



HAL
open science

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

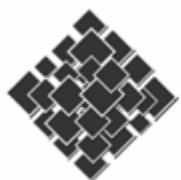
HAL Id: hal-01999067

<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.



École Pratique
des Hautes Études



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 CEFÉ, 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 MOLLIEUX, 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 |
| <i>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 ..</i> | <i>52</i> |
| 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 TRAITES 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 TRAITES POUR LA LDMC, 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 coussoul¹) 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 connaît 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 XX^{ème} 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).

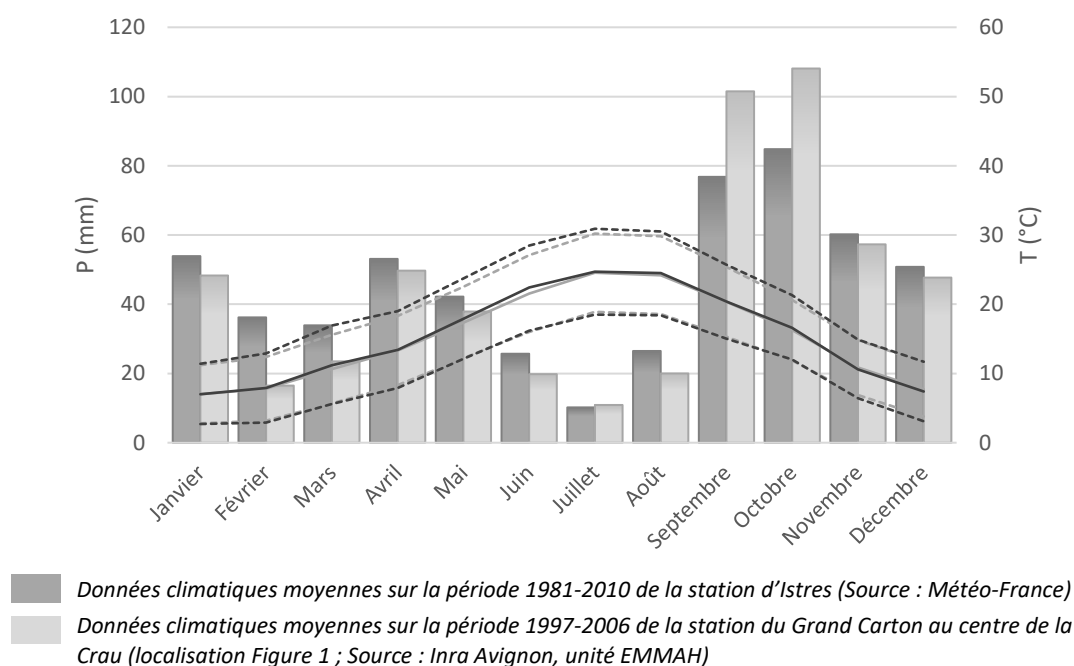


Figure 2 – Diagramme ombrothermique de la Crau

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 XX^{ème} 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 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ depuis 2010 (source Air PACA). En dessous de 20 $\mu\text{g}/\text{m}^3$, 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 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ certaines années. A titre de comparaison, la teneur annuelle de dioxyde d'azote à Marseille est proche de 50 $\mu\text{g}/\text{m}^3$. 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 $\mu\text{g}/\text{m}^3$ et 12,1 $\mu\text{g}/\text{m}^3$.

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 XX^{ème} siècle (Fig. 3 et 4).

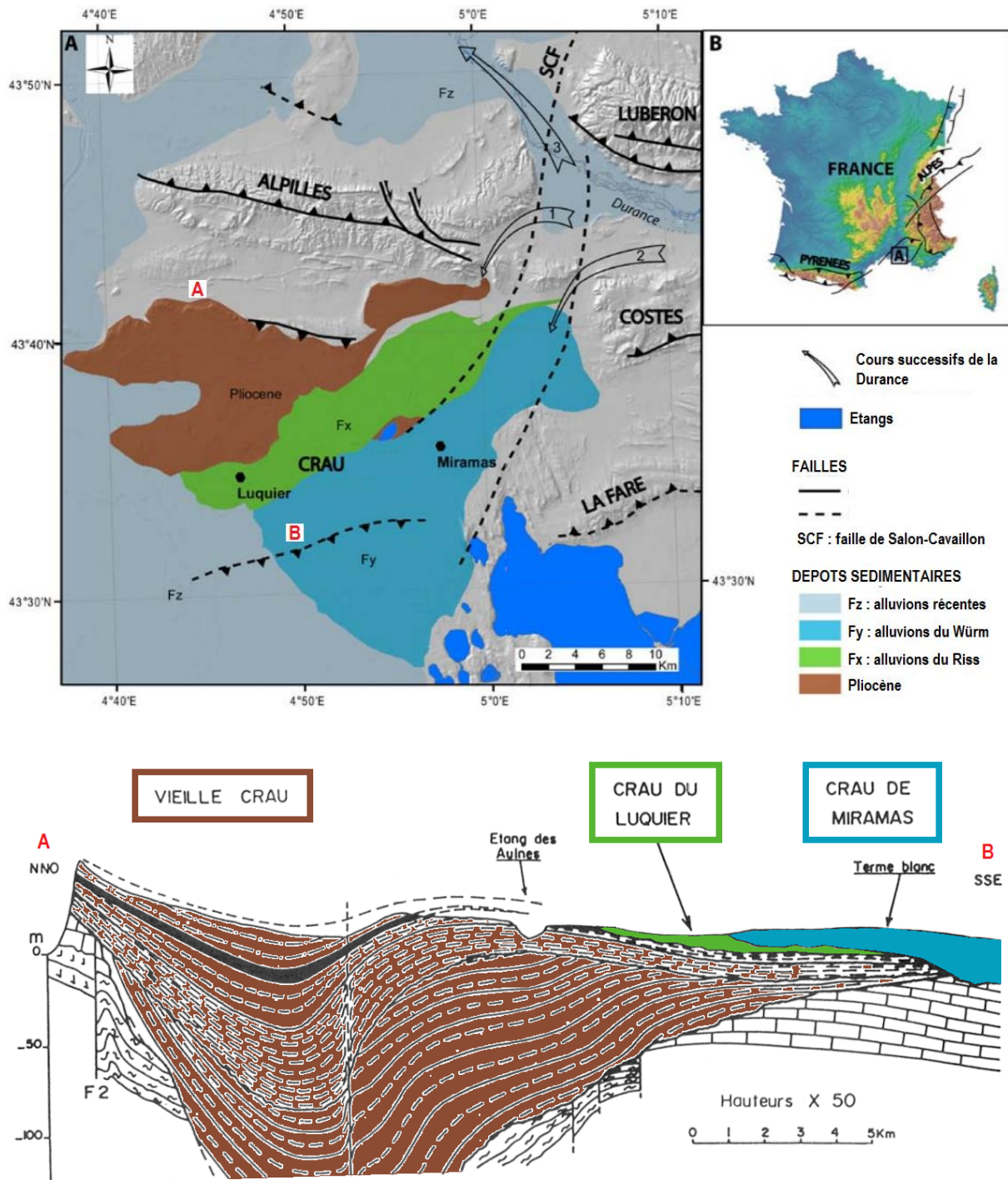


Figure 4 – Éléments morpho-géologiques de la Crau (Source : d'après Mollieux, 2011 et Colomb., 1986, modifiés)

1.2.4 Le sol

Les sols de la Crau sont des fersols 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).

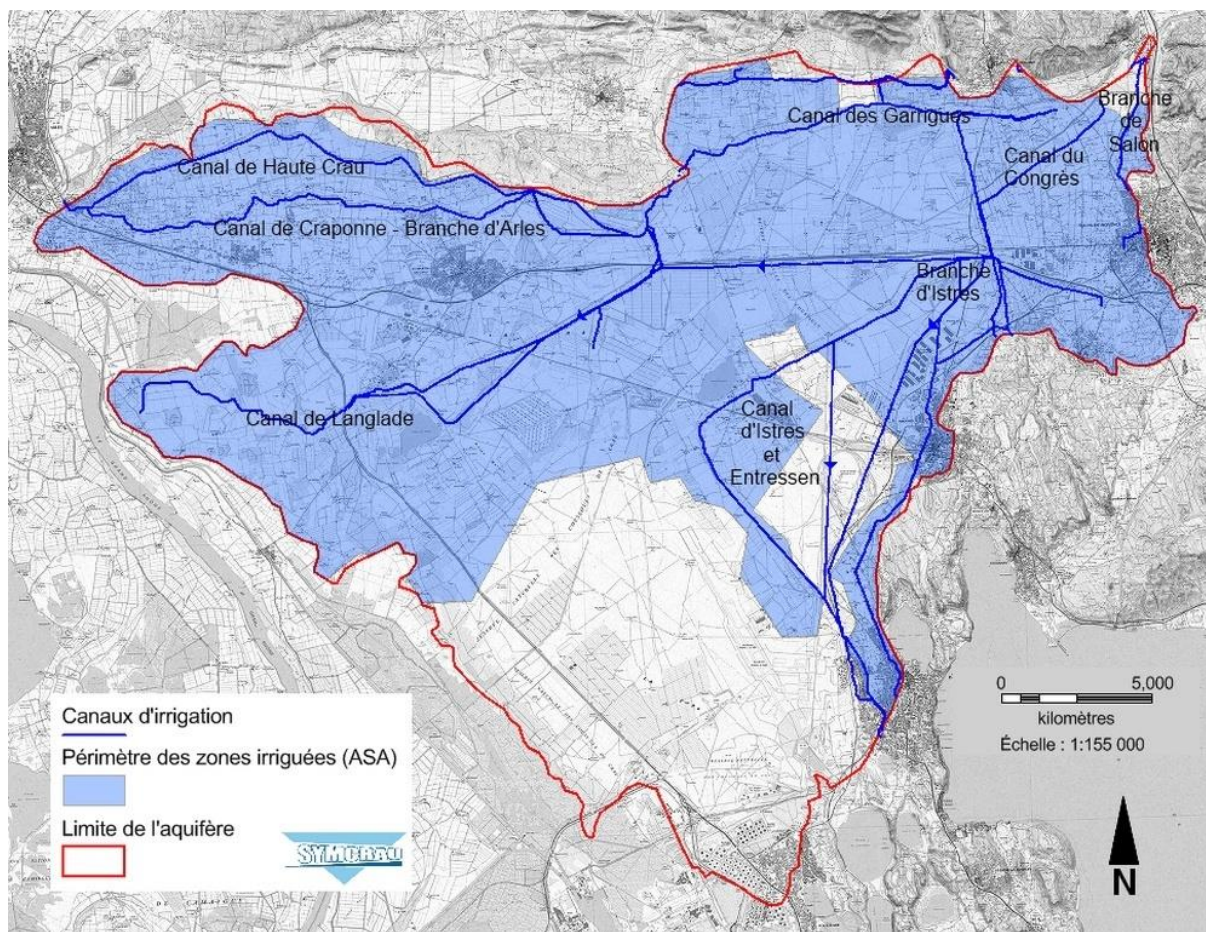


Figure 5 – Principaux canaux d'irrigation et prairies irriguées en plaine de Crau (Source : SymCrau)

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.

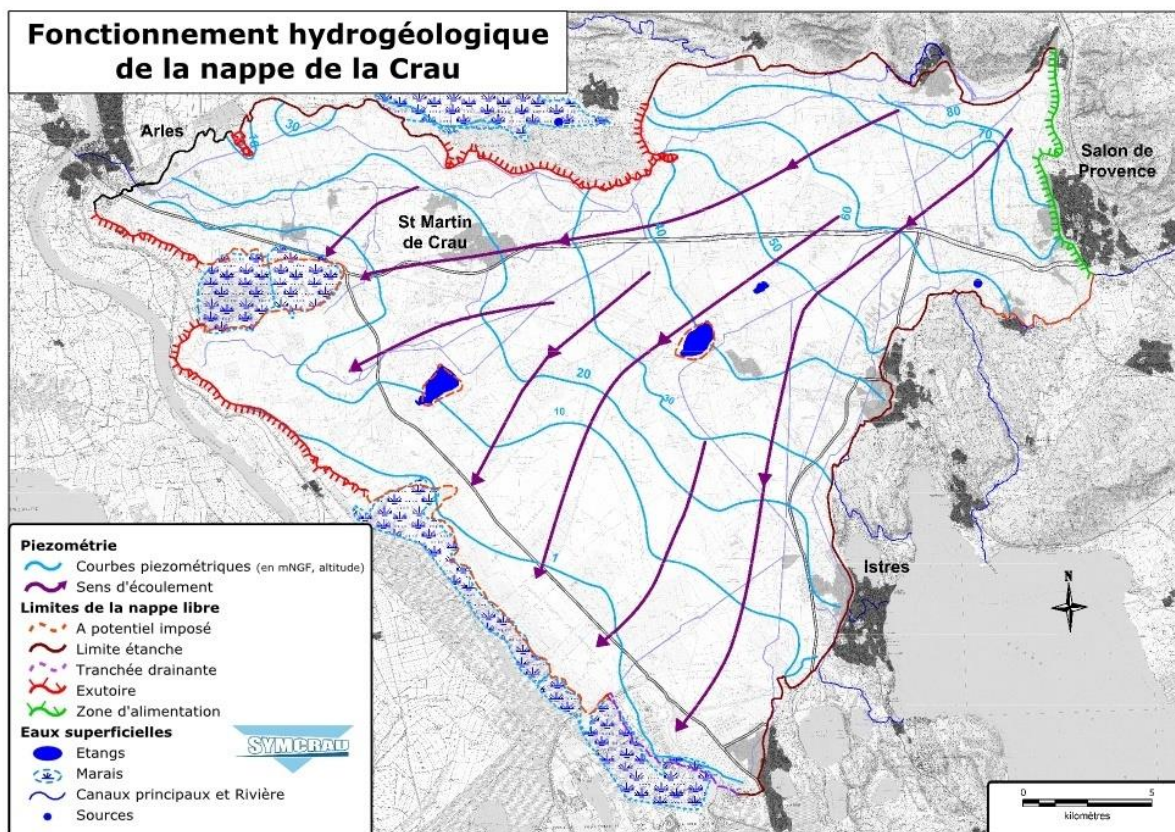


Figure 6 – Éléments de fonctionnement hydrogéologique de la nappe de Crau (Source : SymCrau)

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 BC²) : 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 AD³) : 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 monostate.

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 XVIII^{ème} 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 XVI^{ème} 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 coustières⁴ 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 apparues (*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 XX^{ème} siècle. Ce sont en effet ces pelouses qui servent de référence aux opérations de restauration écologique menées en Crau depuis le début du XXI^{ème} 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).

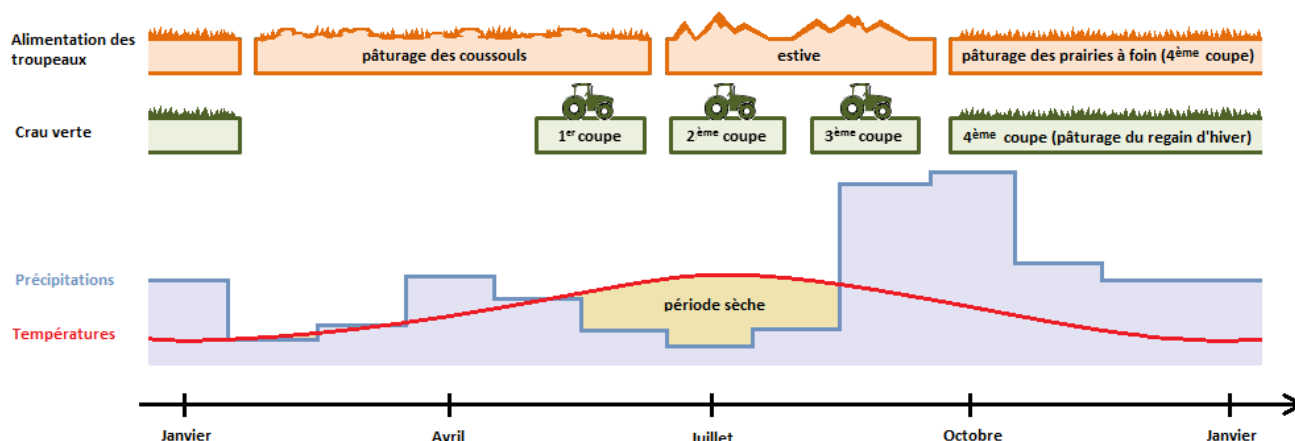


Figure 7 – Système d'alimentation des ovins en Crau : pastoralisme - Foin de Crau et estives (d'après Beltrando., 2015 et Fabre, 1997 modifiés)

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 agnelier 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 – II^{ème} 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.
- **II^{ème} – mi-V^{ème} s.** : abandon de certaines bergeries.
- **mi-V^{ème}** : 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-V^{ème} 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 – XX^{ème} 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 XIX^{ème} 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 proportions très variables et sont intimement imbriqués dans les coussouls « **panachés** ». Dans la Figure 9, le « panaché 2 » se distingue du « panaché 1 » par un plus grand recouvrement de Brachypode.

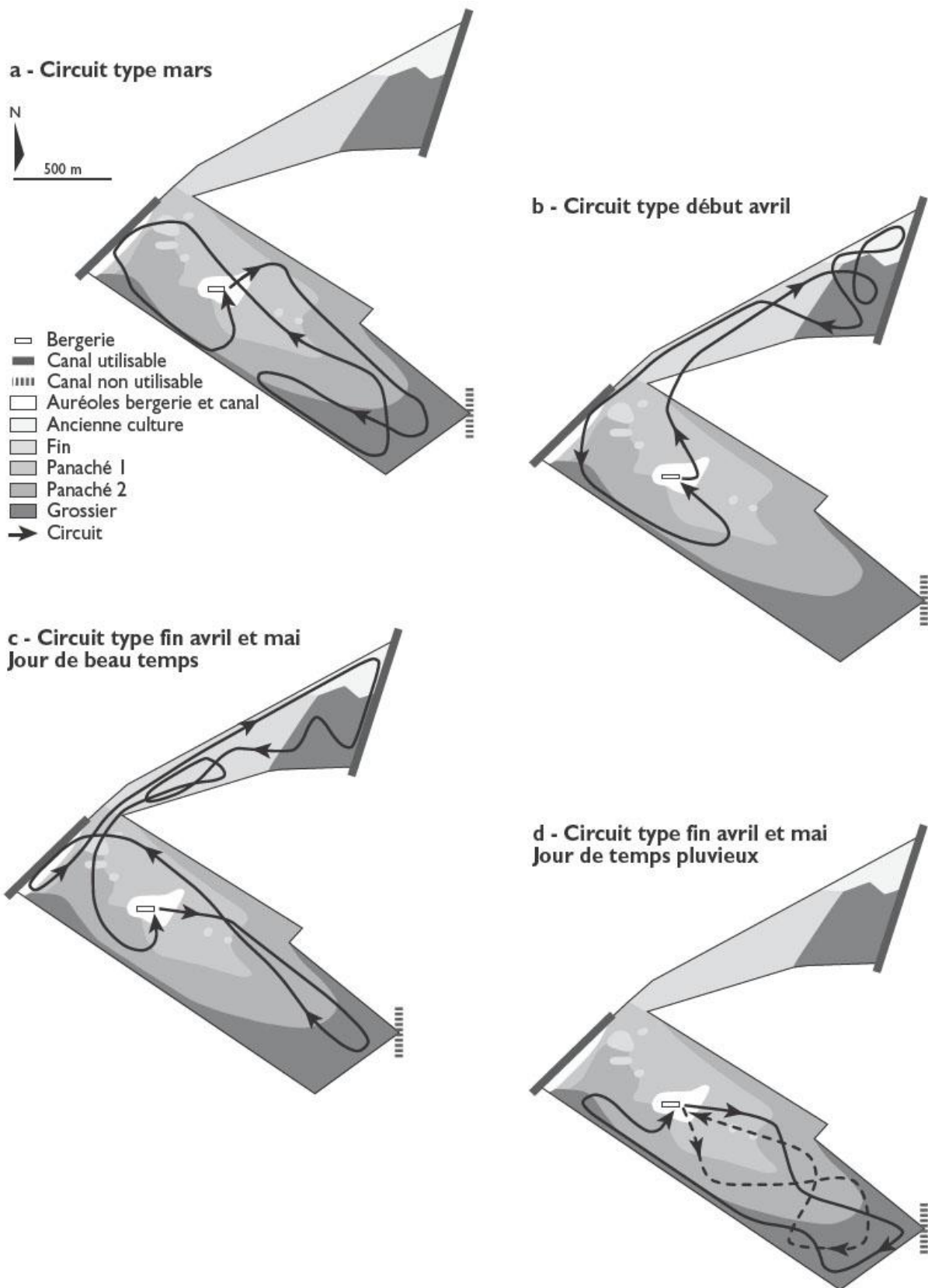


Figure 9 – Circuits types de printemps sur le coussoul de l’Opéra (Fabre, 2002 modifié par DUREAU R. et BONNEFON O., 2010)

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 6220-5⁵, CB 34.512⁶, EUNIS E1.312⁷). 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 | <i>Kengia serotina subsp. serotina</i> | Cleistogène tardif | PR |
| 717570 | <i>Stipella capensis</i> | Plumet du Cap | PR, DS |
| 84343 | <i>Asphodelus ayardii</i> | Asphodèle d'Ayard | LRN(LC), DS |
| 86883 | <i>Bufonia tenuifolia</i> | Buffonie à petites feuilles | LRN(NT) |
| 136790 | <i>Hyssopus officinalis subsp. canescens</i> | Hyssope blanchâtre | |
| 123231 | <i>Sideritis endressii</i> | Crapaudine d'Endres | |
| 125397 | <i>Taeniatherum caput-medusae</i> | Taéniathérum tête-de-méduse | DS |
| 92331 | <i>Convolvulus lineatus</i> | 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., CHAVALDRET-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 XVI^{ème} 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 pycnocephalus* et *C. tenuiflorus*, *Geranium molle* et *G. rotundifolia*, *Hyochoeris radicata* et *H. glabra*. Ces paires d'espèces proches ont été regroupées (*Geranium sp.*, *Hypochoeris 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., RITSCHER 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. <i>Rev. Gén. Bot.</i> 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 (m ²) | - | 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-BI | 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 m ² (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 identifiée pour l'*Asphodeletum fistulosii*) 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).

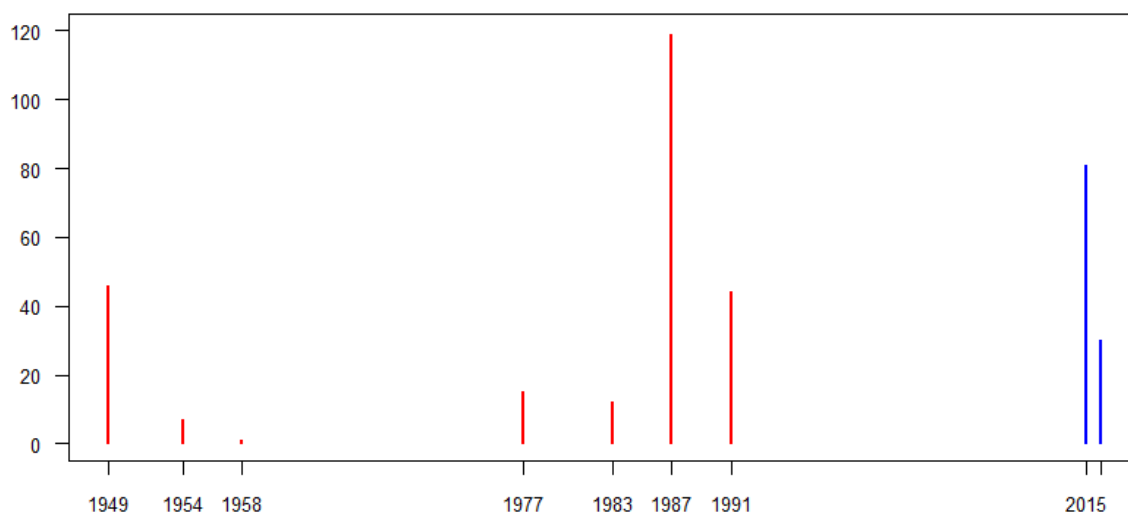
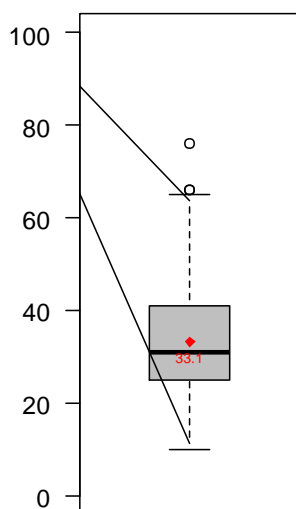


Figure 11 – Nombre de relevés phytosociologiques réalisés et exploités dans cette étude dans les coussouls de la plaine de Crau entre 1949 et 2016

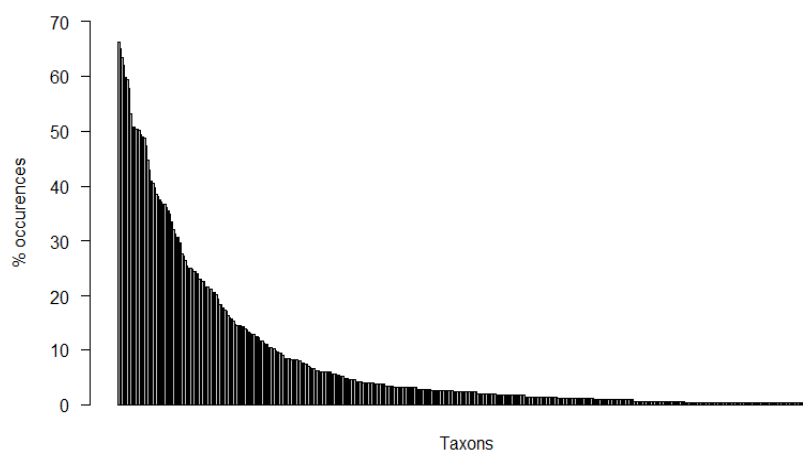
Les relevés phytosociologiques en Crau ayant fait l'objet de rapports ou publications ont été fait sur les périodes 1949-1958 puis 1977-1991, en nombre fortement variable. Aucun relevé phytosociologique dans les coussouls n'a été publié dans des revues accessibles entre 1960 et 1975 ni depuis 1991 (Figure 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 |
| <i>Dont relevés anciens (1954-1991)</i> | <i>244</i> |
| <i>Dont relevés récents (2015-2016)</i> | <i>111</i> |
| 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.

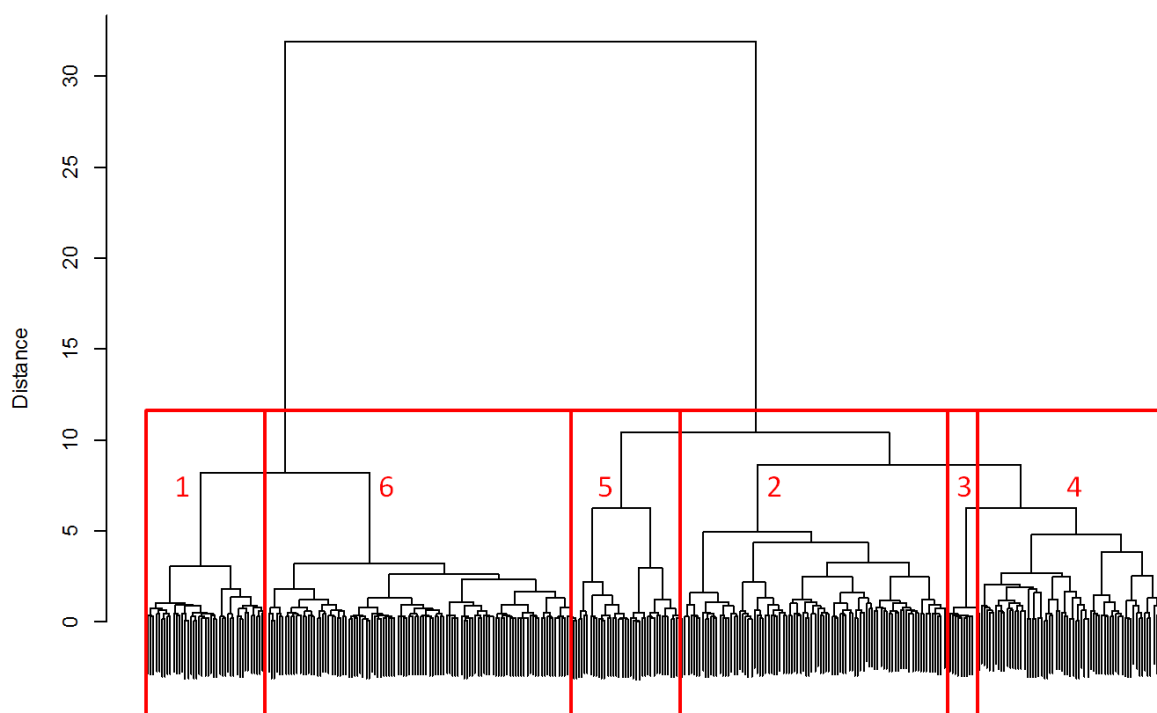


Figure 13 – Classification des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls et autres végétations de Crau entre 1949 et 2016 [fonction hclust (*, « ward.D »)]

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 que 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.

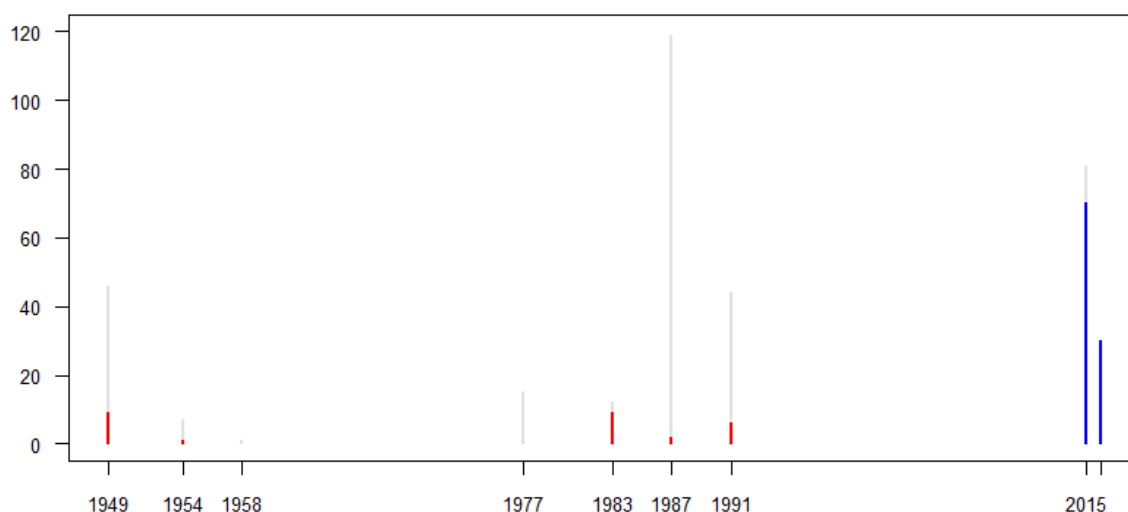


Figure 14 – Nombre de relevés par année avant (en gris) et après (en rouge et bleu) recentrage du jeu de données des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

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.

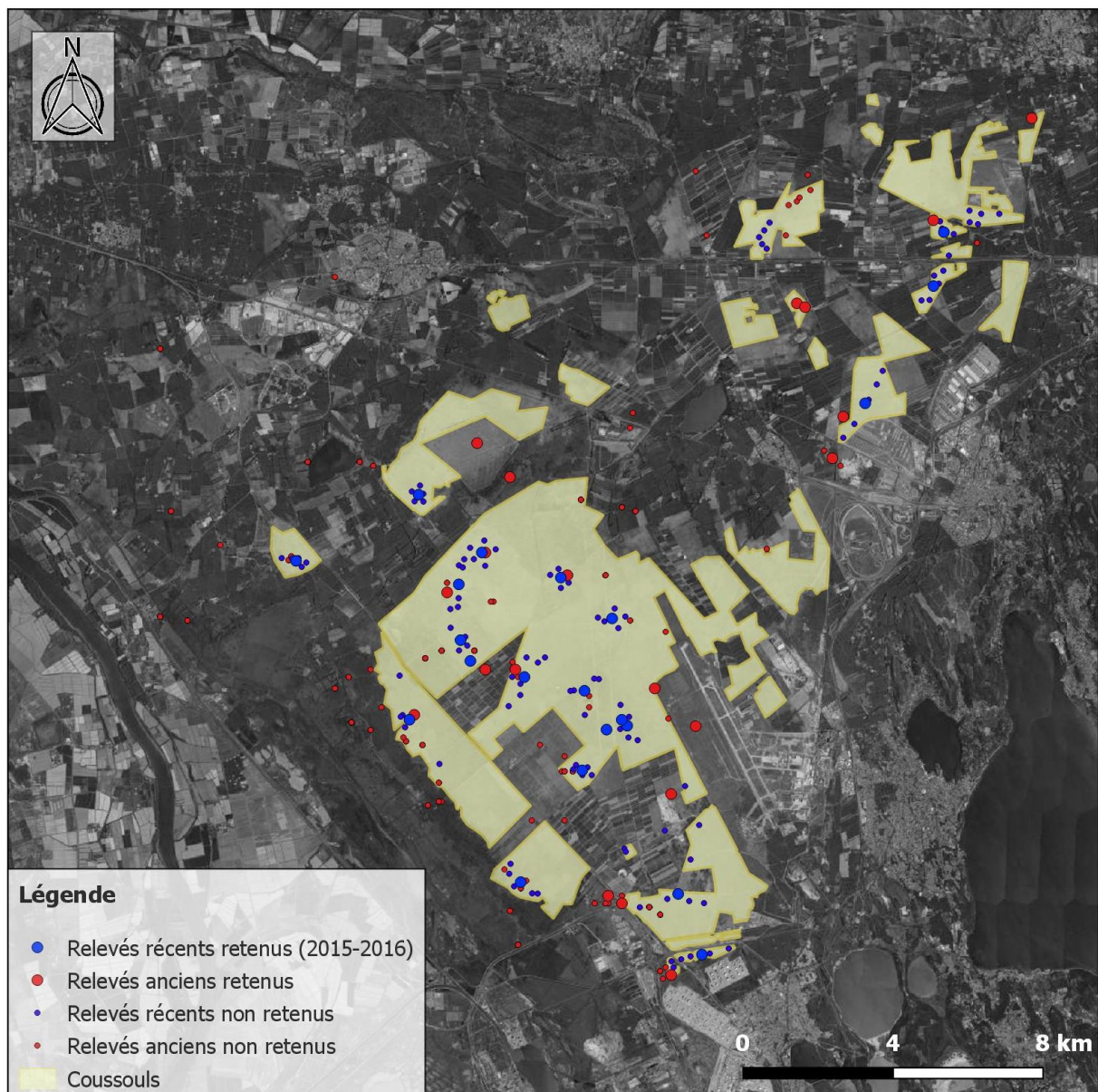
Tableau 9 – Statistiques descriptives de base du jeu de données recentré des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

| | Avant recentrage | Après recentrage |
|--|------------------|------------------|
| Nombre de relevés | 355 | 127 |
| <i>Dont relevés anciens (1954-1991)</i> | 244 | 27 |
| <i>Dont relevés récents (2015-2016)</i> | 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

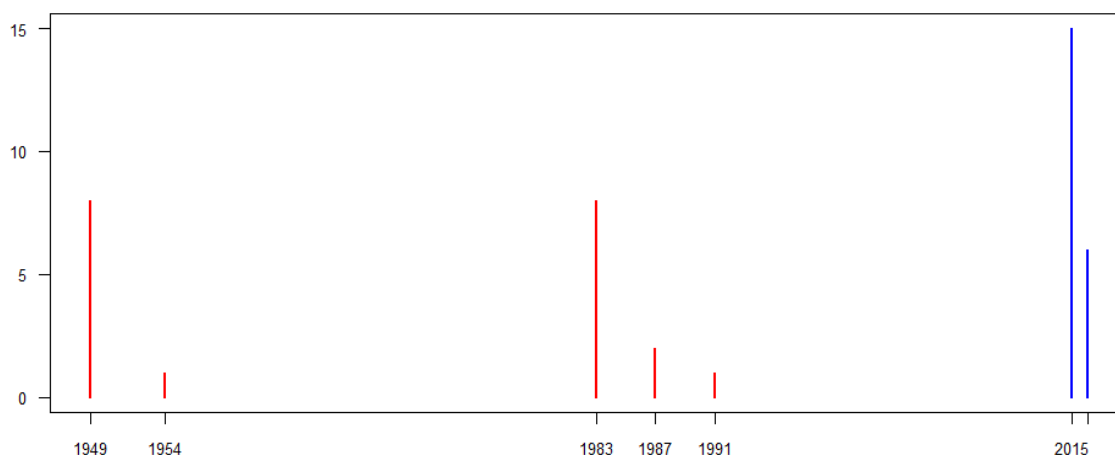
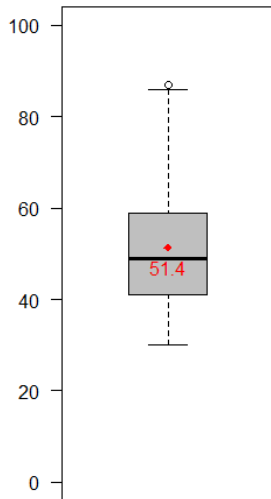


Figure 16 – Nombre de relevés par année après regroupement des relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

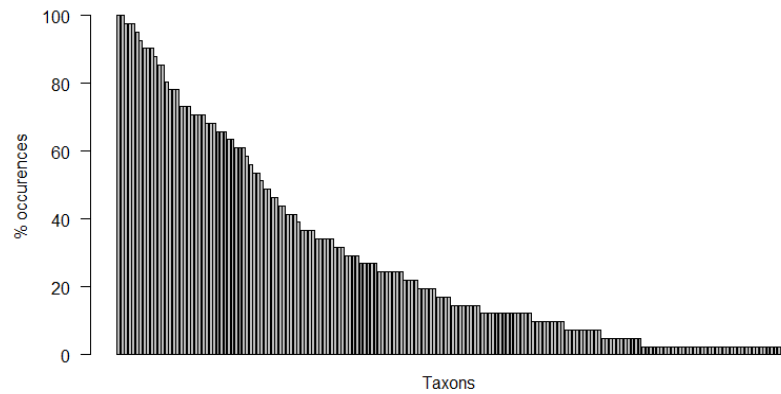
Avant regroupement, le nombre de relevés récents était beaucoup plus important que le nombre de relevés anciens car 5 relevés par site ont été réalisés en 2015-2016. Le regroupement annule ce déséquilibre entre relevés récents et anciens (Figure 16, Tableau 10). Mais, la variabilité de la richesse spécifique 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 |
| <i>Dont relevés anciens (1954-1991)</i> | 27 | 20 |
| <i>Dont relevés récents (2015-2016)</i> | 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 |

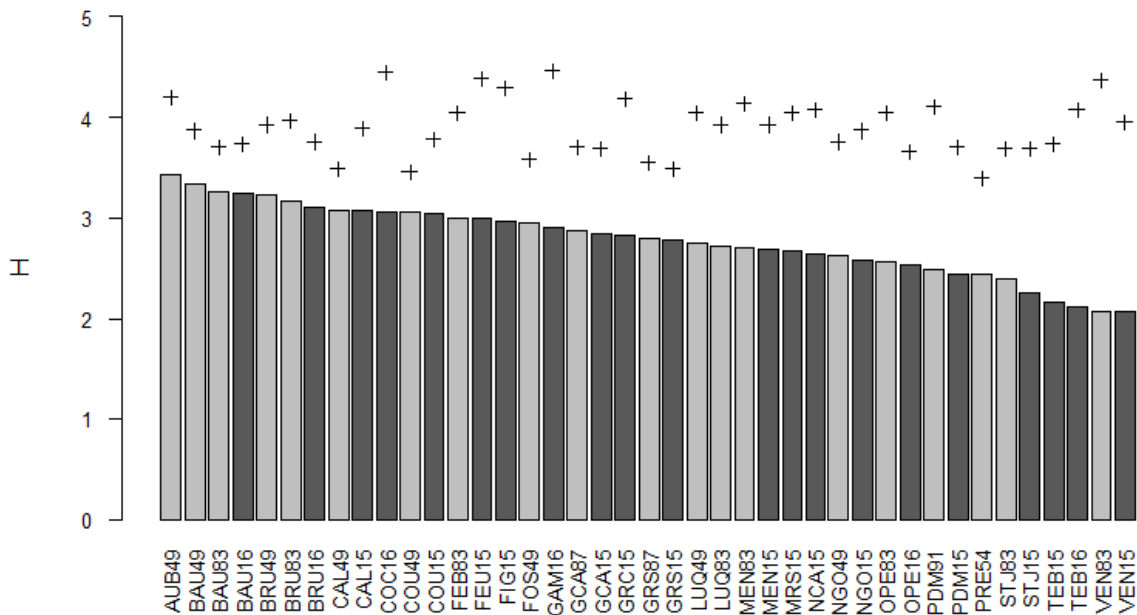


Dispersion de la richesse spécifique des relevés après regroupement des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016 (moyenne en rouge)



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 $H=H_{max}$ 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).

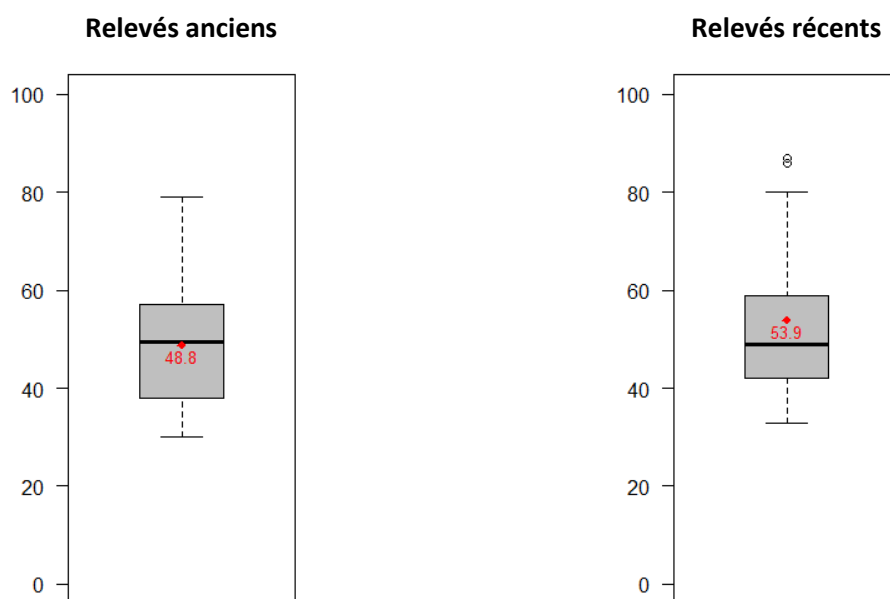
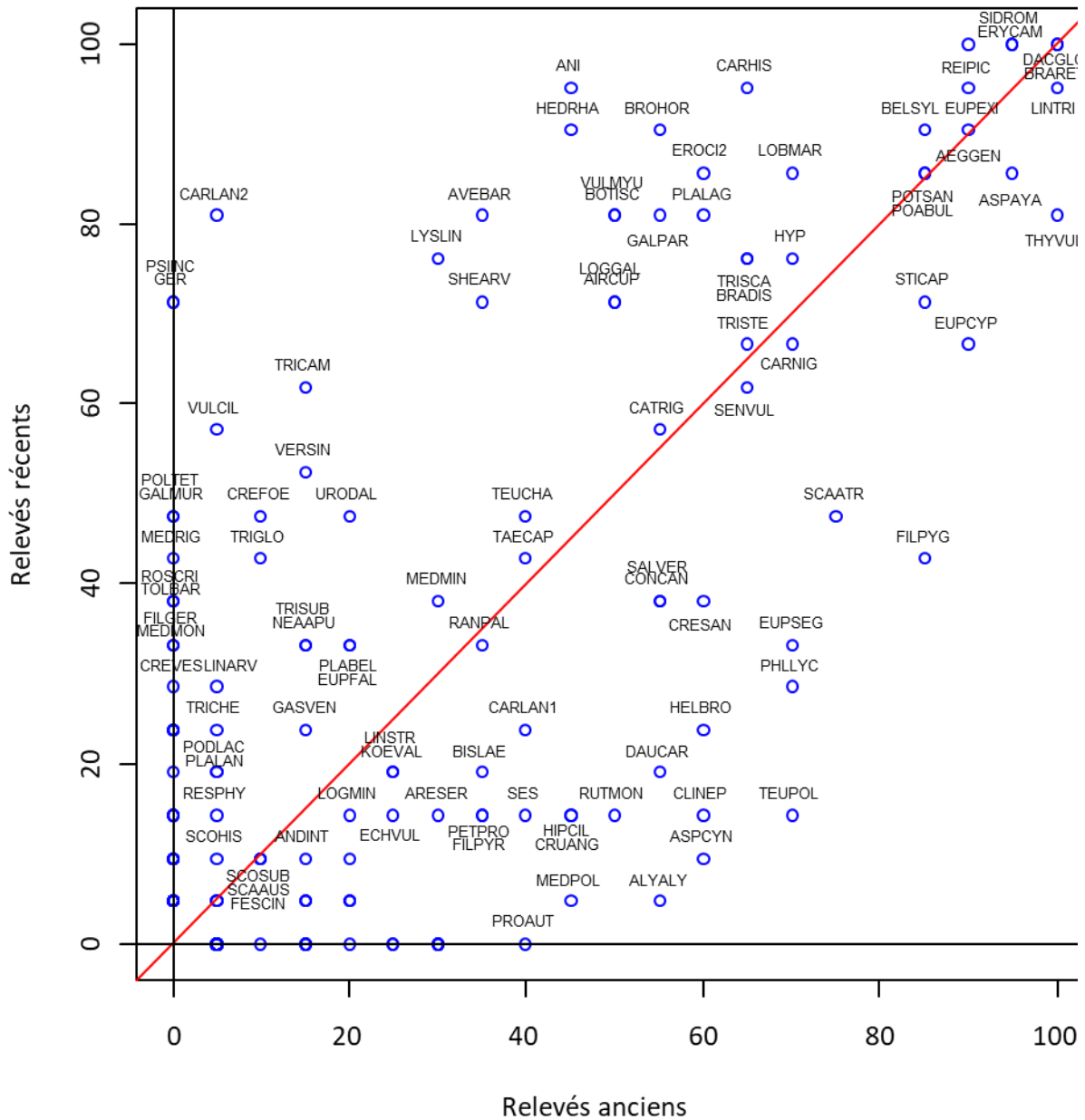


Figure 19 – Dispersion de la richesse spécifique des relevés phytosociologiques anciens et récents réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016



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

Autres taxons non revus ($\Delta \leq 20\%$) : *Helianthemum salicifolium* ; *Bombacilaena 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 ($\Delta \leq 20\%$) : *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 *Helianthemum 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).

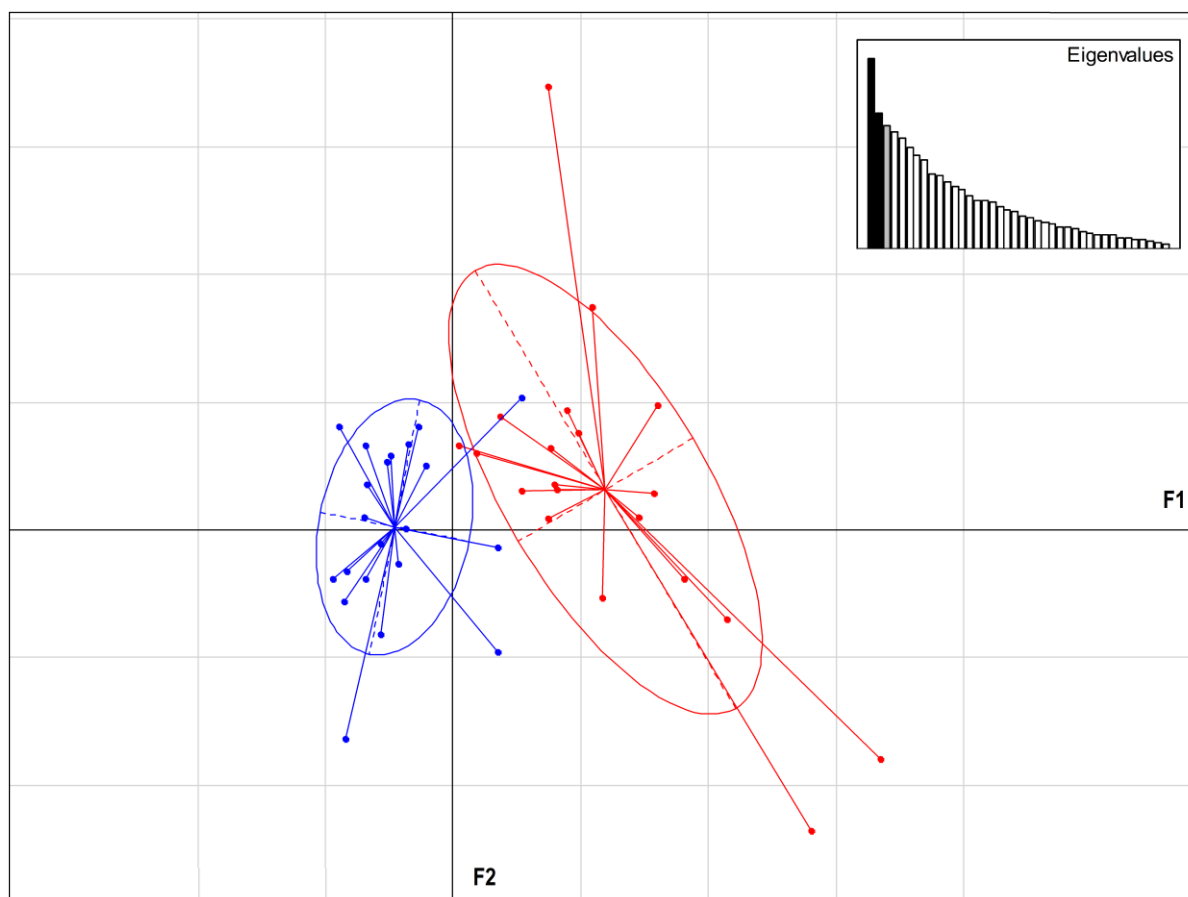
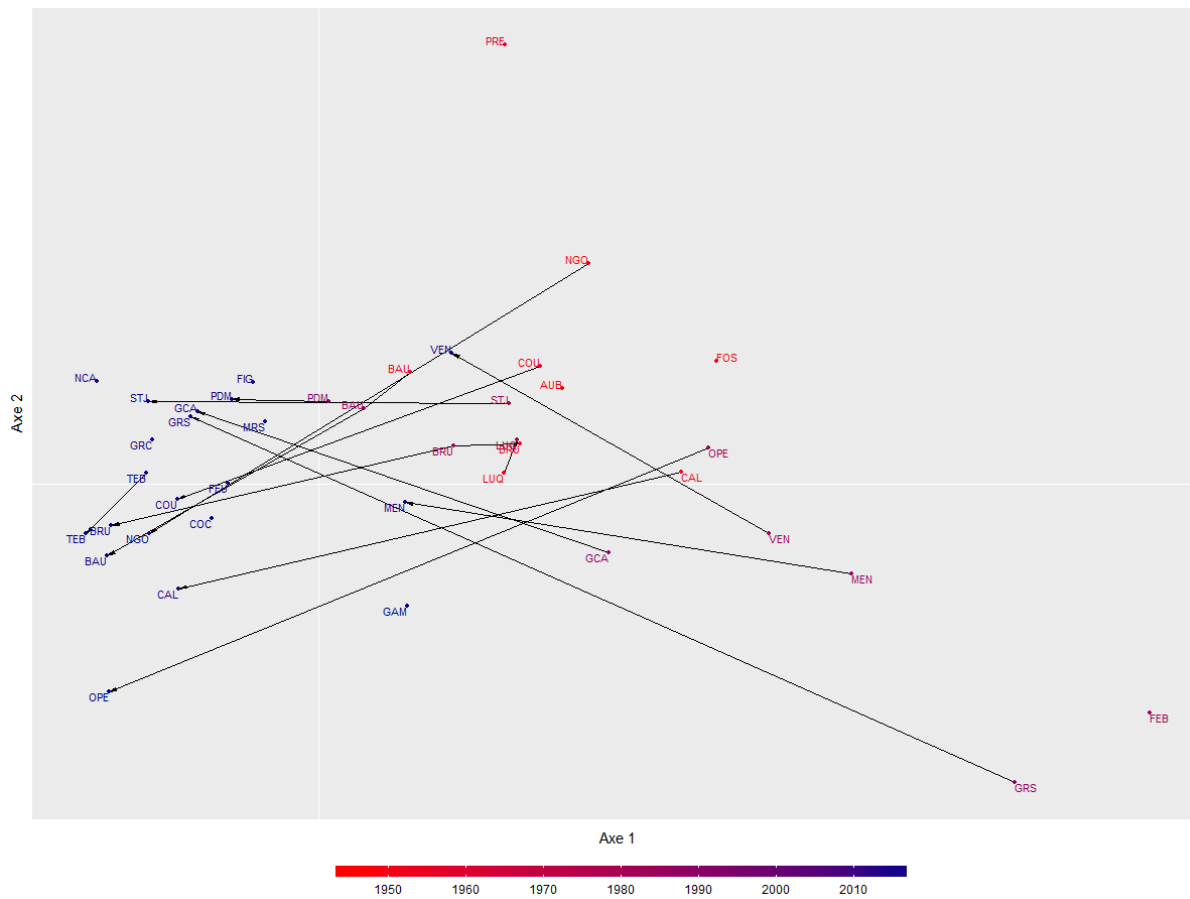


Figure 21 – Projection des relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau sur la matrice de 41 relevés et 181 taxons entre 1949 et 2016 comprenant les anciens (rouges) et récents (bleus) sur les deux premiers axes de l'AFC, F1 et F2



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

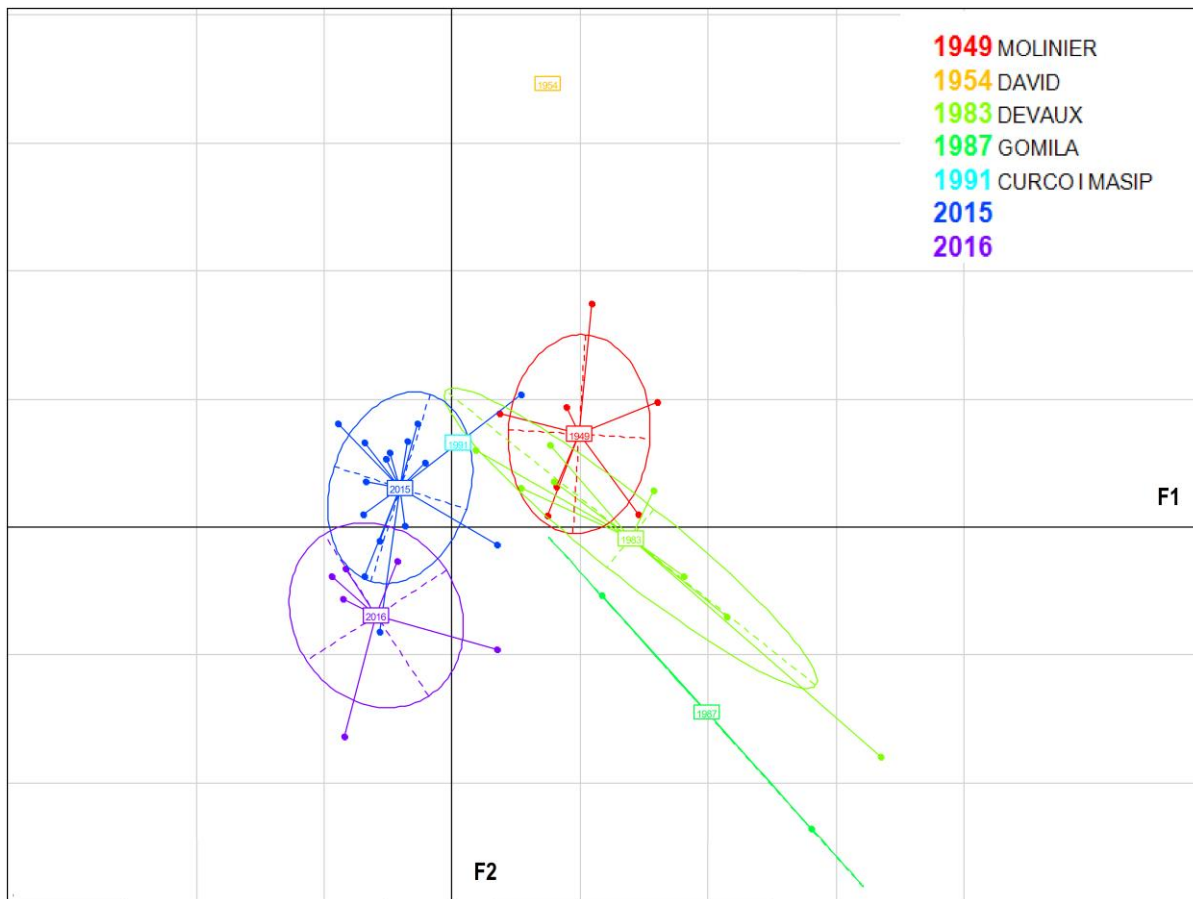
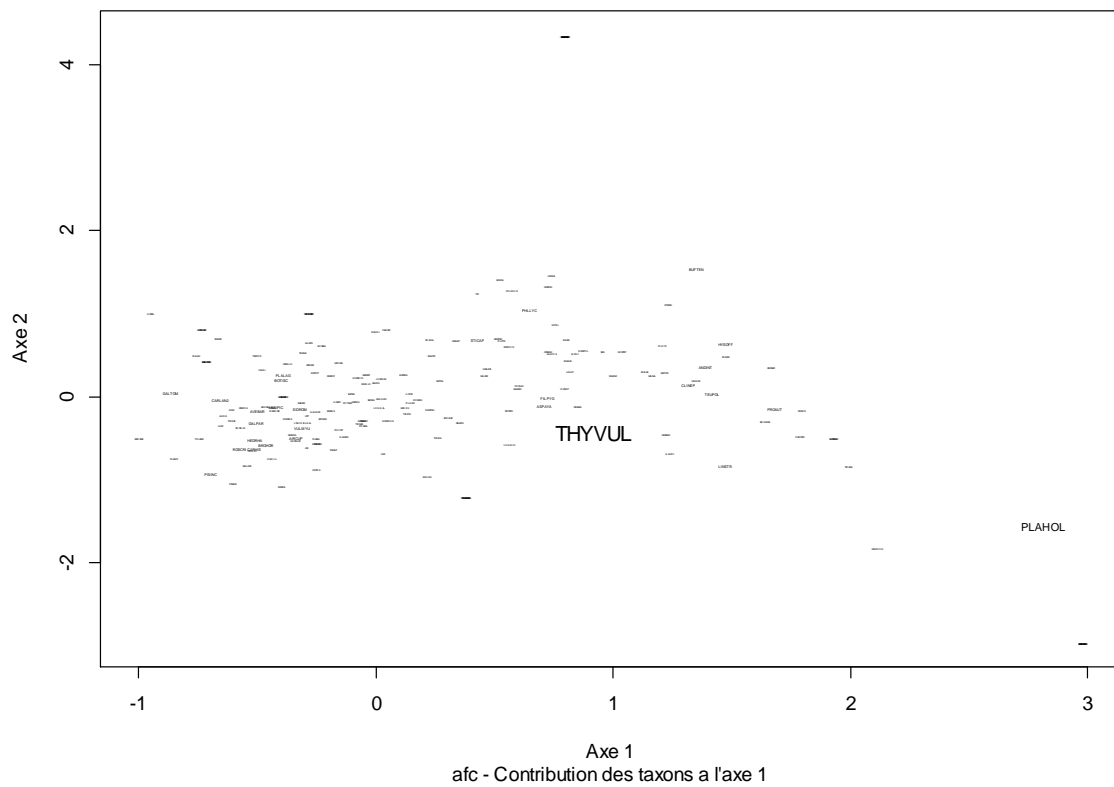
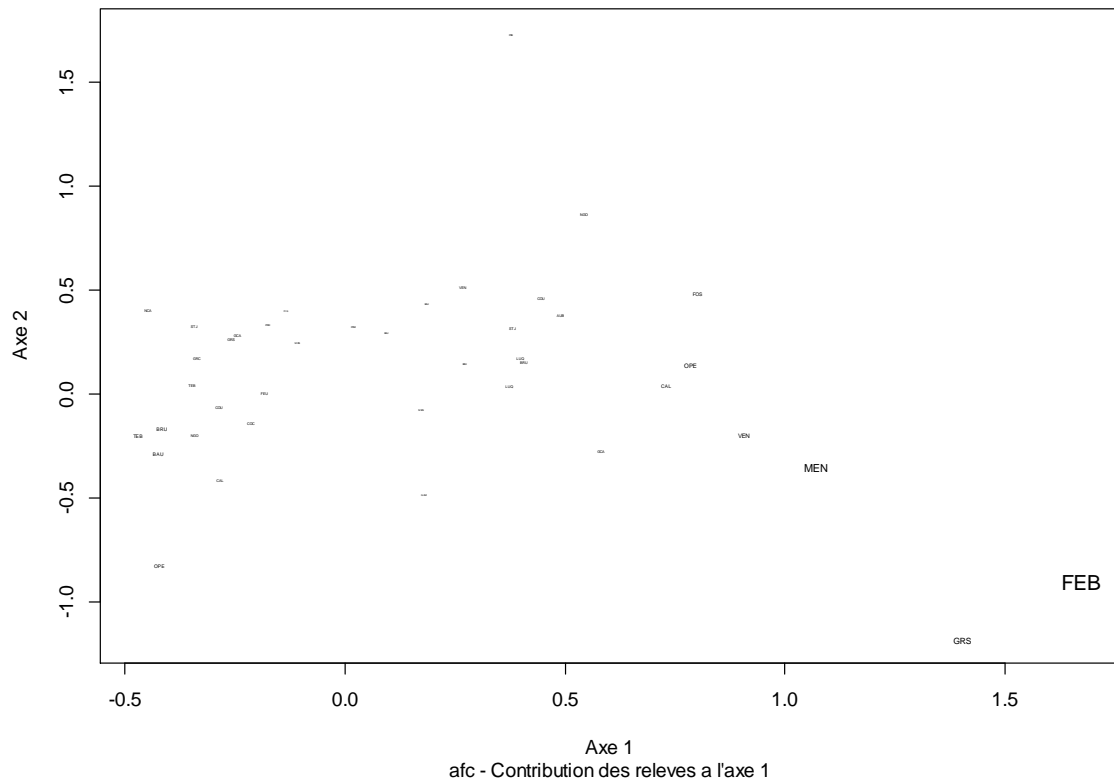
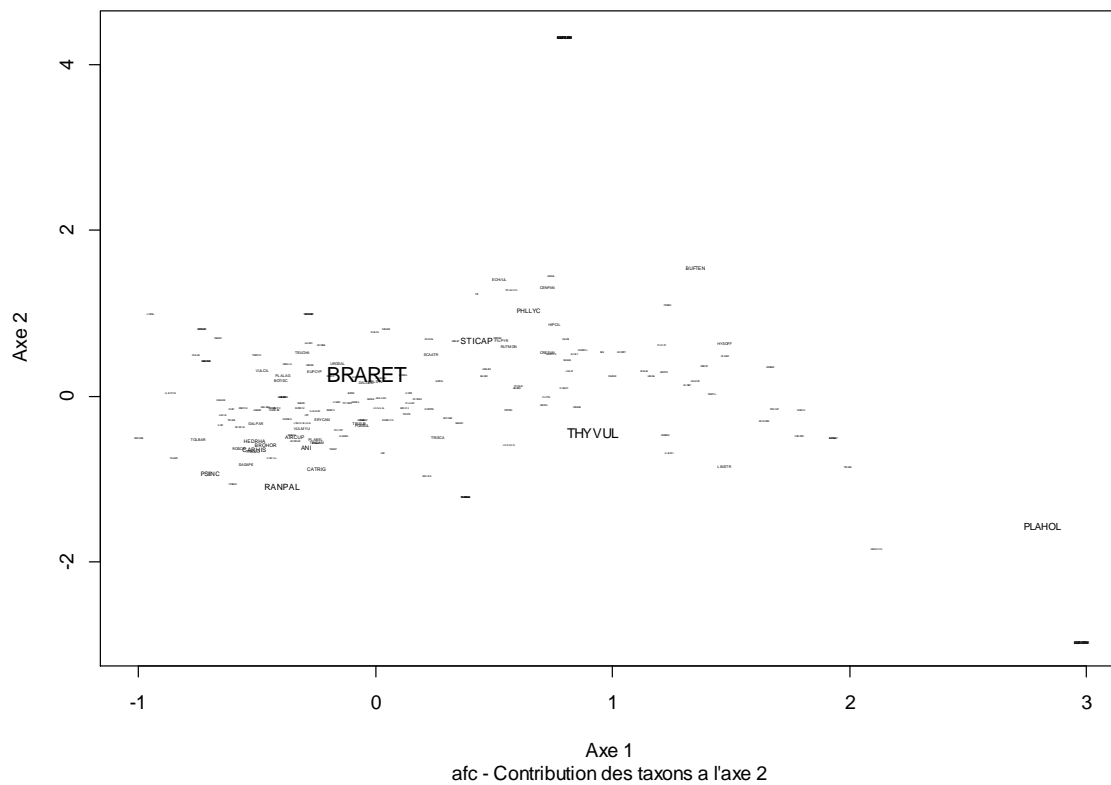
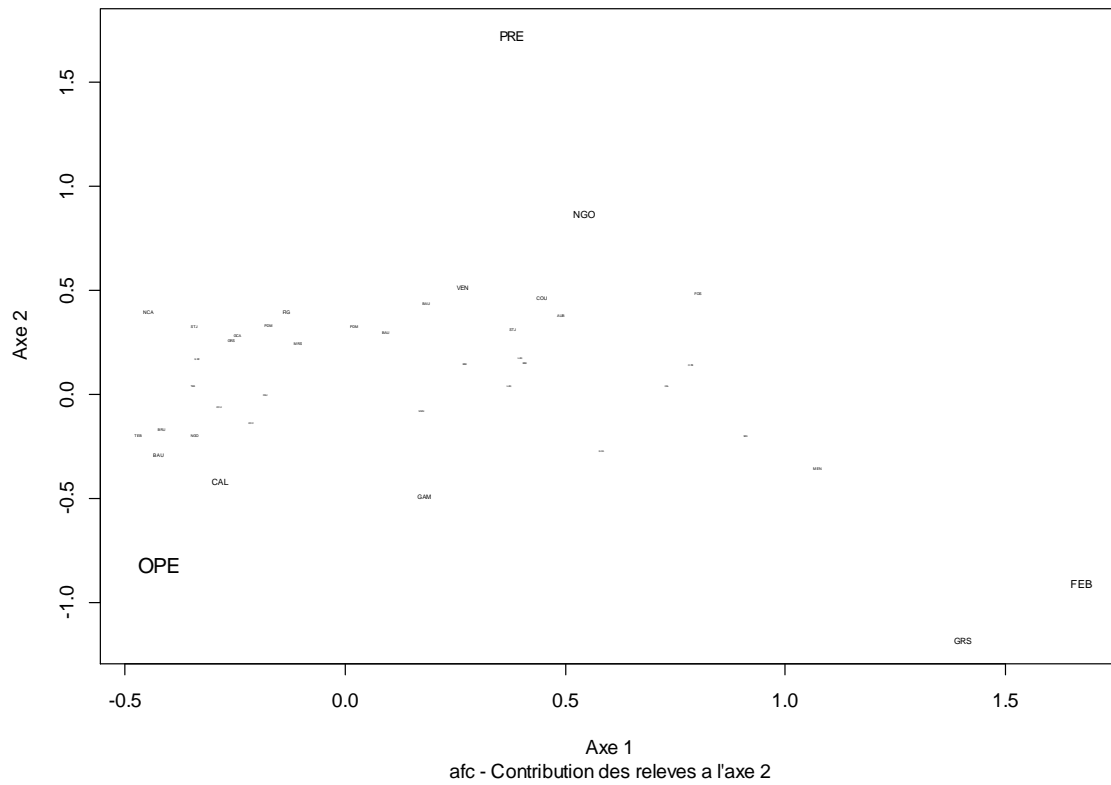


Figure 23 – Projection des relevés 41 phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau par date sur les deux premiers axes de l'AFC, F1 et F2



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.*).

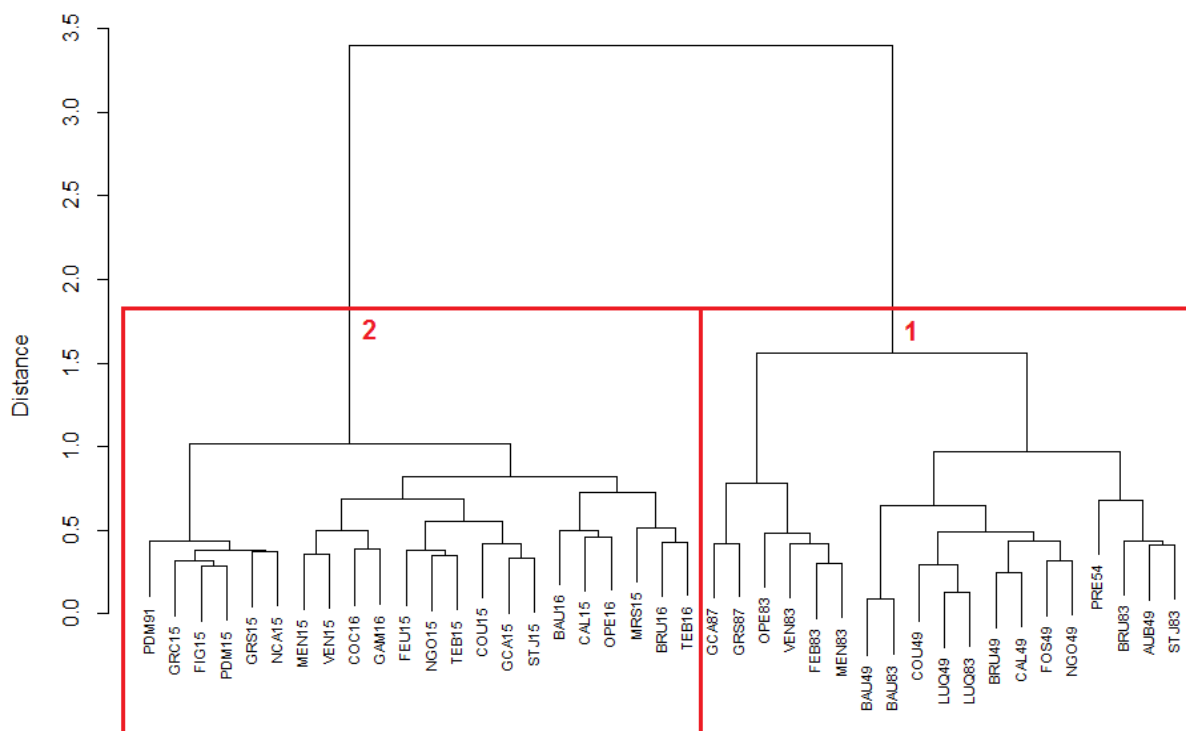
Pour l'axe 2, le principal taxon contributeur est *Brachypodium retusum* puis, moins nettement, *Thymus vulgaris* et *Plantago holosteum*. Les relevés qui contribuent le plus sont les suivants : OPE (en 2016 à l'Opéra), PRE (David, en 1954 à 2 km au sud d'Eyguières), NGO (Molinier, en 1949 à Negreiron) 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 ($p\text{-value} < 0,05$). 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

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

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

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

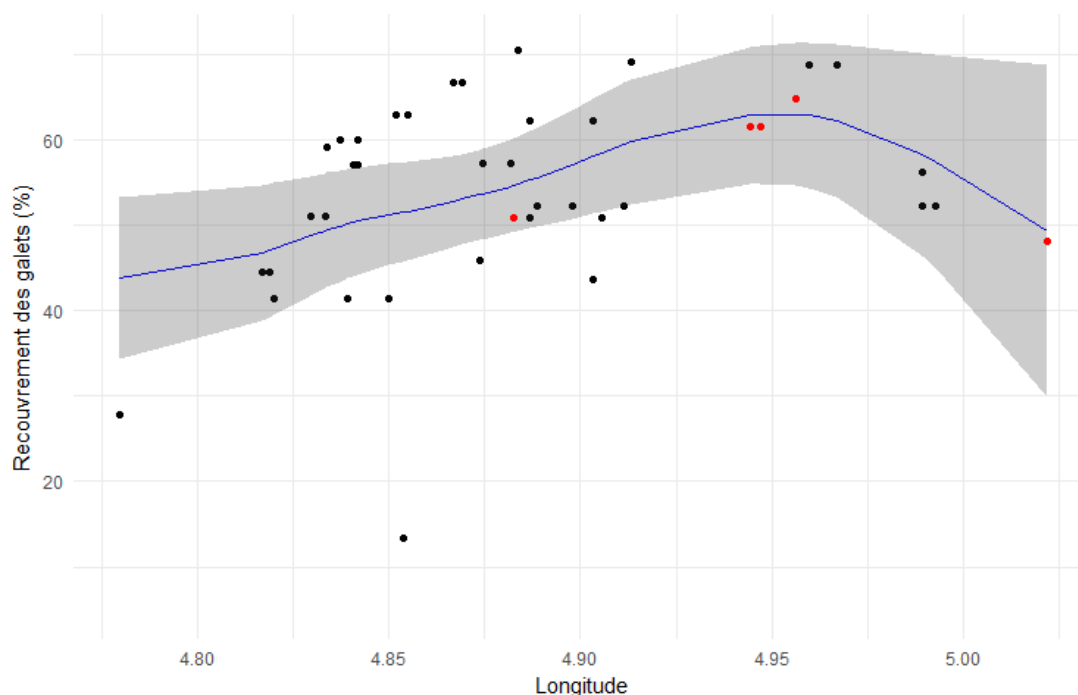
Parmi les 42 taxons indicateurs des relevés récents, 32 sont notablement plus fréquents dans les relevés récents. Toutefois, la fréquence d'occurrence dans les relevés anciens et récents varie peu (<20%) pour 10 des taxons indicateurs : *Reichardia picroides*, *Eryngium campestre*, *Sideritis romana*, *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 - Mollie *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 : $REC_GAL \sim LON + LAT + LON:LAT$ (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) |

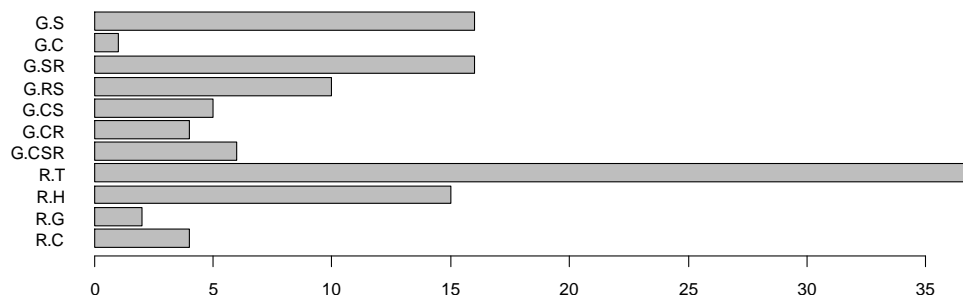


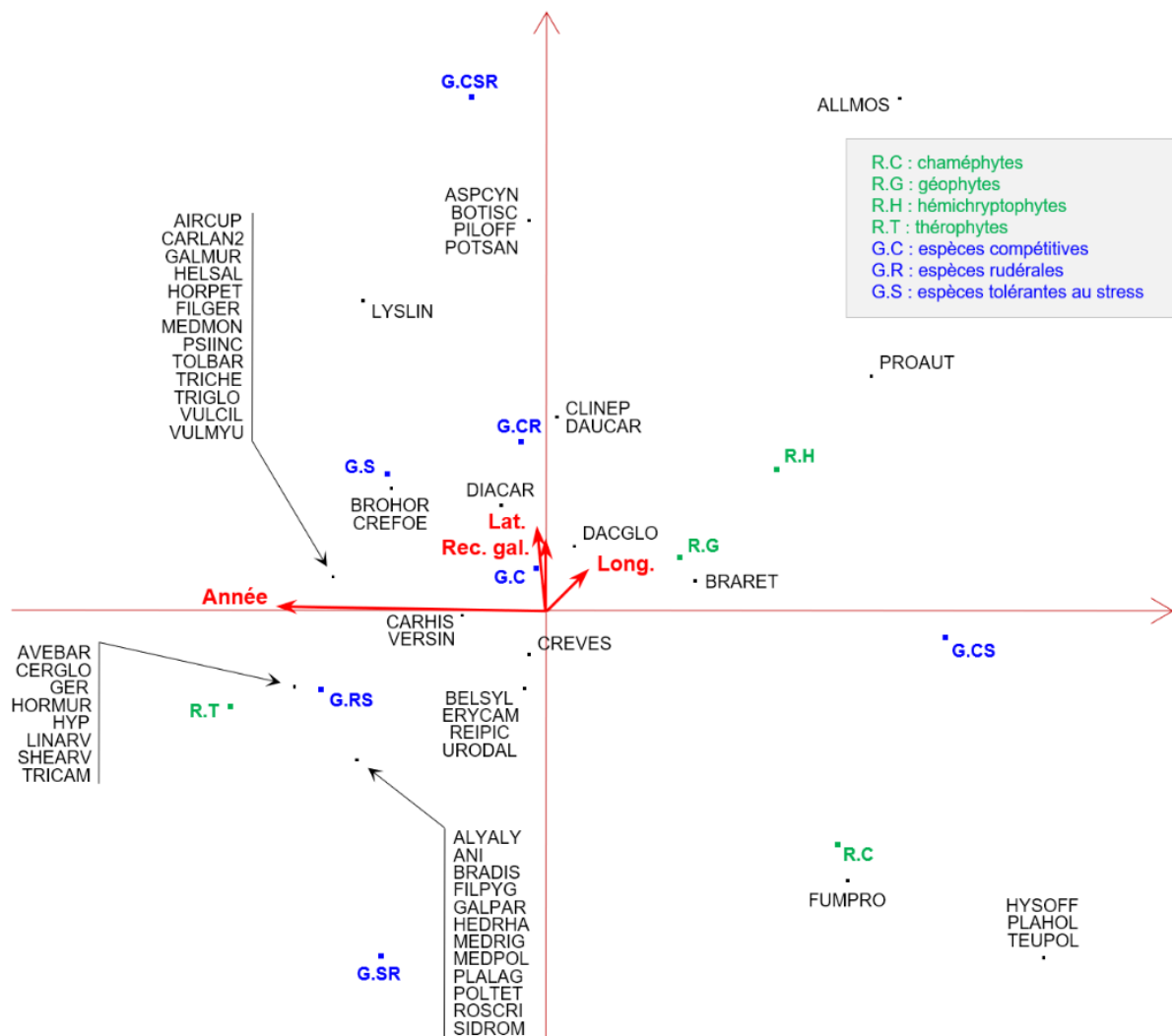
Figure 28 – Nombre de taxons par trait pour les espèces inventoriées dans les relevés phytosociologiques réalisés dans les coussouls de Crau entre 1949 et 2016

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 observés (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-stepmiques, 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 *Medicago* 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'abrouissement de la végétation.

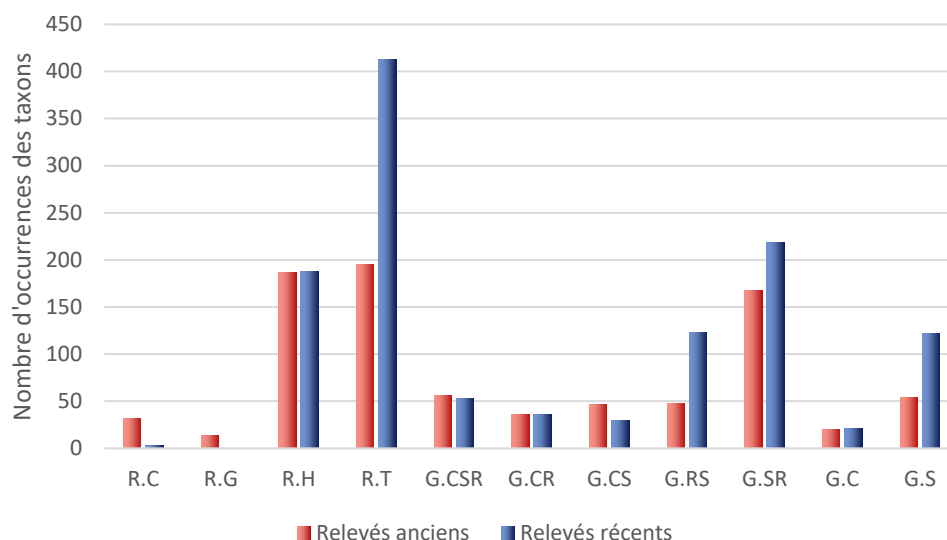
Les espèces qui semblent les mieux adaptées à ces perturbations lorsqu'elles deviennent très fortes sont des espèces ayant une stratégie plutôt de type rudéral. Il s'agit alors en majorité d'espèces annuelles ou bisannuelles précoces, de faible hauteur si le pâturage est continu, à cycle de vie court, 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 ; Westoby, 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 (Westoby, 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'abroustissement 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%) |

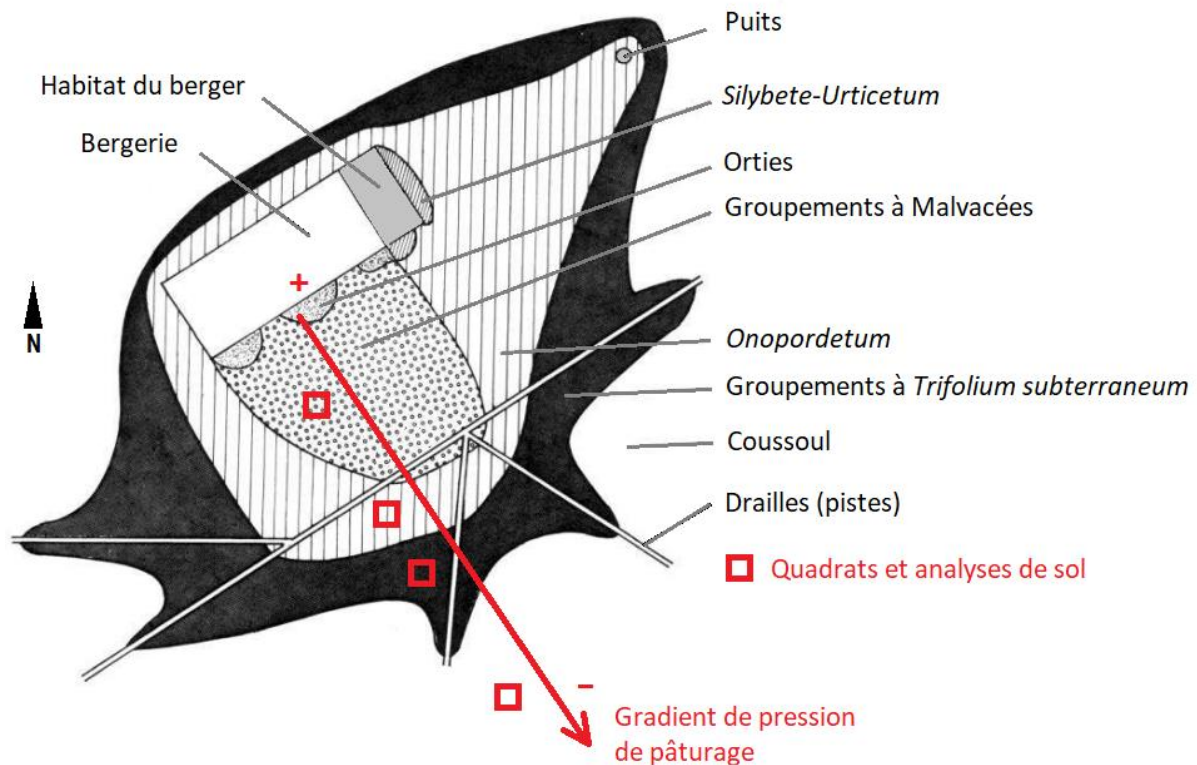
Figure 30 - Nombre d'occurrences des taxons dans les relevés récents ou anciens selon le type biologique et le type de stratégie selon Grime

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.

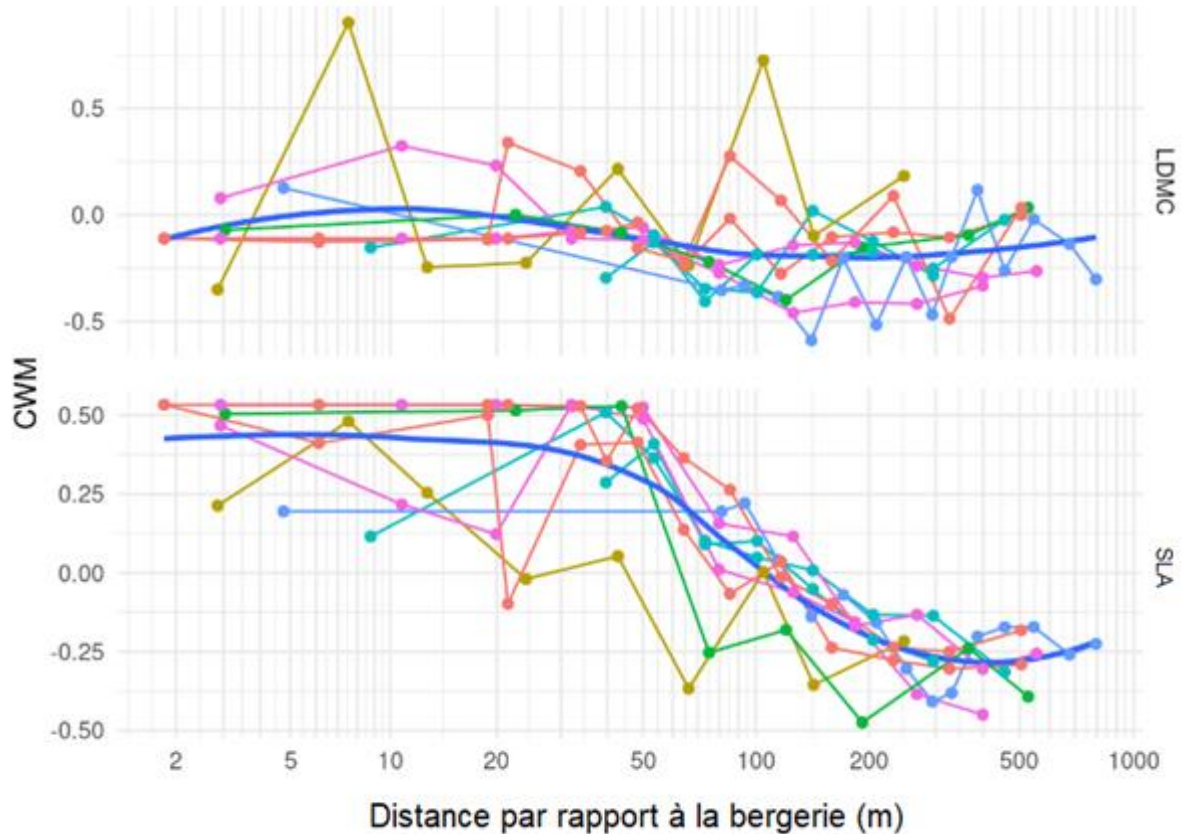
Figure 31 - Ceintures de végétation autour des bergeries et dispositif d'étude de l'effet gradient spatial de pâturage (d'après MOLINIER et al., 1949, modifié)

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.

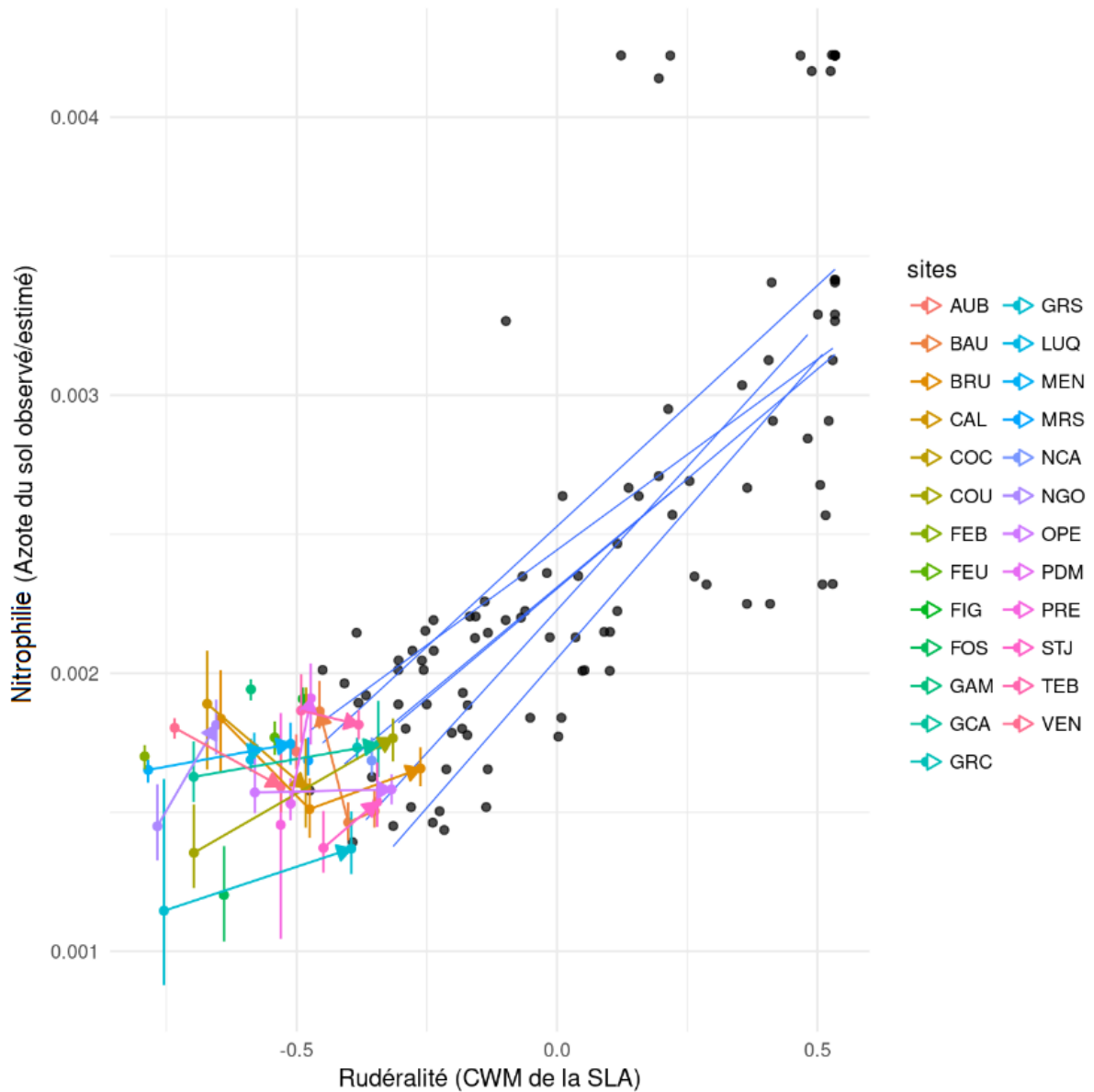
La définition de l'indice s'appuie sur les deux jeux de données que sont les relevés anciens et récents en coussouls (41 relevés et 181 taxons) et les relevés récents des ceintures de bergerie (182 relevés et

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 ($R^2 = 0,742$, $R^2_{\text{adj}} = 0,739$). 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).

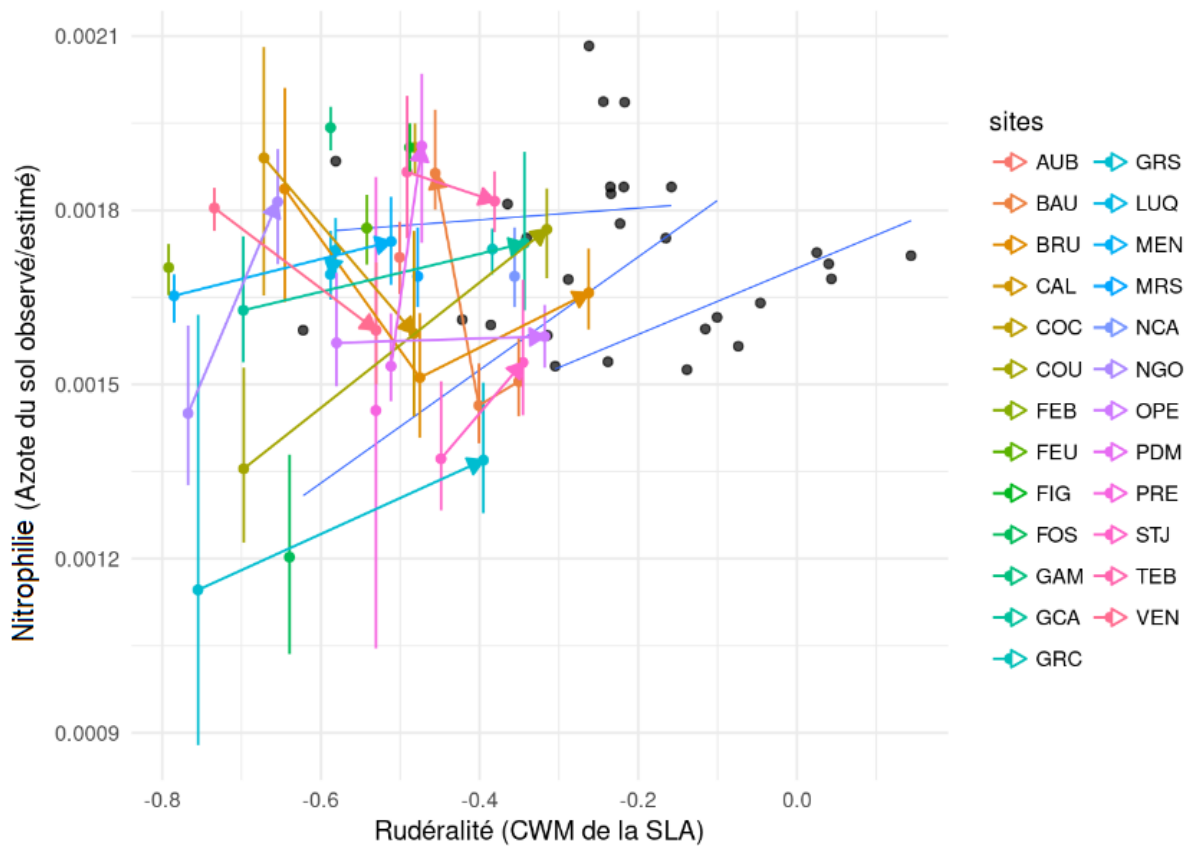
3.2.3 Positionnement des différents relevés en fonction des indices

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 XX^{ème} 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 azotés 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 pyrénéennes 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. Pflanzensociologie. 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-culturelles 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*.
- DUFRENE 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-culturelles 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.

- MOLLIEUX 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., RITSCHER 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 culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussouls 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 understory 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 réserve 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-RELEVÉ | 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 |
| RAUNKIÆR (type biologique des taxons considérés à l'échelle régionale) | G.CSR |
| | 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) |

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

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

| ABREV. | CD_REF* | NOM SCIENTIFIQUE VALIDE DE REFERENCE (TAXREF V8) |
|--------|---------|---|
| CIRMON | 91369 | <i>Cirsium monspessulanum</i> (L.) Hill, 1768 |
| CLEFLA | 91867 | <i>Clematis flammula</i> L., 1753 |
| CLINEP | 91910 | <i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze, 1891 |
| CONARV | 92302 | <i>Convolvulus arvensis</i> L., 1753 |
| CONCAN | 92308 | <i>Convolvulus cantabrica</i> L., 1753 |
| CORSAN | 92501 | <i>Cornus sanguinea</i> L., 1753 |
| COTALT | 92627 | <i>Cota altissima</i> (L.) J.Gay ex Guss., 1844 |
| CRATIL | 92806 | <i>Crassula tillaea</i> Lest.-Garl., 1903 |
| CREBUR | 93020 | <i>Crepis bursifolia</i> L., 1753 |
| CREFOE | 93045 | <i>Crepis foetida</i> L., 1753 |
| CRESAN | 93129 | <i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm., 1913 |
| CREVES | 93157 | <i>Crepis vesicaria</i> L., 1753 |
| CRUANG | 93295 | <i>Crucianella angustifolia</i> L., 1753 |
| CYNDAC | 93803 | <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers., 1805 |
| CYNCRE | 93828 | <i>Cynoglossum creticum</i> Mill., 1768 |
| CYNCRI | 93860 | <i>Cynosurus cristatus</i> L., 1753 |
| CYNECH | 93864 | <i>Cynosurus echinatus</i> L., 1753 |
| DACGLO | 94207 | <i>Dactylis glomerata</i> L., 1753 |
| DATSTR | 94489 | <i>Datura stramonium</i> L., 1753 |
| DAUCAR | 94503 | <i>Daucus carota</i> L., 1753 |
| DESMED | 94633 | <i>Deschampsia media</i> (Gouan) Roem. & Schult., 1817 |
| DIACAR | 94717 | <i>Dianthus caryophyllus</i> L., 1753 |
| DIASAX | 94818 | <i>Dianthus saxicola</i> Jord., 1852 |
| DIPMUR | 95122 | <i>Diploxys muralis</i> (L.) DC., 1821 |
| DIPTEN | 95136 | <i>Diploxys tenuifolia</i> (L.) DC., 1821 |
| DIPVIM | 95141 | <i>Diploxys viminea</i> (L.) DC., 1821 |
| DIPFUL | 95149 | <i>Dipsacus fullonum</i> L., 1753 |
| DITVIS | 95187 | <i>Ditrichia viscosa</i> (L.) Greuter, 1973 |
| DORPEN | 95279 | <i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop., 1772 |
| DRAVER | 95372 | <i>Draba verna</i> L., 1753 |
| ECBELA | 95662 | <i>Ecballium elaterium</i> (L.) A.Rich., 1824 |
| ECHASP | 95741 | <i>Echium asperrimum</i> Lam., 1792 |
| ECHVUL | 95793 | <i>Echium vulgare</i> L., 1753 |
| ELEACI | 95889 | <i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. & Schult., 1817 |
| ELYINT | 96034 | <i>Elytrigia intermedia</i> (Host) Nevski, 1933 |
| EQRAM | 96539 | <i>Equisetum ramosissimum</i> Desf., 1799 |
| ERIBON | 96746 | <i>Erigeron bonariensis</i> L., 1753 |
| ERICAN | 96749 | <i>Erigeron canadensis</i> L., 1753 |
| EROC11 | 96894 | <i>Erodium ciconium</i> (L.) L'Hér., 1789 |
| EROC12 | 96895 | <i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér., 1789 |
| ERYCAM | 97141 | <i>Eryngium campestre</i> L., 1753 |
| EUPCYP | 97490 | <i>Euphorbia cyparissias</i> L., 1753 |
| EUPEXI | 97511 | <i>Euphorbia exigua</i> L., 1753 |
| EUPFAL | 97513 | <i>Euphorbia falcata</i> L., 1753 |
| EUPHEL | 97537 | <i>Euphorbia helioscopia</i> L., 1753 |
| EUPPEP | 97609 | <i>Euphorbia peplus</i> L., 1753 |
| EUPSEG | 97660 | <i>Euphorbia seguieriana</i> Neck., 1770 |
| EUPSER | 97667 | <i>Euphorbia serrata</i> L., 1753 |
| EUPSUL | 97680 | <i>Euphorbia sulcata</i> Lens ex Loisel., 1828 |
| FESCIN | 98147 | <i>Festuca cinerea</i> Vill., 1786 |
| FILGER | 98681 | <i>Filago germanica</i> L., 1763 |

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

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

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

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

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

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

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 XX^{ème} 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