REVISITER LES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS POUR ANALYSER LA DYNAMIQUE DES PELOUSES SÈCHES MÉDITERRANÉENNES

Marie Douarre

▶ **To cite this version:**

Marie Douarre. REVISITER LES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS POUR ANALYSER LA DYNAMIQUE DES PELOUSES SÈCHES MÉDITERRANÉENNES. Biodiversité et Ecologie. 2018. hal-01999067

HAL Id: hal-01999067

https://ephe.hal.science/hal-01999067

Submitted on 6 Feb 2019

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

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

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ PAR

DOUARRE MARIE

POUR L'OBTENTION DU DIPLÔME DE L'ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

REVISITER LES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS POUR ANALYSER LA DYNAMIQUE DES PELOUSES SÈCHES MÉDITERRANÉENNES

SOUTENU LE 3 DÉCEMBRE 2018 DEVANT LE JURY SUIVANT :

HELY-ALLEAUME CHRISTELLE – PRÉSIDENTE

DUTOIT THIERRY – TUTEUR SCIENTIFIQUE

ALARD DIDIER – CO-TUTEUR SCIENTIFIQUE

PRODON ROGER – TUTEUR PÉDAGOGIQUE

BIORET FRÉDÉRIC – RAPPORTEUR

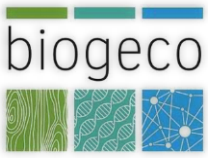
TATIN LAURENT– EXAMINATEUR

MÉMOIRE PRÉPARÉ SOUS LA DIRECTION DE :

TUTEUR PÉDAGOGIQUE : PRODON ROGER – UMR 5175 CEFE, CNRS, UNIVERSITÉ MONTPELLIER II

TUTEUR SCIENTIFIQUE : DUTOIT THIERRY – UMR 7263 IMBE, CNRS-IRD, AMU-UAPV, IUT AVIGNON

CO-TUTEUR SCIENTIFIQUE : ALARD DIDIER – UMR 1202 BIOGECO, INRA, UNIVERSITÉ BORDEAUX 1



REMERCIEMENTS

Je tiens, dans un premier temps, à remercier Thierry Dutoit qui m'a intégrée à son équipe et encadrée dans ces travaux de recherche ainsi que pour la réalisation de ce mémoire. Il s'est rendu très disponible et je ne saurais trop lui témoigner ma reconnaissance pour son soutien et son indéfectible confiance.

Je souhaite exprimer ma gratitude à Roger Prodon qui, depuis le début, a montré de l'intérêt pour mon travail, m'a encouragée et fait part de ses conseils avisés, notamment en statistiques.

Je remercie également Didier Alard dont l'expérience en matière de suivi de végétation sur le long terme et d'analyse de relevés anciens m'a été précieuse, tant pour définir la méthodologie que pour les analyses statistiques.

Ce travail aurait laissé une impression d'inachevé si Alexandre Génin n'avait pas permis de mettre les résultats en perspective avec les gradients de végétation autour des bergeries de la Crau (étude d'Alice Le Priol et Alexandre Génin). Excellent statisticien et pédagogue, il n'a pas hésité à consacrer du temps pour l'élaboration de cette partie de la discussion et je l'en remercie.

Un grand merci à l'équipe de l'IMBE et aux personnes extérieures qui apportent leur aide et leur savoir. Je pense en particulier à Daniel Pavon qui, chaque année en début de saison, rafraîchit et enrichit nos connaissances de la flore de la Crau et nous rappelle patiemment les critères de détermination des espèces. Chacun sait que la fiabilité des relevés est cruciale pour la qualité des travaux de recherche qui les utilisent. Merci aussi à Renaud Jaunatre pour sa gentillesse et ses conseils en matière d'analyse statistique. Je tiens également à remercier l'ensemble des personnes qui ont participé aux relevés de terrain : Anne Aurière, Julie Chenot, Cannelle Moinardeau pour ne citer qu'elles.

Je tiens à exprimer ma gratitude à Xavier Fortuny, collègue et ami, qui a partagé avec moi ses expériences de thèse. Il est l'inspirateur de ma démarche et m'a accompagnée dans ce projet de formation à la recherche. Ses conseils et son soutien m'ont été précieux.

Je remercie le Conseil Général des Bouches du Rhône pour le support financier et en particulier Michel Bourrely pour la transmission de ses relevés anciens. Merci également à Hervé Gomila, du bureau d'études Ecosphère, pour les informations qu'il nous a communiquées et à Tela Botanica pour l'extraction des relevés anciens dans SOPHY.

Pour nous avoir autorisés à accéder aux sites où les relevés ont été faits, je remercie la Réserve Naturelle Nationale des Coussouls de Crau, le CEN PACA, la société SPSE (accès site la Feuillanne), le Domaine du Merle SUPAGRO Montpellier et les propriétaires et éleveurs de la plaine de Crau.

Enfin, je tiens à remercier chaleureusement l'ensemble des personnes qui ont consacré du temps à relire ce mémoire pour en consolider la teneur et en chasser les incohérences ou coquilles, notamment Thierry Dutoit, Alexandre Génin et bien sûr, mes parents, toujours là quand il s'agit de m'aider et me soutenir.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE 1. Introduction générale 7
1 Introduction 8
2 Hypothèses testées et démarche adoptée 9
CHAPITRE 2. Matériels et méthodes 10
1 La plaine de la Crau 11
1.1 Localisation 11
1.2 Histoire géologique et conditions pédoclimatiques 12
1.3 La végétation 18
1.4 Le pastoralisme 22
1.5 Le patrimoine naturel 25
2 Relevés anciens et nouveaux relevés 28
2.1 Récupération et mise en forme des relevés anciens 28
2.2 Réalisation des nouveaux relevés 31
3 Analyse 34
3.1 Préparation et exploration du jeu de données 34
3.2 Analyse factorielle 36
CHAPITRE 3. Résultats 39
1 Description et préparation des données 40
1.1 Centrage des relevés sur la communauté 41
1.2 Regroupement des relevés par site et par date 44
2 Exploration du jeu de données 45
2.1 Structure du jeu de données 45
2.2 Comparaison des relevés anciens et récents 47
2.3 AFC 51
2.4 Recherche de taxons indicateurs de l'évolution du coussoul 57
2.5 Analyse des traits fonctionnels 59
CHAPITRE 4. Discussion 64
1 Discussion relative à l'utilisation de relevés phytosociologiques 65
2 Discussion relative à la comparaison des relevés anciens et récents 66
3 Discussion relative aux résultats de l'étude des traits fonctionnels 67
3.1 Influence du pâturage sur la végétation 67
3.2 « Rudéralisation » du coussoul : enrichissement en azote ou intensification du pâturage ? 68
CHAPITRE 5. Conclusions et perspectives 75
1 Conclusions 76
2 Perspectives 77
Bibliographie 78
Annexes 85

TABLE DES FIGURES

FIGURE 1 – CARTE PHYSIQUE DES LIMITES APPROXIMATIVES DE LA CRAU (AUTEUR : ÉRIC GABA IN BELTRANDO, 2015 – AJOUT DE LA STATION MÉTÉOROLOGIQUE) 11

FIGURE 2 – DIAGRAMME OMBROTHERMIQUE DE LA CRAU 12

FIGURE 3 – ANCIENS LITS DE LA DURANCE SUIVANT LES ÉPOQUES (SOURCE : D'APRÈS CEN PACA MODIFIÉ) 13

FIGURE 4 – ÉLÉMENTS MORPHO-GÉOLOGIQUES DE LA CRAU (SOURCE : D'APRÈS MOLLIEX, 2011 ET COLOMB., 1986, MODIFIÉS) .. 14

FIGURE 5 – PRINCIPAUX CANAUX D'IRRIGATION ET PRAIRIES IRRIGUÉES EN PLAINE DE CRAU (SOURCE : SYMCRAU) 16

FIGURE 6 – ÉLÉMENTS DE FONCTIONNEMENT HYDROGÉOLOGIQUE DE LA NAPPE DE CRAU (SOURCE : SYMCRAU)..... 17

FIGURE 7 – SYSTÈME D'ALIMENTATION DES OVINS EN CRAU : PASTORALISME - FOIN DE CRAU ET ESTIVES (D'APRÈS BELTRANDO., 2015 ET FABRE, 1997 MODIFIÉS)..... 22

FIGURE 8 – DEUX TYPES DE RESSOURCES ALIMENTAIRES POUR LE TROUPEAU : « LE FIN » ET « LE GROSSIER » 23

FIGURE 9 – CIRCUITS TYPES DE PRINTEMPS SUR LE COUSSOUL DE L'OPÉRA (FABRE, 2002 MODIFIÉ PAR DUREAU R. ET BONNEFON O., 2010) 24

FIGURE 10 – RAVE PARTY D'AOÛT 2017 (À GAUCHE) ET RUPTURE DE L'OLÉODUC EN AOÛT 2009 (À DROITE)..... 27

FIGURE 11 – NOMBRE DE RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS ET EXPLOITÉS DANS CETTE ÉTUDE DANS LES COUSSOULS DE LA PLAINE DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 40

FIGURE 12 – RICHESSE SPÉCIFIQUE ET OCCURRENCES DES TAXONS DANS DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS ET RÉCENTS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 41

FIGURE 13 – CLASSIFICATION DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS ET AUTRES VÉGÉTATIONS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 [FONCTION HCLUST (*, « WARD.D »)]..... 42

FIGURE 14 – NOMBRE DE RELEVÉS PAR ANNÉE AVANT (EN GRIS) ET APRÈS (EN ROUGE ET BLEU) RECENTRAGE DU JEU DE DONNÉES DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016..... 43

FIGURE 15 – LOCALISATION DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016.... 44

FIGURE 16 – NOMBRE DE RELEVÉS PAR ANNÉE APRÈS REGROUPEMENT DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS ET RÉCENTS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 45

FIGURE 17 – RICHESSE SPÉCIFIQUE ET OCCURRENCES DES TAXONS DANS L'ENSEMBLE DES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS APRÈS REGROUPEMENT DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 46

FIGURE 18 – DIVERSITÉ ALPHA DE SHANNON-WEAVER DES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS APRÈS REGROUPEMENT DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 46

FIGURE 19 – DISPERSION DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS ET RÉCENTS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016..... 47

FIGURE 20 – COMPARAISON DES FRÉQUENCES D'OCCURRENCES DES TAXONS ENTRE LES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 48

FIGURE 21 – PROJECTION DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU SUR LA MATRICE DE 41 RELEVÉS ET 181 TAXONS ENTRE 1949 ET 2016 COMPRENANT LES ANCIENS (ROUGES) ET RÉCENTS (BLEUS) SUR LES DEUX PREMIERS AXES DE L'AFC, F1 ET F2 51

FIGURE 22 – PROJECTION DES 41 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 SUR LES DEUX PREMIERS AXES DE L'AFC. LES RELEVÉS RÉALISÉS SUR UN MÊME SITE POUR DIFFÉRENTES PÉRIODES ONT ÉTÉ RELIÉS .. 52

FIGURE 23 – PROJECTION DES RELEVÉS 41 PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU PAR DATE SUR LES DEUX PREMIERS AXES DE L'AFC, F1 ET F2 53

FIGURE 24 – CONTRIBUTIONS DES 41 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 ET DES 181 TAXONS À L'AXE 1 (LA TAILLE DE LA POLICE EST RELATIVE À LA CONTRIBUTION)..... 54

FIGURE 25 – CONTRIBUTIONS DES 41 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 ET DES 181 TAXONS À L'AXE 2 (LA TAILLE DE LA POLICE EST RELATIVE À LA CONTRIBUTION)..... 55

FIGURE 26 – CLASSIFICATION DES 41 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 [FONCTION HCLUST (*, « WARD.D »)] 57

FIGURE 27 – RELATION ENTRE LA LONGITUDE ET LE RECOUVREMENT DES GALETS DANS LA PLAINE DE CRAU 59

FIGURE 28 – NOMBRE DE TAXONS PAR TRAIT POUR LES ESPÈCES INVENTORIÉES DANS LES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016..... 60

FIGURE 29 – RÉSULTAT DE LA RLQ RÉALISÉE SUR LES 58 TAXONS, 7 TRAITS ET 41 RELEVÉS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS ENTRE 1949 ET 2016..... 61

FIGURE 30 - NOMBRE D'OCCURRENCES DES TAXONS DANS LES RELEVÉS RÉCENTS OU ANCIENS SELON LE TYPE BIOLOGIQUE ET LE TYPE DE STRATÉGIE SELON GRIME 69

FIGURE 31 - CEINTURES DE VÉGÉTATION AUTOUR DES BERGERIES ET DISPOSITIF D'ÉTUDE DE L'EFFET GRADIENT SPATIAL DE PÂTURAGE (D'APRÈS MOLINIER ET AL., 1949, MODIFIÉ)..... 70

FIGURE 32 – VALEURS MOYENNES DES TRAITS POUR LA LDMC ET LA SLA AINSI QUE LES COORDONNÉES DES RELEVÉS SUR LES DEUX PREMIERS AXES DE L'ACP (PC1 ET PC2) EN FONCTION DE LA DISTANCE À LA BERGERIE 71

FIGURE 33 – POSITIONNEMENT DES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS EN FONCTION DES INDICES DE RUDÉRALITÉ ET NITROPHILIE DÉFINIS SELON LA DISTANCE AUX BERGERIES DANS LA CRAU..... 73

FIGURE 34 – TENDANCES ÉVOLUTIVES MESURÉES DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 (POINTS ET FLÈCHES COLORÉS) EN FONCTION DES INDICES DE RUDÉRALITÉ ET NITROPHILIE DANS LA CRAU..... 74

TABLE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 – ESPÈCES FLORISTIQUES PATRIMONIALES DU COUSSOUL 26

TABLEAU 2 – COMPARAISON ET CORRESPONDANCES ENTRE LES COEFFICIENTS D'ABONDANCE-DOMINANCE (AD) ET LES VALEURS DE RECOUVREMENT MOYENS SELON DIVERS AUTEURS (R. MEDDOUR, 2011) 28

TABLEAU 3 – STRUCTURE DE LA TABLE DES RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 30

TABLEAU 4 – STRUCTURE DE LA TABLE DES DONNÉES ASSOCIÉES AUX RELEVÉS 30

TABLEAU 5 – STRUCTURE DE LA TABLE DES OBSERVATIONS SPÉCIFIQUES 31

TABLEAU 6 – DONNÉES SAISIES LORS DES NOUVEAUX RELEVÉS. 33

TABLEAU 7 – STATISTIQUES PRÉLIMINAIRES DESCRIPTIVES DE BASE DU JEU DE DONNÉES DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 40

TABLEAU 8 – CARACTÉRISTIQUES DES PRINCIPAUX GROUPES DE RELEVÉS 42

TABLEAU 9 – STATISTIQUES DESCRIPTIVES DE BASE DU JEU DE DONNÉES RECENTRÉ DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 43

TABLEAU 10 – STATISTIQUES DESCRIPTIVES DE BASE DU JEU DE DONNÉES APRÈS REGROUPEMENT DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES PAR SITE ET PAR DATE RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 45

TABLEAU 11 – STATISTIQUES DESCRIPTIVES DE BASE DU JEU DE DONNÉES : RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS ET RÉCENTS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 47

TABLEAU 12 – TAXONS APPARUS/NON REVUS ET/OU DONT LA FRÉQUENCE D'OCCURRENCE VARIE FORTEMENT ENTRE LES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS DES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 2016 49

TABLEAU 13 – TAXONS INDICATEURS DES 16 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU ENTRE 1949 ET 1991 57

TABLEAU 14 – TAXONS INDICATEURS DES 42 RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES RÉCENTS RÉALISÉS DANS LES COUSSOULS DE CRAU EN 2015 ET 2016 58

TABLEAU 15 – TRAITS CONSIDÉRÉS POUR L'ANALYSE ET VARIABLES ASSOCIÉES POUR L'ÉTUDE FONCTIONNELLE DE LA VÉGÉTATION DES PELOUSES SUB-STEPPIQUES DE LA CRAU 60

TABLE DES ANNEXES

ANNEXE I – TABLES UTILISÉES POUR L'ANALYSE DES TRAITS FONCTIONNELS (TABLES R, L ET Q)

ANNEXE II - EXTRAIT DE LA TABLE DES DONNÉES

ANNEXE III - TABLE DES RELEVÉS APRÈS REGROUPEMENT

ANNEXE IV - TABLE DES ABRÉVIATIONS DES TAXONS

CHAPITRE 1. Introduction générale

1 INTRODUCTION

Dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, Sud-est de la France), les pelouses sèches méditerranéennes sub-steppiques (appelées localement : le coussoul[1]) représentent un habitat unique, traditionnellement pâturé par des troupeaux d'ovins depuis le Néolithique et d'un très grand intérêt patrimonial (Tatin *et al*., 2013). Soumises à des régimes d'incendies et de pâturage récurrents ainsi qu'à de fortes contraintes pédoclimatiques, notamment hydriques, ces pelouses sub-steppiques ont été considérées comme stables sur le long terme au niveau non seulement de leur physionomie mais aussi de leur composition et diversité floristiques. Elles seraient en effet aujourd'hui bloquées dans leur dynamique successionnelle progressive vers le boisement par la pratique récurrente du pâturage ovin et les sécheresses estivales (Devaux *et al.*, 1983).

Face aux dégradations issues de l'industrialisation (carrières, plates-formes logistiques), des activités militaires (aéroport, stockage de munitions) et agricoles intensives (vergers, cultures maraîchères intensives), d'importantes opérations de restauration écologique de ces pelouses ont été menées, en utilisant comme habitat de référence à atteindre, cette communauté végétale sub-steppique « non perturbée » en dehors des pratiques pastorales multimillénaires (Dutoit *et al*., 2011 & 2013).

Le constat des impacts des changements globaux en cours (climat, pollutions atmosphériques, usages, fragmentation) invite cependant à envisager une ou des réponses différentielles de la communauté végétale aux changements et à réévaluer sa supposée « stabilité ». Savoir si la communauté prise comme référence connait elle-même une dynamique successionnelle tout en conservant sa physionomie herbacée sur des pas de temps longs apparaît alors effectivement comme cruciale pour orienter les stratégies futures de gestion ou de restauration des coussouls en relation avec la prise en considération de cette communauté comme une référence pour les opérations de conservation et de restauration.

Le présent travail de recherche vise donc à apporter des éléments quant à l'éventuelle stabilité de ces végétations sur un pas de temps historique en fonction de l'existence de documents exploitables (relevés botaniques) et de tenter d'expliquer les éventuelles nouvelles dynamiques identifiées.

Afin d'identifier d'éventuelles trajectoires de cette communauté en dehors des zones antérieurement dégradées ou restaurées, nous avons donc revisité des inventaires botaniques anciens (relevés phytosociologiques) disponibles depuis la seconde moitié du XXème siècle sur des sites n'ayant pas subi d'autres perturbations que celles inhérentes au pâturage traditionnel et à la pratique ancienne des feux pastoraux. Nous avons utilisé la méthode de rééchantillonnage de relevés anciens qui est une méthode alternative de l'approche par chronoséquence pour étudier les trajectoires des communautés végétales à long-terme sans prendre le risque de confondre l'espace avec le temps (Foster & Tilman, 2000).

Les données historiques et récentes sur la végétation de la plaine de Crau ont donc été compilées à partir des articles, mémoires, thèses et de relevés déjà saisis dans des bases de données. Les campagnes de rééchantillonnage ont été réalisées aux printemps 2015 et 2016 aux endroits les plus proches de ceux indiqués dans les anciens relevés selon une méthode standardisée (Gaudnik *et al*., 2011). Les résultats attendus sont que la pelouse sèche de référence montrerait des dynamiques en

[1] En occitan provençal, les « coussouls » désignent des espaces que l'on foule du pied, c'est-à-dire de grandes parcelles où que les troupeaux parcourent dans la partie steppique et caillouteuse de la plaine de la Crau. « Coussoul » vient du bas latin « *cursorium* », parcours.

lien avec les changements globaux climatiques (dépôts atmosphériques azotés) ou d'usages (changements des pratiques pastorales) et que celles-ci doivent être prises en compte dans la définition des objectifs à atteindre en matière de restauration et/ou gestion écologique des pelouses dégradées.

2 HYPOTHÈSES TESTÉES ET DÉMARCHE ADOPTÉE

Pour cette étude, deux hypothèses ont été testées :

1. Existe-t-il une dynamique temporelle des communautés végétales identifiable ou ces communautés sont-elles restées stables au niveau de leur composition, diversité et structure (grain communauté) ;

2. Existe-t-il à l'échelle de la Crau Wurmienne (Crau de Miramas) des différences de réponse des communautés en fonction de la localisation spatiale des sites (grain paysage) ?

Les résultats attendus seraient que si une dynamique de la communauté de référence existe, elle est uniforme sur l'ensemble des coussouls de la Crau de Miramas et indépendante de la variabilité inter-sites car en lien avec des changements globaux qui affectent toute la plaine de Crau (Dépôts atmosphériques azotés, changements de pratiques pastorales en lien avec le changement climatique et/ou socio-économique).

CHAPITRE 2. Matériels et méthodes

1 LA PLAINE DE LA CRAU

1.1 LOCALISATION

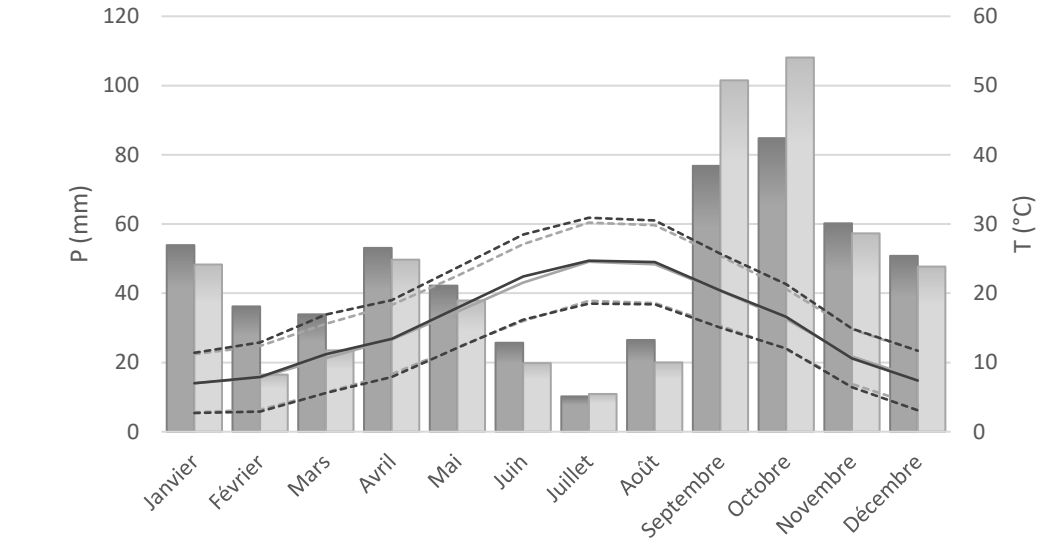
La plaine de la Crau se situe dans le sud-est de la France, dans le département des Bouches du Rhône. Elle est délimitée par le Grand Rhône à l'ouest, les Alpilles au nord et l'étang de Berre à l'est (Figure 1).

Figure 1 – Carte physique des limites approximatives de la Crau (Auteur : Éric Gaba in *Beltrando, 2015 – ajout de la station météorologique)*

1.2 HISTOIRE GÉOLOGIQUE ET CONDITIONS PÉDOCLIMATIQUES

1.2.1 Le climat

Sous influence méditerranéenne, la Crau reçoit moins de 600 mm/an de précipitations, dont la moitié tombe en automne. La température moyenne annuelle s'établit autour de 15,3°C avec une température moyenne mensuelle allant de 7,0°C en janvier à 24,7°C en juillet (données du Grand Carton, Figure 2).



Données climatiques moyennes sur la période 1981-2010 de la station d'Istres (Source : Météo-France)

Données climatiques moyennes sur la période 1997-2006 de la station du Grand Carton au centre de la Crau (localisation Figure 1 ; Source : Inra Avignon, unité EMMAH)

Figure 2 – Diagramme ombrothermique de la Crau

La Plaine de la Crau est soumise à des vents fréquents et forts : la Tramontane, le vent marin et surtout le Mistral. Ce dernier, froid et sec, souffle le tiers de l'année et peut atteindre 120 km/h. En moyenne, le vent souffle 70 jours à plus de 20 km/h et les épisodes très venteux (>30 km/h) se répartissent entre novembre et avril (Source : INRA Avignon, unité EMMAH).

L'ensoleillement élevé et les vents sont à l'origine d'une forte évapotranspiration. Le climat de la Crau se caractérise donc par une certaine aridité (sol et atmosphère) sans pour autant se ranger dans la classe des milieux semi-arides dont la pluviosité annuelle est inférieure à 250 mm/an.

Sur le long terme, les données climatiques locales du XXème siècle montrent que les températures ont augmenté de 1°C en moyenne. Cette élévation est plus marquée au printemps et en automne. La répartition des pluies change également : les précipitations sont plus importantes en automne et le sont moins au printemps et en été, ce qui augmente la fréquence des sécheresses. (TEC, 2014)

1.2.2 Teneurs atmosphériques en dioxyde d'azote

En plaine de Crau, il n'y a pas de stations de mesure des retombées azotées. La station d'Istres est la plus proche. Elle se trouve à l'est de la Crau, entre Miramas et Fos, près de la base aérienne. Cette station a mesuré des teneurs annuelles en dioxyde d'azote (NO2) atmosphériques inférieures à

18 µg/m³ depuis 2010 (source Air PACA). En dessous de 20 µg/m³, les teneurs sont considérées comme faibles. Les teneurs sont plus élevées à Arles (agglomération), Fos (zone portuaire et industries pétrochimiques) et Martigues (industries pétrochimiques) avec des écarts qui peuvent dépasser 10 µg/m³ certaines années. A titre de comparaison, la teneur annuelle de dioxyde d'azote à Marseille est proche de 50 µg/m³. La ville de Manosque se situe dans les Alpes de Haute Provence, à une altitude de 500 m, et présente les plus faibles teneurs en dioxyde d'azote parmi les stations du réseau Air PACA. Sur la période 2013-2015, les teneurs annuelles enregistrées à Istres et Manosque sont respectivement de 14,6 µg/m³ et 12,1 µg/m³.

1.2.3 Géologie

Au début de l'ère Quaternaire, il y a environ 2 MA, la Durance était un fleuve qui se jetait directement dans le Golfe de Fos en formant un delta. Son lit s'est progressivement déplacé sous l'effet de processus d'érosion et d'effondrements. C'est ainsi que depuis 70 000 ans, la Durance rejoint le Rhône au niveau du sud d'Avignon à Barbentane (Molliex *et al*., 2013).

Figure 3 – Anciens lits de la Durance suivant les époques (Source : d'après CEN PACA modifié)

La Plaine de la Crau correspond donc au paléo-delta de la Durance. On distingue 3 terrasses anciennes qui forment un gradient géologique du nord au sud, constituées d'alluvions quaternaires qui se sont déposées au cours du Pliocène, plus précisément au Villafranchien (-2 MA à -800 000 ans) pour la Crau

d'Arles ou « Vieille Crau ». La Crau de Luquier correspond quant à elle aux dépôts effectués lors de la glaciation du Riss (-240 000 à -180 000 ans) et la Crau de Miramas à ceux du Würm (-80 000 à -70 000 ans). Dans ce travail, nous nous sommes par la suite essentiellement concentrés sur l'étude des relevés anciens et de la dynamique de la végétation sub-steppique des coussouls de la Crau de Miramas car elle correspond à la plus grande surface relictuelle de végétation non fragmentée (6 500 ha) et non dégradée. Elle correspond aussi à la zone où la majorité des opérations de restauration a eu lieu et celle où le plus de relevés anciens avaient été effectués depuis le milieu du XXème siècle (*Fig. 3 et 4*).

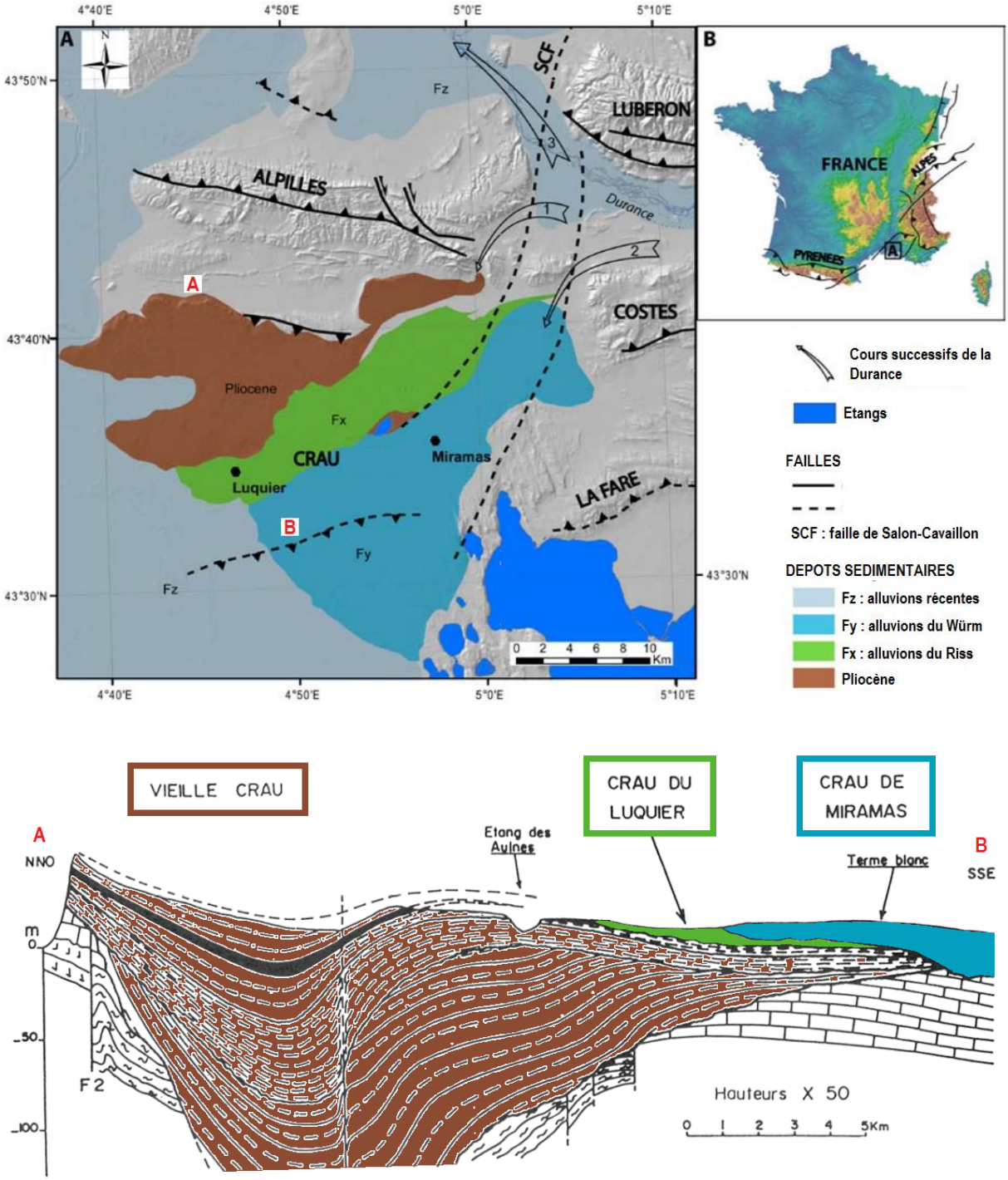


Figure 4 – Éléments morpho-géologiques de la Crau (Source : d'après Molliex, 2011 et Colomb., 1986, modifiés)

1.2.4 Le sol

Les sols de la Crau sont des fersialsols leptiques tronqués correspondant aux sols anciens rouges méditerranéens (riches en fer, silice et aluminium). Leurs caractéristiques physico-chimiques varient en fonction du sous-sol. Ce sont des sols à coloration rougeâtre, décalcifiés en surface (pH moyen de 6,5 environ). Il s'agit de sols tronqués car les horizons supérieurs, normalement riches en limons ont subi une forte érosion éolienne au Tardiglaciaire (Duclos, 1994).

Ce paléo-delta se caractérise par l'abondance des galets charriés par la Durance. Leur nature (grès, granite, etc.) est aussi diverse que les terrains traversés par le fleuve. Dans la Crau, à 50 cm de profondeur se trouve un poudingue, c'est une couche de galets cimentés dans une matrice carbonatée provenant pour partie de la dissolution des galets calcaires (calcrète) et/ou de dépôts lors des remontées capillaires de la nappe phréatique. Ce conglomérat induré est plus ou moins épais selon les secteurs et peut varier de 1 à 5 m d'épaisseur (Duclos, 1994).

Un masque de galets (recouvrement de galets en surface) s'est constitué sous l'influence de processus d'érosion (éolisation des limons de surface) et recouvre 40 % à 60 % de la surface du sol. Ce masque est moins dense et les galets plus petits dans la Crau de Miramas par rapport à la Crau de Luquier. La Crau présente donc un triple gradient nord-sud : géologique, pédologique et climatique.

Le poudingue, de par sa dureté et compacité, est imperméable aux racines. Ainsi, les plantes n'ont pas accès à la nappe phréatique sous-jacente, à moins que celui-ci ne soit fissuré. Les sols très peu profonds (30-70 cm environ au-dessus du poudingue selon l'âge de la terrasse) contribuent au caractère xérique de la végétation. De plus, les analyses physico-chimiques de sol montrent que le niveau de fertilité est faible (déficit en phosphore et potassium) mais que c'est le manque d'eau qui reste le principal facteur limitant pour leur mise en culture.

1.2.5 Hydrologie

Le réseau hydraulique de surface est quasi inexistant en Crau, hormis les dispositifs d'irrigation gravitaire et les étangs. C'est en 1559 que l'ingénieur d'État Adam de Craponne a fait construire les premiers canaux d'irrigation pour amener l'eau de la Durance en Crau. Aujourd'hui, un vaste réseau de 400 km de canaux principaux et secondaires parcourt la Crau, ainsi que 1600 km de « filioles » et fossés autour des parcelles, raccordés aux réseaux secondaires, dont les rôles sont d'irriguer par submersion les prairies de fauche dites « prairies de foin de Crau » (*Fig. 5*).

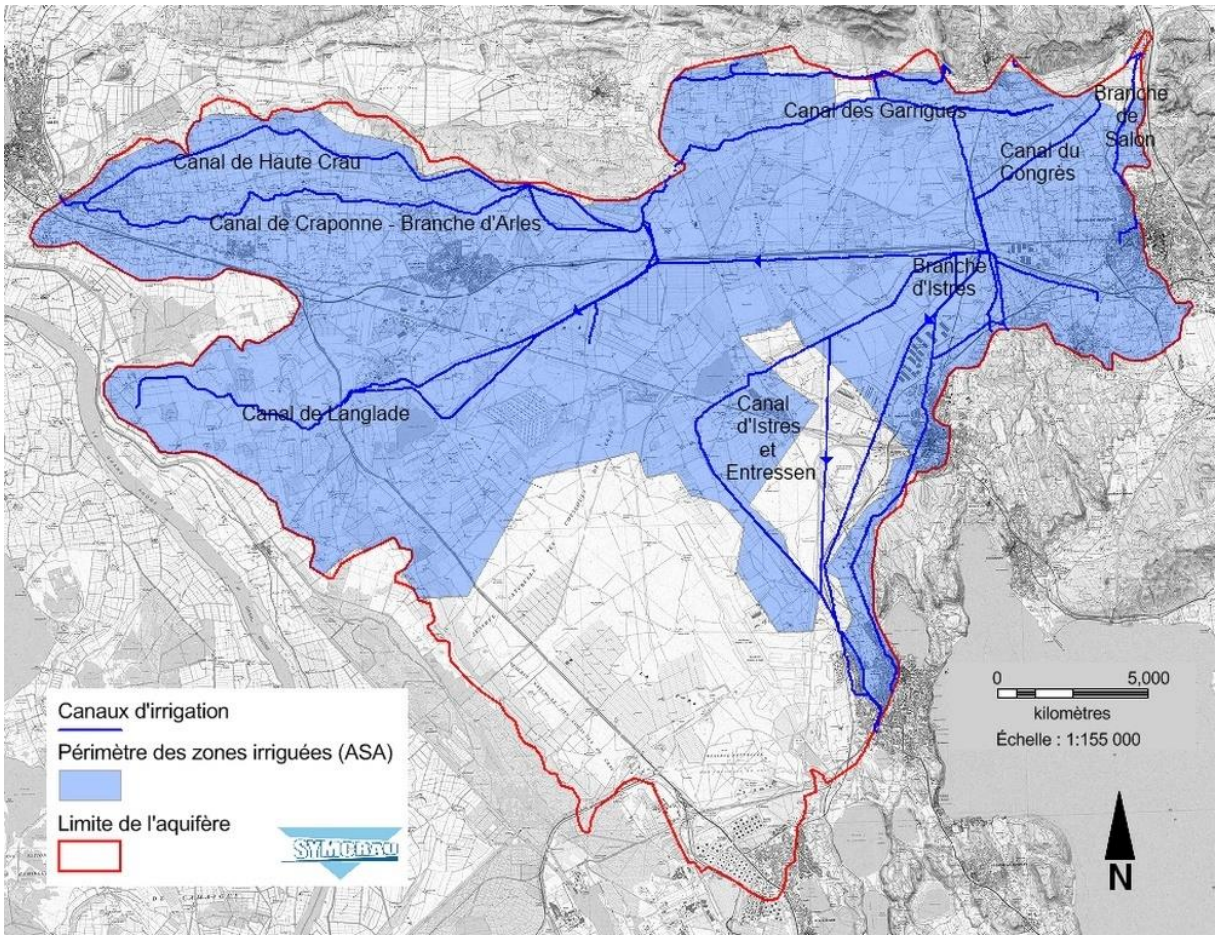


Figure 5 – Principaux canaux d'irrigation et prairies irriguées en plaine de Crau (Source : SymCrau)

Les cailloutis de la plaine de la Crau abritent une nappe d'eau souterraine, « la nappe de Crau ». Ces cailloutis, constitués aussi bien d'éléments sableux que de galets décimétriques, constituent l'aquifère de la nappe. La Durance n'alimente plus naturellement la nappe de Crau. La plaine de la Crau est donc un cas exceptionnel de bassin hydrographique puisque l'eau qui alimente sa nappe est principalement exogène : 70% de la recharge provient ainsi de l'eau d'irrigation des prairies (apportée par des canaux depuis le barrage de Serre-Ponçon dans les Hautes-Alpes) et seulement 30% de la pluie. Son niveau connaît des variations saisonnières en fonction des apports de l'irrigation, maximaux en été. La nappe s'écoule du nord-est au sud-ouest, vers le Rhône et la Camargue (*Fig. 6*).

La Crau compte deux plans d'eau, l'étang des Aulnes et l'étang d'Entressen. Ceux-ci, non connectés à la nappe, sont alimentés par les eaux de ruissellement et des canaux d'assainissement.

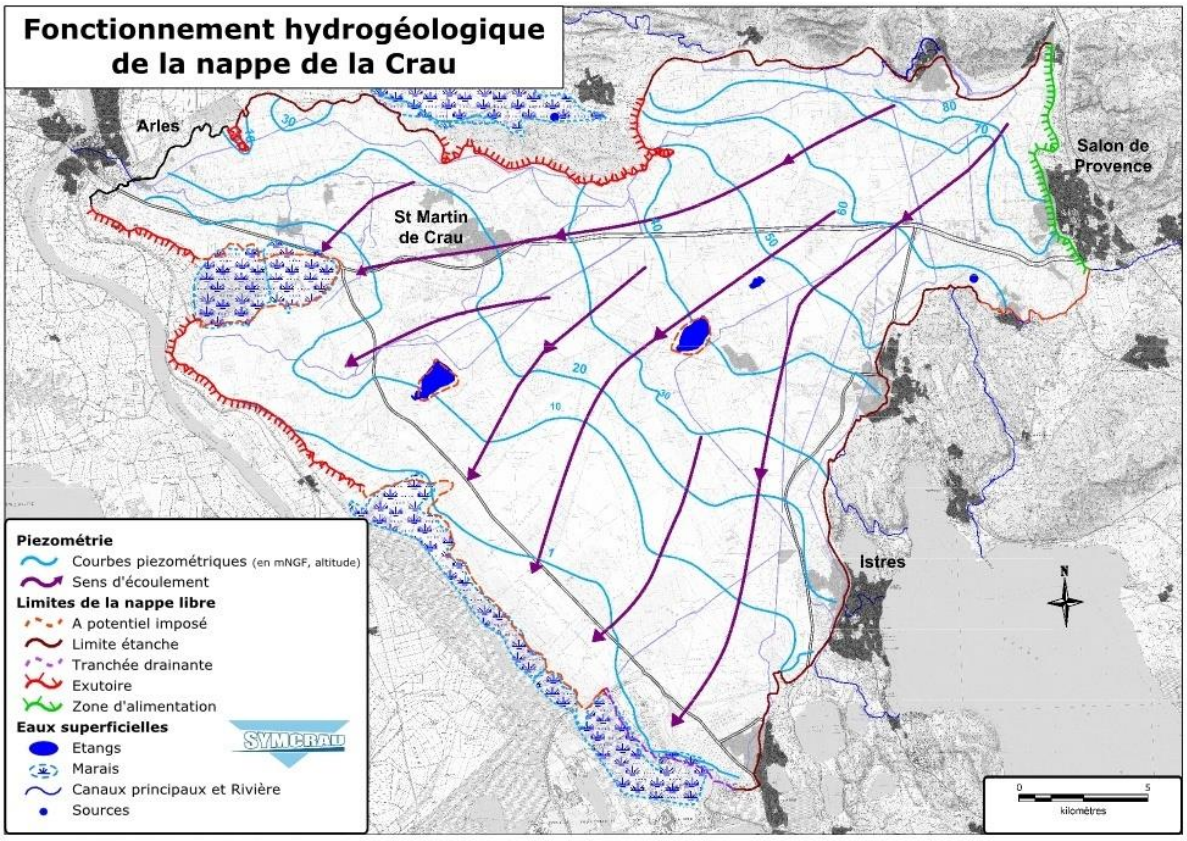


Figure 6 – Éléments de fonctionnement hydrogéologique de la nappe de Crau (Source : SymCrau)

La nappe de Crau est importante et alimente près de 200 000 habitants des communes voisines (dont Arles). C'est une nappe libre qui n'est pas couverte par une couche imperméable (contrairement à une nappe captive) et est, en conséquence, très vulnérable aux pollutions de surfaces. Elle est protégée par un décret qui soumet à autorisation tout ouvrage de prélèvement d'eau. Un Syndicat mixte, SymCrau, a été créé en 2006 pour faciliter la gestion de la nappe.

1.3 LA VÉGÉTATION

1.3.1 La végétation du Néolithique à nos jours

Au cours des derniers millénaires la végétation de la Crau a évolué (Tatin *et al*., 2013, et Fabre, 2002).

- **Néolithique** (7000 – 2100 BC[2]) : installation d'un climat sub-méditerranéen (5000 BC), garrigue basse à petits ligneux piquetée de Pins (matorral).
- **Age de Bronze** (2100 – 800 BC) : extension des milieux herbacés par l'augmentation du régime des feux (intensification des activités de pastoralisme).
- **Age du Fer et début de l'Antiquité** (800 BC – 46 AD[3]) : fortes activités de pastoralisme et maintien des milieux ouverts steppiques.
- **Colonisation romaine d'Arles** (46 – 475 AD) : accroissement des activités de pastoralisme et maintien, voire accroissement des milieux ouverts steppiques.
- **Moyen Age** (475 – 1500 AD) : Peu d'informations, baisse de la pression pastorale, pratiques de feux pastoraux.
- **Époque moderne** (1500 – 1800 AD) : présence d'une végétation steppique très ouverte incluant probablement quelques petits ligneux (Thym, Rosacées et Chênes sclérophylles).
- **Période contemporaine** (1800 AD – aujourd'hui) : végétation steppique très ouverte incluant quelques petits ligneux (Thym).

L'incertitude demeure sur la végétation de la Crau en des temps antérieurs au Néolithique : soit une forêt provençale de Chênes verts et/ou pubescents qui aurait été dégradée (succession régressive), soit une communauté herbacée bloquée par le pâturage dans son éventuelle succession progressive (Henry *et al.*, 2010 ; Robin *et al.*, 2018). Il semble que depuis 6 000 ans, aucune végétation dense boisée n'ait pu se développer en Crau (Tatin *et al*., 2013). La végétation steppique observable aujourd'hui présente donc l'originalité d'être plurimillénaire dans sa forme monostrate.

1.3.2 Les grands types de végétation actuels

Les caractéristiques des grands types de végétation de la plaine de la Crau sont principalement liées aux contraintes hydriques (accès à la nappe souterraine ou irrigation) et aux usages du sol. La Plaine de la Crau présente ainsi deux grands ensembles de végétation : la « Crau verte » et la « Crau sèche ».

La Crau sèche forme un habitat naturel particulier appelé « steppe de Crau ». De prime abord homogène, on y distingue pourtant deux types de formations : les coussouls, des pelouses sub-steppiques correspondant à l'association phytosociologique de l'*Asphodeletum-fistulosii* (Molinier et Talon 1950), pâturées par les ovins depuis des millénaires, et de nombreuses zones dont le sol a été remanié depuis la fin du XVIIIème siècle (friches culturales viticoles, céréalières, maraichères, terrains militaires ou industriels). La résilience des pelouses steppiques après une phase de mise en culture est très faible. La flore des zones dégradées ne correspond plus aux pelouses sub-steppiques même après

[2] BC : before Christ, avant Jésus-Christ
[3] AD : after Christ, après Jésus-Christ

plusieurs décennies d'abandon des pratiques culturales et de retour au pâturage ovin (Römerman *et al*., 2005 ; Buisson *et al.,* 2006).

La Crau verte résulte de la transformation des coussouls par le développement d'un réseau de canaux d'irrigation depuis le XVIème siècle, essentiellement dans le nord de la Crau. Les sols sont cultivés pour produire le Foin de Crau (Appellation d'Origine Protégée) ou des vergers. Le sud de la Crau est quant à lui resté longtemps à l'abri de la mise en culture pour les prairies (12 000 ha) jusqu'au développement du maraîchage (melonnières notamment) vers 1970-1980 (1500 ha) et des vergers industriels vers 1990 -2000 (pêchers, abricotiers) (4500 ha).

En bordure de la plaine, notamment le long du Grand Rhône ou le long de failles, le poudingue est fragmenté ce qui rend la nappe d'eau souterraine accessible. Des formations ligneuses s'y développent. Il s'agit des coustières[4] en limite avec la Camargue dont la végétation plutôt arborée est dominée par le chêne vert (*Quercus ilex)* (Molinier et Talon, 1950).

1.3.3 Les pelouses sub-steppiques (coussouls)

La Plaine de la Crau présente des conditions de type « semi-arides », résultant d'une part d'un climat chaud et sec et, d'autre part, des caractéristiques du sol, caillouteux, peu profond et déconnecté de la nappe phréatique.

Le coussoul correspond à l'association phytosociologique de l'*Asphodeletum fistulosii*. Cette communauté végétale est caractérisée par *Brachypodium retusum, Stipa capillata, Thymus vulgaris* et *Asphodelus ayardii* (et non *Asphodelus fistulosii* dont la détermination fut jadis erronée). Les espèces du coussoul sont communes même si l'on peut y trouver quelques espèces patrimoniales (*Asphodelus ayardii, Taeniatherum caput-medusae* sont par exemple rares et déterminantes pour la désignation des ZNIEFF, comme *Stipella capensis*, également protégée au niveau régional). Le coussoul est rattaché à l'habitat communautaire 6220 Parcours sub-steppiques de graminées et annuelles des *Thero-Brachypodietea* (directive européenne « Habitats, faune, flore ») ou « pelouses mésothermes de la Crau à *Asphodelus fistulosii* ».

Le coussoul est une formation atypique de par les conditions de sa formation liée à la combinaison de deux facteurs naturels – l'un édaphique (isolement de la nappe phréatique par le poudingue), l'autre climatique (climat méditerranéen particulièrement aride en Crau) – et un facteur anthropique, le pâturage (jadis couplé avec des feux courants). En effet, depuis plusieurs milliers d'années, la plaine est pâturée par des ovins. Le pâturage a pour effet de structurer la végétation par le prélèvement, le piétinement et l'apport de matières organiques. En l'absence de pâturage ou de tout autre type de perturbation, il est probable que la végétation qui se développerait en Crau serait proche d'une garrigue basse ou d'une steppe arborée, en tout cas différente de celle observée actuellement (Devaux *et al*., 1983 ; Saatkamp *et al*., 2018).

[4] En Camargue, intervalle entre les marais et les pâturages. Nom occitan dérivé du latin « *costa* », côte.

Au fil des siècles, l'herbivorie récurrente a probablement sélectionné des espèces présentant des stratégies pour s'y soustraire. Outre des espèces adaptées aux milieux secs, le coussoul se compose d'espèces aux traits particuliers :

- Espèces épineuses ou pubescentes (trait physique),
- Espèces toxiques ou répulsives (trait chimique),
- Espèces en rosette ou rampantes (trait structurel),
- Espèces annuelles (plus de 50% du cortège), dont le cycle végétatif est rapide (quelques jours), avant ou après le passage des troupeaux, et dont les semences restent dans le sol le reste de l'année.

La diversité des stratégies adoptées en réponse à l'herbivorie récurrente et au stress causé par la sécheresse explique probablement la richesse du coussoul avec souvent plus de 40 taxons/m² (Buisson et Dutoit, 2006).

Si le coussoul forme une végétation remarquablement uniforme à première vue, son hétérogénéité se révèle après un examen plus poussé de la strate herbacée. Tout d'abord, le gradient pédologique évoqué précédemment s'exprime également à travers la composition floristique des coussouls. Certaines espèces, notamment de petits ligneux sont mieux représentés au nord qu'au sud ou inversement. La végétation est également soumise à un gradient phénologique nord-sud (Devaux *et al.*, 1983 ; Loisel, Gomila & Rolando, 1990).

De plus, sur des secteurs dépourvus de galets où la végétation est très accessible par les moutons, se développent des communautés originales (*Crassuletum tillaeae in* Loisel, 1976), les tonsures, correspondant à des zones surpâturées. Rieux et al. (1977) ont décrit cette association comme unique et caractéristique de la Crau. Elle est composée de 33 % de phanérogames et de 67 % de cryptogames avec notamment des cyanobactéries, des lichens squamuleux et crustacés (43 %), hépatiques (14 %), des bryophytes (10 %) et *Crassula tillaea*, une phanérogame ressemblant aux bryophytes.

Enfin, sur un même secteur, la communauté rattachée aujourd'hui à l'*Asphodeletum fistulosii,* semble se subdiviser en différents faciès (ou micro-associations phytosociologiques) et mosaïque en fonction des types de pâturage tant présents que passés (ourlets, tonsures, etc.). Ces faciès sont d'ailleurs bien connus des bergers qui les divisent en « fin » (végétation dominée par des espèces annuelles à feuilles fines) ou « grossier » (végétation dominée par des poacées pérennes à feuilles larges, comme le brachypode rameux) ou encore « panaché » quand ces deux faciès sont intriqués (Dureau & Bonnefon, 1998).

1.3.4 La végétation des sols remaniés

Les perturbations telles que la mise en culture ou les aménagements se sont traduites par un fort remaniement du sol tant au niveau physique que chimique. La fertilité de celui-ci a augmenté, notamment pour les friches maraîchères, et certaines espèces caractéristiques des coussouls ont alors disparu (*e.g. Brachypodium retusum, Stipa capillata, Asphodelus ayardii*) tandis que des espèces plus communes des friches méditerranéennes sont apparus (*e.g. Bromus rubens, Hordeum murinum, Lobularia maritima, Portulaca oleracea, Senecio vulgaris*) (Römermann *et al.,* 2005 ; Helm *et al. in press*). Les travaux scientifiques sur l'effet des changements d'usage du sol sur le coussoul ont confirmé ce constat que les anciens traduisaient déjà par la maxime suivante : « *celui qui laboure la Crau ne la voit jamais revenir* ». Des traces d'usages remontant à plusieurs centaines d'années comme d'anciens

vignobles, ou même milliers d'années comme les enclos des anciennes bergeries romaines, sont ainsi encore perceptibles aujourd'hui dans la composition floristique (Henry, Talon & Dutoit, 2008).

Les opérations de restauration qui sont menées par endroit se heurtent donc à la faible capacité de nombreuses espèces caractéristiques du coussoul à coloniser des secteurs restaurés. Outre les difficultés de restaurer le substrat, les espèces typiques de la Crau produisent peu de graines et ont de faibles capacités de dispersion et de recrutement (espèces de type tolérante aux stress) et subissent également la compétition des espèces cosmopolites et ubiquistes (espèces de type rudéral) qui s'installent préférentiellement en forte densité dans ces friches (Buisson, Dutoit & Rolando, 2004 ; Buisson *et al*., 2006).

Ainsi, la résilience du coussoul est quasiment nulle, même sur le très long terme (plusieurs centaines d'années), quand le sol a été remanié, alors qu'elle peut être relativement forte face aux variations des régimes de pâturage et d'incendies (Saatkamp *et al*., 2018 *;* Vidaller *et al. in press*).

Dans ce travail, seuls ont été étudiés les relevés réalisés dans les anciens coussouls. Il ne s'agissait pas, en effet, d'étudier la dynamique de la végétation des anciennes friches (déjà abordée par Buisson & Dutoit, 2004 ; Römermann *et al*., 2005 ; Buisson *et al*., 2006 ; Helm *et al. in press*) mais celle des espaces toujours identifiés comme des coussouls (pelouses sub-steppiques) bien que soumis à des pratiques pastorales et des changements climatiques depuis le milieu du XXème siècle. Ce sont en effet ces pelouses qui servent de référence aux opérations de restauration écologique menées en Crau depuis le début du XXIème siècle (Dutoit *et al*., 2013).

1.4 LE PASTORALISME

La Plaine de la Crau est pâturée depuis le Néolithique comme en témoigne des galets taillés et brunis ainsi que des traces de campements et des fondations de bergeries romaines ou d'enclos médiévaux (Badan *et al.*, 1995 ; Hitchner, 1994). Il semble que, hormis à certaines périodes moyenâgeuses, le pastoralisme n'ait pas connu d'interruption.

Le pastoralisme en Crau est de type allaitant extensif. Il se caractérise par une exploitation conjointe de la Crau verte (prairies pâturées et fauchées de Foin de Crau) et de la Crau sèche (parcours dans les coussouls) ainsi que par des transhumances dans les alpages (estives).

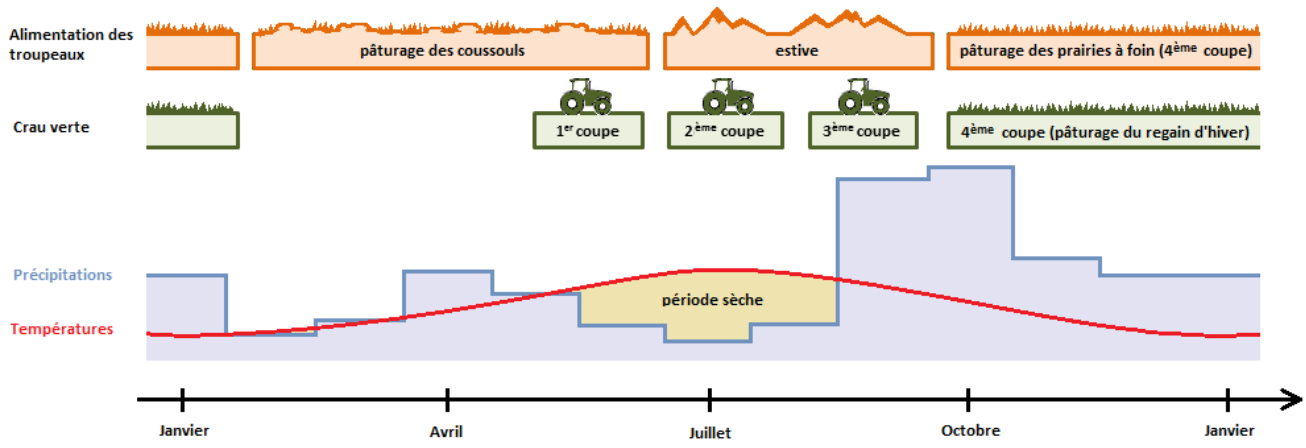


Figure 7 – Système d'alimentation des ovins en Crau : pastoralisme - Foin de Crau et estives (d'après Beltrando., 2015 et Fabre, 1997 modifiés)

La faible productivité des surfaces et les variations saisonnières de quantité et qualité des ressources fourragères a amené à privilégier l'élevage d'une race rustique aux bonnes capacités de déplacement : la Mérinos d'Arles. Par ailleurs, les brebis « désaisonnent » facilement et peuvent agneler à contre-saison, en automne, plutôt qu'au printemps (début des grandes chaleurs et transhumance en été). Les troupeaux sont particulièrement gros en Crau, avec en moyenne 700 brebis-mères par troupeau, pour compenser la faible productivité de 0,9 agneau/brebis (Tatin *et al.*, 2013)

Chronique historique du pastoralisme en Crau (Fabre, 2002) :

- **2100 BC – 46 AD** : pâturage itinérant mixte de moutons et chèvres menés par des bergers nomades (traces de campements temporaires ainsi que des marques d'enclos pour le parcage datant de la fin du Néolithique).
- **46 – IIème s.** : fondation de la colonie romaine d'Arles et premières bergeries romaines en 46 AD, installation de hauts fonctionnaires à Arles et augmentation de la demande en laine de qualité, augmentation du nombre de bergeries, introduction progressive de la race Mérinos (belle laine mais race plus fragile) et des grandes transhumances.
- **IIème – mi-Vème s.** : abandon de certaines bergeries.
- **mi-Vème** : chute de l'Empire Romain vers 475, changements socio-économiques globaux, départ des hauts fonctionnaires et baisse de la demande en laine de qualité, abandon probable de la race Mérinos pour des races plus rustiques.
- **mi-Vème s. – 1800** : moutons rustiques, effectifs restreints, pas de bergeries mais de simples cabanes pour les familles de bergers, pas de grandes transhumances mais petites

transhumances régionales en arrière-pays au climat plus frais (rives du Rhône, Camargue, Baux).

- **1800 – XXème s.** : introduction de la race ovine Mérinos, constructions de bergeries encore utilisées actuellement.

Entre 1900 et 1920, les effectifs du cheptel de la Crau élargie (ouest du département des Bouches-du-Rhône) comptaient 150 000 moutons. Le coussouls régressait déjà, passant de 36 000 ha au début du XIXème s. à 26 000 ha en 1930. La surface de coussoul s'est encore considérablement réduite avec les aménagements de Fos, l'extension de l'aéroport militaire et les cultures irriguées, passant de 20 000 ha au début des années 70 à 13 000 ha en 1985. Le cheptel tomba à 35 000 têtes (Cheylan *in* Fabre, 1997 ; Fabre, 2002). En 2013, on comptait 53 000 brebis dans 10 000 ha de coussouls (Tatin *et al*., 2013).

Les effectifs sont considérés comme stables depuis environ 25 ans avec une légère tendance à l'augmentation de la taille des troupeaux et à la baisse du nombre d'éleveurs (Tatin *et al*., 2013 : p. 192-205). Une trentaine de troupeaux d'environ 1700 têtes pâturent la Crau sèche (Fabre, 2002 ; Gonzalez Pech, 2011). Le chargement instantané varie de 2 à plus de 10 brebis/ha (Wolff, Tatin & Sauguet, 2015), il serait actuellement en baisse (20-40%) ces dernières années (entre 1996 et 2009) pour certains coussouls avec une augmentation concomitante (20-55%) de la biomasse du Brachypode (Tatin *et al.*, 2013 : p 157-175).

La Crau sèche est découpée en places d'herbages d'environ 300 ha comprenant une bergerie et accueillant un troupeau. Éleveurs et bergers distinguent deux catégories de ressources pastorales sur une place d'herbage (Figure 8) :

- « **le grossier** », végétation herbacée dominée par *Brachypodium retusum*, espèce pérenne disponible dès la sortie d'hiver et jusqu'au début de l'été avant la transhumance en montagne
- « **le fin** », végétation herbacée, pauvre en *B. retusum* et dominée par les annuelles à cycles courts, espèces fugaces, très dépendantes des pluies de printemps et d'automne, absentes en été et hiver.

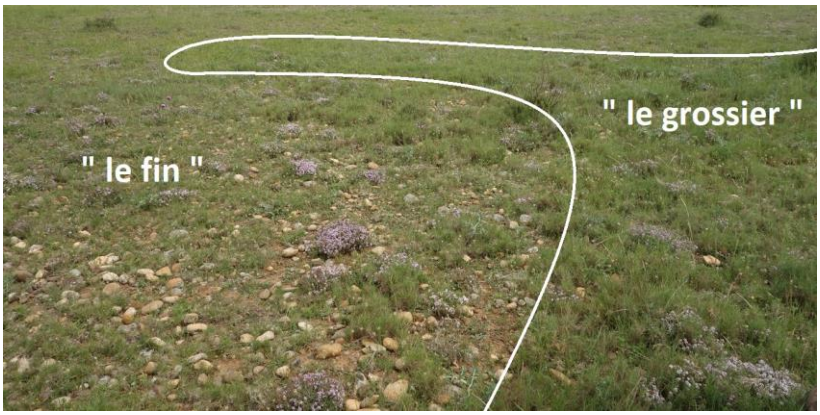


Figure 8 – Deux types de ressources alimentaires pour le troupeau : « Le fin » et « le grossier »

Le « grossier » et le « fin » co-existent en porportions très variables et sont intimement imbriquées dans les coussouls « **panachés** ». Dans la Figure 9, le « panaché 2 » se distingue du « panaché 1 » par un plus grand recouvrement de Brachypode.

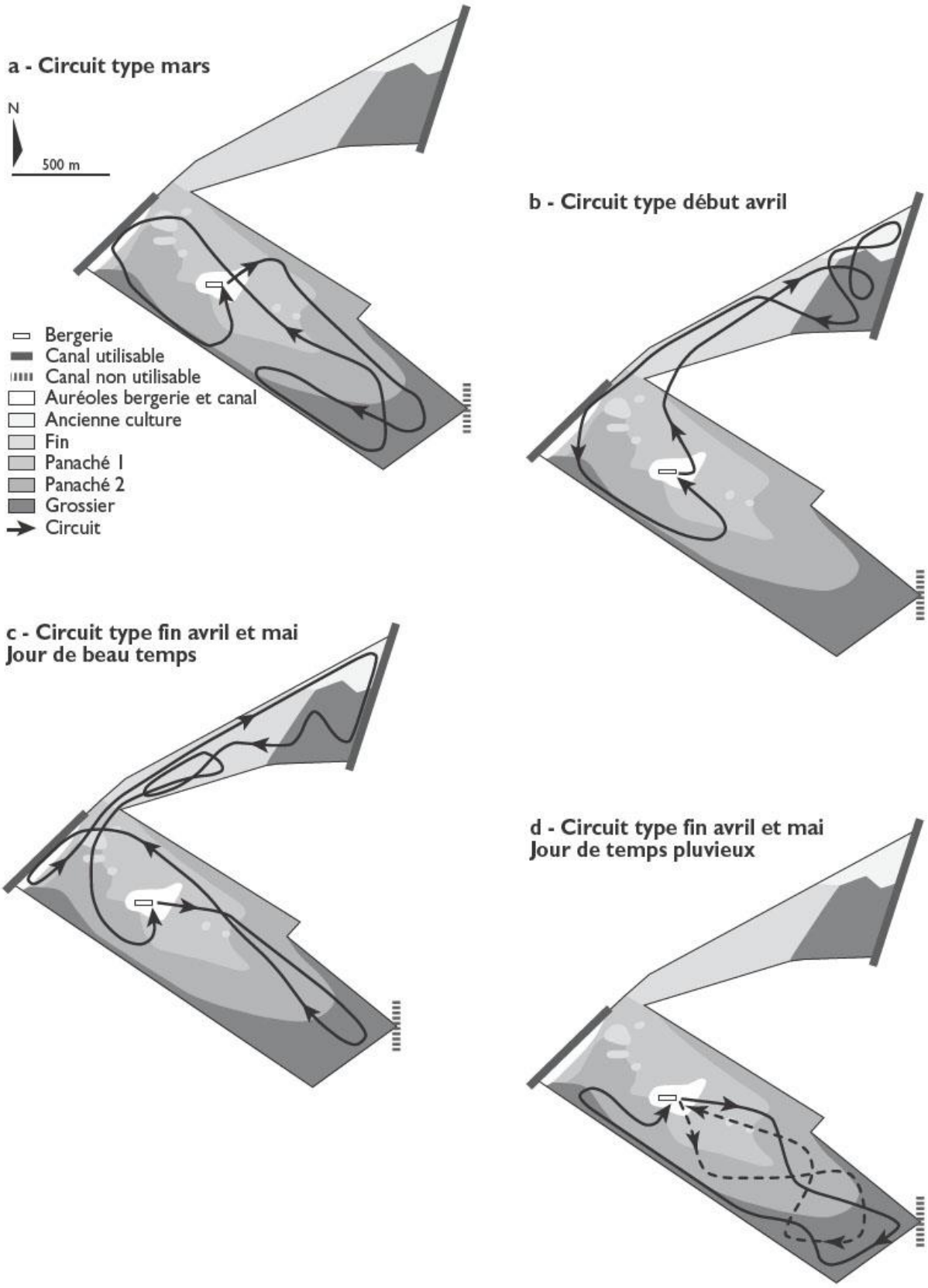


Figure 9 – Circuits types de printemps sur le coussoul de l'Opéra (Fabre, 2002 modifié par DUREAU R. et BONNEFON O., 2010)

La répartition du « fin » et du « grossier », leur degré de panachage, la hauteur et densité de *B. retusum* sont autant d'indicateurs empiriques qui permettent aux bergers d'apprécier la qualité fourragère selon les secteurs et de déterminer l'itinéraire du troupeau (Figure 9). Les deux ressources sont complémentaires dans l'alimentation du troupeau. Pour les brebis, le « grossier » peu appétant mais très fourni permet d'ingérer en peu de temps beaucoup de matière sèche (efficacité) et de se dégager du temps pour consommer le « fin », beaucoup plus appétant mais plus lent à pâturer. Au printemps, le Brachypode apporte les fibres nécessaires à l'équilibre du régime quotidien de printemps où le « fin » apporte beaucoup d'annuelles riches en matières très fermentescibles. Le berger conduit le troupeau de manière à valoriser au mieux les ressources. Il est par exemple important de bien faire pâturer le Brachypode en fin d'hiver pour qu'il se présente sous forme de têtes denses et fournies (« Brachypode efficace ») au printemps (Meuret *et al.*, 2011).

1.5 LE PATRIMOINE NATUREL

La Crau sèche appartient à plusieurs zonages relatifs au patrimoine naturel :

- Zones de protection réglementaire : la Réserve Naturelle Nationale (RNN) n°FR3600152 « Coussouls de Crau » – 7 411 ha,
- Zones de concertation et de gestion :
  - la Zone de Protection Spéciale (ZPS) n°FR9310064 « Crau » (application de la directive européenne « Oiseaux » n° 2009/147/CE) – 39 333 ha,
  - la Zone Spéciale de Conservation (ZSC) n°FR9301595 « Crau centrale - Crau sèche » (application de la directive européenne « Habitats, Faune, Flore » n° 92/43/CEE) – 31 538 ha,
- Zones d'inventaires :
  - la Zones Naturelles d'Intérêt Écologique Faunistique et Floristique (ZNIEFF) de type 1 n°930020454 « Crau sèche » – 12 865 ha,
  - la ZNIEFF de type 2 n°930012406 « Crau » – 20 750 ha,
  - la Zone d'Importance pour la Conservation des Oiseaux (ZICO) n°PAC03 « Crau » (périmètre ayant servi à délimiter la ZPS et aujourd'hui obsolète) – 40 100 ha.

Ces différents périmètres incluent tout ou partie des coussouls (Crau sèche) et certains s'étendent aux prairies irriguées, coustières, étangs et marais. Tous visent à identifier, connaître et préserver un milieu exceptionnel d'un point de vue culturel et naturel.

L'originalité culturelle de la Crau sèche est associée aux pratiques pastorales séculaires dont témoigne un patrimoine bâti et archéologique (ruines de bergeries romaines, abris pastoraux du Moyen-Âge, etc.).

L'habitat des coussouls (pelouses sèches de Crau) est inscrit à la directive « Habitats, Faune, Flore » comme habitat communautaire prioritaire : Parcours sub-steppiques de graminées et annuelles du

Thero-Brachypodietea - Pelouse méditerranéenne mésotherme de la Crau à *Asphodelus fistulosus* (UE 6220-5[5], CB 34.512[6], EUNIS E1.312[7]). Il s'agit en fait d'*Asphodelus ayardii* et non d'*A. fistulosus*.

D'un point de vue floristique, la plupart des espèces remarquables sont recensées dans les milieux périphériques de la Crau, en particulier les zones plus humides (*Teucrium aristatum subsp. cravense*), ainsi que les puits des coussouls (*Asplenium sagittatum*). Peu d'espèces végétales des pelouses steppiques représentent, au final, un enjeu de conservation en raison de leur rareté ou menace. Le plan de gestion de la réserve des coussouls de Crau (Wolff, Tatin & Sauguet, 2015) et le DOCOB des ZSC et ZPS (Mairie de Saint-Martin de Crau, 2015) mentionnent cependant plusieurs espèces d'intérêt patrimonial (Tableau 1) mais aucune n'est protégée au niveau national ou inscrite à la liste rouge régionale.

Tableau 1 – Espèces floristiques patrimoniales du coussoul

TAXREF	Nom scientifique	Nom vernaculaire	Statuts
136991	*Kengia serotina subsp. serotina*	Cleistogène tardif	PR
717570	*Stipella capensis*	Plumet du Cap	PR, DS
84343	*Asphodelus ayardii*	Asphodèle d'Ayard	LRN(LC), DS
86883	*Bufonia tenuifolia*	Buffonie à petites feuilles	LRN(NT)
136790	*Hyssopus officinalis subsp. canescens*	Hyssope blanchâtre	
123231	*Sideritis endressii*	Crapaudine d'Endres	
125397	*Taeniatherum caput-medusae*	Taéniathérum tête-de-méduse	DS
92331	*Convolvulus lineatus*	Liseron rayé	PR, DS

TAXREF : code de référence dans le référentiel de l'Inventaire du Patrimoine Naturel, TAXREF V8 (Gargominy et al*., 2014). PN : espèce figurant dans l'arrêté du 20 janvier 1982 relatif à la liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire. PR : espèce figurant dans l'arrêté interministériel du 9 mai 1994 relatif à la liste des espèces végétales protégées en région Provence-Alpes-Côte-d'Azur, complétant la liste nationale. LRN : espèce figurant dans la Liste Rouge de la flore vasculaire de France métropolitaine, MNHN, 2012 (Ex : disparu ; CR : en danger extrême ; EN : En danger ; VU : vulnérable ; NT : quasi-menacé). LRR : espèce figurant dans la Liste Rouge Régionale de la flore vasculaire de Provence-Alpes-Côte-d'Azur, CBNA, CBNMED, 2016. DS : espèce déterminante pour la désignation des ZNIEFF régionales.*

Une flore cryptogamique (Bryophytes et Lichens) remarquable se développe également dans la Crau sèche, notamment au niveau des tonsures (Rieux, Ritschel & Roux, 1977).

De nombreuses espèces faunistiques patrimoniales vivent dans les secteurs périphériques humides et aquatiques. Dans les pelouses steppiques, les enjeux faunistiques concernent notamment le Lézard ocellé, la Couleuvre d'Esculape, le Bupreste de Crau (Coléoptère), le Criquet de Crau (Orthoptère) (Buisson & Dutoit, 2006). D'autres espèces, moins sensibles, sont emblématiques du coussoul comme la Lycose de Narbonne, l'une des plus grosses araignées de France continentale, et le Scolopendre méditerranéen, mille-pattes pouvant atteindre 15 cm. Le Scorpion languedocien autrefois abondant aurait disparu (Wolff, Tatin & Sauguet, 2015).

[5] Code de référence dans les Cahiers d'habitats décrivant les habitats communautaires (BENSETTITI F., BOULLET V., CHAVAUDRET-LABORIE C. & DENIAUD J., 2005)

[6] Code de référence dans la typologie CORINE Biotopes (BISSARDON M., GUIBAL L., RAMEAU J-C., 1997)

[7] Code de référence dans la typologie EUNIS (LOUVEL J., GAUDILLAT V. & PONCET L., 2013)

La Crau figure parmi les sites européens à préserver en priorité, en raison de l'originalité de sa flore, mais également en raison de sa faune remarquable. Le coussoul est considéré comme l'un des principaux noyaux de certaines populations d'oiseaux en France (Mairie de Saint-Martin de Crau, 2015). Le Ganga cata maintient ici son unique population française. La Crau concentre plus de 45% des couples nicheurs français de Faucon crécerellette ainsi que l'essentiel de l'effectif national de l'Alouette calandre (>90%). En outre, la Crau accueille de 30 à 50% de la population nationale d'Outarde canepetière, et près de 10% de celles de l'Œdicnème criard et du Rollier d'Europe. D'autres espèces remarquables se reproduisent en Crau, telles que l'Alouette calandrelle (forte densité, 80% de l'effectif national) (Wolff, Tatin & Sauguet, 2015 ; Mairie de Saint-Martin de Crau, 2015). Le caractère exceptionnel de ce peuplement confère à la Crau un statut très particulier pour la conservation de l'avifaune en France. De plus, plusieurs espèces nichant à proximité fréquentent le site pour leur alimentation (Aigle de Bonelli, Circaète Jean-le-Blanc, Percnoptère d'Égypte, Grand-duc d'Europe, etc.).

La conservation de ce patrimoine tient à la conservation des coussouls face aux pressions liées à l'urbanisation, l'irrigation pour des besoins agricoles (foin, vergers et cultures maraichères), l'exploitation industrielle (carrières, conduites enterrées) et les pollutions (infrastructures routières, *rave parties*, ruptures de conduites de pétrole). La surface originelle de la Crau est estimée à 60 000 ha au XVIème s. et elle n'a cessé de diminuer progressivement jusqu'à environ 10 000 ha aujourd'hui (Cheylan *in* Fabre, 1997 ; Tatin *et al*., 2013).

La Réserve Naturelle des Coussouls de Crau garantit désormais la conservation de ce milieu d'exception sans toutefois pouvoir la protéger complètement comme en témoigne, Figure 10, l'accident de la rupture d'un oléoduc de la Société du Pipeline Sud-Européen (SPSE), le 7 août 2009 ou encore la tenue d'une *rave party* non autorisée en août 2017, en pleine Crau sèche : 25 – 30 000 participants, 3 000 véhicules, 45 ha occupés, 60 tonnes d'ordures (source : Agir pour la Crau). Hormis les menaces bien identifiées aujourd'hui, et dont on peut espérer qu'elles sont contrôlables, d'autres sont moins marquées et connues, comme les effets des changements globaux sur la Crau sèche pour des temps longs (climat, pratiques pastorales, pollutions atmosphériques, changements d'usages dans et autour de la Crau).

(source : Conservatoire des Espaces Naturels)

(source : Sapeurs-pompiers 13 - AFP)

Figure 10 – Rave party *d'août 2017 (à gauche) et rupture de l'oléoduc en août 2009 (à droite)*

2 RELEVÉS ANCIENS ET NOUVEAUX RELEVÉS

2.1 RÉCUPÉRATION ET MISE EN FORME DES RELEVÉS ANCIENS

2.1.1 Récupération

Les anciens relevés de végétation qui ont été réalisés en Crau existent sous différentes formes :

- documents papiers de type thèses, mémoires et publications scientifiques ;
- tables numériques issues de bases de données de type SOPHY (Tela Botanica) ou internes à l'IMBE.

Dans un premier temps, ces relevés ont été rassemblés et couvrent une période s'étalant de 1950 à 1991), sous format numérique et papier. La répartition spatiale des coussouls sur la période étudiée est alors connue pour cette époque. Sur la base des métadonnées des relevés, en particulier la localisation, ceux qui ont été réalisés a priori dans les coussouls ont pu être identifiés et intégrés au jeu de données sauf certains relevés qui ont été fait dans des coussouls mais qui ont été ultérieurement convertis en cultures. La banque de données SOPHY a permis de limiter le travail de saisie. Les relevés ont ensuite été mis en forme de tableau sous Excel®.

2.1.2 Transformation des coefficients utilisés en recouvrement

Les relevés anciens sont tous des relevés phytosociologiques, utilisant les coefficients semi-quantitatifs d'abondance-dominance (Braun-Blanquet J., 1964). Pour l'analyse statistique des relevés, les coefficients sont transformés en pourcentages de recouvrement (quantitatifs) afin que les données correspondent à une échelle linéaire se prêtant davantage à des opérations mathématiques (Currall, 1987). Plusieurs conversions sont possibles (Tableau 2) et sont des adaptations à partir de la médiane des classes de recouvrement de Braun-Blanquet. La transformation de De Foucault (1980) correspond à la médiane des classes pour les coefficients de 2 à 5 et donne un peu plus d'importance que les conversions de Baudière A. & Serve L. (1975) et de Dufrêne M. (1998) aux petits coefficients. Cette conversion est celle retenue. La plupart des relevés sont faits sur une surface d'environ 20 m². Les études récentes menées sur la Crau montrent que l'aire minimale des relevés phytosociologiques est de 20 m² dans les coussouls (Masson et al., 2015).

Tableau 2 – Comparaison et correspondances entre les coefficients d'Abondance-Dominance (AD) et les valeurs de recouvrement moyens selon divers auteurs (R. MEDDOUR, 2011)

Braun-Blanquet (1964)			Gounot (1969)	Baudière & Serve (1975)	De Foucault (1980)	Dufrêne (1998)	Gillet (2000)
AD	Classe de R %	Médiane	R % moyen (généralement médiane des classes)				
5	75-100	87,5	87,5	87,5	87,5	87,5	90,00
4	50-75	62,5	62,5	62,5	62,5	62,5	57,00
3	25-50	37,5	37,5	37,5	37,5	37,5	32,00
2	5-25	15,0	17,5	15,0	15,0	15,0	14,00
1	1-5	3,0	5,0	2,5	3,0	2,5	3,00
+	<1		0,1	0,5	0,5	0,2	0,30
r	r					0,1	0,03

2.1.3 Taxonomie : homogénéisation et corrections

Les données ont été homogénéisées en termes de taxonomie suivant le référentiel de l'Inventaire du Patrimoine Naturel, TAXREF V8 (Gargominy O. et al., 2014). Les sous-espèces et variétés ont été rattachées aux espèces correspondantes pour réduire le biais observateur lié au rang d'identification des taxons. Les taxons présents en Crau sont aujourd'hui bien connus grâce aux travaux d'inventaire dans des cadres divers : recherche, travaux de gestion et de restauration, études d'impacts de projets industriels ou d'aménagements. Les erreurs manifestes d'identification ont été corrigées. Lors de la préparation des données pour l'analyse, des risques élevés de confusion ont été identifiés, notamment pour les espèces suivantes : *Anisantha madritensis* et *A. rubens, Carduus pychnocephalus* et *C. tenuiflorus, Geranium molle* et *G. rotundifolia, Hyochaeris radicata* et *H. glabra*. Ces paires d'espèces proches ont été regroupées (*Geranium sp., Hypochaeris sp., Anisantha sp., Carlina sp.)* pour que la variabilité résultant de probables confusions ne masque pas, au final, les effets que l'on cherche à étudier.

2.1.4 Relevés anciens retenus

Les relevés retenus pour l'analyse sont issus des publications suivantes par ordre chronologique :

MOLINIER R. et TALLON G., 1949. La végétation de la Crau. *Rev. Gén. Bot.* **56**, 48-61.

DAVID J., 1954. Étude phytogéographique des Alpilles orientales et du Nord de la Crau. *D.E.S., Faculté des Sciences de Marseille,* p.1-130.

MOLINIER R, 1958. L'excursion de Provence de la Société Internationale de Phytosociologie. 370-374.

RIEUX R., RITSCHEL G. et ROUX C., 1977. Étude écologique et phytosociologique du *Crassuletum tillaeae* Molinier et Tallon 1949. *Rev. Biol. et Ecol. Médit.* **IV 3**, 117-143.

DEVAUX J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELY M. et LOUIS-PALLUEL J., 1983. *Notice de la carte phyto-écologique de la Crau (Bouches-du- Rhône)*. *Rev. Biol. et Ecol. Médit.* **X 1-2**, 5-54.

GOMILA H., 1987. Relations sol-végétation dans la plaine de la Crau (Sud-Est de la France). *D.E.A. Écologie méditerranéenne, UAM III, Faculté de Saint Jérôme,* 1-35.

LOISEL R., GOMILA H. et ROLANDO C., 1990. Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de la Crau (France méridionale). *Ecol. Médit.* **XVI**, 255-267.

CURCO I MASIP A., 1991. Le peuplement végétal de la Réserve de Peau de Meau - Données pour la gestion. Thèse de doctorat. Universitat de Barcelona.

Il s'agit des relevés phytosociologiques réalisés en Crau et, a priori, localisés dans des secteurs ayant correspondu à des coussouls au cours de la période étudiée et, pour la plupart, correspondant encore aujourd'hui à des coussouls.

Les relevés de Loisel R. et al. (1990) ont été écartés car ils sont similaires à ceux de Gomila H. (1987).

2.1.5 Mise en forme du jeu de données

La mise en forme des relevés est celle utilisée dans la plupart des bases de données (une ligne par observation). Les informations sont réparties en 3 tables liées : table des références bibliographiques (Tableau 3), table des données associées aux relevés (Tableau 4) et tables des observations spécifiques (Tableau 5). Des données stationnelles supplémentaires ont été relevées lors des relevés récents (2015-2016). De plus, selon les sources des relevés anciens, certaines données relatives aux relevés sont manquantes.

Tableau 3 – Structure de la table des références bibliographiques

Champ	Description	Exemple
Code_pub	identifiant de la publication	F
Auteur	identifiant de l'auteur	5
Numero_publication	identifiant de la publication dans le document source	1258
Référence	référence bibliographique	MOLINIER R. et TALLON G., 1949. La végétation de la Crau. *Rev. Gén. Bot.* **56**, 48-61.

Tableau 4 – Structure de la table des données associées aux relevés

Champ	Description	Exemple relevé ancien	Exemple relevé récent
Code_releve	identifiant du relevé	5.1258.02.06	7.4.2.1
Ref_releve	identifiant alphanumérique court	FA06	JB01
Auteur	identifiant de l'auteur	5	7
Numero_publication	identifiant de la publication dans le document source	1258	4
Numero_tableau	tableau dans la publication source	2	2
Numero_releve	relevé dans le tableau source	6	1
Numero_releve_source	identifiant donné au relevé par l'auteur	6	21
Nom_station[8]	nom de la station	Entre la brune d'Arles et St Veran	Coucou
Precisions_station	précisions données	-	Coussouls
Site[9]	identifiant du site (bergerie)	BRU	COC
Code_insee	code insee de la commune	13047	13004
Commune	nom de la commune	Istres	Arles
Altitude	altitude	21	3
Latitude_wgs84	latitude	43,5285	43,493269
Longitude_wgs84	longitude	4,9112291	4,849815
Annee	année	1949	2016
Mois	mois	-	5
Jour	jour	-	13

[8] station = zone homogène où ont été fait les relevés botaniques.

[9] site = secteur : lieu-dit mentionné dans la bibliographie permettant de localiser la zone où ont été faits les relevés, identifié par le nom d'une bergerie en général correspondant à une place de pâturage.

Champ	Description	Exemple relevé ancien	Exemple relevé récent
Recouvrement	recouvrement de la végétation (%)	70	65
Surface_m2	surface (m²)	-	20
Rec_gal_t	recouvrement des galets (%)	-	3
RecLichens	recouvrement des lichens (%)	-	5
RecSolNu	recouvrement du sol nu (%)	-	10
Hmoyhaut	hauteur moyenne de la sous-strate haute de la végétation	-	15
Hmoybas	hauteur moyenne de la sous-strate basse de la végétation	-	3
Hmax	hauteur maximale de la végétation	-	45
Perturb	indices de perturbation	-	-
Obser	Opérateurs	-	DUTOIT T., DOUARRE M.

Tableau 5 – Structure de la table des observations spécifiques

Champ	Description	Exemple
Code_releve	identifiant du relevé	5.1258.02.06
Ref_releve	identifiant alphanumérique court	FA06
Nom_cite	nom cité dans la source	Aegilops ovata
CD_REF	identifiant du nom valide dans Taxref	80278
LB_NOM	nom valide dans Taxref	Aegilops geniculata
Code_espece	abréviation	AEGGEN
Code_abondance	code d'abondance-dominance Br-Bl	1
Rec	recouvrement correspondant	3,0

2.2 RÉALISATION DES NOUVEAUX RELEVÉS

2.2.1 Choix d'échantillonnage pour les nouveaux relevés

La localisation des relevés anciens est souvent imprécise. En effet, les botanistes utilisaient les lieux-dits pour se repérer, bien souvent le nom des bergeries et donc des places de pâturage. Seuls les secteurs qui sont aujourd'hui considérés comme des coussouls et encore légalement accessibles ont été retenus pour être revisités. La campagne de terrain de 2015 a concerné en priorité les secteurs où des relevés anciens ont été faits à plusieurs dates, dans la Crau de Miramas principalement, mais aussi en limite de la Crau de Luquier (Domaine du Merle) pour affiner au mieux les trajectoires temporelles potentielles. La campagne de 2016 porte sur des secteurs ayant les mêmes caractéristiques mais présentant moins de dates de relevés anciens et surtout localisés au sud de la Crau au contact des végétations de coustières, car sous-échantillonnées en 2015, faute de temps par rapport à la courte période où la végétation est identifiable sur le terrain (fin avril – début juin).

La position des relevés anciens est approximative au sein des différentes places de pâturage (incertitude de plusieurs dizaines à plusieurs centaines de mètres près vraisemblablement). Il est donc

impossible de rééchantillonner la végétation à l'emplacement exact de l'ancien relevé revisité. Le coussoul présente des hétérogénéités locales (faciès ou micro-associations phytosociologiques) qui se traduisent par une mosaïque métrique de végétations dont la composition et la structure sont différentes. Ces variations sont fortes ou ténues et peuvent s'expliquer par des variations infra-annuelles ou interannuelles (e.g. pratiques et itinéraires de pâturage) ou de légères variations spatiales du substrat. Ces variations peuvent augmenter le risque d'observer un pseudo-turnover (espèce semblant être apparue ou disparue alors qu'il n'en est rien) (Fischer & Stöcklin, 1997). Lorsqu'un relevé ancien est revisité, pour atténuer l'effet de l'échantillonnage d'un faciès différent, 5 relevés ont été réalisés autour de la localisation présumée de l'ancien relevé (Gaudnick *et al.*, 2011), de manière à couvrir tous les principaux faciès présents et toujours avec un recouvrement du Brachypode rameux supérieur à 50% (coefficients d'abondance-dominance de 4 ou 5 en correspondance avec ceux des relevés anciens). Parmi les 5 relevés réalisés, le plus proche de l'ancien de référence en terme de composition et de structure (attribution et répartition des coefficients d'abondance-dominance des différentes espèces inventoriées) sera conservé lors de l'analyse afin d'éviter au maximum les effets générés par l'hétérogénéité spatiale dans la répartition de l'association phytosociologique de l'*Asphodelletum fistulosii* en lien avec les pratiques pastorales actuelles (distance à la bergerie, aux limites avec les autres places de pâturage, etc.). **Les différences observées entre relevés anciens et récents sont donc très probablement sous-évaluées par rapport aux variations réelles.**

Les relevés visaient à échantillonner des secteurs de coussouls non perturbés et a fortiori non remaniés. Il est possible d'identifier de tels secteurs sur la base de la présence d'espèces caractéristiques du coussoul (telles que le Brachypode rameux, l'Asphodèle d'Ayard, etc.) ou au contraire caractéristiques de faciès de dégradation, de la structure de la végétation et d'autres indices marquant le degré de perturbation. Ce principe d'échantillonnage est commun aux botanistes, que ce soit ceux qui ont réalisé les relevés anciens où ceux qui ont réalisé les relevés récents. **Les relevés récents ont donc tous été faits à une distance jugée suffisante des secteurs perturbés pour sortir de leur influence.**

Certaines sources de perturbations susceptibles d'avoir une influence sur la végétation sont évidentes : les friches, les vergers, les routes, les zones dégradées par des travaux (installation de conduites enterrées), les canaux d'irrigations, etc. D'autres sources de perturbations, anciennes ou récentes, sont plus discrètes. Cependant, des indices permettent de savoir si le milieu a été perturbé. Par exemple, lors de la seconde guerre mondiale, pour dissuader les Alliés d'utiliser la Crau comme aire d'atterrissage lors d'un éventuel débarquement, les Allemands ont fait de nombreux tas de galets encore visibles aujourd'hui. Ces tas ont été réalisés en prélevant les galets alentours. Ces actions ont perturbé le substrat et la résilience de la végétation étant très lente, ces secteurs n'ont alors pas été rééchantillonnés. Parmi les secteurs perturbés fréquemment identifiés, il faut noter :

- les tas et andins de galets et leurs abords,
- les pistes et drailles,
- les sites archéologiques (camps néolithiques, fondations d'anciennes bergeries, notamment romaines, abris pour troupeaux et cabanes du Moyen-âge, etc.),
- les sites militaires (anciennes batteries de DCA, bâtiments de stockage de munitions, pare-éclats, impacts de bombes ou zones de stockage et de destructions de munitions, etc.),
- les secteurs où les galets présentent peu de lichens et où ils sont cassés (la face exposée des galets des secteurs peu perturbés est couverte de lichens ce qui permet d'évaluer le degré de perturbations de certaines pelouses),
- la présence sporadique de grands ligneux (oliviers, cyprès de Provence, figuiers) témoignant d'une possible fracturation du poudingue et les puits,
- les ceintures des bergeries, à plus forte pression de pâturage, enrichies par les déjections ovines et davantage perturbées par les passages plus fréquents ou le stationnement plus long des troupeaux (Molinier & Talon, 1950).

Les zones où le troupeau est passé récemment sont identifiables par les nombreux pieds de Brachypode rameux arrachés ou coupés et les petits galets (2-3 cm) récemment roulés (empreintes des galets encore visibles et racines à nu). Ces zones sont évitées également car le pâturage récent peut amener à sous-estimer les effectifs de certaines espèces appétantes.

2.2.2 Méthodologie mise en œuvre pour les nouveaux relevés

En 2015, une première campagne de relevés a été menée. **66 relevés** de végétation ont été réalisés selon la méthode phytosociologique sigmatiste, pendant la période optimale de floraison en Crau (fin avril-début juin), en suivant le gradient phénologique sud-nord. Le choix de la méthode phytosociologique se justifie par l'utilisation, dans les relevés anciens, de celle-ci. Les mêmes coefficients de Braun-Blanquet ont été utilisés puis convertis pour l'analyse (transformation de De Foucault, 1980). Ces relevés ont alors été répartis pour couvrir chaque place de pâturage où un ou plusieurs relevés anciens avaient été préalablement effectués, séparés deux-à-deux d'au moins 100 m. Cette distance a été retenue pour éviter toute autocorrélation spatiale entre les relevés, car celle-ci a été estimée au minimum à 10 m dans une précédente étude (Buisson *et al.,* 2006).

Tableau 6 – Données saisies lors des nouveaux relevés.

Observateur	Plusieurs opérateurs ont réalisé les relevés, ensembles ou séparément
Nom de la station et précisions éventuelles	Nom des stations anciennes, correspondant généralement aux bergeries
Commune	-
Altitude et coordonnées GPS	-
Date	-
Surface du relevé	Au moins 20 m² (l'aire minimale généralement admise en coussoul)
Recouvrements	Végétation herbacée (pas de ligneux arbustifs ou arborés sur les coussouls) ; sol nu ; galets (par classe de granulométrie) ; lichens (indicateur de perturbation du milieu)
Hauteur de végétation	Hauteur minimum, maximum et moyenne
Taxons	Genre, espèce ou sous-espèce, TAXREF V8
Coefficient	Coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet

3 ANALYSE

L'analyse des données (à l'aide du logiciel R version 3.3.3) comprend l'analyse préliminaire du jeu de données et une analyse statistique de celui-ci. Par souci de clarté, les étapes de ce traitement sont présentées ici de manière linéaire. Toutefois, c'est une démarche itérative qui a été suivie. L'analyse statistique a permis d'explorer le jeu de données, d'y relever des données aberrantes ou de questionner la méthodologie employée. Chaque étape de l'analyse est présentée ici. Lorsqu'il s'agit d'une étape qui a été reprise plusieurs fois au fil des boucles de traitement, seuls les résultats de la dernière itération sont donnés.

Organisation des analyses réalisées :

- Préparation du jeu de données
- Exploration du jeu de données
- Comparaison des relevés anciens et récents
- AFC
- ANSC
- Analyse des traits fonctionnels

3.1 PRÉPARATION ET EXPLORATION DU JEU DE DONNÉES

3.1.1 Centrage des relevés sur la communauté

La communauté étudiée correspond aux pelouses sub-steppiques (coussouls) et l'ensemble de leurs faciès. Certains relevés anciens montrent une composition sensiblement différente de celle des relevés typiques des coussouls. Pour éviter de prendre en compte dans l'analyse des relevés réalisés dans d'autres communautés que celle étudiée, la première étape de préparation des données a été de recentrer l'échantillon sur les relevés réalisés effectivement dans le coussoul.

Par souci de clarté, cette étape de préparation du jeu de données est présentée de façon linéaire et non itérative. Toutefois, le centrage des données sur la communauté étudiée procède bien d'itérations. Chaque itération comprend une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur l'ensemble des relevés, anciens et récents, en utilisant l'indice de dissimilarité de Bray-Curtis. La CAH permet d'identifier les groupes de relevés proches entre eux. L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis compare les profils des relevés deux-à-deux en conservant les abondances totales par relevé (pas de normalisation). Cet indice présente l'avantage de garder une relation monotone et proportionnelle avec l'accroissement de la distance écologique entre les relevés et ce malgré l'abondance d'espèces rares auxquelles il donne peu de poids par rapport à d'autres indices (Faith, 1987 ; Legendre & Gallagher, 2001 ; Ricotta & Podani, 2017). L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis est donc particulièrement adapté pour étudier les variations de la composition spécifique de différents sites à partir d'une table d'abondances non standardisée et sur des gradients longs.

Les résultats de la classification ont été confrontés aux connaissances disponibles sur l'écologie des espèces et sur la végétation de la plaine de la Crau, ce qui permet de les interpréter et d'en éprouver la validité.

En retournant aux données des relevés, le croisement de plusieurs informations permet d'interpréter les résultats de la CAH :

- les métadonnées des relevés (précisions stationnelles notamment),
- la composition floristique et l'analyse de l'autoécologie des espèces recensées,
- la répartition des différents types de végétation dans la plaine de la Crau et ses abords (coussouls, coustières, secteurs irrigués ou inondés périodiquement, etc.).

Cette analyse a donc permis d'identifier les caractéristiques communes des relevés regroupés, d'expliquer les regroupements et les distances qui les séparent, ainsi que d'identifier le groupe correspondant à la communauté étudiée. Parmi les groupes de relevés identifiés, les relevés ne correspondant pas à la communauté des coussouls ont été écartés du jeu de données.

Dans le cadre de cette phase préparatoire, les relevés ont été exclus avec prudence et parcimonie pour n'écarter que les relevés n'appartenant pas, de manière évidente, aux pelouses sub-steppiques dans leur acception la plus large, c'est-à-dire en considérant l'ensemble de leurs faciès. Par la suite, lors de l'analyse statistique présentée plus loin, des relevés qui n'avaient pas été identifiés comme des *outliers* lors de la préparation des données sont apparus comme tels. Après l'identification *a posteriori* de relevés « aberrants », ceux-ci ont été écartés du jeu de données puis toute l'analyse a été reprise (itérations). Une analyse plus poussée de ces relevés *outliers* a révélé qu'il convenait de les sortir du jeu de données. Il s'agit notamment de relevés réalisés : dans la Crau de Luquier et non dans la Crau de Miramas ; sur plusieurs communautés à la fois ; en dehors de la plaine de Crau.

3.1.2 Regroupement des relevés par site et par date

En 2015 et 2016, de nouveaux relevés, dits « récents », ont été réalisés. Pour chaque site, 5 relevés sur environ 20 m² (au-delà de l'aire minimale préalablement identifié pour l'*Asphodeletum fistulossii*) ont été faits en 2015 et 2016. Pour que le poids des relevés récents dans l'analyse globale de tous les relevés en coussoul ne soit pas surévalué, il convient de n'avoir qu'un relevé récent par site (Gaudnick *et al.*, 2011). **L'objectif est en effet de ne conserver qu'un relevé par site et par date en éliminant au maximum l'effet observateur et l'effet de la distance spatiale entre le ou les relevés anciens et le relevé récent (2015 ou 2016)**.

Pour regrouper les relevés récents réalisés sur un même site sous forme d'un seul relevé, deux méthodes ont été préalablement envisagées.

1. Parmi les 5 relevés récents, seul le relevé le plus proche des relevés anciens qui ont été faits sur le site est conservé. La proximité est évaluée par le calcul d'une matrice de distances, méthode de Bray-Curtis. Cette méthode a ainsi tendance à minimaliser la distance entre les relevés anciens et récents. Les éventuels écarts mis en évidence peuvent donc sous-estimer les écarts réels. Lorsque plusieurs relevés anciens ont été faits sur un même site, le relevé récent conservé correspond à celui dont la moyenne des distances avec les relevés anciens considérés est alors la plus faible.
2. Un relevé fictif est construit en prenant la moyenne des recouvrements de chaque taxon des 5 relevés récents. Les relevés fictifs ont une richesse spécifique égale ou supérieure à celle de chacun des relevés qu'ils regroupent, de par notamment l'augmentation de la surface. Cette augmentation est d'autant plus forte que les relevés regroupés diffèrent deux à deux et dépend des sites. Pour contrebalancer en partie cet effet, si un taxon n'apparaît pas dans au moins la moitié des relevés fusionnés, sa fréquence de recouvrement est alors ramenée à 0%.

La première méthode a été appliquée sur les relevés récents portant sur des sites où des relevés anciens avaient été effectués. La seconde méthode permet, quant à elle, de regrouper les relevés pour lesquels la première méthode n'est pas applicable, quand des relevés récents ont été faits sur des sites où il n'y a pas de relevés anciens ou quand plusieurs relevés anciens existent sur un même site pour une même date.

3.1.3 Exploration du jeu de données

Tout d'abord, une analyse descriptive du jeu de données a permis d'en donner la structure. Ensuite, les relevés anciens et récents ont été comparés.

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés à la richesse spécifique des relevés. Une comparaison des richesses spécifiques entre les relevés anciens et récents (respectivement 20 et 21 relevés sur respectivement 27 et 100 après tri et regroupement par site) a été calculée. La richesse spécifique ne suivant pas une loi normale, le test de Wilcoxon ou Mann-Whitney a été utilisé (wilcox.test dans R).

Dans un second temps, nous avons comparé les relevés anciens et récents sur la base de l'occurrence de chaque taxon dans les relevés. L'étude des fréquences d'occurrence des taxons a permis de mettre en évidence d'éventuels changements (espèces apparues/non revues, plus commune/rares). Les fréquences d'occurrences n'étaient pas distribuées de façon normale. Le recours au test de Wilcoxon ou Mann-Whitney a alors permis de tester la significativité des changements de composition floristique mesurés.

3.2 ANALYSE FACTORIELLE

3.2.1 Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée sur l'ensemble du jeu de données. Sous R, l'analyse est menée avec ade4. Les trois premiers axes sont retenus car ils expliquent plus de 50% de la variance totale de l'analyse.

3.2.2 Recherche de taxons indicateurs de l'évolution du coussoul

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur l'ensemble des relevés en coussoul, anciens et récents, a été réalisée selon la méthode de calcul des distances de Bray-Curtis. La CAH permet de comparer l'ensemble des relevés deux à deux et de rapprocher ceux qui ont le plus de similitudes entre eux. Plusieurs indices permettant de déterminer le nombre optimal de groupes que l'on peut définir à partir d'une CAH : l'indice CH (Calinsky et Harabsz, 1974, méthode de Kleyer), l'indice C-Index (Hubert et Kevin, 1976) et l'indice Silhouette (Rousseeuw, 1987).

Les espèces indicatrices de chacun des groupes sont identifiées à l'aide de la fonction Indval (Dufrene et Legendre, 1997 ; bibliothèque « labdsv » de R) qui calcule la valeur indicatrice des taxons en croisant

leur abondance relative et leur fréquence d'occurrence dans chaque groupe. Le pouvoir indicateur des espèces reflète l'exclusivité (espèce présente dans un ou plusieurs relevés, tous d'un seul groupe) et la fidélité (espèce présente dans tous les relevés d'un groupe) d'une espèce à un groupe de relevés. Les espèces retenues comme espèces indicatrices sont celles pour lesquelles les p-value (probabilité d'obtenir une meilleure valeur indicatrice lors de permutations aléatoires entre les groupes) est inférieure à 0,05.

3.2.3 Analyse des traits fonctionnels

Les premiers résultats ayant montré une évolution de la composition floristique entre les relevés anciens et ceux réalisés en 2015. Il est possible de faire l'hypothèse que ce changement correspond à la réponse des taxons et de la communauté végétale à des changements environnementaux. Une analyse des traits fonctionnels est donc menée. Deux méthodes ont été envisagées : RLQ et double Analyse Canonique de Correspondances (CCA). La première est une généralisation de l'analyse de co-inertie et permet d'étudier le lien entre les traits d'espèce (Q) et les variables environnementales (R) en utilisant la table de contingence des espèces par relevés (L) comme pondération. La seconde est une ordination des espèces contrainte par les variables environnementales et les traits d'espèce. Les deux méthodes consistent en une ordination des espèces suivie par une CAH fondée sur les traits spécifiques (Kleyer *et al.*, 2012). La méthode RLQ, plus appropriée, a été retenue.

Les tables utilisées pour cette analyse figurent en annexes (Annexe I).

3.2.3.1 Variables environnementales (table R)

Les variables environnementales considérées sont liées à la position géographique des relevés. En effet, la plaine de la Crau présente un gradient pédoclimatique nord-sud (Deveaux et al., 1983). La végétation a une phénologie plus précoce au sud. L'abondance et la taille des galets est également variable.

Les variables environnementales retenues sont :

- l'année des relevés,
- la longitude,
- la latitude
- le recouvrement de galets.

Certains sites n'ont pas été revisités en 2015-2016. Pour ces sites, le recouvrement des galets était alors inconnu car non indiqué dans les relevés anciens. Pour compléter la table des variables environnementales, le recouvrement des galets en fonction des coordonnées (latitude, longitude et interaction) a été modélisé.

3.2.3.2 Traits d'espèce (table Q)

Les traits ont été sélectionnés selon la disponibilité de leurs valeurs pour les espèces indicatrices et leur fiabilité pour la végétation méditerranéenne.

Les valeurs des traits fonctionnels étudiés sont issues du croisement de plusieurs sources de données : BASECO, Baseflor, autoécologie des espèces (sources multiples, dont le mémento pour l'aide à la détermination de la flore vasculaire du département des Bouches-du-Rhône de Pavon, 2014).

Pour chaque taxon, la valeur 1 est attribuée à la variable du trait considéré qui lui correspond le mieux et la valeur 0 pour les autres variables.

3.2.3.3 Table de contingences (table L)

La table de contingences des taxons dans les relevés est la table des fréquences de recouvrement des taxons par relevé, limitée aux taxons indicateurs déterminés précédemment.

CHAPITRE 3. Résultats

1 DESCRIPTION ET PRÉPARATION DES DONNÉES

Le jeu de données a la forme d'une table réunissant les relevés récents (2015-2016) et les relevés anciens (cf. extrait de la table en Annexe II).

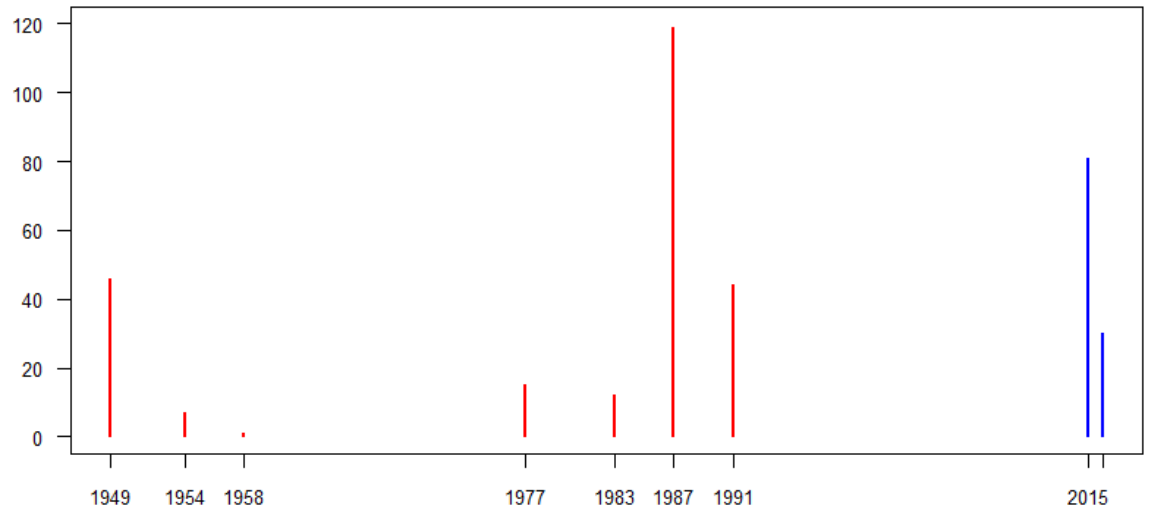
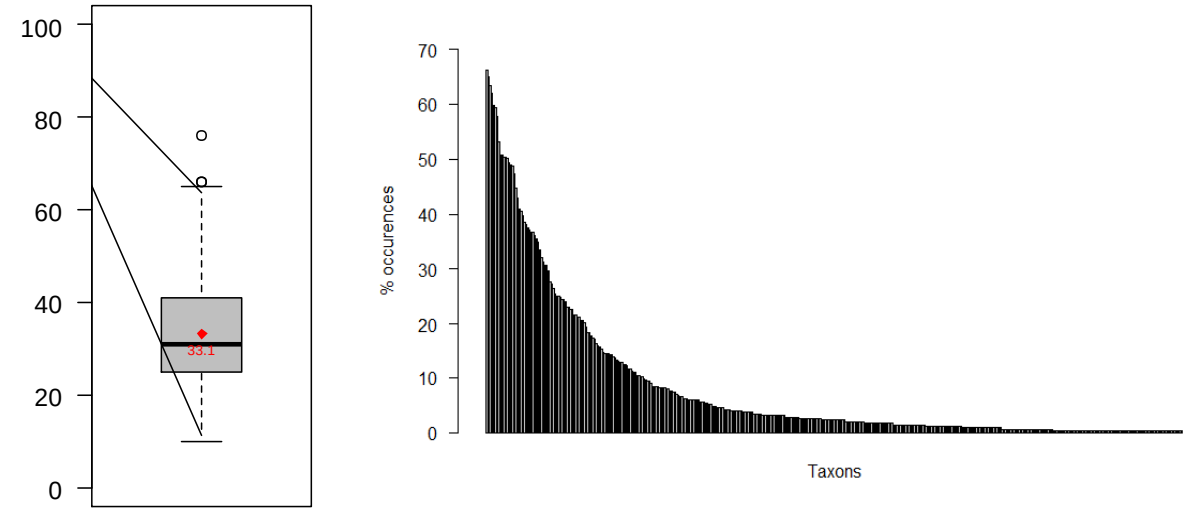


Figure 11 – Nombre de relevés phytosociologiques réalisés et exploités dans cette étude dans les coussouls de la plaine de Crau entre 1949 et 2016

Les relevés phytosociologiques en Crau ayant fait l'objet de rapports ou publications ont été fait sur les périodes 1949-1958 puis 1977-1991, en nombre fortement variable. Aucun relevé phytosociologique dans les coussouls n'a été publié dans des revues accessibles entre 1960 et 1975 ni depuis 1991 (Figure 11).

Tableau 7 – Statistiques préliminaires descriptives de base du jeu de données des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

Nombre total de relevés	355
Dont relevés anciens (1954-1991)	*244*
Dont relevés récents (2015-2016)	*111*
Nombre total de taxons	408
Nombre de taxons observés dans un seul relevé	76
Pourcentage de taxons observés dans un seul relevé	18,6 %
Proportion de « 0 » dans le tableau des relevés	91,9%
Écart-type de la richesse des relevés	12,5



Dispersion de la richesse spécifique des relevés (moyenne en rouge)

Éboulis des fréquences d'occurrence des taxons

Figure 12 – Richesse spécifique et occurrences des taxons dans des relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

355 relevés sont considérés dans le jeu de données initial, dont deux tiers sont anciens. La diversité exceptionnelle de la pseudo-steppe de Crau transparait à travers le nombre important de taxons recensés, plus de 400, dans une communauté herbacée dont la physionomie est remarquablement homogène à l'échelle de la zone étudiée. Moins de 20 % des taxons sont accidentels (observés dans un seul relevé) et la richesse des relevés est relativement stable (Tableau 7, Figure 12). Associée à ce constat, la forte proportion de zéros dans le jeu de données indique qu'il y a toutefois une forte variabilité entre les relevés en termes de composition, avec beaucoup de taxons rares mais qui apparaissent cependant dans plusieurs relevés.

1.1 CENTRAGE DES RELEVÉS SUR LA COMMUNAUTÉ

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a permis de comparer l'ensemble des relevés deux à deux et de rapprocher ceux qui ont le plus de similitudes entre eux. Un certain nombre de groupes apparaissent et correspondent à différents types de végétation que l'on peut définir. Ainsi, les relevés ne correspondant pas au coussoul de référence sont identifiés et écartés.

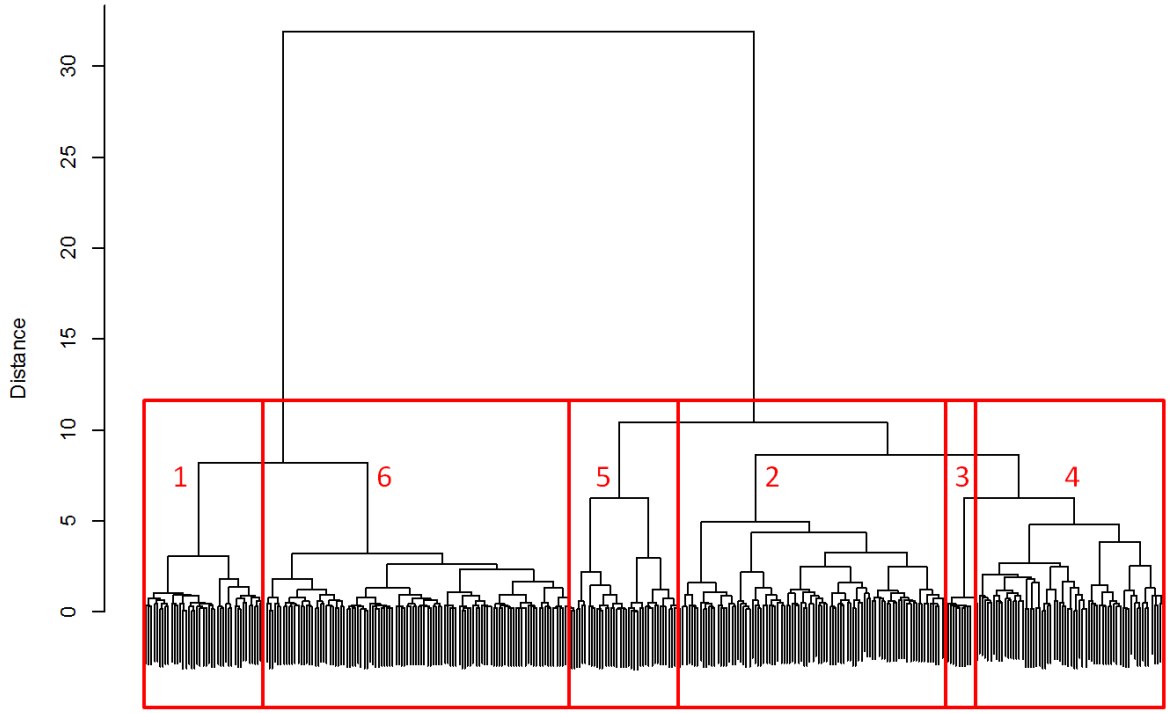


Figure 13 – Classification des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls et autres végétations de Crau entre 1949 et 2016 [fonction hclust (, « ward.D »)]*

Six groupes apparaissent assez nettement dans le résultat de la CAH (Figure 13). Il s'avère que les relevés ainsi regroupés sont rassemblés par des caractéristiques majeures de la végétation (Tableau 8), facilement accessibles et cohérentes avec les observations de terrain et les connaissances antérieures sur le coussoul. Selon l'indice CH (Calinsky & Harabsz, 1974, méthode de Kleyer), l'indice C-Index (Hubert & Kevin, 1976) et l'indice Silhouette (Rousseeuw, 1987), la découpe en deux groupes est optimale. L'un des groupes correspond aux relevés réalisés dans le coussoul (à gauche de la Figure 13, groupes 1 et 6) et l'autre aux relevés réalisés dans d'autres communautés végétales (à droite de la Figure 13, groupes, 2 à 5). Ainsi, les relevés des groupes 1 et 6 correspondant au coussoul sont conservés tandis les autres groupes, appartenant à d'autres communautés, sont écartés.

Tableau 8 – Caractéristiques des principaux groupes de relevés

Groupe	Principales caractéristiques
1	Coussouls à Asphodèle et Thym
2	Tonsures, ceintures de bergeries et friches
3	Coustières, friches, zones humides
4	Zones rudérales, piétinées
5	Friches culturales
6	Coussouls

Les groupes 1 et 6 correspondent aux relevés anciens et actuels typiques des coussouls tandis que les autres relevés (anciens) ont été faits dans d'autres communautés (tonsures, friches, zones humides, ceintures de bergerie). Le groupe 1 rassemble principalement des relevés anciens et le groupe 6, des relevés récents. Ces deux groupes de relevés seront donc retenus pour la suite de l'analyse. Le jeu de

données s'en trouve considérablement réduit pour ne conserver ainsi que les relevés réalisés effectivement dans des coussouls. **127 relevés sur 355 disponibles initialement sont ainsi conservés, présentant alors une richesse de 202 taxons sur 408 initialement**.

Une fois le jeu de données recentré, il s'avère que chaque site (ou place de pâturage) ne présente plus qu'un ou deux relevés. Il apparaît notamment que sur certains sites, il n'y a que des relevés de 2015 ou 2016. Inversement, d'autres sites n'ayant pas été revisités ne présentent alors que des relevés anciens.

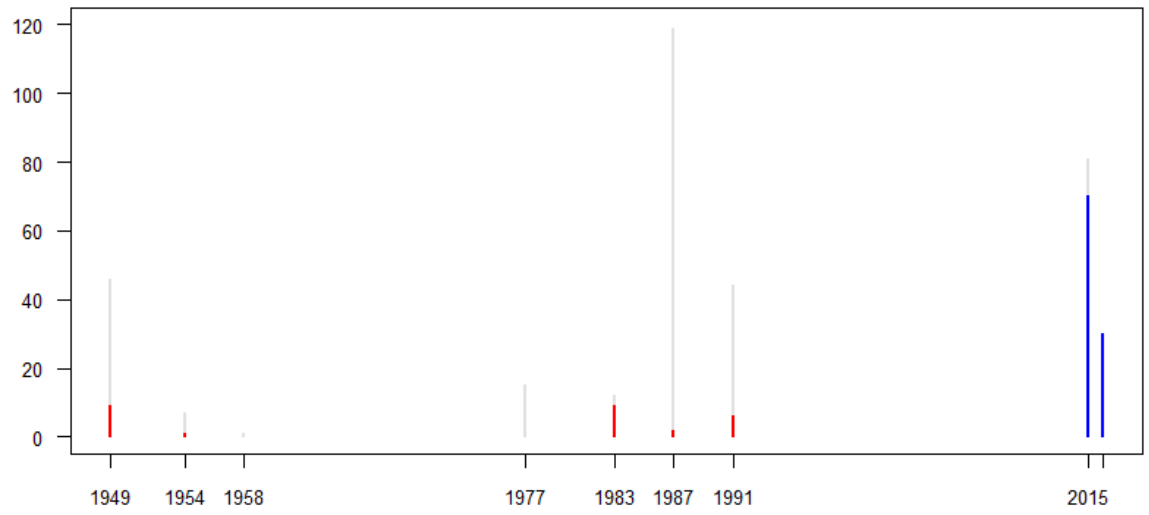


Figure 14 – Nombre de relevés par année avant (en gris) et après (en rouge et bleu) recentrage du jeu de données des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

Finalement, la Figure 14 et le Tableau 9 montrent que sur l'ensemble des relevés disponibles relatifs à la plaine de la Crau, une petite partie seulement concerne les coussouls. Beaucoup de relevés anciens ont, en effet, été faits dans d'autres types de végétations que les pelouses sub-steppiques. Les relevés récents ayant bien été ciblés sur la communauté steppique, ils sont donc presque tous conservés tandis que seuls 11% des relevés anciens initialement retenus sont conservés. Cette réduction drastique du jeu de données autour de la communauté cible a pour effet prévisible de réduire la richesse spécifique globale et variabilité de la richesse spécifique des relevés, le nombre de taxons accidentels et la proportion de « 0 » dans la table de contingence.

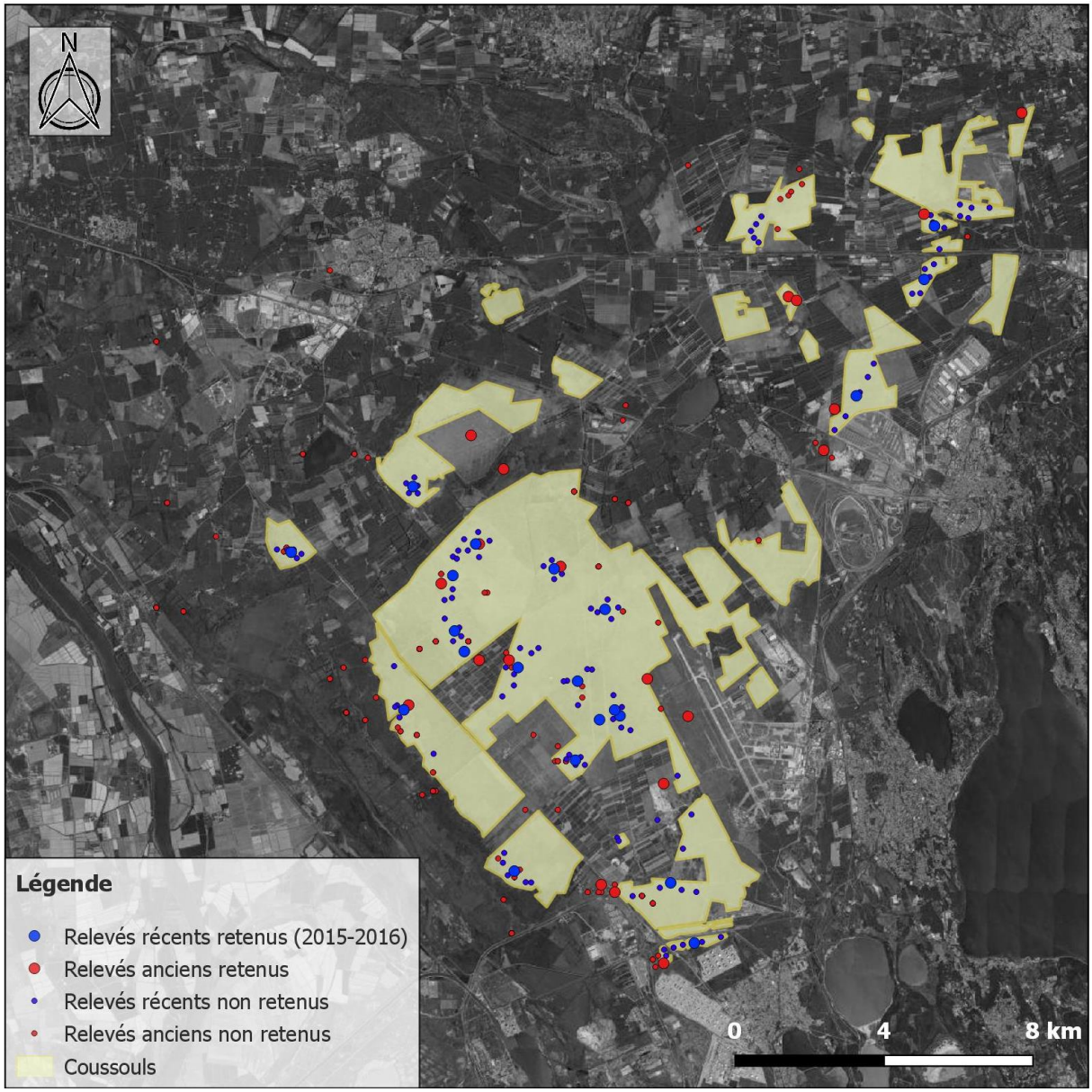
Tableau 9 – Statistiques descriptives de base du jeu de données recentré des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

	Avant recentrage	**Après recentrage**
Nombre de relevés	355	127
Dont relevés anciens (1954-1991)	*244*	*27*
Dont relevés récents (2015-2016)	*111*	*100*
Nombre de taxons	408	202
Nombre de taxons observés dans un seul relevé	76	38
Pourcentage de taxons observés dans un seul relevé	18,6 %	18,8 %
Proportion de « 0 » dans le tableau des relevés	91,9%	78,8%
Écart-type de la richesse des relevés	12,5	10,5

1.2 REGROUPEMENT DES RELEVÉS PAR SITE ET PAR DATE

Pour que le poids des relevés récents dans l'analyse globale de tous les relevés en coussoul ne soit pas surévalué, il convient alors de n'avoir qu'un relevé récent par site. Les relevés réalisés une même année sur un même site sont alors regroupés sous forme d'un seul relevé.

Après application des différents filtres, le jeu de données ne comprend donc plus au final que 41 relevés dont 21 relevés récents. Ce filtrage très important (plus de 88 % des relevés éliminés) est en effet nécessaire pour éviter toutes sources de variations par rapport au signal temporel attendu sur l'existence ou pas d'une évolution de la végétation des coussouls pouvant être corrélée avec des changements environnementaux et non des biais méthodologiques.



Les relevés retenus sont ceux qui constituent le jeu de données après recentrage et regroupement des relevés par site et par date.

Figure 15 – Localisation des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

2 EXPLORATION DU JEU DE DONNÉES

2.1 STRUCTURE DU JEU DE DONNÉES

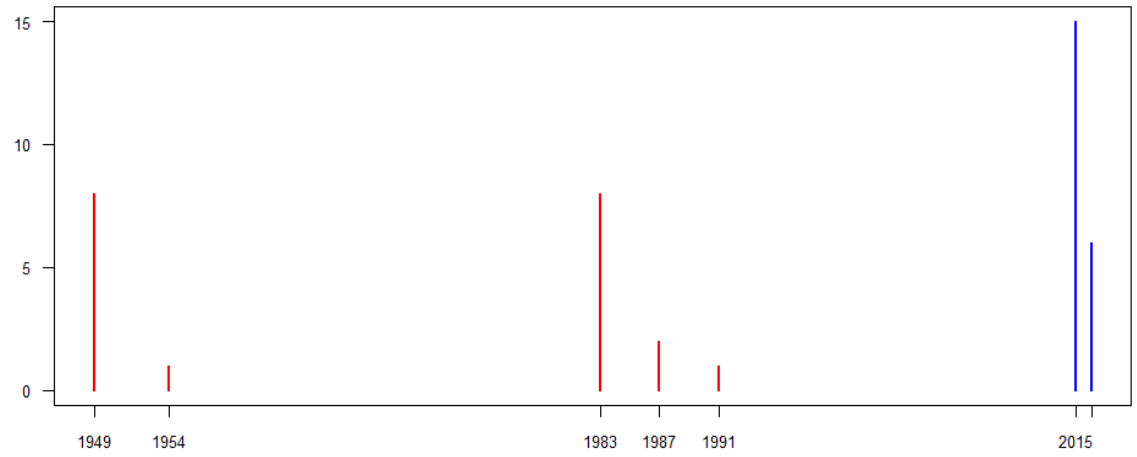
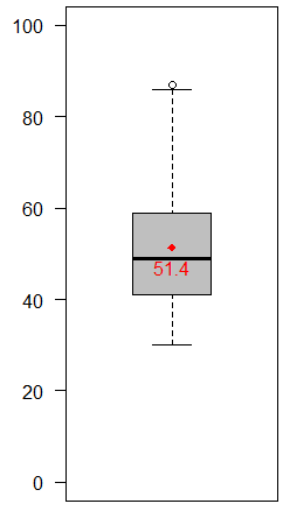


Figure 16 – Nombre de relevés par année après regroupement des relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

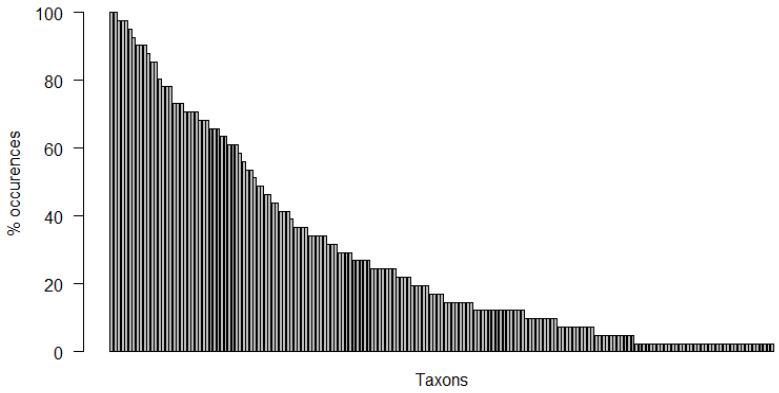
Avant regroupement, le nombre de relevés récents était beaucoup plus important que le nombre de relevés anciens car 5 relevés par site ont été réalisés en 2015-2016. Le regroupement annule ce déséquilibre entre relevés récents et anciens (Figure 16, Tableau 10). Mais, la variabilité de la richesse spécifique entre les relevés (écart-type) augmente. Par construction (moyenne des recouvrements spécifiques de plusieurs relevés), les relevés fictifs ont une richesse spécifique égale ou supérieure à celle de chacun des relevés qu'ils regroupent. Cette augmentation est atténuée par le retrait des taxons peu fréquents au sein des relevés regroupés par un relevé fictif. Cette correction a également pour effet de diminuer la richesse spécifique globale. L'apparente constance du nombre de taxons accidentels résulte d'une diminution par la correction précédente et d'une augmentation correspondant aux taxons présents sur un seul des sites mais dans plusieurs relevés, désormais fusionnés.

Tableau 10 – Statistiques descriptives de base du jeu de données après regroupement des relevés phytosociologiques par site et par date réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

	Avant regroupement	Après regroupement
Nombre de relevés	127	41
Dont relevés anciens (1954-1991)	*27*	*20*
Dont relevés récents (2015-2016)	*100*	*21*
Nombre de taxons	202	181
Nombre de taxons observés dans un seul relevé	38	38
Pourcentage de taxons observés dans un seul relevé	18,8 %	21,0 %
Proportion de « 0 » dans le tableau des relevés	78,8%	71,6%
Écart-type de la richesse des relevés	10,5	14,8

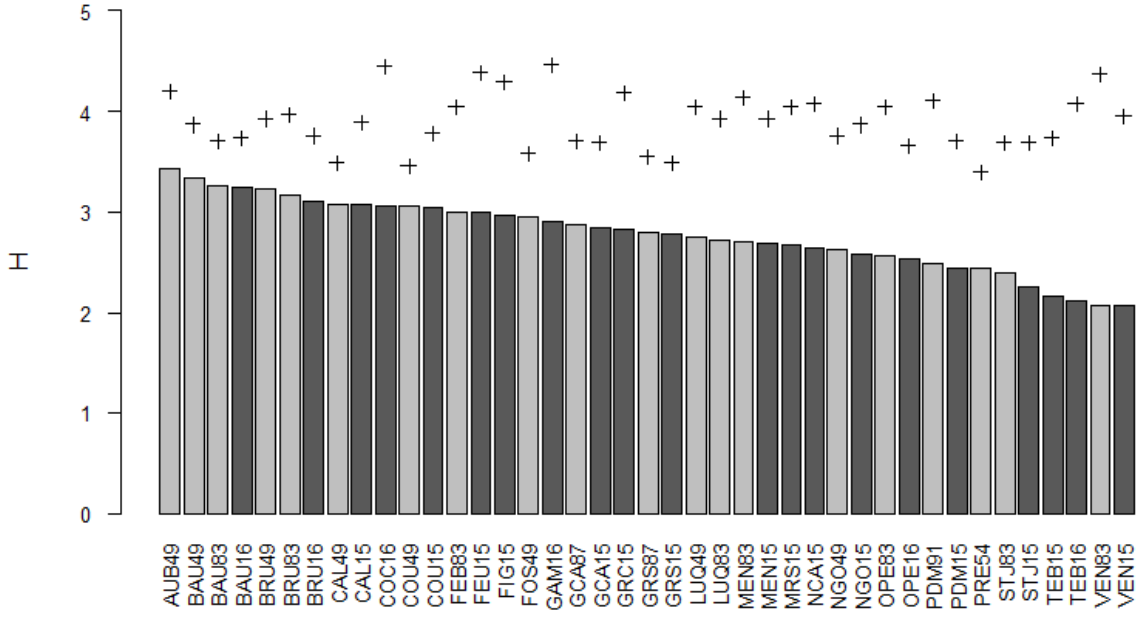


Dispersion de la richesse spécifique des relevés après regroupement des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 (moyenne en rouge)



Éboulis des fréquences d'occurrence des taxons après regroupement des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

Figure 17 – Richesse spécifique et occurrences des taxons dans l'ensemble des relevés anciens et récents après regroupement des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016



+ : Hmax. Les relevés anciens sont en gris clair et les récents en gris foncé. La diversité alpha (H) est calculée avec le package R Vegan (log base e). H=0 quand le relevé ne compte qu'un taxon et H=Hmax si tous les taxons ont le même recouvrement. L'identifiant de chaque relevé se compose de 3 lettres pour le site et 2 chiffres pour l'année. Une table des correspondances entre les identifiants et les sites associés (intitulés complets et coordonnées géographiques) est présentée en Annexe III.

Figure 18 – Diversité alpha de Shannon-Weaver des relevés anciens et récents après regroupement des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

2.2 COMPARAISON DES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS

Dans les relevés récents, davantage de taxons ont été inventoriés par rapport aux relevés anciens (9,4% de plus). Cependant, la richesse spécifique des relevés anciens n'est pas significativement différente de celle des récents (test de Wilcoxon ou Mann-Whitney – W = 245, P = 0,3676).

Tableau 11 – Statistiques descriptives de base du jeu de données : relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

	Relevés anciens	Relevés récents	Tous les relevés
Nombre de relevés	20	21	41
Nombre de taxons	132	149	181
Nombre de taxons observés dans un seul relevé	28	32	38
Pourcentage de taxons observés dans un seul relevé	21,2 %	21,5 %	21,0 %
Proportion de « 0 » dans le tableau des relevés	63,1 %	63,9 %	71,6%
Écart-type de la richesse des relevés	13,2	16,1	14,8

NB : 49 taxons apparus dans les relevés récents et 32 taxons non revus (voir Tableau 12 ci-dessous).

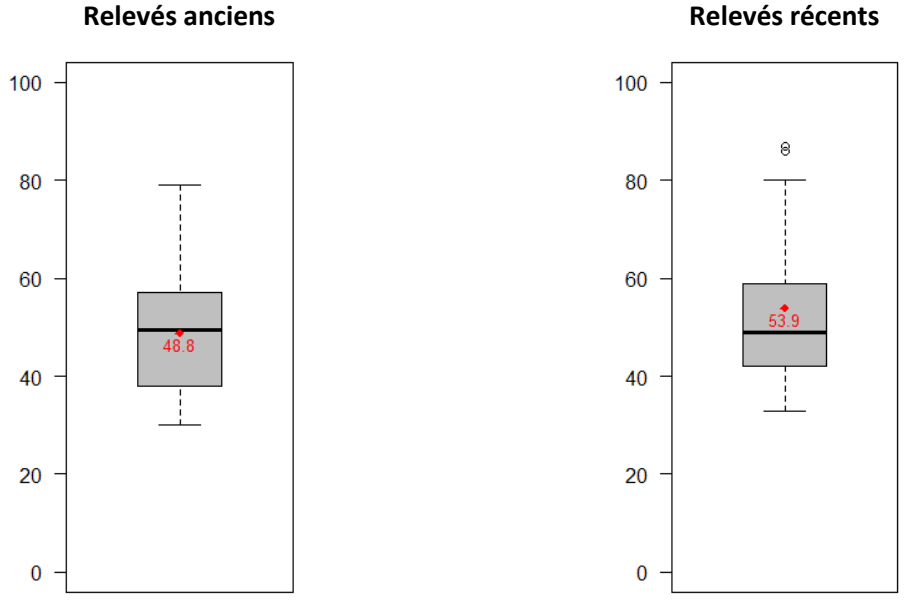
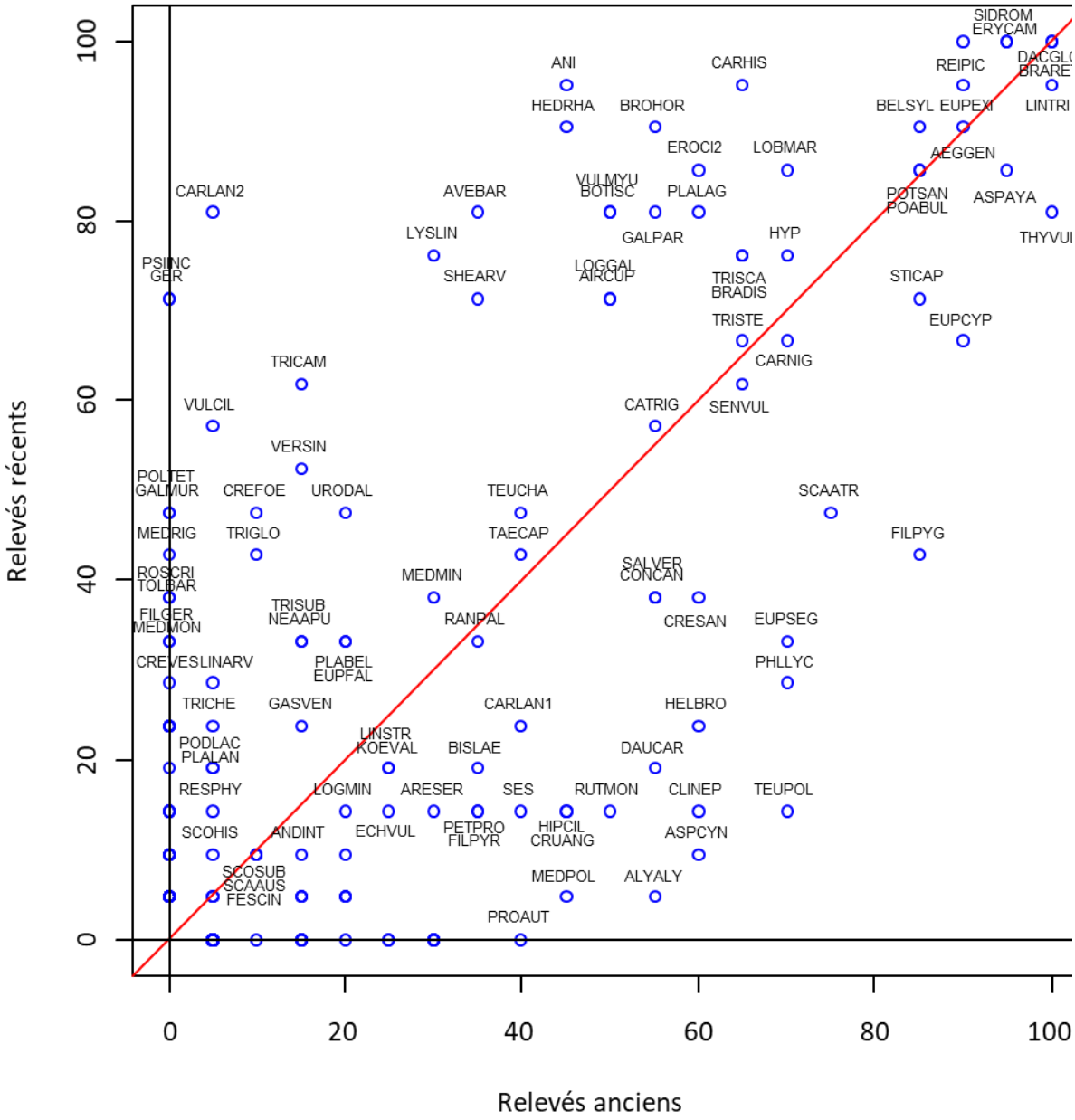


Figure 19 – Dispersion de la richesse spécifique des relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016



Les taxons apparaissant en dessous de la ligne rouge sont plus fréquents dans les relevés anciens que dans les relevés récents, inversement pour les taxons au-dessus de la ligne. Par souci de lisibilité, lorsque trop de taxons se superposent sur le graphique, leurs identifiants n'apparaissent pas (superposition d'étiquettes). Les identifiants des taxons sont composés des 3 premières lettres du genre et des 3 premières de l'espèce. Quelques correspondances entre identifiants et noms d'espèces apparaissent dans le Tableau 12 ci-après et la liste complète des correspondances entre taxons et abréviations apparait en Annexe IV.

Figure 20 – Comparaison des fréquences d'occurrences des taxons entre les relevés anciens et récents des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

La fréquence d'occurrence des taxons entre les relevés anciens et récents varie fortement et ces écarts sont supérieurs à 20%. Certains taxons disparaissent des relevés ou se raréfient drastiquement tandis que d'autres apparaissent ou deviennent bien plus fréquents.

Tableau 12 – Taxons apparus/non revus et/ou dont la fréquence d'occurrence varie fortement entre les relevés anciens et récents des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

Taxons plus* rares en 2015-2016	***Δ***	**Taxons plus* communs en 2015-2016**	***Δ***
Teucrium polium (TEUPOL)	55,7 %	*Carthamus lanatus* (CARLAN)	76,0 %
Asperula cynanchica (ASPCYN)	50,5 %	*Geranium sp.* (GER) **– apparu**	71,4 %
Alyssum alyssoides (ALYALY)	50,2 %	*Psilurus incurvus* (PSIINC) **– apparu**	71,4 %
Clinopodium nepeta (CLINEP)	45,7 %	*Vulpia ciliata* (VULCIL)	52,1 %
Filago pygmaea (FILPYG)	42,1 %	*Anisantha sp.* (ANI)	50,2 %
Phlomis lychnitis (PHLLYC)	41,4 %	*Galium murale* (GERMUR) **– apparu**	47,6 %
Medicago polymorpha (MEDPOL)	40,2 %	*Polycarpon tetraphyllum* (POLTET) **– apparu**	47,6 %
Prospero autumnale (PROAUT) **– non revu**	40,0 %	*Trifolium campestre* (TETCAM)	46,9 %
Euphorbia seguieriana (EUPSEG)	36,7 %	*Lysimachia linum-stellatum* (LYSLIN)	46,2 %
Helictochloa bromoides (HELBRO)	36,2 %	*Avena barbata* (AVEBAR)	46,0 %
Daucus carota (DAUCAR)	36,0 %	*Hedypnois rhagadioloides* (HEDRHA)	45,5 %
Ruta montana (RUTMON)	35,7 %	*Medicago rigidula* (MEDRIG) **– apparu**	42,9 %
Crucianella angustifolia (CRUANG)	30,7 %	*Rostraria cristata* (ROSCRI) **– apparu**	38,1 %
Hippocrepis ciliata (HIPCIL)	30,7 %	*Tolpis barbata* (TOLBAR) **– apparu**	38,1 %
Allium moschatum (ALLMOS) **– non revu**	30,0 %	*Crepis foetida* (CREFOE)	37,6 %
Dianthus caryophyllus (DIACAR) **– non revu**	30,0 %	*Verbascum sinuatum* (VERSIN)	37,4 %
Fumana procumbens (FUMPRO) **– non revu**	30,0 %	*Sherardia arvensis* (SHEARV)	36,4 %
Hyssopus officinalis (HYSOFF) **– non revu**	30,0 %	*Bromus hordeaceus* (BROHOR)	35,5 %
Plantago holosteum (PLAHOL) **– non revu**	30,0 %	*Filago germanica* (FILGER) **– apparu**	33,3 %
Scabiosa atropurpurea (SCAATR)	27,4 %	*Medicago monspeliaca* (MEDMON) **– apparu**	33,3 %
Seseli sp. (SES)	25,7 %	*Trifolium glomeratum* (TRIGLO)	32,9 %
Hornungia petraea (HORPET) **– non revu**	25,0 %	*Bothriochloa ischaemum* (BOTISC)	31,0 %
Pilosella officinarum (PILOFF) **– non revu**	25,0 %	*Vulpia myuros* (VULMYU)	31,0 %
Euphorbia cyparissias (EUPCYP)	23,3 %	*Carlina hispanica* (CARHISP)	30,2 %
Crepis sancta (CRESAN)	21,9 %	*Crepis vesicaria* (CREVES) **– apparu**	28,6 %
Filago pyramidata (FILPYR)	20,7 %	*Urospermum dalechampii* (URODAL)	27,6 %
Petrorhagia prolifera (PETPRO)	20,7 %	*Galium parisiense* (GALPAR)	26,0 %
		Erodium cicutarium (EROCIC)	25,7 %
		Ajuga iva (AJUIVA) **– apparu**	23,8 %
		Cerastium glomeratum (CERGLO) **– apparu**	23,8 %
		Galactites tomentosus (GALTOM) **– apparu**	23,8 %
		Hordeum murinum (HORMUR) **– apparu**	23,8 %
		Sagina apetala (SAGAPE) **– apparu**	23,8 %
		Sonchus oleraceus (SONOLE) **– apparu**	23,8 %
		Linaria arvensis (LINARV)	23,6 %
		Aira cupaniana (AIRCUP)	21,4 %
		Logfia gallica (LOFGAL)	21,4 %
		Plantago lagopus (PLALAG)	21,0 %

Autres taxons non revus (Δ ≤20 %) : *Helianthemum salicifolium ; Bombycilaena erecta ; Bufonia tenuifolia ; Carlina vulgaris ; Cynodon dactylon ; Lavandula latifolia ; Camphorosma monspeliaca ; Anthemis arvensis ; Bupleurum falcatum ; Bupleurum semicompositum ; Centaurea aspera ; Centaurea calcitrapa ; Diplotaxis tenuifolia ; Euphorbia serrata ; Euphorbia sulcata ; Fumana ericifolia ; Galium divaricatum ; Helianthemum apenninum ; Kengia serotina ; Lolium perenne ; Medicago sativa ; Onobrychis caput-galli ; Scabiosa triandra ; Vicia amphicarpa.*

Autres taxons apparus (Δ ≤20 %) : *Veronica arvensis ; Carduus sp. ; Onopordum illyricum ; Plantago afra ; Tragopogon porrifolius ; Centaurea melitensis ; Echium asperrimum ; Medicago orbicularis ; Medicago truncatula ; Silene gallica ; Taraxacum autumnale ; Trifolium sp. ; Anthoxanthum odoratum ; Asparagus acutifolius ; Astragalus hamosus ; Bromopsis erecta ; Crepis bursifolia ; Cynosurus echinatus ; Erigeron canadensis ; Galium corrudifolium ; Hirschfeldia incana ; Leontodon tuberosus ; Linaria pelisseriana ; Marrubium vulgare ; Medicago sp. ; Pallenis spinosa ; Plantago weldenii ; Polygala monspeliaca ; Sonchus asper ; Sonchus bulbosus ; Torilis nodosa ; Trifolium tomentosum ; Valerianella locusta.*

Δ : valeur absolue de la différence entre la fréquence d'occurrence d'un taxon dans les relevés récents et sa fréquence d'occurrence dans les relevés anciens. Les taxons sont listés par écart de fréquence d'occurrence décroissant.

** Taxons dont l'écart (Δ) de la fréquence d'occurrence dans les relevés anciens et dans les récents est supérieur à 20%*

Entre les relevés anciens et récents, la variabilité d'occurrence des espèces est forte, notamment pour des taxons à faible détectabilité comme :

- Taxons de petite taille et dont la période favorable à l'identification peut être courte : *Psilurus incurvus, Sagina apetala, Polycarpon tetraphyllum, Alyssum alyssoides, Hornungia petraea, Aira cupaniana, Lysimachia linum-stellatum, Logfia gallica, etc.*
- Taxons dont la période favorable à l'identification est estivale ou automnale : *Allium moschatum, Asperula cynanchica, Prospero autumnale, Tolpis barbata, Crepis vesicaria, etc.*
- Taxons à détermination délicate ou susceptibles d'être confondus avec des espèces proches : *Fumana procumbens ou Helianthenum salicifolium ; Medicago minima, M. rigidula, M. truncatula ou M. polymorpha ; Vulpia myuros ou V. ciliata ; Galium murale ou G. parisiense ; etc.*

Parmi les taxons apparus, outre des taxons à faible détectabilité, figurent ceux que l'on peut considérer aujourd'hui comme très communs, souvent abondants dans les friches et milieux perturbés : *Geranium sp., Crepis vesicaria, Cerastium glomeratum, Galactites tomentosum, Hordeum murinum, Sonchus oleraceus*. Il faut alors noter que ces espèces ainsi que celles dont la fréquence augmente significativement dans les relevés récents sont plutôt de type rudéral et moins tolérantes au stress hydrique et trophique (*sensu* Grime, 1974).

Parmi les taxons non revus figurent ceux que l'on pourrait considérer comme remarquables par leur rareté, leurs qualités esthétiques, ou leur physionomie facilement repérable : *Filago pygmaea, Hyssopus officinalis, Phlomis lychnitis, Prospero autumnale, Dianthus caryophyllus*. Ces deux derniers ont par ailleurs une floraison tardive et sont difficiles à repérer et identifier en mai.

2.3 AFC

Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) a été réalisée sur l'ensemble du jeu de données pour identifier les principaux facteurs à l'origine de la distribution des espèces dans l'ensemble des relevés.

Les trois premiers axes expliquent, respectivement, 22,2 %, 15,8 % et 14,3 %, soit au total 52,2 %, de la variabilité du recouvrement spécifique dans les relevés. Les relevés anciens et récents sont bien dissociés selon l'axe principal 1. Une plus grande variabilité est observable au sein des relevés anciens (Figure 21). Cet axe ne permet cependant pas de discriminer un gradient temporel pour les relevés anciens entre eux (1949, 1954, 1983, 1987, 1991), probablement masqué par un effet Guttman (Figure 23).

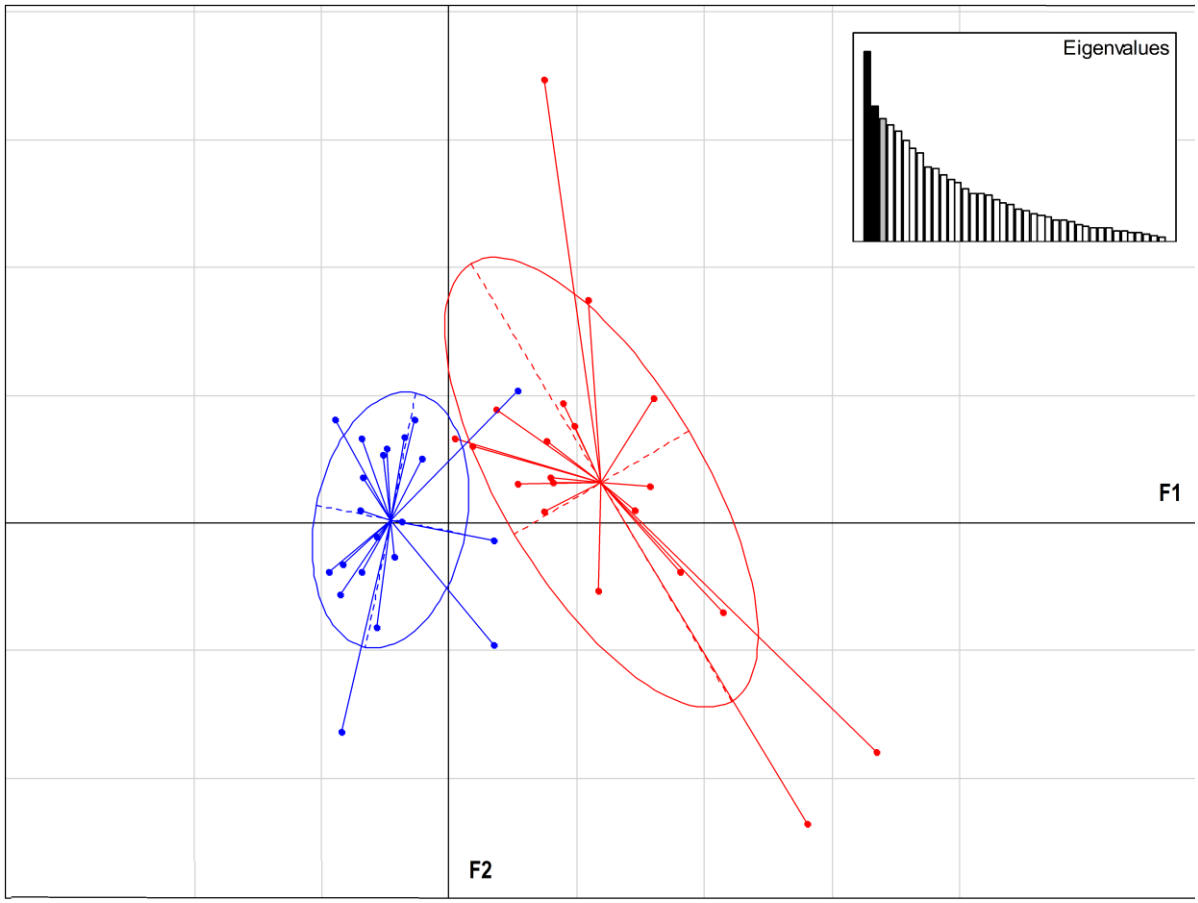
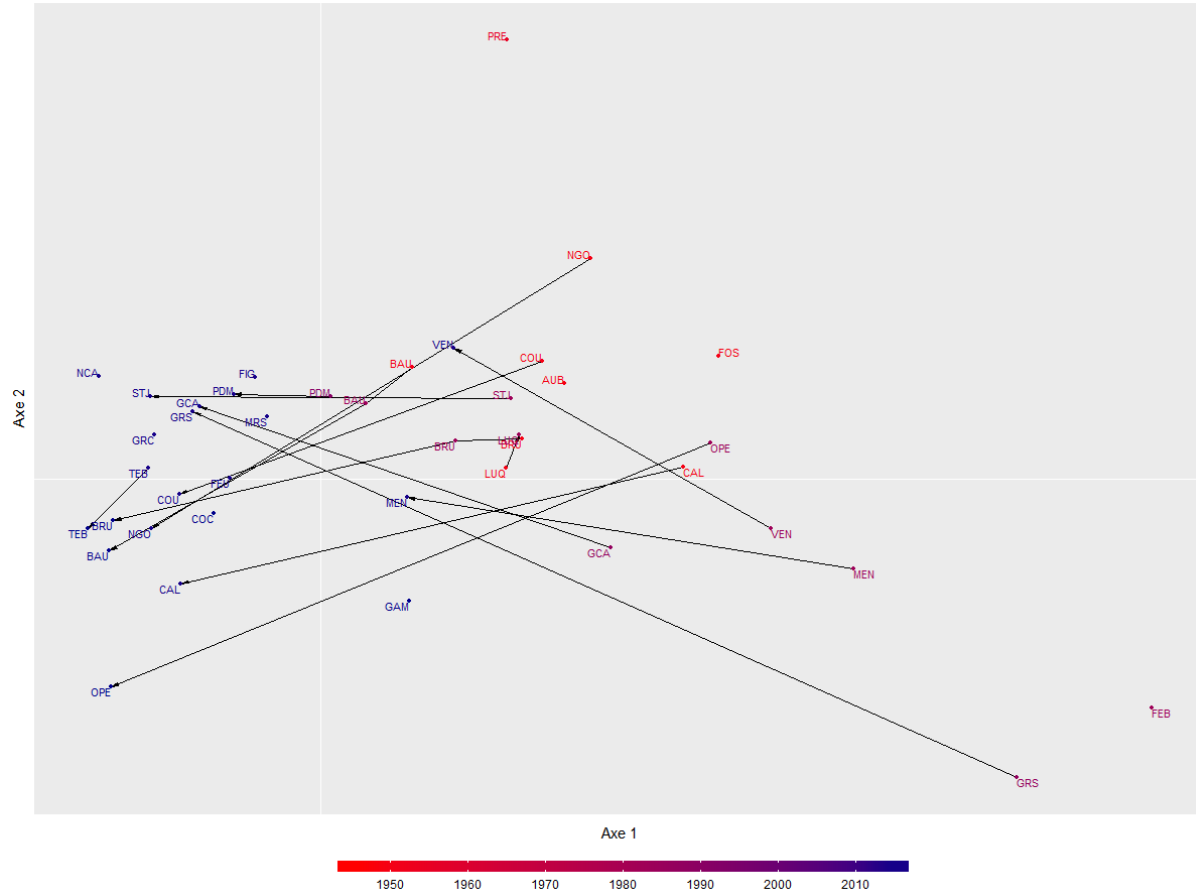


Figure 21 – Projection des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau sur la matrice de 41 relevés et 181 taxons entre 1949 et 2016 comprenant les anciens (rouges) et récents (bleus) sur les deux premiers axes de l'AFC, F1 et F2



Les sites et leurs abréviations sont présentés en Annexe III.

Figure 22 – Projection des 41 relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 sur les deux premiers axes de l'AFC. Les relevés réalisés sur un même site pour différentes périodes ont été reliés

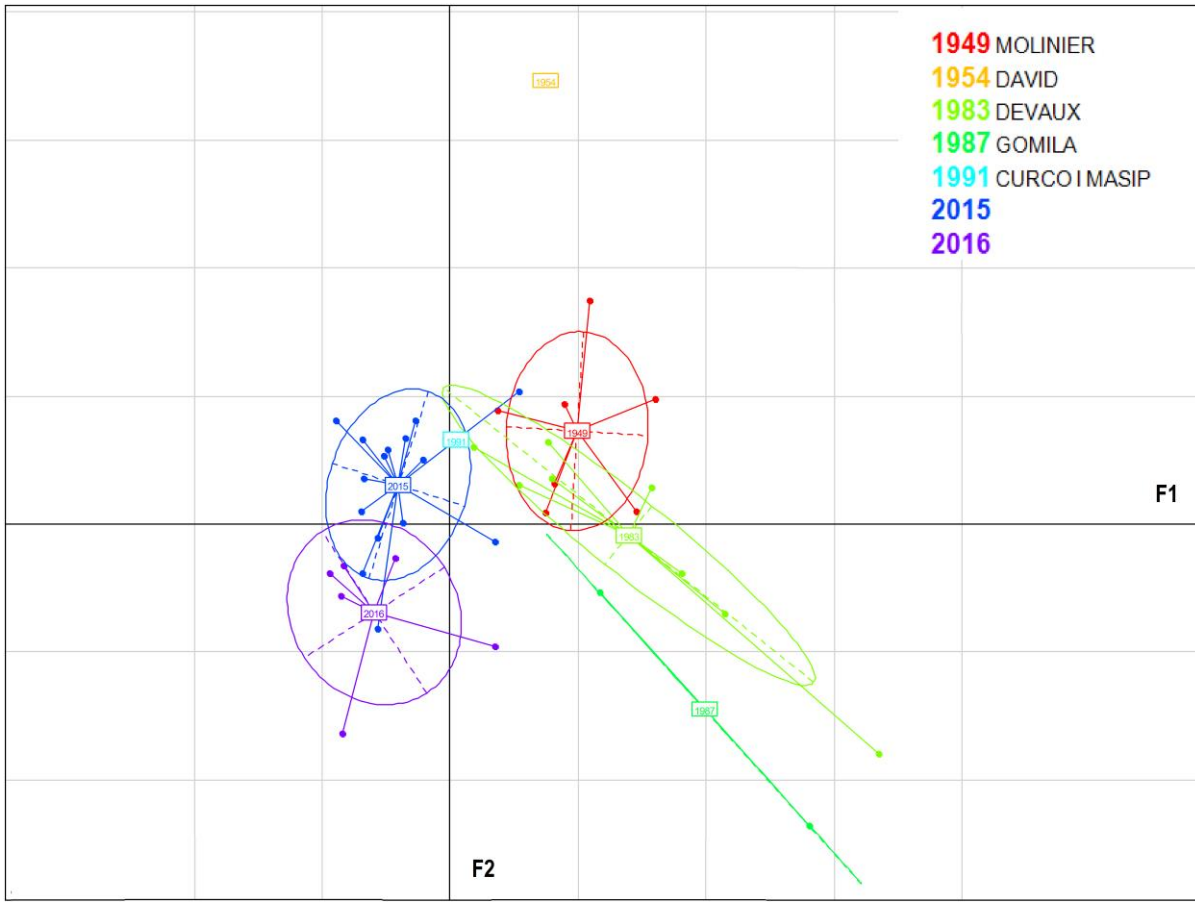
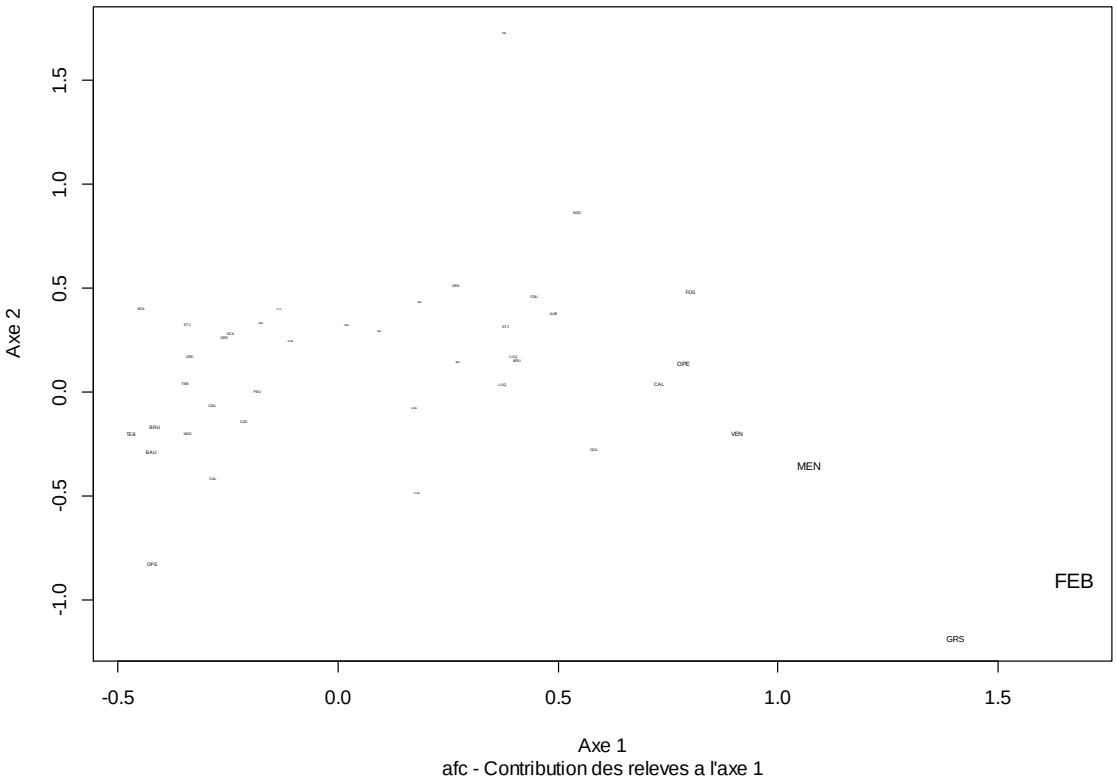
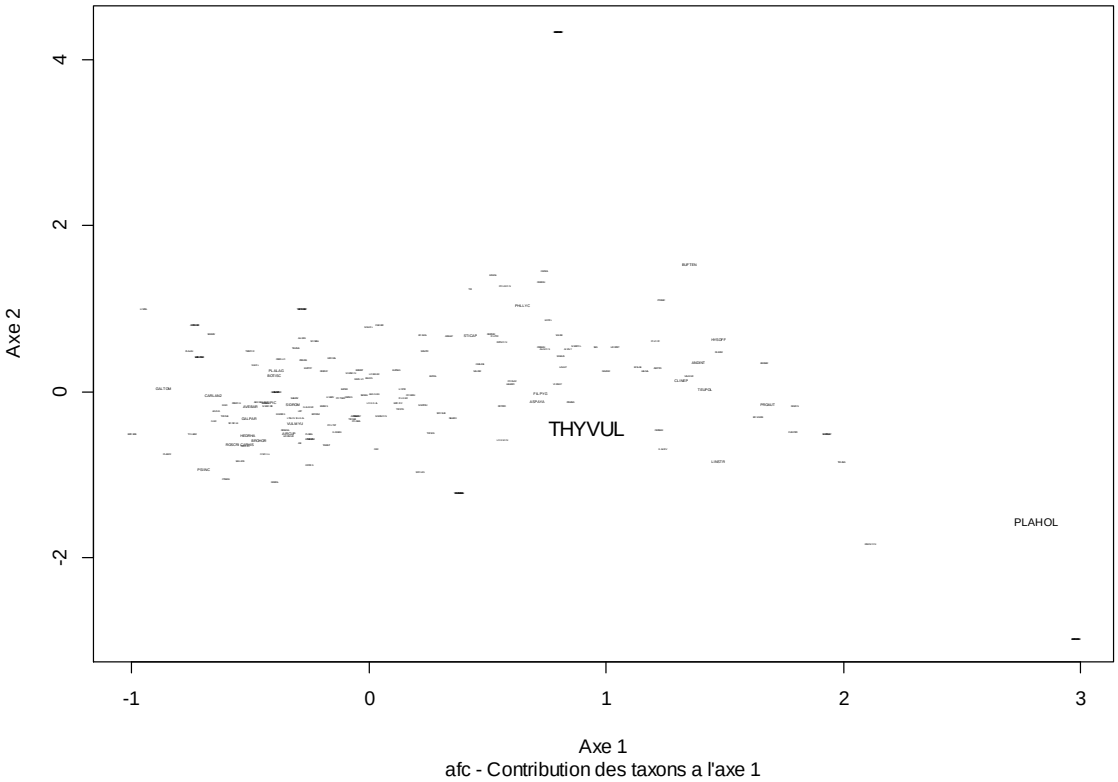


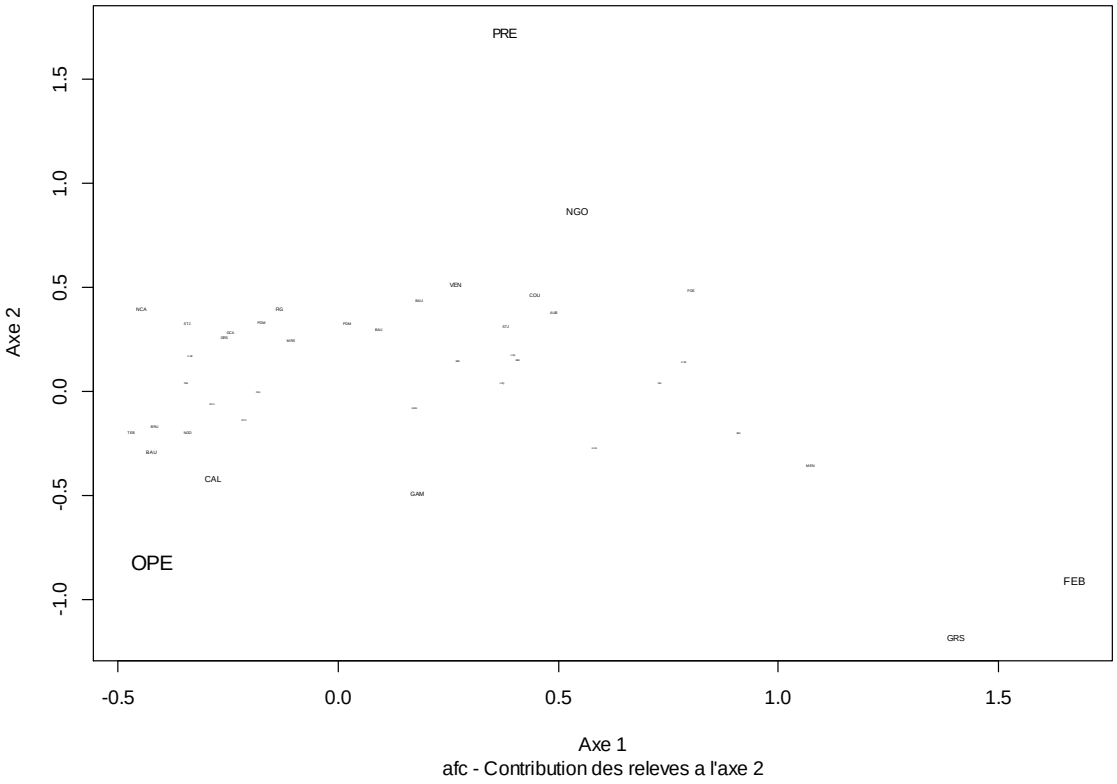
Figure 23 – Projection des relevés 41 phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau par date sur les deux premiers axes de l'AFC, F1 et F2

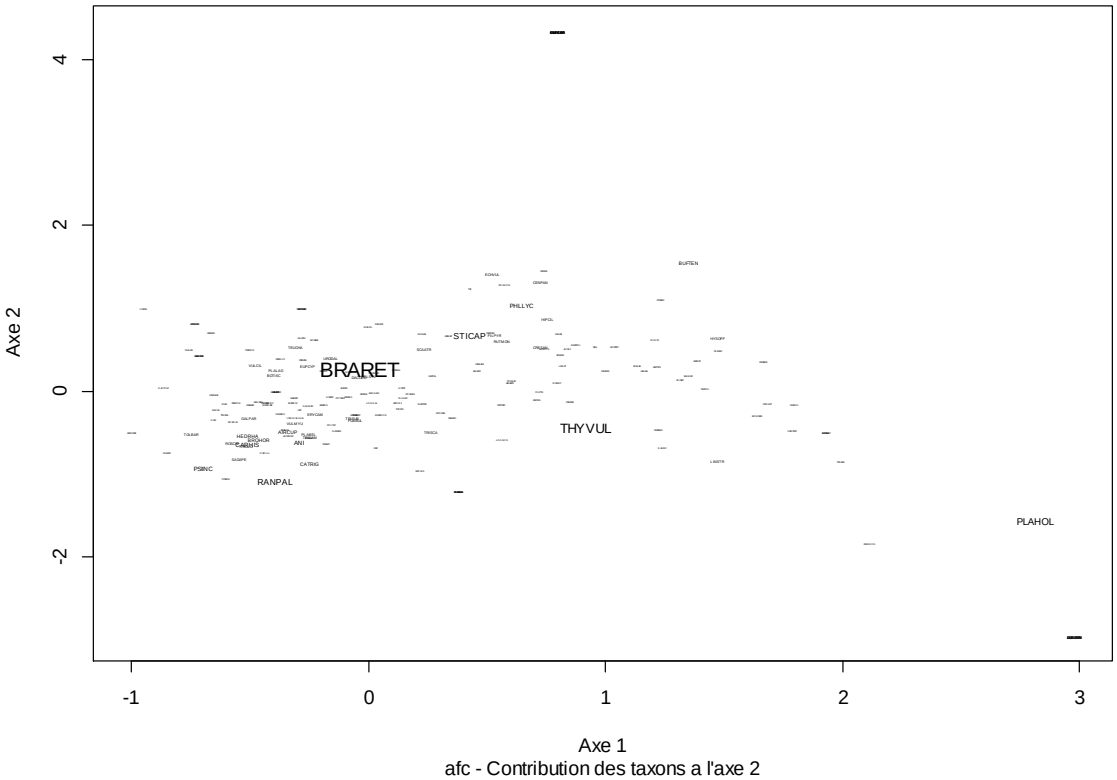




Les sites et leurs abréviations sont présentés en Annexe III. La correspondance entre les taxons et leurs abréviations est présentée en Annexe IV.

Figure 24 – Contributions des 41 relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 et des 181 taxons à l'axe 1 (la taille de la police est relative à la contribution)





Les sites et leurs abréviations sont présentés en Annexe III. La correspondance entre les taxons et leurs abréviations est présentée en Annexe IV.

Figure 25 – Contributions des 41 relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 et des 181 taxons à l'axe 2 (la taille de la police est relative à la contribution)

Il ressort de l'AFC que les relevés FEB (Devaux *et al.*, à la Feuillanne en 1983), MEN (Devaux *et al.*, à la Menudelle en 1983) et GRS (H. Gomila *et al.*, à la Grosse du sud en 1987) contribuent fortement à l'axe 1 ainsi que les taxons, *Thymus vulgaris* (THYVUL) et *Plantago holosteum* (PLAHOL). Les relevés contributeurs se démarquent des autres par le fort recouvrement de ces deux espèces relativement aux autres relevés et, par voie de conséquence, par le moindre recouvrement de *Brachypodium retusum*. Le coussoul à Thym constitue un faciès de certains secteurs de Crau (Devaux *et al*., 1983). Cette espèce n'étant pas fortement consommée pour les ovins, elle serait alors favorisée par le pâturage (niveau de perturbation modéré mais broutage des espèces concurrentes). *Plantago holosteum* est aujourd'hui une espèce très limitée à certains coussouls du sud de la plaine de Crau dont font partie les sites de la Menudelle et de la Feuillanne (Dutoit com pers.).

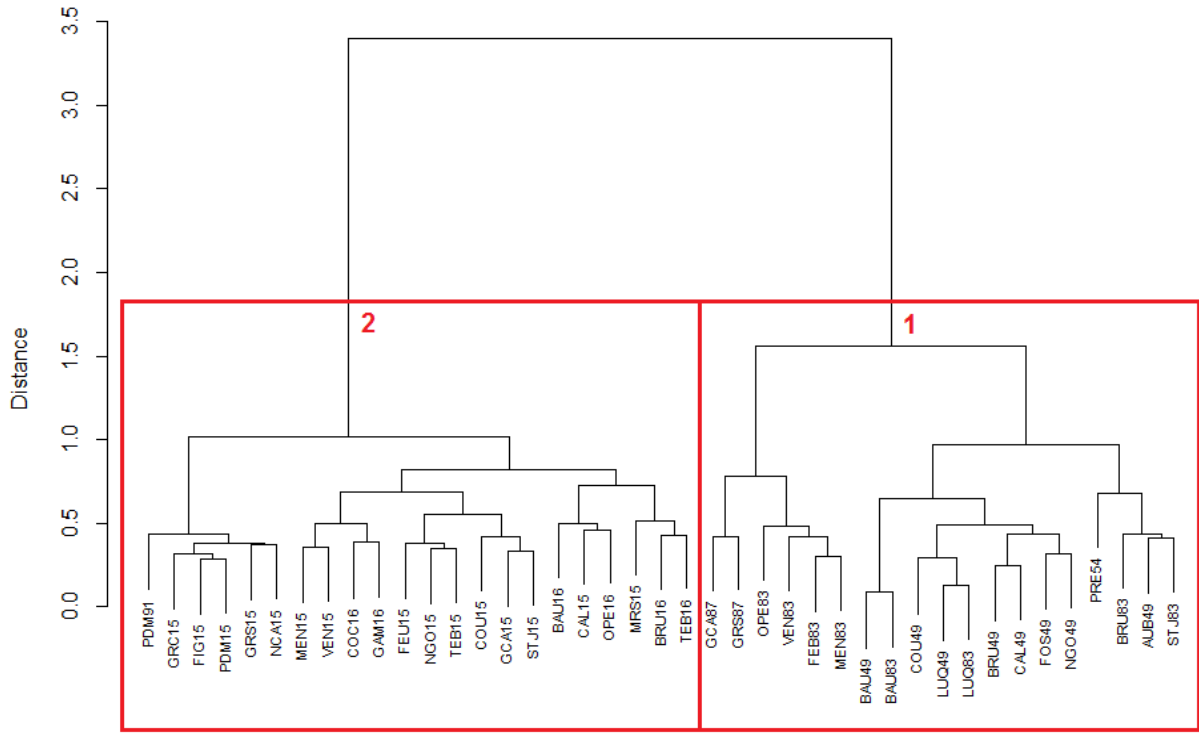
Pour l'axe 2, le principal taxon contributeur est *Brachypodium retusum* puis, moins nettement, *Thymus vulgaris* et *Plantago holosteum*. Les relevés qui contribuent le plus sont les suivants : OPE (en 2016 à l'Opéra), PRE (David, en 1954 à 2 km au sud d'Eyguières), NGO (Molinier, en 1949 à Negreiron) ainsi que les relevés FEB et GRS. Cette répartition pourrait alors s'expliquer par des pratiques pastorales différentes qui vont alors avoir un impact différentiel sur le recouvrement de ces espèces. Une pression de pâturage plus forte est défavorable au brachypode qui est alors très consommé mais est plus favorable au thym qui reste peu consommé (Dureau et Bonnefon, 1998).

Pour l'axe 3, le relevé de Devaux *et al.*, à l'Opéra en 1983 est le meilleur contributeur, de par l'abondance d'*Andryala integrifolia*. Ce taxon apparaît dans peu de relevés et, en général, est peu représenté car à floraison tardive. Il est ainsi plus abondant et repéré dans les faciès de coussoul sous pâturés ou dans les exclos (Saatkamp *et al.,* 2018).

Des changements dans la composition du coussoul apparaissent donc bien entre les relevés anciens et récents. L'axe principal de l'AFC explique une part importante de la variance et sépare bien les relevés anciens des récents (Figure 21, Figure 23). Les axes 1 et 2 semblent aussi être liés à l'abondance de Thym et de Brachypode rameux ainsi qu'à l'occurrence d'autres espèces plus rares aujourd'hui telles que *Plantago holosteum*. Le Thym et le Brachypode sont des espèces présentes dans la plupart des relevés mais se démarquent des autres espèces par leur fort taux de recouvrement (respectivement 11% et 45% en moyenne). Ces résultats confirment aussi l'existence de faciès à Thyms et Brachypodes (Devaux et al., 1983) qui ne montrent pas d'évolution en lien avec le temps mais pourraient être plus corrélés avec des pratiques pastorales différentes aux dates de réalisation des relevés.

2.4 RECHERCHE DE TAXONS INDICATEURS DE L'ÉVOLUTION DU COUSSOUL

La CAH réalisée sur les 41 relevés et 181 taxons sépare clairement les relevés anciens des relevés récents.



Les relevés et leurs abréviations sont présentés en Annexe III.

Figure 26 – Classification des 41 relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 [fonction hclust (, « ward.D »)]*

Une espèce a un pouvoir indicateur d'autant plus élevé qu'elle est exclusive (présente dans les relevés d'un seul groupe) et fidèle (présente dans tous les relevés d'un groupe) à un groupe de relevés. Parmi les taxons indicateurs des groupes floristiques mis en évidence par la CAH, 58 taxons ont une valeur indicatrice significative (p-value<0,05). Ces taxons sont listés ci-après par valeur indicatrice décroissante, de haut en bas et de gauche à droite.

Tableau 13 – Taxons indicateurs des 16 relevés phytosociologiques anciens réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 1991

Teucrium polium	*Fumana procumbens*
Filago pygmaea	*Dianthus caryophyllus*
Alyssum alyssoides	*Hyssopus officinalis*
Asperula cynanchica	*Plantago holosteum*
Clinopodium nepeta	*Allium moschatum*
Medicago polymorpha	*Hornungia petraea*
Daucus carota	*Pilosella officinarum*
Prospero autumnale	*Helianthemum salicifolium*

Il apparaît que les taxons indicateurs des relevés anciens sont ceux qui se raréfient le plus dans les relevés récents (différence de fréquence d'occurrence supérieure à 20%).

Tableau 14 – Taxons indicateurs des 42 relevés phytosociologiques récents réalisés dans les coussouls de Crau en 2015 et 2016

Carlina hispanica	*Sherardia arvensis*
Reichardia picroides	*Hypochaeris*
Eryngium campestre	*Trifolium campestre*
Carthamus lanatus	*Aira cupaniana*
Anisantha sp.	*Vulpia ciliata*
Bromus hordeaceus	*Verbascum sinuatum*
Hedypnois rhagadioloides	*Crepis foetida*
Sideritis romana	*Galium murale*
Avena barbata	*Polycarpon tetraphyllum*
Dactylis glomerata	*Trifolium glomeratum*
Galium parisiense	*Urospermum dalechampii*
Bothriochloa ischaemum	*Medicago rigidula*
Vulpia myuros	*Tolpis barbata*
Brachypodium retusum	*Rostraria cristata*
Bellis sylvestris	*Medicago monspeliaca*
Plantago lagopus	*Linaria arvensis*
Poterium sanguisorba	*Filago germanica*
Geranium sp.	*Crepis vesicaria*
Psilurus incurvus	*Trifolium cherleri*
Lysimachia linum-stellatum	*Cerastium glomeratum*
Brachypodium distachyon	*Hordeum murinum*

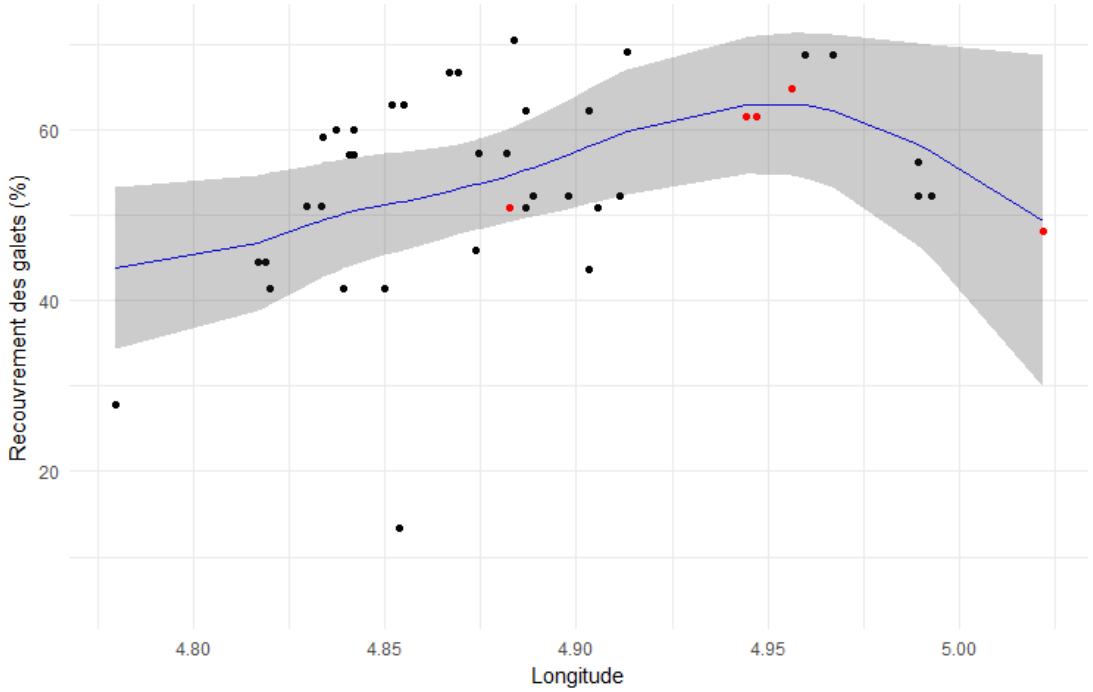
Parmi les 42 taxons indicateurs des relevés récents, 32 sont notablement plus fréquents dans les relevés récents. Toutefois, la fréquence d'occurrence dans les relevés anciens et récents varie peu (<20%) pour 10 des taxons indicateurs : *Reichardia picroides, Eryngium campestre, Sideritis romana, Dactylis glomerata, Brachypodium retusum, Bellis sylvestris, Poterium sanguisorba, Brachypodium distachyon, Hypochaeris sp., Trifolium cherleri.* Les taux de recouvrement de ceux-ci sont globalement plus importants dans les relevés récents.

2.5 ANALYSE DES TRAITS FONCTIONNELS

Les premiers résultats montrent une évolution de la composition floristique entre les relevés anciens et ceux réalisés en 2015. La méthodologie mise en place précédemment nous permet de faire l'hypothèse que ce changement correspond à la réponse des taxons et de la communauté végétale à des changements environnementaux et non à des biais dus à des effets observateurs ou des différences dans la localisation entre relevés anciens et récents. Une analyse RLQ sur certains traits fonctionnels a donc été menée pour affiner ces résultats et identifier la nature des changements environnementaux pouvant expliquer ces différences entre relevés anciens et récents.

2.5.1 Variables environnementales (table R)

Le recouvrement des galets en fonction des coordonnées (latitude, longitude et interaction) a été modélisé pour pallier l'absence de la prise en compte de cette variable dans les relevés anciens en leur attribuant des valeurs plausibles. Les résultats de cette modélisation ont été considérés comme satisfaisants dans la mesure où 25% de la variation peut être expliquée. La longitude seule explique 13% de la variation du recouvrement des galets (en lien avec la dynamique ancienne de la Durance - Molliex *et al.,* 2013), contre 2% pour la latitude. La simplicité du modèle n'est pas recherchée ici car l'objectif était de prédire au mieux des valeurs manquantes. Ainsi, le modèle étudié a conservé la latitude comme paramètre.



Modèle : REC_GAL ~ LON + LAT + LON:LAT (la courbe bleue est une représentation lissée du modèle).
24,6% de la variabilité est expliquée par le modèle (tous les coefficients du modèle sont significativement (p-value<0,04) différents de 0 ; F[3,32]= 3,477 ; p-value <0,03).
En rouge figurent les valeurs manquantes prédites par le modèle.

Figure 27 – Relation entre la longitude et le recouvrement des galets dans la plaine de Crau

2.5.2 Traits d'espèce (table Q)

La Figure 28 illustre la distribution des valeurs des traits considérés. N'ont été considérées que les stratégies de Grime et les types biologiques de Raunkiær car ces traits étaient facilement accessibles et disponibles pour toutes les espèces inventoriées dans la base de données BASECO.

Tableau 15 – Traits considérés pour l'analyse et variables associées pour l'étude fonctionnelle de la végétation des pelouses sub-steppiques de la Crau

Traits considérés	**Variables considérées pour chaque trait**
GRIME (type de stratégie selon Grime auquel le taxon peut être rattaché à l'échelle régionale)	G.S : taxons tolérants au stress (contraintes externes limitant la production de matière sèche), particulièrement aptes à exploiter des milieux peu productifs
	G.R : taxons tolérants aux perturbations (destructions de tout ou partie de la biomasse végétale), particulièrement aptes à exploiter des conditions temporairement favorables
	G.C : taxons tolérants à la compétition (utilisation des mêmes ressources par les plantes voisines), particulièrement aptes à capter les ressources
	G.RS : taxons peu compétitifs mais plutôt tolérants au stress et aux perturbations
	G.CS : taxons sensibles aux perturbations mais plutôt compétitifs et tolérants au stress
	G.CR : taxons sensibles au stress mais plutôt compétitifs et tolérants aux perturbations
	G.CSR : taxons tolérants à des intensités moyennes de stress, perturbation et compétition
RAUNKIÆR (type biologique des taxons considérés à l'échelle régionale)	R.T : Thérophytes (annuelles)
	R.H : Hémicryptophytes (vivaces à bourgeons au niveau à la surface du sol)
	R.G : Géophytes (vivaces à bourgeons dans le sol, e.g. bulbes)
	R.C : Chaméphytes (bourgeons aériens, e.g. buissons)

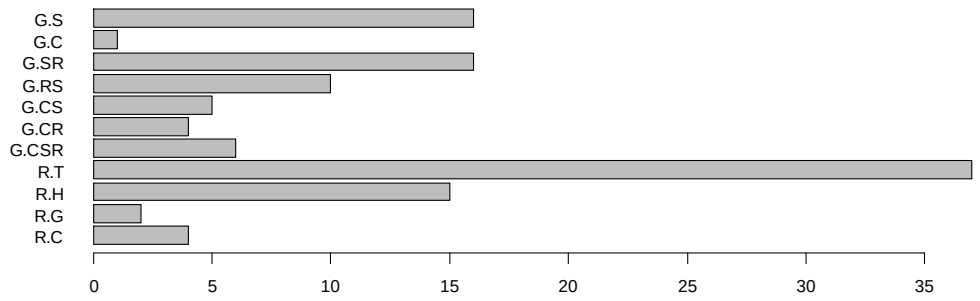


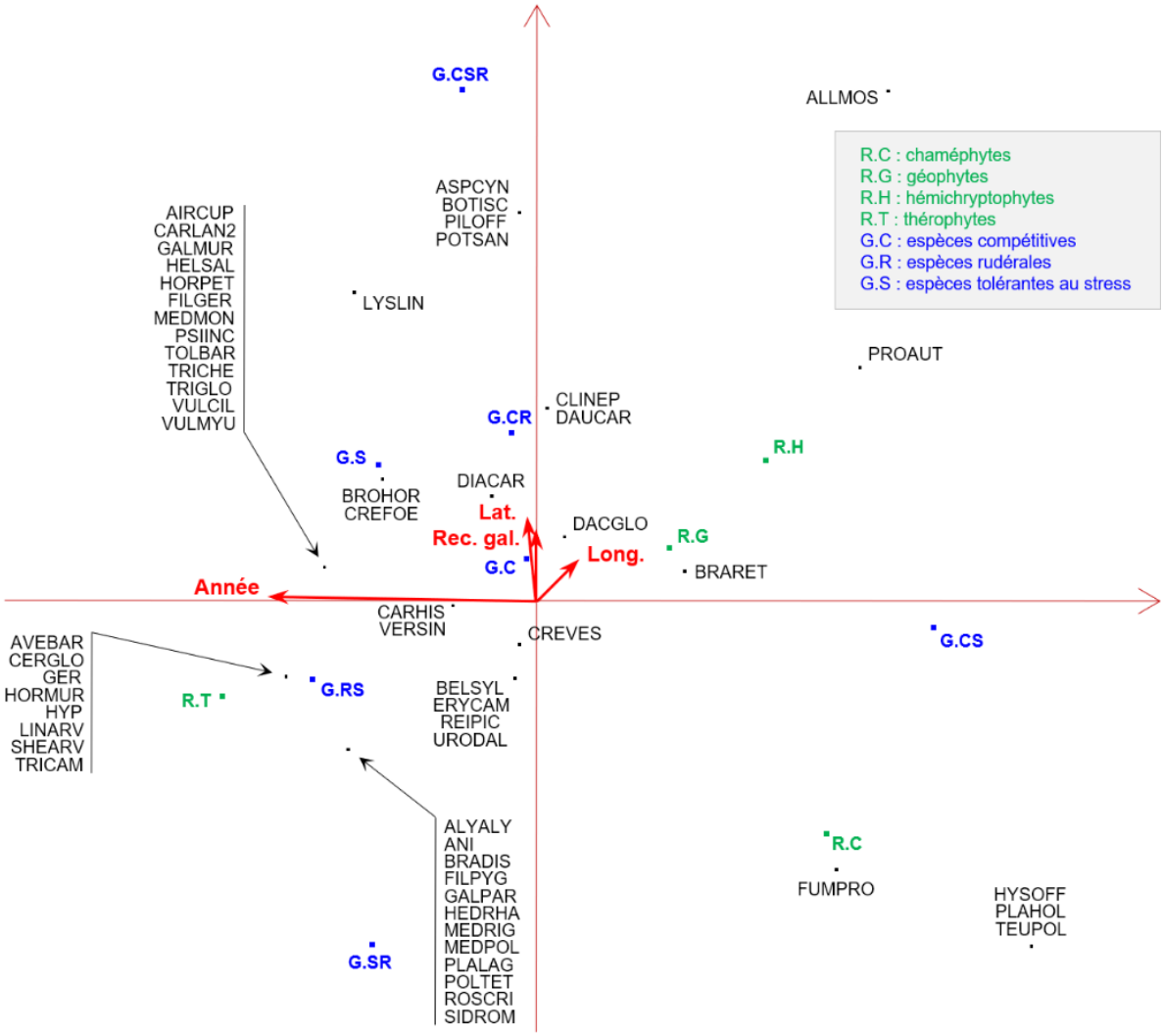
Figure 28 – Nombre de taxons par trait pour les espèces inventoriées dans les relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

2.5.3 Résultats de l'analyse RLQ

La co-structure entre les traits et les variables environnementales se décompose principalement sur les deux premiers axes de la RLQ avec près de 77 % de la variabilité expliquée par le premier axe.

Selon la RLQ, le premier axe est fortement anti-corrélé (99 %) à l'année où les relevés ont été effectués et l'axe 2 est plutôt corrélé (70 à 77 %) aux variables stationnelles dont le recouvrement de galets et le gradient pédoclimatique entre le sud et le nord de la Crau. Ainsi, sur le graphique, plus une espèce est à gauche, mieux elle est représentée dans les relevés récents et moins elle l'est dans les relevés anciens ; inversement pour les espèces représentées à droite.

Sur le deuxième axe, plus une espèce est en haut du graphique, mieux elle est représentée au nord et/ou à l'est de la Crau et lorsque le recouvrement de galets est important.



Représentations graphiques des corrélations entre les variables environnementales (rouge : Année, Latitude, Longitude, Recouvrement de galets), les traits d'espèce considérés (bleu et vert) et, les taxons indicateurs (noir).

Figure 29 – Résultat de la RLQ réalisée sur les 58 taxons, 7 traits et 41 relevés réalisés dans les coussouls entre 1949 et 2016

La variable année est fortement corrélée à l'axe 1 (99%) et peu à l'axe 2 (11%). Concernant les traits étudiés, il ressort que le premier axe est :

- fortement corrélé à l'abondance des espèces vivaces (80 %) et anti-corrélé avec celle des annuelles (88 %) ;
- fortement corrélé (86%) à l'abondance des espèces CS et plutôt anti-corrélé (35 à 45 %) à l'abondance des espèces RS, SR et S.

Les relevés anciens (à droite) se caractérisent par une meilleure représentation d'espèces pérennes (chaméphytes, géophytes et hémicryptophytes) et de taxons plus compétitifs et tolérants au stress (C, CS). Ces caractéristiques correspondent aux traits dominants dans les pelouses peu pâturées, ayant tendance à être dominées par *Brachypodium retusum* avec d'autres espèces pérennes plus compétitives et tolérantes au stress (*Daucus carota, Clinopodium nepeta, Dactylis glomerata)* et des chaméphytes *(Teucrium polium, Hyssopus officinalis, Fumana procumbens, Plantago holosteum*).

Les relevés récents (à gauche) se caractérisent par une meilleure représentation d'espèces annuelles (thérophytes) et un mélange de taxons plus rudéraux ou tolérants aux stress (RS, SR, S) comme *Geranium spp., Trifolium campestre, Sherardia arvensis, Cerastium glomeratum, Hordeum murinum, Linaria arvensis, Avena barbata, Hypochaeris spp.* L'abondance relative de thérophytes et d'espèces tolérantes au stress est caractéristique des pelouses ouvertes un peu plus pâturées où il y a davantage d'espaces de sol nu. L'enrichissement en espèces plus rudérales (RS, SR), toujours en présence d'espèces tolérantes au stress, répond généralement à une augmentation de la pression de pâturage localement. Cette hypothèse est confortée par l'enrichissement des relevés récents en espèces peu appétantes (refus) comme *Eryngium campestre, Carthamus lanatus, Carlina hispanica, Verbascum sinuatum.*

L'apport d'azote seul, sans perturbations relatives au pâturage (piétinement, prélèvements), aurait plutôt tendance à enrichir la communauté en espèces nitrophiles et compétitives. Cela peut être observée dans la partie centrale et supérieure du graphique, où un pool d'espèces à tendance plus compétitives et nitrophiles est identifiable avec notamment*, Daucus carota* et *Dactylis glomerata*.

L'analyse RLQ semblerait donc mettre en évidence un gradient de pression de pâturage qui aurait tendance à être plus fort ces dernières années (2015-2016) par rapport aux autres époques historiques où les relevés ont été effectués (1950-55 ; 1983, 1987). La pression de pâturage s'intensifierait ainsi au cours du temps sans pour autant que les impacts observées (changements de composition floristique des coussouls) ne soient comparables aux gradients spatiaux très forts observés lorsqu'on s'approche des bergeries. De ce fait, les gradients au sein d'une même communauté restent légers et se traduisent par des variations ténues des fréquences spécifiques. Cela expliquerait probablement le rapprochement graphique des espèces plutôt rudérales et des espèces tolérantes au stress qui se retrouvent mélangées dans certains relevés.

Le second axe est corrélé à la latitude (78%), la longitude (73%) et le recouvrement de galets (70%). Ces trois variables stationnelles sont peu corrélées à l'axe 1 (respectivement 17%, 29% et 7%). De plus, l'axe 2 est :

- assez bien corrélé à l'abondance des espèces vivaces (44%) et anti-corrélé avec celle des annuelles (39 %) ;
- fortement corrélé (72 %) à l'abondance des espèces à stratégie CSR, plus faiblement aux espèces à tendances compétitives, CR et CS (18% et 14%), et modérément anti-corrélé (62 %) à l'abondance des espèces SR.

Une partie significative des variations observées dans les relevés est expliquée par la latitude et l'enrichissement de la communauté en espèces plutôt à tendance compétitive. Ceci confirme bien

l'existence d'un gradient spatial de la végétation entre le nord et le sud de la Crau (Molinier & Tallon, 1949 ; Devaux *et al*., 1983 ; Loisel, Gomila & Rolando, 1990) indépendamment du temps écoulé entre les différentes campagnes de relevés.

En Crau, les galets recouvrent généralement plus de 40 % de la surface du sol (Bourrelly *et al*., 1983). Les galets sont donc un paramètre important relatif aux conditions, au niveau du sol, de température, d'humidité, de vent, etc. Les galets retiennent l'humidité dans le sol sous-jacent, captent les particules fines issues de l'érosion éolienne à l'interface sol-galet (Li *et al.*, 2001), atténuent les variations de température du sol sous-jacent en maintenant une température inférieure aux heures les plus chaudes et en restituant de la chaleur la nuit, lorsque la température atmosphérique diminue (Nobel *et al.* 1992). Bourrelly *et al.* (1983) ont par exemple noté que les galets créent un microclimat favorable à l'implantation des racines de *B. retusum* car la température mesurée en été est de 60°C au-dessus du galet pour 30 °C seulement en dessous. De plus, les galets rendent les plantes moins accessibles aux herbivores (Loisel, 1976). L'enrichissement en espèce à stratégie de type compétitive (CR, CS, CSR) vers le nord de la Crau peut être reliée à l'augmentation de la couverture de galets qui favorise les espèces plus mésophiles d'un point de vue des ressources en eau et en nutriments. *Bothriochloa ischaemum est ainsi une* espèce souvent abondante au niveau de zones un peu plus humides et mésophiles dans les coussouls de Crau ou là où il y a eu du ruissellement en bordures de canaux ou de prairies de fauche irriguées voisines (Masson *et al*., 2012). *Poterium sanguisorba* et *Asperula cynanchica* ont également des abondances assez bien corrélées avec le recouvrement de galets.

La corrélation entre les variables stationnelles et les traits d'espèce pour l'axe 2 montre que la composition du coussoul s'enrichit en espèces vivaces, plutôt à stratégie compétitive, le long d'un gradient sud-nord. Ces espèces sont favorisées par une meilleure fertilité du sol, un climat moins rude ainsi qu'un accroissement du recouvrement des galets, les protégeant du pâturage.

CHAPITRE 4. Discussion

1 DISCUSSION RELATIVE À L'UTILISATION DE RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES

L'école franco-suisse sigmatiste (Zürich, Station internationale de géobotanique méditerranéenne et alpine de Montpellier – travaux de Braun-Blanquet J., Guinochet M.) a contribué à donner un cadre théorique et pratique à la phytosociologie en France entre les années 1928 et 1964. Cette période coïncide avec l'abondance des relevés phytosociologiques en Crau dans les années 1940-1960 qui correspond effectivement à la période de réalisation des monographies phytosociologiques et des premières cartographies de la végétation dans le sud-est de la France. Dans les années 1970, avec Tüxen R. et Géhu J-M., la phytosociologie sigmatiste s'étend aux unités paysagères (symphytosociologie), mais de tels travaux n'ont pas été réalisés sur la Crau durant cette période. Dans les années 1985-1991 naît l'école française de la phytosociologie synusiale intégrée (Lille, Neuchâtel – travaux de De Foucault B., Gillet F. et Julve P.) qui propose de faire évoluer le cadre méthodologique et conceptuel de la phytosociologie pour mieux appréhender, par une approche systémique, les aspects structuraux et dynamiques des associations décrites. Ici encore, ce type de travaux n'a pas été retrouvé pour la plaine de Crau.

Détracteurs et défenseurs de la phytosociologie se querellent depuis son émergence. Les dissensions sont anciennes entre écoles de nationalités différentes (États-Unis / Royaume-Uni / Suisse-France). A ces querelles internes s'ajoutent de vives critiques venant des autres disciplines scientifiques qui portent sur les concepts (notamment celui d'association végétale) mais aussi sur la part de subjectivité des méthodes de relevé, telles que l'attribution au jugé de coefficients semi-quantitatifs par l'observateur, sans mesure précise ou décompte systématique. La popularité fluctuante de la phytosociologie pourrait expliquer l'absence de relevés réalisés après 1991, mais cette lacune résulterait surtout d'un changement de nature des travaux de recherche sur la Crau à cette époque, qui portaient alors sur l'impact de diverses perturbations anthropiques (pâturage, cultures) et impliquaient la mise en place de relevés réalisés dans des placettes permanentes (Cherel, 1988 ; Massip, 1991 ; Borck, 1998).

La phytosociologie permet cependant de conserver une image contextualisée d'une végétation homogène à un instant donné, en s'appuyant sur sa structure et sa composition spécifique. La méthodologie de relevé a traversé la période étudiée en restant très stable ce qui nous a permis de comparer les relevés réalisés à plusieurs années d'intervalle nonobstant les biais liés aux effets d'observateurs et à la localisation imprécise des relevés. De plus, comme le souligne Chytry (2014), les relevés phytosociologiques sont réalisés dans le but de décrire des types de végétation et non de documenter des changements de végétation. Dans la plupart des cas, la localisation des relevés est donc choisie sans présumer *a priori* de la stabilité de la végétation ou de son exposition au changement. Ce type de relevé fournit donc un bon matériel pour étudier des changements de végétation à l'échelle de paysages ou habitats.

2 DISCUSSION RELATIVE À LA COMPARAISON DES RELEVÉS ANCIENS ET RÉCENTS

Parmi les changements notables dans la composition floristique entre les relevés anciens et récents, nous avons clairement montré l'apparition et la disparition de taxons dans les relevés, ainsi qu'un changement significatif (>20%) de fréquence d'occurrence de certains taxons.

La méthodologie de relevé mise en œuvre se veut fidèle à celle des auteurs des relevés anciens. Toutefois, deux éléments sont susceptibles d'apporter des biais dans l'interprétation.

Premièrement, la démarche scientifique qui guidait les relevés récents a mobilisé des moyens peut-être plus importants pour atteindre l'objectif d'exhaustivité et l'exactitude des déterminations taxonomiques. En effet, outre l'utilisation d'une clef de détermination spécifique aux taxons du département des Bouches du Rhône éditée en 2014 (Pavon, 2014), un entraînement à la détermination des taxons de la Crau a été réalisé en amont de chaque campagne de terrain avec Daniel PAVON, ingénieur d'étude botaniste de l'IMBE et fin connaisseur de la Crau et de ses espèces. Les relevés récents ont ainsi été réalisés par des personnes formées sur la reconnaissance des espèces de la Crau, y compris à des stades précoces (plantules, préfloraison) ou tardifs (fructifications, restes des parties végétatives). Les relevés anciens s'inscrivaient dans des études plus globales dont des monographies régionales telles que la description des végétations provençales. La végétation de la Crau était alors brossée à grands traits à partir de peu de relevés (une dizaine généralement) réalisés proches de points facilement accessibles (routes) sur l'ensemble de la Crau et en mettant l'accent sur ses originalités (espèces rares), ce qui suffisait à la décrire au regard des autres milieux méridionaux. Ainsi, l'objectif des relevés anciens n'était pas de caractériser finement la composition floristique des pelouses sub-steppiques, et la description de la part banale de la flore était sans doute moins rigoureuse. Il est donc possible que l'effort de détection et la fiabilité des identifications de certaines espèces discrètes ou délicates à déterminer n'ait pas été le même entre les relevés anciens et récents. Les variations d'occurrences dans les relevés et de recouvrement des taxons peuvent ainsi être l'effet d'un biais observateur. Parmi les espèces qui ressortent de la comparaison simple des relevés anciens et récents, ce biais pourrait exister pour les espèces suivantes :

- Les difficultés d'identification des stades précoces peuvent concerner les espèces en rosette telles que *Tolpis barbata, Carthamus lanatus,* ou les espèces du genre *Médicago* par exemple ;
- La sous-détection des espèces discrètes peut notamment concerner : *Psilurus incurvus, Lysimachia linum-stellatum, Hornungia petraea, Arenaria serpyllifolia, Brachypodium dystachion, Alyssum alyssoides ;*
- Outre les confusions identifiées en amont de l'analyse et qui ont donné lieu aux regroupements de taxons (*Geranium sp., Hypochaeris sp., Anisantha sp., Carduus sp*.), d'autres confusions auraient pu notamment concerner *Carlina hispanica* et *C. lanata, Galium murale* et *G. parisiense, Vulpia ciliata* et *V. myuros,* les *Trifolium spp.,* les *Medicago spp.*, etc.

Malgré ces variations dans l'occurrence de taxons entre les relevés anciens et récents, il n'y a pas de différence significative de richesse spécifique entre les relevés anciens et récents. C'est un résultat important qui minimise alors le biais de détermination, notamment au niveau de l'effort de détermination.

Les changements de fréquence d'occurrence des taxons sont significatifs. Deux composantes peuvent alors expliquer ces changements : un changement des paramètres ayant une influence sur la végétation (pratiques pastorales, dépôts azotés atmosphériques, etc.) et/ou un biais d'échantillonnage.

Les botanistes ayant réalisés les anciens relevés comme ceux ayant réalisés les récents ont procédé à un échantillonnage dirigé. Les choix d'échantillonnage étaient guidés par des motivations différentes entre les deux générations de botanistes. Les auteurs anciens apportaient de la connaissance sur la composition floristique de la Crau en ciblant, lors d'itinéraires plus ou moins aléatoires, des stations proches des pistes (facilité d'accès et minimisation des déplacements dans les galets). L'effet attractif de certains taxons floristiques (*Filago pygmaea, Hyssopus officinalis, Phlomis lychnitis, Prospero autumnale, Dianthus caryophyllus*, etc.) a pu contribuer dans la localisation des relevés. Toutefois, Molinier et Tallon (1949) mentionnent l'abondance dans l'*Asphodeletum* de Crau des espèces caractéristiques parmi lesquelles figurent *Hyssopus officinalis*. Les auteurs anciens ont également pu sous-évaluer l'abondance (voire ne pas relever) des taxons ubiquistes abondants, considérés comme banals de par leur caractère commun et non caractéristiques alors de la végétation des coussouls de Crau.

Dans les relevés récents, l'objectif était de faire des inventaires dans les secteurs échantillonnés par les anciens, au plus proche de la localisation supposée de ceux-ci et dans une végétation la plus représentative du coussoul en ciblant des espèces caractéristiques plutôt que des espèces attractives. L'une des hypothèses pour la poursuite de ce travail est alors de considérer comme ténus les effets observateurs dans les relevés, que ce soit l'effet attractif de certains taxons ou les compétences ou efforts de détermination, au regard de la méthodologie mise en place pour sélectionner les relevés anciens les plus pertinents et de la réalisation de cinq fois plus de relevés en 2015 et 2016 sur les faciès les plus proches des anciens relevés (coefficient d'abondance-dominance du Brachypode rameux de 4 ou 5) pour ne sélectionner que les plus proches, et ainsi diminuer considérablement le biais induit par une différence de localisation spatiale entre relevés anciens et récents (pseudo-turnover).

3 DISCUSSION RELATIVE AUX RÉSULTATS DE L'ÉTUDE DES TRAITS FONCTIONNELS

Les relevés récents se caractérisent par une abondance plus forte ou une apparition d'espèces caractéristiques de milieux relativement plus riches en azote et perturbés. Si cette tendance peut correspondre à l'augmentation de la pression de pâturage, une augmentation d'azote pourrait également s'expliquer par une augmentation des retombées atmosphériques. Une étude est ainsi en cours pour discriminer la part de l'enrichissement en azote imputable aux contributions atmosphériques.

3.1 INFLUENCE DU PÂTURAGE SUR LA VÉGÉTATION

Le pâturage ovin a une influence sur le milieu par notamment :

- L'apport d'azote par les fèces et l'urine,
- La perturbation du substrat par le foulage du sol et le piétinement,
- L'abroutissement de la végétation.

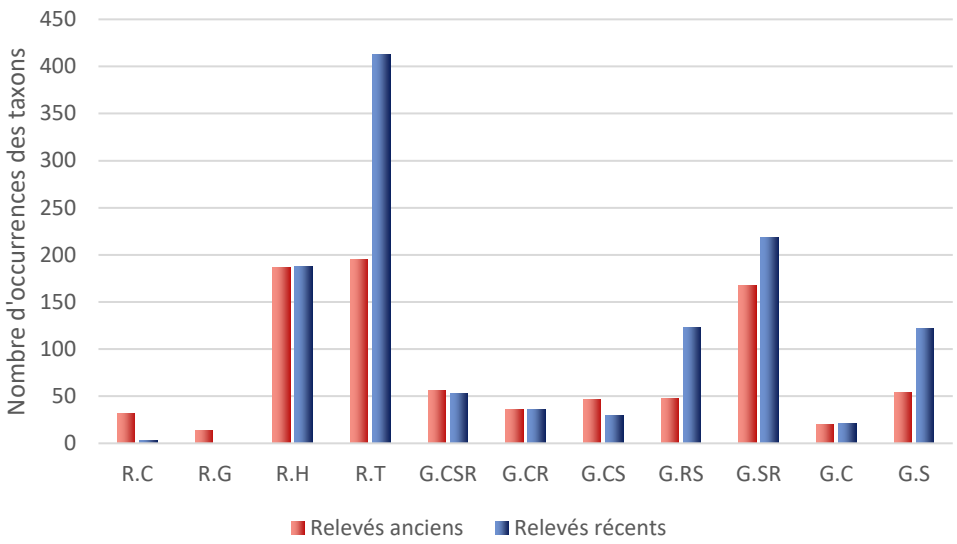
Les espèces qui semblent les mieux adaptées à ces perturbations lorsqu'elles deviennent très fortes sont des espèces ayant une stratégie plutôt de type rudéral. Il s'agit alors en majorité d'espèces annuelles ou bisannuelles précoces, de faible hauteur si le pâturage est continu, à cycle de vie court, croissance rapide et semences nombreuses. Au contraire, une diminution de la pression d'herbivorie favorise des espèces compétitrices dont le port est érigé, le feuillage dense, la reproduction faible et plus tardive (Grime, 1977 ; Pakeman, 2004).

L'intensité de l'expression de certains traits spécifiques au sein d'une communauté végétale reflète la pression de pâturage. La surface foliaire spécifique (SLA) et la teneur en matière sèche dans les feuilles (LDMC) sont deux mesures qui permettent d'évaluer la tolérance au pâturage d'une espèce ou d'une communauté. La SLA correspond au rapport entre la surface foliaire de la feuille et son poids sec (Cruz *et al.,* 2010 ; Westbody, 1998) et reflète le rendement photosynthétique. La surface foliaire spécifique est corrélée négativement avec la LDMC calculée par le ratio entre masse sèche des feuilles et masse fraîche saturée (Golodets. *et al.,* 2009). La SLA tend à augmenter avec l'intensité du pâturage, traduisant une meilleure efficacité des plantes à exploiter l'énergie lumineuse, notamment par une production rapide de feuilles en début de cycle (Westbody, 1998). Inversement, la LDMC a tendance à diminuer, caractérisant une stratégie de capture rapide des ressources souvent utilisée par les plantes stolonifères (Cruz *et al*., 2010).

Outre ces traits relativement généraux, les particularités du coussoul invitent à considérer d'autres traits de tolérance au pâturage. L'abondance d'espèces possédant des défenses physiques au pâturage (*Carlina sp., Tyrimnus leucographus, Carthamus lanatus, Carduus sp.,* etc.) ainsi que des rosettes (Asteraceae) ou des tiges rampantes pourraient également consister en une adaptation de la végétation au pâturage. Le Brachypode rameux talle également sous l'effet du pâturage et s'étend latéralement. Ses racines se développent sous les galets ce qui le protège de la sécheresse et limite l'abroutissement du feuillage. Entre les galets, la petite taille de certaines annuelles (*Psilurus incurvus, Sagina apetala, Polycarpon tetraphyllum, Alyssum alyssoides, Hornungia petraea, Aira cupaniana, Lysimachia linum-stellatum)* les rend aussi moins accessibles aux brebis.

3.2 « RUDÉRALISATION » DU COUSSOUL : ENRICHISSEMENT EN AZOTE OU INTENSIFICATION DU PÂTURAGE ?

Les résultats de l'analyse des anciens relevés par rapport aux récents (2015 et 2016) montrent que la composition floristique a évolué depuis un demi-siècle. Cette évolution se traduit par un enrichissement en espèces à tendances plus rudérales et/ou plus tolérantes au stress (Figure 30) qui pourrait résulter d'une intensification du pâturage s'accompagnant d'un accroissement des apports azotés liés aux déjections couplées ou non à des retombées d'azote atmosphérique. Ailleurs en Europe, il semble que les communautés s'enrichissent en espèces nitrophiles sous l'effet de ces dépôts et que leur richesse spécifique diminue (Gaudnick *et al.*, 2011, Verheyen *et al.*, 2012 ; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2007 ; Stevens C.J. *et al.*, 2004). L'enrichissement en espèces tolérantes au stress peut traduire l'intensification des perturbations mécaniques du substrat telles que le piétinement lié au pâturage mais sans augmentation du niveau trophique. Ainsi, l'évolution de la végétation observée peut résulter de deux phénomènes : augmentation de la pression de pâturage avec ou sans retombées d'azote atmosphérique.



	Nombre d'occurrences de taxons par type biologique et type stratégique dans les	
	Relevés anciens	Relevés récents
R.C	32 (91%)	3 (9%)
R.G	14 (100%)	0 (0%)
R.H	187 (50%)	188 (50%)
R.T	195 (32%)	413 (68%)
G.CSR	56 (51%)	53 (49%)
G.CR	36 (50%)	36 (50%)
G.CS	46 (61%)	30 (39%)
G.RS	48 (28%)	123 (72%)
G.SR	168 (43%)	219 (57%)
G.C	20 (49%)	21 (51%)
G.S	54 (31%)	122 (69%)

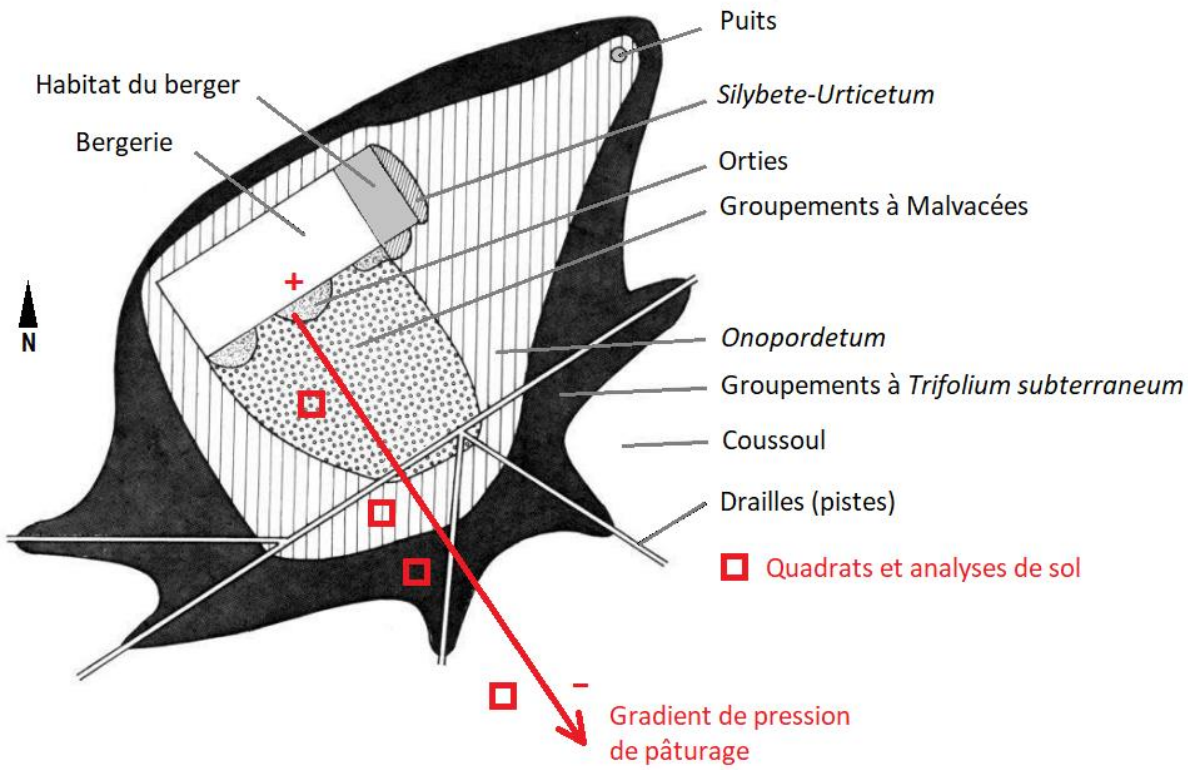
Figure 30 - Nombre d'occurrences des taxons dans les relevés récents ou anciens selon le type biologique et le type de stratégie selon Grime

Il a été impossible de renseigner les variations fines des pratiques pastorales au niveau des places de pâturage depuis 1950 et d'avoir accès, dans le temps imparti pour cette étude, aux données de retombées atmosphériques azotées à l'échelle de la Crau. Nous nous sommes alors attachés à situer nos résultats au niveau des variations spatiales du gradient de pâturage selon la distance aux bergeries qui est facilement observable (Molinier et Talon, 1950 ; Gomila, 1987). Ainsi, il nous a été possible de mieux appréhender l'étendue des variations temporelles de composition que nous avons mesurées durant 50 années au regard des variations spatiales actuelles mesurées sur le terrain.

- Que représente alors la variation temporelle mesurée par rapport aux gradients de végétations observés en Crau autour des bergeries, en réponse à un gradient de pression de pâturage ? L'évolution temporelle sur 50 ans est-elle majeure par rapport à ces gradients et où se situerait-elle spatialement aujourd'hui ?
- Quelle part de cette variation est expliquée par la rudéralité au sens de perturbation mécanique et par la rudéralité au sens d'enrichissement du substrat en azote ?

Afin de répondre à ces questions, une analyse croisée entre nos résultats et ceux d'une autre étude menée en Crau sur les gradients de végétation des ceintures de bergeries, par Alexandre Génin,

doctorant à l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (Université de Montpellier), et Alice Le Priol, stagiaire en Master 1. Dans le cadre de cette étude, des relevés floristiques ont été réalisés en 2016-2017 sous forme de transects de quadrats à partir des bergeries actuelles vers le coussoul distant (gradient de pâturage). Dans chaque quadrat sont relevées les abondances des espèces en fréquence (présence-absence dans 25 sous-quadrats). Le long des gradients une covariation de l'azote du sol et des stratégies des plantes avec l'enrichissement en espèces rudérales a en effet clairement été démontrée (Le Priol, 2017). Des analyses de sol ont également été réalisées le long du gradient de pâturage pour relever certains paramètres édaphiques comme le taux d'azote total.



Le transect est dirigé depuis la bergerie vers le sud-est, direction du vent dominant et de l'extension maximale du gradient.

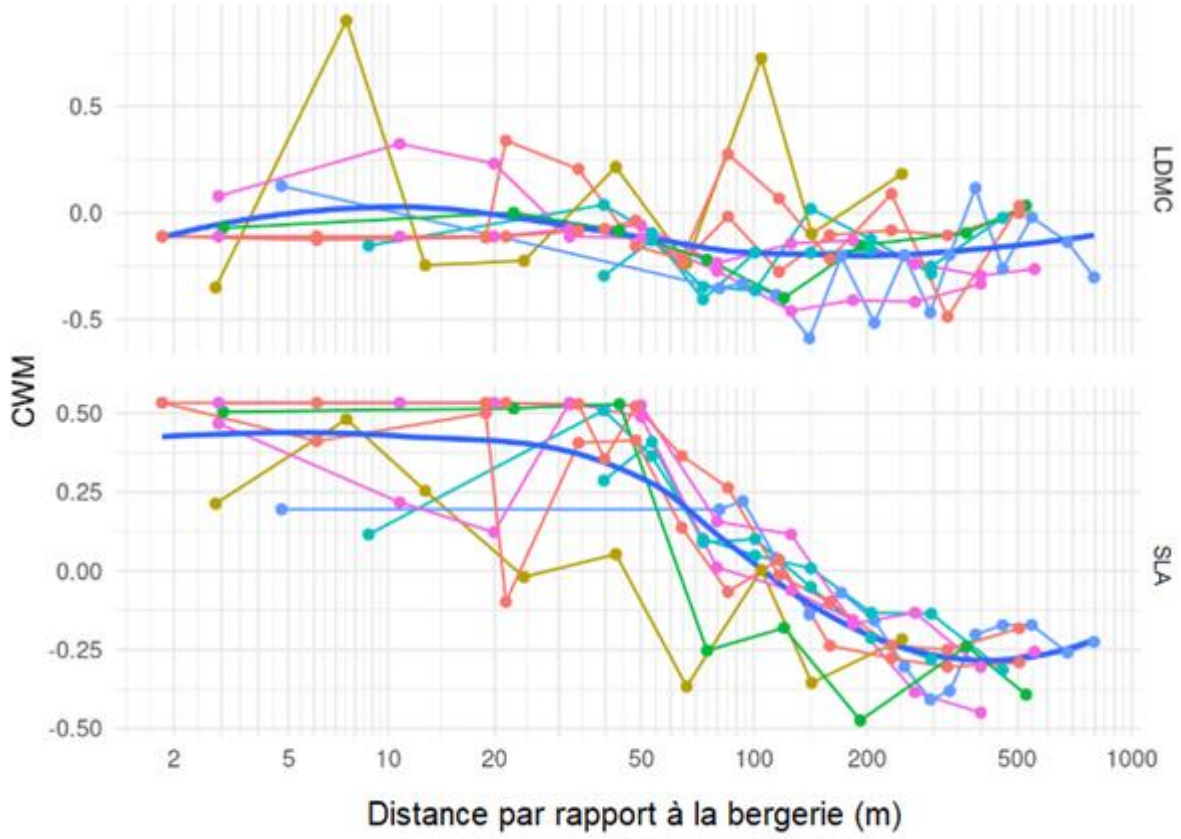
Figure 31 - Ceintures de végétation autour des bergeries et dispositif d'étude de l'effet gradient spatial de pâturage (d'après MOLINIER et al., 1949, modifié)

À partir du jeu de données relatif aux ceintures de bergerie, des indices de rudéralité et de nitrophilie ont ainsi pu être définis (Génin, inédit). Dans un second temps, les données des relevés anciens et récents en coussoul ont été intégrées au jeu de données existant (182 relevés et 258 taxons).

3.2.1 Définir un indice de la rudéralité moyenne d'une communauté

Une communauté végétale exprime la rudéralité (enrichissement du substrat en azote et perturbation mécanique) au travers de traits spécifiques moyens. La SLA et la LDMC sont des traits qui reflètent la stratégie d'investissement des plantes dans leurs feuilles. Lorsque le niveau de perturbation augmente (forte rudéralité), la SLA augmente tandis que la LDMC diminue (Garnier & Navas, 2013).

Les variations de SLA se sont avérées être un bon marqueur des variations autour des bergeries (Figure 32 ; Le Priol, 2017) et ont été utilisées comme indicateur de la rudéralité moyenne de la communauté. Pour chacun des traits traduisant la rudéralité (SLA et LDMC) et pour chaque quadrat, les valeurs moyennes des traits des espèces relevées sont calculées et pondérées par leurs abondances (CWM). La SLA reflète bien le gradient de pression de pâturage, ce qui est moins le cas de la LDMC (Figure 32).



Les valeurs moyennes des traits (SLA et LDMC) des espèces relevées sont calculées et pondérées par leurs abondances (CWM). Les différentes courbes correspondent aux différentes bergeries étudiées par Génin, inédit (N = 7).

Figure 32 – Valeurs moyennes des traits pour la LDMC et la SLA ainsi que les coordonnées des relevés sur les deux premiers axes de l'ACP (PC1 et PC2) en fonction de la distance à la bergerie

3.2.2 Définir un indice de nitrophilie moyenne d'une communauté

Pour chaque relevé réalisé le long du gradient de pression de pâturage autour des bergeries, des analyses de sol ont permis la mesure de plusieurs variables édaphiques, en particulier de l'azote total et du phosphore (P Olsen). Ces deux variables sont généralement corrélées au caractère nitrophile des communautés. L'indice de nitrophilie choisi est donc la quantité d'azote total du sol. Afin de détecter d'éventuels changements de nitrophilie de la communauté dans les relevés anciens et récents présentés ici, il a été estimé pour chaque relevé une valeur d'azote total du sol à partir de sa composition en espèce.

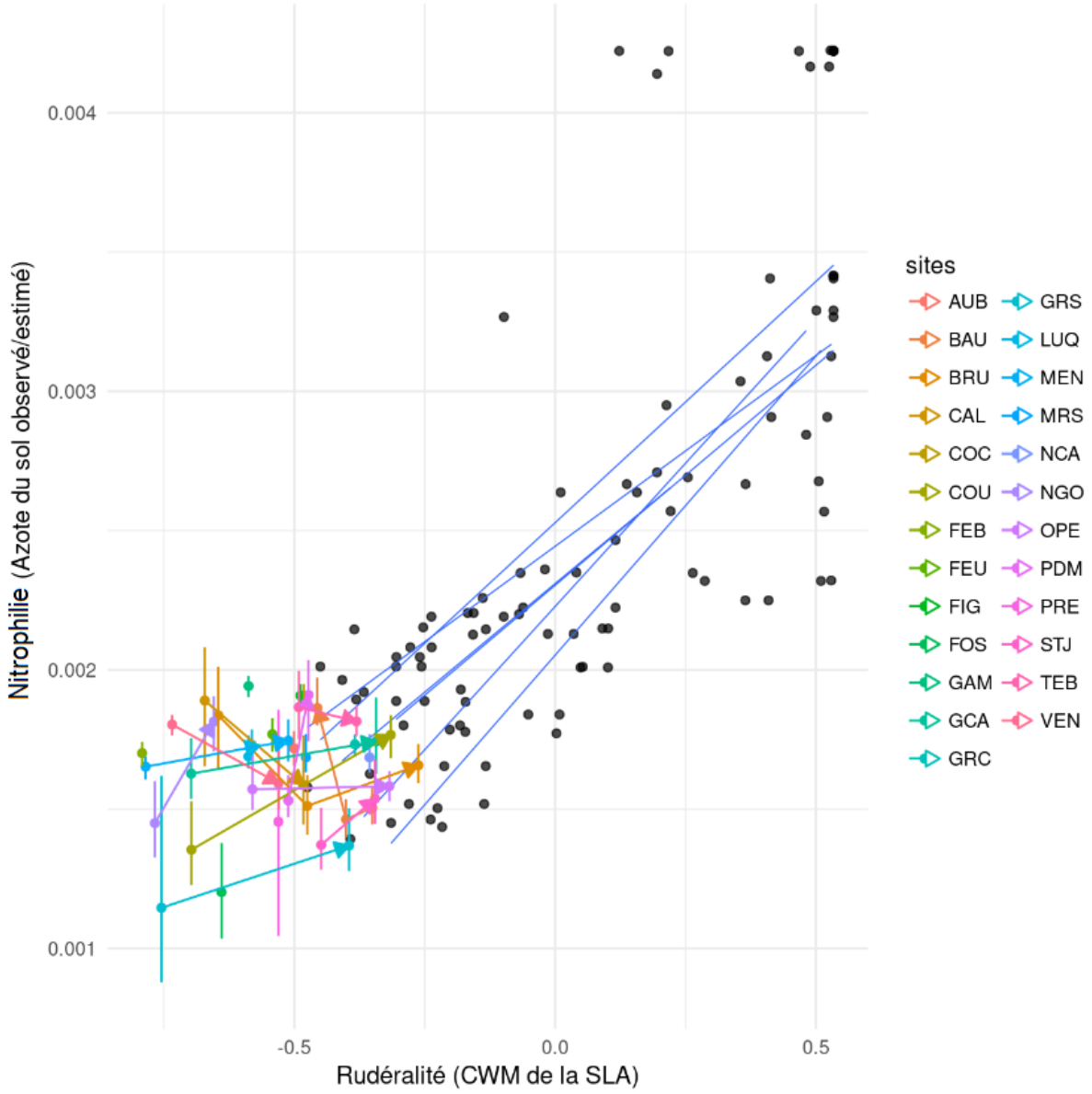
La définition de l'indice s'appuie sur les deux jeux de données que sont les relevés anciens et récents en coussouls (41 relevés et 181 taxons) et les relevés récents des ceintures de bergerie (182 relevés et

258 taxons). La table site-espèces obtenue par leur compilation est tronquée pour ne conserver que les 20 espèces les plus fréquentes parmi les espèces communes aux deux jeux de données. Les données d'abondance sont transformées en présence-absence afin de minimiser les différences dans les protocoles d'échantillonnage.

Ce jeu de donnée commun a été réduit à deux dimensions par NMDS (*non-metric dimensional scaling* ou, en français, positionnement multidimensionnel non-métrique) avec une dissimilarité de Bray-Curtis. Un modèle linéaire a ensuite été construit entre l'azote observé du sol comme réponse et les axes donnés par le NMDS comme prédicteurs (R^2 = 0,742, R^2_{adj} = 0,739). Les valeurs d'azote ont été ensuite prédites par le modèle pour les relevés anciens et récents de cette étude. Cette méthode permet d'estimer une valeur d'azote pour les relevés où la mesure n'a pas été réalisée, et donc de comparer les éventuelles variations temporelles de nitrophilie avec celles observées spatialement en Crau. Une mesure de l'erreur liée à la méthode a été estimée par rééchantillonnage avec remplacement (*bootstrapping*) des données de départ (499 fois).

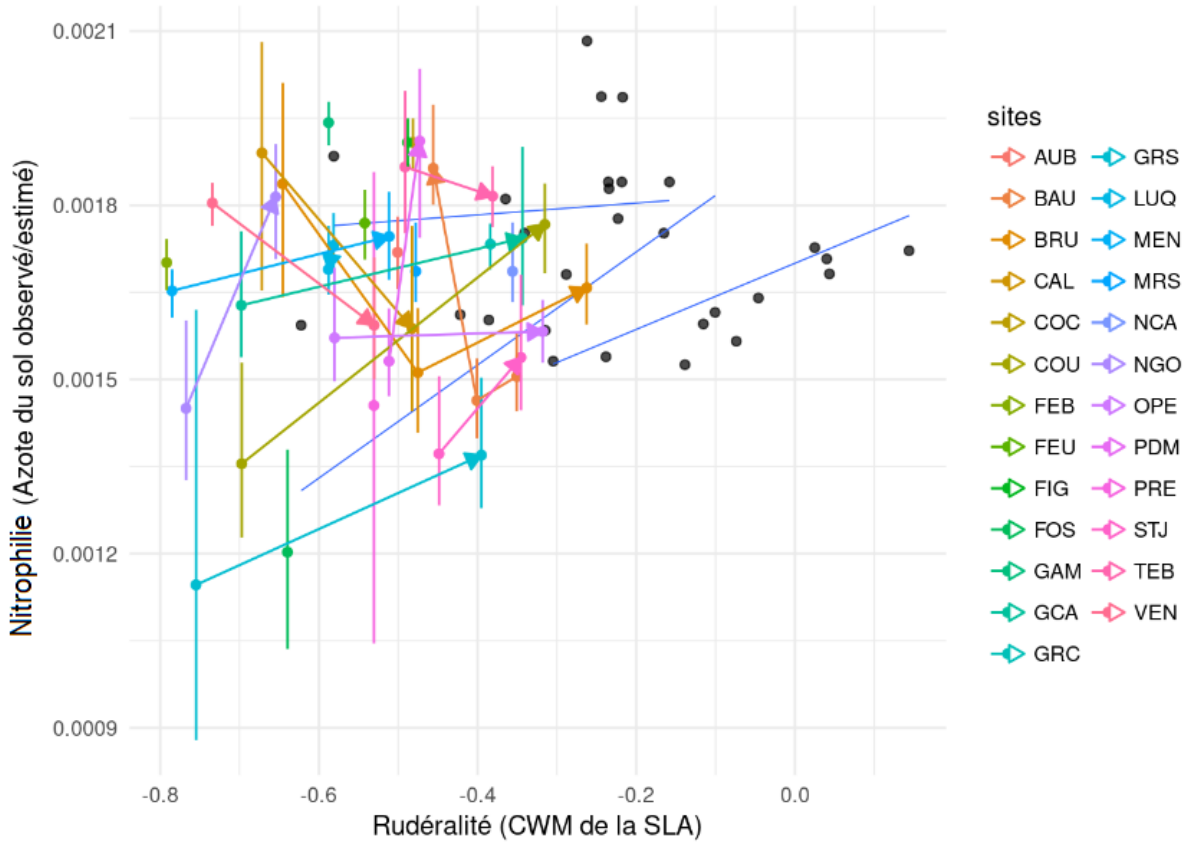
3.2.3 Positionnement des différents relevés en fonction des indices

Les différents relevés anciens et récents, en coussoul et dans les ceintures de bergeries, ont été placés selon les deux indices de rudéralité et nitrophilie définis (Figure 33). Nos résultats montrent alors clairement un positionnement des relevés anciens en dehors des gradients spatiaux de rudéralité et nitrophilie existant actuellement en Crau en lien avec des pressions variables de pâturage en fonction de la distance aux bergeries. Une évolution nette de la végétation entre 1950 et aujourd'hui est également constatée avec une superposition des relevés récents (2015-2016) réalisés dans le cadre de notre étude avec ceux de Génin (inédit). La situation des relevés anciens en dehors du gradient actuel et l'évolution temporelle de la végétation des coussouls dans le sens de ce gradient montre donc bien que l'évolution temporelle mesurée peut être corrélée à une augmentation de la rudéralité et de la nitrophilie. Ces variations restent néanmoins ténues par rapport aux variations qui sont mesurées actuellement autour des bergeries, le long d'un gradient de pression de pâturage, mais elles concernent bien l'ensemble des coussouls testés.



Droites bleues : gradients de pâturage autour des bergeries actuellement utilisées.
Points noirs : relevés réalisés le long des gradients de pression de pâturage en 2016-2017.
Points colorés : relevés anciens et récents réalisés en coussoul.
Flèches colorées : variations temporelles de la rudéralité et de la nitrophilie.

Figure 33 – Positionnement des relevés anciens et récents en fonction des indices de rudéralité et nitrophilie définis selon la distance aux bergeries dans la Crau.



Droites bleues : gradients de pâturage autour des bergeries actuellement utilisées.
Points noirs : relevés réalisés le long des gradients de pression de pâturage en 2016-2017.
Points colorés : relevés anciens et récents réalisés en coussoul.
Flèches colorées : variations temporelles de la rudéralité et de la nitrophilie.

Figure 34 – Tendances évolutives mesurées dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 (points et flèches colorés) en fonction des indices de rudéralité et nitrophilie dans la Crau.

L'augmentation de l'azote du sol dans les coussouls s'accompagne d'une hausse de la rudéralité (Figure 34). L'origine de ces variations sur le long terme serait donc bien associée à une augmentation de la pression de pâturage dans le coussoul. Les analyses menées ne permettent pas pour autant d'écarter la contribution de retombées d'azote atmosphérique aux évolutions observées. Toutefois, l'augmentation du nombre d'espèces tolérantes aux stress et la raréfaction des espèces compétitives entre relevés anciens et récents suggèrent que ces variations se limiteraient plutôt à des variations de pressions pastorales.

CHAPITRE 5. Conclusions et perspectives

1 CONCLUSIONS

Les pelouses steppiques de la Crau ont souvent été considérées comme stables depuis des centaines d'années au niveau de leur composition et de leur structure, et cette stabilité apparente n'a jamais été remise en question au travers de travaux de recherche malgré des résultats avérés de changements globaux climatiques et d'usages mis en évidence depuis les années 1980 (Tatin et al., 2013). Ailleurs en Europe, des mutations ont également été mesurées sur d'autres milieux et traduisent l'accentuation du caractère nitrophile des communautés sous l'influence des retombées d'azote atmosphérique (Gaudnick *et al.*, 2011, Verheyen *et al.*, 2012 ; Bernhardt-Römermann *et al.*, 2007 ; Stevens C.J. *et al.*, 2004).

Les résultats de nos travaux visant à réaliser des relevés phytosociologiques en 2015-2016 pour revisiter d'anciens relevés phytosociologiques datant de la seconde moitié du XXème siècle remettent clairement en question le postulat de la stabilité floristique des coussouls (composition, structure) et donc son utilisation comme un écosystème de référence fixe pour des opérations de restauration écologique.

Les changements de composition floristiques constatés semblent concerner tous les coussouls de Crau. Ils se traduisent par raréfaction des espèces plutôt chaméphytiques (*Hyssopus officinalis, Plantago Holosteum, Fumana procumbens, Phlomis lychnitis, Teucrium polium*), au profit d'espèces beaucoup plus cosmopolites (*Geranium rotundifolium et molle, Avena barbata, Rostraria cristata, Crepis vesicaria et foedita, Bromus madritensis et hordeaceus, Bothriochloa ischaemum, Erodium cicutarium, Cerastium glomeratum, Hordeum murinum, Sonchus oleraceus,* etc.).

Les gradients spatiaux drastiques mesurés selon la distance aux bergeries sont bien corrélés avec de fortes variations de charges pastorales. Replacés dans ces gradients, les changements mesurés de composition floristique des coussouls restent ténus. Toutefois, le signal de rudéralisation est net. La pression de pâturage semble avoir changé au cours du temps vers des charges plus fortes. Cette évolution ne traduit probablement pas une augmentation généralisée de charge sur l'ensemble de la Crau mais plutôt des changements de pratiques (type de gardiennage, utilisation de filets, modifications des périodes de pâturage, etc.) induisant localement une charge instantanée plus forte. La raréfaction des chaméphytes suggère également une homogénéisation de la pression de pâturage sur le coussoul laissant moins de zones sous-pâturées.

Ainsi, la présente étude a bien démontré que les pelouses sub-steppiques de Crau connaissent une dynamique temporelle globale sur le long terme (60-70 ans). Le coussoul évolue donc depuis une cinquantaine d'année en s'enrichissant en espèces annuelles plutôt à tendance rudérale et/ou tolérantes aux stress sous l'influence d'un accroissement léger de la pression de pâturage instantanée au détriment des petits arbrisseaux pérennes.

2 PERSPECTIVES

Les données disponibles issues des suivis des pratiques pastorales et des pressions de pâturage sur les dernières décennies à l'échelle des places de pâturage en Crau ne permettent pas à l'heure actuelle de caractériser finement les changements. Toutefois, depuis quelques années, les dates de départ et retour de transhumance sont de plus en plus précoces (Tatin *et al.*, 2013) ce qui pourraient alors expliquer une part des variations mesurées au niveau de la végétation des coussouls. Une part secondaire des variations mesurées pourrait aussi être due aux changements climatiques, notamment à une augmentation des dépôts atmosphériques azotées telle que mesurée à l'échelle européenne (Bobbink *et al.*, 2010).

Les analyses présentées ici n'ont pas permis d'aller plus avant dans la recherche d'explications des tendances de rudéralisation mesurées et la discrimination entre effet des changements de pratiques pastorales et dépôts azotés

Les recherches futures devraient donc se concentrer sur l'identification de l'existence d'éventuels dépôts atmosphériques azotés à l'échelle de la plaine de Crau et leur évolution depuis ces dernières décennies. Dans l'impossibilité d'accéder à des données précises quant à l'évolution des pratiques pastorales à l'échelle des places de pâturage en Crau, il serait aussi intéressant de suivre sur le long terme un certain nombre de « coussouls sentinelles » à l'image de ce qui est déjà fait pour les « alpages sentinelles » (Dobremez *et al.*, 2014) afin de renseigner en parallèle les évolutions fines de pratiques pastorales (équipement de brebis avec GPS) et la composition, richesse et structure fine de la végétation des coussouls.

BIBLIOGRAPHIE

BADAN O. et al., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. In : Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia* **52**, 263-310.

BAUDIERE A. & Serve L., 1975. Les groupements végétaux du Pla de Gorra-Blanc (massif du Puigmal, Pyrénées Orientales). Essai d'interprétation phytosociologique et phytogéographique. *Nat. Monsp., sér. Bot.* **25**, 5-21.

BELTRANDO G., 2015. La plaine de la Crau (ouest de la Provence), un territoire aux enjeux socio-économiques et écologiques en mutation. *Cybergeo : Revue européenne de géographie / European journal of geography.*

BENSETTITI F. *et al.* (coord.), 2005. Cahiers d'habitats Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 4 - Habitats agropastoraux. MEDD/MAAPAR/MNHN. *La Documentation française, Paris*.

BERNHARDT-RÖMERMANN M. *et al.*, 2007. Long-term effects of nitrogen deposition on vegetation in a deciduous forest near Munich, Germany. *Applied Vegetation Science* **10**, 399-406.

BISSARDON M., GUIBAL L., RAMEAU J-C., 1997. Corine biotopes, version originale, types d'habitats français. ENGREF-ATEN.

BLAIX C., 2014. *Détection de l'impact des changements globaux sur la végétation des prairies subalpines pyrénéenes à Nardus stricta*.

BOBBINK R. *et al.*, 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* **20**, 30-59.

BORCK M., 1998. Evolution de la diversité spécifique sur la végétation de la Crau en l'absence de pâturage. *Patrimoine Naturel et pratiques pastorales en Crau, Bouches du Rhône*, 55-60.

BOURRELLY M. *et al.*, 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* **10,** 55-82.

BRAUN-BLANQUET J., 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3e éd., Springer, Wien-New York

BUISSON E. *et al.*, 2009. The plain of La Crau, Provence. *Cultural Landscapes of Europe, Aschenbeck Media, Bremen* 96–99.

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 bordures entre friches post-culturales et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* **30,** 71–84.

BUISSON E., DUTOIT T. & WOLFF A., 2004. Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France). *Ecologia mediterranea* **30,** 7–24.

BUISSON E. *et al.*, 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.

BULOT A. *et al.*, 2014. A new transplantation protocol for harvester ant queens *Messor barbarus* (Hymeno-ptera: *Formicidae*) to improve the restoration of species-rich plant communities.

BULOT A., PROVOST E. & DUTOIT T., 2014. A comparison of different soil transfer strategies for restoring a Mediterranean steppe after a pipeline leak (La Crau plain, South-Eastern France). *Ecological Engineering* **71,** 690–702.

CHEREL O, 1988. Contribution à l'étude des relations végétation-mouton sur les parcours de Crau (SE France) : adaptation et développement de méthodes d'étude du régime alimentaire. *Thèse, Aix-Marseille 1*.

COIFFAIT-GOMBAULT C. *et al.*, 2011. 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. *Sciences Eaux & Territoires* **5,** 54–57.

COIFFAIT-GOMBAULT C., BUISSON E. & DUTOIT T., 2012. Are old Mediterranean grasslands resilient to human disturbances? *Acta Oecologica* **43,** 86–94.

COIFFAIT-GOMBAULT C., BUISSON E. & DUTOIT T., 2011. Hay Transfer Promotes Establishment of Mediterranean Steppe Vegetation on Soil Disturbed by Pipeline Construction. *Restoration Ecology* **19,** 214–222.

COIFFAIT-GOMBAULT C., BUISSON E. & DUTOIT T., 2012. Using a two-phase sowing approach in restoration: sowing foundation species to restore, and subordinate species to evaluate restoration success. *Applied Vegetation Science* **15,** 277–289.

CRUZ P. *et al.,* 2010. Leaf Traits as Functional Descriptors of the Intensity of Continuous Grazing in Native Grasslands in the South of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*. **63**, 350–358.

CURCO I MASIP A., 1991. Le peuplement végétal de la Réserve de Peau de Meau - Données pour la gestion. Thèse de doctorat. Universitat de Barcelona.

CURRAL J.E.P., 1987. A transformation of the Domin scale. *Vegetatio* **72**, 81-87.

DAVID J., 1954. Etude phytogéographique des Alpilles orientales et du Nord de la Crau. *D.E.S., Faculté des Sciences de Marseille,* p.1-130.

DEVAUX J.-P. *et al.*, 1983. *Notice de la carte phyto-écologique de la Crau (Bouches-du- Rhône)*. *Rev. Biol. et Ecol. Médit.* **X 1-2**, 5-54.

DIEKMANN M. *et al.*, 2014. Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western Germany – No decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological Conservation* **172,** 170–179.

DOBREMEZ L. *et al.*, 2014 Les alpages sentinelles. *Journal of Alpine Research | Revue de géographie alpine* [En ligne], **102-2** | 2014, mis en ligne le 24 septembre 2014, consulté le 18 septembre 2018. URL : http://journals.openedition.org/rga/2165 ; DOI : 10.4000/rga.2165

DUCLOS G., 1994. Carte pédologique de france à moyenne échelle : Arles. *INRA, Centre de recherches d'Orléans.*

DUFRÊNE M., 1998. Cours de Phytosociologie. Version β. 1 – 1/12/98. Partie « analyse de données / Mise en forme des données ». Accès en 2018 via le site internet : La biodiversité en Wallonie.

DUFRENE M. et LEGENDRE P., 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* **67(3)**, 345-366.

DUREAU R. & BONNEFON O., 2010. Un savoir-faire de bergers. *Editions Quae.*

DUREAU R. & BONNEFON O., 1998. Etude des pratiques de gestion pastorale des coussouls. *Patrimoine nature et pratiques pastorales en Crau. Ed. CEEP Ecomusée de Crau*, 61-89.

DUTOIT T. & ALARD D., 1996. Biodiversité actuelle et potentielle des écosystèmes prairiaux calcicoles : influence de la gestion sur les phytocénoses et les banques de graines. *Acta Botanica Gallica* **143,** 431–440.

DUTOIT T. *et al.*, 2011. Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne : impacts des changements d'usage et restauration écologique. *Science et changements planétaires / Sécheresse* **22,** 75–85.

DUTOIT T. *et al*., 2013. The pseudo-steppe of La Crau (Southeastern France): Origin, management and restoration of a Mediterranean rangeland. *Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration.* In *Traba J. & Morales M. (eds.)."Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration". Nova Publishers, USA.* 287-301.

FABRE P., 1997. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. *In* collectif, Patrimoine naturel des pratiques pastorales en Crau, Pour une gestion globale de la plaine, 34-44.

FABRE P. (coord.), 2002. Transhumance : relique du passé, ou pratique d'avenir ? *Cheminements*

FADDA S. *et al.*, 2004. Organisation et distribution des communautés de Coléoptères dans les interfaces steppe–friches post-culturales en Crau. *Ecologia mediterranea* **30,** 85–104.

FAITH D., MINCHIN P. R. & BELBIN L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**, 57-68.

FISCHER M. & STÖCKLIN J., 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950 - 1985. *Conservation Biology* **11**, 727-737.

FOSTER B.L. & TILMAN D., 2000. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* **146**, 1-10.

FOUCAULT B. (de), 1980. Les prairies du bocage virois (Basse-Normandie, France). Typologie phytosociologique et essai de reconstitution des séries évolutives herbagères. *Doc. Phytosoc., N.S.,* **5**, 1-109.

GARGOMINY O. *et al.*, 2014. TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. *Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Rapport SPN 2014* **42**.

GARNIER E. & NAVAS M. L., 2013. Diversité fonctionnelle des plantes : traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes : cours. *De Boeck*.

GAUDNIK C. *et al.*, 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. *Glob Change Biol* **17,** 3351–3365.

GILLET F., 2000. La phytosociologie synusiale intégrée : guide méthodologique. *Documents du laboratoire d'écologie végétale. Neuchâtel : université de Neuchâtel*.

GOLODETS C., STERNBERG M. & KIGEL J, 2009. A community-level test of the Leaf-Height-Seed ecology strategy scheme in relation to grazing conditions. *Journal of Vegetation Science.* **20**, 392-402.

GOMILA H., 1987. Relations sol-végétation dans la plaine de la Crau (Sud-Est de la France). *D.E.A. Ecologie méditerranéenne, UAM III, Faculté de Saint Jérôme,* 1-35.

GONZALEZ PECH P.G, 2011. Evaluation 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 de doctorat. AgroParisTech.

GOUNOT M., 1969. Méthodes d'étude quantitative de la végétation. *Masson éd., Paris.*

GRIME J., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist.* **111**, 1169-1194.

HENRY F., TALON B. & DUTOIT T., 2008. Quels paysages sous les fondations des bergeries romaines de la Plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France) ? : Résultats préliminaires. *In :* Galop D., *Paysage et environnement : de la reconstitution du passé aux modèles prospectifs.* Presses universitaires de Franche-Comté, 237-246.

HENRY F., TALON B. & DUTOIT T., 2010. The age and history of the French Mediterranean steppe revisited by soil wood charcoal analysis. *The Holocene* **20,** 25–34.

HELM J. *et al.* (in press) Recovery of Mediterranean steppe vegetation after cultivation: legacy effects on plant composition, soil properties and functional traits. *Applied Vegetation Science*.

HITCHNER R.B., 1994. Prospection archéologique à Entressen. *Les Amis du Vieil Istres* **17**, 15-26.

INRA, UMR 1201 DYNAFOR, INRA, Chemin de Borde Rouge, BP 52627, FRA *et al.*, 2008. Distribution de la végétation dans une interface forêt-terre de parcours : rôle du pâturage ovin. *Revue Forestière Française* **60,** 615–622.

JAUNATRE R. *et al.*, 2013. New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological Indicators* **29,** 468–477.

JAUNATRE R., BUISSON E. & DUTOIT T., 2014. Can ecological engineering restore Mediterranean rangeland after intensive cultivation? A large-scale experiment in southern France. *Ecological Engineering* **64,** 202–212.

JAUNATRE R., BUISSON E. & DUTOIT T., 2012. First-year results of a multi-treatment steppe restoration experiment in La Crau (Provence, France). *Plant Ecology and Evolution* **145,** 13–23.

JAUNATRE R., BUISSON E. & DUTOIT T., 2014. Topsoil removal improves various restoration treatments of a Mediterranean steppe (La Crau, southeast France). *Applied Vegetation Science* **17,** 236-245.

JAUNATRE R. *et al.*, 2011. Exemple de restauration de la plaine de la Crau : l'écologie de la restauration face à la restauration écologique. Cemagref, 36–39.

KLEYER M. *et al.*, 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*. **23(5),** 805-821.

LEGENDRE P. & GALLAGHER E. D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129(2)**, 271-280.

LE PRIOL A., 2017. Effets d'un gradient de pâturage sur la composition et la réponse fonctionnelle des communautés végétales en Coussouls de Crau (France). *Rapport de stage de Master 1, PNB, UFR SVE, Université Rennes 1, ISEM (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier), UMR 5554.*

LI X-Y., LIU L-Y., GONG J-D., 2001. Influence of pebble mulch on soil erosion by wind and trapping capacity for windblown sediment. *Soil and Tillage Research* **9**, 137-142.

LOISEL R., 1976. La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. Thèse de doctorat d'État, université d'Aix-Marseille III, CNRS AO.

LOISEL R., GOMILA H. et ROLANDO C., 1990. Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de la Crau (France méridionale). *Ecol. Medit.* **XVI**, 255-267.

LOUVEL J., GAUDILLAT V. & PONCET L., 2013. EUNIS, European Nature Information System, Système d'information européen sur la nature. Classification des habitats. Traduction française. Habitats terrestres et d'eau douce. MNHN-DIREV-SPN, MEDDE, Paris

KLEYER M. *et al.*, 2012. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? Journal of Vegetation Science **23**, 805–821.

MASSON S. *et al.*, 2015. Impacts of water stress removal and disturbance regimes on Mediterranean dry grasslands diversity and succession. Plant Ecology **216**, 1351-1369.

MEDDOUR, R., 2011. La méthode phytosociologique sigmatiste ou Braun-Blanqueto-Tüxenienne.

MEURET M. *et al.*, 2011. Les atouts cachés du brachypode en steppe de Crau. Plaquette d'information technique.

MOLINIER R, 1958. L'excursion de Provence de la soc. Internationale de phytosociologie. 370-374.

MOLINIER R. & TALLON G., 1950. La végétation de la Crau (basse Provence). *Revue générale de Botanique* **56,** 1-111.

MOLINIER R. et TALLON G., 1949. La végétation de la Crau. *Rev. Gén. Bot.* **56**, 48-61.

MOLINIER R. & TALLON G., 1948. L'Isoetion en Costière nîmoise. *Bulletin de la Société Botanique de France* **95,** 343–353.

MOLLIEX et al., 2013. Quaternary evolution of a large alluvial fan in a periglacial setting (Crau Plain, SE France) constrained by terrestrial cosmogenic nuclide (^{10}Be). *Geomorphology* **195**, 45-52.

NOBEL P.S., MILLER P.M. & GRAHAM E.A., 1992. Influence of rocks on soil temperature, soil water potential, and rooting patterns for desert succulents. *Oecologia* **92**, 90-96.

PAKEMAN R.J., 2004. Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology.* **92**, 893-905.

PAVON D., 2014. Mémento pour l'aide à la détermination de la flore vasculaire du département des Bouches-du-Rhône. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence,* numéro spécial **18**.

PIQUERAY J. & MAHY G., 2010. Revue bibliographique sur la restauration des pelouses calcicoles en Europe : contraintes rencontrées et solutions proposées. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement = Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* **14**.

PRIOL A. (le), 2017. Effets d'un gradient de pâturage sur la composition et la réponse fonctionnelle des communautés végétales en Coussouls de Crau (France). *Rapport de stage de master 1 – Université de Rennes et ISEM.*

RICOTTA C. & PODANI J., 2017. On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning. *Ecological Complexity* **31**, 201-205.

RIEUX R., RITSCHEL G. & ROUX C., 1977. Etude écologique et phytosociologique du *Crassuletum tillaeae* Molinier et Tallon 1949. *Rev. Biol. et Ecol. Médit.* **IV 3**, 117-143.

ROBIN V. *et al.*, 2018. A comparative review of soil charcoal data: Spatiotemporal patterns of origin and long-term dynamics of Western European nutrient-poor grasslands. *The Holocene* **28**, 1313-1324.

RÖMERMANN C*. et al.,* 2004. Histoire culturale de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussous après abandon. *Ecologia mediterranea* **30,** 47–70.

RÖMERMANN C. *et al.*, 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation* **121,** 21–33.

SAATKAMP A., HENRY F., DUTOIT T. 2018. Vegetation and soil seed bank in a 23 years grazing exclusion chronosequence in Mediterranean dry grasslands. *Plant Biosystem* **152**, 1020-1030.

SAATKAMP A., RÖMERMANN C. & DUTOIT T., 2010. Plant Functional Traits Show Non-Linear Response to Grazing. *Folia Geobotanica* **45,** 239–252.

STEVENS C. J. *et al.*, 2004 Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science* **303 (5665)**, 1876–1879.

TATIN L. *et al.,* 2013. *Écologie et conservation d'une steppe méditerranéenne : La plaine de Crau*. Editions Quae.

VERHEYEN K. *et al.,* 2012. Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. *Journal of Ecology* **100**, 352–365.

VIDALLER C. *et al*. (in press) Reproduction of the dominant grass (*Brachypodium retusum)* and Mediterranean steppe diversity are positively affected by experimental burning and grazing. *Applied Vegetation Science*.

WESTBODY M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. **199**, 213-227.

WOLFF A., TATIN L. & SAUGUET F., 2015. Plan de gestion 2015-2024 de la réserver naturelle des coussouls de Crau – Section A : Diagnostic et vision. CEN PACA, CA13.

Cabinet TEC Conseil, 2014. Rapport de diagnostic – La vulnérabilité du Pays d'Arles au changement climatique.

Mairie de Saint-Martin de Crau, 2015. Document d'objectifs des sites Natura 2000 n°FR9301595 "Crau centrale-Crau sèche" et n° FR9310064 "Crau".

ANNEXES

ANNEXE I – TABLES UTILISÉES POUR L'ANALYSE DES TRAITS FONCTIONNELS (TABLES R, L ET Q)

ANNEXE II - EXTRAIT DE LA TABLE DES DONNÉES

ANNEXE III - TABLE DES RELEVÉS APRÈS REGROUPEMENT

ANNEXE IV - TABLE DES ABRÉVIATIONS DES TAXONS

Annexe I – Tables utilisées pour l'analyse des traits fonctionnels (tables R, L et Q)

Table des variables environnementales (**table R**) :

ID-RELEVE	LAT	LON	ANN	SIT	REC_GAL
AUB49	43,5924000	4,9562291	1949	AUB	64,7
BAU49	43,5879000	4,8500291	1949	BAU	41,5
BAU83	43,5960000	4,8392291	1983	BAU	41,5
BAU16	43,5836970	4,8199632	2016	BAU	41,5
BRU49	43,5285000	4,9112291	1949	BRU	52,2
BRU83	43,5375000	4,8977291	1983	BRU	52,2
BRU16	43,5286070	4,8886554	2016	BRU	52,2
CAL49	43,6023000	4,9598291	1949	CAL	68,8
CAL15	43,6054833	4,9670389	2015	CAL	68,8
COC16	43,4912552	4,8536000	2016	COC	13,4
COU49	43,5420000	4,8518291	1949	COU	62,9
COU15	43,5402143	4,8548083	2015	COU	62,9
FEB83	43,4691000	4,9031291	1983	FEB	43,6
FEU15	43,4739556	4,9132833	2015	FEU	69,1
FIG15	43,5179400	4,8738333	2015	FIG	45,8
FOS49	43,4880000	4,8824291	1949	FOS	50,9
GAM16	43,5679270	4,7795748	2016	GAM	27,8
GCA87	43,5645000	4,8689291	1987	GCA	66,7
GCA15	43,5639333	4,8668000	2015	GCA	66,7
GRC15	43,5490132	4,8337715	2015	GRC	59,2
GRS87	43,5420000	4,8419291	1987	GRS	60,0
GRS15	43,5440556	4,8370000	2015	GRS	60,0
LUQ49	43,6293000	4,9445291	1949	LUQ	61,6
LUQ83	43,6284000	4,9472291	1983	LUQ	61,5
MEN83	43,5123000	4,9031291	1983	MEN	62,1
MEN15	43,5300106	4,8868751	2015	MEN	62,1
MRS15	43,6334276	4,9895530	2015	MRS	56,2
NCA15	43,5541945	4,8837056	2015	NCA	70,5
NGO49	43,5312000	4,8185291	1949	NGO	44,5
NGO15	43,5300279	4,8169500	2015	NGO	44,5
OPE83	43,5699000	4,8419291	1983	OPE	57,0
OPE16	43,5699206	4,8407810	2016	OPE	57,0
PDM91	43,5603950	4,8293500	1991	PDM	51,0
PDM15	43,5623233	4,8331918	2015	PDM	51,0
PRE54	43,6734000	5,0219291	1954	PRE	48,2
STJ83	43,6491000	4,9895291	1983	STJ	52,2
STJ15	43,6462517	4,9929735	2015	STJ	52,2
TEB15	43,5276667	4,8818611	2015	TEB	57,3
TEB16	43,5369383	4,8745822	2016	TEB	57,3
VEN83	43,4862000	4,8869291	1983	VEN	50,9
VEN15	43,4884333	4,9054555	2015	VEN	50,9
AUB49	43,5924000	4,9562291	1949	AUB	64,7
BAU49	43,5879000	4,8500291	1949	BAU	41,5
BAU83	43,5960000	4,8392291	1983	BAU	41,5
BAU16	43,5836970	4,8199632	2016	BAU	41,5
BRU49	43,5285000	4,9112291	1949	BRU	52,2
BRU83	43,5375000	4,8977291	1983	BRU	52,2

ID-RELEVE	LAT	LON	ANN	SIT	REC_GAL
BRU16	43,5286070	4,8886554	2016	BRU	52,2
CAL49	43,6023000	4,9598291	1949	CAL	68,8
CAL15	43,6054833	4,9670389	2015	CAL	68,8
COC16	43,4912552	4,8536000	2016	COC	13,4
COU49	43,5420000	4,8518291	1949	COU	62,9
COU15	43,5402143	4,8548083	2015	COU	62,9
FEB83	43,4691000	4,9031291	1983	FEB	43,6
FEU15	43,4739556	4,9132833	2015	FEU	69,1
FIG15	43,5179400	4,8738333	2015	FIG	45,8
FOS49	43,4880000	4,8824291	1949	FOS	50,9
GAM16	43,5679270	4,7795748	2016	GAM	27,8
GCA87	43,5645000	4,8689291	1987	GCA	66,7
GCA15	43,5639333	4,8668000	2015	GCA	66,7

La table des relevés (Annexe III) précise les noms des sites ici abrégés.

Table des traits d'espèce (**table Q**) :

TAXONS	R.C	R.G	R.H	R.T	G.CSR	G.CR	G.CS	G.RS	G.SR	G.C	G.S
AIRCUP	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
ALLMOS	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
ALYALY	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
ANI	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
ASPCYN	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
AVEBAR	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
BELSYL	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
BOTISC	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
BRADIS	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
BRARET	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
BROHOR	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
CARHIS	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
CARLAN2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
CERGLO	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
CLINEP	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
CREFOE	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
CREVES	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
DACGLO	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
DAUCAR	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
DIACAR	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
ERYCAM	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
FILGER	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
FILPYG	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
FUMPRO	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
GALMUR	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
GALPAR	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
GER	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
HEDRHA	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
HELSAL	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
HORMUR	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
HORPET	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
HYP	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
HYSOFF	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
LINARV	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0

TAXONS	R.C	R.G	R.H	R.T	G.CSR	G.CR	G.CS	G.RS	G.SR	G.C	G.S
LYSLIN	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
MEDMON	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
MEDPOL	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
MEDRIG	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
PILOFF	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
PLAHOL	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
PLALAG	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
POLTET	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
POTSAN	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
PROAUT	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
PSIINC	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
REIPIC	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
ROSCRI	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
SHEARV	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
SIDROM	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
TEUPOL	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
TOLBAR	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
TRICAM	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
TRICHE	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
TRIGLO	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
URODAL	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
VERSIN	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
VULCIL	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
VULMYU	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1

Traits considérés	Variables considérées pour chaque trait
GRIME (type de stratégie selon Grime auquel le taxon peut être rattaché à l'échelle régionale)	G.S : taxons tolérants au stress (contraintes externes limitant la production de matière sèche), particulièrement aptes à exploiter des milieux peu productifs
	G.R : taxons tolérants aux perturbations (destructions de tout ou partie de la biomasse végétale), particulièrement aptes à exploiter des conditions temporairement favorables
	G.C : taxons tolérants à la compétition (utilisation des mêmes ressources par les plantes voisines), particulièrement aptes à capter les ressources
	G.RS : taxons peu compétitifs mais plutôt tolérants au stress et aux perturbations
	G.CS : taxons sensibles aux perturbations mais plutôt compétitifs et tolérants au stress
	G.CR : taxons sensibles au stress mais plutôt compétitifs et tolérants aux perturbations
	G.CSR
RAUNKIÆR (type biologique des taxons considérés à l'échelle régionale)	R.T : Thérophytes (annuelles)
	R.H : Hémicryptophytes (vivaces à bourgeons au niveau à la surface du sol)
	R.G : Géophytes (vivaces à bourgeons dans le sol, e.g. bulbes)
	R.C : Chaméphytes (bourgeons aériens, e.g. buissons)

Table de contingence (**table L**) de fréquence de recouvrement des taxons indicateurs (colonnes) par relevé (lignes) :

	AIRCUP	ALLMOS	ALYALY	ANI	ASPCYN	AVEBAR	BELSYL	BOTISC	BRADIS	BRARET	BROHOR	CARHIS	CARLAN2	CERGLO	CLINEP	CREFOE	CREVES	DACGLO	DAUCAR	DIACAR	ERYCAM	FILGER	FILPYG	FUMPRO	GALMUR	GALPAR	GER	HEDRHA	HELSAL	HORMUR
AUB49		0	2	1	0		2	2	0	26	1	0			0			2			2		2			1				
BAU49	1	1	3	1			1	1	1	38	1							1			1		1			1				
BAU83		1	3				1	1	1	38	3							1			1		1			1				
BAU16	15			1		1	15		15	63	1	15	15		1			3			3					3	3	1		1
BRU49				1					1	38	1	1						3	1		1		3			1		1	1	
BRU83				1		1	1	1	1	15		1						3	1		1		1	1		1			1	
BRU16	1			3		3	3	15	3	38	1	1				3		3			3				1	15	3	1		
CAL49			1		1					38		1						3			3		3					1		
CAL15	15			15		15	3	15	3	88	15	15	1			3		15			15				1	3	1	1		
COC16	1			3		3	3		3	68	3	3	1	0	0	1		2			10	1	3		2	3	0	5		1
COU49					1		3	1		38					1			3	1		1									
COU15	3			3		15	3	15	1	63	3	3	3				1	15			3	1	3					15		
FEB83	1		1	3		1	3		1	15	1	1						3	1		1		1	1		1		1		
FEU15				2		3	1	1	13	78	0	3	4			1	1	20	0		13	0	0		1	3	0	4		
FIG15	1			0		2	3	1	2	68	1	3	1			0	0	15	0		0	0	1		0	0	1	1		0
FOS49					1		3	1		38		1			1			1	1	1	1									
GAM16	3		1	3			3	1	1	43	2	3	1	1		0		3			3	0	1		1	3	1	2		1
GCA87	3					1	1		1	15	1	1						1		1	3		3					1		
GCA15	3			3			15	15		88		3	3	3			1	15			3						3	3		
GRC15	5			2		5	2	6	1	56	2	3	0			0		5			2		0		0	1	1	2		
GRS87					1		1		3	3		1			1			1			3		1							
GRS15	3			1		3	3	3	1	88	3	1	1					3			1					1				
LUQ49	15	1	1		1		1			38	1				1			3	1		1		1	1				1		
LUQ83	1	1	1	3	1		1			38	1				1			3	1		1		1					1		
MEN83	1		1		1		3	1	1	15	1	1			3			3	1	1	1		1	1		1		1		
MEN15				3		3	3	15	3	63	3	3						3			3	3	1			1	1			
MRS15				3	1	5	2	9	7	43	1	1	7		0		0	1	1		2					0		1		
NCA15	4			0	0	5	5	9	1	68	0	0	4	0		2		2			0				0	1	0	0		
NGO49	1		1		1		3	1		38		1			1			1		1	1		1							
NGO15				15		3				63	3	15						15			15		1			1		3		
OPE83	1		1	3		3	3	1	1	15					1			15	1	1	1		1	1		1		1	1	
OPE16	15			15		3	3	1		38	15	15						3			3						3	15		
PDM91	1			0	0	1	0		0	50	1	0	1		1	1		5			1		0			0				
PDM15	3			1				1	3	63	3	1	1	1				3			1				1	1		1		
PRE54						1			1	15					1			1			1									
STJ83					1		3	3		38		1				1		3	1	1			1			1				
STJ15				3		3	1	15		63	3	3	1					15	1		3							3		
TEB15	3			3		3	15	3		63	3	3	3					15			15					3	4	3		1
TEB16	2			3		10	3		2	38	5	2	7			1		5			2					8	0	7		
VEN83	0	0	0	2	0	0	2		0	9	0	1			0			3	0		1		1	0		0		1	0	
VEN15							15	3	3	63			1			1	1	15			3	1	1		1	1	1	1		

	HORPET	HYP	HYSOFF	LINARV	LYSLIN	MEDMON	MEDPOL	MEDRIG	PILOFF	PLAHOL	PLALAG	POLTET	POTSAN	PROAUT	PSIINC	REIPIC	ROSCRI	SHEARV	SIDROM	TEUPOL	TOLBAR	TRICAM	TRICHE	TRIGLO	URODAL	VERSIN	VULCIL	VULMYU
AUB49	1	1					1				0		1	0		1		1	1									0
BAU49							1						1			1		1	3									
BAU83							1						1			1			3									
BAU16		3									1				3	1			15					3			3	15
BRU49	1	1					3				1		1			1		1	15	1					1			
BRU83		1			1								1	1		1			1	1								1
BRU16		15			3			3							3	3		3	15		3	1	3	1			3	3
CAL49	1	1					1			3	1								1									
CAL15					1						3	1	3		3	1	15	3	15		3	3		1		3		15
COC16		3		1	0	0		10			5	1	1		2	2	1	3	3			2	3	0	0	0	3	3
COU49	1	1	1								3		1			1			3	1								
COU15		3				1					3		3		1	15		15	3									15
FEB83		1	1		1					15			1			1		1	1	1								1
FEU15		3			2	1	0	3			13	0	4			10	0	3	15	0	2	3	2		10	1		5
FIG15		1		0	0	0		1			2	0	2		0	2		3	2						0		4	1
FOS49		1	3							1			1			1			1	1								
GAM16		3		0	1	2		1			0	3	2		1	0	2	2	3	0		3		2		1	1	3
GCA87											1		1			1			1	1		1					1	3
GCA15					3						3	1	3			3		1	3							3	3	
GRC15		0		0	1							1	0		2	2	1	2	3			1	0	2		0	5	2
GRS87										3			1			1				1		1		1	1			
GRS15					1										3	3			15							1	1	3
LUQ49	1	1					1		1		1		1	1		1			3	1								1
LUQ83		1					1		1		1		1	1		1			3	1								1
MEN83		1			1								1	3		3		1	1	1								3
MEN15		1		1	1	1		3			3	1	3		3	3		3	3			1			3			3
MRS15		1									5		1		0	3	2		8		1	0			2	1	10	1
NCA15		1			1						1		2			10			2		0	0			0	0		2
NGO49			1				1		1		1			1		1			1	1					1			
NGO15								3			3		1			3	15	3	15			1	1			3		
OPE83		1			1				1		1		1	1		1		1	3	1								3
OPE16		3			3								3		15	15			15		3	1		1				3
PDM91		0		0	0								0			0			1	0		0	0	0		0		2
PDM15				1	1						1	1	1		1	3		1	3						3		3	
PRE54											1								1						1			
STJ83		3	3							3	1		1			1			1							1		
STJ15		3									15		3			3			3		3			1	3		3	3
TEB15		3			1						15		3		1	15	3	3	15			3			3	1		3
TEB16		3			2			0			2	0	1		5	10		2	8		2	0		4			1	5
VEN83		1	2		0		0		0	2	0		0	0		2		0	2	0						0		2
VEN15		1			1	1		1			1		1			3		3	3	1					3			

Pour des raisons de lisibilité, les valeurs ont été arrondies à l'unité. Les abréviations des taxons sont explicitées en Annexe IV.

Annexe II - Extrait de la table des données

code_releve	ref_releve	auteur	numero_publication	numero_tableau	numero_releve	numero_releve_source	nom_station	precisions_station	Site	code_insee	commune	altitude	latitude_wgs84	longitude_wgs84	annee	mois	jour	mois-jour	recouvrement	surface_m2	strate	Nom_cite	CD_REF	LB_NOM	code_espece	code_abondance	Rec
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Eryngium campestre	97141	Eryngium campestre	ERYCAM	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Euphorbia cyparissias	97490	Euphorbia cyparissias	EUPCYP	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Euphorbia exigua	97511	Euphorbia exigua	EUPEXI	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Euphorbia seguieriana	97660	Euphorbia seguieriana	EUPSEG	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Filago germanica	98687	Filago lutescens	FILLUT	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Galium parisiense	99496	Galium parisiense	GALPAR	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Koeleria grandiflora	104680	Koeleria vallesiana	KOEVAL	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Linaria arvensis	106150	Linaria arvensis	LINARV	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Linum gallicum	106347	Linum trigynum	LINTRI	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Alyssum maritimum	106439	Lobularia maritima	LOBMAR	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Filago gallica	106449	Logfia gallica	LOGGAL	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Medicago disciformis	107605	Medicago disciformis	MEDDIS	1	3,0
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Medicago minima	107658	Medicago minima	MEDMIN	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Phlomis lychnitis	113243	Phlomis lychnitis	PHLLYC	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Plantago carinata	113874	Plantago holosteum	PLAHOL	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Poa bulbosa	114136	Poa bulbosa	POABUL	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Poterium magnolii	115789	Poterium sanguisorba	POTSAN	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Reichardia picroides	117426	Reichardia picroides	REIPIC	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Ruta montana	119722	Ruta montana	RUTMON	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Salvia clandestina	120700	Salvia verbenaca	SALVER	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Scabiosa maritima	121316	Scabiosa atropurpurea	SCAATR	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Sherardia arvensis	123164	Sherardia arvensis	SHEARV	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Sideritis romana	123325	Sideritis romana	SIDROM	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Stipa capillata	125135	Stipa capillata	STICAP	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Teucrium polium	126019	Teucrium polium	TEUPOL	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Thymus vulgaris	126582	Thymus vulgaris	THYVUL	3	37,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Trifolium angustifolium	127223	Trifolium angustifolium	TRIANG	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Trifolium campestre	127259	Trifolium campestre	TRICAM	0,5	0,5
5.2.01.01	GA01	5	2	1	1	1	LIMITES OCCIDENTALES DE LA (	Coussouls	OUE	13004	Arles	3	43,6464	4,6511291	1958	5	28	528			0	Trifolium scabrum	127470	Trifolium scabrum	TRISCA	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Aegilops geniculata	80278	Aegilops geniculata	AEGGEN	3	37,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Aegilops triuncialis	80302	Aegilops triuncialis	AEGTRI	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Anisantha diandra	82750	Anisantha diandra	ANIDIA	1	3,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Avena barbata	85208	Avena barbata	AVEBAR	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Bromus hordeaceus	86634	Bromus hordeaceus	BROHOR	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Carduus nigrescens	88165	Carduus nigrescens	CARNIG	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Carlina corymbosa	89159	Carlina hispanica	CARHIS	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Carthamus lanatus	89232	Carthamus lanatus	CARLAN2	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Centaurium tenuiflorum	89858	Centaurium tenuiflorum	CENTEN	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Calamintha nepeta	91910	Clinopodium nepeta	CLINEP	1	3,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Crepis foetida	93045	Crepis foetida	CREFOE	1	3,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Dactylis glomerata	94207	Dactylis glomerata	DACGLO	2	15,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Eryngium campestre	97141	Eryngium campestre	ERYCAM	1	3,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Euphorbia seguieriana	97660	Euphorbia seguieriana	EUPSEG	2	15,0
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Filago pyramidata	98699	Filago pyramidata	FILPYR	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Hedypnois cretica	100813	Hedypnois rhagadioloides	HEDRHA	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Hypochaeris glabra	193519	Hypochaeris	HYP	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Lobularia maritima	106439	Lobularia maritima	LOBMAR	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Filago gallica	106449	Logfia gallica	LOGGAL	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Medicago	194515	Medicago	MED	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Onopordum illyricum	110260	Onopordum illyricum	ONOILL	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Plantago bellardii	113816	Plantago bellardii	PLABEL	0,5	0,5
6.1.01.01	HA01	6	1	1	1	1	PEAU DE MEAU	FC1	PDM	13097	Saint Martin de Crau		43,560395	4,82935	1991	6	15	615	80	25	0	Reichardia picroides	117426	Reichardia picroides	REIPIC	0,5	0,5

Annexe III - Table des relevés après regroupement

ID-RELEVE	ID-SITE	LIBELLE-SITE	LAT-WGS84	LON-WGS84	ANNEE
AUB49	AUB	Aires	43,5924000	4,9562291	1949
BAU49	BAU	Etang des Aulnes	43,5879000	4,8500291	1949
BAU83	BAU	Etang des Aulnes	43,5960000	4,8392291	1983
BAU16	BAU	Etang des Aulnes	43,5836970	4,8199632	2016
BRU49	BRU	Beyne	43,5285000	4,9112291	1949
BRU83	BRU	Beyne	43,5375000	4,8977291	1983
BRU16	BRU	Beyne	43,5286070	4,8886554	2016
CAL49	CAL	Cabanes neuves	43,6023000	4,9598291	1949
CAL15	CAL	Cabanes neuves	43,6054833	4,9670389	2015
COC16	COC	Mas Chauvet	43,4912552	4,8536000	2016
COU49	COU	Cossuro	43,5420000	4,8518291	1949
COU15	COU	Cossuro	43,5402143	4,8548083	2015
FEB83	FEB	Negreiron	43,4691000	4,9031291	1983
FEU15	FEU	Feuillane bergerie	43,4739556	4,9132833	2015
FIG15	FIG	Feuillane	43,5179400	4,8738333	2015
FOS49	FOS	Figuières	43,4880000	4,8824291	1949
GAM16	GAM	Galignan	43,5679270	4,7795748	2016
GCA87	GCA	Gamadou	43,5645000	4,8689291	1987
GCA15	GCA	Gamadou	43,5639333	4,8668000	2015
GRC15	GRC	Grosse du sud	43,5490132	4,8337715	2015
GRS87	GRS	Coucou	43,5420000	4,8419291	1987
GRS15	GRS	Coucou	43,5440556	4,8370000	2015
LUQ49	LUQ	Limouse	43,6293000	4,9445291	1949
LUQ83	LUQ	Limouse	43,6284000	4,9472291	1983
MEN83	MEN	Luquier	43,5123000	4,9031291	1983
MEN15	MEN	Luquier	43,5300106	4,8868751	2015
MRS15	MRS	Merle nord	43,6334276	4,9895530	2015
NCA15	NCA	Merle sud	43,5541945	4,8837056	2015
NGO49	NGO	Couloubris	43,5312000	4,8185291	1949
NGO15	NGO	Couloubris	43,5300279	4,8169500	2015
OPE83	OPE	Nègres	43,5699000	4,8419291	1983
OPE16	OPE	Nègres	43,5699206	4,8407810	2016
PDM91	PDM	Ouest	43,5603950	4,8293500	1991
PDM15	PDM	Ouest	43,5623233	4,8331918	2015
PRE54	PRE	Peyre Esteve	43,6734000	5,0219291	1954
STJ83	STJ	Carougnade	43,6491000	4,9895291	1983
STJ15	STJ	Carougnade	43,6462517	4,9929735	2015
TEB15	TEB	Saint Martin	43,5276667	4,8818611	2015
TEB16	TEB	Saint Martin	43,5369383	4,8745822	2016
VEN83	VEN	Negreiron	43,4862000	4,8869291	1983
VEN15	VEN	Negreiron	43,4884333	4,9054555	2015

ID : identifiant, LAT : Latitude, LON : Longitude, WGS84 : système de projection.

Annexe IV - Table des abréviations des taxons

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
ACHMIL	79908	*Achillea millefolium L., 1753*
ACHODO	79915	*Achillea odorata L., 1759*
ACHTOM	79939	*Achillea tomentosa L., 1753*
AEGGEN	80278	*Aegilops geniculata Roth, 1797*
AEGNEG	80288	*Aegilops neglecta Req. ex Bertol., 1835*
AEGTRI	80302	*Aegilops triuncialis L., 1753*
AGREUP	80410	*Agrimonia eupatoria L., 1753*
AGRSTO	80759	*Agrostis stolonifera L., 1753*
AIRCUP	80864	*Aira cupaniana Guss., 1843*
AJUIVA	80983	*Ajuga iva (L.) Schreb., 1773*
ALIPLA	81272	*Alisma plantago-aquatica L., 1753*
ALLMOS	81439	*Allium moschatum L., 1753*
ALLPOL	81479	*Allium polyanthum Schult. & Schult.f., 1830*
ALLSPH	81520	*Allium sphaerocephalon L., 1753*
ALYALY	81878	*Alyssum alyssoides (L.) L., 1759*
AMAALB	81955	*Amaranthus albus L., 1759*
AMADEF	81978	*Amaranthus deflexus L., 1771*
ANACLA	82305	*Anacyclus clavatus (Desf.) Pers., 1807*
ANCITA	82380	*Anchusa italica Retz., 1779*
ANDINT	82562	*Andryala integrifolia L., 1753*
ANI	715586	*Anisantha K.Koch, 1848 (A. madritensis + A. rubens)*
ANIDIA	82750	*Anisantha diandra (Roth) Tutin ex Tzvelev, 1963*
ANISTE	82757	*Anisantha sterilis (L.) Nevski, 1934*
ANITEC	82758	*Anisantha tectorum (L.) Nevski, 1934*
ANTARV	82817	*Anthemis arvensis L., 1753*
ANTODO	82922	*Anthoxanthum odoratum L., 1753*
ANTSYL	82952	*Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm., 1814*
APHAUS	83160	*Aphanes australis Rydb., 1908*
ARCMIN	83502	*Arctium minus (Hill) Bernh., 1800*
ARELEP	83596	*Arenaria leptoclados (Rchb.) Guss., 1844*
ARESER	83653	*Arenaria serpyllifolia L., 1753*
ARRELA	83912	*Arrhenatherum elatius (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, 1819*
ARTVER	84057	*Artemisia verlotiorum Lamotte, 1877*
ASPACU	84264	*Asparagus acutifolius L., 1753*
ASPCYN	84306	*Asperula cynanchica L., 1753*
ASPAYA	84343	*Asphodelus ayardii Jahand. & Maire, 1925*
ASTHAM	84846	*Astragalus hamosus L., 1753*
ASTSTE	84904	*Astragalus stella Gouan, 1773*
ATRPAT	85102	*Atriplex patula L., 1753*
ATRPRO	85112	*Atriplex prostrata Boucher ex DC., 1805*
ATRTAT	85132	*Atriplex tatarica L., 1753*
AVEBAR	85208	*Avena barbata Pott ex Link, 1799*
AVESTE	85374	*Avena sterilis L., 1762*
BALNIG	85502	*Ballota nigra L., 1753*
BARTRI	85617	*Bartsia trixago L., 1753*
BELSYL	85745	*Bellis sylvestris Cirillo, 1792*
BIDTRI	85986	*Bidens tripartita L., 1753*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
BISLAE	86045	*Biscutella laevigata L., 1771*
BLAIMP	86085	*Blackstonia imperfoliata (L.f.) Samp., 1913*
BLAPER	86087	*Blackstonia perfoliata (L.) Huds., 1762*
BOMERE	86136	*Bombycilaena erecta (L.) Smoljan., 1955*
BOTISC	86169	*Bothriochloa ischaemum (L.) Keng, 1936*
BRADIS	86262	*Brachypodium distachyon (L.) P.Beauv., 1812*
BRAPHO	86288	*Brachypodium phoenicoides (L.) Roem. & Schult., 1817*
BRARET	86297	*Brachypodium retusum (Pers.) P.Beauv., 1812*
BROERE	86512	*Bromopsis erecta (Huds.) Fourr., 1869*
BROHOR	86634	*Bromus hordeaceus L., 1753*
BROSQU	86761	*Bromus squarrosus L., 1753*
BUFTEN	86883	*Bufonia tenuifolia L., 1753*
BUGARV	86890	*Buglossoides arvensis (L.) I.M.Johnst., 1954*
BUPFAL	87044	*Bupleurum falcatum L., 1753*
BUPSEM	87098	*Bupleurum semicompositum L., 1756*
CALARV	87420	*Calendula arvensis L., 1763*
CALOFF	87429	*Calendula officinalis L., 1753*
CAMRAP	87711	*Campanula rapunculoides L., 1753*
CAMMON	87765	*Camphorosma monspeliaca L., 1753*
CAPBUR	87849	*Capsella bursa-pastoris (L.) Medik., 1792*
CAR	190352	*Carduus L., 1753 (C. pycnocephalus + C. tenuiflorus)*
CARNIG	88165	*Carduus nigrescens Vill., 1779*
CARDIS	88477	*Carex distans L., 1759*
CARDIV1	88482	*Carex divisa Huds., 1762*
CARDIV2	88483	*Carex divulsa Stokes, 1787*
CARFLA	88510	*Carex flacca Schreb., 1771*
CARSPI	88885	*Carex spicata Huds., 1762*
CARHIS	89159	*Carlina hispanica Lam., 1785*
CARLAN1	89161	*Carlina lanata L., 1753*
CARVUL	89180	*Carlina vulgaris L., 1753*
CARLAN2	89232	*Carthamus lanatus L., 1753*
CATMAR	89336	*Catapodium marinum (L.) C.E.Hubb., 1955*
CATRIG	89338	*Catapodium rigidum (L.) C.E.Hubb., 1953*
CENASP	89525	*Centaurea aspera L., 1753*
CENCA1	89542	*Centaurea calcitrapa L., 1753*
CENMEL	89639	*Centaurea melitensis L., 1753*
CENPAN	89659	*Centaurea paniculata L., 1753*
CENSOL	89710	*Centaurea solstitialis L., 1753*
CENERY	89840	*Centaurium erythraea Rafn, 1800*
CENTEN	89858	*Centaurium tenuiflorum (Hoffmanns. & Link) Fritsch, 1907*
CENCA2	89881	*Centranthus calcitrapae (L.) Dufr., 1811*
CERBRA	89979	*Cerastium brachypetalum Desp. ex Pers., 1805*
CERFON	90008	*Cerastium fontanum Baumg., 1816*
CERGLO	90017	*Cerastium glomeratum Thuill., 1799*
CERPUM	90076	*Cerastium pumilum Curtis, 1777*
CERSEM	90091	*Cerastium semidecandrum L., 1753*
CHEALB	90681	*Chenopodium album L., 1753*
CHEMUR	717138	*Chenopodiastrum murale (L.) S.Fuentes, Uotila & Borsch, 2012*
CHEVUL	90836	*Chenopodium vulvaria L., 1753*
CHOJUN	90954	*Chondrilla juncea L., 1753*
CIRARV	91289	*Cirsium arvense (L.) Scop., 1772*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
CIRMON	91369	*Cirsium monspessulanum (L.) Hill, 1768*
CLEFLA	91867	*Clematis flammula L., 1753*
CLINEP	91910	*Clinopodium nepeta (L.) Kuntze, 1891*
CONARV	92302	*Convolvulus arvensis L., 1753*
CONCAN	92308	*Convolvulus cantabrica L., 1753*
CORSAN	92501	*Cornus sanguinea L., 1753*
COTALT	92627	*Cota altissima (L.) J.Gay ex Guss., 1844*
CRATIL	92806	*Crassula tillaea Lest.-Garl., 1903*
CREBUR	93020	*Crepis bursifolia L., 1753*
CREFOE	93045	*Crepis foetida L., 1753*
CRESAN	93129	*Crepis sancta (L.) Bornm., 1913*
CREVES	93157	*Crepis vesicaria L., 1753*
CRUANG	93295	*Crucianella angustifolia L., 1753*
CYNDAC	93803	*Cynodon dactylon (L.) Pers., 1805*
CYNCRE	93828	*Cynoglossum creticum Mill., 1768*
CYNCRI	93860	*Cynosurus cristatus L., 1753*
CYNECH	93864	*Cynosurus echinatus L., 1753*
DACGLO	94207	*Dactylis glomerata L., 1753*
DATSTR	94489	*Datura stramonium L., 1753*
DAUCAR	94503	*Daucus carota L., 1753*
DESMED	94633	*Deschampsia media (Gouan) Roem. & Schult., 1817*
DIACAR	94717	*Dianthus caryophyllus L., 1753*
DIASAX	94818	*Dianthus saxicola Jord., 1852*
DIPMUR	95122	*Diplotaxis muralis (L.) DC., 1821*
DIPTEN	95136	*Diplotaxis tenuifolia (L.) DC., 1821*
DIPVIM	95141	*Diplotaxis viminea (L.) DC., 1821*
DIPFUL	95149	*Dipsacus fullonum L., 1753*
DITVIS	95187	*Dittrichia viscosa (L.) Greuter, 1973*
DORPEN	95279	*Dorycnium pentaphyllum Scop., 1772*
DRAVER	95372	*Draba verna L., 1753*
ECBELA	95662	*Ecballium elaterium (L.) A.Rich., 1824*
ECHASP	95741	*Echium asperrimum Lam., 1792*
ECHVUL	95793	*Echium vulgare L., 1753*
ELEACI	95889	*Eleocharis acicularis (L.) Roem. & Schult., 1817*
ELYINT	96034	*Elytrigia intermedia (Host) Nevski, 1933*
EQURAM	96539	*Equisetum ramosissimum Desf., 1799*
ERIBON	96746	*Erigeron bonariensis L., 1753*
ERICAN	96749	*Erigeron canadensis L., 1753*
EROCI1	96894	*Erodium ciconium (L.) L'Hér., 1789*
EROCI2	96895	*Erodium cicutarium (L.) L'Hér., 1789*
ERYCAM	97141	*Eryngium campestre L., 1753*
EUPCYP	97490	*Euphorbia cyparissias L., 1753*
EUPEXI	97511	*Euphorbia exigua L., 1753*
EUPFAL	97513	*Euphorbia falcata L., 1753*
EUPHEL	97537	*Euphorbia helioscopia L., 1753*
EUPPEP	97609	*Euphorbia peplus L., 1753*
EUPSEG	97660	*Euphorbia seguieriana Neck., 1770*
EUPSER	97667	*Euphorbia serrata L., 1753*
EUPSUL	97680	*Euphorbia sulcata Lens ex Loisel., 1828*
FESCIN	98147	*Festuca cinerea Vill., 1786*
FILGER	98681	*Filago germanica L., 1763*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
FILLUT	98687	*Filago lutescens Jord., 1846*
FILPYG	98698	*Filago pygmaea L., 1753*
FILPYR	98699	*Filago pyramidata L., 1753*
FOEVUL	98756	*Foeniculum vulgare Mill., 1768*
FUMERI	99015	*Fumana ericifolia Wallr., 1840*
FUMPRO	99028	*Fumana procumbens (Dunal) Gren. & Godr., 1847*
FUMTHY	99032	*Fumana thymifolia (L.) Spach ex Webb, 1838*
FUMDEN	99072	*Fumaria densiflora DC., 1813*
FUMOFF	99108	*Fumaria officinalis L., 1753*
GALTOM	99224	*Galactites tomentosus Moench, 1794*
GALALB	99366	*Galium album Mill., 1768*
GALAPA	99373	*Galium aparine L., 1753*
GALCOR	99406	*Galium corrudifolium Vill., 1779*
GALDIV	99414	*Galium divaricatum Pourr. ex Lam., 1788*
GALMUR	99479	*Galium murale (L.) All., 1785*
GALPAR	99496	*Galium parisiense L., 1753*
GALVER	99582	*Galium verum L., 1753*
GASVEN	99668	*Gastridium ventricosum (Gouan) Schinz & Thell., 1913*
GER	192773	*Geranium L., 1753 (G. molle + G. rotundifolium)*
GERDIS	100052	*Geranium dissectum L., 1755*
GERPUR	100132	*Geranium purpureum Vill., 1786*
HAICYL	100710	*Hainardia cylindrica (Willd.) Greuter, 1967*
HEDHEL	100787	*Hedera helix L., 1753*
HEDRHA	100813	*Hedypnois rhagadioloides (L.) F.W.Schmidt, 1795*
HELAPE	100896	*Helianthemum apenninum (L.) Mill., 1768*
HELHIR	100930	*Helianthemum hirtum (L.) Mill., 1768*
HELSAL	100983	*Helianthemum salicifolium (L.) Mill., 1768*
HELBRO	717222	*Helictochloa bromoides (Gouan) Romero Zarco, 2011*
HELEUR	101144	*Heliotropium europaeum L., 1753*
HELECH	101210	*Helminthotheca echioides (L.) Holub, 1973*
HERCIN	101405	*Herniaria cinerea DC., 1815*
HERGLA	101411	*Herniaria glabra L., 1753*
HIPBIF	102840	*Hippocrepis biflora Spreng., 1815*
HIPCIL	102841	*Hippocrepis ciliata Willd., 1808*
HIRINC	102876	*Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss., 1847*
HOLLAN	102900	*Holcus lanatus L., 1753*
HORMAR	102968	*Hordeum marinum Huds., 1778*
HORMUR	102974	*Hordeum murinum L., 1753*
HORPET	103019	*Hornungia petraea (L.) Rchb., 1838*
HYOALB	103178	*Hyoscyamus albus L., 1753*
HYONIG	103185	*Hyoscyamus niger L., 1753*
HYPPER	103316	*Hypericum perforatum L., 1753*
HYPTOM	103330	*Hypericum tomentosum L., 1753*
HYP	193519	*Hypochaeris L., 1753 (H. glabra + H. radicata)*
HYPACH	103352	*Hypochaeris achyrophorus L., 1753*
HYSOFF	103406	*Hyssopus officinalis L., 1753*
IRILUT	103749	*Iris lutescens Lam., 1789*
ISOCER	103857	*Isolepis cernua (Vahl) Roem. & Schult., 1817*
ISOSET	103898	*Isolepis setacea (L.) R.Br., 1810*
JUNART	104126	*Juncus articulatus L., 1753*
JUNBUF	104144	*Juncus bufonius L., 1753*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
JUNINF	104214	*Juncus inflexus L., 1753*
JUNMAR	104246	*Juncus maritimus Lam., 1794*
JUNPYG	104302	*Juncus pygmaeus Rich. ex Thuill., 1799*
KENSER	104457	*Kengia serotina (L.) Packer, 1960*
KICELA	104502	*Kickxia elatine (L.) Dumort., 1827*
KOEVAL	104680	*Koeleria vallesiana (Honck.) Gaudin, 1808*
LACSER	104775	*Lactuca serriola L., 1756*
LAGOVA	104841	*Lagurus ovatus L., 1753*
LAMAMP	104855	*Lamium amplexicaule L., 1753*
LATHIR	105201	*Lathyrus hirsutus L., 1753*
LATNIS	105232	*Lathyrus nissolia L., 1753*
LATSAX	129299	*Vicia saxatilis (Vent.) Tropea, 1907*
LAVLAT	105312	*Lavandula latifolia Medik., 1784*
LEOHIS	105502	*Leontodon hispidus L., 1753*
LEOSAX	105521	*Leontodon saxatilis Lam., 1779*
LEOTUB	105529	*Leontodon tuberosus L., 1753*
LEPDRA	105621	*Lepidium draba L., 1753*
LEPGRA	105628	*Lepidium graminifolium L., 1759*
LINARV	106150	*Linaria arvensis (L.) Desf., 1799*
LINPEL	106201	*Linaria pelisseriana (L.) Mill., 1768*
LINNAR	106320	*Linum narbonense L., 1753*
LINSTR	106342	*Linum strictum L., 1753*
LINTRI	106347	*Linum trigynum L., 1753*
LINUSI	106349	*Linum usitatissimum L., 1753*
LOBMAR	106439	*Lobularia maritima (L.) Desv., 1815*
LOGGAL	106449	*Logfia gallica (L.) Coss. & Germ., 1843*
LOGMIN	106451	*Logfia minima (Sm.) Dumort., 1827*
LOLPER	106499	*Lolium perenne L., 1753*
LOLRIG	106507	*Lolium rigidum Gaudin, 1811*
LOMSTE	106536	*Lomelosia stellata (L.) Raf., 1838*
LOTCOR	106653	*Lotus corniculatus L., 1753*
LOTMAR	106685	*Lotus maritimus L., 1753*
LOTPED	106698	*Lotus pedunculatus Cav., 1793*
LYSARV	610909	*Lysimachia arvensis (L.) U.Manns & Anderb., 2009*
LYSLIN	107066	*Lysimachia linum-stellatum L., 1753*
LYTHYS	107106	*Lythrum hyssopifolia L., 1753*
MALCRE	107243	*Malva cretica Cav., 1786*
MALNIC	107286	*Malva nicaeensis All., 1785*
MALSYL	107318	*Malva sylvestris L., 1753*
MARVUL	107397	*Marrubium vulgare L., 1753*
MED	194515	*Medicago L., 1753*
MEDDIS	107605	*Medicago disciformis DC., 1813*
MEDLUP	107649	*Medicago lupulina L., 1753*
MEDMIN	107658	*Medicago minima (L.) L., 1754*
MEDMON	107662	*Medicago monspeliaca (L.) Trautv., 1841*
MEDORB	107677	*Medicago orbicularis (L.) Bartal., 1776*
MEDPOL	107689	*Medicago polymorpha L., 1753*
MEDPRA	107692	*Medicago praecox DC., 1813*
MEDRIG	107706	*Medicago rigidula (L.) All., 1785*
MEDSAT	107711	*Medicago sativa L., 1753*
MEDTRU	107739	*Medicago truncatula Gaertn., 1791*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
MELCIL	107851	*Melica ciliata L., 1753*
MELOFF	788839	*Trigonella officinalis (L.) Coulot & Rabaute, 2013*
MENPUL	108138	*Mentha pulegium L., 1753*
MERANN	108351	*Mercurialis annua L., 1753*
MIBMIN	108477	*Mibora minima (L.) Desv., 1818*
MINHYB	108597	*Minuartia hybrida (Vill.) Schischk., 1936*
MYORAM	109084	*Myosotis ramosissima Rochel, 1814*
NARSAL	109346	*Narduroides salzmannii (Boiss.) Rouy, 1913*
NEAAPU	109465	*Neatostema apulum (L.) I.M.Johnst., 1953*
ONOCAP	110110	*Onobrychis caput-galli (L.) Lam., 1779*
ONOMIN	110205	*Ononis minutissima L., 1753*
ONOSPI	110236	*Ononis spinosa L., 1753*
ONOILL	110260	*Onopordum illyricum L., 1753*
OPHVUL	110313	*Ophioglossum vulgatum L., 1753*
OPHSPE	110473	*Ophrys speculum Link, 1799*
OSYALB	111840	*Osyris alba L., 1753*
PALSPI	112065	*Pallenis spinosa (L.) Cass., 1825*
PAPRHO	112355	*Papaver rhoeas L., 1753*
PARINC	112397	*Parapholis incurva (L.) C.E.Hubb., 1946*
PARCHE	112403	*Pardoglossum cheirifolium (L.) Barbier & Mathez, 1973*
PAROFF	112413	*Parietaria officinalis L., 1753*
PARARG	112429	*Paronychia argentea Lam., 1779*
PETPRO	112808	*Petrorhagia prolifera (L.) P.W.Ball & Heywood, 1964*
PHIANG	113142	*Phillyrea angustifolia L., 1753*
PHLNOD	113212	*Phleum nodosum L., 1759*
PHLPRA	113221	*Phleum pratense L., 1753*
PHLLYC	113243	*Phlomis lychnitis L., 1753*
PILOFF	113525	*Pilosella officinarum F.W.Schultz & Sch.Bip., 1862*
PLAAFR	113804	*Plantago afra L., 1762*
PLABEL	113816	*Plantago bellardii All., 1785*
PLAHOL	113874	*Plantago holosteum Scop., 1771*
PLALAG	113889	*Plantago lagopus L., 1753*
PLALAN	113893	*Plantago lanceolata L., 1753*
PLAWEL	113994	*Plantago weldenii Rchb., 1831*
POAANN	114114	*Poa annua L., 1753*
POABUL	114136	*Poa bulbosa L., 1753*
POATRI	114416	*Poa trivialis L., 1753*
PODLAC	114468	*Podospermum laciniatum (L.) DC., 1805*
POLTET	114517	*Polycarpon tetraphyllum (L.) L., 1759*
POLMON	114569	*Polygala monspeliaca L., 1753*
POLVUL	114595	*Polygala vulgaris L., 1753*
POLAVI	114658	*Polygonum aviculare L., 1753*
POLRAI	114844	*Polygonum raii Bab., 1836*
POTREP	115624	*Potentilla reptans L., 1753*
POTSAN	115789	*Poterium sanguisorba L., 1753*
PROAUT	115975	*Prospero autumnale (L.) Speta, 1982*
PRULAC	115998	*Prunella laciniata (L.) L., 1763*
PRUVUL	116012	*Prunella vulgaris L., 1753*
PSIINC	116225	*Psilurus incurvus (Gouan) Schinz & Thell., 1913*
PULDYS	116392	*Pulicaria dysenterica (L.) Bernh., 1800*
RANBUL	116952	*Ranunculus bulbosus L., 1753*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
RANPAL	117151	*Ranunculus paludosus Poir., 1789*
RANSAR	117221	*Ranunculus sardous Crantz, 1763*
RAPRUG	117393	*Rapistrum rugosum (L.) All., 1785*
REIPIC	117426	*Reichardia picroides (L.) Roth, 1787*
RESPHY	117469	*Reseda phyteuma L., 1753*
ROMCOL	117891	*Romulea columnae Sebast. & Mauri, 1818*
ROSCRI	118872	*Rostraria cristata (L.) Tzvelev, 1971*
RUBULM	119373	*Rubus ulmifolius Schott, 1818*
RUMCRI	119473	*Rumex crispus L., 1753*
RUMOBT	119550	*Rumex obtusifolius L., 1753*
RUMPUL	119569	*Rumex pulcher L., 1753*
RUTMON	119722	*Ruta montana (L.) L., 1756*
SAGAPE	119780	*Sagina apetala Ard., 1763*
SALVER	120700	*Salvia verbenaca L., 1753*
SCAATR	121316	*Scabiosa atropurpurea L., 1753*
SCATRI	121414	*Scabiosa triandra L., 1753*
SCAAUS	121430	*Scandix australis L., 1753*
SCHPRA	121479	*Schedonorus pratensis (Huds.) P.Beauv., 1812*
SCHNIG	121581	*Schoenus nigricans L., 1753*
SCIHOL	121673	*Scirpoides holoschoenus (L.) Soják, 1972*
SCOHIS	121901	*Scolymus hispanicus L., 1753*
SCOMUR	121926	*Scorpiurus muricatus L., 1753*
SCOSUB	121929	*Scorpiurus subvillosus L., 1753*
SEDACR	122101	*Sedum acre L., 1753*
SEDCAE	122136	*Sedum caespitosum (Cav.) DC., 1828*
SENVUL	122745	*Senecio vulgaris L., 1753*
SERTIN	122971	*Serratula tinctoria L., 1753*
SES	197619	*Seseli L., 1753 (S. tortuosum + S. montanum)*
SHEARV	123164	*Sherardia arvensis L., 1753*
SIDROM	123325	*Sideritis romana L., 1753*
SILCON	123448	*Silene conica L., 1753*
SILGAL	123485	*Silene gallica L., 1753*
SILVUL	123683	*Silene vulgaris (Moench) Garcke, 1869*
SILMAR	123705	*Silybum marianum (L.) Gaertn., 1791*
SINARV	123713	*Sinapis arvensis L., 1753*
SISIRI	123841	*Sisymbrium irio L., 1753*
SISOFF	123863	*Sisymbrium officinale (L.) Scop., 1772*
SMYOLU	124003	*Smyrnium olusatrum L., 1753*
SOLNIG	124080	*Solanum nigrum L., 1753*
SONASP	124233	*Sonchus asper (L.) Hill, 1769*
SONBUL	611481	*Sonchus bulbosus (L.) N.Kilian & Greuter, 2003*
SONOLE	124261	*Sonchus oleraceus L., 1753*
SONTEN	124278	*Sonchus tenerrimus L., 1753*
SPEPEN	124519	*Spergula pentandra L., 1753*
SPERUB	124528	*Spergula rubra (L.) D.Dietr., 1840*
STEPAL	125023	*Stellaria pallida (Dumort.) Piré, 1863*
STICAP	125135	*Stipa capillata L., 1762*
TAECAP	125397	*Taeniatherum caput-medusae (L.) Nevski, 1934*
TAR	198226	*Taraxacum F.H.Wigg.*
TARAUT	125514	*Taraxacum autumnale Castagne, 1845*
TEUCHA	125981	*Teucrium chamaedrys L., 1753*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
TEUPOL	126019	*Teucrium polium L., 1753*
THYVUL	126582	*Thymus vulgaris L., 1753*
TOLBAR	126822	*Tolpis umbellata Bertol., 1803*
TORLEP	126861	*Torilis leptophylla (L.) Rchb.f., 1867*
TORNOD	126865	*Torilis nodosa (L.) Gaertn., 1788*
TRA	198548	*Tragopogon L., 1753*
TRAPOR	127028	*Tragopogon porrifolius L., 1753*
TRITER	127131	*Tribulus terrestris L., 1753*
TRI	198631	*Trifolium L., 1753*
TRIANG	127223	*Trifolium angustifolium L., 1753*
TRIARV	127230	*Trifolium arvense L., 1753*
TRICAM	127259	*Trifolium campestre Schreb., 1804*
TRICHE	127269	*Trifolium cherleri L., 1755*
TRIFRA	127314	*Trifolium fragiferum L., 1753*
TRIGLO	127326	*Trifolium glomeratum L., 1753*
TRILAP	127361	*Trifolium lappaceum L., 1753*
TRINIG	127402	*Trifolium nigrescens Viv., 1808*
TRIPRA	127439	*Trifolium pratense L., 1753*
TRISCA	127470	*Trifolium scabrum L., 1753*
TRISQU	160269	*Trifolium squamosum L., 1759*
TRISTE	127491	*Trifolium stellatum L., 1753*
TRISUB	127498	*Trifolium subterraneum L., 1753*
TRISUF	127500	*Trifolium suffocatum L., 1771*
TRITOM	127506	*Trifolium tomentosum L., 1753*
TRIMAR	127546	*Triglochin maritima L., 1753*
TUBGUT	127901	*Tuberaria guttata (L.) Fourr., 1868*
TYRLEU	128104	*Tyrimnus leucographus (L.) Cass., 1826*
ULMMIN	128175	*Ulmus minor Mill., 1768*
URODAL	128255	*Urospermum dalechampii (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, 1795*
UROPIC	128256	*Urospermum picroides (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, 1795*
URTDIO	128268	*Urtica dioica L., 1753*
URTPIL	128291	*Urtica pilulifera L., 1753*
URTURE	128298	*Urtica urens L., 1753*
VALMUR	128367	*Valantia muralis L., 1753*
VALCOR	128462	*Valerianella coronata (L.) DC., 1805*
VALDIS	128468	*Valerianella discoidea (L.) Loisel., 1810*
VALLOC	128476	*Valerianella locusta (L.) Laterr., 1821*
VALMIC	128479	*Valerianella microcarpa Loisel., 1810*
VERSIN	128651	*Verbascum sinuatum L., 1753*
VERTHA	128660	*Verbascum thapsus L., 1753*
VEROFF	128754	*Verbena officinalis L., 1753*
VERANA	128792	*Veronica anagallis-aquatica L., 1753*
VERARV	128801	*Veronica arvensis L., 1753*
VERPOL	128963	*Veronica polita Fr., 1819*
VICAMP	717696	*Vicia amphicarpa L., 1763*
VICANG	129109	*Vicia angustifolia L., 1759*
VICSAT	129298	*Vicia sativa L., 1753*
VICTET	97128	*Ervum tetraspermum L., 1753*
VICVIL	129340	*Vicia villosa Roth, 1793*
SILLAT	129904	*Viscaria vulgaris Bernh., 1800*
VITVIN	129968	*Vitis vinifera L., 1753*

ABREV.	CD_REF*	NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8)
VULCIL	129999	*Vulpia ciliata Dumort., 1824*
VULMYU	130028	*Vulpia myuros (L.) C.C.Gmel., 1805*
VULUNI	130046	*Vulpia unilateralis (L.) Stace, 1978*
XANSPI	130491	*Xanthium spinosum L., 1753*

ABREV. : Abréviation utilisée, notamment dans les graphiques.
** : code de référence du nom valide de référence du taxon selon TAXREF V8 (Gargominy O. et al., 2014).*

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES
SCIENCES DE LA VIE ET DE LA TERRE

DOUARRE MARIE

REVISITER LES RELEVÉS PHYTOSOCIOLOGIQUES ANCIENS POUR ANALYSER LA DYNAMIQUE DES PELOUSES SÈCHES MÉDITERRANÉENNES

SOUTENU LE 3 DÉCEMBRE 2018

RÉSUMÉ

Dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, Sud-est de la France), les pelouses sèches méditerranéennes sub-steppiques (le coussoul) représentent un habitat originel traditionnellement pâturé depuis le Néolithique et d'un très grand intérêt patrimonial. D'importantes opérations de restauration écologique de ces pelouses ont été menées, en utilisant comme habitat de référence les communautés végétales, considérées comme témoins « non perturbés ». La question néanmoins se pose du caractère naturel et inchangé de ces communautés, qui ont pu subir les effets des changements globaux climatiques et/ou d'usages pastoraux. L'enjeu est ici de savoir si ces végétations sont restées stables depuis qu'elles sont étudiées et sinon, de comprendre les dynamiques mesurées. Afin d'identifier d'éventuelles trajectoires de cette communauté, nous avons revisité des inventaires botaniques anciens (relevés phytosociologiques) réalisés depuis la seconde moitié du XXème siècle. La méthode de rééchantillonnage de relevés anciens est une méthode alternative de l'approche par chronoséquence pour étudier les trajectoires des communautés végétales à long-terme sans prendre le risque de confondre l'espace avec le temps. Les données historiques et récentes sur la végétation de la plaine de Crau sont compilées à partir d'articles, mémoires, thèses et de relevés déjà saisis dans des bases de données. La campagne de rééchantillonnage a été réalisée aux printemps 2015 et 2016 aux endroits les plus proches de ceux indiqués dans les anciens relevés selon une méthode standardisée. Les résultats suggèrent notamment des changements dans la composition floristique avec un enrichissement en espèces nitrophiles et rudérales. Ces changements pourraient s'expliquer par des dépôts atmosphériques azotés ou des changements de pratiques pastorales. En projetant les relevés réalisés le long du gradient de végétation observable autour des bergeries, la part de variation de composition floristique expliquée par l'évolution des pratiques pastorales semble plus importante que celle attribuable aux retombées azotées.

MOTS-CLÉS : changements globaux, pelouses sèches sub-steppiques, restauration écologique, communauté végétale de référence, relevés historiques, rééchantillonnage, phytosociologie, pastoralisme