

Photo : S. Bec.



Sur les crêtes du Luberon.

PASTORALISME ET DIVERSITÉ

PRÉSENTATION DU SUIVI SCIENTIFIQUE ET DES PREMIERS RÉSULTATS CONCERNANT L'ORGANISATION DE LA VÉGÉTATION DANS LE LUBERON

Thierry TATONI, Errol VÉLA, Thierry DUTOIT & Philip ROCHE*

INTRODUCTION

Après une période pluri-millénaire d'utilisation agrosylvo-pastorale intense, la région méditerranéenne française est désormais l'objet d'une importante déprise rurale amorcée de manière sensible depuis la seconde guerre mondiale (BARBERO & al., 1990). Les paysages provençaux ont ainsi subi des mutations profondes, et, même si une majorité d'entre eux apparaît aujourd'hui comme des ensembles « naturels », leur structure résulte en fait de la confrontation de processus écologiques avec une histoire humaine (QUÉZEL, 1987). Ainsi, le paysage, ou éco-complexe¹, correspond à l'expression spatiale des interactions entre la Nature et la Société.

La structuration d'un éco-complexe dépend directement de deux grands types de facteurs d'organisation : la composante humaine et les lois naturelles ou facteurs écologiques (BLANDIN, 1992).

Parmi l'ensemble du facteur humain, on distingue d'abord les actions contemporaines qui ont un effet direct sur le milieu et qui vont entraîner des réponses biologiques différenciées suivant leurs caractéristiques (type, intensité, fréquence). Ces actions sont les fruits des acteurs-gestionnaires de l'espace rural, et quelle que soit leur expression, elles vont dans le sens d'une gestion à double rentabilité : économique et écologique. Il semble en fait que la gestion à caractère environnemental constitue désormais l'objectif principal, sinon unique. Toutefois, malgré une finalité commune, chaque action se traduit d'une manière différente, voire parfois contradictoire, sur le milieu, suivant la perception et la représentation que se fait chaque acteur de l'environnement.

Le facteur anthropique comprend également tout ce qui relève du domaine de l'histoire, et qui correspond aux actions réalisées par les sociétés rurales antérieures ou les services de gestion (comme les services RTM responsables de la plupart des reboisements du début du XXe siècle). Ces acteurs ont directement influencé l'évolution des paysages anciens, et ce de manière assez sensible, car de nombreuses « traces » de ces utilisations antérieures se retrouvent dans les systèmes « naturels » d'aujourd'hui (cf. par exemple les murets des terrasses de cultures abandonnées, TATONI, 1991). De plus, le « passé » pèse aussi sur les actions actuelles à travers la perception des paysages ruraux anciens, devenus « traditionnels » et véhiculant l'image de paysage idéal vers lequel on voudrait revenir. Cette conception s'accompagne d'un lot d'ambiguïtés et, là encore, de certaines contradictions en termes d'usages et de gestion des milieux (par exemple, alors que d'importants efforts ont été déployés au début du siècle pour reboiser les massifs, certains gestionnaires sont aujourd'hui à la recherche de moyens radicaux pour éviter le développement de la végétation ligneuse). On en arrive alors à la notion de conflits d'usage (*land-use conflicts*), corrélative à toute tentative de mise en place d'un plan de gestion global d'un territoire.

Face à cette diversité des usages et des gestions, les systèmes écologiques proposent des réponses qui, bien que s'inscrivant suivant des lois hiérarchiques, peuvent être très différentes, ce qui va se traduire par une importante complexité structurelle et une forte hétérogénéité des écosystèmes. En effet, les communautés végétales et/ou animales se structurent différemment suivant les caractéristiques

*IMEP (Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie), CNRS, case 461, Faculté des sciences Saint-Jérôme, Université Aix-Marseille, 13 397 Marseille CEDEX 20.

1. Le paysage, objet et cadre de la recherche, est perçu comme un niveau d'organisation des systèmes écologiques ayant pour caractéristiques l'hétérogénéité, l'importance des actions humaines et la détermination spatiale (BUREL, 1991). Cette notion de paysage à laquelle nous nous référons dans l'ensemble de notre démarche recoupe largement la notion d'éco-complexe (BLANDIN & LAMOTTE, 1986).

téristiques de la perturbation (action anthropique), mais aussi en fonction des composantes extrinsèques et intrinsèques des systèmes auxquels elles appartiennent, et enfin selon leur capacité adaptative.

Si dans les grandes lignes, l'impact des perturbations d'origine anthropique sur les systèmes écologiques commence à être bien défini, on ne parvient pas encore à coller un type de réponse à une action donnée, pour un territoire précis. Or, évaluer les conséquences écologiques de chaque mode d'usage s'avère un impératif non seulement pour comprendre la dynamique d'un écosystème complexe, mais aussi pour affiner, voire pondérer, les stratégies d'utilisation du sol en fonction des impératifs humains et environnementaux.

Dans le cadre du programme de recherche mené sur le territoire du Parc naturel régional du Luberon (PNRL), l'accent est mis sur le devenir des milieux ouverts, notamment sur l'impact écologique des différents modes d'ouverture combinant débroussaillage mécanique et pâturage. Les conditions de maintien et la place écologique des formations végétales pouvant être assimilées à des steppes ou des pelouses sèches constituent alors le véritable pôle d'intérêt du suivi scientifique mis en place depuis 1995.

Notre objectif, à travers cet article, consiste d'une part à présenter les protocoles retenus pour cerner les modalités de réponse des communautés végétales suivant les différentes pratiques d'ouverture des milieux dans plusieurs secteurs du Luberon (cf. infra le cadre géographique), d'autre part de dresser un premier panorama des structures végétales observables sur les sites d'étude.

Auparavant, il nous semble opportun de faire une synthèse bibliographique sommaire sur les travaux concernant les pelouses sèches de manière à faire ressortir l'importance de la problématique sur le plan international, mais aussi son originalité au niveau régional.

CADRE BIBLIOGRAPHIQUE

Les steppes et pelouses sèches sont des paysages semi-naturels, riches en espèces, qui ont été très étudiés dans les pays du nord ouest de l'Europe, en raison de leur importance écologique (SMITH, 1980; HILLIER & al., 1990) et de la richesse historique et culturelle (SKET, 1997).

Au niveau écologique, de nombreux travaux, essentiellement en Grande Bretagne et aux Pays-Bas, ont été réalisés sous l'angle de l'étude des successions végétales (WARD & JENNINGS, 1990), des niches écologiques (GRUBB, 1977), des compétitions inter spécifiques (BOBBINK & WILLEMS, 1987; MORTIMER, 1992), de la paléoécologie (BUSH & FLENLEY, 1987), de l'écologie historique (SHEAIL, 1980) et des stratégies autécologiques (GRIME & al., 1987). Les fondements de la biologie de la conservation ont également été construits en partie sur les problématiques conservatoires des pelouses calcicoles (WELLS, 1969; MORRIS, 1969; DUFFEY & al., 1974; RORISON & HUNT, 1980; etc.). En France, de nombreuses synthèses phytosociologiques ont été approfondies à l'échelle nationale (GÉHU, 1984; ROYER, 1987; BOULLET, 1986). Au niveau paysager, beaucoup moins de travaux ont été réalisés à l'exception des recherches concernant les relations entre les pratiques agro-pastorales anciennes et l'évolution des paysages (WELLS & al., 1976; WILLEMS, 1990; DUTOIT & al., 1994; DUTOIT & ALARD, 1995; DUTOIT, 1997) et plus récemment une approche écosystémique des paysages de prairies sèches (FRAPA & TRIVELLY, 1996; TRIVELLY 1997).

Au total, une très abondante littérature existe sur les pelouses sèches et une synthèse bibliographique récente recense plus de 600 références sur ce seul mot clé (DUTOIT & ALARD, 1996). Concernant le type d'étude réalisée sur les steppes et pelouses sèches, une nette évolution temporelle peut être constatée. Les recherches menées au début du siècle sont essentiellement descriptives (botanique, entomologie) et mettent l'accent sur l'importante richesse biologique de ces écosystèmes (TANSLEY, 1939). À partir des années 1950, les recherches concernent de plus en plus le domaine de l'écologie fonctionnelle et de nombreuses études d'écophysiologie des espèces calcicoles font leur apparition (relation sol-plante, mycorhization, synthèse chlorophyllienne, etc.). Au niveau des communautés, si des suivis diachroniques de la végétation ont lieu depuis le début du siècle en Angleterre, la classification hiérarchique des communautés (typologie) est essentiellement le fait de travaux effectués sur le continent (phytosociologie). De la fin des années 1960 au début des années 1980, des recherches de biologie de la conservation sont essentiellement menées en Angleterre (HILLIER & al., 1990 pour revue). Les impacts des différentes opérations de gestion conserva-

toire (fauchage, pâturage, brûlis) sont testés sur différentes communautés et compartiments de l'écosystème.

En région PACA, les études botaniques et phytosociologiques menées sur les steppes et pelouses sèches (MOLINIER & TALLON, 1949-1950; BARBERO & al., 1984) ont laissé progressivement la place à des études sur les mécanismes de coexistence des espèces au niveau paysager et à la recherche des impacts de différents modes de gestion (pâturage) sur la richesse botanique et faunistique de ces écosystèmes. Aujourd'hui, on peut constater une volonté d'approche transversale de la gestion des paysages de pelouses sèches particulièrement sensible dans le document réalisé dans le cadre du programme LIFE ACE "Crau sèche" (BOUTIN & coll., 1998).

Ce bilan sommaire fait tout de même ressortir une importante lacune en terme de suivi et de recherche écologique concernant les pelouses et plus généralement les milieux ouverts en région méditerranéenne française, alors que paradoxalement une forte demande y existe de la part des gestionnaires pour orienter et optimiser leurs modes d'action.

CADRE GÉOGRAPHIQUE

Le suivi scientifique vise à évaluer les conséquences écologiques de l'application d'une mesure agri-environnementale (appelée par la suite OGAF-Environnement) ayant pour objectif d'entretenir ou de rétablir des milieux ouverts à l'aide d'un pastoralisme contrôlé. Cette mesure concerne une large partie du territoire du PNRL, à travers trois grandes zones : la montagne du Petit Luberon, les crêtes sommitales du Grand Luberon et les Craux de St-Michel-l'Observatoire. Si cette dernière zone correspond à un seul secteur, les reliefs du Luberon ont été découpés en plusieurs parties. Ainsi pour le Grand Luberon trois secteurs se distinguent suivant un axe Est-Ouest (Est, Centre, Ouest). Les zones du Grand Luberon et des Craux de St-Michel faisant l'objet de descriptions plus détaillées dans des articles de ce même volume (cf. VELA & al., 1998a et 1998b), il apparaît nécessaire de développer un peu plus le cadre de la montagne du Petit Luberon.

L'écocomplexe du Petit Luberon, qui se développe sur un substrat entièrement calcaire et culmine à 727 m d'al-

titude, présente, sur un territoire ayant une unité géographique, une importante mosaïque de modes d'usage se traduisant par une grande diversité de systèmes écologiques. Le climat est méditerranéen sub-humide à hiver frais (DAGET, 1977). Les précipitations atteignent en moyenne entre 600 et 700 mm par an selon les versants. La végétation s'organise suivant trois grands ensembles se superposant aux conditions topographiques. Des formations boisées importantes (chênaies et forêts mixtes) occupent l'essentiel de l'ubac du Petit Luberon. L'adret présente des formations herbacées et arbustives avec des taches plus ou moins importantes de pin d'Alep. Entre ces deux situations, se trouvent des zones de crêtes avec une nette dominance des pelouses à ligneux bas.

Dans le cadre de nos travaux, la zone du Petit Luberon a été découpée en cinq secteurs : la Crau des Mayorques, le Trou-du-Rat, la Tête-des-Buisses, les Hautes-Plaines et les Crêtes.

CADRE MÉTHODOLOGIQUE

L'ensemble de la méthodologie s'inscrit dans le cadre conceptuel de l'écologie du paysage (RISSER, 1987; ZONNEVELD & FORMAN, 1990) car il nous paraît être le plus approprié pour ce type d'investigation, ne serait-ce qu'au regard des trois principes sur lesquels repose sa genèse (RISSER & al., 1983) :

- l'homme est partie prenante des systèmes écologiques (NAVEH & LIEBERMAN, 1984; LEFEUVRE, 1989);
- l'analyse du paysage est complexe et nécessite une approche pluridisciplinaire;
- le niveau du paysage est pertinent pour répondre aux attentes des aménageurs.

La disjonction principale avec l'écologie des écosystèmes est l'intégration de l'hétérogénéité dans l'analyse écologique (BUREL, 1991), et comme le précisent LEFEUVRE & BARNAUD (1988) : « *sans référence permanente à l'espace, sans l'analyse de cet espace, et surtout sans prise en compte de son hétérogénéité et de ses variations dans le temps, l'étude du fonctionnement des écosystèmes s'avère désormais impossible* ».

Par ailleurs, la complexité des systèmes naturels rend nécessaire une structuration hiérarchique de la stratégie d'échantillonnage. Il est possible en référence à la théorie de la hiérarchie (ALLEN & STARR, 1982; O'NEIL & al., 1986) de considérer l'organisation des systèmes

écologiques comme une suite d'emboîtement d'unités et de phénomènes se déroulant à des échelles de plus en plus grandes. Ainsi, il est courant de considérer que les espèces herbacées sont des organismes fonctionnant à de petites échelles spatiales et temporelles, tandis que les taxons ligneux répondent à des échelles plus grossières.

Nous avons alors élaboré un dispositif d'échantillonnage suivant les concepts méthodologiques précités, c'est-à-dire spatialement référencé, recoupant plusieurs échelles et intégrant les principaux facteurs anthropiques.

La première phase opérationnelle de l'OGAF-Environnement a été de dresser une cartographie des niveaux de contractualisation avec les éleveurs selon trois types d'intervention, depuis le niveau 1 qui correspond à un maintien des milieux ouverts par le pâturage uniquement, jusqu'au niveau 3 où l'ouverture est essentiellement mécanique (à 80 %), en passant par le niveau 2 mélangeant plus équitablement le débroussaillage mécanique et le pâturage. D'un point de vue pratique, un réseau de 155 placettes de 400 m² (20 x 20 m) a été mis en place sur l'ensemble des trois zones d'étude (74 sur le Petit Luberon, 62 sur le Grand Luberon et 19 dans les Craux de St-Michel). Ces placettes ont été marquées durablement par des bornes de géomètres et géoréférencées à l'aide d'un GPS. Leur positionnement repose sur un échantillonnage stratifié dans un premier temps suivant les niveaux de contrat.

Dans un deuxième temps, la stratification de l'échantillonnage a intégré l'hétérogénéité physionomique de sorte que le positionnement définitif des placettes recoupe les différentes situations écologiques observables sur le terrain.

Chacune des placettes a ensuite fait l'objet d'un inventaire floristique exhaustif et d'un relevé descriptif des principaux paramètres du milieu (à l'aide d'une fiche inspirée de GODRON & al., 1968) rendant compte des conditions topographiques *sensu lato* (altitude, pente, exposition), de l'état de surface du sol (rochers, blocs, cailloux, terre nue, litière, cryptogames) et des taux de recouvrement des principales strates de la végétation.

Les premiers traitements numériques à l'aide d'analyses multivariées² réalisées à partir des inventaires flo-

ristiques et des relevés mésologiques ont permis de proposer une typologie des formations végétales en présence (cf. infra), mais ils ont aussi servi de pré-échantillonnage pour mettre en place un dispositif d'analyse quantitative de la végétation. En effet, pour saisir les changements sur des pas de temps relativement courts (2 à 5 ans) nous avons réalisé des relevés sur 9 ou 5 quadrats de 1 x 1 m régulièrement répartis au sein d'une placette de 400 m². Chacun des quadrats étant subdivisé en 25 petits carrés de 20 x 20 cm (cf. fig. 1), toutes les espèces contenues dans un quadrat ont pu être affectées d'un coefficient de fréquence allant de 1 à 25 suivant le nombre de carrés dans lesquels elles apparaissent. Cette méthode offre la possibilité de quantifier le couvert végétal des pelouses d'une manière relativement précise, mais du fait de sa lourdeur elle n'a pas pu être appliquée aux 155 placettes retenues. C'est pourquoi il a fallu s'appuyer sur la typologie précédemment élaborée pour choisir un nombre plus restreint de placettes (une soixantaine environ) devant faire l'objet de ce type d'analyse fine, tout en s'assurant de recouper les différents cas de figure rencontrés sur l'ensemble des trois zones d'étude.

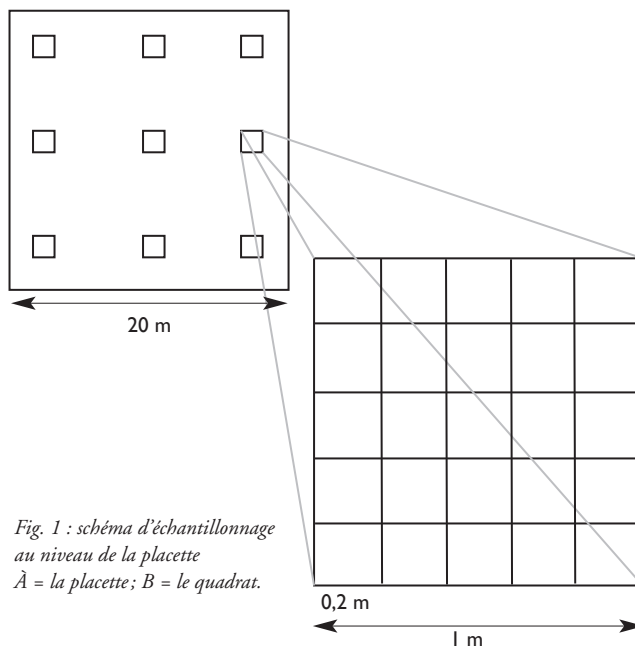


Fig. 1 : schéma d'échantillonnage au niveau de la placette
A = la placette; B = le quadrat.

2. Analyses factorielles des correspondances (AFC) et Classifications ascendantes hiérarchiques du moment d'ordre 2.

En ce qui concerne l'interprétation des résultats, l'approche floristique au niveau spécifique est secondée par une prise en compte des stratégies adaptatives des différentes espèces à travers l'utilisation de groupes fonctionnels, qui représentent des ensembles d'espèces présentant des stratégies similaires. Il est possible de définir des groupes d'espèces ayant des attributs morpho-physiologiques communs, qui utilisent les mêmes ressources et qui jouent un rôle similaire dans l'écosystème, ces groupes peuvent être appelés : groupes fonctionnels (HAWKINS & MACMAHON, 1989). Ces derniers peuvent se déduire de l'étude des caractères biologiques intrinsèques des espèces et d'autres paramètres liés aux modalités d'interactions avec les autres organismes (BOUTIN & KEDDY, 1993).

À la notion de groupe fonctionnel, se rattache la notion d'échelle, qui est la précision que l'on se donne pour l'analyse des communautés. Le niveau de résolution taxonomique est un critère qui influence la perception de l'organisation et de la dynamique des communautés (RAHEL & al., 1984, RAHEL, 1990; FROST & al., 1988; HEATWHOLE & LEVINS, 1972). Si la résolution taxonomique est faible, ce sont des phénomènes de grande amplitude et les tendances générales qui vont apparaître, si l'échelle est fine, ce sont au contraire des phénomènes plus précis qui vont dominer, au risque de confondre l'information pertinente avec le bruit de fond (BAUDRY & BUREL, 1985). L'assemblage des espèces en groupes de par la simplification descriptive qu'il apporte, vise à une meilleure perception des tendances dynamiques des communautés. Il est plus facile de rechercher un modèle qui considère quelques dizaines de types à la place de centaines d'espèces. En écologie végétale, les groupes fonctionnels, en ne comportant pas de référence explicite aux exigences édaphiques, doivent permettre une comparaison structurelle de milieux ou de zones géographiques très différentes.

Même si pour l'instant les types biologiques (cf. annexe 1) sont les seuls attributs vitaux utilisés pour caractériser les formations végétales étudiées, l'interprétation des résultats et leur discussion dans le cadre conceptuel de la biodiversité s'effectueront en priorité sous l'angle des groupes fonctionnels.

Enfin, nous proposons une lecture de l'organisation des communautés végétales à partir de leurs caractéristiques

biogéographiques dont les principales modalités sont rappelées en annexe 2.

SYNTHÈSE DES RÉSULTATS DE LA PREMIÈRE TRANCHE (1995-1997)

Consécutivement à ces premières années d'études essentiellement descriptives et d'inventaires, il nous est dès lors possible de fournir quelques éléments globaux en attendant la suite de l'exploitation des résultats, notamment la confrontation statistique entre les changements dans les patrons de végétation et les pressions pastorales.

1. Caractérisation de la végétation sur l'ensemble du Luberon

En 1995, les débroussailllements déjà effectués dans le Petit et le Grand Luberon étaient de nature DFCI (Défense forestière contre l'incendie). En 1997, quelques secteurs étaient débroussaillés à Saint-Michel dans le cadre de l'OGAF, mais ils ne concernaient aucune de nos parcelles. Il est donc possible de fournir la définition des groupes floristiques avant les interventions de nature mécanique dans le cadre de l'OGAF, d'après les inventaires effectués au cours des étés 1995 et 1997. D'après les analyses multivariées réalisées à partir des données recueillies sur les placettes de 400 m², l'ensemble de la végétation des sites d'étude retenus dans ce programme peut être subdivisé en sept grands groupes :

1- Garrigues à chêne kermès, avec ou sans pin d'Alep et chêne vert, débroussaillée ou pas (craux et adrets du Petit Luberon)

Ce sont des garrigues à chaméphytes et phanérophytes divers, enrichies d'hémicryptophytes et de thérophytes. Elles sont composées de méditerranéennes et méditerranéo-atlantiques dominantes, avec un panel d'eurasiatiques et de subméditerranéennes.

2- Pelouses sèches à annuelles, à affinités méditerranéennes (Petit Luberon)

Ce sont des pelouses à thérophytes et hémicryptophytes, au sein d'une matrice à chaméphytes, phanérophytes divers, et aussi géophytes. Elles sont dominées

par les méditerranéennes et les eurasiatiques, et abritent un éventail de subméditerranéennes, ainsi que quelques méditerranéo-montagnardes. Parmi cet ensemble de formations de pelouses, on peut distinguer trois sous-groupes distincts :

2a : pelouses ponctuées de buis, sur substrat superficiellement sableux (craux et surtout plateau sommital du Petit Luberon)

2b : pelouses ponctuées de chêne vert, parfois issue de débroussaillage (craux et plateau sommital du Petit Luberon)

2c : mosaïques pelouse-garrigue à ciste et romarin (craux du Trou-du-Rat dans le Petit Luberon)

3- Pelouses plus ou moins arborées, à caractère supraméditerranéen (Petit et Grand Luberon)

Ce sont des pelouses à hémicryptophytes mêlées de ligneux (chaméphytes à mégaphanérophytes) et ponctuées de géophytes, enrichies de thérophytes. Elles sont partagées par les eurasiatiques, les subméditerranéennes et les méditerranéennes, et un petit fond matriciel de méditerranéo-montagnardes. Deux sous-ensembles se différencient suivant leur localisation et la distribution des ligneux :

3a : pelouses mésoxérophiles à brome, parfois arbus-tive, ou même forêt supraméditerranéenne (crêtes du Grand Luberon, et cédraie du Petit Luberon) ;

3b : chênaies mixtes claires avec clairière herbeuse, ou pinèdes claires et herbeuses de fond de vallon (crêtes secondaires du Grand Luberon, crête et vallon en adret dans le Petit Luberon).

4- Milieux ouverts xérophiles des crêtes, à caractère oroméditerranéen (crêtes Petit et Grand Luberon)

Ce sont des pelouses à hémicryptophytes et chaméphytes, enrichies de quelques thérophytes, mégaphanérophytes et géophytes. Sur un fond commun de méditerranéo-montagnardes et de quelques subendémiques, elles sont mêlées d'espèces eurasiatiques, subméditerranéennes et méditerranéennes. Ces formations englobent deux sous-groupes :

4a : pelouses ou buxaias claires, sommitales ou de versant nord, avec souvent du gévrier commun (crêtes

du Petit et du Grand Luberon)

4b : croupes à genêt de Villars, pelouses ouvertes, buxaias claires ou thymaies selon la topographie (crêtes du Grand Luberon)

5- Chênaie/hêtraie, à sous-bois clair ou débroussaillé, à affinités sub-montagnardes (hauts-versants nord et cols du Grand Luberon)

Ce sont des bois à mégaphanérophytes (et autres phanérophytes), avec un sous-bois d'hémicryptophytes, parsemé de chaméphytes et de géophytes.

Ils sont dominés par les eurasiatiques et quelques méditerranéo-atlantiques, accompagnées de nombreuses subméditerranéennes et de méditerranéo-montagnardes.

6- Milieux enrichis, à végétation plus ou moins nitrophile (craux du Petit Luberon et de Saint-Michel-l'Observatoire)

Ce sont des pelouses à hémicryptophytes, thérophytes et intermédiaires (bisannuelles...), enrichies de quelques chaméphytes. Elles sont dominées par les eurasiatiques, mais sont également riches en méditerranéennes, subméditerranéennes et surtout subcosmopolites. Parmi ces milieux on peut distinguer trois sous-ensembles :

6a : garrigues dés herbées et surpâturées, dans la crau du Trou-du-Rat (Petit Luberon)

6b : prairies de fauche, mésophiles et nitrophiles, aux craux de Saint-Michel-l'Observatoire

6c : formations herbacées rudérales de type jachère ou pelouse surpâturée (craux de Saint-Michel-l'Observatoire)

7- Formations semi-naturelles typiques des craux de Saint-Michel-l'Observatoire

Ce sont des pelouses à hémicryptophytes et chaméphytes, riches en thérophytes, et souvent aussi quelques phanérophytes divers. Elles sont dominées par les eurasiatiques et les wéditerranéennes, avec un beau panel de subméditerranéennes, ainsi que quelques subcosmopolites. Elles comprennent deux sous-groupes :

7a : pelouses ouvertes, à caractère xérophile ou mésoxérophile (utilisation par l'homme à travers le pas-

toralisme)

7b : pelouses plus ou moins embroussaillées, à caractère mésoxérophile (dont l'utilisation par l'homme est abandonnée)

2. Approche biogéographique par secteurs

* *La végétation du Massif du Luberon*

Il est possible, à partir de l'inventaire printanier des 62 parcelles, de décrire la caractéristique biogéographique des milieux ouverts et semi-ouverts des crêtes du Grand Luberon (fig. 2).

Sur l'ensemble de la crête (secteur Mourre Nègre exclu, cf. supra), les éléments dominants de la flore sont des eurasiatiques divers, suivis par une bonne proportion de subméditerranéens, puis de méditerranéens stricts et de méditerranéo-montagnards. À cette altitude, les influences eurasiatiques sont donc prépondérantes, même en présence de milieux ouverts et semi-ouverts.

En pondérant le spectre biogéographique de manière à tenir compte de la fréquence de présence de chaque espèce dans les parcelles, on obtient des éléments plus globaux sur la végétation des crêtes. Les écarts sont réduits, mais les éléments eurasiatiques dominent toujours devant les subméditerranéens. En revanche, l'influence du domaine méditerranéo-montagnard devient très nette, et se détache des résidus du domaine méditerranéen. Compte tenu de l'altitude et de l'effet de crête, un net caractère montagnard méditerranéen s'affiche sur les milieux ouverts et semi-ouverts des crêtes.

Si l'on effectue le même travail en groupant les placettes par secteurs géographiques (3 sites d'études), on peut comparer l'évolution des spectres pondérés en fonction de la position sur la crête et de l'altitude globale du secteur (fig. 3).

Le secteur ouest se différencie du spectre global (fig. 4), par la dominance des éléments subméditerranéens sur les eurasiatiques divers, ce qui est dû à l'altitude globalement plus faible (de 800 à 950 m) et les versants bien exposés (ouest et sud).

Dans le secteur central plus élevé (altitude > 1 000 m), les eurasiatiques viennent au contraire écraser les 3 catégories d'affinités méditerranéennes

(subMéd, Médit, Méd-Mont); on voit par contre augmenter le taux de "subcosmopolites", taxons à large répartition, souvent à caractère rudéral, qui trouvent des milieux favorables dans cette zone (repositoires de troupeaux, etc.).

Dans le secteur est, d'altitude variable (de 850 à 1 050 m), la situation redevient semblable à celle du secteur ouest, avec toutefois une égalité entre les influences eurasiatiques et les influences subméditerranéennes.

En résumé, l'effet de crête est sensible partout avec une bonne représentation des éléments méditerranéo-montagnards. Par contre, en fonction de l'altitude et de l'exposition, c'est le domaine subméditerranéen ou le domaine eurasiatique qui prend le dessus sur l'autre. En marge, les endémiques et subendémiques, les méditerranéo-atlantiques et subatlantiques, ainsi que les boréaux divers et les orophytes, restent faiblement représentés dans les milieux ouverts et semi-ouverts de toute la crête. Seuls les subcosmopolites apparaissent lors de la modification par l'homme ou les troupeaux de la nature du milieu.

En comparaison, les résultats obtenus lors d'une étude similaire sur le Petit Luberon (VÉLA 1996), font ressortir un patron majeur des influences biogéographiques sur les milieux ouverts et semi-ouverts du Petit Luberon :

1/4 Médit + 1/4 Submédit. + 1/4 Euras

La matrice de base correspond au cortège subméditerranéen, dans lequel le massif s'intègre parfaitement, se trouvant également en bordure nord du domaine méditerranéen strict, et en bordure sud du domaine eurasiatique tempéré.

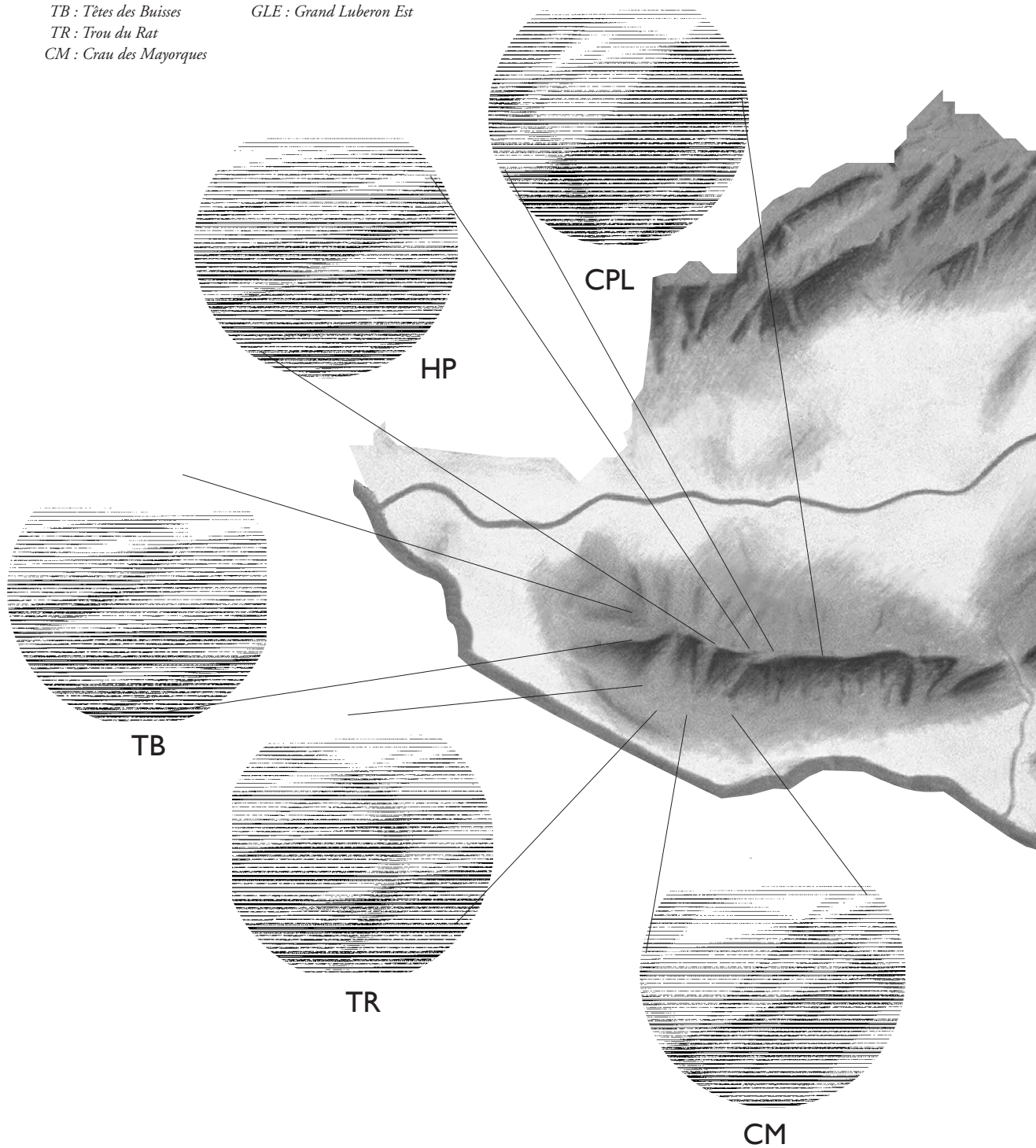
Sur le même schéma, le patron majeur des influences biogéographiques des crêtes du Grand Luberon est le suivant :

1/3 Euras + 1/4 subMéd + 1/5 Méd-Mont

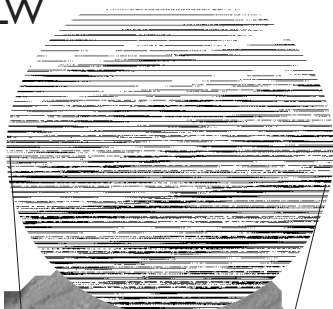
avec pour matrice de base le cortège méditerranéo-montagnard, qui reste constant selon les secteurs, bien que toujours dominé par les cortèges eurasiatique, tempéré ou subméditerranéen. En effet, les crêtes du Grand Luberon sont caractérisées par l'apparition d'une flore montagnarde méditerranéenne commune aux montagnes de Provence, à la jonction entre les domaines subméditerranéen (au sud) et eurasiatique (au nord).

Fig. 2 : spectres biogéographiques et localisation par secteur dans chaque zone d'étude

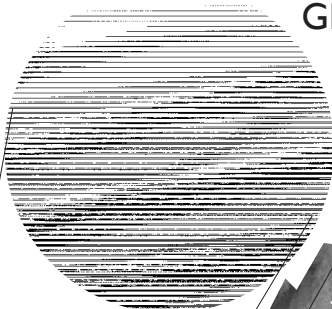
À : Petit Luberon **B : Crau du Luberon** **C : Craux de Saint-Michel**
CPL : Crête du Petit Luberon GLW : Grand Luberon Ouest St M : Saint-Michel
HP : Hautes Plaines GLC : Grand Luberon Centre
TB : Têtes des Buis GLE : Grand Luberon Est
TR : Trou du Rat
CM : Crau des Mayorques



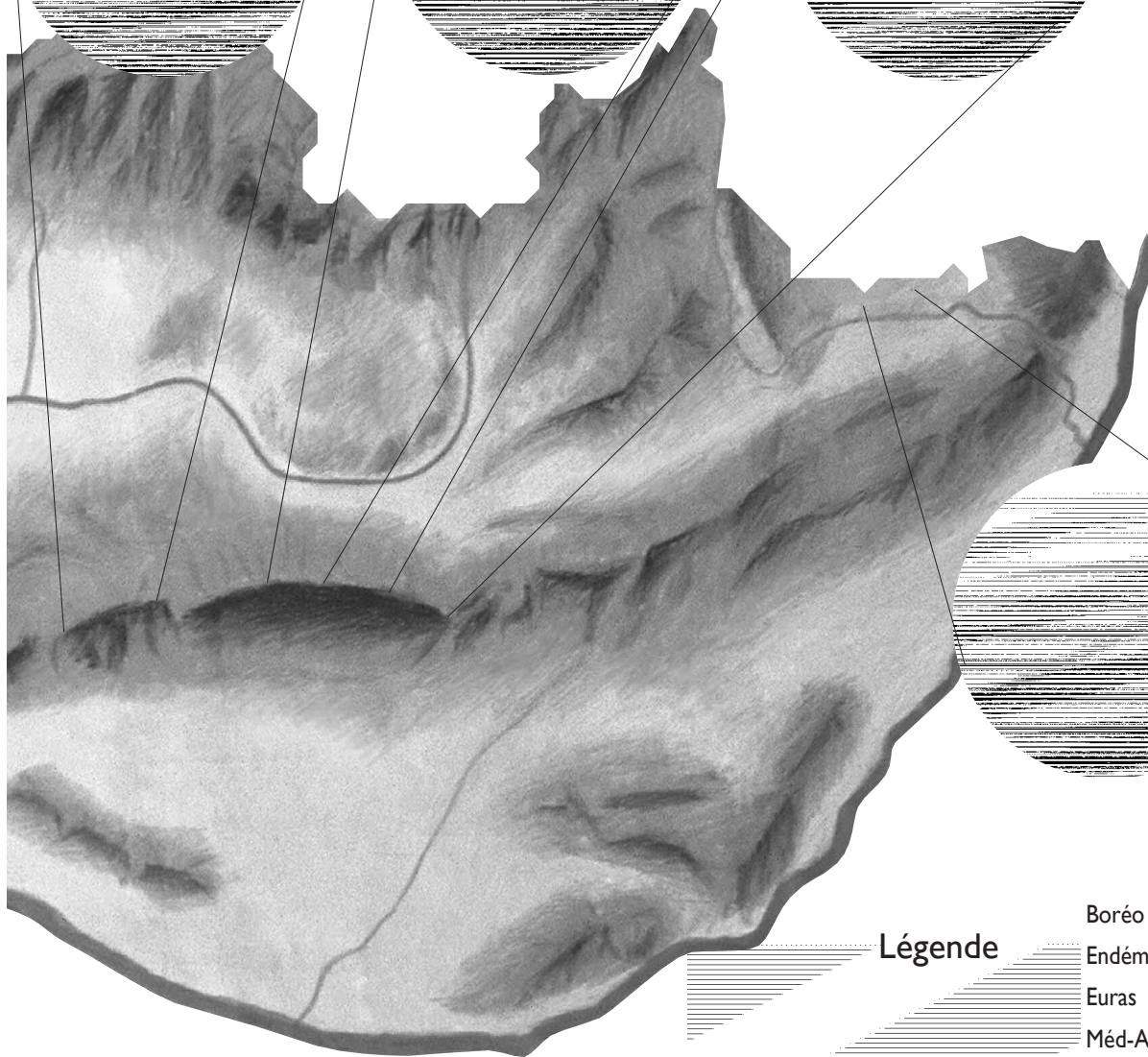
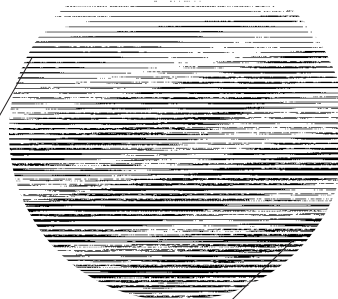
GLW



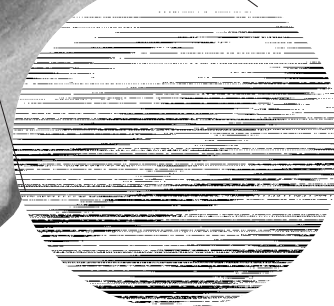
GLC



GLE



St M



Légende

- Boréo
- Endém + subEnd
- Euras
- Méd-Atl + subAtl
- Médit
- Méd-Mont
- Oroph
- subCosm
- subMéd
- Autres

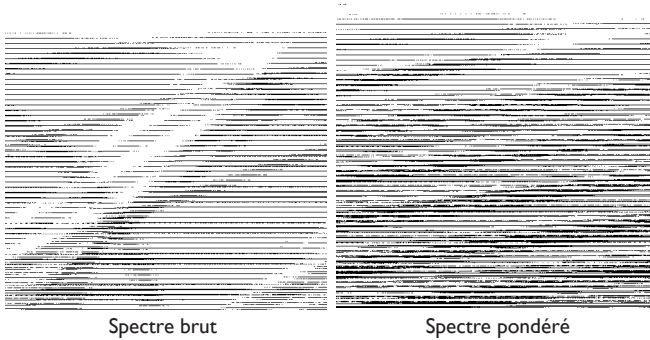


Fig. 3 : spectres biogéographiques de la zone d'étude du Grand Luberon

* La végétation des Craux de Saint-Michel-l'Observatoire

De même que précédemment, il est possible à partir de l'inventaire de juillet 1997 de 19 parcelles, de décrire les caractéristiques biogéographiques des milieux ouverts et semi-ouverts des Craux de Saint-Michel-l'Observatoire.

Sur l'ensemble des craux pâturées (secteur retenu comme site d'étude par l'OGAF), les éléments dominants de la flore sont des eurasiatiques divers, suivis par une bonne proportion de subméditerranéens, puis de méditerranéens stricts. A cette latitude, les influences eurasiatiques sont donc prépondérantes, même au sein de milieux ouverts et semi-ouverts, qui permettent le maintien d'espèces à affinités méditerranéennes au sens large. Cependant, une proportion non négligeable de subcosmopolites s'observe, essentiellement due à l'apparition d'espèces nitrophiles en zone surpâturée, ou d'espèce mésohygrophiles en zone concave.

En tenant compte de la fréquence de chaque espèce dans les placettes, il apparaît des éléments plus globaux sur la végétation des craux (fig. 3). Les proportions sont semblables, les éléments eurasiatiques dominent toujours, suivis des méditerranéens stricts devant les subméditerranéens. En revanche, l'influence du domaine méditerranéo-montagnard devient un peu plus nette, bien que demeurant minoritaire. Compte tenu de l'ouverture des milieux, et de la structure pédogéologique de ces craux, de fortes affinités méditerranéennes s'insèrent dans un cortège eurasiatique pour-

tant prépondérant.

Sur le même schéma que pour le Petit et le Grand Luberon (cf. supra), le patron majeur des influences biogéographiques des Craux de Saint-Michel-l'Observatoire est le suivant :

$$2/5 \text{ Euras} + 1/5 \text{ subMéd} + 1/5 \text{ Médit}$$

Ainsi, ces craux sont dominées par le cortège eurasiatique tempéré, déjà dominant sur les crêtes du Grand Luberon. À ceci près, que l'on observe la quasi disparition de la flore montagnarde méditerranéenne caractéristique des montagnes de Provence, et a contrario un retour d'influence du domaine méditerranéen comme cela est encore plus sensible dans les craux du Petit Luberon.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Cette première phase d'investigations permet déjà d'approfondir quelques réflexions déjà initiées (VÉLA, 1996; VÉLA & TATONI, 1996), exposées ici afin de mieux comprendre certains points de détails, et d'orienter le travail des années à venir.

1. Contexte floristique et biogéographique

Au vu des résultats présentés les trois zones d'étude peuvent être redécoupées suivant la signification de leur cortège floristique

- les craux du Petit Luberon, à dominante méditerranéenne et subméditerranéenne,
- les crêtes du Petit Luberon et les parties basses des crêtes du Grand Luberon, à dominante subméditerranéenne et méditerranéo-montagnarde,
- la partie centrale des crêtes du Grand Luberon et les craux de Saint-Michel, à dominante eurasiatique (surtout dans les bois), mais influencées par les éléments méditerranéens *sensu lato* dans les milieux ouverts.

Ces trois ensembles offrent un bon modèle de la diversité des milieux ouverts et semi-ouverts de l'ensemble de la Provence (littoral et haute-montagne exclus).

À cela, la mesure du degré d'endémisme (aire de répartition très réduite, moyenne ou très large), pourra montrer l'importance de ces milieux pour la flore d'intérêt patrimonial, comme cela l'a déjà été fait pour le Petit Luberon (VÉLA, 1996).

2. À propos du pastoralisme et de l'ouverture des milieux

Dans le cadre du suivi scientifique, le CERPAM a réalisé des cartes de raclage et des ODP (Outil de diagnostic pastoral). On y trouve les calendriers de pâturage, et il est également possible d'y lire les pressions pastorales estimées sur le terrain pour une zone et une période données.

La prochaine étape (déjà initiée pour certains secteurs) constituera à rassembler ces données, de manière à coïncider avec une période de relevés de végétation (1996 pour le Petit Luberon et 1997 pour le Grand Luberon, par exemple). Elles pourront alors être corrélées aux mesures de la diversité observée, et servir de variables explicatives aux patrons d'organisation décrits.

En effet, d'un point de vue méthodologique, le fait de travailler sur des placettes marquées durablement au sol permet d'envisager un suivi à moyen et long termes de l'impact des différentes actions de pâturage et de débroussaillage passées et à venir. L'efficacité de tels dispositifs est désormais largement reconnue, même au niveau international (HERBEN, 1996; BAKKER & al., 1996).

Pour le moment, quelques impressions peuvent être émises à partir des premières opérations réalisées et observées sur le terrain. Dès 1995, des débroussaillages étaient repérables dans certains secteurs, notamment le Trou-du-Rat, la Crau des Mayorques, Tête-des-Buisses et Grand Luberon ouest, mais ils avaient été effectués dans le cadre de grandes coupures DFCI par l'Office national des forêts.

En 1996 ont débuté quelques éclaircissements dans le cadre de l'OGAF (niveaux de contrat 2 et 3), limités à la Tête-des-Buisses et une partie de Saint-Michel. C'est surtout en 1997 qu'un nombre considérable de travaux a été réalisé : tout le secteur du Trou-du-Rat, et une partie de la Crau des Mayorques et du Grand Luberon occidental et central.

Ainsi, les relevés de végétation et relevés mésologiques effectués en 1996 (Petit Luberon) et 1997 (Grand Luberon et Saint-Michel) se placent, à 2 ou 3 exceptions près, chronologiquement avant les débroussaillages OGAF.

L'impact général de l'ouverture mécanique du milieu peut être visualisé à travers l'interprétation du principal plan factoriel de l'AFC réalisée sur les données floristiques

des quadrats de 1 m² du Petit Luberon (fig. 4). En identifiant les différents types de formations végétales et en faisant apparaître la richesse spécifique de chaque quadrat, il en ressort que les formations les plus ouvertes sont aussi celles qui présentent le plus grand nombre d'espèces. Inversement les taillis de chênes sont les plus pauvres sur le plan taxonomique. Globalement l'éclaircissement (dont l'effet est schématisé par les flèches en pointillés) tend à uniformiser les différentes structures de végétation vers un pôle de pelouses, certes riches en espèces, mais relativement semblables quant à leur place écologique.

Ce premier résultat, bien que modeste, incite tout de même à s'interroger sur la finalité des opérations entreprises et surtout sur la notion de biodiversité.

3. Modèles de gestion : quelle biodiversité protéger ?

En matière de biologie de la conservation la question se pose de savoir quel biotope choisir pour mieux satisfaire la protection des plantes « menacées ». Certes, le maintien des milieux ouverts, notamment par le pâturage constitue un moyen efficace, voire indispensable pour la pérennité d'une certaine flore (NOY-MEIR & al., 1989; POSCHOLD & al., 1998). Localement, nous avons pu constater sur les crêtes du Grand Luberon (cf. supra), que la dynamique des ligneux au sein des pelouses était un facteur globalement défavorable pour les espèces patrimoniales. Cependant l'hétérogénéité créée par la présence clairsemée de ligneux, offrait des micro-habitats abrités en cas d'accident climatique (sécheresse exceptionnelle par exemple). Ainsi, il faut dès le départ veiller à ce que la reconquête des pelouses ne se fasse pas au moyen d'une homogénéisation trop sensible à l'échelle du paysage. Un bon équilibre pelouse/forêt est d'ailleurs à rechercher à partir des moteurs que sont la dynamique naturelle (et ses moyens d'auto-régulation) et la gestion pastorale par l'homme.

Au terme des premières années d'étude, les conclusions devront être nuancées en ce qui concerne l'organisation de la biodiversité en fonction des différents niveaux de perception. Il s'agira surtout de prendre en considération que la diversité ne se résume pas en un simple bilan comptable du nombre d'espèces présentes en un lieu donné, de sorte que les bilans et les évaluations

devront intégrer les aspects relevant de la fonctionnalité des écosystèmes. Par exemple, les changements observés, notamment en cas d'enrichissement, les résultats seront interprétés au regard de la représentation des attributs vitaux, voire des groupes fonctionnels.

Enfin, il est d'ores et déjà utile de préciser que le suivi scientifique ne pourra pas fournir des jugements de valeur sur tel ou tel mode d'intervention ou de gestion, son objectif étant de faire correspondre une modalité de réponse de la végétation à une opération donnée. Le choix en matière d'aménagement sera alors l'affaire du gestionnaire et des acteurs locaux, sur la base des connaissances fournies par les scientifiques.

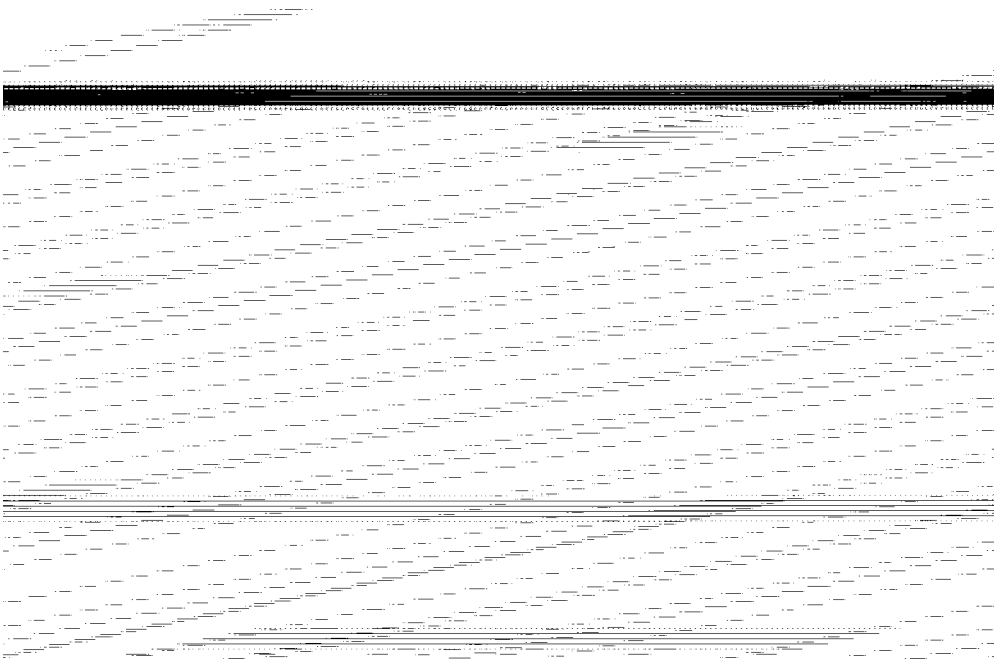


Fig. 4 : impact de l'ouverture « mécanique » du milieu sur les principales formations végétales du Petit Luberon : Report de la richesse spécifique (proportionnelle à la taille des cercles) sur le plan factoriel 2/3 de l'AFC réalisée à partir des données floristiques de 280 quadrats.

ANNEXE 1

Présentation et description des types biologiques retenus (RAUNKIER, 1905, adapté d'après DE BOLOS; 1993)

T (Thérophytes) : plantes annuelles passant la mauvaise saison à l'état de graines.

H (Hémicryptophytes) : plantes vivaces herbacées passant la mauvaise saison à la surface du sol, sous forme de rosette de feuilles ou de simple bourgeon.

G (Géophytes) : plantes vivaces herbacées passant la mauvaise saison à l'état d'organe de réserve souterrain, sous forme de rhizome, tubercule ou bulbe.

C (Chaméphytes) : plantes vivaces herbacées ou ligneuses, dont les bourgeons passent la mauvaise saison au-dessus de la surface du sol, et approximativement en dessous de 30-40 cm.

NP (Nano-Phanérophytes) : plantes ligneuses, dont les bourgeons passent la mauvaise saison approximativement 50 cm au-dessus de la surface du sol, et en dessous de 2 m.

MP (Méga-Phanérophytes) : plantes ligneuses, dont les bourgeons passent la mauvaise saison approximativement 2 m au-dessus de la surface du sol.

Phan (Phanérophytes sensu lato) : plantes ligneuses lianescentes, dont les bourgeons passent la mauvaise saison au-dessus de la surface du sol mais à une hauteur variable.

Hydr (Hydrophytes) : plantes aquatiques, flottantes ou submergées, nageantes ou enracinées, mais totalement immergées.

Hélo (Hélophytes) : plantes semi-aquatiques, enracinées dans le fond, dont la base est généralement immergée et le sommet généralement aérien.

H/T; G/T; C/H; NP/MP; Hydr/T... : plantes intermédiaires, ou à comportement variable selon les conditions ou le climat

ANNEXE 2

Présentation et description des types biogéographiques retenus définis à partir de PIGNATTI (1982) simplifié, synthétisés dans la Base de données botanique et écologique développée au sein de l'IMEP.

#cult (cultivés) : plantes cultivées, souvent ancestralement, et dont l'origine est de ce fait souvent douteuse.

(introd.) ("introduits") : plantes d'origine étrangère pouvant faire partie de différents cortèges (Afrique du S, Orient, Asie du S-E, Australie, Amérique, ...), qu'elles soient ici simples adventices ou bien naturalisées.

indét (indéterminés...) : plantes non déterminées jusqu'au niveau spécifique, ou espèce collective dont chaque sous-espèce appartient à un cortège biogéographique défini.

Boréo (Boréaux *sensu lato*) : taxons appartenant aux cortèges circum-boréal, arctico-alpin, nord-européen, eurosibérien...

Endém (Endémiques) : taxons endémiques de la Provence au sens strict, ou au sens large (régions limitrophes).

Euras (Eurasiatiques *sensu lato*) : taxons appartenant au cortège eurasiatique au sens strict ou au sens large (paléotempéré), ainsi qu'à des cortèges plus réduits mais inclus : européo-caucasien, européen, médio-européens, subatlantique/subméditerranéen...

Méd-Atl (Méditerranéo-Atlantiques) : taxons appartenant au cortège méditerranéo-atlantique au sens strict, en totalité ou en partie.

Méd-Mont (Méditerranéo-Montagnards *sensu lato*) : taxons divers, appartenant au cortège méditerranéo-montagnard au sens strict, ou au sens large (méditerranéen et montagnard), ainsi qu'à des cortèges voisins plus ou moins similaires : orophytes sud-européens par exemple...

Médit (Méditerranéens) : taxons sténo-méditerranéens, qu'ils soient de répartition circum-méditerranéenne ou bien plus réduite.

Oroph (Orophytes) : taxons appartenant typiquement aux cortèges orophytes de la zone tempérée : cortège alpin, pyrénéo-alpin, carpathico-alpin ou encore Alpes/Caucase/Himalaya.

Stepp ("steppiques") : taxons de comportement steppique, appartenant à divers cortèges tels : méditerranéo-touraniques, sud-européens/sud-sibériens, etc.

subAtl (sub-Atlantiques) : taxons appartenant au cortège atlantique sensu lato, mais seulement représentés chez nous par des subatlantiques ou des ouest-européens.

subCosm (sub-Cosmopolites) : taxons plurirégionaux ou à large répartition mondiale, dont beaucoup synanthropiques à caractère rudéral, pouvant appartenir à divers cortèges (holarctique, subcosmopolite, cosmopolite, etc.).

subEnd (sub-endémiques) : taxons dont l'aire de répartition est limitée mais déborde largement de la Provence (catalano-provençal, provenço-ligure, endémique tyrrhénien, endémique français par ex.), ou alors dont l'aire de répartition est fragmentée, et dont un isolat se situe en Provence (ibéro-provençal ou Provence/Yougoslavie).

subMéd (sub-Méditerranéens) : taxons appartenant à des cortèges dérivés du méditerranéen : eury-, sub-, et laté-méditerranéen, ou sud-européen, dont l'aire peut être complète (circum-) ou partielle (N-, W-, NE-, centro-).

subTrop (sub-Tropicaux) : taxons débordant plus ou moins de l'aire tropicale au sens large.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN T.F.H. & STARR Th.B., 1982, *Hierarchy : perspectives for ecological complexity*, The University of Chicago Press, Chicago and London.

BAKKER J.-P., OLFF H., WILLEMS J.H. & ZOBEL M., 1996, Why do we need permanent plots in the study of long term vegetation dynamics?, *Journal of vegetation science*, n° 7, p. 147-156.

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

BARBERO M., LOISEL R. & QUEZEL P. 1984, Les pelouses calcaricoles du sud-est de la France : facteurs de pression et problèmes de protection, *Colloques phytosociologiques.*, n° 11, p. 185-193.

BAUDRY J. & BUREL F., 1985, Système écologique, espace et théorie de l'information, In : BERDOULAY V. & PHIPPS M. (eds), *Paysage et système*, Presses de l'Université d'Ottawa, p. 87-102.

BLANDIN P. & LAMOTTE M., 1988, Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe, *Bulletin d'écologie*, n° 19, p. 547-555.

BLANDIN P., 1992, De l'écosystème à l'écocomplexe, in M. JOLLIVET (ed.), « *Sciences de la Nature, sciences de la Société, les passeurs de frontières* », Ed. CNRS, Paris, p. 265-279.

BOBBINK R. & WILLEMS J.H., 1987, Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands : a threat to a species-rich ecosystem, *Biological conservation*, n° 40, p. 301-314.

BOULLET V., 1986, *Les pelouses calcicoles (Festuco-Brometea) du domaine atlantique français et ses abords au nord de la gironde et du lot : essai de synthèse phytosociologique*, Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Lille, 333 p.

BOUTIN C. & KEDDY P., 1993, A functional classification of wetland plants, *Journal of vegetation science*, n° 4, p. 591-600.

BOUTIN J. & coll., 1998, *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau. Pour une gestion globale de la plaine*, CEEP/Chambre d'agriculture des Bouches-du-Rhône, Saint-Martin-de-Crau, 130 p.

BUREL F., 1991, *Dynamique d'un paysage : réseaux et flux biologiques*, Thèse d'état, MNHL, Université de Rennes, 235 p.

BUSH M.B. & FLENLEY J.-R., 1987, The age of the British chalk grassland, *Nature*, n° 329, p. 434-436.

DAGET P., 1977, Le bioclimat méditerranéen : analyse des formes climatiques par le système d'Emberger, *Vegetatio*, n° 34, p. 87-103.

DE BOLOS O., VIGO J., MASALLES R., NINOF J., 1993, *Flora manual dels països catalans*, Editorial Portic SA, Barcelona, 1247 p.

DUFFEY E., MORRIS M.G., SHEAIL J., WARD, L.K., WELLS D.A. & WELLS T.C.E., 1974, *Grassland ecology and wildlife management*, Chapman and Hall, London, 281 p.

DUTOIT T. & ALARD D., 1995, Les coteaux calcaires de la Basse Seine : histoire de leurs utilisations agricoles, *Études normandes*, n° 44, p. 14-27.

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*, n° 143, p. 431-440.

DUTOIT T., 1997, Cultures anciennes et conservation des plantes ségétales : le cas des coteaux calcaires de Haute-Normandie, *Lejeunia*, n° 155 (nouvelle série), décembre 1997, Liège (Belgique), 44 p.

DUTOIT T., CAPPELAERE M. & ALARD D., 1994, Pratiques agro-pastorales anciennes et évolution des paysages : l'exemple des pelouses calcicoles de Haute-Normandie, *Actes du museum de Rouen*, 1994, n° 2, p. 10-39.

FRAPA P. & TRIVELLY E., 1997, *Paysages de prairies sèches : six monographies de sites*, Agence Paysages/Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Avignon, 116 p.

FROST T., DeANGELIS D., BARTELL S., HALL D. & HURLBERT S., 1988, Scale in design and interpretation of aquatic community research, In : CARPENTER S. (ed.), *Complex interactions in lake communities*, Springer-Verlag, New York, p. 229-260.

GEHU J.-M., 1984, La végétation des pelouses calcaires, *Colloques phytosociologiques*, Cramer, Vaduz, n° 11.

GODRON M. & coll., 1968, *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu*, Éditions du CNRS, Paris.

GRIME J.-P., MACKAY J.M.L., HILLIER S.H. & READ D.J., 1987, Floristic diversity in a model using experimental microcosms, *Nature*, n° 328, p. 420-422.

GRUBB P.J., 1977, The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche, *Biological review*, n° 52, p. 107-145.

HAWKINS C.P. & MACMAHON J.A., 1989, Guilds : the multiple meanings of a concept, *Annual review of entomology*, n° 34, p. 423-451.

HEATWHOLE H. & LEVINS R., 1972, Trophic structure, stability and faunal change during recolonization, *Ecology*, n° 53, p. 531-534.

HERBENT., 1996, Permanents plots as tools for plant community ecology, *Journal of vegetation science*, n° 7, p. 195-202.

HILLIER S.H., WALTON D.W.H. & WELLS D.A., 1990, *Calcareous grassland : ecology and management*, Bluntisham Books, Huntingdon, p. 193 p.

LEFEUVRE J.-C., 1989, L'écologie ne peut plus être une réflexion sur la nature, In : MATHIEU N. & JOLLIVET M. (ed.), *Du rural à l'environnement : la question de la nature aujourd'hui*, ARF Éditions, L'harmattan, p. 23-30.

MOLINIER R. & TALLON G., 1949-1950, La végétation de la Crau (Basse-Provence), *Revue générale de botanique*, n° 56, p. 525-540; n° 57, p. 48-61, 97-127, 177-192, 235-251 et 300-318.

MORRIS M.G., 1969, Populations of invertebrate animals and the management of chalk grassland in Britain, *Biological conservation*, n° 1, p. 225-231.

MORTIMER S.R., 1992, Root length/leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions, *Journal of vegetation science*, n° 3, p. 665-672.

NAVEH Z. & LIEBERMAN A.S., 1984, *Landscape Ecology : theory and application*, Springer-Verlag, New York, 376 p.

NOY-MEIR I., GUTMAN M. & KAPLAN Y., 1989, Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection, *Journal of ecology*, n° 77, p. 290-310.

O'NEIL R.V., DeANGELIS D.L., WAIDE J.-B. & ALLEN T.F.H., 1986, *A hierarchical concept of ecosystems*, Princetown University Press, Princeton, New-Jersey.

PIGNATTI S., 1982, *Flora d'Italia*, Edagricole, Bologna, 3 volumes.

POSCHLOD P., KIEFER S., TRANKLE U., FISCHER S. & BONN S., 1998, Plant species richness in calcareous grasslands affected by dispersability in space and time, *Applied vegetation science*, n° 1, p. 75-90.

QUEZEL P., 1989, Mise en place des structures de végétation circum-méditerranéennes actuelles, In : CLAWSON W.J. (ed.), *Landscape ecology : Study of mediterranean grazed ecosystems*, University of California, Davis, p. 16-32.

RAHEL F.J., LYONS J.-D. & COCHRAN P.A., 1984, Stochastic or deterministic regulation of assemblage structure? It may depend on how the assemblage is defined, *American naturalist*, n° 124, p. 583-589.

RAHEL J.-F., 1990, The hierarchical nature of community persistence : a problem of scale, *American naturalist*, n° 136, p. 328-344.

RAUNKIAER C., 1905, Types biologiques pour la géographie botanique, *Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandling*, n° 5, p. 347-437.

RISSER P.G., 1987, Landscape ecology : State of the Art, In : TURNER M.G. (ed.), *Landscape heterogeneity and disturbance*, Springer-Verlag, New York, p. 3-14.

RORISON I.H. & HUNT R., 1980, *Amenity grassland : an ecological perspective*, John Wiley & Sons, Chichester, 261 p.

ROYER J.-M., 1987, *Les pelouses des Festuco-Brometea, d'un exemple régional à une vision eurosibérienne : étude phytosociologique et phytogéographique*, Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Besançon, 424 p.

SHEAIL J., 1980, *Historical Ecology : the documentary evidence*, Institute of terrestrial ecology, Huntingdon, 211 p.

SKET B., 1997, Biotic diversity of the Dinaric Karst, particularly in Slovenia : history of its richness, destruction and protection, In SASOWSKY I.D., FONG D.W. & WHITE E.L. (ed.), *Conservation and Protection of the Biota of Karst*, Karst waters institute, Charles Town, USA, p. 84-98.

SMITH C.J., 1980, *Ecology of the English chalk*, Academic Press, London, 573 p.

TANSLEY A.G., 1939, *The British islands and their vegetation*, Cambridge University Press, 1953, Cambridge, 930 p.

TATONI T., 1991, Perception de l'évolution post-culturale des paysages de terrasses, *Bulletin d'écologie humaine*, T. IX, n° 2, p. 39-53.

TRIVELLY, E., 1997, *Les paysages de prairies sèches*, Rapport de DESS Paysages et aménagement en région méditerranéenne, Université de Provence, Aix-en-Provence.

VÉLA E. & TATONI T., 1996, *Évaluation des conséquences d'un pastoralisme contrôlé sur la biodiversité végétale* (OGAF-Environnement, Suivi Scientifique de l'article 19), 2^e rapport annuel, PNR Luberon, 28 p.

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*, Mémoire de DEA, Université d'Aix-Marseille III, 37p. + annexes.

VÉLA E., ELLENA C. & GUENDE G., 1998, Organisation actuelle de la végétation des craux pâturées de Saint-Michel-l'Observatoire, *Courrier Scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 2, p. 70-79.

VÉLA E., GARDE L. & TATONI T., 1998, Approche diachronique des changements dans les populations de plantes rares sur les crêtes du Grand Luberon, *Courrier Scientifique du Parc naturel régional du Luberon*, n° 2, p. 50-69.

WARD L.K. & JENNINGS R. D., 1990, Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant nature reserve : dynamics of species changes, *Journal of applied ecology*, n° 27, p. 897-912.

WELLS T.C.E., 1969, Botanical aspects of conservation management of chalk grassland, *Biological conservation*, n° 2, p. 36-44.

WELLS T.C.E., SHEAIL J., BALL D.F. & WARD L.K., 1976, Ecological studies of the Porton Ranges : relationships between vegetation; soil and land-use history, *Journal of ecology*, n° 64, p. 589-626.

WILLEMS J.H., 1990, Calcareous grasslands in continental Europe, In HILLIER S.H., WALTON D.W.H. & WELLS D.A. (eds), *Calcareous grasslands : ecology and management*, Bluntisham Books, Huntingdon, p. 3-10.

ZONNEVELD I.S. & FORMAN R.T.T. (eds), 1990, *Changing landscape : an ecological perspective*, Springer-Verlag, New York, 286 p.