

Photo: Hervé Vincent/AVECC



ÉTUDE SYNCHRONIQUE DE L'INFLUENCE DU PÂTURAGE OVIN ET DE LA MISE EN DÉFENS SUR LA VÉGÉTATION DES PELOUSES CALCAIRES DU LUBERON (PROVENCE, FRANCE)

Errol VÉLA*, Thierry TATONI* et Henry BRISSE *

RÉSUMÉ

Les auteurs étudient les effets sur la végétation de la mise en défens contre le pâturage ovin, sur une série de petits enclos grillagés, en deux sites du Parc naturel régional du Luberon (Provence, SE-France). Les deux sites présentent des problématiques légèrement différentes : dans le Petit Luberon, les enclos ont été posés lors de la reprise des activités pastorales qui avaient été interrompues ; dans le Grand Luberon, ils ont été posés alors que le pâturage n'a jamais cessé d'être pratiqué. Une approche synchronique a consisté à comparer l'intérieur de l'enclos avec l'extérieur, considérant que le milieu était homogène au moment de la pose. La comparaison est effectuée à plusieurs niveaux : la dérive phytosociologique, la dérive floristique et la dérive écologique. Pour cela deux méthodes complémentaires de traitement numérique sont utilisées. Un aspect patrimonial est également abordé sous l'angle de la biogéographie.

ABSTRACT

Synchronic study of the influence of ovine grazing and installation of protective fencing on the vegetation of the Luberon calcareous grassy areas (Provence, France).

The authors study the effects on vegetation caused by protective fencing against ovine grazing, on a series of small wire-fenced enclosures located on two sites of the Luberon regional nature Park (Provence, South-East France). The two sites present slightly different sets of problems: in the Petit Luberon massif, enclosures were put in place during the resumption of grazing activities, that were interrupted in the past; in the Grand Luberon massif they were put in place on spots where grazing had never stopped being practised. A synchronic approach consisted in comparing the inside of the enclosure with the outside, taking into account that the environment was homogeneous at the time of the setting up. The comparison is made at several levels: phytosociological drift, floristic drift and ecological drift. In order to do so, two complementary numerical data processing methods are used. A patrimonial aspect is also dealt with.

* Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, (UMR CNRS n° 6116), FST St-Jérôme case 461, 13397 Marseille Cedex 20.

I. CONTEXTE

Après des contraintes anthropiques pluri-séculaires (Le Houérou, 1981, Barbero *et al.*, 1990), qui ont motivé l'intégration par les écologues des relations homme/milieu, notamment en écologie du paysage (Naveh & Liebermann, 1984), l'Europe se trouve désormais dans un contexte global de déprise agricole, pastorale et même sylviculturale. Le relâchement de la pression anthropozoiïque (humaine et animale) entraîne une reprise nette de la dynamique végétale et par conséquent une revégétalisation des terres abandonnées, puis une fermeture des paysages ouverts (Barbero & Quézel, 1990).

Ce phénomène d'accrus forestiers (Tatoni *et al.*, 1999) a volontiers été interprété par certains comme une « remontée biologique », mais qu'en est-il du devenir de ces milieux que l'on dit « ouverts » ? La régression des pelouses sèches et autres milieux ouverts en France médio-européenne et atlantique (Dutoit *et al.*, 1994), mais aussi méditerranéenne, a conduit les scientifiques et les gestionnaires à s'interroger sur le devenir de ces formations soumises au retour de la dynamique naturelle. Si en région méditerranéenne, la dynamique est généralement plus faible et plus lente que dans d'autres régions de France et d'Europe, l'explosion récente de grandes surfaces uniformément boisées a d'abord inquiété les services de lutte contre l'incendie, puis les gestionnaires « garants » de la biodiversité. Il s'en est suivi une multiplication des opérations de gestion et de réhabilitation, par exemple des essais de pastoralisme contrôlé, dont il fallait alors étudier l'impact sur les habitats, la faune et la flore.

En région méditerranéenne française, des indicateurs comme les grands rapaces (par exemple l'Aigle de Bonelli), chasseurs de proies liées aux formations ouvertes (Perdrix rouge, Lapin de garenne, etc.), sont apparus en grand déclin, entre autres à cause d'une régression de leur ressource alimentaire. Des projets de réintroduction du pâturage ovin, et de diverses activités liées au pastoralisme, ont vu le jour un peu partout, parfois même associé à des objectifs de Défense forestière contre l'incendie (DFCI). La majorité de ces opérations avaient pour objectif premier la gestion efficace des paysages ouverts, leur conservation, voire leur reconquête. À ces objectifs, d'abord paysagers et sociologiques (l'abandon des activités rurales traditionnelles

est assez mal ressenti par la population), les scientifiques sont venus ajouter des objectifs de conservation. En effet, à l'horizon des années 2000, contrairement aux années 1850-1900, ce sont essentiellement des espèces liées aux milieux ouverts et/ou pâturés qui tendent à régresser ou disparaître, alors que les espèces forestières autrefois en régression et menacées, connaissent une progression sans précédent (Barbero & Quézel, 1990).

C'est dans le cadre d'opérations de gestion intégrée (sous l'aspect de mesures agri-environnementales), que le Parc du Luberon a confié à diverses institutions un suivi scientifique pluridisciplinaire, dont l'IMEP s'est chargé notamment d'assurer le volet floristique. Pour analyser l'évolution de la végétation liée à des changements dans les pratiques gestionnaires, nous disposions de deux solutions potentielles :

- une comparaison diachronique (à deux dates) de deux lots de relevés effectués sur un même lot de placettes ;

- une analyse synchronique (à une seule date) de deux lots de placettes dont les caractéristiques traduisent un changement important de gestion durant un pas de temps connu.

Pour des raisons de délais et de faisabilité, nous nous sommes retrouvés limités en termes de dispositifs expérimentaux. Pour combler ce manque, nous nous sommes appuyés sur un dispositif déjà installé pour avoir un recul de plusieurs années.

2. SITE

Le Parc naturel régional du Luberon s'étend sur un territoire de plus de 1 500 km², à une altitude variant de 50 à 1 256 m. Il est recouvert d'une mosaïque d'habitats allant de la plaine alluviale (vallée de la Durance) aux crêtes du Grand Luberon et du sommet de Lagarde, en passant par les vallées et collines du piémont (pays d'Aigues, d'Apt, de Manosque et de Forcalquier). La végétation associée est également très hétérogène, constituée de milieux forestiers (plaine, vallées, collines, et versants des massifs), de pelouses semi-naturelles (crêtes des massifs, plateaux des « Craux »), de milieux agricoles cultivés ou en friche (plaine, vallées et piémonts) et de milieux urbanisés (plaine, vallées et collines).

Les parcs naturels régionaux, volontiers considérés comme des « territoires d'excellence » sur le plan socio-environnemental, peuvent aussi être des sites expérimentaux sur lesquels les gestionnaires possèdent des préoccupations de suivi scientifique de leurs actions.

Historique de l'occupation humaine dans le Luberon

Depuis au moins 100 000 ans, les hommes occupent intensément cette partie de la Provence. Aux chasseurs-cueilleurs du Paléolithique moyen, et aux artistes-chasseurs du Paléolithique supérieur, succèdent, à la fin de la glaciation würmienne (il y a environ 10 000 ans), les derniers chasseurs du mésolithique.

Vers 6 000 ans avant J.-C., l'arrivée des producteurs du Néolithique marque l'avènement des premières sociétés villageoises sédentarisées puis l'apparition de l'agriculture et de l'élevage, deux modes de production nouveaux. Agriculteurs et éleveurs accomplis, les populations cultivent différentes espèces de céréales et de légumineuses, et élèvent le mouton, le bœuf et le porc qui est désormais bien différencié de la forme sauvage (sanglier). Mais le passage à une économie de production de la nourriture par les éleveurs néolithiques n'a cependant pas totalement éliminé les activités de prédation. L'emprise humaine sur le milieu est donc bien entamée, vers 2 000 ans avant J.-C., les populations néolithiques cèdent la place aux populations protohistoriques de l'âge du bronze puis de l'âge du fer (Buisson-Catil, 1997).

Avec la naissance de l'écriture et de l'urbanisation, une nouvelle période, l'Histoire, favorise la formation de puissants empires colonisateurs, dont celui des Romains marqua définitivement de son empreinte le territoire du Luberon comme de l'ensemble de la Provence.

Pendant des siècles, et jusqu'à nos jours, l'élevage caprin et surtout ovin, est une activité essentielle du monde rural. Une part plus ou moins grande du territoire sera exploitée selon les périodes d'accroissement ou de décroissance démographique. La dernière phase d'accroissement en milieu rural en Provence eut lieu aux XVII^e et XVIII^e siècles, pour cesser puis se renverser avec l'exode rural et la déprise agricole au début du XX^e siècle. Si les versants à potentialités forestières fortes ont été

tour à tour pâturés ou délaissés, les crêtes enherbées furent probablement une zone de parcours constamment exploitée.

Au XIX^e siècle, lors du maximum démographique rural, les cadastres napoléoniens (1810-1851) montraient sur la crête du Grand Luberon une bande continue de parcelles qualifiées de landes. Sur les cadastres actuels (1980-1985), la majorité de ces mêmes parcelles est devenue des bois ou des taillis. Les documents d'époque (archives communales notamment), attestent d'un contexte généralisé de forte pression anthropique sur les milieux. Il est question du pâturage des troupeaux (ovins) sur la majeure partie des territoires communaux, de quelques hectares de terres labourables au sommet des montagnes, et d'une pression extrêmement forte sur le buis (*Buxus sempervirens*), utilisé principalement comme amendement : on fabriquait un engrais avec du buis que l'on mêlait à du fumier provenant de la paille et des fentes de bestiaux. Cette cueillette y était sévèrement réglementée (Trivelly *et al.*, 2000).

Mais face aux dégâts provoqués par l'érosion des sols, l'administration mène durant tout le XIX^e siècle, une politique de reboisement. Tout d'abord, des glands de chênes blancs (*Quercus pubescens*) sont semés, mais ces actions de reboisement se heurtent aux délits de pâturage. Finalement, c'est de pins noirs (*Pinus nigra*) dont il sera question. Aujourd'hui, l'abandon des multiples pratiques de cueillette (notamment du buis) implique, malgré la restauration d'une pression de pâturage à vocation écologique (préservation des pelouses sèches), une régression spontanée des milieux ouverts. Ainsi libérées d'une partie de leur vocation agricole et pastorale, ces terres deviennent des espaces de loisir, et sont garantes d'une biodiversité remise en question (Trivelly *et al.*, 2000). Dans un souci de conservation et de gestion durable, le Parc naturel régional du Luberon a déterminé un zonage des secteurs de valeur biologique majeure (Guende *et al.*, 1999), dont font partie les pelouses sèches du Luberon.

Les milieux ouverts du Parc naturel régional du Luberon

Outre les milieux agricoles de plaine et de piémont, et les formations herbacées du lit de la Durance, les milieux ouverts se rencontrent aujourd'hui dans les divers massifs de collines du territoire du Parc (massif

de Pertuis-Mirabeau, Petit Luberon, Grand Luberon, Saint-Michel-l'Observatoire). Suite à des tentatives précoces de réintroduction du pâturage dans le massif de Pertuis-Mirabeau qui ont rapidement avorté, les efforts se sont alors portés sur le Petit et le Grand Luberon ainsi que Saint-Michel-l'Observatoire, secteurs qui avaient tous été reconnus comme « d'intérêt biologique majeur ». Les « craux » (vastes plateaux caillouteux traditionnellement voués au pastoralisme extensif) de Saint-Michel-l'Observatoire, ne seront pas étudiées dans ce travail, car aucun enclos mis en défens n'y avait été posé par le passé.

Les craux et crêtes occidentales du Petit Luberon, possèdent trois types d'enclos grillagés mis en défens :

- Trois enclos posés par l'Office national des forêts (ONF) en 1992, à la suite des premières opérations de débroussaillages accompagnées d'un pastoralisme en garrigue à des fins DFCI. Ils seront nommés par la suite « ONF1 », « ONF2 » et « ONF3 ».

- Deux enclos posés par l'ONF sur demande de la Société française d'orchidophilie (SFO) en 1996, afin de ne pas risquer un effet néfaste imprévu sur des populations d'orchidées protégées (*Ophrys bertolonii s.l.*) lors de la réintroduction du pâturage à des fins de gestion de pelouses. Ils seront nommés « SFO1 » et « SFO2 ».

- Un dernier enclos, posé par l'Institut national de la recherche agronomique (INRA) dans les années 1980, pour empêcher l'accès à une station météorologique expérimentale. Il sera nommé « INRA ».

La crête principale du Grand Luberon possédait huit enclos (dont cinq ont pu être retrouvés) : tous ont été posés par le Centre d'études et de réalisations pastorales Alpes-Méditerranée (CERPAM) en 1982 (Garde, 1982), dans le but de suivre à moyen terme l'évolution de la végétation en l'absence de pâturage, pratique alors séculaire et ininterrompue sur ces pelouses sommitales. Ils sont désignés par leurs noms d'origine « C », « E », « F », « G » et « H ».

3. MÉTHODES

L'objectif commun aux deux traitements numériques présentés ci-après, est d'évaluer l'impact du pâturage à travers un dispositif synchronique. Dans les deux cas, ces méthodes permettent d'appréhender les changements floristiques.

Un postulat est à la base de la méthodologie com-

parative : au moment de la pose des enclos, on considère que la végétation était similaire à l'intérieur et à l'extérieur. L'observation ultérieure des enclos a confirmé l'homogénéité stationnelle des habitats concernés.

À l'intérieur de chaque enclos, un relevé floristique exhaustif a été réalisé avec attribution d'un coefficient d'abondance-dominance (Braun-Blanquet, 1932) à chaque espèce. Parallèlement, un autre relevé de surface équivalente a été réalisé immédiatement autour de l'enclos (Fig. 1).

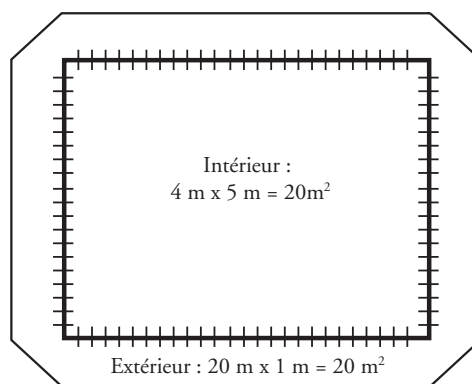


Fig. 1 : Délimitation du relevé à l'intérieur et à l'extérieur de l'enclos grillagé.

La végétation de la partie interne de l'enclos mis en défens, est donc le résultat de plusieurs années de dynamique spontanée sans pâturage, et la végétation de la partie à l'extérieur de l'enclos le résultat de plusieurs années de pâturage.

- Dans le cas du Petit Luberon (hormis pour l'enclos posé par l'INRA), la pose de l'enclos coïncide avec la reprise du pâturage. L'intérieur de l'enclos mis en défens, donnera ainsi une image témoin de la végétation telle qu'elle était avant le pâturage, ou du moins ce vers quoi elle aurait dû continuer à évoluer sans la reprise de celui-ci.

- Dans le cas du Grand Luberon, la pose de l'enclos s'est effectuée pendant une période ininterrompue de pâturage ancestral. L'intérieur de l'enclos mis en défens est donc sujet à une nouvelle dynamique naturelle, dont la végétation environnante est privée par les activités persistantes de pâturage.

3.1. L'analyse floristique multivariée

Depuis plus d'un quart de siècle, les analyses multivariées sont largement utilisées dans le traitement des données écologiques, notamment pour l'étude des communautés végétales (Bonin & Taton, 1990). Les analyses multivariées sont avant tout des méthodes d'ordination qui permettent de souligner et de hiérarchiser des tendances (ou facteurs d'organisation) cachées au sein de matrices complexes (Roche, 1994). Le principe général consiste à positionner des points les uns par rapport aux autres, dans un espace à n dimensions, en fonction de leur degré de similarité ou de dissemblance. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) (Benzecri, 1973) est une des méthodes d'analyse multivariée les plus courantes en phytoécologie.

Dans le cadre de notre étude, nos 22 (2x11) relevés floristiques ont fait l'objet d'une AFC afin d'obtenir les coordonnées factorielles des points-relevés, à partir desquelles a été réalisée une classification ascendante hiérarchique (CAH). En fait, l'AFC a permis d'obtenir dans un premier temps une matrice de distance entre les relevés (coordonnées factorielles), puis de construire un dendrogramme à l'aide de la CAH.

3.2. La synthèse socio-écologique

Il convient tout d'abord de définir ce que nous appelons la méthode « socio-écologique ».

D'une façon générale, la différence entre les flores de deux relevés a une signification écologique précise, si elle donne à la différence entre deux espèces un poids d'autant plus grand que ces deux espèces ont habituellement des comportements différents. Un tel calcul doit commencer par étalonner les comportements des espèces (dans l'idéal sur l'ensemble de leur aire!), de façon à comparer les relevés non pas directement d'après le nom des plantes, mais d'après leurs comportements.

La notion de plante « témoin » ou « indice du milieu »

De même que l'écologie (notamment l'auto-écologie) à l'égard des variables environnementales mesure le lien entre la plante et la variable, la socio-écologie mesure le lien entre une même plante et les autres plantes du relevé considérées comme indice du milieu. Elle ne se

réfère à aucune caractérisation explicite des facteurs du milieu, mais s'inspire de l'écologie et transpose sa démarche statistique à des données purement floristiques qui sont standardisées à l'échelle des relevés. Ainsi, elle considère les plantes accompagnant la plante étudiée comme autant d'indicateurs indirects d'un ensemble de facteurs du milieu (ensemble non clairement défini).

Caractérisation du comportement écologique des plantes: du critère de fidélité à la similitude écologique

La socio-écologie caractérise le comportement d'une plante A part ses dépendances envers les indices du milieu que représente l'ensemble des autres plantes B.

La dépendance apparente de A envers B n'est autre que la fidélité de A à B, autrement dit la probabilité lorsqu'on est en présence de A de trouver le milieu correspondant à la plante B. Concrètement, l'ensemble des fidélités d'une plante envers chacune des autres plantes (c'est-à-dire le comportement socio-écologique de la plante), traduira l'amplitude écologique de cette plante envers les facteurs implicites du milieu. Deux plantes qui ont deux à deux des fidélités similaires ont donc des écologies similaires. On quantifie ainsi, à partir de données purement floristiques, les différences écologiques globales entre les plantes.

On appelle mesure socio-écologique une différence ainsi calculée. La fidélité d'une plante à une autre est indépendante d'une classification pré-établie des communautés en groupements (comme dans la phytosociologie classique) et elle permet justement de fonder cette classification sur une base écologique précise (Brisse *et al.*, 1984, 1995).

Remarquons que ce critère réintroduit dans la définition d'un groupement le critère de fidélité initialement reconnu comme fondamental. La fidélité d'une plante à un groupement exprime son degré de spécialisation écologique. Elle est à la base de la systématique classique des groupements (« syntaxonomie ») (Braun-Blanquet, 1932). Cette fidélité a été transposée d'abord à l'écologie, sous la forme de la fidélité d'une plante à un caractère écologique binaire ou à la classe d'une variable écologique quantitative (Grandjouan, 1982). Elle fait ici retour à l'écologie, sous la forme de la fidélité d'une plante à une autre plante (cf. Annexe 1).

L'espace des fidélités, image d'un espace écologique

La représentation de l'écologie d'une plante consiste à la placer dans un ensemble des fidélités des plantes aux plantes. Cet ensemble définit un espace multi-variables dans lequel un axe mesure la fidélité à une « plante indice du milieu » (variable explicative) et un point représente le comportement d'une « plante effet du milieu » (individu observé). La distance entre deux plantes représente la différence de leur comportement écologique (Fig. 2). Cette différence permet de classer en groupes socio-écologiques un ensemble de plantes ayant des comportements écologiques similaires.

Caractérisation du milieu d'un relevé

Dans cet espace, le relevé est représenté au centre de gravité des plantes qu'il contient. Les coordonnées d'un relevé sont la moyenne des fidélités de ses plantes. La fidélité moyenne d'un relevé à une plante n'est autre que la probabilité de trouver cette plante dans le relevé, d'après l'ensemble des observations floristiques connues (celles qui constituent l'information de la banque de données). Ces fidélités moyennes indiquent la flore probable du relevé, d'après sa flore observée et d'après l'ensemble des relations entre cette flore et celles de tous les autres relevés de la banque. La distance entre deux relevés représente la différence de leurs caractéristiques écologiques (ou encore de leur « milieu »).

De ce fait, deux relevés seront comparés d'après leur milieu, ce qui permet même de comparer des relevés

qui n'ont aucune espèce en commun. De tels relevés, peuvent être ainsi très proches ou très éloignés écologiquement, indépendamment de leur distance floristique.

Les plantes à seuil d'abondance

Les taxons de la banque sont répartis en deux lots. Le premier correspond aux 4 250 taxons présents quelle que soit leur abondance. Le second correspond aux 2 800 « plantes à seuil d'abondance » (PASA). Chaque PASA, pour un taxon qui présente des variations d'abondance suffisantes, concerne un sous-ensemble de stations dans lesquelles ce taxon dépasse un certain seuil d'abondance.

Un même taxon, par exemple *Brachypodium retusum*, appartient au premier lot quelle que soit son abondance (coefficient allant de 1 à 6), noté *B. retusum* 1-6, et peut appartenir au second lot lorsqu'il est abondant (au-delà du coefficient 2) noté *B. retusum* 3-6.

La création des PASA a pour but de mettre en exergue le rôle particulier de l'abondance: un taxon, lorsqu'il est abondant, est plus indicateur d'un milieu que lorsqu'il est présent avec une abondance faible.

3.3. Complémentarité des deux méthodes

Dans les AFC réalisées à partir des relevés floristiques, l'abondance-dominance constitue une information relativement peu importante par rapport à la présence-absence (Guinochet, 1973; Bonin & Taton, 1990). De même, le fait que certaines espèces ne soient

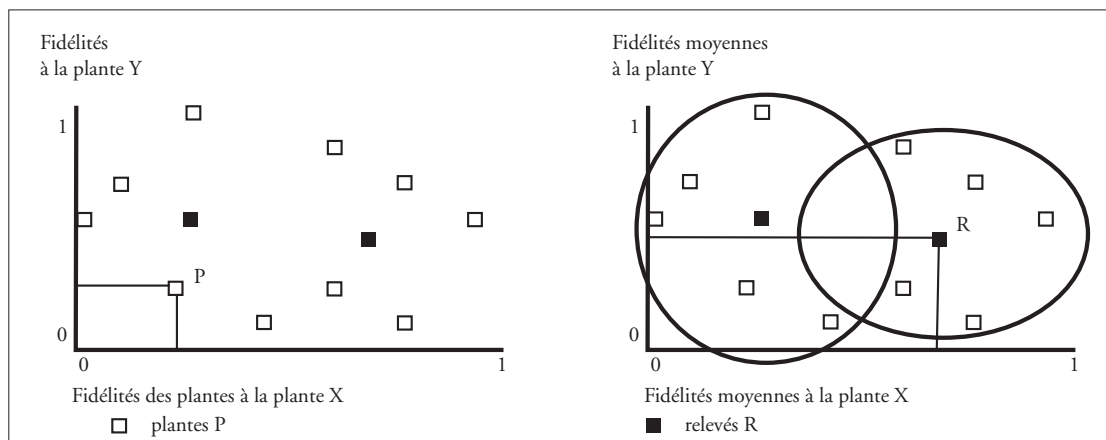


Fig. 2: schéma de l'espace des fidélités.

présentes que dans un ou quelques relevés, ne permet pas d'obtenir de bons résultats sur la classification des espèces. Le faible nombre de relevés pris en compte et leur absence d'étalonnage avec d'autres relevés extérieurs à la matrice étudiée ne permettent d'avoir des résultats comparables que par une étude bien cadrée avec une méthodologie uniforme (notamment des relevés de surface constante). L'interprétation écologique de ces classements comprend des artefacts dont il est possible de limiter les effets par une série de précautions dans la codification des plantes, le traitement et l'interprétation des données. C'est pourquoi nous n'avons utilisé cette méthodologie qu'à des fins de comparaison purement floristique des relevés, sans vouloir interpréter des changements de manière écologique.

Ensuite, la méthode socio-écologique est appliquée au même lot de relevés, mais dont les espèces ont été pourvues de leur coefficient d'abondance-dominance. Cette fois-ci, les espèces sont associées à une matrice des fidélités vis-à-vis de l'ensemble de la flore de France, et peuvent ainsi être classées en fonction de leur « socio-écologie », qu'elles soient fréquentes, rares ou même absentes dans les relevés de l'étude. Cette matrice des fidélités donne ainsi une dimension écologique quantifiable à chaque espèce, ce qui permet de traiter les relevés en fonction de leurs affinités écologiques traduites par les espèces rencontrées. Le classement sera donc ici écologique ou plus exactement socio-écologique (puisqu'on se base sur la sociabilité moyenne des plantes en tant que variable indicatrice, pour caractériser le milieu). Tout comme les espèces seront comparées sans artefact lié à leur rareté dans les relevés étudiés, ces derniers le seront sans artefact liés au hasard de leur composition floristique observable, mais bien sûr la signification écologique de celle-ci.

La principale différence réside dans le fait que l'on donne un sens écologique à la composante floristique, et donc à une dérive floristique éventuelle, grâce à l'étalonnage des plantes au sein d'une banque de données de relevés à l'échelle d'un territoire bien plus grand. En effet, les relevés ne sont plus caractérisés par leur flore mais par leur milieu.

Ainsi, notre approche comporte des étapes, depuis une perception d'abord extérieure vers une compréhension de plus en plus en profondeur du fonctionnement des enclos étudiés.

De premier abord, l'estimation visuelle du recouvrement total de la végétation phanérogame (cryptogames non pris en compte) a permis d'appréhender les effets du pâturage ou du non-pâturage sur la densité végétale et sa biomasse aérienne. Mais une densification ou un éclaircissement de la biomasse aérienne n'implique pas forcément une modification de la flore qui est présente, c'est pourquoi un inventaire exhaustif s'impose.

Dans un second temps, le traitement statistique des données floristiques, a donné un poids relatif aux différences observées. Ainsi, nous pouvons évaluer si celles entre l'enclos mis en défens et son pourtour pâturé, sont plus importantes ou plus faibles que les différences stationnelles entre les enclos.

Ensuite, nous avons essayé d'appréhender la signification écologique de ces différences floristiques. Si les changements floristiques précédemment mesurés sont importants, ces changements se compensent-ils ou sont-ils aussi la signature d'une modification de l'écosystème? Et si les changements mesurés sont faibles, sont-ils insignifiants et dus au hasard, ou bien, néanmoins déjà suffisamment significatifs, préfigurent-ils alors une modification du fonctionnement écologique du milieu concerné?

Seule une combinaison de ces deux méthodologies permet d'attribuer aux observations leur signification réelle, car :

- un changement floristique ne traduit pas toujours un changement écologique, mais peut être le simple fait d'un renouvellement naturel aléatoire des espèces (turn-over) ;

- un changement floristique, même non significatif lors de l'analyse de sa composition, peut être déjà perceptible au niveau socio-écologique s'il est « signé » par des espèces à forte caractérisation écologique, et traduire de ce fait un changement dans le fonctionnement de l'écosystème ;

- une stabilité écologique ne permet pas de savoir s'il y a eu ou non renouvellement partiel de la composition floristique (turn-over), car ce phénomène peut être caché par la même appartenance écologique des espèces qui se remplacent l'une l'autre.

Enfin, les changements observés sur le plan floristique et/ou écologique ont été analysés en termes de richesse spécifique, de valeur patrimoniale, d'attributs vitaux et de groupes fonctionnels.

4. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATIONS

L'ensemble des enclos a été visité à deux reprises au printemps 1998 (mars et juin).

La nomenclature botanique utilisée est celle de Brisse & Kerguelen (1994).

La série de relevés effectués à l'intérieur des enclos et celle de relevés effectués autour de ce même enclos, seront considérées comme appariées d'un point de vue statistique. En effet, le postulat étant posé de l'identité de la végétation avant la mise en place de l'enclos, la comparaison de chaque relevé deux à deux devient mathématiquement possible.

4.1. Dérive physionomique et approche taxonomique

Il est possible à partir de l'analyse directe des inventaires effectués, de comparer la structure de la végétation à l'intérieur de l'enclos mis en défens (aussi appelé « exclos »), par rapport à son pourtour régulièrement pâturé. La densité de la végétation est appréhendée par le recouvrement global de la végétation phanérogamique (toutes strates confondues). La richesse spécifique (nombre d'espèces) est également figurée sur le tableau 2.

Désignation	Localisation	Âge de pose	Altitude	Surface
ONF1	Petit Luberon	6 ans	360 m	100 m ²
ONF2	Petit Luberon	6 ans	360 m	100 m ²
ONF3	Petit Luberon	6 ans	360 m	100 m ²
SFO1	Petit Luberon	2 ans	560 m	100 m ²
SFO2	Petit Luberon	2 ans	650 m	100 m ²
INRA	Petit Luberon	> 10 ans	665 m	400 m ²
« C »	Grand Luberon	16 ans	1 080 m	10 m ²
« F »	Grand Luberon	16 ans	1 030 m	20 m ²
« E »	Grand Luberon	16 ans	1 060 m	20 m ²
« G »	Grand Luberon	16 ans	1 055 m	20 m ²
« H »	Grand Luberon	16 ans	1 010 m	20 m ²

Tableau 1: caractéristiques physiques des enclos (âge, altitude, surface).

	Désignation	Recouvrement de la végétation		Richesse spécifique	
		Intérieur	Pourtour	Intérieur	Pourtour
Sous-série Petit Luberon	ONF1	90 %	50 %	45	47
	ONF2	95 %	70 %	41	37
	ONF3	80 %	50 %	51	45
PROBLÉMATIQUE: « Reprise du pâturage »	SFO1	70 %	60 %	61	63
	SFO2	60 %	60 %	68	69
	INRA	95 %	80 %	56	78
Sous-série Grand Luberon PROBLÉMATIQUE: « Arrêt du pâturage »	« C »	60 %	40 %	24	30
	« F »	95 %	60 %	26	27
	« E »	80 %	70 %	26	39
	« G »	100 %	95 %	38	55
	« H »	95 %	80 %	38	47

Tableau 2: caractérisation physionomique et taxonomique de la végétation des enclos et de leur pourtour.

L'intérêt de l'approche diachronique réside dans le fait que la végétation initiale (c'est-à-dire au moment de la pose des grillages excluant le pâturage) était similaire à l'intérieur et à l'extérieur des exclos, nous avons considéré que les 2 séries de 11 relevés étaient appariées. Nous avons alors réalisé des tests de Wilcoxon (appelés aussi tests des rangs signés) qui consistent à comparer les relevés deux à deux, afin de juger de la validité statistique des différences observées entre l'intérieur et l'extérieur des exclos pour les variables mesurées.

Si l'on considère l'ensemble des relevés (11 x 2), les changements dans les recouvrements et la richesse sont significatifs (avec des probabilités¹ (p) respectives de 0,1 % et 2,7 %).

Par contre, en ne comparant que les séries du Petit Luberon (5 x 2), les différences ne sont plus significatives (p = 6,2 % pour les recouvrements et p = 12,5 % pour la richesse)

Enfin, les séries du Grand Luberon (5 x 2) montrent des évolutions significatives à la fois en terme de recouvrements (p = 3,1 %) et de richesse (p = 3,1 %).

Densité végétale

L'intérieur des exclos offre 83,6 % contre 65 % de recouvrement en moyenne alentour : la végétation est donc nettement plus dense dans les exclos (environ + 20 %). La différence de fermeture du couvert végétal est généralement bien sensible, sauf pour les exclos les plus récents (2 ans).

En fait, la dérive physionomique affecte les deux types d'exclos : ceux marquant une mise en défens expérimentale en secteur traditionnellement pâturé (Grand Luberon), et ceux servant de témoin par rapport à une remise en pâture (Petit Luberon), où plus de deux années sont cependant nécessaires à une évolution nette.

Le phénomène est donc bidirectionnel : ouverture du milieu en cas de mise en pâture, et fermeture en cas d'arrêt du pâturage.

Richesse spécifique

L'intérieur des exclos renferme 43,1 espèces contre 48,2 en moyenne alentour : il y a donc globalement une richesse moins importante dans les exclos (- 10 %).

En fait, cette différence de richesse n'est pas sensible de la même façon suivant les exclos. Elle est peu sensible et aléatoire dans les exclos témoins d'une remise en pâture (Petit Luberon), elle est par contre très marquée et assez constante dans les exclos de mise en défens expérimentale (Grand Luberon).

Le phénomène n'est donc pas équivalent dans les deux situations :

- la réintroduction du pâturage a des effets peu probants sur la richesse spécifique, du moins à court terme (< 10 ans) ;

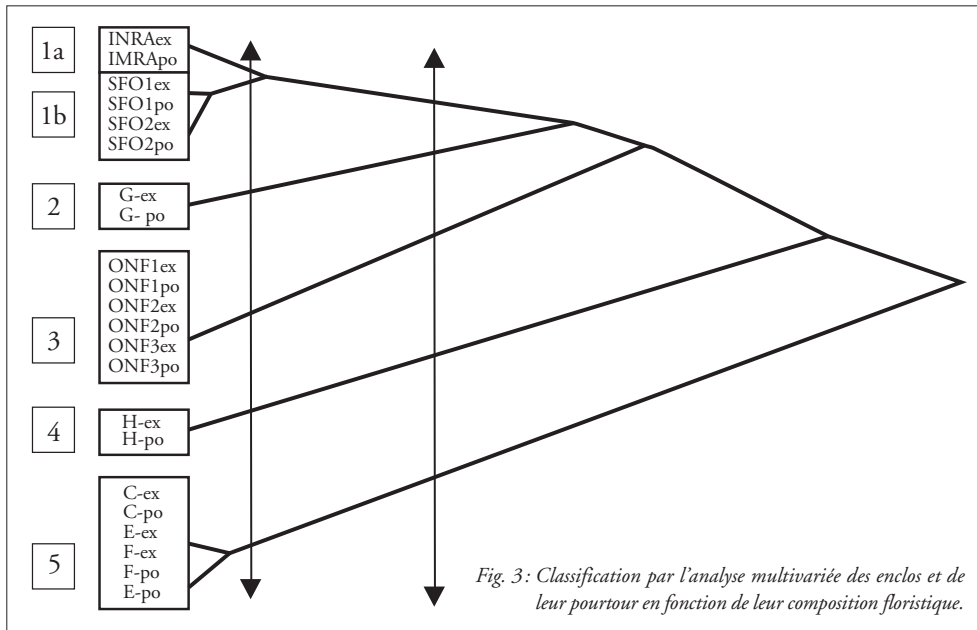
- l'arrêt du pâturage a des effets très nets d'appauvrissement spécifique, du moins à moyen terme (> 10 ans).

4.2. Dérive floristique et approche patrimoniale

La saisie des relevés en présence/absence, a permis l'analyse statistique multivariée des données, afin de comparer deux à deux l'intérieur de l'exclos et son pourtour, parmi l'ensemble des relevés.

Sur les données factorielles issues de l'analyse des correspondances, une classification hiérarchique (du moment d'ordre 2) effectuée à partir des 4 premiers axes de l'analyse (totalisant 40 % de l'inertie), a permis le découpage en classe de l'ensemble des relevés (Fig. 3).

1. Les probabilités affichées indiquent en fait le pourcentage de chance que la différence observée soit due au hasard et ne corresponde donc pas à un cas général avéré (c'est en fait le risque que l'on prend en rejetant l'hypothèse de la similarité des séries observées). Dans la pratique, si ce risque est inférieur à 5%, on dit que la différence est significative, et plus ce risque baisse, plus la significativité augmente.



Il en ressort que chaque enclos est apparié à son pourtour, les 11 paires se regroupant en 5 ou 7 groupes floristiques (selon le niveau de troncature) en fonction de leur écologie :

- 1 : pelouses à chaméphytes des crêtes de basse altitude (charnière méso-/supraméditerranéen) ;
- 1a : lapiaz sommital de l'étage supraméditerranéen inférieur ;
- 1b : crêtes exposées de l'étage mésoméditerranéen supérieur ;
- 2 : pelouses sèches d'altitude à Brome érigé (supraméditerranéen) ;
- 3 : pelouses sèches mésoméditerranéennes en mosaïque de garrigue (basse altitude) ;
- 4 : pelouses embroussaillées de l'étage supraméditerranéen (versant nord d'altitude) ;
- 5 : pelouses à chaméphytes des crêtes élevées (supraméditerranéen à caractère oroméditerranéen) ;
- 5a : pelouses pauvres en annuelles ;
- 5b : pelouses assez riches en annuelles.

Parmi ces dernières, on observe toutefois un léger réarrangement. Il concerne l'isolement relatif du pourtour « E », alors que l'exclos correspondant est proche de l'exclos « C » et son pourtour. Cet isolement intervient toutefois assez tardivement dans le dendrogramme, et est donc de faible importance floristique.

Bilan biogéographique

Les spectres botaniques établissent la proportion des types de plantes en fonction du nombre total d'espèces.

Lorsqu'on travaille sur un lot de relevés à comparer, il est possible de raisonner à plusieurs niveaux hiérarchiques :

- Chaque relevé a un spectre pondéré par l'abondance des plantes (d'après l'indice d'abondance-dominance transformé en valeur moyenne de recouvrement), et la somme des spectres d'un même lot de relevés traduit bien le caractère dominant la végétation, à travers son aspect physionomique.

- Chaque relevé a un **spectre brut** qui recense son cortège spécifique (qui considère chaque plante avec un poids égal). La somme des spectres d'un même lot de relevés donne un spectre pondéré par la fréquence de chaque plante et traduit bien son potentiel fonctionnel, à travers un lot d'espèces susceptible de s'exprimer.

- Mais les relevés peuvent receler des flores complémentaires, l'absence aléatoire d'une espèce dans un relevé étant compensée par sa présence aléatoire dans un autre. Le spectre brut global établi sur l'ensemble des taxons rencontrés dans au moins un relevé, traduit bien la valeur patrimoniale d'un ensemble de relevé (un type

d'habitat dans un massif donné, une mosaïque d'habitat dans un écosystème, etc.), à travers sa capacité d'hébergement de taxons de nature variée.

Si le spectre pondéré par l'abondance, appelé aussi « spectre réel » (Quézel & Rioux, 1950) est utilisé de longue date, tout comme le spectre brut (pondéré ou non par la fréquence), l'utilisation des trois par la méthode de l'analyse successive permet d'approfondir le diagnostic et de le sécuriser (Véla, 1996).

Analysons tout d'abord le cortège floristique rencontré dans l'ensemble des enclos et de leur pourtour (Petit et Grand Luberon), quelle que soit leur problématique (réintroduction ou arrêt du pâturage).

Cortège global: On rencontre autour des enclos un peu plus de taxons paléo-arctiques, un peu plus de sub-méditerranéens et un peu moins de méditerranéens stricts qu'à l'intérieur.

Fréquence: On rencontre autour des enclos une plus grande fréquence des pluri-régionaux et des paléo-arctiques, également des sub-méditerranéens, mais par contre le déficit en nombre de méditerranéens stricts du cortège global n'est pas confirmé ici en fréquence.

Abondance: Autour des enclos, la supériorité en fréquence des taxons pluri-régionaux est plus sensible encore en recouvrement, mais celle des taxons paléo-arctiques n'est pas confirmée par l'abondance, tandis que ce déficit se manifeste aussi chez les taxons late-européens. Une petite supériorité en recouvrement des taxons orophytes se fait sentir. En abondance, les sub-méditerranéens ne se différencient pas, quant au déficit global en taxons méditerranéens, non sensible en fréquence, il devient par contre très marqué en abondance. On remarque enfin un meilleur recouvrement des sub-endémiques, qui ne sont pourtant pas plus fréquents ni plus nombreux.

Afin de préciser encore le diagnostic, et de mieux interpréter les résultats, il est possible de comparer les deux problématiques: les 5 sites du Petit Luberon où l'enclos protège la végétation d'une réintroduction récente du pâturage, et les 5 sites du Grand Luberon où l'enclos permet à la végétation d'échapper à un pâturage ancestral. Le site de la station météo de l'INRA a été exclu de cette comparaison.

Taxons à large répartition: Les supériorités constatées globalement pour le pourtour des enclos, outre celle en fréquence et abondance des taxons pluri-régionaux (supériorité en nombre et fréquence des taxons paléo-arctiques déficitaires en abondance comme les taxons late-européens), sont le fait des exclos du Grand Luberon, ceux du Petit Luberon étant nettement constants.

Taxons orophytes: La supériorité globale en abondance des taxons orophytes (constant en nombre et fréquence) autour des enclos, est en fait très marquée pour ceux du Grand Luberon, et s'oppose à un déficit pour ceux du Petit Luberon.

Taxons méditerranéens: Les taxons sub-méditerranéens, globalement supérieurs en nombre et fréquence, ne le sont pas en abondance car un déficit de celle-ci autour des enclos du Petit Luberon vient gommer une supériorité bien réelle autour des enclos du Grand Luberon. Le déficit global des taxons méditerranéens vrais, surtout sensible en abondance autour des enclos, est bien marqué autant pour le Petit que pour le Grand Luberon.

Taxons à répartition réduite: La légère supériorité globale des taxons subendémiques en abondance (mais pas en nombre ni en fréquence) autour des enclos, est bien nette pour ceux du Grand Luberon, alors qu'au contraire il semble y avoir un léger déficit autour des enclos du Petit Luberon. Les enclos du Grand Luberon montrent de plus, sur leur pourtour, une supériorité des taxons méditerranéens nord occidentaux en fréquence.

Intérêt patrimonial

Pour les espèces à forte valeur patrimoniale, c'est-à-dire à degré d'endémicité élevé (endémique stricts + subendémiques, NW-méditerranéens), le cortège global est inchangé en nombre et en fréquence. On observe cependant dans le Grand Luberon, une diminution de l'abondance des endémiques et subendémiques lors de l'arrêt du pâturage. Le danger de raréfaction de ces espèces lié à une éventuelle disparition du pâturage et une densification des pelouses est donc relatif, et sur un pas de temps de 16 ans il n'est qu'apparent: les espèces sont encore présentes et toujours aussi fréquentes, mais offrent un recouvrement moins important.

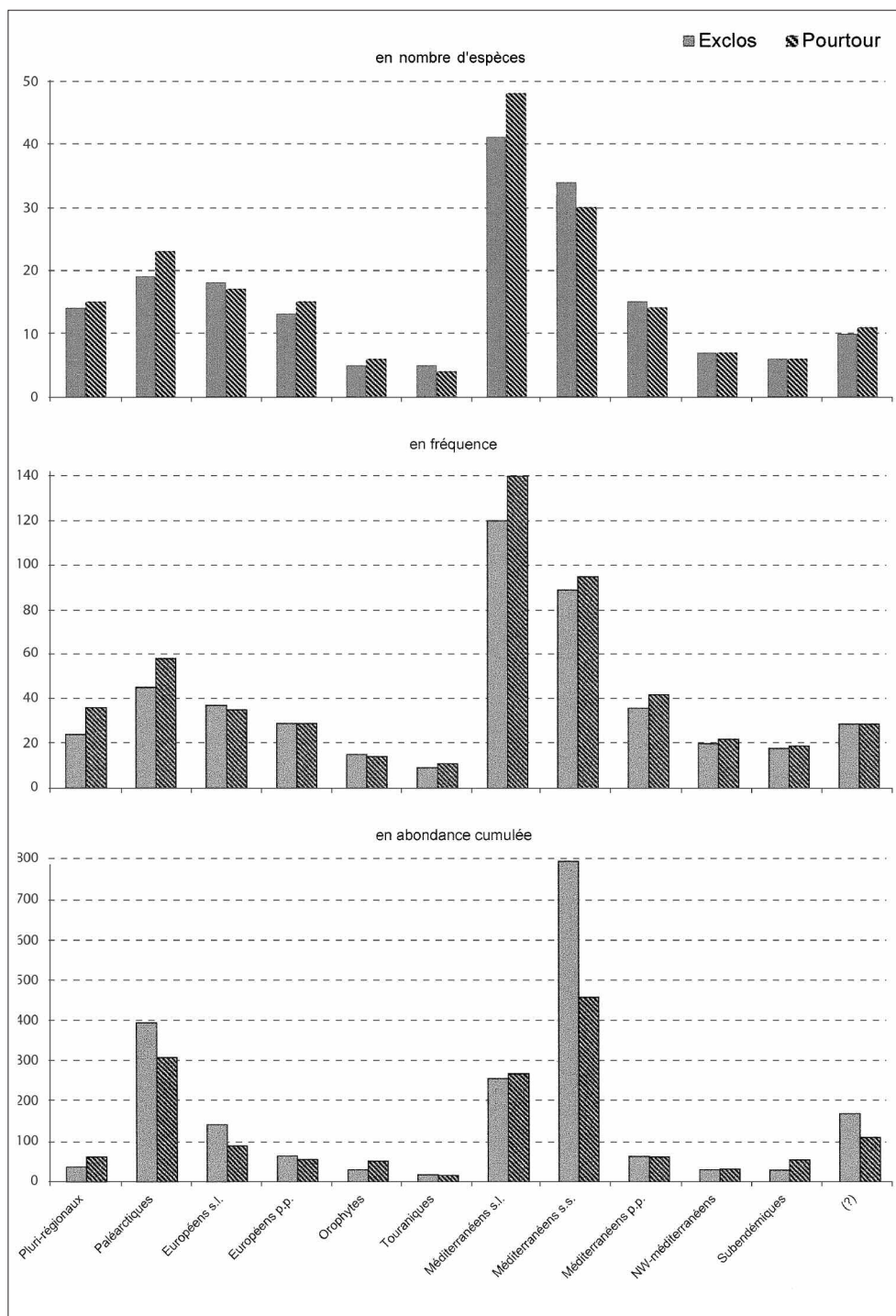


Fig. 4 : comparaison des spectres biogéographiques des exclos et de leurs pourtours sur l'ensemble des 11 sites (cf. détails dans tableaux en annexe 2).

Pour le reste du cortège biogéographique, on observe les tendances suivantes :

- Les taxons méditerranéens au sens large (sténo- à eury-méditerranéens) persistent en nombre et en fréquence dans le Petit Luberon, mais diminuent en abondance avec le retour du pâturage. Ce sont eux qui traduisent le mieux la diminution de biomasse par la consommation animale.

- Les taxons pluri-régionaux (circumboréaux à cosmopolites) sont plus nombreux, plus fréquents et plus abondants dans les pourtours pâturés que dans les exclos non pâturés, ceci de manière réciproque : augmentation en cas de remise en pâturage, et baisse en cas de mise en défens. Le danger d'une banalisation de la flore est donc à surveiller, notamment en cas de sur-pâturage prolongé.

4.3. Dérive écologique

Les mêmes relevés affectés d'un coefficient d'abondance-dominance à chaque espèce (Braun-Blanquet, 1932), sont utilisés pour faire un traitement socio-écologique.

La classification ascendante hiérarchique (CAH) définit des groupes de comportements écologiques, hiérarchisés à plusieurs niveaux de synthèse, encore appelés « éléments écologiques » (Fig. 5). La gestion de ces éléments aboutit à plusieurs types de résultats dont un nous intéresse tout particulièrement ici : les plantes discriminantes de l'élément résumant son comportement écologique. Elles sont généralement présentées en tableaux comparatifs plus compacts montrant à la fois les oppositions et les similitudes écologiques entre groupes jumeaux (Tableau 3).

Le remplacement de l'enclos « E » isolément de son pourtour, déjà pressenti par la méthode floristique, est confirmé par la méthode socio-écologique. Mais la réaction atypique d'un seul site sur les cinq répondant à la même problématique de mise en défens expérimentale sur la crête du Grand Luberon, ne permet pas une interprétation satisfaisante.

Par contre les sites de réintroduction du pâturage dans le Petit Luberon, au moins ceux âgés de 6 ans, présentent un cas différent. En effet on observe une redistribution de certains enclos et pourtours de la série « ONF », entre les groupements « n° 14 » et « n° 15 ».

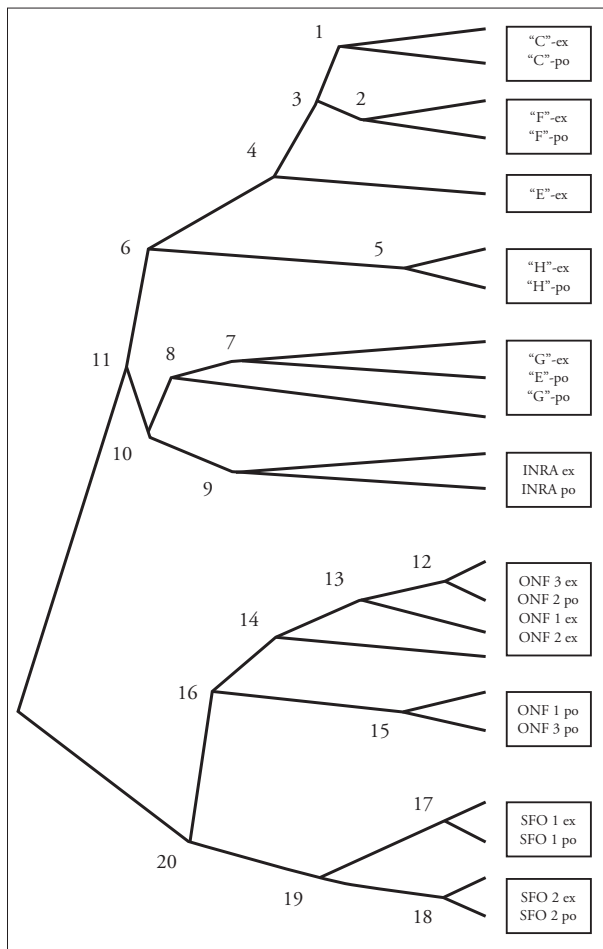


Fig. 5 : définition par une CAH, de groupes de comportements écologiques pour les 22 relevés.

Les plantes les plus discriminantes à l'égard du groupement « n° 14 » sont des plantes vivaces des garrigues calcaires.

Les plantes les plus discriminantes à l'égard du groupement « n° 15 » sont toutes des annuelles de pelouses sèches.

Il y a donc, pour deux des trois sites concernés (ONF1 et ONF3) une dérive écologique déjà sensible, depuis un habitat de mosaïques « garrigues + pelouses sèches vivaces », vers un habitat de pelouses sèches à annuelles.

Code	Plantes à seuil	Abondance	PDR n°14	PDR n°15
2581	<i>Thymus vulgaris</i>	.1-6	.23	.13
4299	<i>Rubia peregriana</i>	.1-6	.20	.6
5806	<i>Dactylis glomerata</i>	.1-6	.19	.10
5726	<i>Brachypodium retusum</i>	.1-6	.18	.14
2143	<i>Quercus ilex</i>	.1-6	.12	.5
3139	<i>Ononis minutissima</i>	.1-5	.11	.7
5687	<i>Avenula bromoides</i>	.1-4	.11	.3
1630	<i>Sedum sediforme</i>	.1-4	.8	.5
6691	<i>Pinus halepensis</i>	.1-6	.8	.3
6377	<i>Asparagus acutifolius</i>	.1-6	.8	.3
5720	<i>Brachypodium pinnatum phoenicoides</i>	.1-6	.7	.1
5725	<i>Brachypodium retusum</i>	.3-6	.7	.6
742	<i>Cistus albidus</i>	.1-6	.7	.3
6375	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	.1-6	.7	.0
3894	<i>Rhamnus alaternus</i>	.1-5	.6	.2
2948	<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	.1-6	.6	.0
3345	<i>Pistacia lentiscus</i>	.1-6	.6	.2
6666	<i>Juniperus oxycedrus</i>	.1-6	.5	.2
2479	<i>Rosmarinus officinalis</i>	.1-6	.5	.3
1245	<i>Helichrysum stoechas</i>	.1-6	.5	.4
293	<i>Lonicera implexa</i>	.1-4	.5	.2
3176	<i>Bituminaria bituminosa</i>	.1-5	.5	.3
6631	<i>Smilax aspera</i>	.1-6	.5	.1
4272	<i>Galium obliquum</i>	.1-4	.5	-.3
3723	<i>Clematis flammula</i>	.1-5	.5	.2
(...)	(...)	(...)	(...)	(...)
373	<i>Cerastium pumilum</i>	.1-5	.1	.5
3267	<i>Trifolium scabrum</i>	.1-6	.2	.5
1824	<i>Erophila verna</i>	.1-6	.1	.6
3207	<i>Trifolium campestre</i>	.1-5	.1	.6
2254	<i>Erodium cicutarium</i>	.1-5	.1	.6
6092	<i>Poa bulbosa</i>	.1-5	.1	.6
6142	<i>Catapodium rigidum</i>	.1-4	.2	.7
3099	<i>Medicago minima</i>	.1-6	.2	.8
336	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	.1-6	.4	.14

Tableau 3 : caractérisation socio-écologique des groupements 14 et 15 (plantes discriminantes).
La liste présente les indices de variables les plus importants pour une « plante à seuil d'abondance » donnée,
appelés aussi plantes discriminantes. (PDR = Pouvoir discriminant à l'égard des relevés).

Dans cette ambiance méditerranéenne, la thérophytisation sensible due au pâturage tend à faire évoluer les garrigues vers des parcours sub-steppiques méditerranéens riches en annuelles (ordre des Thero-Brachypodietalia). La gestion conservatoire de ces milieux par le pâturage, préoccupation principale de la Directive européenne « Habitats », semble donc bien appropriée.

5. CONCLUSION

Après arrêt du pâturage, ou au contraire retour du pâturage, l'évolution de la densité du couvert végétal herbacé est rapide (dès 2 ans) : densification dans un cas et éclaircissement dans l'autre. Par contre, si en cas d'abandon du pâturage un appauvrissement en nombre d'espèces est très net au bout de 15 ans, dans le cas inverse de la réintroduction du pâturage, il n'y a pas encore d'enrichissement sensible en 2 à 6 ans, ce qui est peut-être lié à l'âge trop faible des enclos.

Plus en détail, la composition floristique des enclos et de leur pourtour n'évolue pas de manière significativement différente dans les deux cas. Mais aussi faibles que soient les différences observables, elles caractérisent déjà, dans le cas de la réintroduction du pâturage (Petit Luberon), une dérive écologique sensible dans le sens de la mosaïque garrigue/pelouse vivace vers la pelouse à annuelles typique des parcours méditerranéens, dans un pas de temps de 6 ans seulement. Par contre, l'abandon du pâturage (Grand Luberon) n'entraîne pas toujours de dérive sensible en 15 ans. Il faut y voir une forte inertie des systèmes ancestralement pâturés, et au contraire une rapidité d'adaptation des systèmes soumis à un retour du pâturage.

D'un point de vue patrimonial, l'effet du pâturage sur la composante endémique n'est pas négatif (ce qui est déjà un bon résultat), mais son rôle positif n'est qu'apparent et doit être relativisé (il ne joue qu'en termes d'abondance).

En conclusion, on peut déjà percevoir la modification partielle du milieu (préférable à une modification trop brutale), mais un pas de temps plus long sera nécessaire pour tirer un bilan plus solide, notamment concernant la gestion durable des espèces à valeur patrimoniale de ces pelouses. Par exemple, une thérophytisation réussie grâce au pâturage sera un enrichissement

de l'écosystème en nombre d'espèces. Il conviendra cependant de contrôler son devenir et de veiller à ce que les conditions de conservation des parcours ne soient pas altérées par le surpâturage.

Ces résultats viennent confirmer une tendance générale liée au pâturage, et bien connue partout en Méditerranée (Quézel, 2000 ; Jauffret & Véla, 2000 ; Jauffret, 2001) :

- Le recouvrement des espèces ligneuses (phanérophytes et chaméphytes) est un indicateur de la pression pastorale. En cas de diminution de leur fréquence voire de leur nombre elles signent un phénomène de surpâturage.

- Les annuelles (thérophytes) sont aussi un bon marqueur de l'activité pastorale. Ils se diversifient et abondent dans les parcours, et en cas de surpâturage le compartiment thérophytique tend à se banaliser (espèces rudérales).

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO M., BONIN G., LOISEL R. & QUÉZEL P., 1990, Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin, *Vegetatio*, n° 87, p. 151-173.

BARBERO M. & QUÉZEL P., 1990, La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence-Alpes-Côte-d'Azur, *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, n° 41, p. 77-88.

BENZECRI J.-P., 1973, *L'analyse des données, T. II, l'analyse des correspondances*, Dunod Ed., 619 p.

BONIN G. & TATONI T., 1990, Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement, *Ecologia Mediterranea*, T. XVI, p. 403-414.

BRAUN-BLANQUET J., 1932, *Plant sociology. The study of plant communities* [Authorized translation of « Pflanzen-soziologie » (1928)], edited by FULLER G.D. & CONARD H.S., University of Chicago Ill (USA), 438 p.

BRISSE H., GRANDJOUAN G., HOFF M. & DE RUFFRAY P., 1984, Utilisation d'un critère statistique de l'écologie en phytosociologie: Exemple des forêts alluviales en Alsace, in « *La végétation des forêts alluviales* », 9^e colloque de l'Association Amicale internationale de phytosociologie, Strasbourg, 1980, Ed. Cramers, p. 543-590.

BRISSE H., DE RUFFRAY P., GRANDJOUAN G. & HOFF M., 1995, European vegetation survey. La banque de données phytosociologique « SOPHY », *Annali di botanica*, Vol. 53, p. 191-223.

BRISSE H. & KERGUELEN M., 1994, Code informatisé de la flore de France, *Bulletin de l'Association d'informatique appliquée à la botanique*, n° 1, p. I-V + I-128.

BUISSON-CATIL J. (coll. CRÉGUT E., GUILBERT R., RENAULT S., SAUZADE G., TALLAGRAND F. & TEXIER P.-J.), 1997, *Le Luberon des origines - Des chasseurs-cueilleurs moustériens aux premiers paysans: 100 000 ans de peuplement pré-historique dans le Parc naturel régional du Luberon*, Ed. A. Barthélemy, Avignon, 63 p.

DUTOIT T., CAPPELAERE M. & ALARD D., 1994, Pratiques agropastorales anciennes et évolution des paysages en Haute-Normandie: l'exemple des pelouses calcicoles, *Actes du Muséum de Rouen*, 1994 (2), p. 10-39.

JAUFFRET S., 2001, *Validation et comparaison de divers indicateurs de changement à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides. Application au suivi de la désertification dans le Sud tunisien*, Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, 305 p. + annexes.

JAUFFRET S. & VÉLA E., 2000, Passé, présent et devenir des paysages pastoraux au sud et au nord de la Méditerranée. L'exemple du Sud tunisien et du Sud-Est français, *Actes du Séminaire international Mepenpop 2000 : Population rurale et environnement en contexte bioclimatique méditerranéen*, 25 au 25 octobre 2000, Jerba, Tunisie.

GARDE L., 1982, *Productivité des formations végétales des crêtes du Grand Luberon*, DEA, Université d'Aix-Marseille III, 46 p.

GUINOCHET M., 1973, *Phytosociologie*, Collection d'écologie, n° 1. Paris, Masson & Cie, 227 p.

GRANDJOUAN G., 1982, *Une méthode de comparaison statistique entre les relations des plantes et des climats*, Thèse d'état, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 316 p.

LE HOUÉROU H.-N., 1981, L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne, *Forêt Méditerranéenne*, T. 2, n° 1, p. 31-34.

- NAVEH Z. & LIEBERMAN A.S., 1984, *Landscape Ecology: theory and application*, Springer-Verlag, New York, 376 p.
- QUÉZEL P. & RIOUX J., 1950, La notion de spectre en phytosociologie (spectre zonal réel), *Lejeunia*, n° 14, p. 19-26.
- QUÉZEL P., 2000, *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen*, Ibis Press, Paris, 117 p.
- TATONIT., BARBERO M. & GACHET S., 1999, Dynamique des boisements naturels en Provence, *Ingénieries*, Hors série, p. 49-58.
- TRIVELLY E., DUTOITT. & DALIGAUX J., 2000, Transformation des paysages de pelouses sèches des crêtes du Grand Luberon, Éléments historiques pour une aide à la décision de gestion, *Courrier scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 4, p. 38-56.
- VÉLA E, 1996, *Biodiversité et perturbations en région méditerranéenne. Impact du pâturage et du débroussaillage sur la richesse et l'organisation de la végétation dans le Petit Luberon (Vaucluse, France)*. DEA, Université d'Aix-Marseille III, 37 p. + XXXV.

ANNEXE 1

Calcul des distances socio-écologiques, des fidélités et des pouvoirs discriminants:

$$DEP(A, B) = S (FID(A, X) - FID(B, X))^2 \text{ pour } X = 1 \text{ à } NPB$$

$$DER(R1, R2) = S (FIM(R1, X) - FIM(R2, X))^2 \text{ pour } X = 1 \text{ à } NPB$$

$$FID(A, B) = FCO(A, B) / FRQ(A)$$

$$FIM(R, A) = (1/NPR(R)) \times S FID(X, A) \text{ pour } X \text{ appartenant au relevé}$$

$$PDP(X, A) = (FID(E, X) - FID(A, X))^2 / DEP(E, A)$$

$$PDR(X, R) = (FIM(E, X) - FIM(R, X))^2 / DER(E, R)$$

A, B: numéros de plantes

DEP(A, B): distance socio-écologique, au carré, entre les plantes A et B

DER(R1, R2): distance socio-écologique, au carré, entre les relevés R1 et R2

E: ensemble des observations de la banque

FCO(A, B): fréquence commune des plantes A et B

FID(A, B): fidélité de la plante A à la plante B

FIM(R, A): fidélité moyenne du relevé R à l'égard de la plante A

FRQ(A): fréquence de la plante A

NPB: nombre de plantes dans la banque

NPR(R): nombre de plantes dans le relevé R

PDP(X, A) pouvoir discriminant d'une plante X à l'égard du comportement de la plante A

PDR(X, R): pouvoir discriminant d'une plante X à l'égard du relevé R

R, R1, R2: numéros de relevés

X: numéro courant des plantes d'un ensemble

ANNEXE 2
Répartition des types biogéographiques sur les sites étudiés

a) Ensemble						
Type biogéographique	NOMBRE D'ESPÈCES		FRÉQUENCE CUMULÉE		SOMME DES COEFFICIENTS	
	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour
Pluri-régionaux	14	15	24	36	37	62
Paléarctique	19	23	45	58	394,5	308,5
Européens <i>sensu lato</i>	18	17	37	35	141,5	89
Européens <i>pro parte</i>	13	15	29	29	64	55,5
Orophytes	5	6	15	14	30	51
Touraniques	5	4	9	11	17	15,5
Méditerranéens <i>sensu lato</i>	41	48	120	140	256	268
Méditerranéens <i>sensu stricto</i>	34	30	89	95	793,5	457
Méditerranéens <i>pro parte</i>	15	14	36	42	63	61
NW-Méditerranéens	7	7	20	22	29,5	31
Subendémiques	6	6	18	19	29	53,5
(?)	10	11	29	29	169	109,5

a) Grand Luberon						
Type biogéographique	NOMBRE D'ESPÈCES		SOMME DES FRÉQUENCES		SOMME TOTAL	
	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour
Pluri-régionaux	6	7	7	11	6	15
Paléarctique	14	19	22	35	296	227,5
Européens <i>sensu lato</i>	8	10	14	13	97,5	43,5
Européens <i>pro parte</i>	8	8	17	18	31	28,5
Orophytes	4	5	9	10	17	41,5
Touraniques	0	1	0	1	0	0,5
Méditerranéens <i>sensu lato</i>	15	26	28	42	66	112
Méditerranéens <i>sensu stricto</i>	8	8	15	18	170,5	105
Méditerranéens <i>pro parte</i>	7	8	17	21	31	35,5
NW-Méditerranéens	2	3	2	5	1	2,5
Subendémiques	4	4	10	12	20	47,5
(?)	6	6	11	11	99	61,5

a) Petit Luberon						
Type biogéographique	NOMBRE D'ESPÈCES		SOMME DES FRÉQUENCES		SOMME TOTAL	
	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour	Exclos	Pourtour
Pluri-régionaux	8	10	16	20	30,6	37,5
Paléarctique	10	9	19	16	32	28
Européens <i>sensu lato</i>	11	8	17	13	31	33,5
Européens <i>pro parte</i>	4	3	6	3	5,5	1,5
Orophytes	2	2	5	3	10	6,5
Touraniques	5	3	8	7	14	11
Méditerranéens <i>sensu lato</i>	33	34	79	78	173,5	126
Méditerranéens <i>sensu stricto</i>	28	26	66	68	585	328
Méditerranéens <i>pro parte</i>	8	8	12	14	23,5	17
NW-Méditerranéens	5	4	15	13	24,5	24
Subendémiques	4	3	7	6	8,5	5,5
(?)	8	8	14	14	63	41

Signification des regroupements de catégories :

- Pluri-régionaux = cosmopolites, subcosmopolites, circumboréaux.
- Paléarctiques = euro-méditerranéens, paléotempérés.
- Européens *s.l.* = médio-européens, européens, européo-caucasiens,
- Européens *p.p.* = sud-européens, ouest-européens, subméditerranéens-subatlantiques, sud-est-européens, etc.
- Orophytes = alpins, pyrénéo-alpins, orophytes centro-européens, orophytes européens, orophytes eurasiatiques, etc.
- Touraniques = sténoméditerranéo-touraniques, euryméditerranéo-touraniques, sud-européens sud-sibériens, etc.
- Méditerranéens *s.l.* = euryméditerranéens, subméditerranéens.
- Méditerranéens *s.s.* = circum-méditerranéens sténoméditerranéens.
- Méditerranéens *p.p.* = ouest-méditerranéens, centro-méditerranéens, sud-méditerranéens, méditerranéo-montagnards.
- NW-méditerranéens = sténo-méditerranéens ou euryméditerranéens des Baléares ou de Catalogne à la Ligurie ou la Toscane.
- Subendémiques = endémiques provençaux stricts, endémiques occitans, endémiques liguro-provençaux, endémiques sud-préalpins, etc.
- (?): Plante indéterminée ou cortège biogéographique inconnu.