturels ont cependant été perturbés (figure ②).

L'étude d'impact a eu pour objectif la préservation maximale de l'écosystème par un choix de tracé faisant passer les deux canalisations par un tronçon commun et en utilisant des axes déjà impactés par des voies d'irrigations ou de communications. Ces mesures n'évitant pas les dommages sur l'écosystème, une procédure d'acquisition de parcelles de steppe a été mise en place dans le cadre des mesures compensatoires. Suite à l'étude d'impact, la coordination des différents intervenants par les gestionnaires et la Réserve naturelle (CEEP et chambre d'agriculture des Bouches-du-Rhône) a également permis de réduire les perturbations en proposant un calendrier de chantier, la mise en place de clôtures afin de limiter les déplacements des engins de chantier sur l'écosystème steppique et en sollicitant l'utilisation d'une bâche géotextile pour stocker les terres de surface (figure ②). Ce stockage des terres avait pour but de remettre en place la végétation potentielle stockée dans les terres sous forme de graines, bulbes ou rhizomes à la fin des travaux et d'éviter des surcreusements dans la steppe lors du comblement de la tranchée. L'un des principaux buts de notre étude a donc été d'évaluer l'efficacité des mesures prises par l'étude d'impact pour minimiser les perturbations sur la faune et la flore par le biais d'une veille écologique figurant en tant que mesure d'accompagnement. L'étude des différents compartiments écologiques a donc nécessité l'intervention de différents écologues spécialistes. Malgré cette multiplicité d'acteurs, la veille écologique a été effectuée pour la faune comme pour la flore sur cinq sites communs. Pour chacun de ces sites, les inventaires ont été réalisés sur la partie impactée par les canalisations et sur une parcelle de steppe adjacente utilisée comme référence de l'écosystème steppique intact entre 2006 et 2009.

La recolonisation par les insectes

L'étude de la recolonisation par les insectes de l'habitat perturbé s'est focalisée sur deux ordres (coléoptères, orthoptères) et a donc nécessité la mise en place de deux protocoles adaptés. Le choix de ces deux taxons se justifie par le fait qu'ils réagissent différemment aux changements de végétation. Les coléoptères sont plus dépendants de la composition floristique, ce qui engendre donc une résilience lente de leurs assemblages (Fadda *et al.*, 2008). Les orthoptères, par contre, sont plus dépendants de la structure de la végétation, la résilience du peuplement est donc plus rapide. Le suivi des coléoptères s'est effectué la première année après la mise en place des canalisations (2007). Les coléoptères ont été capturés grâce à une série de pièges enterrés non attractifs dont l'ouverture affleure la surface du sol. Ces pièges qui se présentent sous la forme de pots contenant de l'éthylène glycol, ont été renouvelés trois fois durant le printemps et l'été 2007. L'identification et le comptage ont ensuite été effectués en laboratoire.

La même année, une campagne de comptage des orthoptères a été organisée (un jour en été) et a été renouvelée sur une période de trois ans (2007, 2008, 2009). Cette campagne a consisté en un comptage systématique de tous les orthoptères sur une bande d'1 mètre de large et de 25 mètres de longueur.

Les résultats de la campagne de suivi de ces peuplements montrent deux réponses contrastées des communautés de coléoptères et d'orthoptères. Pour les premiers, la mise en place des canalisations a engendré un changement dans la composition, traduite par une augmentation de la richesse spécifique et une nette diminution des effectifs des espèces typiques de la steppe. Les orthoptères enregistrent de leur côté une forte diminution de la richesse spécifique sur la zone d'enfouissement la première année, puis voient une régénération rapide de celle-ci au cours des années suivantes, pour atteindre au bout de trois ans une richesse et une composition identique à la steppe. Cette régénération rapide des communautés d'orthoptères semble relativement normale au regard de la faible largeur du tracé et des fortes capa-

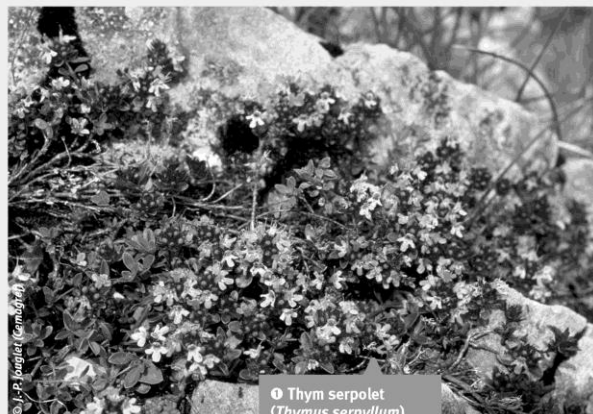
► cités de dispersion du groupe. Ces résultats soulignent l'intérêt de considérer différents compartiments pour ce type de suivi, en pondérant les choix selon la pertinence du groupe et l'accessibilité technique et temporelle de son étude. En effet, l'exemple du suivi des coléoptères illustre bien qu'un an de suivi ne permet pas d'apprécier la capacité de régénération de ces individus.

La recolonisation par la végétation

L'étude de l'impact de la construction des canalisations sur la végétation s'est effectuée par un suivi diachronique, qui consiste à réaliser des relevés de végétation tous les ans sur des cadras permanents. Pour cette étude, sur chaque site, deux cadras de 4 m² ont été matérialisés sur le tracé des canalisations et deux sur la steppe. Afin de compléter cette étude sur le devenir à long terme de la communauté végétale, une étude synchronique a été également effectuée. Cette méthode permet d'évaluer le devenir d'une communauté végétale, en utilisant des résultats obtenus à un instant donné sur plusieurs sites ayant subi la même perturbation mais à des époques différentes. Dans notre cas, des relevés de végétation ont été effectués de la même manière que sur les sites précédents sur un second tracé résultant de la mise en place d'une canalisation âgée de trente ans, à quelques kilomètres des canalisations étudiées.

L'étude de la végétation a permis de montrer qu'après une perturbation engendrant un remaniement des terres et une destruction de la végétation, la communauté végétale évolue rapidement durant les premiers stades de successions. Néanmoins, l'étude synchronique a révélé que même si la recolonisation par les végétaux est rapide sur les parcelles impactées par les canalisations, la végétation qui colonise les zones perturbées n'est cependant pas identique à celle de la steppe. Même après trente années de remise en place de la gestion par le pâturage extensif, certaines espèces caractéristiques de la steppe ne se réinstallent pas (*Brachypodium retusum*, *Stipa capillata*) ou sont peu abondantes (*Thymus vulgaris*, *Avena barbata*).

Cette faible capacité de résilience de la communauté végétale est due notamment aux faibles capacités de dispersion de certaines plantes steppiques et à l'altération de certaines propriétés physico-chimiques du sol qui influence directement la densité et la viabilité des graines ainsi que les relations entre les plantes et leur environnement édaphique. La remise en place des terres de surface avant les premières pluies automnales avait pour vocation d'éviter en partie cette perte d'espèces. Le calendrier des travaux n'ayant pu être respecté, celle-ci a donc été effective. Ce non-respect d'une mesure de réduction d'impact liée à une contrainte temporelle, pose le problème de contrôle des travaux. En effet, il n'existe aucune structure ou organisme habilité à surveiller la conformité et le respect des mesures d'impacts même si ce non-respect peut avoir des conséquences irréversibles sur l'écosystème. L'idée serait donc peut-être d'effectuer des études « post-impact » qui analyseraient les impacts effectifs et pourraient permettre une meilleure appréciation et renégociation des mesures compensatoires engagées.



◉ Thym serpolet (*Thymus serpyllum*), espèce indicatrice de milieu sec.

Cette étude de la végétation montre également qu'il est nécessaire d'effectuer un suivi temporel régulier sur une période longue afin de connaître les trajectoires successioneuses qu'emprunte une communauté durant sa régénération spontanée et selon les différentes mesures réellement prises.

Restaurer l'écosystème

Notre travail souligne également le fait qu'il est important de mettre au point des techniques capables d'accélérer la dynamique végétale, permettant ainsi la restauration de la communauté végétale de l'écosystème impacté. En tant que mesure accompagnatrice du projet, la technique de restauration écologique de « transfert de foin » a pu être testée sur cet écosystème (Coiffait-Gombault *et al.*, sous presse).

La technique de « transfert de foin » consiste à prélever des graines sur l'écosystème de référence par l'intermédiaire d'une fauche des parties supérieures de la végétation et d'une aspiration des résidus de la fauche. Afin de prélever un maximum de graines de la végétation potentielle, cette collecte a lieu durant la période où les végétaux produisent le maximum de semences. Sur notre site d'étude, cette période correspond au mois de juillet. Les graines accompagnées de débris de végétaux constituent donc les foin, qui sont ensuite transférés sur l'écosystème à restaurer au moment des premières pluies automnales, période la plus favorable pour les semis en conditions climatiques méditerranéennes. Nous avons donc procédé à la dispersion de 112 grammes de foin sur des surfaces de 0,16 m² (soit 700 g/m²) sur la zone impactée par les canalisations et sur la steppe (témoin) sur trois des sites étudiés pour les suivis de la faune et de la flore. Des relevés de végétation ont ensuite été effectués pendant trois ans (2007, 2008, 2009) afin d'évaluer la réussite de ce protocole expérimental.

L'utilisation de la technique de transfert de foin sur les zones impactées a permis d'augmenter la richesse en espèces végétales six mois après l'épandage des foin

pour atteindre une richesse comparable à celle de la steppe à l'issue du suivi (trois ans après l'épandage). Les résultats obtenus montrent que l'utilisation de cette technique permet une accélération de la succession végétale vers la communauté steppique de référence grâce à la réintroduction d'espèces caractéristiques de la steppe, et notamment des espèces structurantes tel que le thym (photo ⑩). Néanmoins, il est important de poursuivre les suivis de la régénération de ces sites perturbés et restaurés puisque certaines espèces steppiques restent toujours absentes de ces sites. Parmi ces espèces, le brachypode rameux ne semble cependant pas pouvoir recoloniser le milieu impacté à cause de ses faibles capacités de reproduction sexuée. L'absence de cette espèce semble problématique pour la régénération totale de l'écosystème puisqu'elle domine l'écosystème par son recouvrement, ce qui engendre une perte dans la structure de la communauté mais aussi dans son fonctionnement.

Conclusions et perspectives

Cette revue de mesures d'accompagnement mises en place à la suite d'une étude d'impacts montre qu'il est nécessaire d'effectuer un suivi des différents peuplements qui composent l'écosystème, car chaque peuplement répond de manière différente à la perturbation et n'a pas la même capacité de régénération. Cette étude a été réalisée sur trois années, une échelle de temps plus longue que celle de nombreux projets antérieurs. Néanmoins, ce pas de temps reste trop court pour pouvoir apprécier la résilience de la régénération de l'écosystème, que se soit pour la régénération naturelle ou la régénération sur les sites restaurés.

Ce type de suivis à long terme n'est malheureusement pas conduit de manière systématique puisqu'il engendre un important coût financier et humain, notamment due à la mobilisation de spécialistes pour chaque composante de l'écosystème. Dans cet exemple, la collaboration entre membres de bureau d'étude et universitaires s'est bien déroulée car les objectifs étaient communs et leurs

domaines de compétences étaient proches. Mais nous savons que la réalisation de grands projets nécessite un grand nombre d'autres acteurs qui n'ont pas les mêmes objectifs, ni le même vocabulaire technique. La présence d'un coordinateur de projet serait donc une solution adéquate pour faciliter et gérer les opérations liées aux prescriptions faites par l'étude d'impact (Jaunatre *et al.*, ce volume, p. 36-39).

Les mesures accompagnatrices ont permis la validation d'une technique de restauration écologique des écosystèmes herbacés steppiques. Cependant, les surfaces impactées (23 ha) restent nettement supérieures aux surfaces expérimentales restaurées (< 4 m²). Les résultats obtenus montrent donc un problème d'échelle entre les impacts et les mesures mises en place dans le cadre d'expérimentations scientifiques. Cela est d'autant plus grave pour l'écosystème qu'il met au minimum plus de trente ans pour se restaurer. Les collaborations entre chercheurs et bureaux d'études s'avèrent donc primordiales pour faire porter à connaissance et rendre opérationnels les résultats et techniques issus des recherches en écologie de la restauration. ■

Les auteurs

**Clémentine Coiffait-Gombault,
Élise Buisson et Thierry Dutoit**

Université d'Avignon, IUT, UMR CNRS IRD IMEP
Site Agroparc, BP 1207, 84911 Avignon Cedex 09
clementine.coiffait@univ-provence.fr
elise.buisson@univ-provence.fr
thierry.dutoit@univ-provence.fr

**Sylvain Fadda, Cédric Mroczko,
Yoan Braud, Julien Viglione**

Eco-Med, Tour Méditerranée,
65 avenue Jules Cantini, 13006 Marseille
fadda.sylvain@gmail.com

Remerciements

Nous tenons à remercier le CEEP Écomusée de Crau et la Réserve naturelle des Coussouls de La Crau pour leurs collaborations scientifiques et techniques, ainsi que le conseil régional de Provence Alpes Côte-d'Azur, GRT gaz et la SAGESS pour leurs soutiens financiers.

QUELQUES RÉFÉRENCES CLÉS...

- **COIFFAIT-GOMBAULT, C., *et al.***, sous presse, Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction, *Restoration Ecology*, doi: 10.1111/j.1526-100X.2010.00706.x.
- **FADDA, S., *et al.***, 2008, Consequences of the cessation of 3000 years of grazing on dry Mediterranean grassland ground-active beetle assemblages, *Comptes Rendus Biologies*, n°331, p. 532-546.
- **JAUNATRE, R., *et al.***, 2011, Mener à bien un projet de restauration écologique : l'écologie de la restauration face à l'ingénierie écologique, *Sciences Eaux & Territoires*, numéro 5, p. 36-39.

Résumé Les écosystèmes herbacés méditerranéens, caractérisés par une importante biodiversité, ont subi de considérables changements d'usage. Désormais, leur conservation est devenue insuffisante au regard de l'augmentation des dommages causés par les activités humaines. La restauration écologique apparaît donc comme un outil approprié pour participer à leur préservation. Des recherches préalables sur les différents compartiments de l'écosystème ainsi que sur les facteurs responsables de l'assemblage de leurs communautés avant et après dégradations sont donc nécessaires afin de mettre en place des méthodes de restauration adaptées à ces écosystèmes. Ainsi, en utilisant comme modèle biologique les *Coussouls* de Crau et leurs friches post-culturelles (Bouches-du-Rhône, France), représentatif de nombreux écosystèmes steppiques méditerranéens, nous avons choisi de déterminer et d'étudier les principaux filtres potentiellement responsables de l'organisation de cette communauté végétale. Le pâturage ovin, les changements trophiques du sol, les phénomènes de compétition et la capacité de reproduction et/ou de dispersion des espèces, identifiés lors d'une première étude sur la régénération de la steppe, ont ainsi été étudiés dans trois expérimentations différentes. Deux protocoles de restauration écologique in situ (transfert de foin et semis d'espèces structurantes) et un protocole d'expérimentation *ex-situ* testant les interactions d'une sélection d'espèces de la steppe ont permis de réaliser ces recherches. Nos principaux résultats montrent que les filtres de reproduction/dispersion, le niveau trophique du sol, la compétition et le régime de perturbations récurrentes lié au pâturage ovin ont un rôle déterminant dans les changements de la composition et de la structure de la communauté et ils expliquent ainsi en partie le ralentissement de sa dynamique successionnelle vers la steppe de référence. Nous avons également pu démontrer que ces filtres interagissaient entre eux. Au niveau de la recherche appliquée, les protocoles testés favorisent le retour de la végétation steppique, néanmoins la composition des parcelles restaurées reste toujours très différente de l'écosystème de référence à très court terme (deux à trois années après la restauration). Cela démontre que même si nous comprenons mieux aujourd'hui les facteurs expliquant l'organisation de cette communauté, il est cependant toujours difficile de la restaurer dans son intégralité car il n'est pas aisé de manipuler et de trouver un équilibre entre l'action de ces différents facteurs. Il est donc désormais plus que nécessaire de poursuivre ces recherches fondamentales et appliquées notamment au niveau des processus de maturation et de structuration des vieilles communautés végétales herbacées.

Mots clés : Steppe, résilience, coexistence, écosystème, perturbations, successions, pâturage, composition spécifique, richesse et diversité spécifique, règles d'assemblages, filtres, facilitation, compétition interspécifique, interactions biotiques et abiotiques, transfert de foin, semis d'espèces structurantes, espèces cibles.

Abstract Mediterranean herbaceous ecosystems which are characterized by a high biodiversity have been submitted to a lot of changes in use. Their conservation is not sufficient enough and ecological restoration seems to be an adapted solution to improve conservation efforts as it can mitigate damages induced by human activities. To develop restoration methods adapted to these ecosystems, preliminary researches on the different communities composing an ecosystem and the filters which are responsible for community assemblage before and after disturbance are necessary. Representative of numerous Mediterranean steppe ecosystems, the "Coussouls de Crau" and their ex-arable-fields (Bouches-du-Rhône, France) are the biological models used to identify and study the principal filters potentially responsible for organizing the plant communities. Sheep grazing, trophic changes, competition and reproduction and /or species dispersal, were identified in a first study on steppe regeneration; these filters were then the core of the following three research experiments. We carried out two in-situ restoration protocols (hay transfer and sowing foundation species) and one ex-situ experiment testing interactions between a selection of steppe species. The main results show that reproduction, seed dispersal, soil trophic level, competition, extensive sheep grazing are filters which have a determinant role in structuring the communities, in determining plant composition and partly in explaining the slow dynamics towards the reference steppe. Also, we show that filters interact between them. For applied restoration, the tested methods promote steppe vegetation come back, but in the short term (two or three years after restoration), the composition of restored areas remains different to the reference ecosystem. Even if we understand better the different factors which explain community organization, these results demonstrate that it is difficult to restore it integrally because it is not easy to manipulate and find an equilibrium between the different filters actions. Now it is necessary to continue these fundamental and applied researches, in particular on the maturation and structure of the old herbaceous plant communities.

Keywords : Steppe, resilience, coexistence, ecosystem, disturbance, successions, grazing, species composition, species richness, species diversity, assembly rules, filters, facilitation, interspecific competition, biotic and abiotic interactions, hay transfer, foundation species, target species.