

ecologia mediterranea



Espaces naturels en Crau
Natural areas in the Crau

Tome 30
Fascicule 1, 2004
ISSN 0153-8756

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

ecologia mediterranea



Espaces naturels en Crau
Natural areas in the Crau

Tome 30
Fascicule 1, 2004
ISSN 0153-8756

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Biologie de la conservation et gestion des espaces naturels en Crau

*Biological conservation and management
of the natural areas in the Crau*

Numéro spécial 2004

Rédacteur en chef • Managing editor

FRÉDÉRIC MÉDAIL

Secrétariat • Secretariat

MICHELLE DOUGNY

Rédacteurs • Editors

LAURENCE AFFRE

THIERRY DUTOIT

JÉRÔME ORGEAS

PHILIP ROCHE

THIERRY TATONI

ERIC VIDAL

Fondateur • Founder

PROFESSEUR PIERRE QUÉZEL

Comité de lecture • Advisory board

ARONSON J., CEFÉ-CNRS, Montpellier

BARBERO M., IMEP, Université Aix-Marseille III

BEAULIEU J.-L. DE, IMEP, Université Aix-Marseille III

BROCK M., University of New England, Armidale, Australie

CHEYLAN M., EPHE, Montpellier

DEBUSSCHE M., CEFÉ-CNRS, Montpellier

FADY B., INRA, Avignon

GRILLAS P., Station biologique Tour du Valat, Arles

GUIOT J., CEREGE-CNRS, Aix-en-Provence

HOBBS R. J., CSIRO, Midland, Australie

KREITER S., ENSA-M-INRA, Montpellier

LE FLOC'H E., CEFÉ-CNRS, Montpellier

MARGARIS N. S., University of the Aegean, Mytilène, Grèce

OVALLE C., CSI-Quilamapu, INIA, Chili

PEDROTTI F., Università degli Studi, Camerino, Italie

PLEGUEZUELOS J. M., Université de Grenade, Espagne

PONEL P., IMEP, CNRS, Marseille

PRODON R., EPHE, Montpellier

RIDCHARSON D. M., University Cape Town, Afrique du Sud

SANS F. X., Université de Barcelone, Espagne

SHMIDA A., Hebrew University of Jérusalem, Israël

TROUMBIS A., University of the Aegean Mytilene, Grèce

URBINATI C., Agripolis, Legnaro, Italie

ecologia mediterranea

Ecologia Mediterranea

Europôle méditerranéen de l'Arbois, Bâtiment Villemin, B.P. 80

F-13545 Aix-en-Provence, France

Tél. : + 33 04 42 90 84 06 – Fax : + 33 04 91 28 80 51

URL : <http://www.imep-cnrs.com/ecologia/>

Éditions Édisud

3120 route d'Avignon, 13090 Aix-en-Provence

Tél. : 00 33 04 42 21 61 44 – Fax : 00 33 04 42 21 56 20

email : <http://www.edisud.com> – Internet : info@edisud.com

© Édisud, 2004, tous droits réservés.

Réalisation : Atelier graphique Édisud – Aix-en-Provence

Abonnements • Subscription (contacter Edisud)

Un an : 2 numéros • One year : 2 issues

— France : 61 € + 9,12 € de frais de port

— Europe : 61 € + 12,2 € de frais de port

— Amérique, Afrique, Asie : 61 € + 18,3 € de frais de port

ISSN 0153-8756

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Biologie de la conservation et gestion des espaces naturels en Crau

*Biological conservation and management
of the natural areas in the Crau*

REMERCIEMENTS

Dans la cadre de la réalisation de ce numéro spécial d'*ecologia mediterranea* ayant trait à la plaine de Crau, les éditeurs remercient pour leurs conseils et avis, les personnes suivantes :

Didier ALARD, professeur, UMR-INRA-BIOECO, université de Bordeaux,
Jean BOUTIN, directeur, CEEP-Écomusée de la Crau,
Jean-Charles BOUVIER, assistant-ingénieur, INRA, Avignon,
Gilles CHEYLAN, directeur, Muséum d'histoire naturelle d'Aix-en-Provence,
Gaëtan CONGÈS, chargé de recherche, DRAC, Service régional de l'archéologie,
Benoît COUTANCIER, conservateur en chef, Museon Arlaten, Arles,
Thierry DUTOIT, professeur, UMR-INRA-UAPV, université d'Avignon et des Pays de Vaucluse,
Guillaume LEBAUDY, doctorant, université de Provence,
Jacques LEPART, ingénieur de recherche, CEFCE-CNRS, Montpellier,
Philippe LEVEAU, professeur émérite d'archéologie, MMSH, université de Provence,
Nathalie MIGNARDI, attaché de conservation au musée des Merveilles, Tende,
Philip ROCHE, maître de conférence, UMR-CNRS-IMEP, université d'Aix-Marseille III,
Arne SAATKAMP, doctorant, université de Freiburg, Allemagne,
Thierry TATONI, professeur, UMR-CNRS-IMEP, université d'Aix-Marseille III,
Errol VELA, chargé de mission, ECOMED, Marseille,
Eric VIDAL, maître de conférence, UMR-CNRS-IMEP, université d'Aix-Marseille III,
Axel WOLFF, chargé de missions, CEEP-Écomusée de la Crau.

Nous remercions également la DIREN-PACA, ÉDISUD et le CEEP-Écomusée de la Crau pour leur soutien financier.

Préface

Jean Boutin¹ & Gilles Cheylan²

1. Directeur du CEEP-Ecomusée de Crau

2. Directeur du Muséum d'Histoire naturelle d'Aix-en-Provence, vice-président du CEEP-Ecomusée de Crau

En 1983, paraissait un numéro spécial de la revue « *Biologie-Ecologie méditerranéenne* » éditée par l'université de Provence sur le thème de la Crau. Cet ouvrage marquait une étape dans l'investissement de notre association le Conservatoire études des écosystèmes de Provence-Alpes du Sud (CEEP), dans la protection des *coussous* de la Crau. Vingt ans après, cette nouvelle synthèse marquera le début de la gestion d'une des plus grandes réserves naturelles de France.

Il y a près de trente ans que le CEEP s'est investi pour la conservation des derniers *coussous* de Crau. Que de réunions et de déceptions avant d'en arriver à la signature par le ministre d'un décret portant création de cette Réserve naturelle. Heureusement, ces trente années ont été marquées par de grands espoirs et de belles satisfactions.

— Tout d'abord, ces trente ans ont vu un changement radical dans la perception locale de cet espace protégé, et le monde agricole, autrefois antagoniste, est devenu un partenaire incon-

tournable. Nous proposons désormais, une co-gestion de la Réserve naturelle entre le CEEP et la Chambre d'agriculture.

— Ces trente ans sont également marquées par une amélioration très sensible des connaissances. Des travaux spécifiques ont été réalisés concernant l'outarde, le criquet de Crau, la végétation. Ces travaux naturalistes se sont également ouverts sur le pastoralisme et sur la sociologie. La professionnalisation de ces études s'est accrue et nous disposons désormais d'éléments scientifiques incontestables. L'ensemble de ces informations permettra à l'avenir la mise en place d'un observatoire permanent que nous avons porté de nos vœux avec le Comité de foin de Crau, opérateur NATURA 2000.

Le quotidien d'un gestionnaire montre que rien n'est jamais totalement acquis et qu'il faut en permanence être en mesure d'argumenter. Les études scientifiques pluridisciplinaires doivent donc se poursuivre et gageons que dans une génération, un nouveau numéro synthétique verra le jour.

Thierry Dutoit

Professeur à l'université d'Avignon et des Pays de Vaucluse

POURQUOI UN NUMÉRO SPÉCIAL D'ECOLOGIA MEDITERRANEA SUR LA CRAU ?

Entre attraction et répulsion, la Crau est un espace qui ne laisse personne indifférent. Grâce aux travaux des naturalistes et scientifiques de la seconde moitié du XX^e siècle (Boutin & Cheylan, 2004)*, les intérêts biologiques et écologiques de cette plaine ont été en partie bien démontrés (Buisson *et al.*, 2004a). Parallèlement à sa destruction (carrières, cultures intensives, zones militaires, etc.), différents outils de protection (ZPS, ZICO, ZNIEFF, etc.) ont été mis en place pour aboutir en 2001 à la création de la Réserve naturelle nationale des coussous de Crau. Il était temps, car la formation végétale herbacée typique (encore appelée localement « coussous ») n'est pas seulement un paysage culturel original traduisant une relation homme-nature millénaire ; elle est aussi un véritable parchemin où s'inscrivent toutes les utilisations humaines passées. En effet, les conditions climatiques (sécheresse estivale), édaphiques (fersialsols) sont responsables de la faible résilience de cet écosystème face à tous types de perturbations (labours, excavations, plantations, cultures, fertilisations, irrigation, etc.) autres que le pâturage ovin pratiqué depuis plusieurs millénaires (Römermann *et al.*, 2004 ; Fadda *et al.*, 2004).

En conséquence, la plaine de Crau est un formidable site atelier pour les chercheurs qui s'intéressent non seulement aux origines lointaines de la formation de cet écosystème (Leveau, 2004), mais aussi aux impacts de la fragmentation induite par le multi-usage passé (Buisson

et al., 2004b) ou récent (Wolff, 2004). Plusieurs modèles biologiques ont ainsi été utilisés pour tester ces impacts : communautés végétales (Römermann *et al.*, 2004 ; Buisson *et al.*, 2004b), entomofaune (Fadda *et al.*, 2004) et avifaune (Vincent-Martin, 2004 ; Wolff, 2004). Une étude très originale sur les gravures et graffitis pastoraux apporte également des précisions sur la pratique de la transhumance en Crau (Lebaudy, 2004). Si ces travaux apportent quelquefois des résultats contradictoires selon les échelles spatio-temporelles abordées et les modèles biologiques étudiés, ils en ressort une nécessité de réaliser des recherches pluridisciplinaires alliant sciences de l'homme et de la nature.

En effet, de nombreuses questions demeurent encore sans réponse : Quelle est l'origine de la végétation herbacée du coussou ? Comment a-t-elle évolué au fil des millénaires ? Quelles sont précisément les relations entre les pratiques pastorales actuelles et l'ensemble des compartiments de la biodiversité, et les mécanismes mis en jeu ? Quelles sont les origines de l'endémisme de certaines espèces en Crau ? Quelles pourront être les conséquences des changements climatiques globaux ; quelles seront celles des changements de pratiques pastorales prévisibles ? etc.

Nous espérons qu'à la lecture de ce numéro spécial, vous aurez envie de vous joindre à nous et, que dans quelques années, un nouveau numéro spécial attestera du dynamisme des recherches menées sur la plaine de Crau. En effet, les recherches en biologie de la conservation y sont particulièrement importantes, car leurs résultats sont attendus par les gestionnaires d'espaces naturels qui ont aujourd'hui la responsabilité de cet espace.

* Les références renvoient aux articles de ce numéro spécial.

Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France)

Thirty years of ecological studies in the steppe of La Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France)

Elise Buisson¹, Thierry Dutoit², Axel Wolff³

1. UMR-CNRS 6116, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, université d'Aix-Marseille III, UMR/CNRS 6116 IMEP, FST Saint-Jérôme, case 461, 13397 Marseille Cedex 20, France

2. UMR-INRA-UAPV 406, Écologie des Invertébrés, Université d'Avignon, site Agroparc, domaine Saint-Paul, France, 84914 Avignon, France

3. CEEP-Ecomusée de Crau, boulevard de Provence, 13310 Saint-Martin-de-Crau, France

Auteur pour la correspondance : Elise Buisson, UMR CNRS 6116, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, Université d'Aix-Marseille III, UMR/CNRS 6116 IMEP, FST Saint-Jérôme, case 461, 13397 Marseille Cedex 20, France
Tél. : +33 4 42 90 84 86, Fax : +33 4 42 90 84 48, email : elise.buisson@univ-u-3mrs.fr

Résumé

La steppe de Crau est une formation végétale unique en France dont l'intérêt écologique n'a été reconnu que dans la seconde moitié du XX^e siècle. Il a donc fallu que cet espace subisse de profondes dégradations, dont certaines semblent aujourd'hui irréversibles, pour voir se multiplier les recherches en écologie sur cette plaine. Dans ce travail, nous avons réalisé une synthèse des recherches en écologie menées en Crau depuis les 30 dernières années. Notre objectif est de dégager les acquis pour mieux esquisser les axes de recherche futurs. Quatre périodes ont pu être identifiées. De 1805 à 1975, la Crau ne fait l'objet que d'observations, inventaires et études à caractère naturaliste. Les intérêts écologiques de cet écosystème sont peu ou pas identifiés. De 1975 à 1990, les intérêts de la steppe sont tout d'abord identifiés vis-à-vis de l'avifaune en même temps que les menaces qui pèsent sur l'écosystème. A partir de 1990, les recherches intègrent le rôle majeur du pâturage ovin traditionnel pour le maintien de l'écosystème steppique. Au XXI^e siècle, les recherches s'orientent plus sur les écosystèmes périphériques de la steppe car ils jouent un rôle complémentaire dans l'alimentation des troupeaux et la dynamique de certaines populations d'oiseaux. Dans le même temps, des recherches sur la restauration écologique des espaces dégradés par les activités agricoles et industrielles sont menées. Cependant, des informations manquent encore sur la mise en place de la végétation steppique et son évolution au fil des siècles pour mieux définir le ou les écosystèmes de référence à conserver ou recréer.

Mots-clés

Végétation steppique, oiseaux, insectes, écologie historique, région méditerranéenne, steppe.

Summary

Although the steppe of La Crau is unique in France, its ecological importance was only acknowledged in the second half of the 20th century. It is not until then that ecological studies were carried out on this plain, which was already subject to degradations, some of which now seem irreversible. This article is a summary of all the research carried out in the past 30 years. Our objective is to point out the most interesting information in order to determine the best scope for future research. Four research periods were identified : from 1805 to 1975, studies mainly listed plants and birds occurring in the steppe. The biological importance of this ecosystem was not often studied, if at all. From 1975 to 1990, the importance of the steppe for birds and the threats from human activities on the steppe were identified. Since 1990, studies have included the role played by traditional sheep grazing in conserving the steppe ecosystem. In the 21st century, research is turning towards habitats surrounding the steppe because they play a complementary role in sheep flock feeding and in the dynamics of some bird populations. Research also is turning towards ecological restoration of patches of steppe degraded by agricultural and industrial activities. However, information on the establishment and the evolution (over centuries) of steppe vegetation, which would better define the reference ecosystem to conserve and restore, is still lacking.

Key-words

Vegetation, birds, insects, historical ecology, mediterranean area, steppe.

Abridged English version

In Northern Europe, semi-natural grasslands have decreased throughout the 20th century. In Southern Europe, grasslands still remain, mainly because traditional agriculture (extensive grazing) is maintained. In the plain of La Crau (France), there are still large patches of steppe vegetation unique in its plant composition and the fauna it provides a haven for: birds Pterocles alchata, Falco naumanni, Tetrax tetrax, lizards Lacerta lepida and an endemic grasshopper Prionotropis hystrix rhodanica. Although some steppe remains because extensive grazing was maintained, large areas of steppe have been destroyed or degraded by human activities (hay fields, intensive agriculture, industry, military activities). The aims of this article are (1) to summarise all the research carried out in the past 30 years. (2) to point out the most interesting information in order to determine the best scope for future research.

From 1805 to 1975, studies mainly listed the plants and birds occurring in the steppe. Vegetation was described using the phytosociological classification and the steppe was classified Asphodelietum fistulosi with patches of Crassuletum tillaeae. The biological importance of this ecosystem and of its conservation was first acknowledged in 1975.

In 1979, a research program was carried out in order to identify the role of the steppe and the threats it was exposed to. Vegetation was described in more detail using ecological methods (phenology, phenophases, biomass, primary productivity, impacts of sheep, role of stones etc.). The steppe vegetation was found to be unique, and bird and arthropod species-richness and biomass high. Conservation advice included restricting activities and maintaining grazing. A protection order was requested in 1987, but was rejected.

In 1990, an EU Special Protection Area (ZPS) was created and an Environment Action Program (MAE) was set up so that local stakeholders could buy patches of steppe located in the ZPS. Then, another research program was carried out to plan management on the ZPS with all stakeholders. Birds were found to need both the steppe and adjacent habitats to survive. Sheep grazing was found to be necessary as a steppe-vegetation management tool and to make hay production profitable. Both breeders and producers were thus helped through agro-environmental measures.

In the 21st century, research is turning towards habitats adjacent to the steppe because of the role they play in bird and sheep feeding. A research program tried to assess the effects of fragmentation on the steppe in order to adjust management. The impacts of some degradations (e.g. melon cultivation) were finally assessed: autogenic restoration of steppe vegetation is unlikely and fragmentation continues to affect vegetation and Arthropoda communities. Birds value steppe patches and extensively managed plots. It was proposed that conservation and management be extended to adjacent habitats. Ongoing research is also investigating the ecological restoration of corridors and patches of steppe degraded by agricultural and industrial activities (NATURA 2000) using nurse plants (the two dominant plant of the steppe T. vulgaris and B. retusum).

Information on steppe vegetation, which would help to better manage, conserve and restore it, is still lacking. Future research should focus on 1) on fragmentation and the roles played by patch sizes, moving corridors (sheep flocks) and edge effects; 2) on ecological restoration of orchards, quarries etc. and on population transplantation; 3) on past ecosystems in order to identify the reference ecosystem.

INTRODUCTION

En Europe, les prairies et pelouses semi-naturelles ont été créées et se sont maintenues grâce aux activités agricoles, telles le pâturage et le fauchage (Pärtel *et al.*, 1999). Cependant, ces écosystèmes riches en espèces (Tansley & Adamson, 1925 ; Lloyd, Grime & Rorison, 1971 ; Korneck *et al.*, 1998 ; Willems, 1990) ont vu leur surface diminuée de manière drastique au cours du XX^e siècle (Rosén, 1982 ; Fuller, 1986-87 ; Gibson *et al.*, 1987 ; van Dijk, 1991 ; Poschlod & WallisDeVries, 2002). Les principales causes de disparition de ces écosystèmes sont les changements intervenus dans les pratiques agricoles (intensification ou abandon) (Willems & Bik, 1998 ; Dutoit *et al.*, 2003). Actuellement, les fragments relictuels de ces pelouses sont souvent fortement isolés dans des matrices paysagères impropres à la dissémination spatiale de leurs espèces les plus caractéristiques (Keymer & Leach, 1990). Ces pelouses doivent donc être gérées et restaurées pour conserver leur importante biodiversité et leur caractère de paysage culturel (Willems, 1983).

Dans le bassin méditerranéen, de grandes étendues de pelouses sèches existent encore, là où les activités de pâturage de parcours ont perduré (Grove & Rackham, 2000). De plus, les processus de successions secondaires qui entraînent le boisement des formations végétales herbacées y sont plus lents que dans le nord-ouest de l'Europe en liaison avec les caractéristiques climatiques propres aux régions méditerranéennes (déficit hydrique estival). Des pelouses peuvent ainsi se réinstaller et se maintenir après une phase de cultures, car les pratiques de pâturage ovin de parcours font souvent suite à cette phase d'abandon cultural et ralentissent la colonisation par des espèces ligneuses (Blondel & Aronson, 1999 ; Hobbs, 2001).

Dans le sud-est de la France, la Crau est un bon exemple du maintien de ces pelouses sèches où elles occupaient à l'origine une plaine correspondant au delta fossile de la Durance (60 000 ha). Cette zone est située entre le delta du Rhône (la Camargue) et l'étang de Berre.

Bien que connue sous les vocables de *campus lapideus* ou *terram horridam* par les Romains (Leveau, ce volume), ces pelouses sèches identifiées comme la seule steppe de France (Devaux *et al.*, 1983) demeurent peu fréquentées par les naturalistes avant la fin du XIX^e siècle. Cette végétation steppique (encore appelée localement *coussous* ou *coussouls*) s'est formée à travers les siècles grâce à l'action d'un climat méditerranéen sec et venteux, des conditions de sols très particulières (Colomb & Roux, 1978) et l'action du pâturage ovin itinérant pendant 2 000 à 3 000 ans

(Lebaudy, ce volume) (fig. 1). Cependant, sur la centaine de plantes trouvées dans la steppe (Bourrelly *et al.*, 1983), aucune ne correspond à une espèce menacée ou en danger dans les listes de protection établies à l'échelle régionale, nationale ou européenne (Conservatoire botanique national de Nancy 1982). Sur les deux espèces protégées à l'échelle nationale et présentes dans la Crau sèche, une est signalée dans des mares temporaires (*Teucrium aris-tatum*) et l'autre dans les puits creusés par les bergers au XIX^e siècle à travers la couche de poudingue (*Asplenium sagittatum*). Ainsi, c'est surtout l'association des espèces végétales composant la steppe qui lui confère son caractère original (Devaux *et al.*, 1983). Bien qu'aucune espèce végétale endémique n'y soit présente, la steppe est cependant un habitat qui abrite un criquet aptère endémique : le criquet rhodanien (*Prionotropis hystrix rhodanica*) (Foucart & Lecoq, 1998) et un coléoptère buprestidé endémique (*Acmaeoderella perroti*) (P. Ponel et Y. Braud, comm. pers.). Elle abrite aussi la seule population nicheuse de Ganga cata (*Pterocles alchata*) et l'une des deux populations nicheuses de Faucon crécerellette (*Falco naumanni*) en France (Cheylan, 1975). Elle abrite également la plus grande population d'ourtarde canepetière (*Tetrax tetrax*) (Jolivet, 1997). Enfin, elle abritait la plus grande population de lézard ocellé de France jusqu'en 1990. En dix ans, l'espèce est devenue très rare et presque impossible à observer en une journée de prospection. Les



Fig. 1. Végétation steppique de la Crau au printemps.

Fig. 1. Steppic vegetation of La Crau in spring.

hypothèses avancées pour expliquer ce déclin sont soit une épidémie, soit l'emploi d'un produit toxique dans le traitement des cultures ou des troupeaux (Cheylan & Grillet, 2003).

Le pâturage de parcours ovin a longtemps été l'utilisation principale de la steppe (Masson & Estrangin, 1928 ; Long & Pradon, 1948) ; cependant, au XVI^e siècle, des canaux ont été construits pour amener les eaux alluvionnaires de la Durance (canal de Craponne). 15 000 ha de steppe ont ainsi été convertis en prairie de fauche (Masson & Estrangin 1928). Au début du XX^e siècle, ce sont les activités militaires (aéroport militaire, stockage de munitions) et industrielles (raffineries, métallurgie, carrières) qui ont commencé à investir la plaine de Crau (Deverre, 1996 ; Etienne *et al.*, 1998). Ainsi, au début du XXI^e siècle, seuls 11 500 ha de végétation herbacée persistent, répartis en une quinzaine de fragments dont le plus grand s'étend sur une surface de 6 500 ha (Gaignard, 2003).

Avant le XX^e siècle, la steppe a été surtout parcourue par les bergers, quelques géographes ou naturalistes solitaires (Veran, 1805 ; Villeneuve-Bargemon, 1821 ; Jacquemin, 1835 ; Castagne, 1862 ; Fourreau, 1868 ; Roux, 1881 ; Blanc, 1897). C'est seulement dans les années 50 que les biologistes ont réellement commencé à étudier la steppe de Crau (Molinier & Tallon, 1950), au moment où les dégradations d'origine anthropique deviennent de plus en plus fortes et menacent la persistance de cet écosystème.

Les objectifs de ce travail seront donc de retracer en premier lieu l'émergence d'un intérêt croissant des scientifiques pour la steppe de Crau à travers une synthèse de 30 années de recherches menées sur cet espace, puis de dégager, parmi les connaissances accumulées ces trente dernières années, les informations et les lacunes qui vont nous permettre d'esquisser les axes de recherches futures.

1805-1975 : DES PREMIÈRES OBSERVATIONS NATURALISTES AU DIAGNOSTIC ÉCOLOGIQUE

Avant 1975, les études menées sur la steppe ont seulement consisté à décrire sa flore et sa faune. Quelques observations floristiques avaient été réalisées au XIX^e siècle par Veran (1805) et Jacquemin (1835). Ces auteurs ont simplement listé les espèces trouvées dans la steppe et ils concluaient que sa végétation était « monotone et

ennuyeuse ». La première étude de la plaine faisant appel à des relevés botaniques a été réalisée par Molinier & Tallon en 1950. Ils ont décrit la végétation en utilisant les méthodes et la classification des phytosociologistes de l'école de Montpellier (Guinochet, 1973). Quatre associations phytosociologiques ont notamment été identifiées en plaine de Crau : l'*Asphodeletum fistulosi* (Molinier & Tallon 1950), tout au centre de la plaine ; le *Quercetum ilicis*, en bordure de l'association précédente ; le *Quercetum cocciferae* à proximité des villes et le *Brachypodietum phoenicoidis* sur les terres abandonnées le long des routes et entre la végétation des prairies humides et du *Quercetum ilicis* (Braun-Blanquet, 1931). Trois associations contenant des espèces rudérales ont également été décrites dans le centre de la Crau. Ces associations sont réparties de manière concentrique autour des bergeries construites au XIX^e siècle en commençant par l'*Hordeo leporini*, puis l'*Onopordetum illyrici*, et enfin le *Camphorosma monspeliacae-Trifolietum subterranei* (Molinier & Tallon, 1950 ; Devaux *et al.*, 1983 ; Gomila, 1987 ; Loisel *et al.*, 1990) (fig. 2). Peu d'attention était alors accordée à la steppe (14 pages de l'ouvrage de Molinier & Tallon qui en compte 111) dont les espèces caractéristiques sont *Asphodelus ayardii*, *Brachypodium retusum*, *Linum gallicum*, *Stipa capillata* et *Thymus vulgaris*. Cette végétation était décrite comme globalement homogène, sauf sur des taches de quelques mètres carrés où elle pouvait être plus basse encore (*Crassuletum tillaeae* in Loisel, 1976). Ces taches (encore appelées « tonsures ») correspondent à des

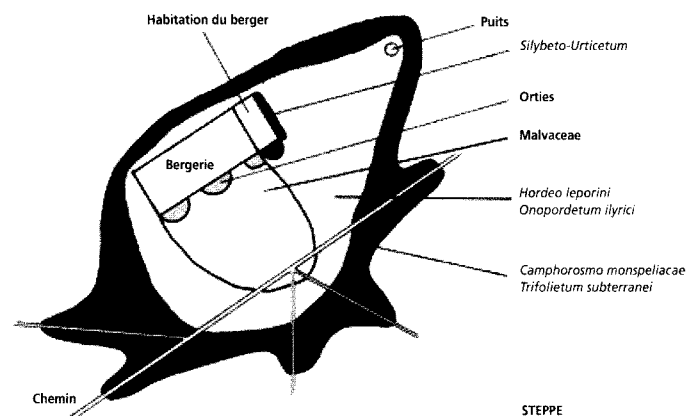


Fig. 2. Organisation concentrique des associations phytosociologiques trouvées autour des bergeries dans la steppe de Crau (Molinier et Tallon, 1950).

Fig. 2. Phytosociological associations found around sheepfolds in La Crau (Molinier & Tallon, 1950).

zones surpâturées par les moutons car la végétation y est très accessible suite à l'absence de galets en surface. Rieux *et al.* (1977) ont décrit cette association comme unique et caractéristique de la Crau. Elle est composée de 33 % de phanérogames et de 67 % de cryptogames avec notamment des cyanobactéries, des lichens squamuleux et crustacés (43 %), hépatiques (14 %), des bryophytes (10 %) et *Crassula tillaea*, une phanérogame ressemblant aux bryophytes. Bien qu'ils considèrent la steppe comme l'association phytosociologique la plus riche de la zone méditerranéenne, Molinier & Tallon (1950) n'ont cependant émis aucun avis sur la nécessité de la protéger. En fait, ils concluent que celle-ci pourrait être cultivée si nécessaire !

La première étude concernant l'avifaune de la Crau n'a été publiée qu'en 1965 par Frisch. Elle était axée sur le comportement de *P. alchata*, *Coracias garrulus*, *Alectoris rufa* et *T. tetraz*. Un mémoire non publié écrit en 1827 par Verdot sur *P. alchata* existe cependant. C'est en 1975 que Cheylan a listé toutes les espèces de vertébrés de la Crau. Il a plus particulièrement suivi les populations de certaines d'entre elles : *P. alchata*, *Burhinus oedipnemus*, *A. rufa*, *Pica pica*, *Lanius excubitor*. Sur les 29 vertébrés recensés sur la steppe, 18 sont installés dans des habitats créés par l'homme (bergeries, puits, tas de galets, etc.).

La Crau est alors comparée à d'autres écosystèmes arides comme le reg et l'hamada, dont le relief est formé par des dépôts éoliens et fluviaux et qui sont plutôt habités par des oiseaux (tandis que l'erg, dont les reliefs sont formés par des dépôts éoliens uniquement, est plutôt habité par des reptiles et des mammifères). Cheylan (1975) a été le premier auteur à écrire que la steppe de Crau était un écosystème unique en France, caractérisé par des populations particulières d'oiseaux et menacé par l'agriculture intensive (cultures maraîchères), les industries (sidérurgie, raffinage), les carrières (gravières) et les activités militaires (dépôts de munitions, aéroport).

1975-1990 : IDENTIFICATION DES INTÉRÊTS ET MENACES

En 1979, le ministère de l'Environnement a lancé un programme de recherches dont les buts étaient de faire un état des lieux de la steppe et de proposer un plan pour sa gestion conservatoire. Devaux *et al.* (1983) ont rassemblé de nombreuses informations synthétiques sur une carte phytosociologique au 1/50 000. Elle comprend des informations sur la géologie (Colomb & Roux, 1978),

l'hydrogéologie (Cova, 1960) et la pédologie (Société du canal de Provence 1968) de la plaine ainsi que des données sur le climat, la végétation, l'avifaune et les systèmes d'irrigation, de cultures et de pâturage.

Ce programme de recherches comprenait également une étude du fonctionnement de la végétation steppique (Bourrelly *et al.*, 1983), dans laquelle la phénologie et les différents types biologiques de la végétation steppique étaient décrits pour la première fois. Aucun phanérophte n'a été recensé, tandis que 49,4 % des espèces étaient constituées de thérophytes. 113 espèces ont été inventoriées dans la végétation steppique (contre 98 pour Molinier & Tallon, 1950, 86 espèces étant communes aux deux listes) où *Brachypodium retusum* représente 50 % de la biomasse totale herbacée. La plupart des espèces annuelles germent en automne, passent l'hiver sous forme de plantule pour croître de nouveau au printemps. Ces espèces fleurissent préférentiellement entre mars et mai ou en septembre.

La biomasse maximale est mesurée au printemps (avril-juillet) et en automne (septembre-octobre). La productivité primaire a également été évaluée à 2,1 t/MS/ha/an (valeur comparable aux steppes sub-désertiques d'Afrique). La biomasse a également été mesurée dans les parcelles pâturées (1,39 t/ha) ou des exclos non pâturés (2,66 t/ha).

L'impact du pâturage ovin sur la végétation steppique a été étudié pour la première fois en 1986 (Cherel, 1986, Cherel *et al.*, 1991). Les moutons se nourrissent principalement de poacées, en particulier de *B. retusum* au printemps, mais ils préfèrent les dicotylédones en phase de tri. Adama (1994) a montré que le pâturage de différents types de formations végétales herbacées (steppe, prairies de foin de Crau, céréales à pâturer) fournissait une ressource herbagère complémentaire et donc équilibrée aux ovins.

Bourrelly *et al.* (1983) décrivent la steppe de Crau comme une communauté végétale riche en espèces, dominée par *B. retusum*, mais sans la présence d'espèces considérées comme rares aux échelles spatiales communautaires et nationales. Cependant, sa composition et sa structure ont été considérées comme unique par comparaison aux autres communautés végétales dominées par *B. retusum* mais comprenant en plus *Rosmarinus officinalis* ou *Smilax aspera*. Des variations dans la composition et la structure de la végétation steppique ont cependant été enregistrées entre le nord de la plaine (faciès à *Lavandula latifolia*) et le sud (faciès à *Thymus vulgaris*) (fig. 3).

Bourrelly *et al.* (1983) ont aussi noté que les galets, qui recouvrent plus de 50 % de la surface du sol (fig. 4),

Fig. 3. Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur un tableau de contingence de 120 relevés x 179 espèces (Bourrelly et al., 1983). La végétation a été étudiée dans 12 pelouses à *Brachypodium retusum* : 7 dans la végétation steppique de la plaine de Crau et 5 dans les collines situées du nord de la plaine de Crau (Alpilles) jusqu'aux collines de Marseille. Dix quadrats de 1 m² ont été positionnés dans chaque pelouse. L'axe 1 sépare les quadrats de la steppe de ceux des collines. En effet, des espèces comme *Rosmarinus officinalis* et *Smilax aspera* ne sont pas présentes dans la steppe contrairement aux autres communautés dominées par *Brachypodium retusum*. Sur l'axe 2, les quadrats des sites localisés entre les Alpilles et les collines de Marseille sont étalés.

Fig. 3. CA performed on a [120 data points x 179 plant species] matrix (Bourrelly et al., 1983).

Vegetation was surveyed in 12 *Brachypodium retusum* grasslands: 7 in plain of La Crau (steppe) and 5 from the hills North of the plain (Alpilles) to the hills of Marseille. Ten data points (1m² quadrat) were surveyed on each grassland. Axis 1 separated the data points surveyed in the steppe from the one surveyed in the hills. Indeed, species such as, *Rosmarinus officinalis* and *Smilax aspera*, are not found in the steppe contrary to other *B. retusum* communities. On axis 2, the data points surveyed at two sites located between the Alpilles and Marseille hills are spread.

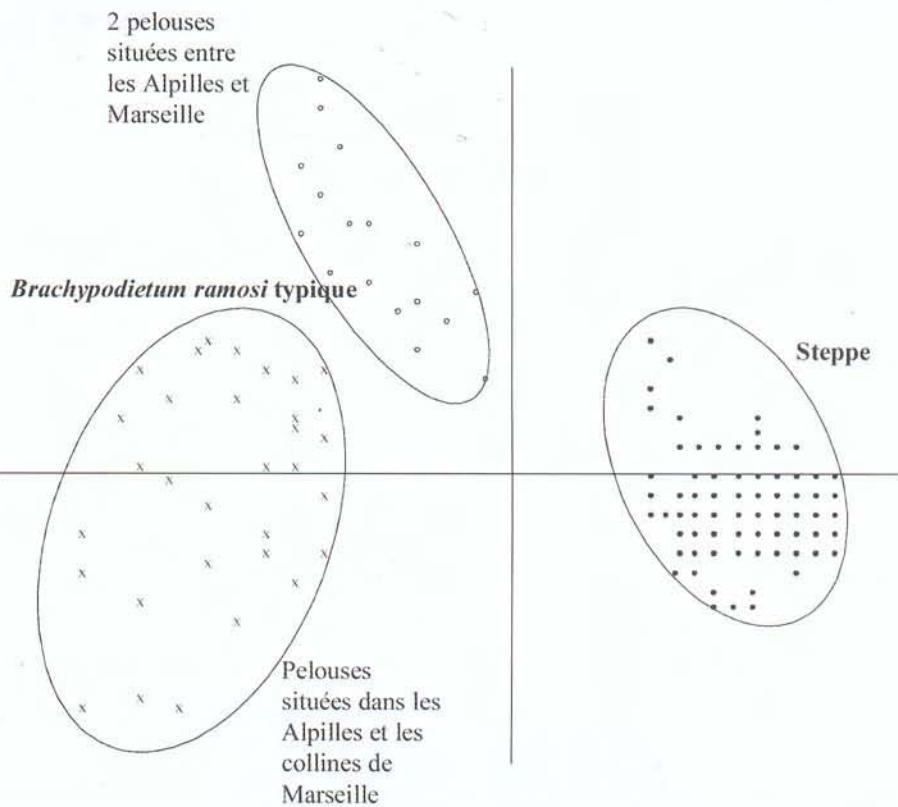


Fig. 4. Sol recouvert de 50 % de galets dans la steppe de Crau (photo P. Fabre).

Fig. 4. Soil cover by 50% of pebbles in the steppe of La Crau (photo P. Fabre).

créent un microclimat favorable à l'implantation des racines de *B. retusum* car la température mesurée en été est de 60 °C au-dessus du galet pour 30 °C seulement en dessous.

Dans le centre de la plaine, l'influence humaine était tout d'abord limitée à la construction des bergeries ou d'enclos entre 1830 et 1860. Des années 1960 au milieu des années 1980, des cucurbitacées (melons, courgettes, concombres) et solanacées (tomates, aubergines, poivrons) y ont été cultivées (Borrey, 1965) mais peu d'attention a été accordée aux impacts que pouvaient avoir ces cultures sur l'écosystème steppique. Devaux *et al.* (1983) ont simplement décrit les différences qui pouvaient exister entre la végétation des friches post-culturelles (ordre des *Secalinetalia*) et la végétation steppique (ordre des *Thero-Brachypodietalia*) d'après la classification phytosociologique. Ils ont également noté qu'une partie de la végétation steppique était remplacée par des « mauvaises herbes » des cultures dans les friches post-culturelles. Ainsi, les friches abandonnées dans les années 80 abritaient des espèces telles que *Solanum nigrum*, *Chenopodium album*, *Portulaca oleracea* et *Diplotaxis tenuifolia*. Les champs abandonnés depuis 5 ans seulement présentaient quant à eux des espèces comme *Lobularia maritima* et *Scabiosa maritima*. Enfin, les cultures abandonnées depuis plus de 10 années sont caractérisées par des espèces telles que *Bromus rubens* et *Calamintha nepeta*. Devaux *et al.* (1983) concluent que la végétation steppique ne se régénérerait jamais après une telle perturbation (Massip 1991 ; Borck 1998). Cependant, les conséquences de cette transformation des usages du sol ne furent pas correctement estimées en terme de surfaces car, d'une part, les cultures de melons étaient relativement sporadiques et peu contrôlées et, d'autre part, de nouvelles parcelles devaient être cultivées annuellement à cause d'un champignon pathogène (*Fusarium oxysporum* ssp. *melonis*) qui se développait dans le sol durant la première année de culture (Odet 1991).

Le programme de recherches de 1979 incluait également des études sur la distribution des populations d'oiseaux nicheurs (Cheylan *et al.*, 1983 ; Oliosio *et al.*, 1983) et sur la dynamique des communautés d'arthropodes terrestres, avec une attention particulière portée aux orthoptères et aux fourmis (Bigot *et al.*, 1983 ; Leonide 1983). En effet, les biomasses et richesses spécifiques en oiseaux sont particulièrement fortes en Crau en comparaison d'autres écosystèmes du bassin méditerranéen (à l'exclusion des zones humides). Il en est de même pour les biomasses et richesses spécifiques en arthropodes, puisque 54 % de la richesse spécifique méditerranéenne

est présente en Crau. En revanche, la distribution des communautés d'arthropodes est relativement homogène en Crau pour une végétation qui peut présenter une forte hétérogénéité structurale.

Selon les conclusions du programme lancé en 1979, les fragments de steppe relictuelle du nord-est de la plaine (où *P. alchata* est présent en hiver) et l'ensemble de parcelles du centre devaient être conservés (Meyer, 1983). Le plan de gestion esquissé proposait ainsi de conserver ces deux zones en limitant l'introduction de plantes et d'animaux domestiques destinés à accroître les potentialités cynégétiques, d'arrêter les cultures en interdisant l'épierrage et l'irrigation, de réduire l'accès des véhicules et l'exploitation des carrières tout en maintenant les mêmes pressions de pâturage. Un arrêté de protection de biotope pour la Crau est même envisagé (Boutin, 1987). En 1981, le préfet met en place un comité de gestion qui débat de la conservation de la steppe et de sa faune et rassemble tous les acteurs locaux. En 1987, un arrêté préfectoral de protection du biotope proposé par l'État, considérant seulement la protection de l'écosystème steppique et sans accord des autres acteurs et usagers (éleveurs, bergers, carriers, militaires, arboriculteurs, etc.), ce qui a occasionné des malentendus et ressentiments (Deverre, 1996), est rejeté.

Un important travail de sensibilisation des acteurs locaux est alors entrepris par les associations de protection de la nature, ce qui se concrétise par la publication de plusieurs articles et d'un livre consacrés à la plaine (Cheylan *et al.*, 1990), ainsi que l'ouverture en 1989 de l'Écomusée de la Crau grâce à l'appui de la commune de Saint-Martin-de-Crau et d'une fondation allemande, la *Stiftung Europäisches Naturerbe*.

1990-2000 : INTÉGRATION DES MODES DE GESTION

En 1990, en application de la directive européenne pour la protection des oiseaux sauvages et de leurs habitats (79/409/CEE, 1979), la plus grande partie des surfaces résiduelles de végétation steppique ont été classées en Zone de protection spéciale (ZPS 11 500 ha). Le quatrième programme d'action communautaire pour l'environnement (ACE) a aidé le Conservatoire régional des espaces naturels de Provence (CEEP-Conservatoire-études des écosystèmes de Provence) et les éleveurs à protéger la steppe et à acheter des parcelles se situant dans la ZPS. Cette ACE, à laquelle ont pris part la plus grande

partie des acteurs locaux, et qui a permis à certains éleveurs d'acquérir des terrains, a consacré la réconciliation des parties et le début d'un travail commun, avec des objectifs convergents.

Ce programme financé par l'Union européenne avait également pour objectif de planifier une meilleure gestion conservatoire de l'ensemble de la ZPS, en soulignant l'importance de la gestion pastorale de cet écosystème. En plus du volet d'acquisition foncière, l'ACE Crau comportait deux volets complémentaires : un volet contractuel destiné à encourager les propriétaires à conserver les pratiques pastorales sur la steppe, rémunérant la conduite extensive traditionnelle des troupeaux (Fabre & Pluvineau 1998) ; un programme de recherches principalement destiné à mieux connaître les pratiques de gestion agro-pastorales en vigueur et leur influence sur l'écosystème et sur la faune (CEEP 1998).

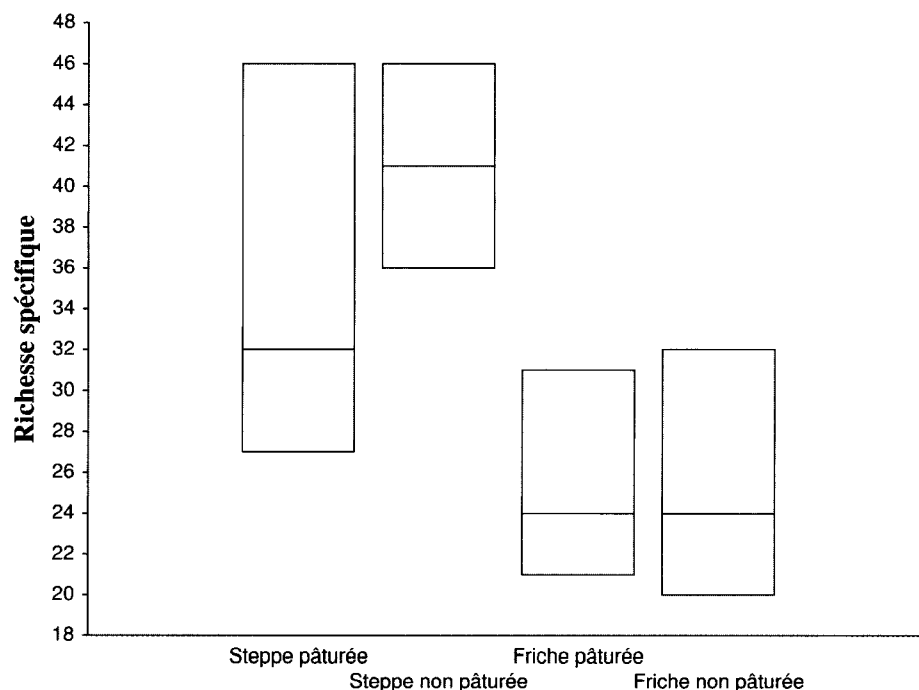
L'étude des pratiques pastorales a montré que l'organisation complexe des places d'herbages, centrées sur la bergerie et les points d'eau, génère d'importantes différences de pressions de pâturage au sein de la steppe, lesquelles sont à l'origine d'une forte hétérogénéité spatiale de la végétation (Fabre, 1997 ; Dureau, 1998). Ces différences dans la composition et la structure de la végétation steppique jouent un rôle positif pour la diversité de l'avifaune, en offrant une variété de conditions de milieu permettant la coexistence d'espèces aux exigences

écologiques contrastées (*P. alchata*, *T. tetraz*, *B. œdicnemus*, Wolff, 1998a-1998b).

Au niveau agronomique, des études réalisées sur l'élevage du mérinos d'Arles (Fabre, 1998 ; Fabre & Boutin, 2002) ont décrit l'organisation du système de pâturage ovin dans la Crau. Les troupeaux sont présents en automne dans la plaine au niveau des prairies de foin de Crau pour pâturer le regain qui ne sera pas fauché (quatrième coupe). Ils vont ensuite pâturer la steppe au printemps, puis transhument en camion dans les Alpes en été (estives). L'agnelage a lieu à l'automne (désaisonnement). Globalement, la pression de pâturage est de 2 moutons/ha/an sur la steppe. Dureau & Bonnefon (1998) ont cependant démontré que les friches post-culturelles pouvaient être intéressantes pour l'alimentation des ovins, car la végétation y est plus riche en matières azotées totales en comparaison de la végétation steppique. Ils montrent également que le gardiennage des troupeaux est une pratique clé pour la pérennité du pâturage ovin en Crau. En effet, le pâturage ovin est identifié comme la seule pratique d'exploitation de la végétation steppique capable d'assurer le renouvellement de la ressource herbagère. Ce type d'exploitation peut donc être considéré comme durable au regard du maintien de l'écosystème steppique. Les troupeaux doivent cependant être importants pour assurer une certaine rentabilité aux éleveurs. Ceux-ci doivent donc faire appel à des bergers pour guider et

Fig. 5. Impacts du pâturage ovin itinérant sur la richesse spécifique de la végétation steppique et d'une friche post-culturelle (Massip, 1991). Pour chaque parcelle, la composition et la structure de la végétation ont été étudiées quatre mois après la mise en place d'exclos (50 x 50 m) par la méthode des points-quadrats sur deux transects de 25 m (50 points) localisés dans et en dehors des exclos.

Fig. 5. Impact of itinerant sheep grazing on species richness on the steppe and in an ex-melon field (Massip, 1991). The experiment took place on the steppe and on an ex-melon field. At each site one exclosure was built. Vegetation was surveyed four months later inside and outside exclosures, on two 25m transects using the point intercept method (50 points).



assurer la surveillance de différents lots (Fabre, 1998). Borck (1998) et Massip (1991) ont étudié l'influence du pâturage ovin sur la végétation steppique, mais ils n'ont pas trouvé d'effets significatifs du pâturage sur la richesse en espèces végétales de la steppe en comparant des zones pâturées avec des surfaces grillagées depuis 2 et 10 ans. Fabre & Pluvinaud (1998) concluent que ce type d'élevage ne semble pas être néfaste aux habitats et à la faune sauvage contrairement aux pratiques d'arboriculture intensive développées depuis les années 90.

Durant cette période, les impacts des cultures de cucurbitacées ont de nouveau été étudiés (Massip 1991) en comparant (méthode des points-quadrats) la végétation d'une ancienne culture de melons abandonnée depuis sept années avec celle d'un morceau de steppe. La friche était principalement composée de *Bromus* sp., *Vulpia* sp., *Avena barbata* et *Geranium molle*, qui représentent l'essentiel de la biomasse. La végétation steppique était, quant à elle, principalement composée d'*Aegilops geniculata*, *B. retusum*, *Vulpia* sp. et *A. barbata*, mais l'essentiel de la biomasse est constitué par *T. vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *B. retusum* et *A. geniculata*. La richesse spécifique de la friche pâturée était sensiblement la même que celle mise en défens (24 espèces). Toutefois, cette richesse reste significativement inférieure à celle de la steppe pâturée (38) ou mise en défens (41) (fig. 5).

Parallèlement au déroulement de l'ACE, des mesures agri-environnementales basées sur l'article 19 du règlement communautaire 797/85/CEE ont été mises en place dans le but de soutenir la production traditionnelle de foin de Crau et les pratiques d'élevage extensif ovin dans la steppe en raison des liens qui relient ces deux pratiques : les éleveurs ont besoin des prairies de foin de Crau à l'automne car la végétation steppique est complètement desséchée ; les producteurs de foin ont besoin du pâturage ovin pour la fertilisation de leurs parcelles (crottes, urines), mais aussi ils trouvent là un débouché rentable pour écouler la quatrième coupe dont la qualité alimentaire est inférieure à celle des trois précédentes.

LA CRAU AU XXI^e SIÈCLE : UN SITE ATELIER EN ÉCOLOGIE DU PAYSAGE ET ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION ?

La fragmentation de la Crau a entraîné une réduction de 60 000 ha à 11 500 ha des surfaces occupées par la végétation steppique (Deverre, 1996). Elle est responsable de l'isolement géographique de certaines populations

de criquets (Foucart & Lecoq, 1998). Elle est responsable d'extinctions de populations locales. Ainsi, *Otis tarda* a été observée pour la dernière fois en Crau en 1969 (Hovette, 1972). Elle accroît également les effets de lisières avec les habitats périphériques (Saunders *et al.*, 1991 ; Harrison & Bruna, 1999 ; Meffe & Carroll, 1997). Il est bien connu que ce phénomène peut compromettre le fonctionnement d'une réserve naturelle (Saunders *et al.*, 1991), cependant, peu de plans de gestion tiennent compte des effets de la fragmentation des habitats. Et lorsqu'elle est considérée, c'est souvent d'un point de vue négatif au travers des effets de lisières. Cependant, en Crau, de nombreux auteurs (Cheylan, 1987 ; Vivat, 1998 ; Wolff *et al.*, 2001) ont montré que l'existence d'une mosaïque paysagère où co-existent des habitats diversifiés (steppe, prairies à foin de Crau, friches, cultures céréalières, etc.) semble être essentielle pour certaines espèces d'oiseaux comme *T. tetraz* ou *Falco naumanni*.

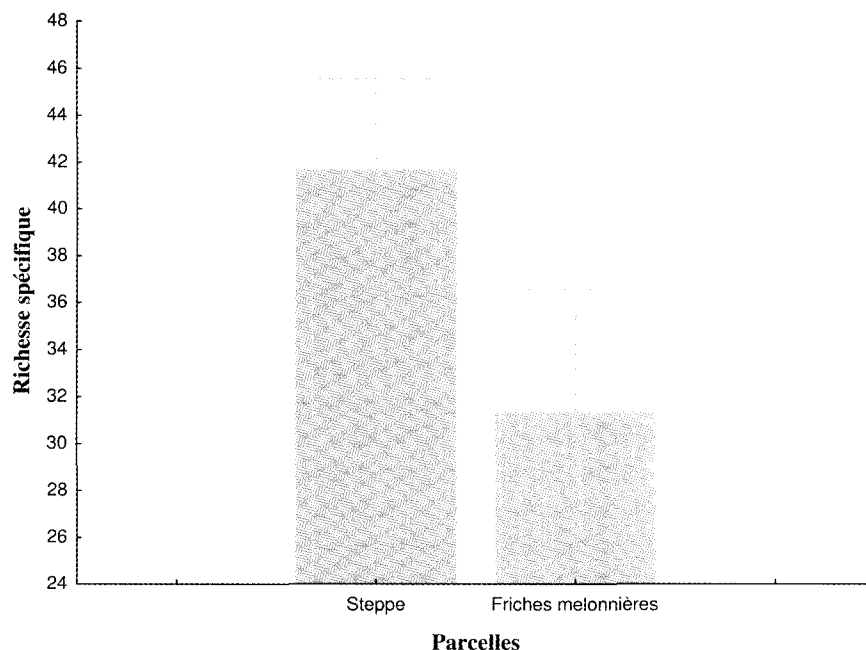
Par conséquent, dans le but de mieux appréhender tous les impacts (positifs ou négatifs) de la fragmentation sur le fonctionnement des morceaux de steppe relictuelle et pour intégrer les résultats dans un nouveau plan de conservation multi-échelles et prenant en compte l'ensemble des acteurs de la steppe, un programme de recherches (« Espaces protégés ») financé par le ministère de l'Écologie et du Développement durable (2001-2004) a été mis en place. Ce programme s'articule autour de l'étude de plusieurs niveaux d'appréhension de la biodiversité : végétation steppique, arthropodes incluant une étude ciblée sur *P. h. rhodonica*, avifaune et pratiques de pâturage (approche socio-économique).

Un autre programme, LIFE, a également été financé par l'Union européenne et le ministère de l'Écologie et du Développement durable (1997-2001) afin de mettre en place des mesures de gestion conservatoire pertinentes pour accroître les populations de *Falco naumanni*.

Suite aux travaux pionniers de Devaux *et al.* (1983) et de Massip (1991), Römermann (2002) et Römermann *et al.*, (ce volume) ont étudié en détail et à une grande échelle (6 morceaux de steppe et 9 friches post-culturelles) les impacts de la culture des melons (labour profond, épierrage, fertilisation, irrigation, traitements phytosanitaires, etc.) sur l'habitat et la communauté végétale steppique. Ses résultats montrent que, même après vingt ans d'abandon, les conditions édaphiques des friches restent significativement différentes de celles de la steppe. Le pH_{eau} et les teneurs en phosphates du sol sont toujours significativement supérieures par rapport au sol de la steppe (respectivement 6,75 vs. 6,45 pour le pH_{eau} et 0,031g/kg vs. 0,005g/kg pour les phosphates).

Fig. 6. Richesse spécifique moyenne de la végétation steppique et des friches post-culturelles (Römermann, 2002). Les moyennes et erreurs standards sont indiquées ($n = 6$). Pour chaque parcelle, la végétation a été suivie dans dix quadrats de 4 m^2 divisés en 25 sous-quadrats de $0,16 \text{ m}^2$.

Fig. 6. Mean species richness of the steppe and melon fields (Römermann, 2002). Standard errors of the means are recorded. Vegetation was surveyed in ten 4 m^2 quadrats divided in twenty-five 0.16 m^2 sub-quadrats on each studied plot. Six steppe patches and six ex-melon fields were studied.



Le pourcentage de recouvrement des galets est significativement inférieur dans les friches post-culturelles (45 % vs. 50 %). En conséquence, les différences observées par Devaux *et al.*, en 1983 et Massip en 1991 entre la végétation des friches et la steppe sont toujours observables aujourd'hui. De même, la composition floristique et la structure des communautés sont toujours très différentes. Les friches post-culturelles sont caractérisées par *Bromus* sp. et *Lobularia maritima*, tandis que la steppe reste caractérisée par *B. retusum* et *Linum strictum*. La richesse spécifique reste également significativement inférieure dans les friches par rapport à la steppe (respectivement 15 et 32 espèces en moyenne pour 4 m^2 ; fig. 6). Les cultures ont également supprimé les différences de composition floristique observées dans la steppe entre le nord et le sud de la plaine. La banque de graines du sol comme source potentielle de graines pour la restauration des friches vers la végétation steppique a également été étudiée (Römermann *et al.*, 2005). Enfin, une étude a été réalisée pour appréhender la capacité des espèces de la steppe à coloniser les friches post-culturelles dans les zones de transition entre friches et steppe (Buisson 2001, Buisson *et al.*, ce volume ; Buisson & Dutoit, sous presse). Les résultats montrent que la banque de graines du sol, la pluie de graines apportées par le vent (anémochorie) ou encore le transport des graines par les fourmis (myrmécochorie) constituent de faibles sources de graines pour l'implantation des espèces steppiques. Si une colonisation spontanée des espèces steppiques existe dans

les lisières (fig. 7), celle-ci s'exprime sur des distances relativement petites (6 m maximum) pour des intervalles de temps longs (20 ans). De plus, cette dynamique n'est pas observable pour toutes les espèces steppiques. Une étude basée sur le même protocole a été entreprise pour les communautés de coléoptères et les fourmis du genre *Messor* (Fadda, 2002 et 2003, Fadda *et al.*, ce volume). La composition et la structure de ces communautés sont avant tout dépendantes de la composition et de la richesse floristique. Contrairement à la richesse spécifique, la composition de ces communautés varie aussi en fonction de la distance à la lisière et de la qualité nutritionnelle des plantes. De ces trois études, il découle que les impacts des cultures anciennes (1965-1985), même menées pendant une année, sont extrêmement forts et persistants.

Les impacts de la fragmentation sur *P. h. rhodanica* n'ont pu être clairement démontré car il ne subsiste actuellement en Crau que deux populations distantes de 12 km. Cependant, une étude de génétique des populations a permis de clarifier le statut taxonomique de *P. h. rhodanica* et de confirmer la nécessité de le protéger au niveau national. Le danger d'extinction de cette espèce serait à relier avec une réduction de la surface de son habitat et non à sa diversité génétique (Streiff *et al.*, 2002).

Les premiers résultats disponibles sur l'avifaune ont confirmé que l'existence de parcelles en agriculture extensive et de friches post-culturelles étaient bénéfiques à certaines espèces nichant dans la steppe (*P. alchata*, *B. oedipnemus*, *T. tetrax* (fig. 8), *Anthus campestris*). À

l'inverse, *Alauda arvensis* et *Calandrella brachydactyla* semblent indifférentes à l'existence de ces habitats périphériques mais sont négativement influencées par l'existence de lisières avec des parcelles cultivées intensivement (vergers, serres, tunnels). *Melanocorypha calandra* semble avoir besoin de grandes zones de steppe. *F. naumanni* utiliserait en majorité les habitats steppiques mais aussi les prairies humides et les zones cultivées (Pilard & Brun 2001). En conséquence, le développement de mesures de conservation pour ces espaces cultivés extensivement a été fortement souhaité (Wolff *et al.*, 2002 ; Wolff, ce volume). Il a été également recommandé que le plus grand fragment de steppe soit conservé intact, avec son système de pâturage ovin transhumant. De plus, il est souhaitable de stopper les applications de pesticides et de restaurer certains sites industriels ou occupés par des vergers en culture intensive (Pilard & Brun, 2001).

En 1999, un site NATURA 2000 englobant neuf communes de la plaine a été désigné. Cette zone concerne 31 550 ha de steppe et des prairies de foin de Crau (site PR99). L'objectif principal de NATURA 2000 est de maintenir ou restaurer les habitats et les espèces à un niveau favorable dans leur habitat naturel, tout en favorisant le maintien et le développement des activités humaines. Signe de l'implication croissante des acteurs locaux dans

la préservation du patrimoine de la Crau, l'animation du site NATURA 2000 est assurée par le Comité du foin de Crau. Une étude sociologique a suivi le changement des comportements à la suite de la mise en place du programme de conservation (Deverre & Perrot, 1999). L'objectif de ce programme n'est pas d'exclure ou de réguler les activités humaines, mais de les faire participer au bon fonctionnement de la zone désignée en encourageant le maintien ou le développement de pratiques de gestion favorables à l'environnement.

Les surfaces de steppe dégradées depuis les cinquante dernières années ne peuvent cependant être toutes restaurées, d'un point de vue économique. De même, il se pose actuellement la question du devenir des zones cultivées intensivement ou occupées par des industries et des installations militaires. Le niveau de dégradation est tel qu'il a fait franchir à l'écosystème un certain nombre de seuils d'irréversibilité, ne permettant plus une restauration spontanée ou sous la simple influence de la remise en place d'un régime de gestion approprié (pâturage ovin itinérant).

La restauration écologique ne devrait donc concerner dans un premier temps que certaines zones particulières pouvant servir de corridors écologiques entre deux zones non dégradées. Les connaissances sur la végétation

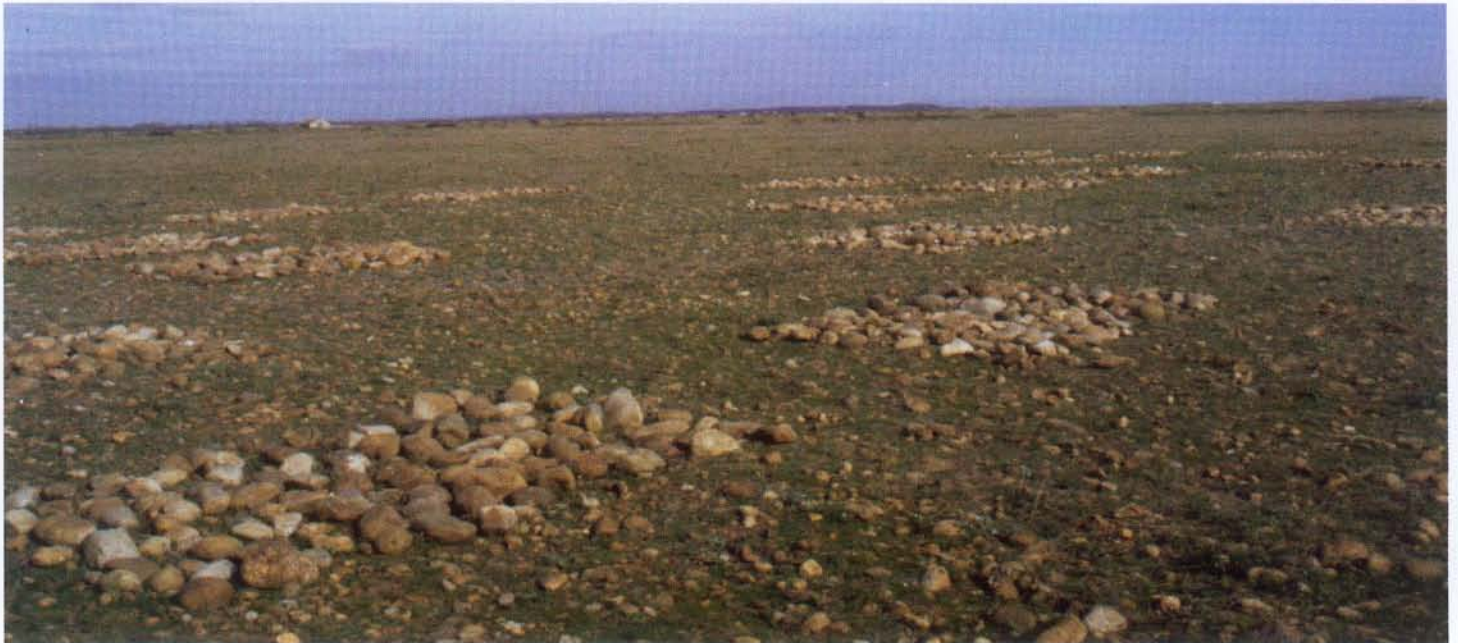


Fig. 9. Variation du recouvrement en galets dans une expérimentation factorielle sur la germination de deux espèces naines de la steppe de Crau : *T. vulgaris* et *B. retusum* (photo Buisson).

Fig. 9. Variation of pebbles cover in a factorial experiment on seedlings for two nurse species characteristics of the steppe of La Crau: *T. vulgaris* et *B. retusum* (photo Buisson).

Fig. 7. Relation entre la distance à la lisière (en mètres) et la richesse spécifique de la végétation steppique ($0,16 \text{ m}^2$) sur 9 transects (10 m) positionnés entre la bordure de la steppe et le centre des friches post-culturelles ($p < .0,0001$) (Buisson, 2001).

Fig. 7. Relation between the distance from borderlines (m) and the species richness of steppe vegetation ($0,16 \text{ m}^2$) (Buisson, 2001). Borderline between steppe and ex-cultivated melon fields. Three transects for each site (3) laid from the borderline towards the center of the fields ($n=9$). ($p < 0.0001$).

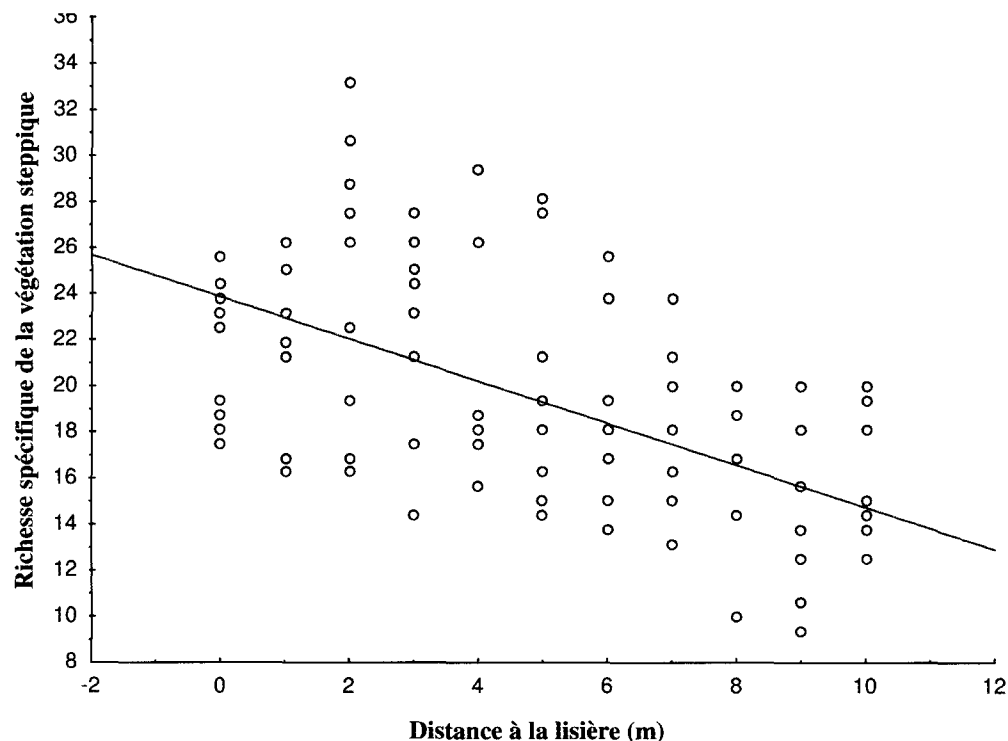
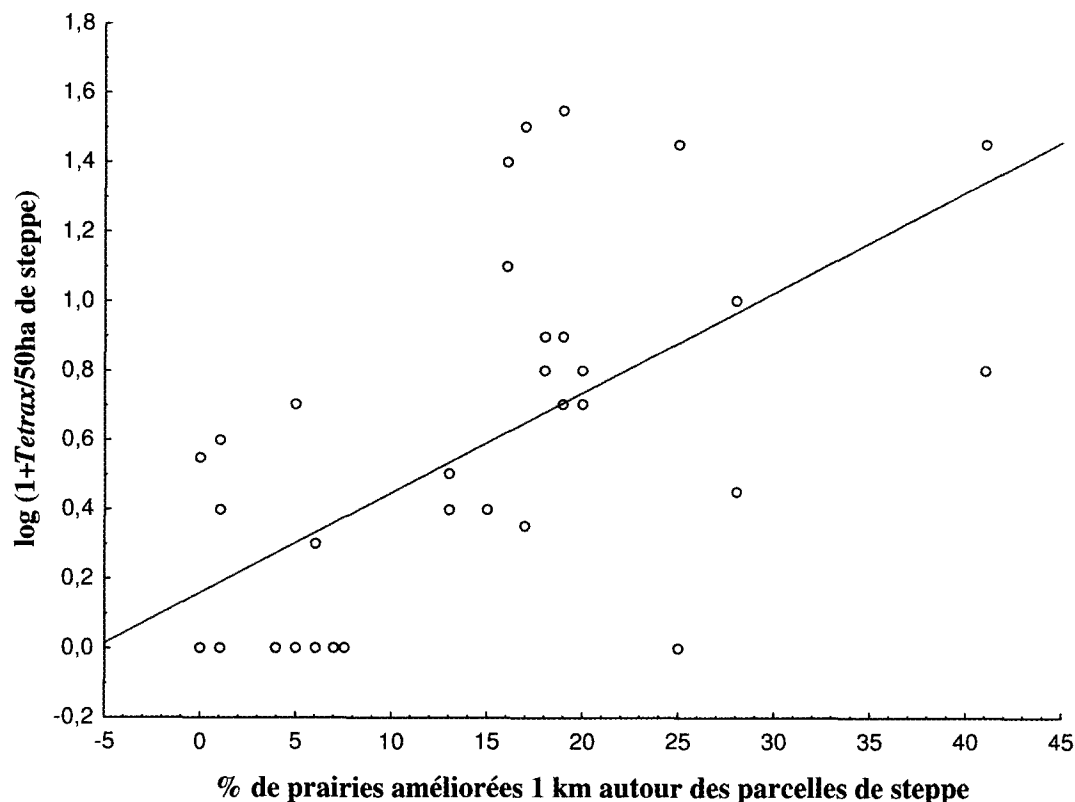


Fig. 8. Densité de Tetrax tetrax dans des parcelles de steppe en fonction de la proportion de prairies améliorées (foin de Crau) à moins de 1 km (Wolff et al., 2002).

Fig. 8. Tetrax tetrax densities on the steppe as a function of proportion of improved pasture within 1 km of plots (Wolff et al., 2002).



actuelle, la banque de graines, l'histoire agricole ont été progressivement acquises entre 1950 et 2003 (stade de pré-restauration selon Willems, 2001). Mais, si le régime de gestion (stade de consolidation selon Willems 2001) qui doit être appliqué à la steppe est connu (pâturage itinérant ovin), les conditions de germination ou de ré-introduction de certaines espèces végétales dans les espaces dégradés demeurent encore inconnues actuellement (stade de restauration initiale selon Willems, 2001).

Whisenant *et al.*, (1995) ont proposé d'initier des opérations de restauration écologique par des transformations des conditions édaphiques et par l'introduction d'espèces « nurses » dans les écosystèmes semi-arides dégradés afin d'améliorer l'habitat et de faciliter l'installation des autres espèces. Dans la Crau, Buisson (2001) a identifié deux espèces potentiellement nurses par rapport aux rôles qu'elles jouent sur l'habitat (piégeage des limons éoliens, micro-habitats, etc.) et de leurs rôles facilitant l'installation des autres espèces végétales ou animales (Fadda, 2002-03). Il s'agit de *T. vulgaris* et *B. retusum*. Les conditions optimales pour leur ré-introduction dans les friches post-culturelles sont maintenant testées. Après semis et transplantations de plants cultivés en pépinières, leurs succès d'établissement et leur croissance sont testés selon une combinaison de plusieurs facteurs : niveau de

fertilité, taux de recouvrement des galets (fig. 9), présence ou absence (exclos) de pâturage et présence ou absence (désherbage) des espèces présentes spontanément dans les friches (espèces rudérales). Des résultats préliminaires montrent que *T. vulgaris* semble croître préférentiellement dans le sol le plus fertile (fig. 10) tandis que *B. retusum* ne semble pas ressentir cette influence. Tous les autres facteurs influencent la croissance des deux plantes. Le pâturage (fig. 11) et l'effet des plantes spontanées voisines ralentissent la croissance (fig. 12). Le taux de recouvrement en galets semble avoir un effet positif mais limité en comparaison des autres facteurs testés.

CONCLUSION

La Crau a été identifiée comme le seul écosystème steppique de France (Devaux *et al.*, 1983), cependant ses intérêts écologiques n'ont été reconnus que bien tardivement (Cheylan, 1975) après qu'elle ait subi une série de dégradations anthropiques réduisant sa surface potentielle de 60 000 ha d'un seul tenant à un ensemble de parcelles recouvrant aujourd'hui approximativement 9 500 ha de steppe intacte.

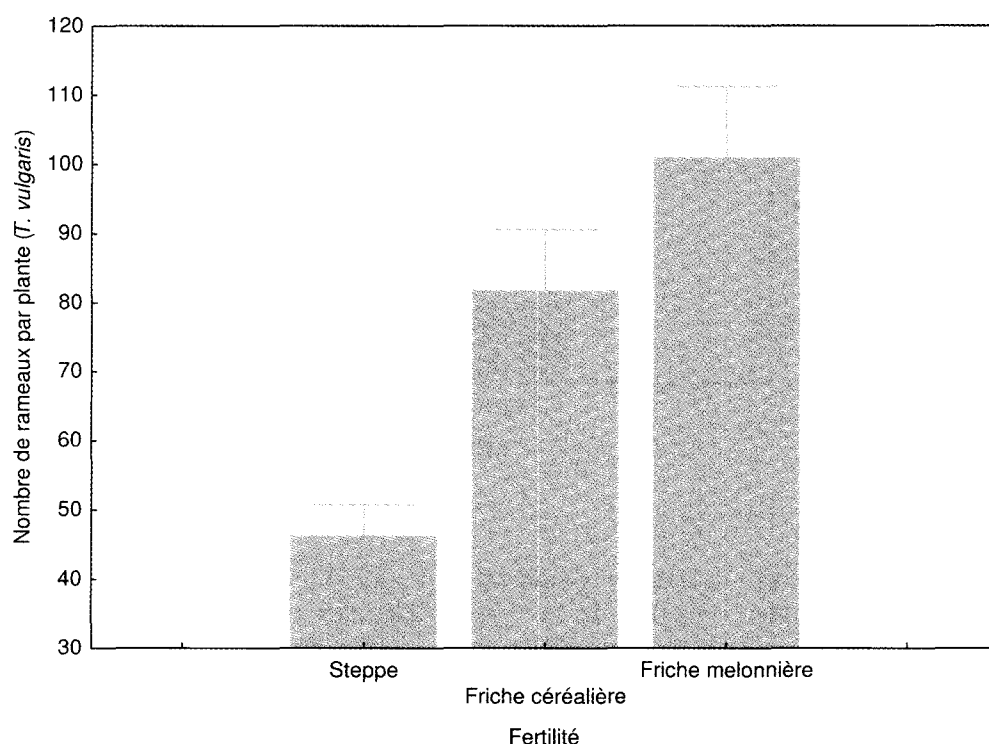


Fig. 10. Nombre moyens de rameaux pour chaque individu de *T. vulgaris* (Buisson, données non publiées). ANOVA $F = 11,21$ ($p < 0,001$). Post-hoc Tukey HSD tests ($p < 0,05$) : des lettres différentes indiquent des différences significatives au sein de chaque bloc. Les erreurs standards et les moyennes sont indiquées. 72 plantes ont été cultivées pour chaque type de sol : sol de la steppe ($pH = 6,44$; $N = 1,102$ g/kg ; $P = 0,004$ g/kg), sol de friche céréalière ($pH = 6,72$; $N = 1,394$ g/kg ; $P = 0,011$ g/kg), sol de friche melonnière ($pH = 6,8$; $N = 1,316$ g/kg ; $P = 0,038$ g/kg). Les rameaux ont été dénombrés après 8 mois de croissance.

Fig. 10. Mean number of branches on each *T. vulgaris* plant (Buisson unpublished data). ANOVA $F=11.21$ ($p < 0.001$). Post-hoc Tukey HSD tests ($p < 0.05$): different letters indicate significant differences within each block. Standard errors of the means are recorded. 96 plants were cultivated on each soil type: steppe soil ($pH = 6.44$, $N = 1.102$ g/kg, $P = 0.004$ g/kg), ex-cereal field soil ($pH = 6.72$, $N = 1.394$ g/kg, $P = 0.011$ g/kg), ex-melon field soil ($pH = 6.8$, $N = 1.316$ g/kg, $P = 0.038$ g/kg). Branches were counted after eight months of growth.

Figure 11. Nombre moyen de rameaux pour chaque individu de *T. vulgaris* (Buisson, données non publiées). ANOVA $F = 236,1$; $p < 0,001$. Les moyennes et erreurs standards sont indiquées. 96 x 3 individus ont été cultivés dans trois types de sol (steppe, friche post-culturelle céréalière, friche post-culturelle melonnière). Les rameaux ont été comptés après 8 mois de croissance en pot.

Figure 11. Mean number of branches on each *T. vulgaris* plant (Buisson unpublished data). ANOVA $F = 236,1$ $p < 0,001$. Standard errors of the means are recorded. 96 plants were cultivated on three soil types (steppe, ex-cereal field, ex-melon field). Branches were counted after eight months of growth.

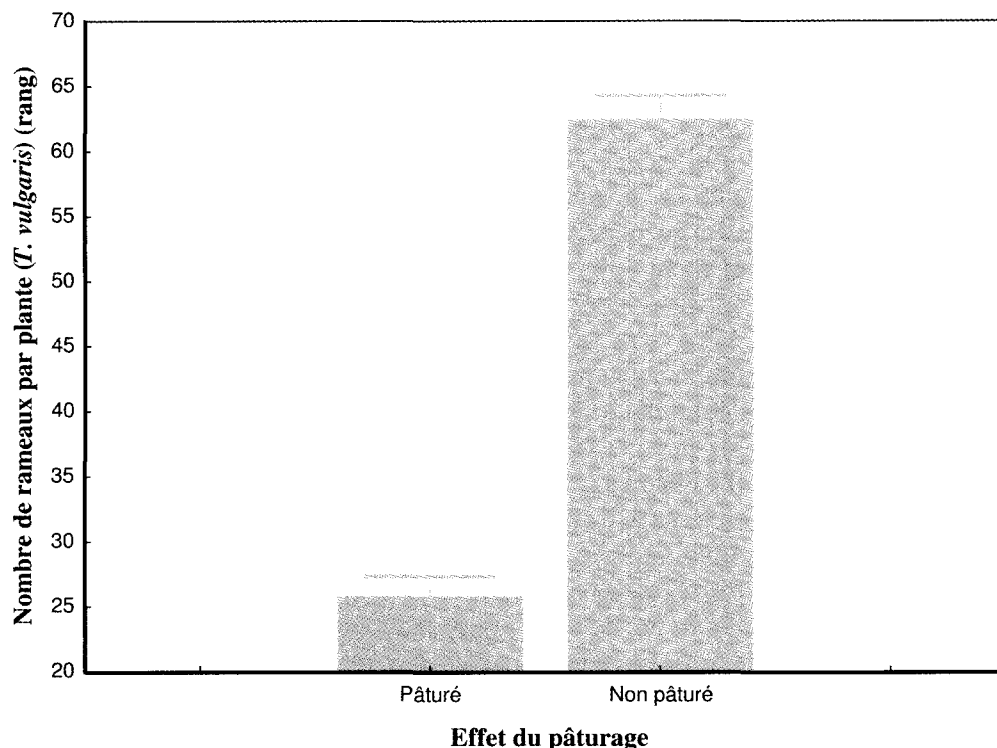
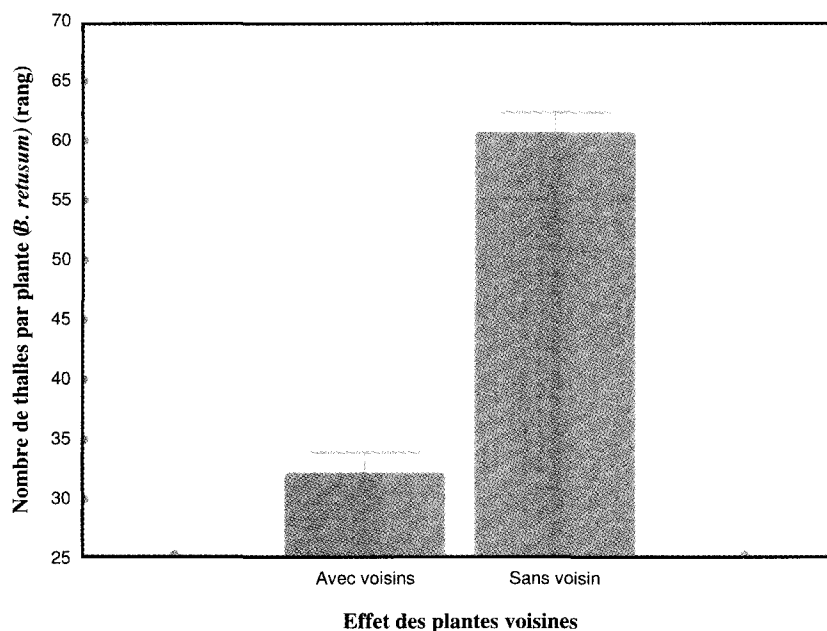


Figure 12. Nombre moyen de thalles pour chaque individu de *B. retusum* (Buisson, données non publiées). ANOVA $F = 4,08$; $p < 0,05$. Les moyennes et erreurs standards sont indiquées. 96 individus ont été cultivés dans du sol de steppe. Les thalles ont été comptés après 8 mois de croissance en pot.

Figure 12. Mean number of branches on each *B. retusum* plant (Buisson unpublished data). ANOVA $F = 4,08$ $p < 0,05$. Standard errors of the means are recorded. 96 plants were cultivated on steppe soil. Branches were counted after eight months of growth.



Pendant longtemps, les études portant sur la Crau ont eu pour objectifs sa mise en valeur agronomique que ce soit pour la production de foin (Molinier & Tallon, 1958), le maraîchage, l'arboriculture fruitière ou pour l'amélioration de la végétation steppique par l'introduction d'espèces plus appétentes comme *Trifolium subter-*

raneum (Molenat *et al.*, 1998). C'est donc seulement à partir de 1975 que les études et recherches menées en Crau prendront un caractère appliqué à la gestion conservatoire, en premier lieu de l'avifaune, puis d'autres groupes d'espèces (arthropodes, lézards). La prise en compte de la nécessité de conserver la végétation steppi-

que ne viendra qu'au travers de son rôle d'habitat pour des espèces endémiques à la Crau en raison de l'absence dans le cortège floristique de la steppe d'espèces à forte valeur patrimoniale.

Les recherches menées en Crau ont également connu une évolution vis-à-vis de l'écosystème ciblé. Tout d'abord, elles étaient essentiellement centrées sur le fonctionnement de l'écosystème steppique pour s'intéresser de plus en plus aux écosystèmes périphériques ou aux espaces de steppe dégradés par les activités agricoles en liaison avec une meilleure appréhension du circuit de pâturage qui doit intégrer ces différents espaces pour assurer la complémentarité et l'équilibre alimentaire des troupeaux d'ovins.

Dans le futur, il semblerait que les recherches écologiques menées dans la plaine de Crau devraient s'organiser autour de plusieurs axes.

Au niveau paysager et de la dynamique des populations, les prochaines études continueront à s'intéresser aux effets de la fragmentation (taille des fragments) au travers de l'étude des effets de lisière (rôles de la matrice) ou de corridors (rôles du déplacement des troupeaux) dont l'action semble très variable selon le ou les taxons étudiés, mais aussi à l'importance, pour de nombreuses espèces animales, de la mosaïque d'habitats agro-pastoraux extensifs.

D'autres études devraient être menées sur la restauration écologique de la steppe de Crau au travers de l'implantation des espèces clés dans les friches agricoles (maraîchage, vergers) ou industrielles (carrières, zones militaires, oléoduc) ou par des opérations de transplantation d'espèces (cas de *Prionotropis hystris rhodanica* au coussous de la Calissane).

Enfin, ces études ne peuvent être menées sans une meilleure connaissance de la mise en place de la végétation steppique (paléoécologie) et de son évolution à travers les siècles (écologie historique). Des études portant sur les pollens piégés dans les étangs (palynologie) ou les charbons de bois présents dans les sols (pédo-anthracologie) pourraient compléter les premiers éléments apportés par les archéologues et anthropologues (Leveau, ce volume, Lebaudy, ce volume).

Bibliographie

ADAMA T. Z., 1994. Évaluation des différentes végétations pastorales et fourragères utilisées par des ovins dans une région steppique du sud de la France : La Crau. Thèse de doctorat, université de Montpellier II, Montpellier.

- BIGOT L., CHEMSEDDINE M. & DELYE G., 1983. Contribution à la connaissance de la structure et de la dynamique de la communauté des arthropodes terrestres de la plaine désertifiée (ou *cous-sou*) de la Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 119-143.
- BLANC P., 1897. Catalogue manuscrit. *Société Linéenne de Provence*, Faculté des sciences de Marseille, Marseille.
- BLONDEL J. & ARONSON J., 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- BORCK M., 1998. Évolution de la diversité spécifique sur la végétation de la Crau en l'absence de pâturage. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 55-60.
- BORREY M., 1965. *Contribution à la connaissance des petites régions agricoles*. La Crau. Ministère de l'Agriculture, Bouches-du-Rhône.
- BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.-P., LOUIS-PALLUEL J. & ARCHILOQUE A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 55-82.
- BOUTIN J., 1987. L'arrêt de biotope, un espoir pour la Crau. *Le Courrier de la Nature* 107 : 26-31.
- BRAUN-BLANQUET J., 1931. *Aperçu des groupements végétaux du Bas-Languedoc*. Communication SIGMA 96.
- BUISSON E., 2001. *Les friches post-culturelles en Crau peuvent-elles se restaurer à partir de leurs bordures avec les pelouses sèches relictuelles ?* DEA, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- BUISSON E. & DUTOIT T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecol.* (sous presse).
- BUISSON E., DUTOIT T. & ROLANDO C., 2004. Composition et structure de la végétation aux interfaces entre friches post-culturelles et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* 30 : 71-84.
- CASTAGNE L., 1862. *Catalogues des plantes qui croissent naturellement dans le département des Bouches-du-Rhône*. J. Rothschild Ed. Leizig, Paris.
- CHEREL O., 1986. Contribution à l'étude des relations végétation-mouton sur les parcours de Crau. Thèse de doctorat, université de Provence, Marseille.
- CHEREL O., MOLENAT G. & PRUD'HON M., 1991. *Rythmes d'activité et régime alimentaire d'ovins sur végétation steppique du sud de la France*. Fourth International Rangeland Congress, Montpellier, 22-26 April 1991.
- CHEYLAN G., 1975. Esquisse écologique d'une zone semi-aride : la Crau (Bouches-du-Rhône). *Alauda* 43 : 23-54.
- CHEYLAN G., 1987. L'utilisation du milieu par les oiseaux menacés de la plaine de la Crau, Bouches-du-Rhône. *Revue d'Écologie – La Terre et la Vie* 4 : 68.
- CHEYLAN G., BENCE P., BOUTIN J., DHERMAIN F., OLIOSSO G. & VIDAL P., 1983. L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 83-106.

- CHEYLAN G., VIDAL P., MEGERLE A., MEGERLE H., RESCH J. & THIELCKE-RESCH H., 1990. *La Crau, steppe vivante*. Ed. J. Resch, Friedrichshafen, Allemagne, 114 p.
- CHEYLAN M. & GRILLET P., 2003. Le lézard ocellé en France : un déclin inquiétant. *Le Courrier de la Nature* 205 : 25-31.
- COLOMB E. & ROUX R.M., 1978. La Crau, données nouvelles et interprétations. *Géologie méditerranéenne* 5 : 303-324.
- CEEP (CONSERVATOIRE-ETUDES DES ÉCOSYSTÈMES DE PROVENCE), 1998. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP (ed.), Aix-en-Provence.
- CONSERVATOIRE BOTANIQUE NATIONAL DE NANCY, 1982. *Liste des espèces végétales protégées sur l'ensemble du territoire national*. Conservatoire botanique national, Nancy. http://www.cjbn.uhp-nancy.fr/cbn/cbnn_listes.html [dernier accès en juin 2004].
- COVA R., 1960. *Étude hydrogéologique de la partie septentrionale de la Crau et des reliefs de bordure*. Institut de géologie de Montpellier, Montpellier.
- DEVAUX, J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALLUEL J., 1983. Notice de la carte phyto-sociologique de la Crau. *Biologie-Écologie méditerranéenne* 10 : 5-54.
- DEVERRE C. & PERROT N., 1999. NATURA 2000 en région Provence-Alpes-Côte d'Azur : de la désignation des sites aux consultations locales. In : Rémy E. (ed.). *La mise en directive de la nature : De la directive habitats aux prémices du réseau Natura 2000*. Ministère de l'Environnement, Réseau espaces protégés, Paris : 216-237.
- DEVERRE C., 1996. La nature mise au propre dans la steppe de Crau et la forêt du Var. *Études rurales* 141 : 45-61.
- DUREAU R., 1998. Conduite pastorale et répartition de l'avifaune nicheuse des coussouls. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP Ecomusée de Crau, Saint-Martin-de-Crau : 90-97.
- DUREAU R. & BONNEFON O., 1998. Étude des pratiques de gestion pastorale des coussouls. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 61-89.
- DUTOIT T., BUISSON E., ROCHE P. & ALARD D., 2003. Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (North-Western France): new implications for their conservation management. *Biol. Cons.* 115: 1-19.
- ÉTIENNE M., ARONSON J. & LE FLOC'H E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in southern France. *Ecol. studies* 136: 127-140.
- FABRE P., 1997. *Homme de la Crau, des coussouls aux alpages*. Clergeaud L. & Giard J.-L. éditions. Cheminements, Thoard.
- FABRE P., 1998. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 34-45.
- FABRE P. & PLUVINAGE J., 1998. Intégration des mesures agri-environnementales aux systèmes d'élevage ovin de la Crau. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 100-113.
- FABRE P. & BOUTIN J., 2002. Troupeaux transhumants et gestion de l'écosystème pâturé de la Crau. In : *Transhumance, relique du passé ou pratique d'avenir ?* Cheminements, Thoard : 177-196.
- FADDA S., 2002. Organisation et distribution des communautés de coléoptères et d'hyménoptères formicidae du genre Messor dans les interfaces pelouses sèches-friches post-culturelles en Crau (sud de la France). DES, université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- FADDA S., 2003. Impacts des cultures anciennes sur les communautés de coléoptères et d'orthoptères de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France). DEA, université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- FADDA S., ORGEAS J., PONEL PH. & DUTOIT T., 2004. Organisation et distribution des communautés de coléoptères dans les interfaces steppe-friches post-culturelles en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 85-104.
- FOUCART A. & LECOQ M., 1998. Major threat to a protected grasshopper, *Prionotropis hystrix rhodanica* (Orthoptera, Pamphagidae, Akicerinae), endemic to southern France. *J. Insect Cons.* 2:187-193.
- FOURREAU J., 1868. *Catalogue des plantes qui croissent spontanément le long du Rhône*. F. Savy Ed., Paris.
- FRISCH O., 1965. Beitrag zur Kenntnis der Wirbeltierfauna der Crau (Südfrankreich), Biologie und Oekologie. *Bonner Zoologische Beiträge* 16: 92-126.
- FULLER R.M., 1987. The changing extent and conservation interest of lowland grasslands in England and Wales: A review of grassland surveys 1930-84. *Biol. Cons.* 40: 281-300.
- GAINARD P., 2003. Changement d'usage agricole et dynamique spatio-temporelle de la steppe de Crau (13) depuis 1955, secteurs de la ZPS (Zone de protection spéciale). DES, université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- GIBSON C.D.W., WATT T.A. & BROWN V.K., 1987. The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandonment of arable land. *Biol. Cons.* 42: 165-183.
- GOMILA H., 1987. Relation sol-végétation dans la plaine de Crau (sud-est de la France). DEA, université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- GROVE A.T. & RACKHAM O., 2000. *The nature of Mediterranean Europe: an ecological history*. Yale University Press, New Haven and London.
- GUINOCHET M., 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris.
- HARRISON S., & BRUNA E., 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we do for sure? *Ecography* 22: 225-232.
- HOBBS R., 2001. Beyond the BES, from our southern correspondent. *Bulletin of the British Ecological Society* 32: 32-33.
- HOVETTE C., 1972. Nouvelles acquisitions avifaunistiques de la Camargue. *Alauda* 40 : 343-352.
- JACQUEMIN L., 1835. *Guide du voyageur dans Arles*. Garcin, Arles.

- JOLIVET C., 1997. L'Outarde canepetière *Tetrax tetrax* : le déclin s'accroît. *Ornithos* 4 : 63-72.
- KEYMER R. J. & LEACH S.J., 1990. Calcareous grassland, a limited source in Britain. In: Hillier S.H., Walton D.W.H. & Wells D.A. (ed.). Calcareous grasslands – ecology and management. Bluntisham Books, Bluntisham: 11-17
- KORNECK D., SCHNITTNER M., KLINGENSTEIN F., LUDWIG G., TAKLA M., BOHN U. & MAY R., 1998. Warum verarmt unsere Flora? Auswertung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 29: 299-444.
- LEBAUDY G., 2004. Gravures et graffiti des bergers de la plaine de la Crau : un patrimoine fragile et méconnu. *Ecologia mediterranea* 30 : 35-45.
- LEONIDE J.-C., 1983. Richesse et intérêt du foyer acridien grégarien et du foyer parasitogène acridiophage de la Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 145-154.
- LEVEAU P., 2004. L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : Relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30 : 25-33.
- LLOYD P. S., GRIME J.P. & RORISON I.H., 1971. The grassland vegetation of the Sheffield region. 1. General features. *J. Ecol.* 55: 137-146.
- LOISEL R., 1976. La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. Thèse de doctorat d'État, université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- LOISEL R., GOMILA H. & ROLANDO C., 1990. Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de Crau (France méridionale). *Ecologia mediterranea* 16 : 255-267.
- LONG J. & PRADON R., 1948. Le foin de Crau. *Bulletin d'information technique des ingénieurs des services agricoles* 35 : 683-691.
- MASIP A.C., 1991. Le peuplement végétal de la réserve de Peau de Meau. Données pour la gestion. Thèse de doctorat, université de Barcelone, Barcelone, Espagne.
- MASSON P. & ESTRANGIN E., 1928. Le mouvement économique : l'agriculture. Le bilan du XIX^e siècle. *Encyclopédie départementale des Bouches-du-Rhône* 10 : 353-379.
- MEFFE G. K. & CARROLL C.R., 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer, A. D., editor. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA.
- MEYER D., 1983. Vers une sauvegarde et une gestion du milieu naturel de la Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 155-172.
- MOLENAT G., HUBERT D., LAPEYRONIE P. & GOUY J., 1998. Utilisation de la végétation du coussoul par le troupeau ovin. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 46-54.
- MOLINIER R. & TALLON G., 1950. La végétation de la Crau (Basse-Provence). *Rev. Gen. Bot.* 56 : 1-111.
- MOLINIER R. & TALLON G., 1958. *L'excursion en Provence (sud-est de la France) de la Société internationale de phytosociologie*.
- ODET J., 1991. *Le Melon*. CTIFL, Paris.
- OLIOSO, G., BENCE P., BOUTIN J., CHEYLAN G., DHERMAIN F. & BERGIER P., 1983. Les passereaux nicheurs des coussous de la Crau. *Biologie-Ecologie méditerranéenne* 10 : 107-118.
- PÄRTEL M., KALAMEES R., ZOBEL M. & ROSÉN E., 1999. Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: the importance of propagule availability. *Ecol. Engin.* 10: 275-286.
- PILARD P. & BRUN L., 2001. Guide de gestion des milieux en faveur du faucon crécerellette de la plaine de Crau. Projet LIFE-EU : B4-3200/97/276. Rapport non publié.
- POSCHLOD P. & WALLISDEVRIES M.F., 2002. The historical and socio-economic perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past. *Biol. Cons.* 104: 361-376.
- RIEUX R., RITSCHER G. & ROUX C., 1977. Etude écologique et phytosociologique de *Crassuletum tillaeae* Molinier et Tallon 1949. *Revue de biologie et d'écologie méditerranéenne* 6 : 117-143.
- RÖRMERMANN C., BERNHARDT M., DUTOIT T., POSCHLOD P. & ROLANDO C., 2004. Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussoul après abandon. *Ecologia mediterranea* 30 : 47-70.
- RÖRMERMANN C., DUTOIT T., POSCHLOD P. & BUISSON E., 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biol. Cons.* 121 : 21-33.
- RÖRMERMANN C., 2002. *The effects of historical melon and cereal cultivation on the actual vegetation structure of a dry steppic grassland: the example of the Crau (south-eastern France)*. Master Thesis. Université de Marbourg, Allemagne.
- ROSÉN E., 1982. Vegetation development and sheep grazing on limestone grasslands of south Öland, Sweden. *Acta Phytogeog. Suecica*. 72 : 1-104.
- ROUX H., 1881. *Catalogue des plantes de Provence spontanées ou généralement cultivées*. Marius Olive Ed., Marseille.
- SAUNDERS D.A.R., HOBBS J. & MARGULES C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conserv. Biol.* 5: 18-29.
- SOCIÉTÉ DU CANAL DE PROVENCE ET D'AMÉNAGEMENT DE LA RÉGION PROVENÇALE, 1968. *Étude pédologique générale de la Crau 1/100000*. DDA Bouches-du-Rhône, Marseille.
- STREIFF R., MONDOR-GENSON G., AUDIOT F. & RASPLUS J.Y., 2002. Microsatellite DNA markers for a grasshopper: *Prionotropis hystrix rhodanica* (Orthoptera, Pamphagidae). *Mol. Ecol.* 2: 265-267.
- TANSLEY A. G., ADAMSON R.S., 1925. Studies of the vegetation of the English Chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex Border. *J. Ecol.* 13: 177-223.
- VAN DIJK G., 1991. The status of semi-natural grasslands in Europe. In: Goriup, P.D., Batten, L.A., Norton, J.A., (ed.). *The Conservation of Lowland Dry Grassland Birds in Europe*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough: 15-36.
- VERAN P., 1805. Végétaux qui croissent dans le territoire d'Arles. In : *Statistique de la ville d'Arles*, tome 6 : Recherche sur la météo-

- rologie, le règne animal et végétal*. Médiathèque d'Arles, Arles : 219-259.
- VERDOT I., 1827. Monographie des gancas. Rapport non publié, musée d'Hyères, France.
- VILLEUNEVE-BARGEMON DE C., 1821. *Statistique du département des Bouches-du-Rhône*. A. Ricard Ed., Marseille.
- VIVAT A., 1998. Alimentation et utilisation de l'habitat de deux oiseaux insectivores : la pie-grièche méridionale et le faucon crécerellette. Patrimoine nature et pratiques pastorales en Crau. *In : Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 22-30.
- WHISENANT S.G., THUROW T.L. & MARANZ S.J., 1995. Initiating autogenic restoration on shallow semiarid sites. *Restor. Ecol.* 3: 61-67.
- WILLEMS J. H. & BIK L.P.M., 1998. Restoration of high species density in calcareous grassland: the role of seed rain and soil seed bank. *Appl. Vég. Scie.* 1: 91-100.
- WILLEMS J. H., 1983. Species composition and above-ground phytomass in chalk grassland with different management. *Végétation* 52: 171-180.
- WILLEMS J. H., 1990. Calcareous grasslands in continental Europe. *In: Hillier S.H., Walton, D.W.H. & Wells, D.A. (ed.). Calcareous grasslands – ecology and management*, Bluntisham Books, Bluntisham: 3-10.
- WILLEMS J. H., 2001. Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restor. Ecol.* 9: 147-154.
- WOLFF A., 1998a. Effectifs et répartition de la grande avifaune nicheuse des coussouls de Crau. *In : Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 13-21.
- WOLFF A., 1998b. Conduite pastorale et répartition de l'avifaune nicheuse des coussouls : 2^e partie, impact de la conduite pastorale sur la répartition de trois espèces d'oiseaux nichant en Crau. *In : Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 94-97.
- WOLFF A., 2001. Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine : études des relations espèce-habitats à différentes échelles chez l'outarde canepetière. Thèse de doctorat, université de Montpellier II, Montpellier.
- WOLFF A., 2004. Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 111-132.
- WOLFF A., PAUL J.-P., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *J. Appl. Ecol.* 38: 963-975.
- WOLFF A., DIEULEVEUT T., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biol. Cons.* 107: 211-220.

L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : relire les sources écrites

The Herb and the Stone in the Ancient Texts on the Crau: Rereading the Written Sources

Philippe Leveau

Professeur émérite d'archéologie, Centre Camille-Jullian MSH, 5 rue du Château-de-l'Horloge BP647,
13094 Aix-en-Provence Cedex 2 – leveau.phil@wanadoo.fr

25

Résumé

Les témoignages des sources écrites antiques relatives au pastoralisme en Crau associent cette activité à la couverture de galets d'origine durancienne qui caractérisent cette plaine steppique. Comme c'est toujours le cas, les auteurs anciens ont donné à l'origine de ces pierres deux explications de nature différente. L'une relève de l'histoire de la pensée scientifique, l'autre de la pensée mythique. Les auteurs modernes ne retiennent pas l'explication scientifique proposée par Aristote. Dans la seconde explication, l'explication mythique, ils retiennent la relation avec le passage d'Hercule ramenant les bœufs de Géryon. Pour l'aider dans sa lutte contre les Ligures, Zeus lui aurait envoyé une pluie de pierres.

L'article propose de reconnaître dans l'Hercule de la Crau, plutôt qu'un dieu des pasteurs, un Hercule « lanceur de rochers » (*saxanus*). La végétation de la Crau antique correspond à un état de la plaine antérieure à la création du coussoul, dont la végétation résulte d'une anthropisation liée au pastoralisme. Dans cette perspective, il faut interpréter à la lettre le témoignage de Pline selon lequel la transhumance en Crau est une transhumance « inverse » (hivernale). Les troupeaux consomment bien le thym et un chien-dent, correspondant à ce que les éleveurs appellent le « grossier ». Le « fin » qui fait la valeur actuelle du pâturage de Crau n'existait pas. Des recherches de paléoécologie portant sur les graminées de Crau devraient être entreprises pour discuter cette hypothèse.

Mots-clés

Archéologie, pastoralisme, antiquité, mythe, graminées.

Abstract

The information of the written sources relative to pastoralism in the Crau links this activity to the pebbles of Durancian Period that characterise this steppe-like plain. As is always the case, the origin of these stones has given rise to two explanations in the ancient authors, one relating to the history of scientific thought, the other to mythological thought. Modern authors reject the scientific explanation offered by Aristotle. In the mythic explanation, they retain the link with the passage of Hercules in which he subdues the bulls of Geryon. In order to assist Hercules in his struggle against the Ligurians, Zeus sends a rain of stones. This article proposes to redefine the Hercules of the Crau as more than god of herdsmen, but as thrower of rocks (*saxanus*). The vegetation of the ancient Crau represents the state of the plain prior to the creation of the coussoul in which the vegetation is the result of human action related to pastoralism. Taken from this perspective, it is necessary to interpret precisely the information of Pliny the Elder according to which the transhumance of the Craus is an inverse or winter transhumance. The flocks graze on the thym and a couch grass, corresponding to that which the herdsmen call the « unrefined ». The « refiler » which provides the actual value of the pasturage of the Crau does not exist. Paleoeological research on the grasses of the Crau should be undertaken to test this hypothesis

Key-words

Archaeology, pastoralism, antiquity, myth, grass.

INTRODUCTION

Il y a une dizaine d'années, des archéologues publiaient une découverte qui sortait la Crau d'une intemporalité trop souvent associée au monde pastoral et renforçait en même temps l'intérêt dont bénéficiait depuis les années 1960 l'espace protégé que constitue cette plaine steppique. L'identification de bergeries antiques (Badan *et al.*, 1995) présentait en effet un double intérêt. Jusque-là, en Gaule du Sud, l'élevage, activité économique essentielle, n'était appréhendé qu'à travers quelques rares allusions des auteurs anciens et des restes fauniques qui renseignent d'abord sur la consommation de viande. Sur quelques sites, on reconnaissait bien des locaux qui pouvaient être attribués à la stabulation, mais les indices restaient faibles. Désormais, on disposait de plans totalement nouveaux qui permettaient de caractériser des modes d'utilisation d'une plaine que les sources écrites – les seules disponibles jusqu'alors – évoquaient en termes trop vagues pour que l'on puisse en tirer beaucoup plus que l'affirmation d'une spécificité par rapport aux régions voisines. Les auteurs anciens qui l'avaient reconnue insistaient en effet sur les deux caractéristiques de la Crau, sa couverture de galets et sa végétation steppique, qui la rendent impropre à une mise en culture mais en font un pâturage de qualité.

Les archéologues qui présentaient leur découverte formulaient deux hypothèses principales, qui à ce titre méritent d'être discutées. La première portait sur les origines de la transhumance en Provence – c'était le sous-titre de l'article –, la seconde sur le profit que l'on tirait de cet élevage. Cette dernière vient d'être reprise par M. Leguilloux à propos de la publication de restes fauniques provenant d'un dépotoir daté des années 175-225 (Leguilloux, 2003). Selon elle – je cite son résumé –, « ce lot reflète un mode de gestion du troupeau pour la production à grande échelle de laine de qualité, probablement destinée aux ateliers de tissage situés dans la ville d'Arles toute proche ». Ce ne sera pas l'objet du texte qui suit. En revanche nous nous attacherons à discuter de la première, c'est-à-dire de la discordance relevée par les auteurs de la première étude entre des sources écrites qui évoquent une transhumance hivernale et des données archéologiques telles qu'ils les interprètent. Mais je reprendrai donc la confrontation de ces deux types de sources en m'attachant moins aux données archéologiques sur lesquelles je n'ai aucune critique à faire, qu'à ce qui me semble pouvoir être tiré des travaux des écologues sur « la ressource pastorale » (Dureau et Bonnefond, 1998). Ce point de vue m'amène à reprendre une question qui

intéresse les historiens, celle de l'interprétation sinon du mythe d'Hercule du moins de l'usage qui en est fait. Cela nous conduira de l'Hercule pastoral à Hercule, lanceur de rochers.

INVENTAIRE DE SOURCES ÉCRITES

La plaine que nous appelons Crau est mentionnée sous ce nom à partir du XIII^e siècle (d'Anville 1760, 397) (1226 : *in Cravo sive in agro lapidoso*). Les populations indigènes lui donnaient un nom que malheureusement les textes géographiques grecs et latins ne nous ont pas transmis. Ces textes la désignent en effet sous le nom parfaitement clair de *plaine-de-pierres*, en grec *lithôdes* (*pédion*) auquel correspond en latin le pluriel *campi lapidei* ou le singulier *campus lapideus*. En bonne méthode, il nous faut commencer par reprendre une liste des témoignages antiques dont le recensement pratiquement complet avait été réalisé par Keune en 1924.

Le plus complet et le plus explicite est celui que donne, au début du I^{er} siècle, sous le règne de l'empereur Auguste, le géographe romain de langue grecque, Strabon (*Géographie* IV, 7). En voici la traduction par F. Lasserre (1966) : « Entre Massalia et l'embouchure du Rhône, à quelque 100 stades [18,5 km] de la mer, s'étend une plaine de forme circulaire dont le diamètre mesure également 100 stades. On l'appelle *La Pierreuse* (*Lithôdes*) en raison de son aspect particulier. En effet, elle est recouverte de pierres grosses comme le poing, sous lesquelles pousse un chiendent (*agrôstis*) qui fournit une abondante pâture au bétail. Au milieu de cette plaine, on trouve de l'eau, des sources salées et du sel. Comme le pays qui lui fait suite vers l'intérieur, elle est tout entière exposée aux vents et surtout aux rafales du *mélamborée*, qui est un vent âpre et violent. ». Ce texte est inspiré de Posidonios d'Apamée, un philosophe, savant et géographe qui vécut à la fin du II^e siècle et dans la première moitié du I^{er} siècle av. J.-C., et voyagea en Occident. Ainsi, dans une description de la Gaule du Sud au tournant de l'ère, Strabon présente la Crau comme une singularité de la zone littorale. Ce texte a été repris à peu près intégralement dans des *Chrestomathies* dues à un auteur grec inconnu du VII^e ou du VIII^e siècle.

Une trentaine ou une quarantaine d'années plus tard, la Crau est citée par un autre géographe, Pomponius Mela, un Romain d'Occident, espagnol d'origine et de langue latine, qui a peut-être voyagé dans ces régions : « Autrement le rivage qu'on appelle *La Pierreuse* est sans

intérêt. C'est là qu'Hercule, dit-on, en lutte contre Alébion et Dercymon, fils de Neptune, et se trouvant à cours de flèches invoqua Jupiter qui lui vint en aide au moyen d'une pluie de pierres. On pourrait croire à cette pluie tant il y en a, répandues sur une grande étendue. ». Le Neptune en question n'est pas le dieu des Océans et des eaux intérieures, mais celui qui ébranle la terre et cause les séismes.

Ceci nous amène à rappeler une mention de cette région plus ancienne que celles qui viennent d'être citées. Dans les *Météorologiques* (368 b 38), Aristote évoque des régions où les séismes ont des effets particuliers : « une grande quantité de pierres recouvre la surface du sol, comme on secoue un van : c'est [l'effet d']un tremblement de terre ». Parmi elles, il cite la région de Sipylos en Asie Mineure, les Champs Phlégreens en Campanie et une

« région de Ligurie » (*ta peri ten Ligusticen chôran*), dont il ne donne pas le nom mais où l'on reconnaît la Crau. On suppose que cette allusion était précisée dans un traité perdu (Lasserre, 1966, 132, n.4).

Au 1^{er} siècle de notre ère également, Pline l'Ancien, auteur d'un ouvrage encyclopédique, l'*Historia Naturalis*, nomme les *Champs de Pierres* à deux reprises pour leurs deux particularités que sont l'herbe et la pierre. La première citation est dans le livre III qui est une description géographique de l'Empire romain. Énumérant les peuples et les lieux de Gaule narbonnaise, il cite « les Champs-de-Pierres, souvenir des combats d'Hercule... » (*Campi Lapidei proeliorum memoria*) (Pline III, 34). La seconde est dans le livre XXI qui est consacré aux plantes. J. André en donne la traduction suivante : « Les plaines de Pierre, dans la province de Narbonnaise, sont aujourd'hui remplies de thym ; c'est

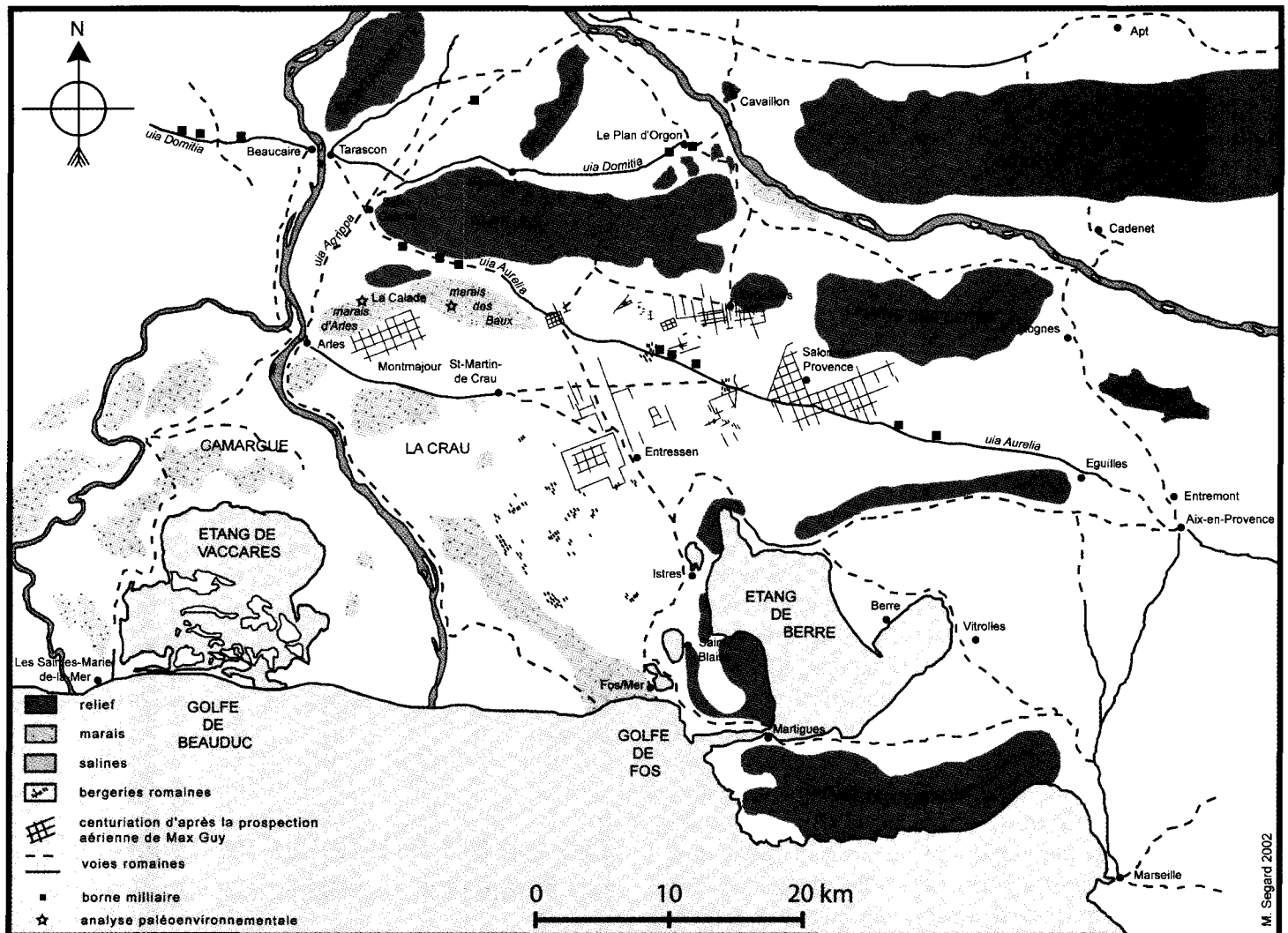


Figure 1. Localisation des bergeries romaines d'après Badan et al., 1995 et des traces de parcelles orthogonales d'après M. Guy (in : Benoit, 1964).

Figure 1. Localisation of roman sheepfolds from Badan et al., 1995 and traces of orthogonal land from M. Guy (in: Benoit, 1964).

presque leur seul revenu, des milliers de moutons y venant de régions lointaines paître ce thym » (*thymo quidem nunc etiam lapideos Campos in provincia Narbonensi refertos scimus, hoc paene solo reditu, e longinquis regionibus peculum milibus convenientibus ut thymo rescantur*) (Pline XXI, 57).

Dans la première moitié du III^e siècle, Caius Iulius Solinus (Solin), auteur d'un « Recueil de curiosités » (*Collectanea rerum memorabilium*), cite la Crau parmi celles-ci. Voici la traduction qu'en donne R. Bedon qui en prépare l'édition : « En Ligurie, de plus, il y a des champs de pierres, parce que, croit-on, alors qu'il (= Hercule) combattait là, il plut des pierres. (*In Liguria quoque lapidarios campos, quod ibi eo dimicante creduntur pluuisse saxa*). R. Bedon explique que les auteurs hésitent entre cette leçon – où l'origine du phénomène n'est pas précisée – et une autre attribuant la pluie à l'action de Jupiter.

Hygin (Caius Iulius Hyginus), poète et mythographe latin d'origine espagnole, rapporte la légende remontant à Eschyle. À son retour d'Espagne, Hercule aurait été attaqué par les Ligures alors qu'il traversait leur pays, et non par un dragon ; comme il manquait de javelots, Jupiter lui aurait envoyé une grande quantité de pierres » (*De Astronomia*, II 6).

Au VI^e siècle, en 542, Césaire, évêque d'Arles, nomme les mêmes espaces dans son *Testament*. « Du domaine d'Ancharius, dont nous avons donné au monastère une petite parcelle, nous avons donc conservé beaucoup »... Suit l'énumération des domaines conservés, parmi lesquels « le pâturage de la Plaine de Pierres » est cité parmi d'autres. Un peu plus loin figure une série de domaines « avec tous les pâturages et marais afférents, avec tous leurs droits et confins » (*Œuvres monastiques*, I, 393), (trad. de Vogüé et Courreau). Dans ce texte, on relèvera la relation entre pâturages et marais, qui s'opposent globalement aux vignes et aux terres de labour.

À la fin du même VI^e siècle, Grégoire de Tours, dans son *Histoire des Francs* (IV, 44), relate qu'une trentaine d'années plus tard « ... les trois ducs des Lombards, Amon, Zaban et Rodan firent irruption dans les Gaules. Amon, choisissant la route d'Embrun, arriva jusqu'à la villa Machao sur les territoires d'Avignon que Munnode avait obtenus en don royal et y fixa ses tentes [...]. Puis Amon détruisa aussi la province d'Arles et, s'avancant jusqu'au Champ de Pierres lui-même qui avoisine la ville de Marseille, il le dépouilla tant de ses troupeaux que de ses habitants » (trad. Latouche). Observons qu'il est bien question de troupeaux, ainsi placés sur le même plan que les habitants, et que Grégoire ne précise pas si ces troupeaux étaient là en permanence ou s'ils étaient venus (plus nombreux ?) pour transhumier. Ces événements se

déroulent en 574.

Le dernier témoignage que l'on cite est tardif, c'est celui de Valesius qui, en 1675, dans la *Vie de saint Hilaire*, rappelle les mérites de cet évêque d'Arles : ... *dum Campi Lapidei spatia peragrasti, pas tores singulos ... baptizas* : « Pendant que tu traversais les espaces des Champs de Pierres, tu as baptisé les bergers, un par un. »

COMMENTAIRE

Dans cette description, les éléments naturels sont les suivants : le vent ; la pierre et le sel ; une plante appelée *agrôstis* et thym. Il n'y a pas grand chose à dire sur le premier, le vent, *Boreas* désigne le vent du nord auquel le préfixe *melan* ajoute une qualification funeste associée à la couleur noire. C'est évidemment le mistral dont la violence est bien connue : Strabon rapporte qu'il renversait les cavaliers ; pour témoigner de sa violence, le géographe Bénévent dit qu'il renversait les wagons de chemin de fer dans la gare de Saint-Chamas.

Strabon relève la présence du sel sous forme de sources et de rochers. La localisation qu'il en donne, selon la traduction de Lasserre « le milieu de la plaine », est invraisemblable : il n'y a pas de sources salées à cet endroit. Le sel est bien présent, mais sur le littoral, dans le secteur de Saint-Blaise où les étangs sont salés. Pomponius Mela identifiait d'ailleurs la Crau comme un littoral (*litus*). Cette observation incite à revenir au texte grec. La traduction de Lasserre est logique. Mais sans doute a-t-il eu tort de préciser « au milieu » par « de la plaine ». Le mot *pédion* paraît bien sous-entendu. Mais, plutôt que d'une erreur, il peut s'agir d'une maladresse de style évoquant le fait que Saint-Blaise et ses étangs sont au milieu de la zone littorale comprise entre Marseille et le Rhône, dont la description se poursuit. F. Benoit (1965, 207) était parvenu à la même conclusion. Dans cette perspective, il vaut mieux s'en tenir à la vieille traduction de E. Cougny qui ne précisait pas au milieu de quoi se trouvaient ces salines.

LES GALETS : HERCULE PASTORAL OU HERCULE LANCEUR DE ROCHERS

L'objectif de cette note est de faire le point sur le pastoralisme antique en Crau. Mais pour traiter des sources antiques qui le concernent, il faut faire un détour par

ce qui distingue cette région : l'abondance en surface de pierres d'une forme caractéristique. À faible profondeur, celles-ci forment un poudingue, « horizon caillouteux à ciment calcaire induré qui interdit tout échange entre les couches superficielles et la nappe phréatique » (Dureau et Bonnefon, 1998, 62). Nous savons que ces galets proviennent des apports d'une paléo Durance. Les anciens s'interrogent sur leur origine et invoquent des explications relevant de deux registres que nous considérons comme incompatibles, mais qui ne l'étaient pas pour eux. Le premier relève d'une pensée scientifique dont les constructions théoriques ont vieilli. Selon Aristote, la concentration de galets en Crau résulte d'un tremblement de terre qui a fait remonter les pierres, puis les a triées comme le vannage sépare les grains de la paille. Poseidonios que cite Strabon propose l'hypothèse d'un lac pétrifié, solidifié, puis fractionné. Plutôt que cette explication, on retiendra la justesse de la description qu'il fait de galets, « tous pareils, également polis et de même volume », qu'il compare à ceux que l'on trouve dans le lit d'un fleuve (*potamious kachlêchas*) et sur le littoral (*tas psêphous tas aigialitidas*). Le second relève de la pensée mythique. Les auteurs anciens que nous venons de citer reconnaissent au mythe d'Hercule une force poétique. Ils s'en moquent aussi, mais le narrent. Nous aurions pu négliger d'en parler, en nous contentant de rappeler que cela relève d'une dualité mentale, caractéristique paradoxale des Grecs qui, comme l'a montré P. Veyne (1983), croyaient à leurs mythes, mais aussi n'y croyaient pas [*sic*]. L'explication de la couverture de galets en Crau par le mythe relève d'un système explicatif qui n'est pas incompatible avec une pensée scientifique. Aristote, Poseidonios, Strabon et Pline n'ont jamais pensé que Jupiter avait réellement fait pleuvoir des pierres. À ce titre, leur démarche n'était pas moins scientifique que celle de scientifiques modernes qui admettent que des mythes diluviens ont pu avoir une origine dans des événements catastrophiques réellement survenus et dont ils constitueraient une sorte de mémoire (Leveau à paraître). Nous en parlerons, car des auteurs modernes ont établi une relation entre le pastoralisme et les galets de Crau à travers la personne d'Hercule : les anciens utilisaient le cycle légendaire où s'inscrivent ses travaux ; pour les modernes, le dieu serait en réalité invoqué parce qu'il protégeait les troupeaux.

Dans l'article qu'elle avait consacré aux multiples aspects d'Héraclès en Occident, C. Annequin (1982, 256) rappelait que, depuis J. Bayet, « le caractère assez particulier d'Héraclès en Italie méridionale » était reconnu et que les travaux de F. van Wonterghem en avait établi le caractère pastoral. Dans le numéro de la

revue *Gallia* où étaient publiées les bergeries de Crau, P. Gros établissait un rapport entre le pastoralisme en Crau et le mythe d'Hercule, conducteur et protecteur des troupeaux, dont le dossier venait d'être repris par F. Coarelli. Celui-ci établissait « le rôle fondateur du culte d'Hercule à l'*Ara Maxima* du forum *Boarium* de Rome » et attirait l'attention sur un culte que l'on retrouve dans les sanctuaires marchés liés à la transhumance en Italie du Centre et du Sud (Gros, 1995, 313). Raisonnant par similitude avec ce qui est observé en Italie et également dans la Péninsule ibérique, P. Gros insistait sur la fonction pastorale d'Hercule plutôt que sur son rôle de dieu salulaire, mettait en question l'explication traditionnelle du site de *Glanum* par sa vocation de sanctuaire. La ville serait « une halte obligée où sont perçues les taxes d'entrée sur les pacages » pour les troupeaux venus du nord et traversant les Alpilles. L'allusion à l'origine des pierres de la Crau dans le Prométhée d'Eschyle trouvait sa place dans cette reconstitution. J. Bayet (1926, 487) avait reconnu à Hercule une trentaine de fonctions correspondant à une multitude d'activités. La multitude des fonctions attribuées à ce dieu permettait d'y reconnaître un dieu de l'abondance dont la fonction aurait glissé vers la fertilité : à ce titre, protecteur des agriculteurs, il serait devenu peu à peu celui des pasteurs transhumants.

Cette proposition a suscité une vive réplique de A. Roth-Congès, qui défendait la position traditionnelle attribuant l'origine de *Glanum* à un sanctuaire guérisseur et contestant le rôle attribué à *Glanum* pour le contrôle des troupeaux. Plus récemment, la question du culte d'Hercule a été reprise par G. Moitrieux (2002, 242-245) selon qui il faut réduire la place attribuée à ce dieu sur le site. Pour lui, Hercule y est adoré sans réminiscence des bœufs de Géryon dont le mythe est largement répandu en Narbonnaise et en Gaule en général. Il incline pour une divinité protectrice dont le champ d'action ne peut pas être délimité avec précision, mais d'où la santé ne saurait en aucun cas être exclue (2000, 245). Sa révision critique porte sur les attestations du culte sur le site, un dossier qui continuera à faire l'objet de controverses dans la mesure où les différentes pièces ont été remaniées et où il est rarement possible de vérifier les affirmations des archéologues qui ont fait les fouilles. Ainsi, A. Roth-Congès (1992, 51) identifiait comme un « *fanum* d'Hercule », peut-être une salle d'incubation ou une salle oraculaire, la salle où ont été trouvées la base dédiée à Hercule Victor et la statue d'Hercule Bibax. Mais, dans l'Antiquité, cet espace paraît avoir été remanié : la statue de cet Hercule aurait été replacée sur une base d'un siècle postérieure et dédiée à Hercule Victor (Le Bohec, 1999 ; Christol,

2001). Ajoutons pour terminer que, depuis, les prospections de M. Gazenbeek (1998) ont apporté une contribution majeure en montrant que *Glanum* ne se réduisait pas à un centre monumental. C'est une « vraie ville », dotée d'un territoire propre, indépendant de ceux d'Arles et d'Avignon, comme l'avait proposé A. Roth-Congès.

Quand on critique les positions de ses prédécesseurs, il est toujours bien de suggérer une solution qui sera d'autant plus acceptable qu'elle sera simple. C'est donc l'occasion d'attirer l'attention sur le fait qui apparaissait essentiel aux auteurs anciens : la légende de la pluie de pierres. Elle paraît en relation avec *Saxanus*, l'une des nombreuses épithètes accolées à Hercule. Récapitulant les explications qui en ont été données, G. Moitrieux (2000, 185-189) observe qu'aucune n'est convaincante, même les plus logiques qui concluaient à une utilisation privilégiée par une catégorie de population en rapport avec la pierre, comme les *lapidarii*, tailleurs de pierre, ou, comme le suggère R. Bedon (1984, 184-190), les carriers (Moitrieux, 2000, 215). Le grec *lithos* et le latin *saxum*, termes utilisés lorsqu'il est question de la pluie envoyée par Zeus ou Jupiter, désignent une pierre détachée du rocher massif et plus spécialement celle que l'on lance. C'est même un de leurs sens usuels. La légende du combat d'Hercule me paraît donc constituer une explication simple à l'épiclèse *Saxanus* et également au succès (relatif) d'un Hercule *Saxanus* – c'est-à-dire « lanceur de pierres » – auprès de militaires du limes susceptibles d'utiliser des engins balistiques précisément approvisionnés en *saxa*. L'accent porté sur le pastoralisme poussait à en faire un Hercule pastoral. La présente relecture insiste donc sur la relation entre l'Hercule de la Crau et les galets duranciens qui en jonchent le sol.

L'HERBE

Dans la plaine minérale de Crau, poussent deux plantes remarquables, bien adaptées à sa pierrosité. La première est le thym qui, selon les auteurs modernes, est actuellement « toujours présent, appétent mais à distribution très variable » (Dureau et Bonnefon 1998, 63). Sa fonction sur le coussoul le rapproche de la seconde plante, qui « fournit une abondante pâture » et que Strabon appelle *agrostis*. Comme pour les termes botaniques grecs, les dictionnaires montrent que ce terme est général et s'applique à des espèces distinctes. Il apparaît dans les textes techniques (ainsi Théophraste, HP 1, 6, 10 ; Aristote, HA 552a15) et dans les *papiri*. Formé sur *agros*, champ, suivi

d'un suffixe qui signifierait « manger », ce terme désignerait littéralement une herbe « qui mange les champs ». Des adjectifs et des localisations permettent d'en donner des équivalents modernes. En Crau, par analogie, on l'assimile au brachypode rameux (*Brachypodium ramosum*) « une herbe dure et courte à racine traçante » (Badan *et al.*, 2002, 33, n. 1) à qui ses rhizomes de réserves que protègent les galets de grande taille permettent de survivre à la sécheresse estivale. Sa faible appétibilité n'en fait sans doute pas la plante « la plus prisée des troupeaux ». Pendant la courte période d'abondance des mois d'avril et mai, ceux-ci s'en détournent et ne le consomment que quand la sécheresse les y contraint.

Désigné sous le nom de « grossier » par les éleveurs, le brachypode rameux constitue le fond de la ressource pastorale. À ce titre, il s'oppose à un second type de végétation, le « fin », qui, réunissant des espèces fourragères à dominantes de plantes annuelles à cycles plutôt courts, fournit le meilleur de la ressource sur une période allant de mi-avril à mi-mai (Dureau et Bonnefon, 1998, 63). En termes de naturalistes, on dira que ce « fin » est développé par l'anthropisation de la Crau. Parmi les facteurs qui en expliquent la « dominance sur un secteur », R. Dureau et O. Bonnefon (*ibid.*) distinguent deux formes de l'intervention humaine : elle peut être directe lorsque le pâturage est épierré, ou indirecte lorsque le berger conduit son troupeau dans un secteur particulier et lorsque le troupeau se rassemble de préférence en un point. Le coussoul n'est donc ni un intemporel, ni une formation naturelle uniquement commandée par des conditions climatiques dont la nature des sols accentue la dureté, mais le fruit d'une histoire complexe qui a pu se répéter depuis « des temps anciens ». Celle-ci reste à écrire tant les éléments nécessaires font défaut. Néanmoins, on observera que si l'on s'en tient aux indications des auteurs anciens, les pâturages de la Crau antique devaient être constitué par ce que maintenant on appelle le « grossier ». La qualité particulière apportée par le « fin » n'apparaît pas.

APPORT ET LIMITE DE L'ARCHÉOLOGIE

Il n'est évidemment pas question de contester le renouvellement apporté par les archéologues à la connaissance de la Crau antique. En Provence, c'est à leur suite que se sont développées un certain nombre de recherches, en particulier, dans les Alpes du Sud, celles qu'ils suggéraient en conclusion de leur article (Leveau et Segard, 2003). La question débattue ici est celle de la

relation entre cette découverte et un mode de gestion du troupeau, la transhumance estivale, qui, compte tenu de l'état des pelouses d'altitude dans les hautes collines ou la moyenne montagne proche en cette saison, devait être de longue distance.

Au-delà d'un certain nombre de têtes, les troupeaux transhumaient. Pline parle de milliers de moutons ; combien de milliers de moutons faut-il pour que l'on parle d'immenses troupeaux ? L'évaluation du nombre des bêtes est évidemment essentielle. Elle est difficile et s'appuie sur l'inventaire de bergeries dont la raison d'être n'est pas totalement claire, dans la mesure où ce type d'abri n'est pas une nécessité : comme le rappellent O. Badan, J.-P. Brun et G. Congès, l'édification de véritables bergeries n'intervient qu'à deux moments : dans l'Antiquité romaine et aux ^{XIX}^e et ^{XX}^e siècles, 95, 299). Les bergeries constituent d'abord la preuve d'un séjour des troupeaux en Crau pendant l'hiver et, comme les mêmes le relèvent, leur construction est liée moins à un type d'élevage qu'à une espèce animale dont le séjour est ainsi facilité durant cette saison. Dans l'évaluation du nombre de bêtes par bergerie, ils ont retenu l'hypothèse haute de 3 brebis au m² (Badan *et al.*, 304, n. 57). Les brebis antiques étaient sans doute de plus petite taille que le mérinos actuel. Mais il faut tenir compte de ce que ce chiffre constitue un maximum qu'un troupeau ne peut supporter pendant une durée de temps faible (Dureau, 1998, 73). Le chiffre de 1,5 à 2 brebis au m² conduirait à opter pour des troupeaux de 4 à 500 bêtes, plutôt que 700 à 900, ce qui n'est pas sans importance pour une transhumance courte vers les zones humides proches. Il en va de même pour l'évaluation du nombre des bergeries. Une évaluation haute du nombre des bêtes s'accompagne d'une même évaluation haute du nombre des bergeries.

Au ^{II}^e siècle, leur nombre se serait élevé à 130 pour un nombre de moutons estimé à 100 000 (Badan *et al.*, 1995, 305). Ces auteurs ont raison d'observer que la mise en culture de la Crau a irrémédiablement détruit sur des milliers d'hectares toute possibilité de retrouver les bergeries en prospection et de vérifier si la densité observée sur un secteur se retrouve dans le reste de la plaine. On ne peut leur reprocher de ne pas pouvoir justifier pleinement leurs propositions. Doit-on pour autant accepter celles-ci sans critique ? Non, bien sûr. La publication de la prospection permettra d'en discuter en termes précis. Mais d'ores et déjà la fouille d'une auberge (Badan *et al.*, 1997) a montré qu'il existait des établissements qui n'étaient pas des bergeries. En fait, on risque de se retrouver devant une situation qui avait déjà été celle de l'évaluation de la place

des moulins de Barbegal dans l'économie arlésienne : en théorie, l'usine pouvait produire la ration de farine de 80 000 personnes. Une réévaluation critique en a descendu le nombre à 12 000 (Sellin, 1981).

La seconde observation porte sur une durée d'utilisation du pâturage dont la commande est double : la végétation et le climat, qui ne devaient pas être identiques dans l'Antiquité. « L'offre pastorale » décrite par R. Dureau et O. Bonnefon (1998) est commandée par les caractéristiques d'une végétation steppique soumise à un climat méditerranéen présentant de fortes fluctuations inter annuelles. Actuellement le pic de production est réparti sur les mois d'avril et de mai. En juin, la chaleur et la sécheresse font brusquement chuter le « fin ». Dans l'Antiquité, la place du fin devait être réduite et le « grossier », *agrostis* et thym réunis, devait être dominant. Il est acquis que le climat méditerranéen est en place depuis plusieurs millénaires. Mais cette stabilité n'exclut pas une possible évolution. Selon certains palynologues, entre 40° et 44° de latitude nord, une modification dans la répartition annuelle des précipitations aurait conduit à l'installation de la sécheresse estivale caractéristique du climat méditerranéen entre 3300 et 1000 BP soit donc entre l'âge du Bronze et la période carolingienne. Plus précoce en Espagne du Sud, cette sécheresse estivale aurait débuté vers 2600-1900 BP (2850-1630 cal. BP) dans le golfe du Lion (Jalut *et al.*, 1997). Ces idées ont été contestées par d'autres qui objectent que ce que L. Jalut interprète comme l'effet d'une aridification liée à la mise en place du climat méditerranéen est un effet de l'anthropisation (Pons et Quezel, 1998). Même si la « méditerranéisation » du climat observable à partir de la fin de l'âge du Fer a une composante culturelle essentielle, une variation dans la répartition des pluies d'été a pu avoir une conséquence importante sur le dessèchement de la végétation herbacée. Cette position est défendue par P. Columeau (2001, 134), un autre archéozoologue qui, pour sa part, a travaillé sur des restes osseux provenant de secteurs proches de la Crau. Dans un tel milieu, une variation de faible importance dans la répartition de la pluviosité peut avoir des répercussions considérables sur le séjour des bêtes.

CONCLUSION

Les conclusions de cet essai critique qui m'a conduit à fouler peut-être imprudemment les pelouses des écologues seront limitées pour insister sur la complexité de la question du pastoralisme. Bien sûr la transhumance

existait ! Mais la question est de savoir quelle transhumance et sur quelle distance. Transhumance de proximité ou grande transhumance ? Transhumance hivernale (ou « inverse ») ? Transhumance estivale ? Une forme pouvait d'ailleurs dominer sans exclusion des autres. Pour ce qui est du sens dans lequel transhumaient les troupeaux dans l'Antiquité en Crau, l'alternative est entre ce que dit le texte de Pline – pris au pied de la lettre, il décrit une transhumance « inverse », donc nécessairement hivernale –, et ce que proposent O. Badan, J.-P. Brun et G. Congès à partir de travaux archéologiques. D'une manière contradictoire, ces derniers considèrent que le témoignage de Pline et de Strabon est validé, « bien que l'un et l'autre soient souvent accusés de naïveté ou de mauvaise information » (2002, 20), mais que la transhumance s'effectuait l'été. Utilisant une formule qui « ferait penser, curieusement à une transhumance inverse », Pline aurait confondu deux formes de transhumance ou bien, ajoutons, il n'aurait pas été informé d'une modification radicale qui se serait produite à l'époque romaine. C'est en effet une possibilité. Mais, est-on si sûr que l'archéologie démente sur ce point la source écrite et permette de reculer de près d'un millénaire une pratique qui n'est attestée qu'à la fin du Moyen Âge ? O. Badan, J.-P. Brun et G. Congès n'utilisent pas l'expression « grande transhumance ». Mais c'est pourtant bien d'elle qu'il s'agit. Les hautes collines du Luberon et la montagne de Lure elle-même ne devaient pas pouvoir accueillir des troupeaux très nombreux. Dois-je pour autant aller jusqu'au bout du raisonnement et écrire qu'à l'époque romaine, il n'a pas existé en Crau un système d'exploitation de la ressource pastorale qui rappelle ou annonce le modèle de pastoralisme moderne ? Plusieurs raisons m'incitent à refuser de donner une réponse aussi simple. La première est le parallélisme des modes d'exploitation de l'espace rural que l'on relève fréquemment entre la période moderne et la période antique, par exemple au plan de l'exploitation domaniale. La seconde est que se demander « pourquoi ? » n'empêche pas de conclure par « pourquoi pas ? ». Discuter les évaluations hautes du nombre des bergeries est un appel à l'approfondissement de l'analyse archéologique.

L'analyse qui vient d'être faite porte sur la cohérence des sources antiques. Elle ne porte ni sur les données archéologiques ni sur les données paléoécologiques. En effet, pour construire un paradigme, il faut des faits. Pour le changer, il en faut de nouveaux. Les données nouvelles sur l'occupation de la Crau ont fait considérablement avancer la question. Elles ont démontré qu'il était possible d'avoir une approche historique d'un monde considéré

comme échappant à l'histoire. Cependant, elles ne me paraissent pas suffire à établir avec certitude l'organisation d'une transhumance estivale. Si l'archéologie ne peut pas en dire plus parce que les structures ont été détruites et parce que le matériel archéozoologique est peu important, il faut explorer d'autres voies. L'une d'elles consiste à se tourner vers les botanistes qui ont déjà obtenu des données importantes sur la fréquentation des troupeaux dans les zones humides des marais de Montmajour (Andrieu Ponel *et al.*, 2000). Par des carottages dans les étangs et zones humides de Crau, ils pourraient tenter d'écrire une histoire végétale du coussoul. C'est vers une voie de ce type que nous nous sommes orientés pour préciser les rythmes de l'occupation pastorale de la haute montagne dans les Alpes du Sud (Beaulieu *et al.*, 2003). Il faudrait faire la même chose sur la Crau. Telle est l'invitation qui peut être adresser aux écologues.

Bibliographie

- ANDRIEU-PONEL V., PONEL PH., BRUNETON H., LEVEAU PH., 2000. Palaeoenvironments and cultural landscape of the last 2000 years reconstructed from pollen and coleopteran record in the Lower Rhône Valley, southern France. *The Holocene*, 10, 3: 341-355.
- ANNEQUIN C., 1982. Héraclès en Occident. Mythe et histoire. *Dialogues d'histoire ancienne*, 8 : 227-282.
- ANVILLE J.-B. BOURGUIGNON D', 1760. *Notice de l'ancienne Gaule tirée des Monuments romains*, Mémoires de l'Académie des Inscriptions et Belles Lettres.
- BADAN O., BRUN J.-P., CONGÈS G., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia*, 52 : 263-310.
- BADAN O., BRUN J.-P., CONGÈS G., 2002. Les bergeries romaines de la Crau et la transhumance antique. In : Fabre P., Duclos J.-C., Molénat G. (eds.), *Transhumance, relique du passé ou pratique d'avenir ? état des lieux d'un savoir-faire euro-méditerranéen en devenir*, Cheminements, Château-Gontier : 339 p.
- BADAN O., BRUN J.-P., CONGÈS G., AYCARD PH. ET F., 1997. Une auberge en Crau au 1^{er} siècle av. J.-C. ? In : Crau, Alpilles, Camargue. Histoire et archéologie. Groupe archéologique arlésien, Arles : 45-49.
- BAYET J., 1926. *Les origines de l'Hercule romain*. De Boccard, Paris : 504 p.
- BEAULIEU J.-L. DE, LEVEAU PH. ET AL., 2003 Changements environnementaux postglaciaires et action de l'homme dans le bassin du Buëch et en Champsaur (Hautes-Alpes, France). Premier bilan d'une étude pluridisciplinaire. In : Muxart T., Vivien F.-D., Villalba B. et Burnouf J. (eds), *Des milieux et des*

- hommes : fragments d'histoires croisées. Ed. Elsevier. Collection environnement : 93-102.
- BEDON R., 1984. *Les carrières et les carriers de la Gaule romaine*, Paris, Picard : 247 p.
- BENOÎT F., 1964. *Le développement de la colonie d'Arles et la centuriation de la Crau*, CRAI janv.-juin, Paris : 156-169.
- BENOÎT F., 1965. *Recherches sur l'hellénisation du Midi de la Gaule*, Aix-en-Provence.
- CÉSAIRE D'ARLES, 1988. *Œuvres Monastiques* (édition et traduction Vogüé A. de et Courreau), t. 1, Éditions du Cerf, Paris, (collection Sources chrétiennes 345).
- CHRISTOL M., 2001. Nouvelles réflexions sur les *milites glanici*. *Revue archéologique de Narbonnaise* : 157-164.
- COLUMEAU PH., 2001. Nouveau regard sur la chasse et l'élevage dans le Sud et le Sud-Est de la Gaule, aux IV^e et V^e siècle ap. J.-C. *Revue archéologique de Narbonnaise*, 43 : 123-137.
- DUREAU R., BONNEFON O., 1998. Étude des pratiques de gestion pastorale des coussous. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau : 61-89.
- GATEAU F. ET GAZENBEEK M., 1999. *Les Alpilles*, 13/2. *Carte Archéologique de la Gaule*. Pré-inventaire archéologique publié sous la responsabilité de M. Provost, Maison des Sciences de l'Homme, Paris, 464 p.
- GAZENBEEK M., 1998. Prospections systématiques autour de *Glanum* (Bouches-du-Rhône) : l'extension de l'agglomération. In : Bedon R. (ed.), *Suburbia. Les faubourgs en Gaule romaine et dans les régions voisines*, Centre de Recherche A. Piganiol, *Caesarodunum*, 32 : 83-103.
- GRÉGOIRE DE TOURS, 1963. *Histoire des Francs* [« *Decem libros historiarum* »]. Traduit du latin par Robert Latouche, Paris, Les Belles-Lettres, 328 p. (Les Classiques de l'histoire de France au Moyen Âge). [Livre I-V.]
- GROS P., 1995. Hercule à *Glanum*. Sanctuaires de transhumance et développement « urbain ». *Gallia*, 52 : 311-331.
- JALUT G., ESTEBAN AMAT, RIERA Y MORA S., FONTUGNE M., MOOK R., BONNET L. ET GAUQUELIN T., 1997. Holocene changes in the Western Mediterranean: installation of the Mediterranean climate. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 325, série IIa : 327-334.
- KEUNE, 1924. s.v. *Lapideus Campus*, Pauly & Wissowa, *Realencyclopädie der classischen Altertumswissenschaft*, XII, Stuttgart : 775-778.
- LASSERRE F., 1966. Notice à *Strabon Géographie*, t. II (livres III et IV). Les Belles-Lettres, Paris, 242 p.
- LE BOHEC Y., 1999. *Les milites glanici* : possibilité et probabilité. *Revue archéologique de Narbonnaise* : 293-300.
- LEGUILLOUX M., 2003. Les bergeries de la Crau. Production et commerce de la laine. In : Lepetz S. et Mattern V. (ed.), *Cultivateurs, éleveurs et artisans dans les campagnes de la Gaule romaine*. *Revue Archéologique de Picardie* 1-2 : 339-346.
- LEVEAU P., à paraître. *Mythe, référence à l'Antique et mémoire des catastrophes dans les médias scientifiques. Le déluge de la Bible à Platon. Les scientifiques croient-ils aux mythes antiques ?* Colloque « Le traitement médiatique des catastrophes dans l'histoire : entre oubli et mémoire », Grenoble, MSH-Alpes, 10-12 avril 2003.
- LEVEAU P. ET SEGARD M., 2003. Le pastoralisme en Gaule du Sud entre plaine et montagne : de la Crau aux Alpes du Sud. *Pallas*, 93-113.
- MOITRIEUX G., *Hercules in Gallia. Recherches sur la personnalité et le culte d'Hercule en Gaule*, De Boccard, Paris, 2002, 520 p. (coll. « *Gallia romana V* »).
- PONS A. ET QUEZEL P., 1998. À propos de la mise en place du climat méditerranéen. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 327, série IIa : 755-760.
- ROTH-CONGÈS A., 1992. Monuments publics d'époque tardohellénistique à *Glanum* (B.-du-Rh.). *Documents d'archéologie méridionale* 15 : 50-56.
- ROTH-CONGÈS A., 1997. La fortune éphémère de *Glanum* : du religieux à l'économique. À propos d'un article récent. *Gallia*, 54 : 157-202.
- SELLIN R.H.J., 1981. The large roman watermill at Barbegal (France). *La houille blanche*, 6 : 413-426.
- VALESIUS H., 1675. *Hadriani Valesii, notitia Galliarum*, 1675, Léonard, Paris.
- VEYNE P., 1983. *Les Grecs ont-ils cru à leurs mythes ?* Seuil, Paris, [rééd. Coll. « Points essais » 1992].

Gravures et graffiti des bergers de la plaine de la Crau : un patrimoine fragile et méconnu

Shepherd carvings and drawings in the plain of La Crau: a fragile and unknown cultural heritage

Guillaume Lebaudy

Doctorant en anthropologie à l'Institut d'ethnologie méditerranéenne comparative (IDEMEC-Université de Provence),
musée des Arts et Traditions populaires de Provence, 15 rue Jean-Roumanille, 83300 Draguignan – email : tell.g@wanadoo.fr

35

Résumé

Gravées sur les bergeries de la plaine de la Crau, des centaines d'inscriptions (effectuées du XVIII^e siècle à nos jours) nous renseignent sur l'histoire des relations entre Alpes et Provence. Archives de la mobilité des bergers dans l'espace de la grande transhumance ovine, elles placent la Crau au cœur d'un important système de relations et de circulation d'hommes et de troupeaux. Elles nous renseignent aussi sur la façon dont les éleveurs et bergers cravencs perçoivent et construisent ce vaste territoire où ils font paître leurs brebis. La Crau peut être interprétée en tant que paysage culturel (aux usages extrêmement codifiés), résultat d'une ancienne et intense interaction entre activités humaines et données naturelles. Un paysage où peuvent se lire les valeurs selon lesquelles il a été construit. Celles d'une société pastorale assurant une gestion fine de son environnement de façon à satisfaire ses besoins en fourrage. Dans leur variété, les gravures et graffiti tracés par les bergers font écho à ces valeurs ; ils témoignent des migrations saisonnières des troupeaux et des hommes, et de la fierté des jeunes bergers de s'inscrire dans cette société pastorale de Crau : la pastraho.

Mots-clés

Pastoralisme, perception du paysage, graffiti, bergeries, transhumance, bergers, mobilité.

Abstract

Hundreds of inscriptions have been carved and drawn on the walls of the sheepfolds in the plain of La Crau between the 18th century and today. They represent the history of transhumance, seasonal movement of livestock (here, sheep) between mountains (the Alps) and lowland pastures (in Provence) under the care of shepherds or owners. La Crau is a cultural landscape resulting from an old and intense relationship between human activities and the environment. The inscriptions show how La Crau plays a major role in the seasonal migrations and how shepherds and owners perceive this vast plain. This pastoral society shaped the landscape by managing it to meet forage needs. The varied inscriptions made by shepherds not only show seasonal migrations of flocks and men but also the pride of young shepherds to be part of this pastoral society of La Crau: la pastraho.

Key-words

Pastoralism, landscape perception, graffiti, sheepfold, transhumance, shepherds, mobility.

INTRODUCTION

Les *coussouls*¹ de la plaine de la Crau (située à l'est de la ville d'Arles) abritent un important corpus de gravures et graffiti pastoraux². Méconnues, ces inscriptions faites durant l'hivernage présentent un intérêt patrimonial identique aux écritures pastorales que l'on trouve, sur les rochers, dans les pâturages d'estive des Alpes du Sud³. Tracées par les bergers transhumants, elles constituent de remarquables sources de documentation sur l'histoire de la grande transhumance provençale-alpine et sur les migrations de ces hommes qui, pour la plupart d'entre eux, sont des montagnards. Véritable conservatoire à ciel ouvert de l'histoire des relations entre Provence et Alpes dans le contexte de la grande transhumance ovine, la plaine de la Crau est un site précieux où ces documents fragiles⁴ et menacés méritent une attention particulière : dans le cadre de la gestion de la réserve naturelle de Crau, il s'impose que des mesures sérieuses soient prises à leur endroit afin d'assurer leur conservation. Au-delà des gravures et graffiti, ces mesures devront aussi concerner les bâtiments pastoraux : cabanons, puits et bergeries antiques et contemporaines (non seulement dans un but de conservation des bâtiments, mais aussi dans l'optique d'améliorer les conditions actuelles d'hébergement et de travail des bergers⁵).

La Crau, entre passion et répulsion

On estime à environ 600 000 le nombre d'ovins provenant de la région PACA⁶ qui transhument dans les Alpes

de Provence, en Savoie et en Rhône-Alpes. Sur ce total, environ un tiers arrive des Bouches-du-Rhône, et majoritairement de la plaine de la Crau où l'activité d'élevage des ovins est très dynamique. Cette zone qui concentre l'essentiel du cheptel transhumant des Bouches-du-Rhône offre aux bergers un référent identitaire articulé sur un territoire, un groupe professionnel, une pratique (l'élevage transhumant), un animal : la brebis mérinos d'Arles. Aux yeux des bergers et éleveurs, cette race (fixée depuis le milieu du XIX^e siècle) est un emblème pour la profession. Sa rusticité repose notamment sur son aptitude à tirer parti des parcours semi-arides des *coussouls* de Crau et à ses qualités de transhumante. Ceci permet aux éleveurs et aux bergers de se positionner et de se valoriser en tant que cravencs, mais aussi en tant que montagnards alpins. La fierté d'élever cette race leur donne le sentiment d'appartenir à un groupe – un « nous » – et leur offre un ancrage territorial, un « ici » où ils ont pu s'établir en tant qu'éleveur ou berger et où – venant pour la plupart d'ailleurs (des Alpes) – ils ont fait le choix de s'installer.

Dans cette aire du pays de Crau, l'univers professionnel constitue le premier groupe d'appartenance et le métier est donc un puissant facteur d'intégration. La reconnaissance par le milieu des éleveurs et bergers et, plus généralement, par « les gens du coin », permet de dépasser la référence de l'appartenance à une entité nationale ou régionale. Aussi la Crau, cette zone réputée pour la qualité de ses prairies (dans sa moitié nord) et de ses *coussouls* (au sud, dans la zone steppique), constitue-t-elle pour les bergers un territoire qu'ils ont fortement investi et marqué. Pour nos informateurs bergers qui l'ont longuement fréquentée,

1. *Coussoul* : mot de l'occitan provençal, désigne les parcours des troupeaux dans la partie steppique de la plaine (la Crau sèche), le mot vient du latin *cursorium*.

2. Voir notre inventaire : Lebaudy (G.), 2002, « Marquer notre passage... » : les graffiti pastoraux de la plaine de la Crau, rapport d'enquête pour la Mission du Patrimoine ethnologique (ministère de la Culture), Paris, dactylographié, 95 p.

3. Les plus connues d'entre elles se situent dans la vallée de l'Ubaye (cf. Martel (P.), 1994, Les gravures de l'Ubaye. Regards sur un patrimoine historique peu connu, in : Duclos (J.-C.) & Pitte (A.) (dir.), *L'homme et le mouton dans l'espace de la transhumance*, Grenoble, Glénat) et dans la vallée de la Roya (cf. Magnardi (N.), 1996, *Les bergers de Tende au XIX^e siècle et leurs écritures rupestres dans la région du mont Bego (Alpes-Maritimes) : approche ethno-historique*, thèse de doctorat d'ethnologie, université de Nice).

4. Nombre d'entre eux ont déjà disparu à cause de la ruine de nombreuses bergeries et cabanons, mais aussi de l'érosion des pierres les plus fragiles ou les plus exposées au vent et à la pluie. À cela, il faut également ajouter ceux qui ont été recouverts par les tags et *graffs* des participants aux raves parties qui ont eu lieu en Crau en 2000 et 2001. Certains sites très visités – notamment la bergerie de Peau de Meau (CEEP-Écomusée de la Crau – font aussi l'objet de sur-graffitage ; des mesures d'information sur les graffiti des bergers et une énergique réflexion à propos de la conservation de ces témoignages fragiles permettrait sans doute de remédier à bien des problèmes. Isolés dans les *coussouls* de la Crau sèche, mais proches des grands centres urbains de la région Marseille-Fos-Arles, les bâtiments pastoraux sont l'objet de vols et de vandalisme : de nombreuses margelles de puits ont été dérobées, ainsi que des poutres des charpentes, des tuiles et des pierres de taille (provenant de bergeries ruinées). Il faut souhaiter que – dans le cadre du règlement de la réserve de Crau – soient prises des mesures strictes limitant la circulation automobile dans la zone des *coussouls*, garantissant la conservation des patrimoines naturel et culturel, ainsi que la tranquillité nécessaire à l'activité pastorale.

5. À ce propos, voir notre rapport : Lebaudy, (G.), 2003, *Cabanéjer : cabanes, cabanons, maisons des bergers transhumants de la Crau*, Rapport d'enquête pour le Museon Arlaten, Arles, dactylographié, 42 p.

6. PACA : Provence-Alpes-Côte d'azur.

elle est une zone d'élevage par excellence, en particulier en raison de la qualité de son herbe : « L'herbe de Crau, elle est nourrissante, parce que c'est pas volumineux ce que mange une brebis dans la journée. Il y avait un *baile-berger* qui disait qu'une poignée d'herbe de Crau valait un sac d'herbe de Camargue. » (Joseph Beltritti, éleveur, né à Arles en 1911).

Durant leur carrière, la plupart des bergers d'origine alpine émigrés en Provence ont été amenés à fréquenter quasiment toutes les places de coussouls et toutes les bergeries, soit pour la tonte, soit pour la garde, passant parfois plusieurs années de suite aux mêmes endroits. Il s'est donc développé une affinité profonde avec la Crau, et spécialement avec la grande Crau, la partie steppique : « J'ai tourné toute la Crau, je suis resté au *coussoul* du Petit Carton, et de là jusqu'au pied de la Crau, au Retour des Aires, Peyre Estève, le Grand Carton, le Nouveau Carton, Limouse, la Brune d'Istres, la Brune d'Arles, les Grosses du Milieu et du Levant. Toutes des bergeries où je suis passé. L'hiver on faisait manger les prés et quand arrivait le mois de mars, février, on allait en bas dans la Crau et on y passait le printemps. J'y ai passé ma vie, dans la Crau ! » (Giovanni Fossati, né en 1925 à Pietraporzio, vallée Stura, Piémont. Habitaît Saint-Martin-de-Crau).

Si l'affinité avec la Crau est bien réelle, il n'en reste pas moins que le sentiment d'attachement à ce territoire se mêle aussi d'une certaine répulsion. Ne dit-on pas que la Crau est « l'enfer du berger » ? Au *coussoul* de la Carougnade, sur une borne gravée d'une tête de mort, un homme – sans doute épuisé par la rudesse de ses conditions de vie – écrit ces mots trahissant une forte exaspération : « La Crau et le Mistral, c'est la mort du berger ». Texte lapidaire qui nous donne une idée des difficultés éprouvées dans cette plaine, hostile dès que le mistral y souffle et dès que la chaleur s'installe et assèche l'herbe. Les jours de mistral sont spécialement pénibles, le berger doit sans cesse surveiller les bêtes pour ne pas risquer de les « retrouver à l'autre bout de la Crau ». Cette surveillance impose de longues journées de garde, ainsi qu'une observation attentive du comportement du troupeau qui souvent ne laissent pas le loisir de retourner au cabanon pour le déjeuner : « *Quand le mistral souffle du matin au soir, les bêtes elles partent et tu ne les revois plus si tu ne restes pas derrière ! Tu passes la journée sur le coussoul, et le soir je te garantis que tu te languis d'arriver à la bergerie*

pour rentrer au chaud. ». (Giuseppe Giavelli, né en 1927 à Ferrière, vallée Stura, Piémont. Éleveur à Fos-sur-Mer).

L'inquiétant paysage minimum de la Crau

Certains se souviennent de leurs périodes passées en Crau comme d'une « drôle de vie », âpre, faite de solitude et de « sauvagerie » (pour reprendre le mot de Mistral à propos de la Crau) : « La pleine Crau, c'est un peu désert, les bergers ils devenaient tous sauvages, c'est pour ça que j'ai quitté de faire le berger. Rester tout le jour sans parler... Tu deviens sauvage à force ! Moi, il me plaisait de parler un peu. Il y en avait un que le patron lui portait à manger tous les samedis. Ce matin-là, le berger mettait dehors les moutons une heure avant pour s'éloigner de la cabane, pour ne pas parler au patron. Tu deviens sauvage ! » (Fiorenzo Arnaudo, né en 1928 à Vinadio, vallée Stura, Piémont. Habite à Vinadio). L'immensité steppique de la Crau sèche peut pousser certains au repli sur soi. Des bergers, souvent célibataires, quittaient rarement leur troupeau, parfois seulement une fois l'an pour aller à Arles, à la foire, acheter une nouvelle paire de chaussures en prévision de la période d'estive. Aussi avons-nous remarqué, chez nos informateurs qui connurent cette vie isolée en Crau, une réelle hantise de l'ensauvagement. Et l'un des antidotes à cet état était de nouer des relations avec les autres bergers, de se rassembler (lors de fêtes, de veillées).

« Paysage minimum »⁷ dans sa partie semi-désertique, la Crau est un de ces espaces de l'attente (celle du ravitaillement, celle de la date du départ en transhumance) où le temps semble passer plus lentement. C'est un espace de l'illusion (on y voit parfois, la jour de grande chaleur « danser les galets », c'est un mirage : *la vieio danso*) et de la démesure où l'on perd ses repères habituels. Terre atypique qui, par sa platitude semée de galets et sa stérilité, tranche nettement avec le reste de la Provence, la Crau a été rarement chantée par la littérature. Comme le remarque l'ethnologue Jean-Noël Pelen, son image ingrate – terreuse, laborieuse – l'a tenue écartée du discours identitaire des élites du pays d'Arles⁸. Entre Camargue et Alpilles, ces territoires valorisés, vantés et vendus jusqu'à l'excès, la Crau apparaît comme une terre dont on ne parle pas ou dont on ne sait quoi dire. Peut-être parce qu'elle fait peur. Pour ceux qui ne la fréquentent pas, cette terre a « la bestialité des espaces non marqués »⁹. C'est un

7. Jourde (P.), 1991, *Géographies imaginaires*, Paris, José Corti, p. 51-52.

8. Pelen (J.-N.), 1985. Le pays d'Arles : sentiments d'appartenance et représentations de l'identité, *In : Terrain*, n° 5, pp. 37-45.

9. Camporesi (P.), 1989. *L'officine des sens*. Paris, Hachette, p. 18.

de ces ailleurs où – comme dans tous les déserts – rode souvent la mort¹⁰. Elle a fait l'objet de récits légendaires où le fantastique côtoie l'inquiétant, où les cailloux parlent, où l'on rencontre l'Uiard, ce géant cyclope, berger, cannibale et voleur de brebis¹¹. C'est un lieu où manquent les repères spatiaux et temporels. Jusqu'à une période récente, il n'était pas rare de se perdre dans cette steppe où il semble qu'un « simple fil de la vierge sépare (...) l'époque actuelle des mondes préhistoriques »¹².

Sidérés par cet espace quasiment vide, on peut comprendre que de nombreux jeunes bergers aient ressenti le besoin de marquer ces lieux en y inscrivant leur nom, en signant leur présence. Manière de conjurer l'hostilité de la Crau, mais aussi de s'y situer en tant qu'individu rattaché à un groupe familial et à groupe professionnel.

La Crau, paysage culturel et espace codifié

L'étude des gravures et graffiti pastoraux de la Crau – en tant que signes de la présence des bergers transhumants (et en tant qu'expression du style de leur présence au monde fondée sur la mobilité) – modifie le regard que l'on porte habituellement sur ce territoire. Elle l'inscrit dans un vaste espace circulatoire et situe la Crau sur un axe nord-sud de circulation des hommes et des troupeaux dans la cruciale relation de complémentarité entre plaines littorales de basse Provence et montagnes alpines. Cette étude vient confirmer à quel point le milieu ouvert de la Crau est avant tout un paysage culturel – résultat d'un processus d'interaction entre activités humaines et données naturelles – pris au cœur d'un réseau de mobilités. Un paysage symbolisant les valeurs selon lesquelles il a été ordonné. Celles d'une société pastorale soucieuse de maîtriser son environnement et de le gérer de manière à assurer le renouvellement des ressources fourragères.

Ces espaces de solitude, que l'on prendrait volontiers pour des lieux de déprise, sont fortement marqués par la présence des bergers ; ils portent l'empreinte d'une longue activité pastorale. La Crau sèche – contrairement à l'image qu'on s'en fait au premier abord : une plaine désertique, homogène et sans limite¹³ –, est un espace fragmenté (articulé par des frontières), organisé en un maillage de pistes et de propriétés : les *coussouls*, au cen-

tre desquels se trouvent les bergeries (fig. 1). En outre, cet espace est régi par un ensemble de règles propres au métier de berger.

Bien que strictement borné, chaque *coussoul* fait l'objet de divers processus d'appropriation de la part des bergers qui y séjournent. Vers la fin du mois de février et le début de mars, au moment de l'entrée des troupeaux en Crau sèche, les bergers font effectuer à leurs bêtes un parcours sur les limites territoriales du *coussoul*. Ce parcours quasi-rituel dénote une volonté de marquer un territoire : « En Crau, quand on arrive, on commence par faire manger un peu autour de la bergerie et vous faites manger aussi sur les limites, comme ça les bêtes ne sortent plus du *coussoul*. Les limites étaient marquées avec des petits tas de cailloux, tous les quatre, cinq mètres. Comme ça, quand vous avez deux troupeaux, que c'est mangé à peu près pareil de chaque côté, les bêtes sortent pas trop ; parce qu'elles n'ont pas le même goût, pas le même odorat. Ça fait qu'elles se craignent d'un troupeau à l'autre, et quand elles arrivent sur la limite, normalement elles se retournent » (Spirito Olivero, né en 1927 en Vallée Maira, Piémont. Éleveur à Istres).



Fig. 1. *Coussoul* et bergerie du Nouveau Carton (Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 1. The steppe and sheepfold of Nouveau Carton (Saint-Martin-de-Crau).

10. L'héroïne de Mistral, Mireille, attrape en traversant la Crau l'insolation qui lui sera fatale. Cf. Mistral (F.), 1944 (1^{re} éd. 1859), *Mireille*, Paris, Librairie A. Lemerre.

11. Lamblard (J.-M.), 1987. L'Uiard. Mussidan, Fédérop.

12. Giono (J.), 1993. *Provence*. Paris, Gallimard, p. 34.

13. Cette remarque est surtout valable pour la grande Crau au sud de la ligne de chemin de fer Arles-Miramas. Une zone où les points de repères sont rares et discrets.

Ce parcours, qui suit les limites, est tout autant une expression symbolique que matérielle d'une appropriation de l'espace du *coussoul*, elle doit venir renforcer les limites pré-existantes, constituées autrefois par des laies épierrées ponctuées de tas de galets, et aujourd'hui par des repères moins subtils tels que les gros bidons métalliques placés aux coins du territoire. Cette circumambulation sur les limites de son territoire permet au berger de prendre vraiment possession de l'espace et d'asseoir sa légitimité à le parcourir et à le pâturer.

Du Néolithique aux bergeries modernes

Depuis le Néolithique, les bergers font paître à leurs troupeaux l'herbe « qualiteuse » (selon le mot des bergers) de cette plaine où, comme sur un palimpseste, peut se lire la longue histoire de sa vocation pastorale.

Dans les années 1990, plusieurs bergeries contemporaines de la colonisation romaine de la ville d'Arles ont été découvertes ; des bâtiments dont la surface et le nombre ont conduit les archéologues qui les ont étudiés, à émettre l'hypothèse de l'existence d'une transhumance qui, dès cette haute époque, aurait conduit les troupeaux de Crau vers les Alpes¹⁴. Plus près de nous, on trouve encore la trace des crosses du XVIII^e siècle, ces enceintes de galets en forme de croissant où les bergers protégeaient leurs troupeaux du mistral. Enfin, sur les murs des bergeries, des cabanons ou des puits qui sont encore utilisés aujourd'hui, on peut observer les centaines de gravures et graffiti tracés du début du XIX^e siècle à nos jours. Ces bergeries, une soixantaine (dont certaines sont à l'état de ruines), ont été construites entre 1830 et 1860 sur ordre des « capitalistes », ces grands propriétaires qui investissaient une bonne partie de leurs capitaux dans le lucratif élevage des bêtes à laine. Les bergeries modernes de la plaine de la Crau ont été bâties dans le but d'abriter les troupeaux de brebis « métisses » issues du mouvement de mérinisation du cheptel bas-provençal initié au début du XIX^e siècle. En Crau, cette mérinisation (dont le but était l'amélioration des qualités lainières du cheptel) a commencé en 1802. Le métissage obtenu par croisement continu entre brebis de Crau et race mérinos d'origine espagnole aboutira en une quarantaine d'années à la créa-

tion (et à la fixation) de la race ovine « mérinos d'Arles »¹⁵ (que les éleveurs et bergers cravencs désignent encore de nos jours sous le nom de « métisse », appellation rappelant l'opération zootechnique initiale).

Fiche technique des gravures et graffiti

Les gravures et graffiti pastoraux se situent majoritairement sur les murs des bergeries, surtout sur les murs extérieurs sud et est, mais il s'en trouve aussi à l'intérieur des bâtiments, notamment sur les piliers de pierre qui soutiennent la charpente. Les cabanons (habitats des bergers), les puits et les bornes de pierre (qui délimitent les *coussouls*) sont également gravés. Antérieurs à la construction de la plupart des bergeries, les puits présentent les plus anciennes inscriptions de la Crau. Les bergers ont spécialement travaillé la pierre des entourages de portes et fenêtres, celle des chaînages en pierres de taille (provenant des carrières de Beaucaire dans le Gard et de Fontvieille dans les Bouches-du-Rhône) et les margelles des puits.

Les gravures ont été effectuées avec des outils peu sophistiqués, le plus souvent une simple pointe de fer et un galet comme percuteur (fig. 2), très rarement le



Fig. 2. Le berger Bernardo Cesano gravant ses initiales sur la bergerie du Grand Carton (Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 2. The shepherd Bernardo Cesano engraving his initials on the sheepfold of Grand Carton (Saint-Martin-de-Crau).

14. Badan (O.), Brun (J.-P.), Congès (G.), 1996, « Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence », in *Gallia*, 52, pp. 263-310.

15. Sur la mérinisation du cheptel bas-provençal et sur la création de la race mérinos d'Arles (qui failli s'appeler Mérinos de Crau), voir particulièrement Amalbert (M.) et Orange (A.), 1924, *Le Mérinos d'Arles*, Antibes, F. Genre & C^{ie}. Pour des données plus récentes, consulter Fabre (P.) & Lebaudy (G.), 2004 (à paraître). « La mémoire longue d'un métissage : la « métisse » ou la race ovine mérinos d'Arles », *Anthropozoologica*. Ainsi que Fabre (P.), 1997, *Hommes de la Crau, des coussouls aux alpages*, Thoard, éd. Cheminements.

couteau : sa pointe « s'esmottit » (s'émousse) vite au contact de la pierre, et les bergers le réservent pour « fustéger » (sculpter) le bois des clavettes et des colliers des sonnailles ou de ces formidables bâtons finement sculptés (représentations très réalistes de serpents enroulés autour du bâton, troupeaux en transhumance...) qu'ils aiment à travailler, en plaine ou en montagne, aux heures de chaume du troupeau, ou durant les longues soirées d'hiver. Ils ont aussi parfois utilisé le crayon à mine de graphite pour quelques graffiti discrets tracés sur le crépi des murs intérieurs des cabanons et bergeries. Pour les motifs les plus élaborés, il est vraisemblable que les bergers se soient servis d'outils plus sophistiqués tels que des ciseaux de tailleur de pierre. Quelques-uns ont aussi employé la peinture ocre avec laquelle on appose la marque du propriétaire du troupeau sur le flanc des bêtes, et même le bori, ce crayon gras de marquage temporaire (rouge, bleu ou vert) qui sert à distinguer une bête au moyen d'un repère de couleur apposé sur sa toison.

Des bâtons de comptage au chef-d'œuvre d'art populaire... : un inventaire

Dans la Crau, il est peu de bergers qui aient exercé sur les murs des bâtiments les talents de sculpteurs dont ils ont su faire preuve sur certains objets d'usage quotidien (cuillères, couteaux, salières, bouchons en bois, pipes, porte-clés, etc.) qu'ils aimaient offrir à leur entourage. Les bergers, tel l'Alari de Frédéric Mistral (dans *Mireille*, chant IV) qui « seulement avec un couteau faisait des œuvres divines [...], faisait des tailles et des entre-tailles, et des fleurs, et des oiseaux, et tout ce qu'il voulait », ces bergers sculpteurs – à « la main fantaisiste »¹⁶ – ont bien sûr existé. Mais en Crau, ils ont été rares à graver leurs motifs préférés sur les bâtiments pastoraux. Quand il s'en est trouvé, leur style fut logiquement proche de ce que l'on connaît de l'ornementation des meubles dans l'artisanat du bois alpin (un style géométrique où dominent les rosaces), ou proche des décors des colliers et clavettes que nous évoquions plus haut.

Il y en eut quelquefois de très habiles pour graver des motifs aussi élaborés que la « fleur à la cruche » (1893) de la bergerie de Peau de Meau (fig. 3, p. 42), témoignage exceptionnel d'une technique héritée du travail du bois, comparable aux ornements de rinceaux en relief des armoires et des coffres du Queyras. Ou encore, dans un autre registre, à la bergerie du Petit Carton, cette sculpture (sans date, ni signature) montrant un visage

serein (un autoportrait du berger sculpteur ?) surmonté d'un masque grimaçant, où l'on peut voir l'expression de l'ambivalence des sentiments des éleveurs et bergers pour cette terre de Crau. Le masque échevelé et dément traduisant peut-être l'inquiétude, la présence des démons intérieurs auxquelles le berger est confronté, quatre mois durant, dans les solitudes des *coussouls*.

Pour compléter cet inventaire, signalons que les plus simples d'entre ces inscriptions correspondent à un acte essentiel du métier : le comptage des bêtes du troupeau. Une série de bâtons est gravée dans le mur à défaut de l'être dans le bois du bâton de taille. Outre des marques de troupeaux (composées dans la plupart des cas d'une combinaison des initiales du propriétaire des bêtes), on trouve aussi quelques rares représentations d'animaux, particulièrement des *floucas*, ces moutons conducteurs de troupeau distingués par les trois touffes de laine (ou *flocs*) qu'ils portent alignées sur le dos. Le *flouca* est montré de profil (fig. 4), avec son redon, cette sonnaille emblématique de la transhumance. Une représentation qui traduit peut-être la nostalgie des bergers en mal de montagne, ou leur impatience dans l'attente de la date du départ pour la montagne (vers le 21 juin), départ toujours vécu comme une fête et ressenti comme une délivrance. Sur la bergerie de Peau de Meau, le berger Michel Carnino a gravé un de ses plus beaux *floucas*, avec *floc* de laine et redon autour du cou (fig. 5). Cette gravure – qui compte parmi les plus belles et les plus marquantes de la Crau – a une haute valeur patrimoniale. Berger originaire du Briançonnais, connu par ses pairs comme « l'artiste », Michel Carnino a sculpté des bâtons remarquables qui sont conservés dans plusieurs musées en France, notamment son fameux bâton représentant, avec un formidable souci du détail, le passage du Tour de France au col du Montgenèvre en 1952, qui est exposé dans la galerie culturelle du musée des Arts et Traditions populaires à Paris.

Des archives de la mobilité des bergers alpins dans l'espace de la grande transhumance

Pour intéressantes et remarquables qu'elles soient, en Crau, ces représentations sont toutefois marginales, car les inscriptions des bergers sont, en majorité, constituées de toponymes, de patronymes, de dates, gravés dans un style proche de l'écriture ornementale utilisée dans les Alpes pour personnaliser les meubles : des écritures soigneusement exécutées en capitales romaines régulières. Il

16. Mistral (F.), *op. cit.*, p. 134-135.

faut imaginer ces hommes gravant non pas à la sauvette, mais avec maîtrise, patience, minutie, en ayant au préalable tracé un gabarit pour que les lettres aient toutes la même taille. Graver son nom, signer le mur de la bergerie ou du cabanon de son patronyme est un geste d'importance.

Cet ensemble d'inscriptions composé de dates, de noms des bergers et de leurs villages de naissance, tient du marquage d'un espace qui va bien au-delà de la Crau. L'analyse de ce corpus nous permet de dessiner une carte des provenances des bergers (et donc de leurs trajets migratoires) qui recouvre celle du territoire de la transhumance provençale-alpine.

Malgré leur facture récente – XIX^e et XX^e siècles – les gravures et graffiti pastoraux de la Crau nous renvoient aux origines médiévales de la transhumance, en ce qu'ils témoignent de la continuité de la dimension migratoire consubstantielle de l'organisation de la grande transhumance. Ce système, basé sur une complémentarité et un balancement saisonnier entre le haut pays montagnard et les basses terres de Provence, n'aurait pu se développer et prospérer sans la mobilité d'une importante population de bergers alpins qui descendaient en basse Provence pour s'engager et tirer profit de leur savoir-faire berger auprès des propriétaires des troupeaux du pays d'Arles.

La transhumance a généré des formes d'émigration et d'installation qui lui sont spécifiques et que l'on ne saurait confondre avec les autres types de migration. Certains auteurs la tiennent même pour l'origine des phénomènes migratoires saisonniers¹⁷. Au XIII^e siècle, dans l'ouest de l'arc alpin, la transhumance est une affaire de montagnards. Seigneurs, ordres religieux et éleveurs alpins d'abord, amenant leurs bêtes à l'hivernage dans les plaines de Provence et de Lombardie. Puis une transhumance estivale, à la fin du XIV^e siècle, qui voit les troupeaux arlésiens et aixois partir de Provence pour estiver dans les Alpes. Une activité qui s'organise sous l'égide des entrepreneurs de transhumance, des alpins secondés par des bergers montagnards eux aussi, pour acheminer les troupeaux provençaux dans les Alpes. Ainsi, dès le moment où la transhumance se massifie et devient une véritable

entreprise – nécessitant une organisation stricte –, les bergers viennent du haut pays, des Alpes du Sud, de ces montagnes sèches où l'on est spécialisé dans l'élevage du mouton (où l'on se définit comme « gens de moutons ») et où l'on parle l'occitan. C'est à ces bergers spécialisés, aux compétences reconnues et très recherchées¹⁸, que les « capitalistes » ont confié leurs troupeaux ; leur mobilité, leurs savoirs bergers, leur connaissance des itinéraires ont considérablement contribué au développement de la grande transhumance estivale entre Provence et Alpes.

En Crau, les toponymes gravés par les bergers (Bouvante, Saint-Christophe en Oisans, Allos, Guillaumes, Ferrière, San Michele di Prazzo, etc.), noms de leurs villages de naissance, nous ramènent vers la montagne. Et si Jean-François Souberan, qui a alors 20 ans, se contente d'écrire en 1900 qu'il est berger à Arles, nous savons – car il l'a marqué sur une autre bergerie de Crau (Gamadou), deux ans plus tard – qu'il est natif de Rochemolles, un village de montagne (1 600 m) situé près de Bardonnecchia, dans le Piémont, en Italie. Il faut d'ailleurs remarquer que la moitié des gravures et graffiti de la Crau ont été effectués par des bergers d'origine piémontaise¹⁹, de ces vallées proches de la frontière française, liées à la Provence par d'importantes connivences culturelles (dont la pratique de la langue occitane et celle de l'élevage du mouton²⁰).

De l'est à l'ouest, de ces vallées du Piémont (où les troupeaux provençaux estivèrent dès le milieu du XV^e siècle) au Vercors (via le Briançonnais, l'Oisans, le Dévoluy, l'Ubaye, etc.), nous voyons donc se constituer un vaste territoire de circulations migratoires s'inscrivant dans le contexte de l'élevage et de la transhumance des troupeaux d'ovins. C'est bien en cela qu'on peut affirmer que les gravures et graffiti de la Crau attestent l'inscription dans la longue durée (six siècles) des migrations des bergers dans ce large territoire structuré, modelé par les mouvements qui s'y déploient. Ces graffiti sont des traces tangibles des phénomènes de migrations qui constituent ce territoire. Ce sont de précieuses archives de la mobilité des bergers dans l'espace de la transhumance.

17. Blanchard (R.), 1956, *Les Alpes occidentales*, tome 7, essai d'une synthèse, Grenoble, Arthaud.

18. À l'exemple des bergers piémontais dont les services étaient très courus : « Sur le marché à Salon-de-Provence, les grands bergers de la Crau venaient et demandaient : "vous êtes piémontais ?" – parce que il fallait les connaître les bêtes, c'était un autre travail, on vivait dans les bêtes là-haut ! – si on venait de là-haut, alors ils savaient qu'on était bon pour être berger ! » (C. Balbo, né en 1916 en vallée Stura, Piémont. Habite à Salon-de-Provence).

19. Dans les années 20, le géographe Philippe Arbos écrivait que la moitié des bergers qui travaillent en Provence sont d'origine italienne (Arbos (P.), 1922, *La Vie pastorale dans les Alpes françaises*, Paris, A. Colin).

20. Voir Lebaudy (G.), 2000, « Dans les pas des bergers piémontais en Provence », *Le Monde alpin et rhodanien*, 1^{er}-3^e trimestres, pp. 151-174, ainsi que Albera (D.) & Lebaudy (G.), 2001, *La routo, sur les chemins de la transhumance entre les Alpes et la mer*, Cuneo, Primalpe/Ecomuseo della pastorizia (Ponteb Bernardo).

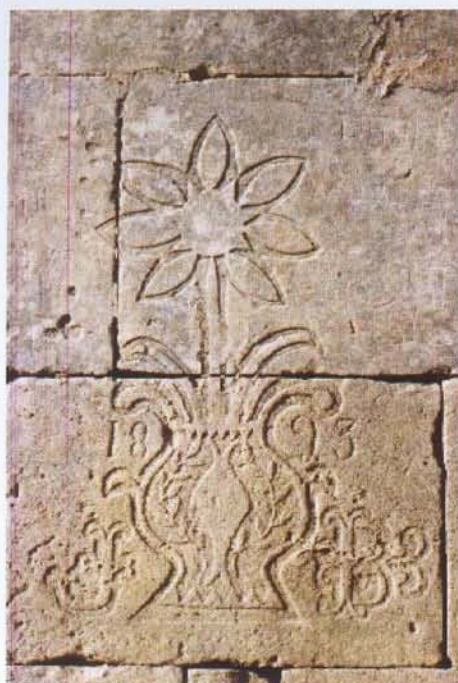


Fig. 3. Gravure de la fleur à la cruche (1893), bergerie de Peau de Meau (Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 3. Engraving of the "jug flower" (1893), sheepfold of Peau de Meau (Saint-Martin-de-Crau).



Fig. 4. Représentation d'un flouca, avec ses floes et son redon de transhumance (mas des Petites-Poulagères, Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 4. Representation of a flouca, with floes and transhumance redon; mas des Petites-Poulagères (Saint-Martin-de-Crau).



Fig. 5. Représentation d'une tête de flouca (avec floe et redon) signée Michel Carnino 1967 (bergerie de Peau de Meau, Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 5. Representation of a flouca's head (with floe and redon) signed from Michel Carnino 1967 (sheepfold of Peau de Meau, Saint-Martin-de-Crau).

Un marquage du temps et de l'espace, une façon de raconter son histoire...

Si cette « manie » du marquage est propre au monde des bergers (qui apposent leur marque sur bêtes et outils afin de signer leur propriété), elle est également une pratique très répandue dans les Alpes où les meubles et les objets en bois de la vie quotidienne étaient décorés (en les gravant ou les sculptant) pour mieux se les approprier ou pour marquer un temps particulier dans le déroulement d'une vie (la date d'un mariage par exemple). En Crau, les gravures pastorales laissent sur le monde la marque visible du « passage » ; elles donnent un caractère durable à une présence qui ne dure souvent que le temps d'une saison : « J'ai marqué toutes les cabanes où je suis allé. Pour marquer le passage que j'avais été là. C'est un souvenir. On le faisait presque tous » (Georges Reinero, né en 1909 à Canosio, vallée Maira, Piémont). Intention de « marquer le passage », manière de signer sa présence et de donner une matérialité au temps passé au travail. Ce marquage induit un rapport à la mémoire ; il pose un

jalon dans le temps et l'espace de sa trajectoire biographique. En effet, chacune de ces inscriptions porte en elle un récit de vie très dense. Graver son patronyme et souvent le nom de son village d'origine, c'est une manière de raconter son histoire – de se la raconter et de la raconter aux autres, à ses pairs. Dans ce petit monde des bergers transhumants où chacun se connaît, les gravures sont des supports de mémoire, elles condensent des trajectoires biographiques et permettent de réactiver le souvenir de telle ou telle présence désormais évanouie. Enfin, pour les bergers, l'acte de graver est aussi une façon aussi de se situer dans l'espace (on dit d'où l'on vient) et dans le temps (on dit quand on est arrivé, car – on y reviendra plus loin – on grave surtout lorsqu'on est jeune berger, lors de son premier séjour en Crau).

« Sur les pierres de Crau, on ne peut pas écrire un roman » (Bernard Cesano, berger du *coussoul* du Grand Carton, né en 1940 en Vallée Maira, Piémont). Le « récit » sera donc toujours d'une grande concision : « Souberan Jean François berger au Gamadou natif de Rochemolles âgé de 22 ans fait le 2 mars 1902 » (bergerie

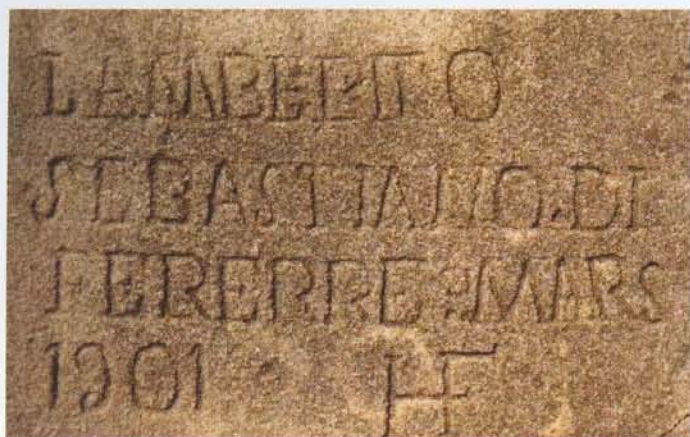


Fig. 6. Gravure du berger d'origine italienne (vallée Stura, Piémont) Sebastiano Lamberto (bergerie du Nouveau Carton, Saint-Martin-de-Crau).

Fig. 6. Engraving of a shepherd with Italian origins (Stura valley, Piémont) Sebastiano Lamberto (sheepfold of Nouveau Carton, Saint-Martin-de-Crau).

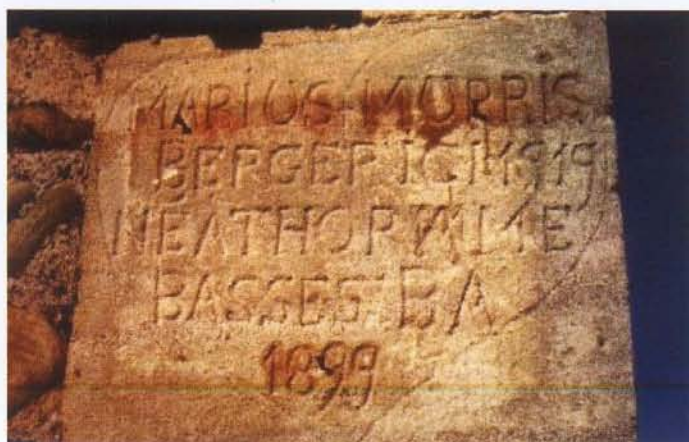


Fig. 7. Gravure du berger Marius Murris, originaire de la vallée du Verdon (Alpes-de-haute-provence), bergerie du Nouveau Carton, Saint-Martin-de-Crau.

Fig. 7. Engraving from the shepherd Marius Murris, native of Verdon valley (Alpes-de-Haute-Provence) on the sheepfold of Nouveau Carton, Saint-Martin-de-Crau.

de Gamadou). Ou encore : « Lamberto Sebastiano di Ferrere²¹ Mars 1901 » (bergerie du Nouveau Carton) (fig. 6). En quelques mots gravés en Crau (« ici », comme le précisent souvent les bergers), ils parlent aussi de « là-bas », de leurs attaches familiales et communautaires. Le berger, avec ce récit dense, réalise une jonction entre deux lieux et deux temps situés aux extrêmes de son parcours biographique, et il résume son trajet migratoire, trajet qui est – à ce moment de son histoire – la grande affaire de sa vie. En parlant des origines alpines des bergers, les gravures et graffiti de la Crau énoncent des parcours composés d'allers-retours : d'émigration vers la Provence, de transhumance vers les Alpes ; ils participent d'un processus collectif d'organisation territoriale.

*La dimension instituante de la gravure : intégrer la *pastriho*, le monde des bergers de Crau*

Si le berger fait la gravure, il est tout aussi juste d'affirmer que la gravure fait le berger. En ce sens que ce marquage participe à la construction identitaire du jeune *pastre* aux premiers temps de son émigration en basse Provence. Il n'est pas rare de trouver la signature d'un même berger sur plusieurs bergeries et ainsi de pouvoir reconstituer son parcours professionnel en Crau. Cependant, s'il est une gravure qui compte, c'est bien la première. Car elle a une

dimension solennelle que les suivantes n'auront pas. La plupart des gravures et graffiti ont en effet été effectués par des hommes jeunes (entre 18 et 20 ans) lors de leur première année dans les coussouls de Crau. Comme le souligne justement Jean-Claude Duclos, c'est l'âge où l'on se voit confier de « réelles responsabilités », où l'on devient « véritablement pastre »²² : « J'avais gravé sur la Grosse du Levant, en 1947. J'avais vingt ans..., c'était la première année que je venais dans la Crau ! Je m'en souviens comme si c'était hier... » (Giuseppe Giavelli, Fos-sur-Mer, né en 1927 en vallée Stura, Piémont). Cette première fois était importante, car elle était un aboutissement et une promesse. Promesse d'ascension sociale qui, au fil du temps, permettait à certains bergers salariés de devenir éleveurs ou homme de confiance (*baile-pastre*) d'un grand propriétaire de troupeau. Aboutissement, car pour ces migrants aux origines alpines, graver leur nom en Crau, l'écrire aux côtés de leurs prédécesseurs, était un moyen d'acquiescer pleinement une identité professionnelle, de signer leur entrée dans le cercle de la société des bergers : la *pastriho* transhumante de Crau-Camargue perçue comme une sorte d'aristocratie du pastoralisme provençal, où l'on trouve les éleveurs les plus riches, les pâturages d'hiver les plus convoités, et les plus gros troupeaux de cette race ovine transhumante par excellence : la mérinos d'Arles qui, pour éleveurs et bergers, surpasse en qualité toutes les autres races et constitue un véritable emblème professionnel.

21. Ferriere : village de la haute vallée Stura (Piémont, Italie).

22. Duclos (J.-C.), 2003, Être berger transhumant, in : collectif, *Bergers de Crau, au-delà de l'image*, Arles, Museon Arlaten, pp. 14-17.

Pour les bergers migrants, l'ancrage socio-professionnel prend le pas sur toute autre forme d'identité. Leur métier leur tient lieu non seulement de boussole, mais il les inscrit dans des réseaux de connaissances qui favorisent leur émigration et leur embauche en basse Provence. Leurs compétences leur servent de carte de travail ; tous parlent le même langage professionnel. Marius Murriss a vingt ans lorsqu'il grave fièrement sur la bergerie du Nouveau Carton : « Marius Murriss Berger ici 1919 né à Thorame Basses BA²³ 1899 » (fig. 7). Avec cette gravure, il célèbre une étape importante dans sa trajectoire professionnelle : être berger en Crau et se voir confier pour la première fois la responsabilité de garder seul un de ces gros troupeaux de « métisses » qui le faisaient rêver lorsqu'il les voyait passer devant chez lui au moment des transhumances²⁴. Parmi nos informateurs, nombreux sont ceux qui avouent avoir « attrapé la passion » en accompagnant durant quelques kilomètres ces troupeaux richement ensonnaillés : « C'est de voir passer ces troupeaux chez moi, à Seyne-les-Alpes, que ça m'a incité à faire le métier de berger. Quand on entendait les sonnettes, on partait à leur rencontre ! On était pas plus grand que ça, mais vite on s'en rend compte qu'on a la passion. Quand vous aimez les bêtes, eh bien après, vous vous engagez là-dedans et vous continuez. Vous allez en faisant comme font les bergers que vous avez vus » (Emile Masse, éleveur en Crau, né en 1922 à Seyne-les-Alpes). En Piémont, les *bailes*-bergers provençaux recrutaient souvent leurs voisins d'alpage, des jeunes hommes qui gardaient le troupeau familial ou communal.

Une fois en Crau, une saison dans les *coussouls* consacre pleinement son homme comme berger. Il s'agit d'une sorte de rite de passage que la gravure vient officialiser, et dont elle laisse une trace pérenne. Cette gravure constitue une preuve durable et publique de l'appartenance à la *pastriho* transhumante de Crau. En quelques mots inscrits dans la pierre, Marius Murriss s'institue donc berger et nous invite à considérer son parcours de l'Alpe à la Crau. Loin d'être un geste gratuit – un simple loisir de berger –, l'acte de graver acquiert une dimension solennelle. La gravure révèle la fierté avec laquelle les bergers considèrent

leur appartenance nouvelle à cette corporation pastorale. C'est ainsi que, sur le mur, le patronyme gravé est souvent accompagné de cette mention : « berger » (« Trocello Pierre Berger ici 1936 », bergerie du Nouveau Carton). « L'honneur du métier de berger est quelque chose qui dépasse l'honneur tout court »²⁵ écrit Elian-Jean Finbert – lui-même ancien transhumant. Être berger, n'est-ce pas un état supérieur de l'homme, une transcendance ? Dans *Le Serpent d'étoiles*, de Jean Giono²⁶, le berger Barberousse se souvenant de ses quinze ans et de sa première transhumance, raconte sa transformation : « Je me regardais au bassin ; je ne connus pas mon visage : de garçon j'étais devenu homme, d'homme j'étais devenu berger... ». Dans l'eau du bassin de la fontaine, il vient de « mirer (son) premier rayon de berger » – ainsi que l'écrit Giono – et il ne se reconnaît pas. Il est devenu autre : berger. Au point que cet état sera désormais indissociable de son identité. Sur le mur de la bergerie, en terre de Crau, la gravure permet au jeune homme, au jeune *pastre*, de considérer sa transformation, de la réaliser... Aux visiteurs qui les lisent sur les bergeries, ces gravures racontent les histoires de ces hommes, de ces émigrants²⁷ venus travailler en Crau après avoir quitté leurs villages et leurs familles.

REMERCIEMENTS

Ce travail est dédié à la mémoire de l'ethnologue Annie-Hélène Dufour (IDEMEC, Aix-en-Provence). Nous remercions les bergers et éleveurs sollicités lors de cette enquête, la Mission du patrimoine ethnologique, le Musée-Conservatoire du patrimoine de Haute-Provence (Salagon), l'ethnologue Georges Ravis-Giordani (IDEMEC, Aix-en-Provence), le Conseil général des Bouches-du-Rhône, Benoit Coutancier (conservateur au Museon Arlaten, Arles) et Françoise David (attachée de conservation au Museon Arlaten, Arles), l'Écomusée de la Crau (Saint-Martin-de-Crau), la Maison de la transhumance (Saint-Martin-de-Crau).

23. BA pour Basses-Alpes, l'ancien nom du département des Alpes-de-Haute-Provence.

24. Thorame se situe dans la haute vallée du Verdon, une des principales voies de pénétration des troupeaux provençaux vers l'Ubaye et le Piémont.

25. Finbert (E.-J.), 1948, *Hautes-Terres*, Paris, Albin Michel.

26. Giono (J.), 1933, *Le Serpent d'étoiles*, Paris, Grasset.

27. Outre des gravures et graffiti tracés par des bergers alpins (français et italiens) on trouve aussi des inscriptions récentes de bergers espagnols et maghrébins. Voir notre inventaire : Lebaudy (G.), 2002, « Marquer notre passage... » : les graffiti pastoraux de la plaine de la Crau, rapport d'enquête pour la Mission du patrimoine ethnologique (ministère de la Culture), Paris, dactylographié, 95 p.

Bibliographie

- ALBERA D. & LEBAUDY G., 2001. *La Routo, sur les chemins de la transhumance entre les Alpes et la mer*, Primalpe/Ecomuseo della pastorizia, Cuneo, Ponteb Bernardo.
- AMALBERT M. & ORANGE A., 1924. *Le Mérinos d'Arles*, Antibes, F. Genre & C^{ie}.
- ARBOS P., 1922. *La Vie pastorale dans les Alpes françaises*, A. Colin, Paris.
- BADAN O., BRUN J.-P., CONGÈS G., 1996. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia*, 52 : 263-310.
- BLANCHARD R., 1956. *Les Alpes occidentales*, tome 7, Essai d'une synthèse, Arthaud, Grenoble.
- CAMPORRESI P., 1989. *L'Officine des sens*, Hachette, Paris.
- DUCLOS J.-C., 2003. Être berger transhumant. In : Collectif, *Bergers de Crau, au-delà de l'image*. Museon Arlaten, Arles : 14-17.
- FABRE P., 1997. *Hommes de la Crau, des coussouls aux alpages*, Ed. Cheminements, Thoard.
- FABRE P. & LEBAUDY G., 2004. La mémoire longue d'un métissage : la « métisse » ou la race ovine mérinos d'Arles, *Anthropozoologica* (sous presse).
- FINBERT E.-J., 1948. *Hautes-Terres*, Albin Michel, Paris.
- GIONO J., 1933. *Le Serpent d'étoiles*, Grasset, Paris.
- GIONO J., 1993. *Provence*. Gallimard, Paris.
- JOURDE P., 1991. *Géographies imaginaires*, José Corti, Paris.
- LAMBLARD J.-M., 1987. *L'Uiard*. Fédérop, Mussidan.
- LEBAUDY G., 2000. Dans les pas des bergers piémontais en Provence, *Le Monde alpin et rhodanien*, 1^{er}-3^e trimestres : 151-174.
- LEBAUDY G., 2002. « Marquer notre passage... » : les graffiti pastoraux de la plaine de la Crau (inventaire analytique), Mission du patrimoine ethnologique (ministère de la Culture), dactylographié, Paris : 95 p.
- LEBAUDY G., 2003. Cabanéjer : cabanes, cabanons, maisons des bergers transhumants de la Crau, Rapport d'enquête pour le Museon Arlaten, dactylographié, Arles : 42 p.
- MAGNARDI N., 1996. Approche ethnographique de la vie des bergers de Tende au XIX^e siècle et relation de leurs écritures rupestres dans la région du mont Bego (Alpes-Maritimes), thèse de doctorat d'ethnologie, université de Nice.
- MARTEL P., 1994. Les gravures de l'Ubaye. Regards sur un patrimoine historique peu connu, In : Duclos J.-C. & Pitte A. (dir.), *L'Homme et le mouton dans l'espace de la transhumance*. Glénat, Grenoble.
- MISTRAL F., 1944. (1^{re} éd. 1859), *Mireille*, Librairie A. Lemerre, Paris.
- PELEN J.-N., 1985. Le pays d'Arles : sentiments d'appartenance et représentations de l'identité. *Terrain*, 5 : 37-45.

Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du *coussous* après abandon

Historical cultivation in the Crau: the potential of characteristic coussous species to re-establish after abandonment

Christine Römermann¹, Markus Bernhardt², Thierry Dutoit³, Peter Poschlod¹, Christiane Rolando⁴

1. University of Regensburg, Institute of Botany, D-93040 Regensburg, Germany

2. Technical University München, Weihenstephan Centre of Food and Life Science, Department of Ecology, Geobotany, Am Hochanger 13, D- 85354 Freising, Germany

3. Université d'Avignon, UMR INRA-UAPV 406, Ecologie des invertébrés, site Agroparc, domaine Saint-Paul, 84914 Avignon, France

4. Université d'Aix-Marseille III, UMR-CNRS 6116, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie,

FST Saint-Jérôme, Case 461, 13397 Marseille Cedex 20, France

Auteur pour la correspondance : christine.roemermann@biologie.uni-regensburg.de

Résumé

En Europe, les paysages actuels ont été en grande partie influencés par les activités humaines. Ainsi, pour les paysages de pelouses sèches, l'intensification des pratiques agricoles a entraîné une perte considérable et une fragmentation importante des habitats. Dans la plaine de Crau, de grandes zones de la steppe semi-naturelle (*coussous*) ont été transformées en surfaces cultivées, industrielles et militaires durant le XX^e siècle. Cependant, dans les années 80, la plupart des cultures de céréales et de melons ont été abandonnées au profit d'un retour au pâturage ovin. Le présent travail a pour objectif de rechercher, d'une part, les effets des cultures de melons et de céréales anciennes sur la végétation steppique et, d'autre part, les potentialités de ré-établissement dans les friches des espèces steppiques les plus caractéristiques. Dans quatre sites du centre de la Crau, la végétation a été échantillonnée dans différents types de parcelles (*coussous*, friches melonnières et céréalières) par la méthode des quadrats. Des échantillons de sol ont également été prélevés et analysés. Pour un site, la banque de graines a été étudiée. En liaison avec la viabilité de la banque de graines dans le sol, les traits biologiques relatifs à la dormance ont été examinés pour 26 espèces caractéristiques de la steppe. Quelques décennies après l'abandon cultural, la végétation des *coussous*, friches melonnières et céréalières est très différente. Suite à l'épandage d'engrais et à des labours profonds, les friches melonnières et céréalières possèdent des teneurs supérieures en éléments minéraux (N, P₂O₅, K₂O, CaO). La banque de graines du *coussous* est dominée par des espèces à viabilité transitoire (< 1 an) tandis que la banque de graines des friches post-culturelles est dominée par les graines à viabilité permanente (> 5 ans)

d'espèces rudérales. Les tests de germination confirment l'absence de dormance pour la plupart des espèces du *coussous*. Le ré-établissement des espèces du *coussous* dans les champs abandonnés semble ralenti par des changements dans les conditions abiotiques. La plupart des espèces du *coussous* ne possèdent pas de banque de graines, et donc, ces espèces ne peuvent pas survivre à des périodes de cultures. Les processus de dissémination des espèces entre les *coussous* et les champs anciennement cultivés apparaissent également comme un facteur limitant. Pour des études futures, des listes complètes d'espèces des friches et des *coussous* sont fournies en annexes.

Mots-clés

Brachypodium retusum, cultures melonnières et céréalières, successions végétales secondaires, banque de graines, dormance des graines.

Abstract

In Europe, the present landscape has been mainly influenced by human activities. Especially for dry semi-natural grasslands, agricultural intensification led to a considerable habitat loss and fragmentation. In the Crau, large parts of the former 60,000 ha semi-natural steppe vegetation (*coussous*) have been transformed into arable, industrial and military land during the 20th century. However, in the 1980s, most of the cereal and melon fields have been abandoned and sheep grazing has been reintroduced. The current study investigates the effects of historical melon and cereal cultivation on the steppe vegetation and the potential of characteristic *coussous* species to re-establish after abandonment.

At four sites of central Crau, vegetation sampling has been carried out on the different vegetation types (coussous, melon and cereal fallows) using the frequency method. Soil samples were taken and analysed. At one site, seed bank studies were performed. As related to seed bank persistence, dormancy traits were examined for 26 characteristic steppe species.

Decades after abandonment, the vegetation of coussous, abandoned cereal and abandoned melon fields are still very different from each other. Due to former fertiliser application, ex-cultivated cereal and melon fields still showed enhanced nutrient levels (N, P, K, Ca, pH). The seed bank of the coussous is dominated by transient species while abandoned field seed banks are dominated by persistent seeds of ruderal species. The germination studies confirmed the absence of dormancy mechanisms for seeds of most coussous species.

The successful reestablishment of coussous species in abandoned fields seemed to be hampered by still modified abiotic conditions. More, most coussous species do not build up a persistent soil seed bank and can, therefore, not survive cultivation periods. Species dispersal between coussous and adjacent ex-cultivated fields appeared to be a limiting factor, too.

For following studies complete species lists of ex-cultivated fields and the coussous are provided.

Key-words

Brachypodium retusum, melon cultivation, cereal cultivation, succession, seed bank, seed dormancy.

Abridged version

In Europe, the present landscape has been mainly influenced by human activities. Especially for dry semi-natural grasslands, agricultural intensification led to a considerable habitat loss and fragmentation. In the Crau, large parts of the former 60,000 ha semi-natural steppe vegetation (called locally "coussous") have been transformed into arable, industrial and military land during the 20th century.

Between 1950 and 1960 relatively moderate cereal cultivation took place. Melon cultivation (1967 until now) was more intensive as it destroyed the water-impermeable layer in the soil by deep ploughing, simplifying irrigation afterwards. At most sites, cultivation stopped around 1990 because of melon overproduction, non-profitable cultivation and hard working conditions. On abandoned fields, sheep grazing has been reintroduced immediately.

The current study investigated the effects of historical melon and cereal cultivation on the steppe vegetation and the potential of characteristic coussous species to re-establish after abandonment.

At four sites of central dry Crau (fig. 1), vegetation sampling has been carried out on three different vegetation types (coussous, ex-cultivated melon and ex-cultivated cereal fields) using the frequency method. For soil analyses, five replicate soil samples were taken per site and analysed (C, N, C:N, P₂O₅, CaO, MgO, K₂O, organic matter, pH, % clay, % fine silt, % coarse silt, % fine sand, % coarse sand; Baize, 2000).

At one coussous, one ex-cultivated cereal field and one ex-cultivated melon field at the site of Peau de Meau, seed bank studies were performed: per land-use type, 10 replicate soil cores (4 cm in diameter) of 20 cm depths were taken and subdivided into two samples (0-10 cm, 10-20 cm) to make predictions about seed bank persistence. The sub-samples were pooled respectively to one sample each of 1.26 litres per replicate and depth. The samples were cultivated following the seedling emergence method according to ter Heerdt et al. (1997) for in total 6 months in the greenhouse; emerged seedlings were identified and removed. As related to seed longevity in the soil, the germination physiology was examined for 26 characteristic steppe species. For following studies complete species lists of ex-cultivated fields and the coussous are provided.

The vegetation of coussous, abandoned cereal and abandoned melon fields was very different to each other. While *Brachypodium retusum* and *Linum strictum* are characteristic for the undisturbed steppe community, *Lobularia maritima* and *Bromus madritiensis* are typical species of ex-cultivated melon fields. Dominant species of the ex-cultivated cereal plots are *Aegilops ovata* and *Trifolium subterraneum*. The DCA (fig. 4) revealed a gradient between the three land-use types: the ex-cultivated melon fields were very different to the coussous vegetation. The ex-cultivated cereal fields took a kind of intermediate position between the coussous and the ex-cultivated melon fields.

The soil of the ex-cultivated cereal and melon plots still showed enhanced nutrient conditions (P, K, pH), and changes in the physi-

cal soil conditions (% clay, % fine sand, % coarse sand content) in comparison to the coussous. The seed bank of the steppe community was very small and was mainly dominated by transient species (e.g. *Gastridium ventricosum*). In contrast, the seed bank of the ex-cultivated melon field was very large and dominated by ruderal and former arable weed species (e.g. *Portulaca oleracea*, *Lobularia maritima*). Species richness was very low. The ex-cultivated cereal field seed bank showed the highest species number and intermediate seed numbers; ruderal, ancient weed species and target species co-occurred. The germination studies confirmed the absence of dormancy mechanisms for seeds of most coussous species. The results of the current study suggest that former arable cultivation lead to a considerable change in soil chemistry and composition resulting in a very different vegetation composition of the ex-cultivated fields, which is today, decades since abandonment and reintroduction of grazing still visible. Not only the established vegetation but also the species composition of the actual seed bank has been mainly influenced by historical cultivation.

The succession gradient in species composition between ex-cultivated melon fields, ex-cultivated cereal fields and coussous was mainly determined by time since abandonment, duration of land-use, soil fertility (mainly phosphorous, potassium and pH) and soil structure (PCA, fig. 6). Soils under previously cultivated lands had elevated contents in phosphorous and potassium which are associated with ancient fertilizer application. Higher pH results from former liming (Clarke, 1997) or, in the case of melon cultivation, from the destruction of the chalky impermeable conglomerate (locally called "taparas"; Masip, 1991; Borck, 1998). In percentage stone

cover and proportions of fine soil materials, ex-cultivated melon and cereal fields had different values due to different cultivation practices: soil labour was more intensive at melon cultivation (Khalifa, 1987; Masip, 1991). The successful reestablishment of coussous species in abandoned fields seems to be hampered by still modified abiotic conditions. Species dispersal between coussous and adjacent ex-cultivated fields and successful establishment of target species in ex-cultivated fields appeared to be a limiting factor, too.

Most coussous species do not build up a persistent soil seed bank and can, therefore, not survive cultivation periods. The seed banks of the ex-cultivated fields are still dominated by ancient arable weed species. Seeds of most coussous species have been lost due to the effects of deep ploughing regimes. The mainly transient seed bank got depleted and only very few and ubiquitous species target species have persisted. At the same time as seed densities of the target species declined in response to disturbance, pesticide application and increased fertility that of arable weed species (ruderals) increased (Akinola et al., 1998).

It can be suggested, that traditional sheep grazing has to be maintained as it links up abandoned fields and the coussous and provides favourable germination/ establishment conditions. Any other kind of disturbance should be prevented. It is achievable that great parts of the steppe which are at present still cultivated become abandoned. Though, as shown for cereal and melon fallows, their complete restoration seems unattainable, they could act as ecological corridors connecting coussous remnants; cultivated areas, especially the widespread peach plantations only function as barriers between the last parts of undisturbed steppe.

INTRODUCTION

Depuis quelques décennies, l'intensification des pratiques agricoles a entraîné des modifications et une régression considérable des formations végétales semi-naturelles (Hodgson & Grime, 1990 ; Poschlod *et al.*, 1996 ; Fischer & Stöcklin, 1997). De nombreuses étendues de pelouses et de prairies ont disparu ou sont actuellement fragmentées et seules quelques petites surfaces isolées persistent dans des matrices paysagères impropres à la dissémination des espèces les plus caractéristiques. Dans ces paysages fragmentés, la restauration écologique d'anciennes friches culturelles, jadis cultivées en lieu et place de pelouses, pourrait jouer un rôle important car elle agrandirait les surfaces de pelouses actuelles et en connecterait les fragments relictuels. La restauration écologique dépend des conditions abiotiques (fertilité du sol) et biotiques des friches post-culturelles (modification des interactions de compétition ; Saunders *et al.*, 1991) ainsi que des aptitudes à la dispersion spatiale et temporelle des espèces caractéristiques de la communauté de référence (Poschlod *et al.*, 1998).

Dans le nord-ouest de l'Europe, les effets à court terme (Austrheim & Eriksson, 2001) et long terme (Cornish, 1954 ; Wells *et al.*, 1976) de phases culturelles sur la végétation des pelouses calcaires ont été clairement identifiés. Les anciennes parcelles cultivées ont une richesse spécifique plus faible et des cortèges floristiques différents en comparaison de pelouses calcaires adjacentes. Les adventices peuvent persister très longtemps dans la végétation de surface et la végétation potentielle (banque de graines), et peuvent donc être utilisés comme indicateurs biologiques des utilisations agricoles passées (Dutoit, 1997 ; Poschlod & WallisDeVries, 2002 ; Dutoit *et al.*, 2003). Cependant, les labours n'affectent pas seulement la richesse spécifique et la composition floristique, mais aussi la direction prise par la succession végétale secondaire (Gibson & Brown, 1991). Ce phénomène est relié à l'accroissement de la fertilité dans les parcelles anciennement cultivées du fait des applications anciennes de fertilisants durant la période de culture (Gough & Marrs, 1990) et de la présence d'espèces rudérales (*sensu* Grime, 1979) qui sont connues pour posséder des graines à forte longévité dans le sol (Graham & Hutchings, 1988ab ; Dutoit & Alard, 1995 ; Dutoit *et al.*, 2003). Cependant, les graines de la communauté végétale de référence peuvent aussi survivre en profondeur lors de la période de culture, à condition que les labours ne soient pas trop profonds (Bekker *et al.*, 1997). Il est donc très important qu'une telle « mémoire séminale » de la végétation existe (Bakker *et al.*, 2000), car

elle peut constituer une source de propagules pour la restauration des friches post-culturelles (Kalamees & Zobel, 1997 ; Willems & Bik, 1998). Cependant, la majorité des espèces typiques des pelouses ne forment pas une banque de graines permanente (Thompson & Grime, 1979 ; Graham & Hutchings, 1988ab ; Milberg, 1992 ; Poschlod *et al.*, 1995). Ces espèces ne peuvent donc pas survivre à une période de culture. Du fait du caractère transitoire de la banque de graines des pelouses sèches, leur capacité de restauration à partir du stock semencier est très faible (Graham & Hutchings, 1988ab ; Dutoit & Alard, 1995). Le succès du rétablissement des espèces typiques va donc dépendre des rôles de dispersion de certains vecteurs, comme le pâturage ovin itinérant (Marshall & Hopkinson, 1990 ; Bonn & Poschlod, 1998 ; Bakker & Berendse, 1999), car les capacités propres de dissémination de ces espèces dans l'espace sont très faibles (Hutchings & Booth, 1996 ; Kollmann & Poschlod, 1997 ; Poschlod & Bonn, 1998). L'introduction du pâturage pourrait également influencer positivement la dynamique de la végétation en limitant la compétition entre les espèces tolérantes aux stress de l'écosystème de référence et les espèces rudérales qui peuvent être d'anciennes adventices (Gibson & Brown, 1991). Ceci est particulièrement vrai pour ces écosystèmes où les communautés végétales ont été en grande partie déterminées par le pâturage ovin depuis des siècles.

Si les pratiques agricoles anciennes ont affecté la composition et la structure des formations herbacées sèches des paysages du bassin méditerranéen (Grove & Rackham, 2001), les effets des phases culturelles passées sur la végétation actuelle ont cependant reçu peu d'attention dans cette région en comparaison du nord-ouest de l'Europe (Austrheim & Olsson, 1999). Les espaces anciennement cultivés sont en effet quelquefois difficiles à repérer car ils sont masqués par les effets d'un grand nombre d'incendies, lesquels ont homogénéisé les successions végétales secondaires qui se mettent en place après abandon cultural ou pastoral (Trabaud & Galtie, 1996).

Dans la plaine de Crau, pâturée par des ovins depuis plus de 2000 ans (Rinschede, 1979 ; Badan *et al.*, 1995 ; Fabre, 1998) ; la destruction de la végétation a démarré au XVI^e siècle quand des systèmes d'irrigation ont été construits dans le nord de la plaine pour transformer la végétation des pelouses sèches en prairies de fauche intensives (foin de Crau). Au début du XX^e siècle, de grandes parties de pelouses sèches semi-naturelles (appelées localement « coussous » ou « coussouls ») ont été également transformées en zones cultivables (céréales, cucurbitacées, solanacées), industrielles ou militaires. Ces activités ont fragmenté les 60 000 ha de végétation steppique préexis-

tante (Étienne *et al.*, 1998). Après abandon de la plupart des zones de cultures dans les années 80, le système de pâturage ovin traditionnel a été remis en place.

Les objectifs de cette étude seront donc d'évaluer d'abord les impacts des cultures anciennes sur la végétation actuelle, la banque de graine (richesse spécifique, composition floristique, équitabilité), les facteurs biotiques, abiotiques, et ensuite les capacités de ré-établissement des espèces de référence dans les friches post-culturelles.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Zone d'étude

L'étude a été réalisée dans la plaine de Crau, dernière steppe xérique de France (Devaux *et al.*, 1983). Cette plaine correspond à un ancien delta qui s'est mis en place suite à plusieurs changements du lit de la Durance entre 650 000 et 12 000 ans BP (Devaux *et al.*, 1983). La sécheresse de l'écosystème est induite par le climat méditerranéen (température moyenne annuelle 14,5 °C, précipitations annuelles 500-600 mm, mais en dehors de la période de végétation, Cherel, 1988). Un poudingue imperméable (appelé localement *taparas*) est présent dans le sol à 40-60 cm de profondeur. Il contribue à la sécheresse édaphique en rendant la nappe phréatique inaccessible aux racines des végétaux.

La végétation steppique de la plaine de Crau est dominée par des poacées, tel *Brachypodium retusum* (Loisel *et al.*, 1990). Cette végétation a également été influencée par le pâturage ovin qui aurait été introduit par les Romains dès le début du 1^{er} siècle av. J.-C. (Badan *et al.*, 1995 ; Fabre, 1998 ; voir Leveau, ce volume ; Lebaudy, ce volume) et dont la pratique s'est maintenue jusqu'à nos jours.

Trajectoires historiques des cultures

Entre 1950 et 1966 des cultures de céréales extensives (pas de labours profonds, peu de fertilisation) ont été réalisées pour fournir des herbes de printemps aux troupeaux. Ensuite, des cultures de cucurbitacées, notamment de melons, ont commencé en 1965 pour se terminer au milieu des années 80. Ces cultures étaient plus intensives car des labours profonds ont raclé le poudingue (Borck, 1998) et de grandes quantités de fertilisants ont été répandues (Le Glor, 1956). Avant 1975, des cultures de plein champ étaient réalisées sous chenilles (petits

tunnels de plastiques de 1,7m de largeur pour 0,7 m de hauteur). Ensuite les cultures de melons ont été menées sous abris dans des grands tunnels de plastique de 8m de large et de 3 m de haut. Cette organisation parcellaire des cultures a laissé des chemins au bout des parcelles ou entre les grands tunnels pour le passage des machines agricoles (Borrey, 1965). Une surface considérable de coussous a été altérée au cours de la période de production de melons. Les cultures devaient être déplacées tous les ans à la place de champs de céréales ou de la végétation steppique préexistante (Meyer, 1983), car les melons, jusqu'à l'apparition de variétés résistantes en 1975, étaient parasités par un champignon (*Fusarium oxysporum* F. sp. *melonis*).

Cependant, dans la majeure partie de la zone d'étude, ces cultures ont été abandonnées au milieu des années 80 suite à l'apparition de nouvelles variétés résistantes (melons charentais), d'une surproduction et de conditions difficiles de vie en Crau dues à l'absence de structures d'exploitation en dur. Sur les champs abandonnés, des cultures de céréales et de luzerne ont d'abord été mises en place afin d'alimenter les troupeaux au printemps et de récupérer une partie de la fumure, puis ces cultures sèches ont été à leur tour abandonnées au profit du seul pâturage ovin des friches.

Sites d'étude

Dans le centre de la Crau, sur quatre sites différents, trois friches melonnières, trois friches céréalières et trois parcelles de végétation steppique non perturbée ont été choisies (fig. 1). Avec l'aide d'enquêtes agronomiques et de campagnes de photos aériennes (1947-1998, avec des lacunes), les trajectoires agricoles des différentes parcelles ont été identifiées le plus précisément possible (tableau 1, fig. 2 et 3).

Échantillonnage de la végétation et du sol

Les analyses de sols et les suivis de végétation ont été réalisés dans le centre des parcelles étudiées afin d'éviter des effets de lisières (Buisson & Dutoit, 2004 ; Buisson *et al.*, ce volume ; Fadda *et al.*, ce volume). Pour les suivis de végétation, des quadrats de 400 m² (20 x 20 m) ont été matérialisés, puis 10 quadrats de 2 x 2 m, divisés en 25 sous-quadrats de 0,16 m² ont été disposés au hasard dans cet espace. La végétation a été relevée en présence-absence (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974). Le pourcentage de recouvrement de la végétation, des galets et du sol nu a également été noté dans les quadrats de 2 x 2 m.

Pour les analyses de sol, cinq répliquats de 200 g ont été prélevés par parcelle entre 0 et 20 cm de profondeur. Après séchage et tamisage (200 µm), des analyses des éléments chimiques (C, N, P₂O₅, CaO, MgO, K₂O, O.M., C/N, pH) ont été réalisées au sein du laboratoire d'analyse des sols de l'INRA (Institut national de la recherche agronomique) à Cambrai, selon les méthodes préconisées par Baize (2000). Au niveau de la texture, les pourcentages d'argiles (< 0,002 mm), de limons fins (0,002-0,02 mm), limons grossiers (0,02-0,05 mm), sables fins (0,05-0,2 mm) et sables grossiers (0,2-2 mm) ont été mesurés grâce à la méthode de la pipette de Robinson (Baize, 2000).

Échantillonnage de la banque de graines et analyses

Sur le site de Peau de Meau (fig. 1), les banques de graines du coussous (PC), d'une friche céréalière (PFc1) et d'une friche melonnière (PM) ont été échantillonnées en avril 2001 avant l'apport de graines fraîches et après la stratification naturelle des graines dormantes pendant l'hiver (échantillonnage de la banque de graines

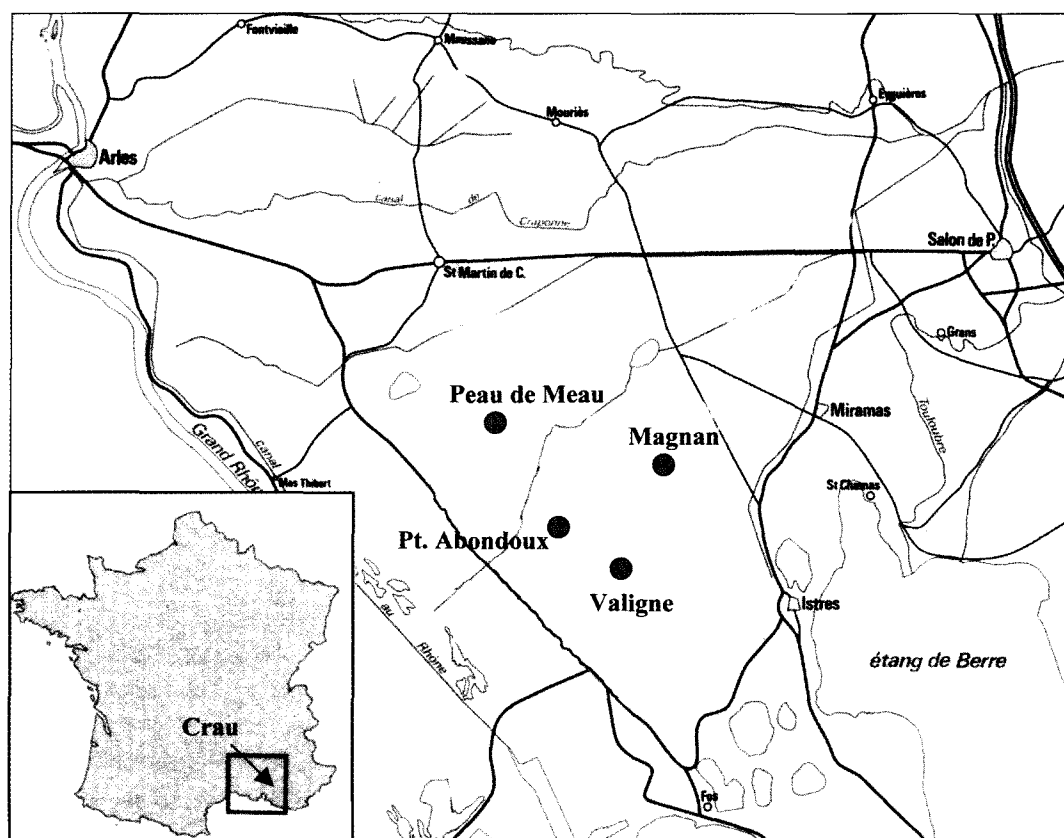
permanente et persistante et/ou semi-permanente selon Thompson *et al.*, 1997).

Par parcelle, 10 répliquats d'une carotte de 4 cm de diamètre pour 20 cm de profondeur ont été prélevés et divisés en deux sous-échantillons de 0-10 cm et 10-20 cm pour établir des prédictions de la viabilité des graines (Bakker *et al.*, 1996). Les sous-échantillons ont été respectivement regroupés en un seul échantillon de 1 256 cm³ (1,26 litres) par répliquat et par profondeur.

Pour la germination de la banque de graines, la « méthode d'émergence des graines » (Ter Heerdt *et al.*, 1997) a été choisie pour identifier et quantifier les graines pouvant germer à partir de la banque de graines du sol. Les échantillons de sol ont été concentrés lors d'un tamisage sous colonne d'eau entre des tamis de 2 mm et 200 µm pour réduire leur volume et leur teneur en argiles. Le sol concentré a été étalé en une très fine couche (0,5 cm) dans des terrines de semis remplies d'une couche de 2 cm de vermiculite, surmontée d'une compresse médicale stérile pour pouvoir récupérer les échantillons et éviter l'enfoncement des graines dans la vermiculite. Les terrines de semis sont ensuite couvertes d'un voile de forçage pour accélérer la germination et éviter des conta-

Fig. 1. Carte de la Crau (d'après Devaux et al., 1983, modifiée). Les sites d'étude (Peau de Meau, Magnan, Petit Abondoux, Valigne) sont figurés.

Fig. 1. Map of the Crau (according to Devaux et al., 1983, modified). Study sites (Peau de Meau, Magnan, Petit Abondoux, Valigne) are marked.



minations par des apports de graines extérieurs. Toutes les soucoupes des terrines sont remplies en permanence avec de l'eau. Les germinations sont identifiées grâce aux flores de Muller (1978) et Marmarot *et al.* (1997). Elles sont comptées chaque semaine et retirées pour éviter des compétitions entre plantules. Les plantules non identifiées sont mises en culture dans des pots pour une identification ultérieure. Après trois mois de culture en serre, les échantillons sont stratifiés pendant six semaines à 5 °C. Ces échantillons sont ensuite de nouveau cultivés pendant trois mois selon le même protocole.

Caractéristiques des dormances

La physiologie de la germination des espèces caractéristiques du coussous, de la friche céréalière et de la friche melonnière est examinée pour déduire la viabilité de leurs graines dans le sol. Il est supposé que les graines qui germent à l'obscurité ne peuvent posséder une banque de graines viables sur le long terme car elles pourraient germer dans les couches profondes du sol (Grime, 1979). Les graines ont été soumises à trois traitements différents : lumière ; lumière avec stratification par le froid ; obscurité avec stratification par le froid. 25 graines de chaque espèce ont été placées sur deux papiers filtres dans des boîtes de Pétri de 90 mm de diamètre (trois répliquats par traitement). Les boîtes de Pétri ont été arrosées avec de l'eau distillée et fermées avec du film de laboratoire « Parafilm ».

Pour les traitements incluant une stratification, les boîtes de Pétri ont été placées dans une chambre noire à 5 °C pendant six semaines (pour le traitement à l'obscurité, dans une boîte opaque). Les boîtes de Pétri de tous les autres traitements ont été placées dans une chambre de culture (régime de température : 22°/14 °C et pour les traitements avec la lumière : régime de lumière de 14h/10h). Les germinations sont ensuite comptées et retirées chaque semaine (pour le traitement à l'obscurité avec une lumière verte de faible intensité, Grime *et al.*, 1981). L'expérience a continué jusqu'à ce qu'aucune germination ne soit constatée après 14 jours consécutifs par espèce et par traitement. La viabilité des graines restantes a été testée en pressant les graines avec une aiguille pour savoir si l'embryon était ferme (Bakker *et al.*, 1996).

Analyses des données

Tous les paramètres des différents types de végétation (friches céréalières et melonnières, végétation steppique non perturbée = *coussous*) ont été statistiquement comparés.

Végétation et analyses de sol

Une analyse des correspondances détendancées (ACD) a été réalisée sur le tableau des relevés de végétation (136 espèces x 90 relevés) (PC- ORD 4.0 ; McCune & Mefford, 1999). La richesse spécifique et l'équitabilité ont été calculées (Mühlenberg, 1993). Ces paramètres, le recouvrement de la végétation, des galets, du sol nu, les teneurs minérales et les fractions granulométriques ont été comparés séparément en utilisant des tests univariés. Afin d'identifier des différences entre les types de végétation au niveau des paramètres pris en compte, des tests de comparaison des moyennes ont été utilisés. Les données ayant une distribution normale et satisfaisant au critère d'homoscadité ont été analysées par des ANOVA à un facteur suivi de tests *a posteriori* suivant la méthode LSD (Least Significant Difference). Pour les autres variables, des tests non-paramétriques ont été préférés, les groupes ont été comparés par le test H de Kruskal-Wallis avec des tests *a posteriori* U de Mann-Whitney. Pour toutes les analyses statistiques, le logiciel SPSS Inc. (Release 10.0) pour Microsoft Windows a été utilisé.

Corrélation entre végétation et variables abiotiques

Une analyse en composantes principales (ACP) a également été réalisée pour révéler les facteurs qui influencent la composition spécifique des différentes parcelles (9 relevés x 15 variables environnementales). Les données sur la végétation constituent la matrice principale; la seconde matrice standardisée contient les variables chimiques du sol, les différentes fractions granulométriques, les recouvrements de la végétation, des galets et du sol nu, le temps écoulé depuis l'abandon, la période de culture, le type de culture (céréales, melons, aucune) et le type de culture pour les melons (petits ou grands tunnels).

Analyse de la banque de graines

Le nombre total d'espèces et de graines a été compté pour chaque parcelle. Le nombre moyen d'espèces par échantillon, de graines par espèce et de graines par échantillon (126 cm²) a été calculé et comparé statistiquement. Pour les différentes profondeurs (0-10 cm et 10-20 cm) et pour l'ensemble (0-20 cm), le nombre de graines par échantillon a été extrapolé pour 1 m² et comparé. Pour toutes ces comparaisons, la même méthode d'analyse a été appliquée comme décrite précédemment grâce à l'utilisation du logiciel SPSS 10.0. L'équitabilité a également été calculée pour chaque parcelle.

Fig. 2. Photographies aériennes du site de peau de Meau. L'histoire agricole des friches céréalières PFc1 et PFc2 et d'une friche melonnière PM est présentée.

Fig. 2. Aerial photographs of the site of Peau de Meau. The cultivation history of cereal fallows PFc1 and PFc2 and the melon fallow PM is presented.

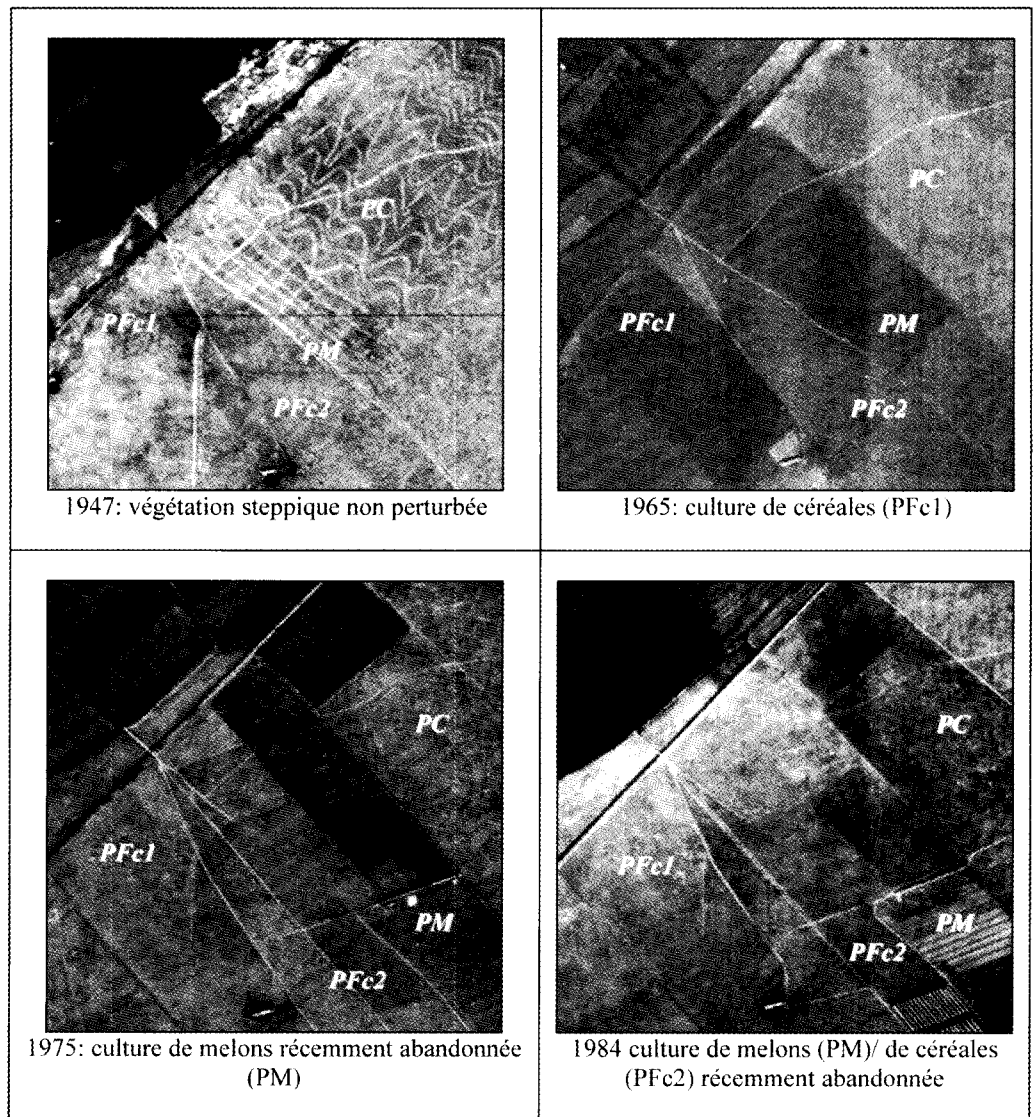


Tableau 1. Histoire culturale des sites échantillonnés dans le centre de la Crau.
Table 1. Cultivation history of the sampled sites of Central Crau.

Sites d'étude	Parcelles échantillonnées	Codes	Types de culture	Périodes de culture
Magnan	Coussous	MC	—	—
	Friches melonnières	MM	Melons	1993-1998
Valigne	Coussous	VC	—	—
	Friches melonnières	VM	Melons	1978-1984
Peau de Meau	Coussous	PC	—	—
	Friches melonnières	PM	Melons Céréales Melons	1967 1968 1984
	Friches céréalières	PFc1	Céréales	1960-1966
	Friches céréalières	PFc2	Melons Céréales	1974 1975
Petit Abondoux	Friches céréalières	AFc	Céréales Melons	1979 1984

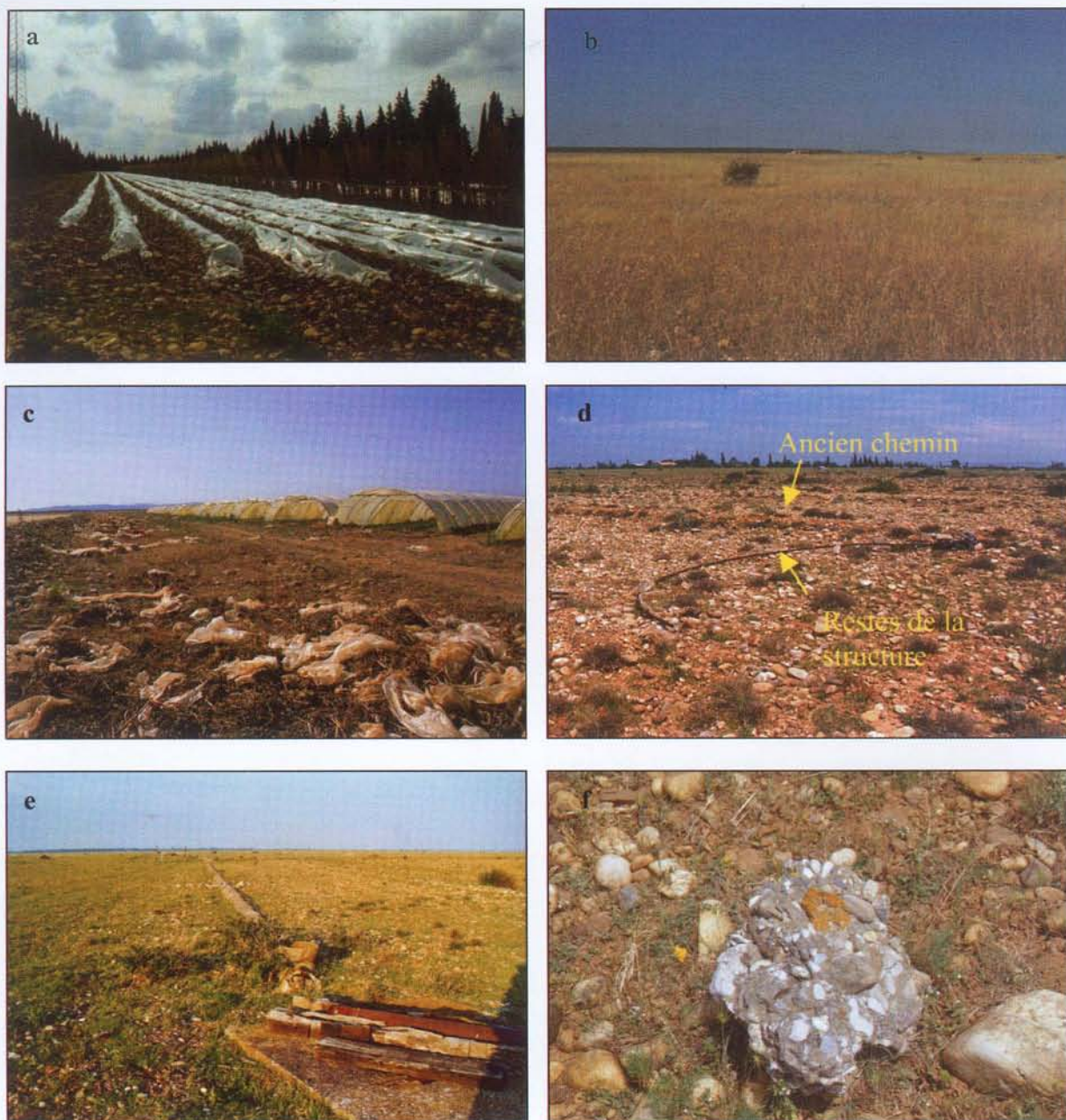


Fig. 3. Cultures de melons dans la Crau. A l'origine, les cultures de melons étaient réalisées en plein champ sous de petits tunnels (chenilles) (a). Ensuite, ces cultures ont été menées sous des grands tunnels entrecoupés de chemins pour le passage des machines agricoles (c).

Les cultures de melons intensives impliquent des labours profonds et des systèmes d'irrigation.

- Cultures de melons sous chenilles dans la zone de Faisse, nord-est de la Crau (1988). (Photo : G. Cheylan, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence).
- Ex-cultivée melon field resulting from melon cultivation under small tunnels. Peau de Meau, 2002. Temps écoulé depuis l'abandon culturel : 17 ans. (Photo M. Bernhardt)
- Cultures de melons sous grands tunnels à côté du coussous de Calissane (1991). (Photo: G. Cheylan, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence).
- Friche melonnière issue d'une culture sous grands tunnels à Gamadou 2002. Temps écoulé depuis l'abandon culturel : 5 ans (Photo: C.Römermann).
- Reliques du système d'irrigation des cultures de melons à Peau de Meau, 2001. (Photo: C. Römermann).
- Morceau de poudingue « Taparas » – substrat imperméable, amené à la surface du sol du fait des labours profonds pratiqués aux durant les phases de culture. (Photo: C. Römermann).

Figure 3 Melon cultivation in the Crau. In former times, melon cultivation included the whole field under small plastic tunnels (a).

Later on, large plastic tunnels were used, leaving track ways for machines between them (c).

Intensive melon cultivation included deep ploughing and expanded irrigation.

- Melon cultivation under small tunnels in the area of Faisse, northern Crau (1988). (Photo: G. Cheylan, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence).
- Ex-cultivated melon field resulting from melon cultivation under small tunnels. Peau de Meau, 2002. Time since abandonment: 17 years. (Photo M. Bernhardt)
- Melon cultivation under large tunnels near the coussous of Calissane (1991). (Photo: G. Cheylan, Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix-en-Provence).
- Ex-cultivated melon field in Gamadou resulting from melon cultivation under large plastic tunnels, 2002. Time since abandonment: 5 years. (Photo: C.Römermann).
- Remnants of the irrigation system of former melon cultivation at Peau de Meau, 2001. (Photo: C. Römermann).
- “Taparas”-water impermeable substrate, brought to the soil surface by deep ploughing at time of melon cultivation. (Photo: C. Römermann).

Étude de la germination

Dans le but de trouver des différences dans les taux de germination et de viabilité entre les trois traitements et pour chaque espèce, des régressions linéaires ont été utilisées selon le modèle linéaire généralisé pour les proportions binomiales. Les données ont été log-transformées. Chaque graine est considérée comme un seul répliquat dans le but d'analyser les résultats (Okusanya, 1979). Ainsi, chaque traitement possède 75 répliquats. Pour les tests statistiques, le programme Genstat 5 Release 4.1 (PC/ Windows NT ; 1998, Lawes Agricultural Trust, Station expérimentale de Rothamsted) a été utilisé. Le pourcentage moyen de germination et le pourcentage de viabilité par traitement et espèce ont été présentés graphiquement. Grâce aux résultats des tests de germination, les espèces peuvent être classées selon différents types de dormance (Hutchings, 1986 ; Baskin & Baskin, 1998).

Listes complètes d'espèces

En annexe, sont fournies des listes d'espèces des différents sites d'étude (friches, coussous, bergeries, espaces rudéralisés, bordures, etc.) pour servir de base à des études futures (Annexe 1).

RÉSULTATS

Végétation et facteurs édaphiques

D'une manière générale, *Brachypodium retusum*, *Airca cupaniana*, *Stipa capillata* et *Thymus vulgaris* sont des espèces typiques de la végétation du coussous ; elles sont en majorité présentes dans les endroits non perturbés.

Les espèces *Hordeum murinum*, *Rostraria cristata* et *Trifolium subterraneum* sont caractéristiques et limitées aux friches. *Conyza canadensis* et *Diploaxis tenuifolia* caractérisent d'anciennes cultures de melons, tandis que *Lolium rigidum* et *Torilis nodosa* indiquent les friches céréalières. Ces observations sont confortées par les analyses multivariées (ACD). Le plan 1/2 de l'analyse en composante détendancée montre que les végétations des coussous, friches céréalières et melonnières possèdent différents assemblages d'espèces (fig. 4). Si *Brachypodium retusum* et *Linum strictum* sont caractéristiques des communautés végétales de steppe non perturbée, *Lobularia maritima* et *Bromus madritiensis* sont des espèces typiques des friches melonnières. Les friches céréalières, quant à elles, ont une sorte de position intermédiaire entre les

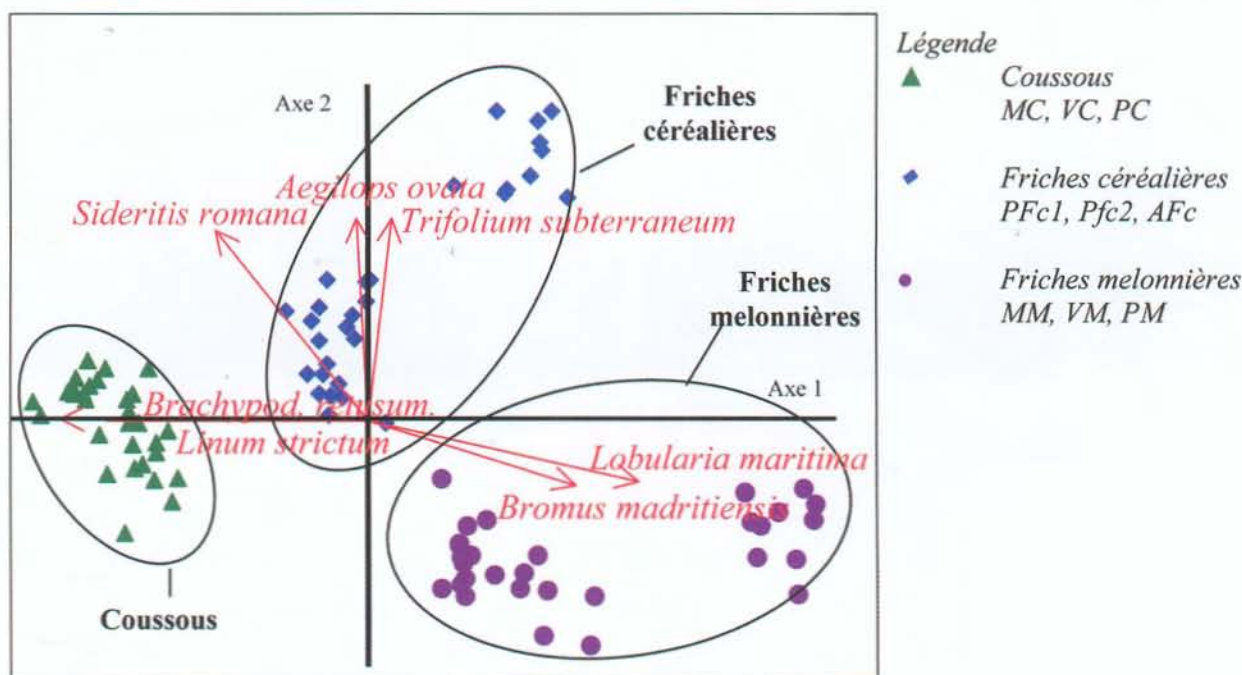


Fig. 4. Ordination de l'ACD réalisée sur la végétation du centre de la Crau. L'ordination a été réalisée sur une matrice de 136 espèces et 90 relevés. Après ordination du tableau de la végétation comme matrice principale, le même tableau a été corrélé avec une seconde matrice. $r^2 = 0.5$.

Fig. 4. DCA ordination of the established vegetation of Central Crau. The ordination was performed on 136 species and 90 relevés. After the ordination of the vegetation table as the main matrix, the same vegetation table was correlated with it as a second matrix. r^2 -cut off value = 0.5.

coussous et les friches melonnières (ACD, fig. 4). Leurs espèces caractéristiques sont *Aegilops ovata* et *Trifolium subterraneum*.

Il n'y a cependant pas de différence significative entre la richesse spécifique ($F_{30,2} = 1,353$; $p = 0,264$) et l'équitabilité ($\chi^2_{30,2} = 4,64$; $p = 0,098$) des trois types de végétation.

Par contre, des différences significatives existent pour le pourcentage de recouvrement de la végétation ($F_{30,2} = 19,11$, $p < 0.001$), des galets ($F_{30,2} = 47,0$; $p < 0,001$) et du sol nu ($F_{30,2} = 25,24$; $p < 0.001$; fig. 5).

Les sols des friches céréalières et melonnières possèdent des teneurs en éléments minéraux plus fortes, même après des dizaines d'années d'abandon (tableau 2), notamment le potassium dont la teneur est deux fois plus forte dans la friche melonnière (0,15 g/kg) que dans le coussous (0,09 g/kg ; $F = 8,2$; $p < 0.01$). Dans la friche céréalière, la teneur en potassium atteint jusqu'à 50 % (0,13 g/kg) de plus en comparaison du coussous. Des valeurs de pH significativement plus élevés sont également mesurées, même si les différences entre le coussous et les friches ne sont pas très fortes (le coussous à un pH de 6,46 tandis que les valeurs de pH des friches sont toujours plus hautes que 6,7).

La teneur en phosphore est jusqu'à six fois plus forte dans la friche melonnière (0,031 g/kg) que dans le coussous (0,005 g/kg ; $F = 13,1$; $p < 0.001$). Au contraire, c'est dans la friche céréalière que le rapport C/N

est le plus faible (8,78 ; $\chi^2 = 19,91$, $p < 0,001$). Des différences significatives entre les teneurs en argiles, limons fins et sables grossiers ont également été mesurées (tableau 2). Les pourcentages d'argiles et de sables grossiers sont moins forts dans les friches (Fm : 13,72 % argiles et 17,93 % sables grossiers ; Fc : 14,84 % argiles et 22,41 % sables grossiers ; C : 22,57 % argiles et 20,41 % sables grossiers). Les pourcentages de limons fins sont plus élevés dans les friches que dans les coussous (Fm : 27,96 % ; Fc : 21,84 % ; C : 19,33 % ; tableau 2).

Les trois premiers axes de l'ACP réalisée sur les matrices de végétation et 15 variables environnementales expliquent plus de 75 % de la variance avec 35,31 % pour l'axe 1, 22,95 % pour l'axe 2 et 16,74 % pour l'axe 3. Le plan 1/2 (fig. 6) montre que les différences entre la végétation steppique et les friches post-culturelles sont caractérisées par une augmentation de la teneur en phosphore, du pH et un rapport C/N plus faible dans les friches post-culturelles. Les différences entre les friches céréalières et melonnières peuvent être associées à un recouvrement supérieur des galets dans les friches melonnières. L'histoire culturelle des parcelles contribue aussi à expliquer les différences de composition floristique entre les friches céréalières et melonnières. Le temps écoulé depuis l'abandon culturel est un autre facteur important pour expliquer le gradient de végétation coussous-friches céréalières-friches melonnières.

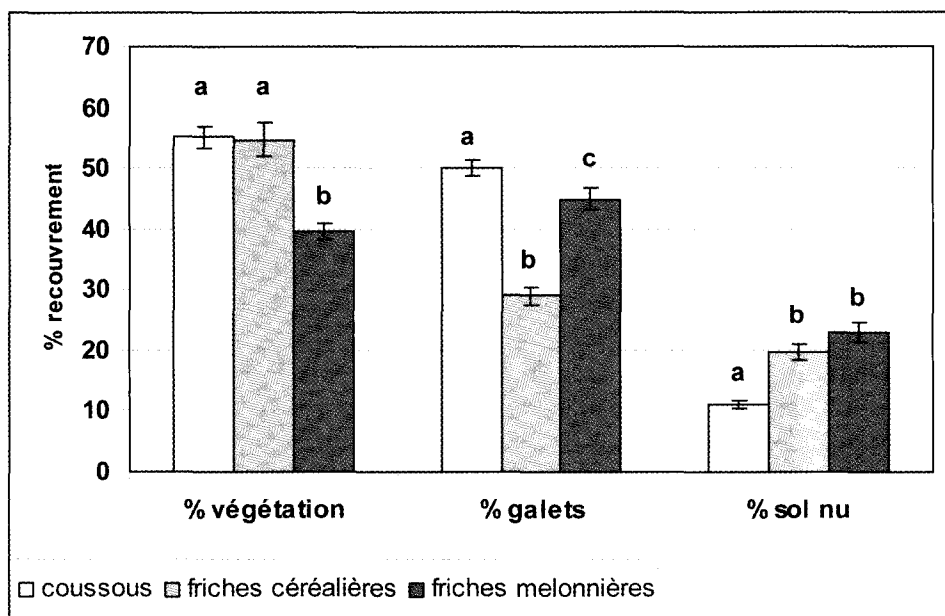
	<i>Coussous</i>	Friches céréalières	Friches melonnières	Tests statistiques
pH	6.46 ± 0.05 ^a	6.71 ± 0.05 ^b	6.73 ± 0.1 ^b	$F_{15,2} = 3.82$, $p < 0.05$
K (g/kg)	0.09 ± 0.01 ^a	0.13 ± 0.01 ^b	0.15 ± 0.01 ^b	$F_{15,2} = 8.22$, $p < 0.01$
P (g/kg)	0.005 ± 0.001 ^a	0.013 ± 0.002 ^a	0.031 ± 0.006 ^b	$F_{15,2} = 13.1$, $p < 0.001$
C/N	9.48 ± 0.08 ^a	9.21 ± 0.09 ^b	8.78 ± 0.09 ^c	$\chi^2_{15,2} = 19.91$, $p < 0.001$
Argiles (%)	22.57 ± 0.56 ^a	14.84 ± 2.00 ^b	13.72 ± 1.70 ^b	$F_{15,2} = 9.60$, $p < 0.001$
Limons fins (%)	19.33 ± 0.30 ^a	21.84 ± 2.08 ^a	27.96 ± 2.09 ^b	$F_{15,2} = 6.75$, $p < 0.01$
Sables grossiers (%)	20.41 ± 0.89 ^a	22.41 ± 0.52 ^b	17.93 ± 0.65 ^c	$\chi^2_{15,2} = 16.26$, $p < 0.001$

Tableau 2. Comparaison des différents types de végétation. Les variables édaphiques chimiques et physiques montrent des différences significatives entre les coussous, les friches céréalières et melonnières. Les moyennes et erreurs standards sont figurées ; les lettres différentes (a, b, c) indiquent des différences significatives pour un même paramètre. La dernière colonne indique les différences significatives trouvées, le type de test, le nombre de répliques, le nombre de degrés de liberté et les valeurs de p (d'après Römermann et al., 2005, modifié).

Table 2. Comparison of the different vegetation types: chemical and physical soil parameters showing significant differences between coussous, cereal and melon fallows. Means and standard errors are given; different letters (a, b, c) indicate significant differences within one parameter. The last column indicates whether significant differences were found; the test- values, the number of replicated, degrees of freedom and the p-values are given (modified from Römermann et al., 2005).

Fig. 5. Pourcentage de recouvrement de la végétation, des galets et du sol nu comparé entre les coussous, friches céréalières et melonnières. Les lettres différentes indiquent des différences significatives entre chaque bloc. Les erreurs standards ont été calculées.

Fig. 5. Percentage cover of vegetation, stones and bare ground each compared between coussous, cereal and melon fallow. Different letters indicate significant differences within each block. Standard error bars are recorded.



Caractéristiques des banques de graines et des types de dormance

La banque de graines du *coussous* est très peu importante et en majorité de type transitoire (19 espèces, 398 graines/m², 0-10 cm de profondeur ; 247 graines/m², 10-20 cm profondeur). La strate de sol échantillonnée en profondeur (10-20 cm) ne contient autant ou plus de graines que celle échantillonnée plus en surface (0-10 cm) que pour quelques espèces seulement (*Euphorbia exigua*, *E. cyparissias*) (tableau 3).

La composition floristique est dominée par des dicotylédones, seules quelques poacées ont été identifiées, dont certaines avec une densité de graines plus importante (*Dactylis glomerata* et *Gastridium ventricosum*). Ceci démontre le caractère persistant des graines, car celles enterrées plus profondément peuvent être considérées comme plus vieilles que celles enterrées juste sous la surface (Harper, 1977 ; Thompson & Grime, 1979 ; Poschlod & Jackel, 1993). Cependant, pour la majorité des espèces, la plupart des graines émergent de la surface. Ceci indique le caractère transitoire de la plupart des graines identifiées dans la banque de graines. De plus, à peu près 1/3 des germinations concerne des espèces nitrophiles (*Sagina apetala*) ou adventices (*Verbena officinalis* et *Portulaca oleracea*, tableau 4) que l'on retrouve dans la banque de graines des friches mais pas dans la végétation exprimée.

Dans la banque de graines des friches melonnières, nous trouvons un grand nombre d'espèces rudérales et d'anciennes adventices (*Chenopodium album*, *Portulaca oleracea*, tableau 4). Le nombre de graines y est relativement élevé (1 161 graines/m², 0-10 cm de profondeur, 748 graines/m², 10-20 cm de profondeur) pour un nombre d'espèces faible (13 espèces). *Lobularia maritima* est l'espèce qui domine le plus la banque de graines.

La banque de graines de la friche céréalière possède le plus grand nombre d'espèces (24) et de graines (780 graines/m², 0-10 cm de profondeur ; 350 graines/m², 10-20 cm de profondeur). Cependant, la plupart de ces espèces ne sont pas typiques du *coussous* mais sont des rudérales ou des adventices (*Calamintha nepeta*, *Portulaca oleracea*, tableau 4).

Concernant les caractéristiques de la germination, il est clair que la plupart des espèces du *coussous* ne possèdent pas de mécanisme de dormance (tableau 5). En effet, les espèces dont les taux de germination ne montrent pas de différence significative pour tous les traitements ne possèdent pas de mécanisme de dormance. Les espèces qui ne peuvent germer qu'à la lumière possèdent une dormance renforcée, car leur germination est empêchée par certaines conditions environnementales défavorables (ici, l'absence de lumière). Les espèces avec des taux de germination plus forts après un traitement au froid possèdent une dormance physiologique (dormance endogène) ;

	C N = 10	Fc N = 10	Fm N = 10
Nombre total d'espèces	19	24	13
Nombre total de graines	81	142	240
Nombre moyen de graines pour 1 m ² (0-10 cm)	398 ± 104 a	780 ± 148 a	1161 ± 764 a
Nombre moyen de graines pour 1 m ² (10-20 cm)	247 ± 46.6 a	350 ± 61.9 a	748 ± 599.4 a
Comparaison du nombre de graines pour 0-10 cm et 10-20 cm de profondeur par parcelle	n.s.	*	n.s.
Equitabilité (%)	82.2	81.8	33.3

Tableau 3. Composition spécifique et densité des graines germées dans la banque de graines du coussous (C), de la friche céréalière (Fc) et de la friche melonnière (Fm). Des lettres similaires (a) indiquent une absence de différence significative au seuil $P < 0.05$ entre les sites. L'indice d'équitabilité est donné comme mesure de la diversité spécifique (d'après Römermann et al., 2005, modifié).

Table 3. Density of germinated seeds and species in the soil seed bank of coussous (C), ex-cultivated cereal field (Fc) and ex-cultivated melon field (Fm). Similar letters (a) indicate no significant differences on the $P < 0.05$ level between the sites. As a measure of diversity, the evenness index is given (modified; from Römermann et al., 2005).

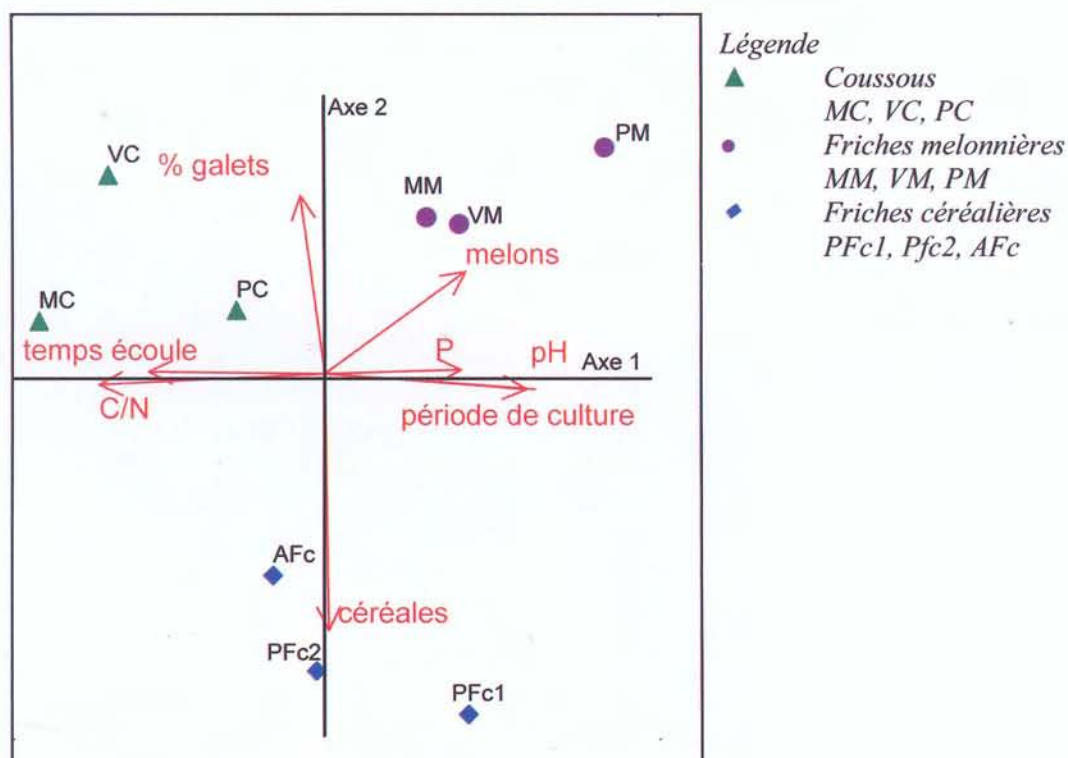


Fig. 6. ACP réalisée sur les matrices de végétation et les variables environnementales. Le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 75 %. (Axe 1 : 35.31 %, valeur propre 9.067 ; axe 2 : 22.954 %, valeur propre 5.894 ; axe 3 : 16.742 %, valeur propre 4.299). $r^2 = 0.45$.

Fig. 6. PCA ordination of vegetation data as the main matrix and environmental factors as the second matrix. Explained percentage of variance by the first three axes: 75 %. (Axis 1: 35.31 %, eigenvalue 9.067; axis 2: 22.954 %, eigenvalue 5.894; axis 3: 16.742 %, eigenvalue 4.299). r^2 -cut-off value = 0.45.

Espèces	C	Fc	Fm
<i>Aegilops gemiculata</i>			2
<i>Anagallis arvensis</i>			2
<i>Bellis silvestris</i>	3	7	
<i>Brachypodium distachyon</i>		1	
<i>Bromus mollis</i>		1	1
<i>Calamintha nepeta</i>		14	3
<i>Chenopodium album</i>	1		4
<i>Dactylis glomerata</i>	14	2	
<i>Erodium cicutarium</i>		1	
<i>Euphorbia cyparissias</i>	1		
<i>Euphorbia exigua</i>	1		
<i>Evax pygmaea</i>	1	2	
<i>Galium parisiense</i>	1	1	
<i>Gastridium lendigerum</i>	7	1	
<i>Geranium molle</i>	1	11	
<i>Juncus sp.</i>		1	
<i>Kickxia elatine</i>	1		2
<i>Linaria arvensis</i>	2	1	
<i>Linum sp.</i>	7		
<i>Lobularia maritima</i>	6	19	194
<i>Panicum capillare</i>			1
<i>Populus sp.</i>		1	
<i>Portulaca oleracea</i>	2	6	11
<i>Sagina apetala</i>	12	6	
<i>Scabiosa columbaria</i>		2	1
<i>Scleropoa rigida</i>		1	
<i>Senecio vulgaris</i>	1	13	11
<i>Sideritis romana</i>	1		
<i>Trifolium glomeratum</i>		2	1
<i>Trifolium scabrum</i>		1	
<i>Trifolium stellatum</i>		3	
<i>Trifolium subterraneum</i>		3	
<i>Verbena officinalis</i>	14	23	4
<i>Vulpia ciliata</i>	1		
undetermined	4	19	3

Tableau 4. Composition spécifique de la banque de graines du coussous (C), de la friche céréalière (Fc) et de la friche melonnière (Fm).

Les chiffres correspondent au nombre de graines germées pour l'ensemble des 10 échantillons et pour les deux profondeurs d'échantillonnage.

Table 4. Species composition of the soil seed bank of coussous (C), ex-cultivated cereal field (Fc) and ex-cultivated melon field (Fm) (The number of germinated seeds of all ten samples for both soil layers are given).

les mécanismes d'inhibition physiologique ont été annulés par la stratification au froid. De plus, les dormances physiques (dormance exogène) existent pour des espèces qui ont des graines avec des téguments imperméables à l'eau, leurs taux de germination sont très faibles où n'existent pas sans scarification.

Pour les espèces étudiées, seules *Thymus vulgaris*, *Airacupaniana* et *Gastridium ventricosum* semblent avoir des graines persistantes, leurs graines n'ayant pas germé à l'obscurité.

L'espèce caractéristique de la végétation steppique *Stipa capillata* ne possède pas de graines dormantes car de nombreuses graines ont germé à l'obscurité. Les graines d'*Asphodelus ayardii* n'ont pas toutes germé. Quant à l'espèce qui domine le coussous, *Brachypodium retusum*, elle n'a produit aucune graine durant l'été 2001 sur l'ensemble des sites prospectés; l'existence d'une banque de graines est donc peu probable. Cependant, de nombreuses espèces typiques des friches (*Bromus rubens*, *Hordeum murinum*) ne semblent pas non plus posséder des mécanismes de dormance (tableau 5).

DISCUSSION

Les résultats de notre étude suggèrent que les phases culturales anciennes ont entraîné des changements considérables de la texture et de la composition chimique des sols. Ces impacts sont encore visibles aujourd'hui même après plusieurs décennies d'abandon et de réintroduction du pâturage. Des résultats similaires ont été obtenus par Dutoit (1996), Wells *et al.* (1976) et Forey (2003) pour des pelouses calcaires ; par Austrheim & Olsson (1999) pour des pelouses sub-alpines ; par Koerner *et al.* (1997), Lindblad (1999) et Verheyen *et al.* (1999) pour des écosystèmes forestiers. Outre la végétation exprimée, la composition spécifique de la banque de graines a aussi été influencée par l'histoire agricole, ces résultats confirment ceux de Graham & Hutchings (1988ab) et Poschlod (1991).

Caractéristiques de la végétation exprimée

Dans les friches melonnières et céréalières, les communautés végétales de l'écosystème de référence (coussous) ont été remplacées par des communautés d'espèces de friches culturales (espèces rudérales). Il n'en résulte pas une baisse de la richesse spécifique significative mais des changements drastiques dans la composition floristique.

La végétation des friches melonnières est très différente de la végétation steppique. Quant aux friches céréalières, elles prennent une sorte de position intermédiaire entre les *coussous* et les friches melonnières.

Comme le montre les résultats de l'ACP (fig. 6) et les résultats des analyses édaphiques chimiques et physiques (tableau 2), la différence de composition floristique des friches est déterminée par la fertilité du sol (principalement les teneurs en phosphore, potassium et le pH), la texture du sol (teneur en argiles), le temps écoulé depuis l'abandon des pratiques culturales et la période de culture. Les fortes teneurs en phosphore et potassium sont à associer avec d'anciennes fertilisations minérales. Les valeurs plus fortes de pH résultent de la destruction et de la remontée de la matrice calcaire du poudingue par les labours profonds (Masip, 1991 ; Borck, 1998). La décroissance du rapport C/N dans les friches est à relier avec une meilleure minéralisation d'une matière organique plus riche en matière azotée totale (espèces annuelles rudérales) que celle apportée par la végétation pérenne de la steppe (*Thymus vulgaris*, *Brachypodium retusum*).

Les proportions de recouvrement par les galets et d'éléments fins du sol sont en liaison avec divers types de pratiques culturales : les labours et l'irrigation ont été plus importants dans les cultures de melons (Khalifa, 1987 ; Masip, 1991).

L'augmentation du niveau de fertilité est un paramètre qui détermine non seulement la composition floristique actuelle (Wells *et al.*, 1976 ; Graham & Hutchings, 1988a ; Médail *et al.*, 1998), mais influence aussi fortement les processus successionnels en empêchant l'installation des espèces du *coussous* suite à la modification des relations de compétition entre les espèces (Grime, 1979 ; Marrs, 1993 ; Burel *et al.*, 1998). Si la végétation steppique est en majorité dominée par des espèces tolérantes aux stress (sensu Grime, 1979) et représente une formation végétale stable et adaptée aux conditions écologiques locales en comparaison des stades forestiers potentiels des successions méditerranéennes (Devaux *et al.*, 1983), les friches céréalières et melonnières sont plutôt dominées par des espèces rudérales (*Bromus madritiensis*, *B. rubens* et *Calamintha nepeta*...). Les successions végétales secondaires de ces parcelles anciennement cultivées passent par un stade où les espèces de type compétitif et/ou rudérales dominant (*Dactylis glomerata*).

De faibles capacités de dispersion (Fischer *et al.*, 1996) et de colonisation (Poschlod *et al.*, 1998) des espèces de la steppe peuvent aussi expliquer la faible capacité de restauration spontanée de la communauté végétale steppique : la dispersion par le vent ou les fourmis est très

lente entre les *coussous* et les friches melonnières dans la Crau. Des études récentes montrent que la restauration spontanée par les marges n'a progressé que de quelques mètres seulement en 15 ans, de plus, de façon discontinue (Buisson *et al.*, ce volume ; Fadda *et al.*, ce volume). Tackenberg (2001) a montré que les espèces des espaces xériques ont une très faible potentialité de dispersion des graines par le vent. Cependant, la dispersion par les moutons pourrait être plus efficace car il a été de nouveau pratiqué juste après l'abandon cultural des parcelles. Il représente un outil de gestion conservatoire intéressant car il augmente la dispersion des graines entre les pelouses sèches et les friches post-culturales (Gibson & Brown, 1992). Cependant, la plupart des espèces du *coussous* sont des espèces à croissance lente et de petite taille ; la dispersion par adhésion est donc réduite (Fischer *et al.*, 1996). De plus, la période de dissémination de la plupart de ces espèces est estivale (Bourrelly *et al.*, 1983), quand les troupeaux ont quitté la Crau pour les alpages grâce à la transhumance (Rinschede, 1979 ; Fabre, 1998). La dispersion des graines par les moutons serait donc moins efficace et peu probable en comparaison des autres sites où les troupeaux restent dans les prairies durant toute la période de végétation.

Cependant, même si la dispersion est effective pour certaines espèces, les conditions environnementales doivent être favorables à leur établissement (Primack & Miao, 1992). Des trouées dans la canopée herbacée et des micro-perturbations, comme celles créées par le pâturage ovin, sont considérées comme favorables à la germination et à la croissance des plantules (Bullock, 2000) en particulier pour les espèces tolérantes aux stress et/ou rudérales (Bullock *et al.*, 2001). Mais, encore une fois, comparativement aux régions tempérées, dans le bassin méditerranéen, la succession végétale est ralentie car le ratio de colonisation et d'établissement de ces espèces est réduit pour ces conditions d'habitat xérique (Jackel, 1999).

Caractéristiques de la banque de graines

Les résultats obtenus pour la banque de graines confirment que celles des friches post-culturales sont encore déterminées par la présence d'espèces adventices, les espèces caractéristiques du *coussous* n'en constituant qu'une petite partie. Cependant, le *coussous* ne possède pas de banque de graines permanente qui pourrait servir de sources de propagules pour la restauration de ces friches (Kalamees & Zobel, 1997 ; Willems & Bik, 1998). Plusieurs études ont aussi montré que les pelouses sèches

	Parcelles où l'espèce est présente en majorité	Banque de graines	Type de dormance	Germées (%)			Viables (%)		
				lumière	lum. strat.	obsc. strat.	lumière	lum. strat.	obsc. strat.
<i>Crepis foetida</i>	Fc, Fm (C)	+	DR	98.7 ^a	42.7 ^b	0 ^c	98.7 ^a	69.3 ^b	72.0 ^c
<i>Plantago lagopus</i>	Fc	+	DR	62.7 ^a	14.7 ^b	6.7 ^b	94.7 ^a	92.0 ^{ab}	82.7 ^b
<i>Thymus vulgaris</i>	C	+	DR	70.7 ^a	36.0 ^b	18.7 ^c	77.3 ^a	68.0 ^a	42.7 ^b
<i>Aira cupamiana</i>	C	+	DR	88.0 ^a	56.0 ^b	20.0 ^c	88.0 ^a	56.0 ^b	41.3 ^b
<i>Catapodium rigidum</i>	Fm, Fc (C)	+	DR	89.3 ^a	93.3 ^a	17.3 ^b	90.7 ^a	93.3 ^a	73.3 ^b
<i>Gastridium ventricosum</i>	C, Fc	+	DP + DR	46.7 ^a	90.7 ^b	0 ^c	85.3 ^a	94.7 ^b	80.0 ^c
<i>Medicago rigidula</i>	Fm, Fc	+	DcP	6.67 ^a	13.3 ^a	10.7 ^a	98.7 ^a	96.0 ^a	96.0 ^a
<i>Trifolium scabrum</i>	Fm, Fc	+	DcP	5.3 ^a	8.0 ^a	8.0 ^a	100 ^a	97.3 ^a	98.7 ^a
<i>Trifolium stellatum</i>	Fm, Fc	+	DcP	6.7 ^a	5.3 ^a	7.7 ^a	97.3 ^a	100 ^a	97.3 ^a
<i>Bromus hordeaceus</i>	C	-	ND	98.7 ^a	97.3 ^a	96.0 ^a	98.7 ^a	97.3 ^a	98.7 ^a
<i>Hordeum murinum</i>	Fm	-	ND	100 ^a	98.7 ^a	100 ^a	100.0 ^a	98.7 ^a	100.0 ^a
<i>Bromus rubens</i>	Fm	-	ND	100 ^a	93.3 ^b	93.3 ^b	100.0 ^a	94.7 ^a	93.3 ^a
<i>Melica ciliata</i>	C	-	ND	100.0 ^a	93.3 ^c	100.0 ^a	100.0 ^a	96.0 ^b	100.0 ^a
<i>Bromus intermedius</i>	Fm	-	ND	96.0 ^a	81.3 ^{bc}	90.7 ^{ac}	96.0 ^a	94.7 ^a	93.3 ^a
<i>Taeniatherum caput-medusae</i>	C, Fc, Fm	-	ND	80.0 ^a	78.7 ^a	74.7 ^a	92.0 ^a	85.3 ^a	80.0 ^a
<i>Dactylis glomerata</i>	C, Fc, Fm	-	ND	no data	69.3 ^a	53.3 ^b	no data	69.3 ^a	53.3 ^b
<i>Avena barbata</i>	C, Fm	-	ND	81.3 ^a	57.3 ^b	58.7 ^b	84.0 ^a	66.7 ^b	73.3 ^{ab}
<i>Aegilops geniculata</i>	Fc	-	ND	69.3 ^a	57.3 ^{ab}	49.3 ^b	85.3 ^a	84.0 ^a	90.7 ^a
<i>Brachypodium distachyon</i>	C, Fc	-	ND	97.3 ^a	94.7 ^a	84.0 ^b	97.3 ^a	98.7 ^a	94.7 ^a
<i>Stipa capillata</i>	C	-	ND	98.7 ^a	90.7 ^b	68.0 ^c	98.7 ^a	96.0 ^a	97.3 ^a
<i>Rumex pulcher</i>	Fm, Fc	-?	ND ?	36.0 ^a	44.0 ^a	25.3 ^a	72.0 ^a	86.7 ^a	84.0 ^a
<i>Galium parisiense</i>	C	-?	ND ?	25.3 ^a	56.0 ^b	85.3 ^c	92.0 ^a	80.0 ^{ab}	97.3 ^b
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	Fm	-?	ND ?	10.7 ^a	8.0 ^a	20.0 ^a	70.7 ^a	53.3 ^{ab}	81.3 ^b
<i>Sideritis romana</i>	C, Fc	?	?	40.0 ^a	0 ^b	0 ^b	92.0 ^a	96.0 ^a	92.0 ^a
<i>Carthamus lanatus</i>	Fc (C)	?	?	53.3 ^a	0 ^b	0 ^b	100 ^a	100 ^a	100 ^a
<i>Onopordum illyricum</i>	Fc	?	?	0 ^a	0 ^a	0 ^a	92.0 ^a	94.7 ^a	90.7 ^a
<i>Asphodelus ayardii</i>	C	?	?	0 ^a	0 ^a	0 ^a	81.3 ^a	80.0 ^a	90.7 ^a

Tableau 5. Pourcentages de germination et de graines viables des espèces qui possèdent (+) ou pas (-) une banque de graine permanente : DR : Dormance renforcée ; DP : Dormance physiologique ; DcP : Dormance physique, ND : Pas de dormance (types de dormance selon Baskin & Baskin, 1998). (lum = lumière ; strat. = stratification ; obsc. = obscurité).

Table 5. Percentage germinated and viable seeds of species which have (+) or have not (-) a persistent seed bank: ED: enforced dormancy; PD: physiological dormancy; PcD: physical dormancy, ND: non-dormant, PD: physiological dormancy (dormancy types according to Baskin & Baskin, 1998).

sont composées en majorité d'espèces avec une banque de graines de type transitoire ou permanent (Milberg, 1992 ; Poschlod *et al.*, 1995 ; Davies & Waite, 1998), et que celles-ci sont en général peu importantes (Major & Pyott, 1966).

Comme nos résultats l'ont montré, la banque de graines du *coussous* est très peu importante et en majorité de type transitoire. Les graines de la plupart des espèces du

coussous ont disparu sous l'effet des labours profonds, de la fertilisation et des traitements herbicides (Akinola *et al.*, 1998).

Dans la banque de graines des friches melonnières, nous trouvons aujourd'hui, 20 ans depuis leur abandon, un grand nombre d'espèces rudérales et d'anciennes adventices (*Chenopodium album*, *Portulaca oleracea*). Le grand nombre de graines est à relier avec la forte pro-

portion d'espèces rudérales (*Lobularia maritima*) qui produisent de nombreuses graines persistantes (Grime, 1979). La faible richesse spécifique au contraire pourrait être une conséquence de la présence de fortes quantités d'éléments minéraux dans le sol (Milberg, 1992).

Dans la banque de graines de la friche céréalière, nous avons trouvé des germinations d'espèces rudérales mais également des espèces de la végétation de référence.

Les différences enregistrées entre la banque de graines des friches melonnières et celle des friches céréalières pourraient être dues aux différentes pratiques culturales et un temps écoulé plus long depuis l'abandon pour la friche céréalière (39 ans). Les espèces de l'écosystème de référence peuvent alors avoir eu le temps de se réinstaller, permettant ainsi une régénération de la banque de graines. Elles auraient aussi pu survivre à la période de culture car les labours pour les cultures de céréales étaient superficiels et la fertilisation beaucoup moins importante que dans les cultures de melons (Masip, 1991).

Le fait que seules les espèces les plus fréquentes aient été détectées dans la banque de graines, pourrait suggérer une distribution hétérogène des graines dans le sol. C'est, en effet, un phénomène qui semble courant pour les banques de graines des pelouses sèches (Bakker *et al.*, 1996 ; Thompson *et al.*, 1997 ; Willems & Bik, 1998). La distribution en tâche des graines et des espèces pourrait être à relier avec une distribution irrégulière des pieds mères (Schenkeveld & Verkaar, 1984). D'autres facteurs peuvent également limiter les capacités de dispersion (Verkaar *et al.*, 1983 ; Lavorel *et al.*, 1991) : les variations dans la production de graines (Verkaar *et al.*, 1983) et la dissémination (Schenkeveld & Verkaar, 1984) ou la consommation par les prédateurs.

Les stress environnementaux peuvent également contribuer à l'absence de certaines espèces de l'écosystème de référence dans la banque de graines. La végétation de la Crau est soumise à de faibles teneurs en éléments minéraux, des sécheresses estivales et une forte pression de pâturage ovin. Ces facteurs limitent la croissance des plantes (Grime, 1979 ; Fonseca *et al.*, 2000), et donc réduisent la production de graines.

En ce qui concerne la végétation de référence (*cousous*), les relations entre stress, perturbations et longévité de la banque de graines telles que prédites par Thompson (1978) et Grime (1979), sont confirmées par notre étude. La construction d'une banque de graines de type permanent est improbable quand une communauté est plus soumise aux stress et moins sujette aux perturbations (Henderson *et al.*, 1988 ; Hodgson & Grime, 1990). Les stress atteignent de hauts niveaux dans la plaine de

Crau (sécheresse climatique et édaphique, oligotrophie du sol).

Caractéristiques physiologiques des graines et implications pour leur longévité

La lumière étant un des facteurs les plus importants de contrôle des mécanismes de dormance (Harper, 1977 ; Milberg, 1993), il peut être supposé que les graines qui germent à l'obscurité ne possèdent pas de mécanisme de dormance. Elles pourraient germer en profondeur, ce qui est inconciliable avec la constitution d'une banque de graines permanente (Jackel, 1999 ; Pons, 2000). Pour 10 des 27 espèces caractéristiques de la Crau, la germination a été empêchée par l'obscurité du fait de l'existence d'une dormance physique, physiologique ou « forcée » (absence de germination due à des conditions défavorables, tableau 5). Les graines de ces 10 espèces peuvent être classées comme ayant une viabilité permanente. 14 espèces ne possèdent pas de mécanismes de dormance car de forts taux de germination ont été détectés à l'obscurité. Il est clair que toutes les espèces herbacées étudiées germent à l'obscurité, et même quelquefois en condition de températures froides. Des besoins spécifiques pour la germination n'ont alors pas été détectés. Selon Thompson *et al.* (1996), les taux de germination observés sont typiques d'espèces méditerranéennes car elles bénéficient de la pluviosité automnale pour une germination immédiate, même dans les couches de sol profondes (obscurité) et dans des conditions de températures froides. De plus, l'étude de la germination montre que 2/3 des espèces typiques de la Crau n'ont pas de mécanisme de dormance et n'ont donc pas été, pour cette raison, détectées dans la banque de graines. Ainsi, des recherches en dynamique des populations seront nécessaires sur les espèces typiques des *cousous* pour conforter nos résultats.

Gestion conservatoire et écologie de la restauration

Les résultats obtenus pour la végétation et la banque de graines montrent clairement qu'une dynamique successionnelle spontanée et rapide des friches post-culturelles en direction de la communauté végétale de référence (ici le *cousous*) semble improbable. Même après des décennies d'abandon, les conditions abiotiques des friches post-culturelles sont toujours modifiées par la phase culturale. Une faible production de graines, une banque de graines en majorité de type transitoire, de faibles potentialités de dispersion et de colonisation des espèces de l'écosystème de référence entravent leur colonisation

et leur établissement durable dans les friches céréalières et melonnières.

Ainsi, les surfaces relictuelles de végétation steppique non perturbée doivent être protégées. Sinon, la formation végétale typique du *coussous*, avec *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris* et *Linum strictum*, pourrait disparaître totalement de la steppe de Crau. En effet, les espèces de cette formation ne peuvent survivre aux altérations du sol de la steppe car elles ne possèdent pas une banque de graines viable sur le long terme. De plus, des travaux menés parallèlement aux nôtres (Buisson *et al.*, ce volume) ont montré que la colonisation des espèces de l'écosystème de référence dans les friches post-culturelles à partir de *coussous* adjacents pourrait déjà prendre des décennies, si ce n'est des siècles.

Il pourrait cependant être suggéré que le pâturage traditionnel soit maintenu car il relie par un corridor mobile (troupeau itinérant) les friches post-culturelles et les *coussous*. La dispersion des plantes pourrait ainsi être favorisée et la succession secondaire à partir des friches accélérée. De plus, comme l'ont montré d'autres études menées sur la Crau (Masip, 1991 ; Borck, 1998), la composition et la structure de la végétation pourraient être significativement altérée en l'absence de pâturage ovin. Ainsi, tout autre type de perturbation affectant le sol devrait être interdit. Ces perturbations pourraient en effet apporter des graines d'adventices à la surface car elles dominent toujours dans la banque de graines. La création de nouveaux espaces de sol nu pourrait alors favoriser leur régénération bien que les niveaux trophiques et hydriques actuels du sol ne soient pas propices à leur installation sur le long terme (à l'origine, espèces adventices des cultures sarclées sous abris et irriguées). Mais, la composition et la structure des communautés changeraient de nouveau (rapports de compétition) et un rajeunissement de la succession secondaire ne serait pas vraiment un résultat désirable.

Une réserve naturelle (Réserve naturelles des coussouls de la Crau, 7 412 ha) a été créée sur certaines parties des surfaces relictuelles de steppe et des friches post-culturelles depuis octobre 2001 (Boutin, 2002). Toutes activités pouvant détruire la steppe est interdite, mais le maintien du régime de pâturage incluant la transhumance est une des directives de gestion conservatoire. De plus, dans l'avenir, il est tout à fait concevable que de grandes surfaces de steppe actuellement occupées par des vergers intensifs soient abandonnées (maladie virale). Comme cela a été démontré pour les friches céréalières et melonnières, leur complète restauration écologique semble inaccessible dans l'état des connaissances actuelles. S'il est envisa-

geable que les petites surfaces en friches céréalières et melonnières pourraient jouer le rôle de zones de passage pour la connexion des derniers morceaux de steppe ; à l'inverse, les immenses surfaces de vergers intensifs ne pourront vraisemblablement fonctionner que comme des barrières entre les morceaux de steppe.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le CEEP-Écomusée de la Crau pour leurs aides techniques et leur autorisation pour accéder aux sites de Peau de Meau. Nous remercions également les exploitants agricoles pour cette même autorisation concernant les sites de Valigne, Magnan et Petit-Abondoux.

Références

- AUSTRHEIM, G. & OLSSON, G.A., 1999. How does continuity in grassland management after ploughing affect plant community patterns? *Plant Ecology* 145: 59-74.
- AUSTRHEIM, G. & ERIKSSON, O., 2001. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains-patterns and processes at different spatial scales. *Ecography*: 24, 683-695.
- BADAN, O., BRUN, J.-P., & CONGÈS, G., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. *Gallia* 52 : 263-310.
- BAIZE, D., 2000. *Guide des analyses en pédologie*, Paris.
- BAKKER, J.P., POSCHLOD, P., STRYKSTRA, R.J., BEKKER, R.M., & THOMPSON, K., 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 461-490.
- BAKKER, J.P. & BERENDSE, F., 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 63-68.
- BAKKER, J.P., BEKKER, R.M., & THOMPSON, K., 2000. From a seed bank data base towards a seed database. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 9: 61-72.
- BASKIN, C.C. & BASKIN, J.M., 1998. *Seeds-Ecology, Biogeography and Evolution of Dormancy and Germination* Academic Press.
- BEKKER, R.M., VERWEIJ, G.L., SMITH, R.E.N., REINE, R., BAKKER, J.P., & SCHNEIDER, S., 1997. Soil seed banks in European grasslands: does land use affect regeneration perspectives? *Journal of Applied Ecology* 34: 1293-1310.
- BONN, S. & POSCHLOD, P., 1998. *Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas Quelle & Meyer Verlag*, UTB, Wiesbaden.
- BORCK, M., 1998. *Évolution de la diversité spécifique sur la végétation de la Crau en l'absence de pâturage*. Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau, Bouches-du-Rhône : 55-60.

- BORREY, M., 1965. *Contribution à la connaissance des petites régions agricoles*. La Crau.
- BOURRELLY, M., BOREL, L., DEVAUX, J.-P., LOUIS-PALLUEL, J., & ARCHILOQUE, A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau, Bouches-du-Rhône. *Biologie-Écologie méditerranéenne* 10 : 55-82.
- BOUTIN, J., 2002. Plaine de la Crau. La Réserve naturelle des coussous de Crau. *Garrigue* 30 : 4-5.
- BUISSON, E. & DUTOIT T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology* (in press).
- BULLOCK, J.M., 2000. Gaps and seedling colonisation. In *Seeds- The ecology of regeneration in plant communities*, ed M. Fenner, pp. 375-395. CABI Publishing, Oxon, New York.
- BULLOCK, J.M., FRANKLIN, J., STEVENSON, M.J., SILVERTOWN, J., COULSON, S.J., GREGORY, M.J., & TOFTS, R., 2001. A plant trait analysis of response to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* 38 : 253-267.
- BUREL, F., BAUDRY, J., BUTET, A., CLERGAT, P., DELETTRE, Y., LE COEUR, D., DUBS, F., MORVAN, N., PAILLAT, G., PETIT, S., THENAIL, C., BRUNEL, E., & LEFEUVRE, J.-C., 1998. Comparative biodiversity along a gradient of agricultural landscapes. *Acta Oecologica* 19 : 47-60.
- CERDAN, P., BOREL, L., PALLUEL, J., & DELYE, G., 1986. Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau, Bouches-du-Rhône. *Ecologia mediterranea* 12 : 15-23.
- CHEREL, O., 1988. *Contribution à l'étude des relations végétation - mouton sur les parcours de Crau - adaptation et développement de méthodes d'étude du régime alimentaire*. PhD, université de Provence, Marseille.
- CORNISH, M.W., 1954. The origin and structure of the grassland types in the Central North Downs. *J. of Ecology* 42: 359-374.
- DAVIES, A. & WAITE, S., 1998. The persistence of calcareous grassland species in the soil seed bank under developing and established scrub. *Plant Ecology* 136: 27-39.
- DEVAUX, J.-P., ARCHILOQUE, A., BOREL, L., BOURELLY, M., & LOUIS-PALLUEL, J., 1983. Notice de la carte phyto-écologique de la Crau, Bouches-du-Rhône. *Biologie-Écologie méditerranéenne* 10 : 5-54.
- DUREAU, R., 1998. Conduite pastorale et répartition de l'avifaune nicheuse des coussous. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau* : 90-93.
- DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiversity and Conservation* 4 : 939-950.
- DUTOIT, T., 1996. *Dynamique et gestion des pelouses calcaires de Haute-Normandie*, Université de Rouen.
- DUTOIT, T., 1997. Cultures anciennes et conservation des plantes ségétales : le cas des côteaux calcaires de Haute-Normandie, France. *Lejeunia* : 155 : 1-32.
- DUTOIT, T., BUISSON, E., ROCHE, P. & ALARD, D., 2003. Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy, North-Western France: new implications for their conservation management. *Biological Conservation* 115: 1-19.
- ETIENNE, M., J. ARONSON & LE FLOC'H, E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in southern France. Piloting ecosystem trajectories and redesigning outmoded landscapes in the 21st century. Pp. 127-140. In: P.W. Rundel, G. Montenegro & F. Jaksic (eds.). *Landscape degradation and biodiversity in mediterranean-type ecosystems. Ecological Studies Series N° 136*. Springer, Berlin.
- FABRE, P., 1998. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau* : 34-44.
- FISCHER, M. & STÖCKLIN, J., 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950-1985. *Conservation Biology* 11 : 727-737.
- FISCHER, S.F., POSCHLOD, P., & BEINLICH, B., 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. *J. of Applied Ecology* 33: 1206-1222.
- FONSECA, C.R., OVERTON, J.M., COLLINS, B., & WESTOBY, M., 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorous gradients. *Journal of Ecology* 88 : 964-977.
- FOREY, E., 2003. Résilience à long terme des communautés végétales herbacées : application à la gestion conservatoire de la Réserve nationale des vallées de la Grand-Pierre et de Vitain, Loir-et-Cher, France. Mémoire de DEA « Biosciences de l'environnement et santé », IMEP, Marseille.
- FOSTER, D.R., 1992. Land-use history, 1730-1990. and vegetation dynamics in central New England, USA. *Journal of Ecology* 80 : 753-772.
- GIBSON, C.W.D. & BROWN, V.K., 1991. The nature and rate of development of calcareous grassland in southern Britain. *Biological Conservation* 58 : 297-316.
- GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M., 1988a. A field investigation of germination from seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *Journal of Applied Ecology* 25 : 253-263.
- GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M., 1988b. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on a former arable land. *Journal of Applied Ecology* 25: 241-252.
- GRIME, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes* John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto.
- GRIME, J.P., MASON, G., CURTIS, A.V., RODMAN, J., BAND, S.R., MOWFORTH, M.A.G., NEAL, A.M., & SHAW, S., 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology* 69: 1017-1059.
- GROVE, A.T. & RACKHAM, O., 2001. *The nature of Mediterranean Europe: an ecological history*. Yale University Press, New Haven & London.
- GUO, Q., RUNDEL, P.W., & GOODALL, D.W., 1998. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns,

- causes, and implications. *Journal of Arid Environments* 38: 465-478.
- HARPER, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- HENDERSON, C.B., PETERSEN, K.E., & REDAK, R.A., 1988. Spatial and temporal patterns in the seed bank and vegetation of a desert grassland community. *Journal of Ecology*, 76, 717-728.
- HODGSON, J.G. & GRIME, J.P., 1990. The role of dispersal mechanisms, regenerative strategies and seed banks in the vegetation dynamics of the British landscape. In: R.G.H. Bunce & D.C. Howard (eds), *Species dispersal in agricultural landscapes*. Belhaven Press, London: 65-81.
- HUTCHINGS, M.J., 1986. Plant population biology. In: P.D. Moore & S.B. Chapman (eds.), *Methods in Plant Ecology*. Vol. 2nd edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Palo Alto, Melbourne: 377-435.
- HUTCHINGS, M.J. & BOOTH, K.D., 1996. Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. I. The potential roles of the seed bank and the seed rain. *Journal of Applied Ecology* 33: 1171-1181.
- JACKEL, A.-K., 1999. *Strategien der Pflanzenarten einer fragmentierten Trockenrasengesellschaft. Vegetationskundliche und populationsbiologische Untersuchungen im Thymo-Festucetum cinereae*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- KALAMEES, R. & ZOBEL, M., 1997. The seed bank in an Estonian calcareous grassland: comparison of different successional stages. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 32: 1-14.
- KERGUÉLEN, M., 1999. *Index synonymique de la flore de France*. <http://www.inra.fr/Internet/Centres/Dijon/malherbo/fdf/accueil1.htm>.
- KHALIFA, A., 1987. *Les sols pierreux, caractérisations physique et mécanique ; mise en valeur à l'aide d'interventions minimum*. Ecole supérieure d'agriculture de Montpellier, Montpellier.
- KOERNER, W., DUPOUEY, J.L., DAMBRINE, E., & BENOÎT, M., 1997. Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology*: 85, 351-358.
- KOLLMANN, J. & POSCHLOD, P., 1997. Population processes at the grassland-scrub interface. *Phytocoenologia* 27: 235-256.
- LAVOREL, S., LEBRETON, J.D., DEBUSSCHE, M., & LEPART, J., 1991. Nested spatial patterns in seed bank and vegetation of Mediterranean old fields. *J. of Vegetation Science*, 2, 367-376.
- LAVOREL, S., 1999. Ecological diversity and resilience in Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and Distribution* 5: 3-13.
- LE GLORU, P., 1956. Le melon en Crau. In : Journées maraîchères méridionales, pp. 19, Châteaurenard, Salon-de-Provence.
- LINDBLADH, M., 1999. The influence of former land-use on vegetation and biodiversity in the boreo-nemoral zone of Sweden. *Ecography* 22: 485-498.
- LOISEL, R., GOMILA, H., & ROLANDO, C., 1990. Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de la Crau, France méridionale. *Ecologia mediterranea* 16 : 255-267.
- MAJOR, J. & PYOTT, W.T., 1966. Buried, viable seeds in two Californian bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio* 13 : 253-282.
- MARMAROT, J., 1997. Mauvaises herbes des cultures. ACTA.
- MARRS, R.H., 1993. Soil fertility and nature conservation in Europe: theoretical considerations and practical management solutions. *Advanced Ecological Research* 24 : 241-300.
- MARSHALL, E.J.P. & HOPKINSON, A., 1990. Plant species composition and dispersal in agricultural land. In: R.G.H. Bunce & D.C. Howard (eds.) *Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven Press, London, New York : 98-116.
- MASIP, A.C., 1991. *Le peuplement végétal de la Réserve de Peau de Meau*. Données pour la gestion. Departament de Biologia Vegetal, Barcelona.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J., 1999. *PcOrd. Multivariate analysis of ecological data*. User's Guide. MjM Software Design, Oregon.
- MÉDAIL, F., ROCHE, P., & TATONI, T., 1998. Functional groups in phytoecology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. *Acta Oecologica* 19 : 263-274.
- MEYER, D., 1983. Vers une sauvegarde et une gestion du milieu naturel de la Crau. *Biologie-Ecologie méditer.* 10 : 155-172.
- MILBERG, P., 1992. Seed bank in a 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecologica* 13 : 743-752.
- MILBERG, P., 1993. Soil seed banks and germination ecology, in : Swedish semi-natural grasslands. Dissertation, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology* Wiley, New York.
- MÜHLENBERG, M., 1993. *Freilandökologie* UTB, Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- MULLER, F.M., 1978. *Seedlings of the north-western European lowland. A flora of seedlings*. Junk., The Hague.
- OKUSANYA, O.T., 1979. An experimental investigation into the ecology of some maritime cliff species. II Germination studies. *Journal of Ecology* 67 : 293-304.
- PONS, T.L., 2000. Seed responses to light. In: *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*, ed M. Fenner, vol. 2nd edition, pp. 237- ? CABI international, Southampton.
- POSCHLOD, P., 1991. Diasporenbanken in Böden-Grundlagen und Bedeutung. In: B. Schmid & J. Stöcklin (eds.). *Populationsbiologie der Pflanzen*. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin: 15-34.
- POSCHLOD, P. & JACKEL, A.-K., 1993. Untersuchungen zur Dynamik von generativen Diasporenbanken von

- Samenpflanzen in Kalkmagerrasen. *I. Jahreszeitliche Dynamik des Diasporenregens und der Diasporenbank auf zwei Kalkmagerrasenstandorten der Schwäbischen Alb. Flora* 188: 49-71.
- POSCHLOD, P., KIEFER, S., & FISCHER, S., 1995. Die potentielle Gefährdung von Pflanzenpopulationen in Kalkmagerrasen auf der Mittleren Schwäbischen Alb durch Sukzession, Brache und Aufforstung - ein Beispiel für einen zönotischen Ansatz der Gefährdungsanalyse von Pflanzenpopulationen. *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 83: 199-227.
- POSCHLOD, P., BAKKER, J., BONN, S., & FISCHER, S., 1996. Dispersal of plants in fragmented landscapes. Changes of dispersal processes in the actual and historical man-made landscape. In: J. Settele, C. Margules, P. Poschlod & K. Henle (eds.), *Species survival in fragmented landscapes*. Kluwer Academic Press, Dordrecht, Boston, London: 123-127.
- POSCHLOD, P. & BONN, S., 1998. Changing dispersal processes in central European landscape since the last ice age: an explanation for the actual decrease of plant species richness in different habitats? *Acta Botanica Neerlandica* 47: 27-44.
- POSCHLOD, P., KIEFER, S., TRÄNKLE, U., FISCHER, S., & BONN, S., 1998. Plant species richness in calcareous grasslands as affected by dispersability in space and time. *Applied Vegetation Science* 1: 75-90.
- POSCHLOD, P. & WALLISDEVRIES, M.F., 2002. The historical and socioeconomic perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past. *Biological Conservation* 104: 361-376.
- PRIMACK, B. & MIAO, S.L., 1992. Dispersal can limit local plant distribution. *Conservation Biology* 6: 513-519.
- RINSCHADE, G., 1979. *Die Transhumance in den französischen Alpen und in den Pyrenäen*.
- RÖRMERMANN, C., DUTOIT, T., POSCHLOD, P., & BUISSON, E., 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological conservation* 121 : 21-33.
- SAUNDERS, D.A., HOBBS, R.J., & MARGULES, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5: 18-32.
- SCHENKEVELD, A.J. & VERKAAR, H.J., 1984. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: distribution of germinative seeds and its significance for seedling emergence. *Journal of Biogeography* 11: 251-260.
- STERNBERG, M., GUTMAN, M., PEREVOLOTSKY, A., UNGAR, E.D., & KIGEL, J., 2000. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology* 37: 224-237.
- TACKENBERG, O., 2001. Methoden zur Bewertung gradueller Unterschiede des Ausbreitungspotentials von Pflanzenarten. *Dissertationes Botanicae*, 347, 138.
- TER HEERDT, G.N.J., VERWEIJ, G.L., BEKKER, R.M., & BAKKER, J.P., 1997. An improved method for seed-bank analysis: seedling emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology* 10: 144-151.
- THOMPSON, K., 1978. The occurrence of buried viable seeds in relation to environmental gradients. *Journal of Biogeography* 5: 425-430.
- THOMPSON, K. & GRIME, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67: 893-921.
- THOMPSON, K., BAKKER, J.P., & BEKKER, R.M., 1997. *The soil seed banks of North Western Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TRABAUD, L. & GALTIE, J., 1996. Effects of fire frequency on plant communities and landscape pattern in the Massif des Aspres, Southern France. *Landscape Ecology* 11: 215-224.
- VERHEYEN, K., BOOSUYT, B., HERMY, M., & TACK, G., 1999. The land use history, 1278- 1990. of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* 26: 1115-1128.
- VERKAAR, H.J., SCHENKEVELD, A.J., & VAN DE KLASHORST, M.P., 1983. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *New Phytologist* 95: 335-344.
- WATKINSON, A.R., FRECKLETON, R.P., & FORRESTER, L., 2000. Population dynamics of *Vulpia ciliata*: regional, patch and local dynamics. *Journal of Ecology* 88: 1012-1029.
- WELLS, T.C.E., SHEAIL, J., BALL, D.F., & WARD, L.K., 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: relationships between vegetation, soils and land-use history. *Journal of Ecology* 64: 589-626.
- WILLEMS, J.H. & BIK, L.P.M., 1998. Restoration of high species density in calcareous grassland: the role of seed rain and soil seed bank. *Applied Vegetation Science* 1: 91-100.

ANNEXE 1-APPENDIX 1

Liste complète de toutes les espèces échantillonnées dans le centre de la Crau. Dans les catégories « rudéral » et « bergerie » sont présentes seulement les espèces qui ne se retrouvent pas dans les coussous ou dans les friches. La nomenclature suit Kerguelen (1999).

Complete list of all species found in central Crau. The categories "rudéral" (ruderal) and "bergerie" (sheep barn) contain only species, which are not found in the coussous or the ex-cultivated fields. The nomenclature follows Kerguelen (1999).

	coussous	friche melonnière	friche céréalière	rudéral	bergerie		coussous	friche melonnière	friche céréalière	rudéral	bergerie
Alliaceae						Asteraceae					
<i>Allium sphaerocephalon</i> L.	+	.	.	.	.	<i>Taraxacum fulvum</i> Raunkiaer	.	+	.	.	.
Amaranthaceae						<i>Tolpis barbata</i> (L.) Gaertner	+	+	+	.	.
<i>Amaranthus blitum</i> L.	.	.	.	+	+	<i>Tragopogon porrifolius</i> L.	.	+	+	.	.
Araceae						<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop.	+	.	.	.	.
<i>Arum italicum</i> Miller	.	.	.	+	.	<i>Xanthium spinosum</i> L.	.	.	.	.	+
Apiaceae						Boraginaceae					
<i>Daucus carota</i> L.	+	+	+	.	.	<i>Echium italicum</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Eryngium campestre</i> L.	+	+	+	.	.	<i>Echium vulgare</i> L.	+	+	.	.	.
<i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertner	+	.	+	.	.	<i>Heliotropium europaeum</i> L.	.	.	.	.	+
<i>Trinia glauca</i> (L.) Dumort.	+	.	.	.	.	<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel	.	.	.	.	+
Asphodelaceae						<i>Neotostema apulum</i> (L.) I.M. Johnston	.	+	+	.	.
<i>Asphodelus ayardii</i> Jahandiez & Maire	+	+	+	+	.	<i>Pardoglossum cheirifolium</i> (L.) Barbier & Mathez	.	+	.	.	.
Asteraceae						Brassicaceae					
<i>Andryala integrifolia</i> L.	.	+	.	.	.	<i>Biscutella laevigata</i> L.	+	.	.	.	.
<i>Anthemis arvensis</i> L.	.	+	+	.	.	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	.	.	.	+	+
<i>Bellis sylvestris</i> Cirillo	+	+	+	.	.	<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	.	+	+	.	.
<i>Carduus nigrescens</i> Vill.	+	+	+	.	.	<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagrèze-Fossat	+	+	.	.	.
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis	+	+	+	.	.	<i>Lepidium graminifolium</i> L.	.	+	+	.	.
<i>Carlina corymbosa</i> L.	.	+	.	.	.	<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv.	+	+	+	.	.
<i>Carlina lanata</i> L.	+	+	+	.	.	<i>Sinapis alba</i> L.	.	.	.	.	+
<i>Carthamus lanatus</i> L.	+	+	+	.	.	Caryophyllaceae					
<i>Centaurea aspera</i> L.	+	.	.	.	.	<i>Arenaria leptoclados</i> (Reichenb.) Guss.	.	+	.	.	.
<i>Centaurea calcitrapa</i> L.	.	.	.	+	+	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	+	+	.	.	.
<i>Centaurea melitensis</i> L.	.	.	.	+	+	<i>Cerastium pumilum</i> Curtis	+	.	.	.	.
<i>Centaurea solstitialis</i> L.	+	+	.	.	.	<i>Dianthus sylvestris</i> Hoppe ex Willd.	+	.	.	.	.
<i>Cichorium intybus</i> L.	.	.	.	.	+	<i>Herniaria incana</i> Lam.	.	+	.	.	.
<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	.	+	.	+	.	<i>Paronychia argentea</i> Lam.	.	.	.	+	.
<i>Crepis foetida</i> L.	+	+	+	.	.	<i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P.W. Ball & Heywood	+	+	+	.	.
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm.	.	+	+	.	.	<i>Sagina apetala</i> Ard.	.	+	.	.	.
<i>Evax pygmaea</i> (L.) Brot.	+	+	.	.	.	<i>Silene gallica</i> L.	+	+	.	.	.
<i>Filago pyramidata</i> L.	+	+	+	.	.	<i>Silene otites</i> (L.) Wibel	+	.	.	.	.
<i>Galactites elegans</i> (All.) Soldano	+	+	+	.	.	<i>Spergularia rubra</i> (L.) J. & C. Presl	.	.	.	+	+
<i>Hedypnois cretica</i> (L.) Dum.-Cours.	+	+	+	.	.	Chenopodiaceae					
<i>Hieracium pilosella</i> agg. L.	.	.	+	.	.	<i>Camphorosma monspeliaca</i> L.	.	.	.	+	.

<i>Hyoseris scabra</i> L.	.	.	.	.	+		<i>Chenopodium album</i> L.	.	.	.	.	+
<i>Hypochaeris glabra</i> L.	.	+	.	.	.		<i>Chenopodium murale</i> L.	.	.	.	.	+
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Chenopodium</i> c.f. <i>opulifolium</i> Schader	.	.	.	+	+
<i>Lactuca serriola</i> L.	.	+	.	.	.		Cistaceae					
<i>Logfia gallica</i> (L.) Cosson & Germain	+	+	+	.	.		<i>Fumana procumbens</i> (Dunal) Gren.	+	.	.	.	.
<i>Logfia minima</i> (Sm.) Dumort.	+	+	.	.	.		Convolvulaceae					
<i>Onopordum illyricum</i> L.	.	+	+	.	.		<i>Convolvulus arvensis</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Pallenis spinosa</i> (L.) Cass.	.	.	.	+	+		<i>Convolvulus cantabrica</i> L.	+	+	.	.	.
<i>Picris hieracioides</i> L.	+	.	.	.	.		Crassulaceae					
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth	+	+	+	.	.		<i>Cnassula tillaea</i> Lester-Garland	+	+	+	.	.
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	.	+	.	.	.		Curcubitaceae					
<i>Scorzonera laciniata</i> L.	.	+	.	.	.		<i>Ecballium elaterium</i> (L.) A. Richard	.	.	.	.	+
<i>Senecio vulgaris</i> L.	+	+	+	.	.		Cyperaceae					
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertner	.	.	.	+	+		<i>Scirpoides holoschoenus</i> (L.) Šoják	.	.	.	+	.
Euporbiaceae							Linaceae					
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Linum strictum</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Euphorbia exigua</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Linum trigymum</i> L.	+	+	.	.	.
<i>Euphorbia falcata</i> L.	.	+	.	.	.		Malvaceae					
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	.	+	.	.	.		<i>Malva neglecta</i> Wallr.	.	.	.	.	+
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton	.	.	.	+	.		<i>Malva sylvestris</i> L.	.	.	.	.	+
<i>Euphorbia segetalis</i> L.	.	.	.	+	+		Moraceae					
<i>Euphorbia seguierana</i> Necker	.	+	+	.	.		<i>Ficus carica</i> L.	.	.	.	.	+
Fabaceae							Oxalidaceae					
<i>Astragalus hamosus</i> L.	.	.	.	+	.		<i>Oxalis corniculata</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Hippocrepis ciliata</i> Willd.	.	+	.	.	.		Papaveraceae					
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	+	+	+	.	.		<i>Glaucium flavum</i> Crantz	.	.	.	+	.
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.	.	+	+	.	.		<i>Papaver rhoeas</i> L.	.	.	.	+	.
<i>Medicago sativa</i> L.	.	.	.	+	.		Plantaginaceae					
<i>Scorpiurus muricatus</i> L.	+	+	.	.	.		<i>Plantago afra</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Trifolium angustifolium</i> L.	+	+	.	.	.		<i>Plantago bellardii</i> All.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium arvense</i> L.	+	.	.	.	.		<i>Plantago coronopus</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Trifolium campestre</i> Schreber	+	+	+	.	.		<i>Plantago holostium</i> Scop.	.	.	.	+	.
<i>Trifolium cherleri</i> L.	+	.	.	.	.		<i>Plantago lagopus</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Plantago lanceolata</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium pratense</i> L.	.	.	.	.	+		Poaceae					
<i>Trifolium repens</i> L.	.	.	.	.	+		<i>Aegilops neglecta</i> Req.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium scabrum</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Aegilops ovata</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium stellatum</i> L.	+	+	+	.	.		<i>Aegilops triuncialis</i> L.	.	+	.	.	.
<i>Trifolium subterraneum</i> L.	.	+	+	.	.		<i>Aira cupaniana</i> Guss.	+	+	+	.	.
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	.	+	+	.	.		<i>Avena barbata</i> Link	+	+	+	.	.
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	.	+	+	.	.		<i>Avenula bromoides</i> (Gouan) H. Scholz	+	.	.	.	.
<i>Trigonella monspeliaca</i> L.	.	+	+	.	.		<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng	+	+	+	.	.
<i>Vicia parviflora</i> Cav.	+	.	.	.	.		<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P. Beauv.	+	+	+	.	.
Gentianaceae							<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roemer & Schultes	.	+	.	.	.
<i>Centaureum tenuifolium</i> (Hoffman. & Link) Fritsch	+	.	.	.	.		<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P. Beauv.	+	.	.	.	.
Geraniaceae							<i>Bromus hordeaceus</i> L.	+	+	+	.	.
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hérit.	+	+	+	.	.		<i>Bromus intermedius</i> Guss.	.	+	.	.	.

<i>Erodium malacoides</i> (L.) L'Hérit.	.	+	.	.	.	.	<i>Bromus madritensis</i> L.	+	+	+	.	.	.
<i>Geranium molle</i> L.	+	+	+	.	.	.	<i>Bromus rubens</i> L.	+	+	+	.	.	.
Hypericaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E. Hubbard	+	+	+	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i> L.	.	.	.	+	.	.	<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	+	+	+	.	.	.
<i>Hypericum tomentosum</i> L.	.	.	.	+	.	.	<i>Cynosurus echinatus</i> L.	+	.	.	.	.	.
Juncaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+	+	.	.	.
<i>Juncus bufonius</i> L.	.	.	.	+	.	.	<i>Gastridium ventricosum</i> (Gouan) Schino & Thell.	+	+	+	.	.	.
Lamiaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Hordeum murinum</i> L.	.	+	+	.	.	.
<i>Ajuga chamaepitys</i> (L.) Schreber	.	+	.	.	.	.	<i>Koeleria vallesiana</i> (Honckeny) Gaudin	+	+	.	.	.	.
<i>Ballota nigra</i> L.	.	.	.	.	+	.	<i>Lolium perenne</i> L.	.	+	+	.	.	.
<i>Calamintha nepeta</i> (L.) Savi	+	+	+	.	.	.	<i>Lolium rigidum</i> Gaudin	.	+	+	.	.	.
<i>Marrubium vulgare</i> L.	.	+	.	.	.	.	<i>Melica ciliata</i> L.	+	+	.	.	.	.
<i>Phlomis lychnitis</i> L.	.	+	.	.	.	.	<i>Phleum pratense</i> L.	+	.	.	.	.	.
<i>Salvia verbenaca</i> L.	.	+	+	.	.	.	<i>Piptatherum miliaceum</i> (L.) Cosson	.	.	.	+	.	.
<i>Sideritis romana</i> L.	+	+	+	.	.	.	<i>Poa annua</i> L.	.	.	.	+	+	.
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	+	.	.	.	.	.	<i>Psilurus incurvus</i> (Gouan) Schino & Thell	+	+	+	.	.	.
<i>Teucrium polium</i> L.	+	.	.	.	.	.	<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	+	+	+	.	.	.
<i>Thymus vulgaris</i> L.	+	.	.	.	.	.	<i>Stipa capillata</i> L.	+	.	.	.	.	.
Linaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski	+	+	+	.	.	.
<i>Linum bienne</i> Miller	+	+	.	.	.	.	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) S.F. Gray	+	+	+	.	.	.
Poaceae	.	.	.	.	.	.	Rubiaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Vulpia ciliata</i> Dumort.	+	+	+	.	.	.	<i>Galium pumilum</i> Murray	+	.	.	.	.	.
Polygonaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Sherardia arvensis</i> L.	+	+	+	.	.	.
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	+	+	+	.	.	.	Rutaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonum aviculare</i> L.	.	.	.	+	.	.	<i>Ruta angustifolia</i> Pers.	+	+	.	.	.	.
<i>Rumex acetosella</i> L.	.	+	.	.	.	.	<i>Ruta montana</i> (L.) L.	+	.	.	.	.	.
<i>Rumex pulcher</i> L.	.	+	+	.	.	.	Scrophulariaceae	.	.	.	.	.	.
Portulacaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Kickxia elatine</i> (L.) Dumort.	.	+	.	.	.	.
<i>Portulaca oleraceae</i> L.	.	.	.	+	+	.	<i>Linaria arvensis</i> (L.) Desf.	+	+	+	.	.	.
Primulaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Linaria pelisseriana</i> (L.) Miller	+	.	.	.	.	.
<i>Anagallis arvensis</i> L.	.	+	.	.	.	.	<i>Verbascum sinuatum</i> L.	+	+	+	.	.	.
<i>Asterolimon linum-stellatum</i> (L.) Duby	+	+	.	.	.	.	<i>Verbascum thapsus</i> L.	.	+	+	.	.	.
Ranunculaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Veronica arvensis</i> L.	+	+	+	.	.	.
<i>Ranunculus paludosus</i> Poir.	+	.	+	.	.	.	Solanaceae	.	.	.	.	.	.
Resedaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Hyoscyamus albus</i> L.	.	.	.	.	+	.
<i>Reseda phyteuma</i> L.	+	+	.	.	.	.	<i>Solanum dulcamara</i> L.	.	.	.	+	.	.
Rosaceae	.	.	.	.	.	.	<i>Solanum nigrum</i> L.	.	.	.	+	.	.
<i>Potentilla reptans</i> L.	.	+	.	.	.	.	Urticaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa agrestis</i> Savi	.	.	.	+	.	.	<i>Urtica urens</i> L.	.	.	.	.	+	.
<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	.	.	.	+	.	.	Verbenaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	+	+	+	.	.	.	<i>Verbena officinalis</i> L.	.	+	+	.	.	.
Rubiaceae	.	.	.	.	.	.	Vallerianaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Asperula cynanchica</i> L.	+	+	+	.	.	.	<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufresne	.	+	.	.	.	.
<i>Crucianella angustifolia</i> L.	+	.	+	.	.	.	<i>Valantia muralis</i> L.	.	.	.	+	.	.
<i>Galium murale</i> (L.) All.	.	+	+	.	.	.	Zygophyllaceae	.	.	.	.	.	.
<i>Galium parisiense</i> agg. L.	+	+	+	.	.	.	<i>Tribulus terrestris</i> L.	.	.	.	.	+	.

Composition et structure de la végétation aux bordures entre friches post-culturelles et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône)

Composition and structure of vegetation at the boundary between ex-arable fields and steppe in the plain of La Crau (Bouches-du-Rhône)

Elise Buisson¹, Thierry Dutoit² & Christiane Rolando³

1. UMR-CNRS 6116 Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, université d'Aix-Marseille III, bat. Villemain, domaine du Petit-Arbois, avenue Philibert BP80 CEREGE, 13545 Aix-en-Provence cedex 04 – Tél. : +33 4 42 90 84 86 – Fax : +33 4 42 90 84 48

2. UMR INRA-UAPV 406 « Ecologie des invertébrés », université d'Avignon, site Agroparc, domaine Saint-Paul, 84914, Avignon, France

3. UMR-CNRS 6116 Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, université d'Aix-Marseille III, FST Saint-Jérôme, case 461, 13397 Marseille Cedex 20, France

Auteur pour la correspondance : Elise Buisson – email : elise.buisson@univ.u-3mrs.fr

Résumé

Dans la plaine de Crau, où persistent encore 11 500 ha d'une formation végétale considérée comme la seule steppe de France, les cultures de melons (1965-1985) ont constitué une forte perturbation ayant gravement altérée la composition floristique, la richesse spécifique et la structure de la végétation (Römermann et al., ce volume). Dans le but d'évaluer les capacités de restauration spontanée des friches post-culturelles, 3 friches adjacentes à une parcelle de steppe ont été étudiées. Pour chacune de ces friches, à partir de trois transects perpendiculaires aux bordures entre la steppe et le centre des friches, la végétation exprimée, la banque de graines permanente, la pluie de graines, la dispersion des graines par les fourmis et certaines variables d'habitat ont été échantillonnées. Nos résultats montrent que quelques espèces de la steppe colonisent les friches à partir de la bordure, mais seulement sur de très faibles distances (3 m en moyenne), même après plusieurs dizaines d'années d'abandon des pratiques culturales. La restauration spontanée des friches à partir de la steppe sera donc extrêmement lente. Afin d'accélérer ce processus, nous discutons de la possibilité de mettre en place de véritables opérations de restauration écologique par semis et transplantation d'espèces clés afin de discriminer et hiérarchiser les facteurs responsables de leur non installation dans les friches.

Mots-clés

Écologie historique, utilisation des terres, écologie de la restauration, banque de graines, pluie de graines, succession

Summary

Melon cultivation (1965-1985) greatly disturbed the composition, structure and species richness of the steppe vegetation, in the plain of La Crau, where a patch of the only Mediterranean steppe in France remains. In order to assess the autogenic restoration of ex-melon fields, three fields, all adjacent to a patch of steppe, were studied. On each field, vegetation, seed bank, seed rain, seed dispersal by ants and some habitat variables were sampled along three transects perpendicular to field boundaries. Our results show that, 20 years after the abandonment of cultivation, only a few steppe species had colonised the first three meters of field margins. The autogenic restoration of ex-melon fields is thus extremely slow. We discuss possibilities for ecological restoration by sowing or transplanting keystone species in order to identify the factors responsible for this limited autogenic restoration.

Key-words

Historical ecology, Land-uses, Restoration, Seed bank, Seed rain, Succession

Abridged English version

Past agricultural land-uses have affected composition and structure of herbaceous ecosystems throughout the Mediterranean region. Most studies on the effects of past agricultural practices, such as ploughing, are undertaken in dry grasslands, considered "hot spots" of biological diversity in Europe. Two scales can be identified in experimental methods used to study the impact of past ploughing on present-day vegetation: (1) The landscape scale is generally used to identify the extent and distribution of past agricultural practices, and the order of cultivation events. (2) At the plant community scale, the short- and long-term effects of ploughing on present-day vegetation have been also clearly identified. In this study, we focused on the interactions between the history of previously cultivated fields (landscape scale) and their position around a remnant patch of steppe (plant community scale) in order to identify the steppe-to-previously-cultivated-field colonisation pattern. The two hypotheses underlying this study are: (1) The post-agricultural secondary succession from ex-melon fields to steppe (reference ecosystem) is faster at the margins of fields than in the centre. Seed bank has a lesser role than that of seed rain or seed dispersal by ants in the colonisation of fields by steppe species; (2) in this temporal change, inertia is different between compartments (seed bank, seed rain, above-ground vegetation) and between fields with different historical trajectories (time since abandonment, cultivation time). A clear answer to these two hypotheses is important because it has implications for the ecological restoration of ex-melon fields to steppe vegetation.

La Crau is a large plain of steppe whose vegetation has been shaped over centuries by a dry and windy Mediterranean climate, particular soil conditions and itinerant sheep grazing since 2000 BP. We studied three previously cultivated melon fields, all adjacent to the same remnant patch of steppe. We used aerial photographs to document past impact on each field. Data were collected along three transects set perpendicularly to steppelfield boundaries: above-ground vegetation, stones, bare ground, *T. vulgaris* and *B. retusum* (two dominant species of the steppe) percent covers were estimated;

soil N, P_2O_5 , C, CaO, K₂O, MgO and pH were measured; permanent seed bank at two depths were studied; spring seed rain and spring seed dispersal by ants were collected.

We found that field (A) was cultivated with melons in 1971, field (B) in 1972 and field (C) in 1968 and again between 1979 and 1984 (fig. 1). Melon cultivation was very destructive because fields were moved every year (soil fungus), because ploughing was deep and reached bedrock and because cultivations were watered, fertilised and treated. The total number of species found in the vegetation, seed bank, seed rain and ant-traps are detailed for each field in Table 1.

The CA performed on the vegetation and on the surface seed bank data (fig. 2) distinguished each previously cultivated field and showed that each is characterised by certain species. This site effect could not be explained geographically, but the PCA showed that each field is characterised by its own unique historical trajectory (conditions of melon cultivation, time since abandonment, cultivation time) (fig. 3).

At the margins of all fields (0-10m), P_2O_5 concentrations and percent covers of stones increased significantly with the distance from the steppe boundaries. However, this light gradient cannot explain the major change observed in vegetation composition covering only on a few meters at boundary edges (fig. 4). Vegetation dynamics itself may explain this "edge effect": *T. vulgaris* may be a keystone species of the community and may play a role in the colonisation/restoration process.

Seed rain and seed dispersal by ants are limited to the margins. Restoration from the seed bank appears to be minimal, as well. Therefore, to restore the previously cultivated fields, steppe species may need to be reintroduced. We noted that *T. vulgaris*, a dominant species of the steppe, may be a keystone species of the community. Future research could focus on re-establishing this species and documenting its role in the restoration of previously cultivated fields.

INTRODUCTION

Les pratiques agricoles passées ont affecté la composition et la structure des écosystèmes herbacés (pelouses sèches, pelouse steppique, etc.) des paysages du bassin méditerranéen (Grove & Rackham, 2001). La plupart des études portant sur les effets de ces utilisations, comme le labour et la fragmentation des écosystèmes herbacés, ont été réalisées sur des pelouses sèches, car, en Europe, elles sont des milieux riches en espèces végétales (Hillier *et al.*, 1990). Cependant, les terres anciennement labourées sont souvent difficiles à localiser dans le sud de l'Europe car elles ont été marquées par de nombreux incendies qui homogénéisent la végétation lors des successions secondaires qui se mettent en place après abandon des cultures (Trabaud & Galtie, 1996). Pour cette raison, les effets d'anciens labours sur la végétation actuelle ont été peu étudiés dans le bassin méditerranéen, au contraire de ceux du nord-ouest de l'Europe (Austrheim & Olsson, 1999).

L'impact du labour sur la végétation actuelle peut être étudié à deux niveaux :

Premièrement, le niveau du paysage est habituellement utilisé pour identifier l'étendue et la distribution de pratiques agricoles passées, ainsi que l'ordre des événements qui jouent un rôle important dans la création des patrons actuels de végétation dans les pelouses sèches. Ces études d'écologie historique (Sheail, 1980 ; Rackham, 1986 ; Russel, 1997 ; Egan & Howell, 2001) comparent des cartes d'occupation des sols à différentes dates, des cartes postales avec les données actuelles (Bruynseels & Vermander, 1984 ; Gibson & Brown, 1991 ; Molnar & Biro, 1996 ; Pärtel *et al.*, 1999 ; Debussche *et al.*, 1999). La plupart des études ont montré que beaucoup de pelouses étaient labourées au XIX^e siècle et utilisées pour cultiver des céréales, de la vigne ou des plantes tinctoriales dans des systèmes de rotation complexe (Smith, 1980 ; Rosén & Borgegard, 2001, Dutoit *et al.*, 2003a). Ces études ont aussi montré que les parcelles étaient abandonnées car les cultures sur sol sec devenaient de moins en moins rentables. Une reforestation spontanée s'est ensuite mise en place au cours du XX^e siècle (Crompton & Sheail, 1975 ; Poschlod & WallisDeVries, 2002).

Deuxièmement, au niveau de la communauté, les effets du labour à court (Austrheim & Olsson, 1999) et long terme (Cornish, 1954 ; Wells *et al.*, 1976) sur la végétation actuelle ont aussi été clairement identifiés. Une diminution de la richesse spécifique et des changements de la composition floristique sont observés sur les friches par rapport aux pelouses sèches adjacentes pâturées. Par exemple, les

espèces rudérales persistent longtemps dans la végétation exprimée et dans la banque de graines permanente et peuvent alors être utilisées comme des bio-indicateurs des utilisations passées du sol (Dutoit *et al.*, 2003a ; Poschlod & WallisDeVries, 2002). Le labour influence la richesse en espèces et la composition floristique mais aussi la direction des successions post-culturelles par rapport à celles des successions post-pastorales (Gibson & Brown, 1991). Ces effets peuvent être liés à une augmentation de la fertilité du sol sur les parcelles anciennement cultivées par suite d'épandage de fertilisants lors de la culture (Gough & Marrs, 1990 ; Marrs, 1985) et de la présence d'espèces rudérales (sensu Grime, 1974), qui ont une banque de graines permanente (Graham & Hutchings, 1988ab ; Dutoit & Alard, 1995 ; Dutoit *et al.*, 2003b).

Cette étude se concentre sur les relations entre l'histoire de parcelles (niveau du paysage) et la position de celles-ci par rapport à la steppe relictuelle (niveau de la communauté végétale) afin d'identifier la dynamique successionnelle de la végétation de la steppe sur les friches. Comprendre la progression de la colonisation aux bordures est particulièrement important au niveau de la restauration écologique car la restauration spontanée s'effectue de la steppe vers les friches à partir de ces bordures (Hutchings & Booth, 1996a).

Les hypothèses préalables à cette étude sont, d'une part, la succession végétale secondaire post-culturelle des friches vers la steppe (état de référence) est plus rapide en bordure de friche qu'au centre. La banque de graines a donc un rôle moins important que la pluie de graines ou la dispersion des graines par les fourmis dans la colonisation des espèces de la steppe vers les friches. D'autre part, que dans cette évolution temporelle il existe des inerties différentes entre compartiments (banque de graines, pluie de graines, végétation exprimée) et entre friches dont les trajectoires historiques sont différentes (date d'abandon, type de culture ancienne). Une réponse claire à chacune de ces hypothèses est importante par rapport aux implications en matière de restauration écologique des friches vers la végétation steppique de référence.

MÉTHODES

Site d'étude

La plaine de la Crau (60 000 ha) fait partie du bassin méditerranéen et s'illustre par son caractère unique. Située sur l'ancien delta de la Durance, la Crau est limitée au nord par les Alpilles, au sud par la mer Méditerranée, à

l'est par l'étang de Berre et à l'ouest par le delta du Rhône. La roche mère de la plaine de la Crau est une couche imperméable de poudingue (*taparas* en provençal), de 5 à 40 m d'épaisseur, formée de galets inclus dans une matrice calcaire. En dessous se trouve une importante nappe phréatique inaccessible aux végétaux (Devaux *et al.*, 1983). Le climat y est méditerranéen (température moyenne annuelle : 14 °C, précipitations maximales au printemps et en automne totalisant 500 mm/an, plus de 3 000 heures d'ensoleillement/an et des vents violents soufflant 334 jours/an) (Devaux *et al.*, 1983). 50 % de la surface du sol dans le centre de la Crau est recouverte de gros galets (Bourrelly, 1983), créant un microclimat qui protège le sol des fortes variations de température (de 60 °C en surface à 30 °C en dessous l'été). De plus, le pâturage y est pratiqué depuis plusieurs siècles (Badan *et al.*, 1995 ; Leveau, ce volume ; Lebaudy, ce volume). L'ensemble de ces contraintes a façonné une végétation de type steppique.

Dans les années 1965, le pompage direct de l'eau de la nappe phréatique a permis le développement d'une production de melon primeur, plus tard remplacée par des vergers. Ces activités ont contribué à la fragmentation de la steppe laissant une seule grande parcelle encore homogène (6 500 ha). Jusqu'à présent, les interactions entre les parcelles de steppe et la matrice ont été peu étudiées du point de vue de l'écologie de la restauration (Étienne *et al.*, 1998), sauf pour l'avifaune (Wolff *et al.*, 2001). De plus, les effets homogénéisants des incendies ne sont pas un problème, car les bergers n'ont traditionnellement pas utilisé le feu dans la plaine de Crau (Fabre, 1997). Aussi ce site est-il une opportunité pour étudier les effets du labour sur les communautés végétales actuelles dans un contexte méditerranéen.

Le site d'étude correspond à la réserve naturelle de Peau de Meau (43°33' E 4°50' N, altitude 10 m), sur la plus grande et dernière parcelle de steppe, dominée par des espèces pérennes *Brachypodium retusum* et *Thymus vulgaris*. Cette réserve de 160 ha (fig. 1) comporte 25 % de steppe et 75 % de friches. Parmi ces friches, 55 % ont été cultivées en melons, le reste en céréales (Masip, 1991).

Nous avons sélectionné trois friches melonnières adjacentes à la même parcelle de steppe, et nous avons utilisé des photographies aériennes pour reconstituer les trajectoires historiques (IGN, Institut national de géographie 1944-1989). La première série de photos aériennes disponibles a été prise par l'US Air Force en 1944. La dernière série nécessaire date de 1989 après arrêt de la culture du melon dans la zone d'étude. D'autres méthodes d'écologie historique ont aussi contribué à une meilleure

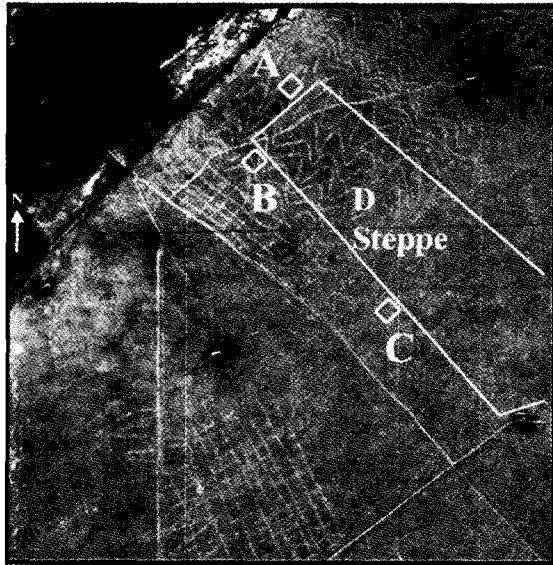
compréhension des pratiques agricoles (discussion avec les exploitants agricoles).

La friche (A) (fig. 1) est située au nord-ouest de la steppe. Elle a probablement été cultivée pour la première fois en 1971 avec du melon sous tunnels en plastique (1,7 m large x 0,7 m haut, Borrey, 1965). Comme le *Fusarium oxysporum* F. sp. *melonis*, un champignon se développant dans le sol lors de la première année de culture, détruisait la majeure partie des récoltes (Odet, 1991), les melons étaient cultivés un an, puis la culture se poursuivait sur une parcelle adjacente l'année suivante. Les parcelles cultivées en melon faisaient alors l'objet d'une rotation de dix à quinze ans avant d'être à nouveau réutilisées pour la culture de melons afin d'éviter une nouvelle contamination par la fusariose (Borrey, 1965 ; Le Gloru, 1956). Après un an de culture du melon, des céréales et de la luzerne étaient semées. Ce mélange blé/luzerne servait de complément à l'alimentation hivernale des moutons (Masip, 1991). La friche A semble avoir été cultivée avec ce mélange entre 1972 et 1979 puis la parcelle a été abandonnée entre 1979 et 1984.

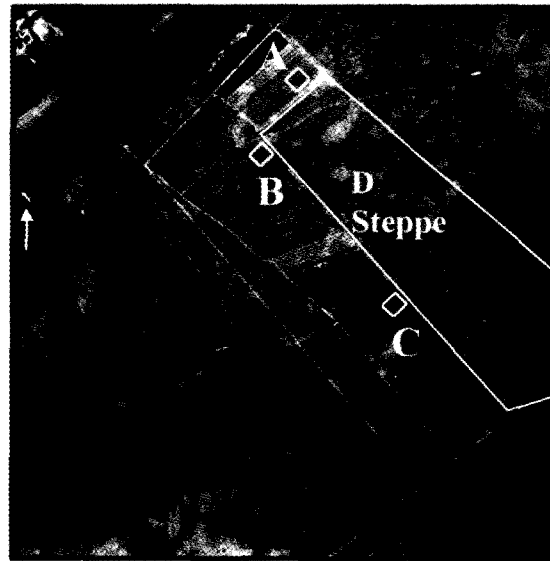
La friche (B) est située à l'ouest de la steppe. Elle a été cultivée pour la première fois entre 1960 et 1966 avec des céréales. Les melons ont été cultivés sous tunnels en 1972. La parcelle a ensuite été cultivée avec le mélange blé/luzerne en 1973 avant d'être abandonnée.

La friche (C) est située au sud de la steppe. Elle a été cultivée pour la première fois entre 1960 et 1966 avec des céréales. La parcelle a ensuite été cultivée avec des melons en 1968 puis avec le mélange blé/luzerne en 1969. Une variété de melon résistant à la fusariose ayant été créée, les melons ont ensuite été cultivés plusieurs années de suite entre 1979 et 1984 dans une rotation de quatre ans avec les courgettes, les aubergines et les poivrons (tunnel : 8 m large x 2 m haut). Des salades, tomates et fraisiers y auraient également été cultivés (Masip, 1991).

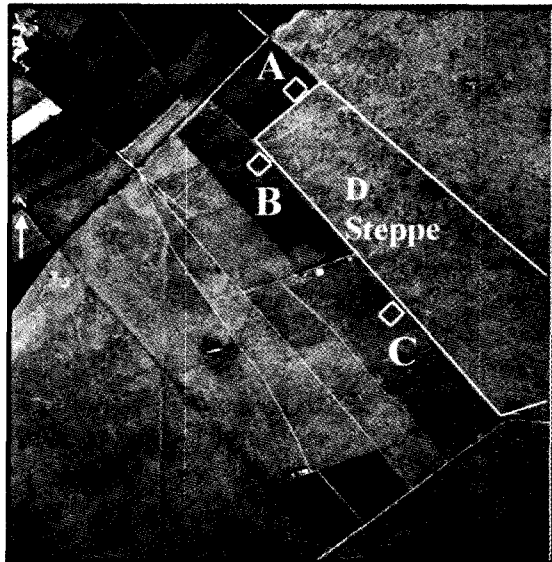
En 1985, après une surproduction de melons et devant les difficultés de vie en Crau (absence de bâtiments, vie dans des caravanes) les producteurs sont retournés à Cavaillon et la culture itinérante du melon a cessé en centre Crau. La culture du melon a été très destructrice pour la steppe, d'une part, quand des plants de melon résistants à la fusariose n'étaient pas encore disponibles, les cultures étaient déplacées chaque année sur des parcelles anciennement cultivées en céréales ou sur de la steppe. D'autre part, les labours étaient toujours profonds, atteignant le poudingue, ils en ont remonté des morceaux dans le sol (Masip, 1991). Enfin, les cultures de melons étaient arrosées, traitées contre la chlorose, l'araignée rouge, les pucerons et l'oïdium, et fertilisées



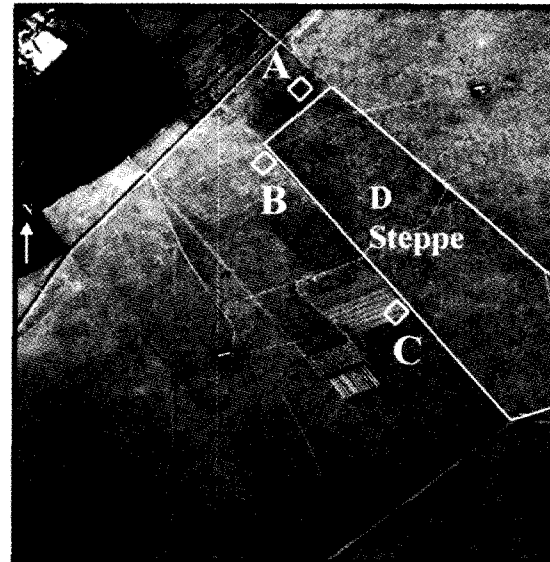
1947
A, B et C avant la culture
D: Steppe



1971
A: Culture de melon sous tunnels en plastique
B: Friche céréalière
C: Friche melonnière
D: Steppe



1975
A: Culture blé/luzerne
B: Friche melonnière
C: Friche melonnière
D: Steppe



1984
A et B après culture
C: Après culture de melon en grands tunnel
D, steppe, n'a pas été cultivée entre
1944 et 2003

Fig. 1. Trajectoires historiques des trois friches A, B, C et de la steppe D de la Réserve naturelle de Peau de Meau (43°33'E 4°50'N) retracées grâce à des photographies aériennes datant de 1944 à 1984 (échelle 1/25000, IGN-Institut géographique national).

Fig. 1. Historical trajectories of 3 fallow-lands A, B, C and the steppe D in the Nature Reserve of Peau de Meau (43°33'E 4°50'N) investigated with aerial photos for 1944 to 1984 (scale 1/25000, IGN-Institut géographique national).

avec de la fumure organique et minérale (Borrey, 1965). Après abandon, les friches ont toutes été pâturées selon les mêmes modalités que la steppe (Fabre, 1998).

La steppe (D) est une parcelle de steppe relictuelle, adjacente aux trois friches, qui n'a pas été cultivée entre 1944 et 2003.

Dispositif expérimental

Sur chaque friche, trois transects ont été disposés perpendiculairement à la bordure entre la steppe et la friche. Les transects ont été espacés de dix mètres car la dispersion des espèces herbacées ne dépasse pas quelques mètres (Verkaar *et al.*, 1983). La longueur des transects a été basée sur l'existence de fronts de colonisation par le thym (espèce pérenne typique de la végétation steppique, mais quasiment absente des friches étudiées). Cette distance n'excède pas 10 m car les phénomènes de colonisation observés selon la physionomie de la végétation en bordure sont relativement limités. L'augmentation de l'espacement entre les points n'aurait pas permis d'identifier l'effet lisière entre la steppe et les friches. Toutes les données ont été prises pour des points d'échantillonnage situés tous les mètres le long de ces transects : 11 points ont été échantillonnés par transect (de 0 à 10 m), 33 par friches, 99 au total. L'écart entre les points a été choisi pour obtenir un maximum de précision sur la distribution de la végétation en bordure. Ces points ne sont pas indépendants statistiquement les uns des autres (test par semi-variogrammes, Arcstat). Cependant, nos objectifs ne sont pas de déterminer la taille des patches de distribution mais bien la zone limite d'influence de la steppe sur les friches au niveau de la végétation (composition, richesse). Les points sont nommés de la façon suivante : le premier nombre est la distance à la bordure en mètres (0 à 10), la lettre est la friche (A, B ou C) et le second nombre est le numéro du transect (1, 2 ou 3) ; exemple 10A2.

Végétation

Les relevés de végétation ont été effectués en mai 2001 dans 10 quadrats de 40 cm x 40 cm à chaque point d'échantillonnage en utilisant une méthode en présence/absence. Afin d'éviter de perturber la végétation, tous les autres échantillonnages ont été effectués de l'autre côté des transects. Le pourcentage de recouvrement de *Thymus vulgaris* et *Brachypodium retusum*, les deux espèces dominantes de la steppe, ainsi que les pourcentages de recouvrement des galets, de la végétation et de sol nu ont été estimés.

Échantillonnage et analyse du sol

200 g de sol ont été prélevés au point d'échantillonnage 0, 5 et 10 m le long de chaque transect en février 2001. Les échantillons ont été séchés et tamisés (200 µm). L'azote a été dosé avec la méthode Kjeldahl, le phosphore avec la méthode Olsen et le carbone avec la méthode Anne (Baize, 2000). Le calcium, potassium et magnésium disponibles pour les plantes ont été dosés selon la méthode Shollenberger et Dreibelbis (Aubert, 1970). Le pH a aussi été mesuré.

Banque de graines

Afin d'observer les effets de perturbations anciennes, la banque de graines permanente (graines viables dans le sol plus de 5 ans, Thompson *et al.*, 1997) a été échantillonnée en janvier 2001 selon deux profondeurs : 0 à 10 cm et 10 à 20 cm (labour jusqu'à 20 cm environ), selon le protocole de Bakker *et al.* (1996). À chaque point d'échantillonnage et pour chaque profondeur, un pot de 500 cm³ a été rempli après avoir éliminé tous les cailloux de taille supérieure à 2 cm. La quantité de sol prélevée (1 500 cm³/friche/distance à la bordure avec la steppe) devrait être suffisante pour déterminer la composition en espèces permanentes de la banque de graines en Crau car les volumes recommandés sont de 1 200 cm³ par Bakker *et al.* (1996) et de 600 cm³ par Hayashi & Numata (1971).

Chaque échantillon a été mis en flottation dans l'eau pendant 30 minutes, lavé puis passé sur un tamis de 200 µm afin de séparer les graines des argiles, avant d'être étalé dans des bacs de semis de 45 cm x 30 cm remplis de 2 cm de vermiculite (substrat inerte) recouverte de compresses médicales de maille 100 µm. Les bacs ont été laissés dans la serre pendant 4 mois afin d'obtenir un maximum de germination et ont été déplacés plusieurs fois pour assurer des conditions de germination homogènes pour tous les échantillons. Un micro-labour a été effectué après trois mois, car cette action est connue pour accroître le nombre de germinations (Thompson & Grime, 1979). Les plantules ont été identifiées avec les flores de Muller (1978) et de Mamarot (1997), comptées et supprimées. Lorsqu'elles n'étaient pas identifiables à un jeune stade, les plantules ont été mises en pot, placées en chambre de culture (16 h de lumière/jour, 25 °C) et identifiées ultérieurement (Jauzein, 1995).

Pluie de graines

La pluie de graines a été échantillonnée du 15 avril au 15 mai 2001. Les pièges à graines ont été fabriqués

à partir de disques de papier filtre recouverts de graisse à traire et placés dans des boîtes de pétri de 14 cm de diamètre. Un piège à graines a été fixé au sol à chaque point d'échantillonnage à au moins un mètre des pièges à fourmis pour éviter d'éventuelles interférences. Les pièges ont été changés une fois début mai. Les graines ont été identifiées sous une loupe binoculaire à partir d'une granothèque constituée par Borrel & Palluel (1984 in Cerdan *et al.*, 1986).

Myrmécochorie

Afin d'estimer la dispersion des graines par les fourmis de la steppe vers les friches (Fadda *et al.*, ce volume), des pièges à fourmis ont été placés le long des transects. Ces pièges (pots de 5 cm de diamètre sur 10 de hauteur) ont été placés mi-avril et ont été remplis d'un liquide non-attractif composé de 50 % de glycol (pour préserver les graines et réduire l'évaporation), 49 % d'eau, 1 % d'acide acétique (antifongique) et quelques gouttes de détergent tensioactif (pour que les fourmis et les graines coulent). Les graines ont été identifiées de la même façon que pour la pluie de graines. Les pièges ont été changés une fois début mai.

Analyses statistiques

Afin de décrire la végétation au niveau des bordures entre steppe et friches, une AFC (analyse factorielle des correspondances) a été effectuée sur les données végétation exprimée pour les 3 friches combinées (99 points x 96 espèces). Afin d'expliquer la composition de la végétation par les variables environnementales, une ACP (analyse en correspondance principale) a été effectuée sur les 3 friches combinées (27 points x 25 variables) à partir des : (1) variables mésologiques : carbone, azote, phosphore, potassium, sodium, calcium, magnésium, pH, C/N, pourcentages de recouvrement de galets et de sol nu. (2) variables de végétation : pourcentages de recouvrement de végétation, de *T. vulgaris* et de *B. retusum*, richesse spécifique de la végétation exprimée et de la pluie de graines, richesse spécifique et densité de la banque de graines (en surface et en profondeur), nombre de graines trouvées dans les pièges à fourmis et le nombre de fourmis. (3) variables historiques : temps de culture du melon, temps écoulé depuis l'abandon de la culture. Des ANOVAS ont aussi été menées sur les variables mésologiques en relation avec la distance à la bordure.

Pour analyser la banque de graines, une AFC a été effectuée sur les données pour les deux profondeurs sépa-

rément : 0-10 cm (99 points x 33 espèces] et 10-20 cm [99 points x 31 espèces].

Des coefficients de similarité (indice de Sorensen) ont été calculés pour chaque distance selon la formule $SI = 2j/(A+B)$ (j = nombre d'espèces sur la steppe et les friches, A = nombre d'espèces sur la steppe (Straub, 1996 ; Römermann, 2002), B = nombre d'espèces sur les friches).

RÉSULTATS

L'AFC effectuée sur les données de végétation (fig. 2) distingue chaque friche et montre que chacune est caractérisée par un lot d'espèces. L'axe 1 (10,8 %) est fortement influencé par les points de la friche A, particulièrement 8A2 (contribution 34) et 1A3 (30), corrélés avec des espèces telles que *Diplotaxis tenuifolia* (82), *Euphorbia cyparissias* (60), *Bromus intermedius* (34) et *Veronica arvensis* (33). Sur l'axe 1, la friche A s'oppose aux friches B et C, corrélées avec les espèces *Carthamus lanatus* (34) et *Medicago rigidula* (30). L'axe 2 (6,5 %) oppose les friches B et C. En effet, le point 6C3 (83), corrélé avec les espèces *Conyza* sp. (64), *Phleum pratense* (49), *Hordeum murinum* (44) et *Petrorrhagia prolifera* (32), s'oppose aux points 0B1 (48) et 3B2 (57) corrélés avec les espèces *Carlina* sp. (63), *Linaria arvensis* (36) et *Erodium cicutarium* (32).

Cet effet site a été confirmé par l'AFC sur la banque de graines de surface (0 à 10 cm), mais avec des espèces différentes (friche A, *Anagallis foemina* et *Sideritis romana* ; friche B, *Calamintha nepeta* et *Lithospermum arvense* et friche C, *Chenopodium album*). Au contraire, cet effet site n'a pas été observé sur la banque de graines en profondeur (10 à 20 cm). Ainsi, la banque de graines permanente de surface est constituée de quelques espèces de steppe seulement et distingue chaque friche avec son lot caractéristique d'espèces alors que la banque de graines permanente en profondeur est constituée d'espèces rudérales (*Kickxia elatine*, *Portulaca oleracea* C. *nepeta*, *Lobularia maritima*, *Polygonum aviculare*, *Senecio vulgaris*, *Solanum nigrum*).

L'ACP effectuée sur les variables environnementales, historiques, et les variables de végétation montre aussi un effet site. Les axes 1 et 2 expliquent 43,2 % de l'inertie totale (fig. 3). L'axe 1 (26,7 %) a été fortement influencé par les points 10C1 et 5C1 corrélés avec un temps de culture plus long (> 2 ans) et des concentrations en potassium, calcium et phosphore plus élevées.

Fig. 2. AFC effectuée sur les données de végétation exprimée pour les trois friches combinées (A, B et C) [99 points x 96 espèces]. Seules les espèces ayant un fort taux de contribution aux axes sont représentées. Les 33 points d'échantillonnage de chaque friche figurent à l'intérieur de cercles.

Fig. 2. CA performed on the vegetation data for the three formerly cultivated plots (A, B and C) [99 points x 96 species]. Only the species showing a high contribution to the axes are presented on the figure. The 33 sampling points of each plot are circled

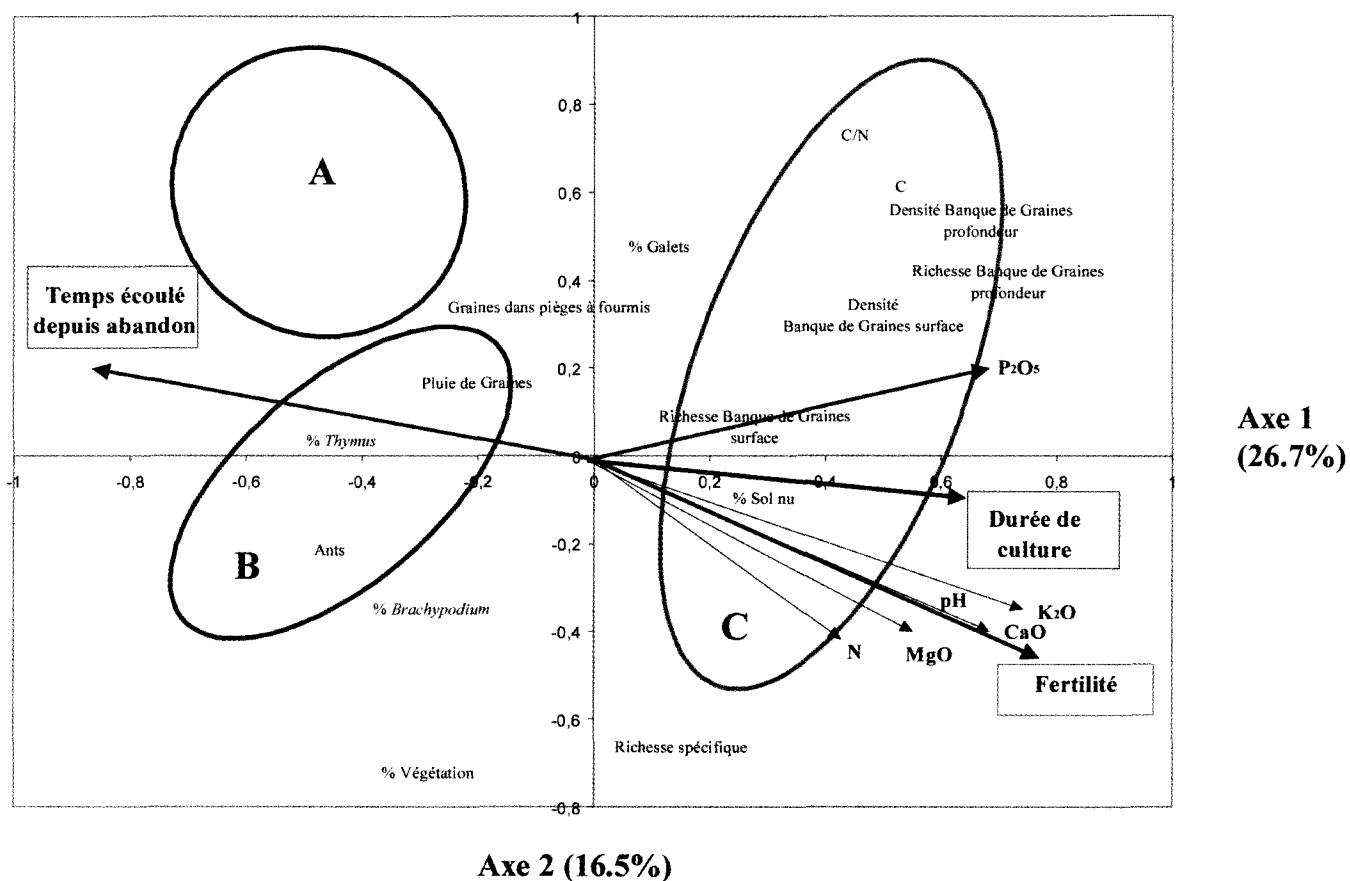
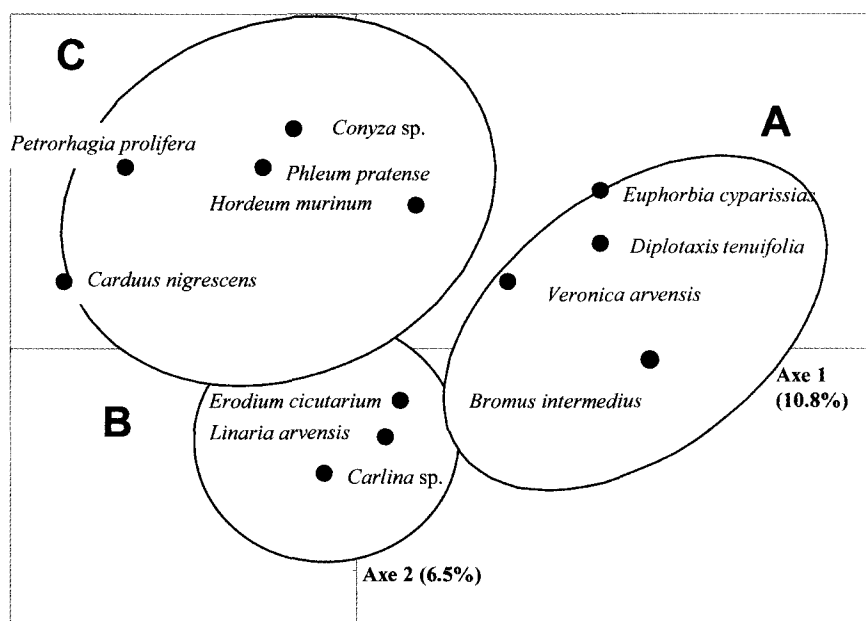


Fig. 3. ACP effectuée à partir des variables mésologiques, historiques et de végétation pour les trois friches combinées (A, B et C) [27 points x 25 variables]. Les variables ayant un fort taux de contribution à l'axe 1 sont écrites en caractères renforcés et encadrées.
Fig. 3. PCA performed on the environmental, historical and vegetation matrix for the three formerly cultivated plots (A, B and C) [27 points x 25 variables]. Variables with a high contribution to axis 1 are written in bold and framed.

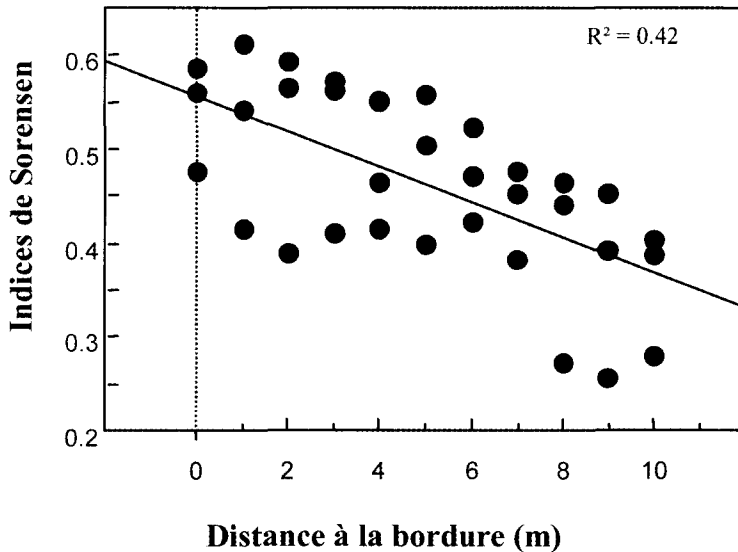


Fig. 4. Relation entre les indices de Sorensen et la distance à la bordures ($n = 3$ $p < 0,001$).

Fig. 4. Relation between Sorensen indices and distance from edges ($n = 3$ $p < 0.001$).

À l'opposé, les friches A et B sont en relation avec un temps d'abandon plus long. L'ACP montre que chaque friche est caractérisée par une trajectoire historique unique (conditions de culture du melon, temps de culture et temps d'abandon). Néanmoins, aux bordures (0-10 m), les ANOVAS effectuées sur les variables mésologiques et de végétation montrent que seules les concentrations de phosphore et le recouvrement de galets augmentent significativement avec la distance ($F = 6,95$; $p < 0,05$ et $F = 13,33$; $p < 0,001$ respectivement).

L'AFC montre un fort effet site, mais elle ne permet pas d'observer un patron de répartition des espèces avec la distance. Cependant, la composition de la végétation tend à changer avec la distance à la bordure pour les trois friches : proche de la bordure avec la steppe, il y a plus d'espèces caractéristiques de la steppe (*B. retusum*, *T. vulgaris* et *Salvia verbenaca*). Loin de la bordure, il y a plus d'espèces rudérales (*C. nepeta*, *H. murinum* et *Bromus* sp.). La valeur des coefficients de similarité entre la végétation à chaque point et la végétation de la steppe a diminué significativement avec la distance à la bordure ($r = -0,65$ $p < 0,001$) (fig. 4). Nous avons également relevé que les patrons d'organisation des espèces de la steppe (*T. vulgaris*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Linaria arvensis*, *Linum strictum*, *Galium murale*, *Galium parisiense*, *Geranium molle*, *Hedypnois cretica*, *Hypochaeris glabra*, *Evax pygmaea*, *Euphorbia exigua*, *Logfia gallica*) suivent la même distribution avec une fréquence plus importante de ces espèces en bordure de la steppe.

DISCUSSION

Effet site

L'AFC sur la végétation exprimée et sur la banque de graines permanente en surface distingue clairement les trois friches qui possèdent chacune certaines espèces particulièrement représentées. Les trois friches ne sont pourtant éloignées les unes des autres que par quelques centaines de mètres et sont adjacentes à la même parcelle de steppe. Les friches B et C (contrairement à la friche A) sont orientées de la même façon par rapport à la steppe (sud-ouest) et aux vents dominants et présentent cependant une composition floristique différente. L'effet site ne peut donc pas s'expliquer géographiquement au travers de l'expression d'un gradient climatique quelconque.

La présence d'espèces particulières sur chaque friche est donc en liaison avec l'utilisation ancienne de chaque site. L'ACP montre clairement que la végétation exprimée et latente de chaque friche est caractérisée par son histoire et sa trajectoire agricole propre. La friche C a été cultivée plus longtemps et son abandon est plus récent. Ses concentrations en potassium, azote et phosphore, éléments chimiques entrant dans la composition des engrais et amendements, sont encore élevées. Le labour était assez profond pour remonter des morceaux de poudingue dans le sol. Ceci est encore observable sur les fortes concentrations en calcium, magnésium et donc sur le pH élevé, qui peuvent expliquer la présence

des espèces mésophiles. Austrheim & Olsson (1999) ont aussi montré que les différences floristiques de plusieurs pelouses géographiquement proches peuvent s'expliquer par des dates d'abandon différentes. Wells *et al.* (1976) ont montré que les différences floristiques entre plusieurs pelouses sèches géographiquement proches s'expliquent par des différences dans l'histoire des utilisations anciennes : durée de culture, temps écoulé depuis l'abandon (100 ans) et type de cultures. Notre étude montre que ces friches, toutes cultivées au moins une fois pour produire des melons, sont floristiquement différentes à cause des conditions, dates et durées de culture qui leur sont spécifiques (culture sous tunnel sur friche A et B, culture sous tunnel puis sous serre sur la friche C) (Buisson & Dutoit, 2004 ; Römermann *et al.*, ce volume).

Indépendamment des trajectoires agricoles variées et des différences en nombres d'espèces trouvées sur chaque friche (tableau 1), les patrons de distribution spatiale de la végétation sont comparables sur les trois friches : la similitude entre la végétation des friches et celle de la steppe diminue avec la distance à la bordure. Cette diminution de la richesse avec l'augmentation de la distance peut s'expliquer selon deux hypothèses : (1) il existe un gradient environnemental (écocline) formant une zone plus riche en espèces que les deux milieux adjacents (friche

+ steppe) (Van der Maarel, 1990). (2) les espèces d'un écosystème mature (steppe) colonisent progressivement un écosystème plus jeune (friche) formant un « effet de lisière » en bordure (Frochot, 1987).

L'augmentation des concentrations en phosphore avec la distance de la bordure, suggère qu'il existe un gradient pour cette variable. En effet, les fertilisants étaient particulièrement épandus sous les tunnels et non aux bordures des parcelles cultivées où existaient des chemins d'accès aux tunnels (friche C). Gough & Marrs (1990) et Austrheim & Olsson (1999) montrent que le phosphore est généralement négativement corrélé à la richesse en espèces. L'excès de phosphore a un effet négatif sur les mycorrhizes et réduit la compétitivité des espèces ayant de telles associations (Grime *et al.*, 1987) ; 92 % des espèces de pelouses sèches ont de telles associations (Stelz, 1968). De plus, l'excès de phosphore a un effet positif sur les plantes rudérales dont il augmente la compétitivité au détriment des espèces des pelouses sèches (Gough & Marrs, 1990). Bien que ce gradient de phosphore existe, cela ne permet cependant pas d'expliquer le changement de composition spécifique de la végétation observée sur les dix premiers mètres de la bordure. En effet, Janssens *et al.* (1998) montrent également que pour les écosystèmes de prairie, les sites ayant des sols contenant plus de

		A	B	C	Total
Végétation					
Nombre total d'espèces dans la végétation		63	66	83	94
Banque de graines : 396 échantillons de sols à deux profondeurs					
Nombre d'espèces dans la banque de graines permanente	(0- 20 cm)	27	28	21	39
Nombre de germinations dans la banque de graines permanente	(0-20 cm)	691	375	497	1563
Pluie de graines : 198 pièges échantillonnés en 2 fois					
Nombre de taxa		25	12	17	27
Nombre de graines		812	735	790	2337
Myrmécochorie : 198 pièges échantillonnés en 2 fois					
Nombre de taxa		19	13	17	24
Nombre de graines		255	265	198	718

Tableau 1. Nombre total de germinations, de graines ou d'espèces dans les quatre jeux de données (végétation exprimée, banque de graines, pluie de graines et myrmécochorie) des friches A, B et C.

Table 1. Total number of species in the vegetation. Total number of species and of germinations in soil seed bank to a depth of 20 cm. (Total number of taxa and of seeds in the seed rain and in ant traps).

5 mg/100 g de phosphore extractible possèdent moins de 20 espèces/100 m², mais les concentrations mesurées en Crau ne sont pas aussi élevées.

Nous avons aussi observé que la distribution spatiale de quelques-unes des espèces de la steppe les plus représentées était similaire sur les trois friches : plus d'individus steppiques croissent proche de la bordure. Ainsi, ces espèces colonisent les friches et « l'effet de lisière » s'exprime sur quelques mètres seulement, contrairement à l'estimation de Étienne *et al.* (1998) (tableau 2).

À cause des conditions climatiques méditerranéennes, la restauration spontanée serait plus lente que celle observée par Critchley and Fowbert (2000) sur 50 jachères en Angleterre (la richesse spécifique augmente après 5 ans d'abandon, particulièrement sur les bordures). De plus, elle est incomplète, car le meilleur coefficient de similarité obtenu est 0,61 (friche C, point d'échantillonnage à 1 m de la bordure).

Le changement de flore avec la distance à la bordure pourrait être lié à la dynamique de la végétation elle-même. En effet, la dissémination et la germination des graines de *T. vulgaris* peuvent être particulièrement liées à la myrmécochorie comme le sont les graines de *Lavandula latifolia* (Cerdan *et al.*, 1986). Les fourmis peuvent disperser les graines en colonisant de nouvelles surfaces. Aussi, *T. vulgaris* peut être une espèce clé de la communauté car ces individus constituent, avec les galets, le seul relief de cette plaine extrêmement plate. Ils peuvent jouer le rôle de coupe-vent et arrêter les graines en provenance de la végétation steppique. Une autre hypothèse est que la végétation est moins fortement perturbée sur les bordures de friches car l'activité des moutons y est moindre. En effet, Dureau & Bonnefon (1998) ont montré que les moutons pâturaient peu dans les coins de parcelles appartenant à des propriétaires différents (ici, la steppe D n'appartenait pas au même propriétaire).

La pluie de graines et la dispersion par les fourmis sont limitées au niveau des bordures et la restauration à partir de la banque de graines est minime. En effet, la banque de graines permanente en profondeur est constituée de rudérales datant du temps de la culture du melon. Ces espèces ont des graines à viabilité permanente (> 5 ans, Thompson *et al.*, 1997 ; Römermann *et al.*, 2005). Certaines de ces espèces (e.g. *Portulaca oleracea* et *Solanum nigrum*) ne se trouvent plus dans la végétation exprimée car les conditions nécessaires à leur croissance ne sont plus réunies (labour, fertilisant, climat contrôlé, arrosage). Dans la banque de graines permanente en surface, peu d'espèces sont présentes, même à proximité de la bordure avec la steppe. La plupart des espèces de

steppe ont une banque de graines transitoire (< 1 an, Thompson *et al.*, 1997) parce qu'elles sont adaptées au pâturage qui crée des conditions favorables à l'établissement des plantules (Willems, 1995).

Ainsi, l'hypothèse selon laquelle la succession végétale secondaire post-culturelle des friches vers la steppe est plus rapide en bordure de friche qu'au centre est vérifiée. La dynamique temporelle de la banque de graines est peu probable sans un changement préalable de végétation, et le rôle de cette banque dans le processus de colonisation est négligeable. Les rôles de la pluie de graines ou de la dispersion des graines par les fourmis dans la colonisation des espèces de la steppe vers les friches sont plus importants mais restent limités dans le temps et ne concernent pas toutes les espèces typiques de la végétation steppique. La restauration spontanée de la végétation des friches vers la végétation steppique à partir des bordures pourraient donc prendre plusieurs siècles, à l'image du temps qu'il a fallu pour que cette végétation se mette en place (Leveau, ce volume). Un dicton populaire ne dit-il pas que « Celui qui laboure la Crau ne la verra jamais revenir »...

	R ²
<i>Thymus vulgaris</i> *	0.22***
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	0.18***
<i>Linaria arvensis</i> *	0.08**
<i>Linum strictum</i> *	0.36***
<i>Galium murale</i> *	0.045*
<i>Galium parisiense</i> *	0.44***
<i>Geranium molle</i> *	0.04*
<i>Hedypnois cretica</i>	0.07**
<i>Hypochaeris glabra</i> *	0.16***
<i>Bromus rubens</i>	n.s.
<i>Dactylis glomerata</i> *	n.s.
<i>Calamintha nepeta</i>	0.13***
<i>Evax pygmaea</i> *	n.s.
<i>Euphorbia exigua</i> *	0.43***
<i>Logfia gallica</i> *	0.33***

Tableau 2. Coefficient de régression (R²) des test de corrélations entre les variables (fréquence des espèces et distance à la bordure). * espèces de la steppe, *p < 0,05, **p < 0,01, ***p < 0,001, n.s. non significatif.

Table 2. Coefficient of regression (R²) of correlation tests between variables (species frequency and distance to edges). x native steppe species, *p < 0.05, **p < 0.01, ***p < 0.001, n.s. non significant.

Le 8 octobre 2001, une réserve naturelle a été créée pour protéger la végétation de la steppe de la Crau (Réserve naturelles des coussouls de la Crau, 7412 ha). La culture, l'épierrage et autres modifications de l'habitat naturel sont interdits (Boutin, 2002). Des parcelles de cette réserve sont des friches et la restauration de certaines d'entre elles pourrait être nécessaire afin de créer des corridors spatiaux. Dans cette étude, nous montrons qu'une communauté composée d'espèces rudérales s'installe sur les friches, même quand elles sont adjacentes à la steppe. Dans ce cas particulier, la succession végétale secondaire post-culturelle des friches vers la steppe ou « restauration spontanée » est limitée qualitativement, spatialement et temporellement. La restauration active des friches, avec la steppe comme état de référence, doit donc être envisagée.

Le rétablissement par semis d'un grand nombre d'espèces a été tenté en Europe du Nord (Wells, 1991 ; Hutchings & Booth, 1996b). Ses résultats montrent cependant, que pour une meilleure réussite des opérations de restauration, il faut surtout maîtriser la réimplantation de certaines espèces clés (espèces nurses) et non de tout le cortège floristique. Dans notre cas, il serait intéressant d'étudier les rôles potentiels de certaines espèces pérennes pour faciliter la recolonisation des espèces annuelles de la steppe. Le principe est d'utiliser la facilitation (processus par lequel des espèces pionnières améliorent l'environnement pour l'arrivée d'autres espèces) en réintroduisant uniquement quelques espèces clés, puis en laissant le reste de la biodiversité se réinstaller spontanément. Nous avons remarqué des corrélations positives entre le recouvrement de *T. vulgaris*, le nombre de fourmis et le nombre de graines dispersées par les fourmis et par le vent. Ainsi, *T. vulgaris* pourrait être une espèce clé de la communauté. Les prochaines recherches se concentreraient donc sur le contrôle de l'établissement de cette espèce (semis et transplantation) et sur la description de ses rôles dans la restauration des friches. Cela permettrait ainsi d'estimer les capacités de restauration des friches et d'évaluer si la steppe est un écosystème de référence envisageable ou si un écosystème de substitution est nécessaire (Muller et al. 1998). Dans l'état actuel des connaissances, nous n'avons cependant pas de données biologiques et sociologiques sur ce que pourrait être cet écosystème de substitution en Crau. D'autres recherches seront donc nécessaires sur l'intérêt des friches en tant qu'habitat pour certaines espèces d'insectes (Fadda *et al.*, ce volume) et/ou oiseaux (Wolff, ce volume) ou en tant que ressource pastorale complémentaire de la végétation steppique pour les troupeaux (Dureau & Bonnefon, 1998) lors de leur séjour en Crau.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le ministère de l'Écologie et du Développement durable qui a financé cette étude (Programme espaces protégés). Nous remercions le Conservatoire-Études des écosystèmes de Provence et l'équipe de l'Écomusée de la Crau pour leur autorisation d'accès au site de Peau de Meau et leurs aides techniques. Nous remercions également Markus Bernhardt, Paola Bottone, Eric Gerbaud, Christine Römermann, et Elise Trivelly pour leurs aides diverses.

Bibliographie

- AUBERT G., 1970. *Méthodes d'analyses des sols*. CRDP, Marseille.
- AUSTREIM G. & OLSSON E.G.A., 1999. How does continuity in grassland management after ploughing affect plant community patterns? *Plant Ecol.* 145: 59-74.
- BADAN O., BRUN J.-P. & CONGÈS G., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia* 52 : 263-310.
- BAIZE D., 2000. *Guide des analyses en pédologie*. INRA, Paris.
- BAKKER J.P., POSCHLOD P., STRYKSTRA R.J., BEKKER R.M. & THOMPSON K., 1996. Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Bot. Neerl.* 45: 461-490.
- BORREY M., 1965. Contribution à la connaissance des petites régions agricoles, La Crau, ministère de l'Agriculture, Bouches-du-Rhône.
- BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.-P., LOUIS-PALLUEL J. & ARCHILOQUE A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne* 10 : 55-82.
- BOUTIN J., 2002. Plaine de la Crau. La Réserve naturelle des coussouls de Crau. *Garrigues* 30 : 4-5.
- BUISSON E. & DUTOIT T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to an adjacent patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecol.* (sous presse).
- BRUYNSEELS G. & VERMANDER J., 1984. L'évolution de la végétation calcicole de Nîmes à Vauclaves entre 1905 et 1982. *Parcs nationaux* 39 : 71-79.
- CERDAN P., BOREL L., PALLUEL J. & DELYE G., 1986. Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* 12 : 15-24.
- CORNISH M.W., 1954. The origin and structure of the grassland types of the Central North Downs. *J. Ecol.* 42: 359-374.
- CRITCHLEY C.N.R. & FOWBERT J.A., 2000. Development of vegetation on set-aside land for up to nine years from a national perspective. *Agricul., Ecosyst., Environ.* 79: 159-174.

- CROMPTON G. & SHEAIL J., 1975. The historical ecology of Lakenheath Warren in Suffolk, England: a case study. *Biol. Cons.* 8: 299-313.
- DEBUSSCHE M., LEPART J. & DERVIEUX A., 1999. Mediterranean landscape changes: evidence from old postcards. *Global Ecol. and Biogeo.* 8: 3-15.
- DEVAUX J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALLUEL J., 1983. Notice de la carte phyto-sociologique de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne* 10 : 5-54.
- DUREAU R. & BONNEFON O., 1998. Etude des pratiques de gestion pastorale des coussouls. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau* : 61-89.
- DUTOIT T. & ALARD D., 1995. Permanent seed bank in chalk grassland under various management regimes : their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiver. and Conserv.* 4: 939-950.
- DUTOIT T., BUISSON E., ROCHE P. & ALARD D., 2003a. Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (North-Western France): new implications for their conservation management. *Biol. Cons.* 115: 1-19.
- DUTOIT T., GERBAUD E., BUISSON E. & ROCHE P., 2003b. Dynamique d'une communauté d'adventices dans un champ de céréale créé après le labour d'une prairie semi-naturelle : rôles de la banque de graines permanente. *Écoscience* 10 : 225-235.
- EGAN D. & HOWELL E.A., 2001. *The historical ecology handbook: a restorationists' guide to reference ecosystems*. Island Press, Washington.
- ETIENNE M., ARONSON J. & LE FLOC'H E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in southern France. *Ecol. Studies* 136: 127-140.
- FABRE P., 1997. *Homme de la Crau, des coussouls aux alpages. Cheminement en Provence*. Eds : Clergeaud, L. & Giard, J.-L., Thouard.
- FABRE P., 1998. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau* : 34-44.
- FADDA S., ORGEAS J., PONEL P. & DUTOIT T., 2004. Organisation et distribution des communautés de coléoptères dans les interfaces steppe – friches post-culturelles en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 85-104.
- FROCHOT B., 1987. Synergism in bird communities: a method to measure edge effect. *Acta Oecol.* 8: 253-258.
- GIBSON C.W.D. & BROWN V.K., 1991. The nature and rate of development of calcareous grassland in southern Britain. *Biol. Cons.* 58: 297-316.
- GOUGH M.W. & MARRS R.H., 1990. A comparison of soil fertility between semi-natural and agricultural plant communities: implications for the creation of species-rich grasslands on abandoned agricultural land. *Biol. Cons.* 51: 83-96.
- GRAHAM D.J. & HUTCHINGS M.J., 1988a. Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25 : 241-252.
- GRAHAM D.J. & HUTCHINGS M.J., 1988b. A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley established on a former arable land. *J. Appl. Ecol.* 25: 253-263.
- GRIME J.P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- GRIME J.P., MACKEY J.M.L., HILLIER S.H. & READ D.J., 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms. *Nature* 328: 420-422.
- GROVE A.T. & RACKHAM O., 2001. *The nature of Mediterranean Europe: an ecological history*. Yale University Press: New Haven and London.
- HAYASHI I. & NUMATA M., 1971. Viable buried-seed population in the Miscanthus, and Zoysia-type grasslands in Japan. Ecological studies in the buried-seed population in the soil related to plant succession VI. *Japanese J. Ecol.* 20: 243-252.
- HILLIER S.H., WALTON D.W.H. & WELLS D.A., 1990. *Calcareous grassland: ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham.
- HUTCHINGS M.J. & BOOTH K.D., 1996a. Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. I. The potential roles of the seed bank and the seed rain. *J. Appl. Ecol.* 33: 1171-1181.
- HUTCHINGS M.J. & BOOTH K.D., 1996b. Studies on the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *J. Appl. Ecol.* 33: 1182-1190.
- JANSSENS F., PEETERS A., TALLOWIN J.R.B., BAKKER J.P., BEKKER R.M., FILLAT F. & OOMES M.J.M., 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202: 69-78.
- JAUZEIN P., 1995. *Flore des champs cultivés*. SOPRA-INRA, Paris.
- KERGUÉLEN M., 1999. Index synonymique de la flore de France. [pages html]. INRA Dijon. <http://www.inra.fr/Internet/Centres/Dijon/malherbo/fdf/acceuil1.htm>. [octobre 1999 ; dernier accès en juin 2004].
- LE GLORU P., 1956. *Le melon en Crau. Compte-rendu des Journées maraîchères méridionales. Châteaurenard, 19 juin 1956. Salon-de-Provence*.
- LEBAUDY G., 2004. Gravures et graffiti des bergers de la plaine de la Crau : un patrimoine fragile et méconnu. *Ecologia mediterranea* 30 : 35-45.
- LEVEAU P., 2004. L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30 : 25-33.

- MAMAROT J., 1997. *Mauvaises herbes des cultures*. ACTA : Paris.
- MARRS R.H., 1985. Techniques for reducing soil fertility for nature conservation purposes: a review in relation to research at Roper's heath, Suffolk, England. *Biol. Cons.* 34: 307-332.
- MASIP A.C., 1991. Le peuplement végétal de la réserve de Peau de Meau. Données pour la gestion. Thèse de doctorat, université de Barcelone, Barcelone, Espagne.
- MOLNAR Z. & BIRO M., 1996. Vegetation history of the Kardoskut area (S.E. Hungary). I. Regional versus local history, ancient versus recent habitats. *Tiscia*: 15-25.
- MULLER F.M., 1978. Seedlings of the north-western European lowland. A flora of seedlings. Junk: The Hague.
- MULLER S., DUTOIT T., ALARD D. & GREVILLIOT F., 1998. Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. *Restor. Ecol.* 6: 94-101.
- ODET J., 1991. *Le melon*. CTIFL : Paris.
- PÄRTEL M., MÄNDLA R. & ZOBEL M., 1999. Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Lands. Ecol.* 14: 187-196.
- POSCHLOD P. & WALLISDEVRIES M.F., 2002. The historical and socio-economic perspective of calcareous grasslands- lessons from the distant and recent past. *Biol. Cons.* 104: 361-376.
- RACKHAM O., 1986. *The history of the countryside*. Phoenix Giant, London.
- RÖRMERMANN C., 2002. The effects of historical melon and cereal cultivation on the actual vegetation structure of a dry steppic grassland: the example of the Crau (South-eastern France). Master Thesis, University of Marburg.
- RÖRMERMANN, C., BERNHARDT, M., DUTOIT T., POSCHLOD, P. & ROLANDO, C., 2004. Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussous après abandon. *Ecologia mediterranea* 30 : 47-70.
- RÖRMERMANN, C., T. DUTOIT, P. POSCHLOD & E. BUISSON, 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biol. Cons.* 121 : 21-33.
- ROSÉN E. & BORGEGARD S.O., 2001. The open cultural landscape. *Acta Phytogeo. Suecica* 84: 113-134.
- RUSSEL E.M.B., 1997. *People and the land through time: linking ecology and history*. Yale University Press, New Haven.
- SHEAIL J., 1980. *Historical Ecology: the documentary evidence*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon.
- SMITH C.J., 1980. *Ecology of the English chalk*. Academic Press, London, UK.
- STELZ T., 1968. Mycorrhizes et végétation des pelouses calcaires. *Rev. Soc. Sav. Hte. Nor.* 50 : 69-85.
- STRAUB B., 1996. *La Végétation de la Crau sèche (Peau de Meau)*. CEEP-Écomusée de la Crau, Saint-Martin-de-Crau.
- THOMPSON K. & GRIME J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- THOMPSON K., BAKKER J. & BEKKER R., 1997. *The soil seed bank of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- TRABAUD L. & GALTIE J., 1996. Effects of fire frequency on plant communities and landscape pattern in the Massif des Aspres (Southern France). *Lands. Ecol.* 11: 215-224
- VAN DER MAAREL E., 1990. Ecotones and ecoclines are different. *J. Veg. Scie.* 1: 135-138
- VERKAAR H.J., SCHENKEVELD A.J. & BRAND J.M., 1983. On the ecology of short lived forbs in chalk grasslands: micro-site tolerances in relation to vegetation structure. *Végétatio* 52: 91-102.
- WELLS T.C.E., 1991. Restoring and re-creating species-rich lowland dry grassland. In: Goriup, P.D., Batten M.A. & Norton, J.A. (ed.), *Conservation of Lowland Dry Grassland Birds in Europe*. Joint Nature Conservancy Committee, Peterborough: 125-132.
- WELLS T.C.E., SHEAIL J., BALL D.F. & WARD L.K., 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: relationships between vegetation, soil and land-use history. *J. Ecol.* 64: 589-626.
- WHITTAKER R.H., 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250-260.
- WILLEMS J.H., 1995. Soil seed bank, seedling recruitment and actual species composition in an old and isolated chalk grassland site. *Folia Geobot. Phytotax.* 30: 141-156.
- WOLFF A., 2004. Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 111-132.
- WOLFF A., PAUL J.-P., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *J. Appl. Ecol.* 38: 963-975.

Organisation et distribution des communautés de Coléoptères dans les interfaces steppe-friches post-culturelles en Crau

Organisation and distribution of Coleoptera communities in the transition zones from dry grasslands to fallow-lands in Crau (southern France)

Sylvain Fadda¹, Jérôme Orgeas¹, Philippe Ponel¹ & Thierry Dutoit²

1. Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP, UMR-CNRS 6116). Europôle méditerranéen de l'Arbois, pavillon Villemin BP80. 13545 Aix-en-Provence cedex 4, France. Tél. : +33 (0)4 42 90 84 76 – Fax : +33 (0)4 42 90 84 48, email sylvain.fadda@univ.u-3mrs.fr

2. UMR INRA-UAPV 406, Écologie des invertébrés, site Agroparc, 84914 Avignon, France. Tél. : +33 (0)4 32 72 26 03 ; Fax : +33 (0)4 32 72 26 02

85

Resumé

Les cultures de céréales et de melon, entre 1965 et 1985, furent très destructrices pour les formations de pelouses sèches ou « coussou », en Crau (sud de la France). En une vingtaine d'années, trois parcelles anciennement cultivées ont développé une nouvelle structure floristique différant selon le mode de culture antérieur et la période d'abandon. La capacité d'auto-restauration du coussou sur ces friches est lente puisqu'elle se fait seulement sur une bande de quelques mètres en lisière en une vingtaine d'années. Afin d'appréhender la réponse des communautés de Coléoptères à ces changements floristiques, plusieurs campagnes de piégeage ont été entreprises, entre avril 2001 et novembre 2001. L'échantillonnage des insectes a été effectué grâce à la technique du piège enterré non attractif au glycol (type Barber), sur ces trois friches, au niveau de leur lisière au coussou. Au total, 2 305 Coléoptères, répartis en 126 espèces, ont été récoltés sur la période d'expérimentation. La richesse entomologique serait probablement due indirectement à la richesse floristique. Les pratiques agricoles et le temps après abandon auraient une influence sur la composition et la structuration de la communauté. La composition de la communauté, contrairement à la structure, varie fortement selon la distance au coussou. Cependant, la richesse et densité floristique, tout comme le recouvrement de galets au sol sont les principaux facteurs de la structuration de la communauté de Coléoptères.

Mots-clés

Insectes, pelouses sèches, pièges enterrés glycol, lisière, perturbation, recolonisation.

Abstract

The culture of cereals and rock melon, between 1965 and 1985, were very destructive for dry grasslands or "coussou" in Crau (southern France). Over a twenty-year period, three previously cultivated plots developed original old field floristic structures differing according to the agricultural practice and time since abandonment. The self-restoration capacity of the "coussou" on these old field areas is slow : only a few metres of coussou extension over a twenty year period. In order to understand the response of Coleoptera communities to these floristic changes, several trapping campaigns were undertaken between April and November 2001. Buried, non-attractive traps with glycol were placed on three borders between the old fields and the coussou resulting in the collection of 2 305 Coleoptera, from 126 species. These results were subjected to various statistical techniques (Spearman rank test, similarity and diversity indexes, COA, CCA...). Results showed that the overall insect richness is likely to be indirectly dependent of floristic richness. Agricultural practices and time since abandon seemed to drive insect species composition and structure. Species composition was also dependent of distance from the border, while community structure was not. However, plant richness and density, like boulder cover, appeared to be the main driving factors of the insect community structure.

Key-words

Insect, dry grasslands, glycol buried trap, disturbance, recolonisation.

Abridged english version

Climate, edaphic constraints and traditional husbandry (itinerant sheep pasture) of the plain of "la Crau" have largely contributed to the development of a particular ecosystems, locally called "coussou", where steppe-like flora is maintained as a dry grassland with asphodels (Devaux et al., 1983). The successive cultivation of rock melons and cereal in the dry area of the plain of la Crau, between 1965 and 1985, caused the coussou to be modified and destroyed (Römermann, 2002). In the Nature Reserve of "Peau de Meau", in the central part of dry area of la Crau, cultivated plots have been abandoned and now lie fallow. Their flora structure is different from natural "coussou" and depend on past agricultural practices, time of cultivation and dates of abandonment (Straub, 1996; Römermann, 2000; Buisson, 2001). These fallow-lands are currently grazed as the coussou has been for centuries. The recolonisation of fallow-lands by the coussou plants is extremely slow, as after approximately 20 years of abandonment, they have penetrated only a few metres (Buisson & Dutoit, in press).

These changes in vegetation and flora composition have probably modified beetle community patterns. Beetles represent a key group because they play a major role in ecosystem functioning, occupy many types of habitats, greatly contribute to overall biodiversity, and yet have been little studied in the plain of "la Crau".

The specific aims of this paper are (i) to assess beetle community response to vegetation patterns in various fallow-lands, (ii) to describe beetle community change in relation to distance from coussou and (iii) to contribute to the existing body of knowledge on the entomofauna of the plain of "la Crau".

Three experimental fallow-lands, named P, L and T, located in central part of dry area of "la Crau", on the Natural Reserve of "Peau de Meau", were chosen for their contrasting agricultural history and their proximity to a single coussou field. Beetles were sampled in each fallow-land on the three transects, named A, B and C, perpendicular to coussou borders. Along these transects, eleven pitfall traps were buried flush with the soil surface one-meter apart (i.e. 99 active traps, 33 per fallow-land). Traps were plastic con-

tainers (50 mm x 110 mm) half-filled with non-attractive liquid glycol. The sampling was continuous throughout 204 days, from April to November 2001, traps being checked 13 times, resulting in a total of 1287 samples. Environmental variable measurements were carried out on vegetation richness, and percentages of cover by *Brachypodium retusum*, *Thymus vulgaris*, pebbles, bare ground and vegetation in the area neighboring each trap.

Statistical treatments were based on an overall matrix representing each of the 99 sampling points as a sum of the data from all its traps and from a reduced matrix obtained by including traps the same distance apart for the three transects in one sampling point. Richness and abundance data were subjected to various analyses such as diversity index (Evenness), Sørensen similarity index, simple linear regressions with environmental data, Mann Whitney U test and Correspondence Analysis (COA).

A total of 2305 individuals, from 126 species and 35 families were captured. Dominant species were *Asida sericea* (Tenebrionidae), with 1100 individuals (47.7%) and *Longitarsus succineus* (Chrysomelidae), with 142 individuals (6.1%). The fallow-land P showed fewer beetles (652 vs 823 and 830 in the other two). However, P was the richest with 81 species and showed the best evenness. The community composition patterns of the three fallow-lands were discriminated on the 1-2 axis scatterplot of the COA. Finally, Spearman rank test demonstrated a positive correlation between *Thymus* cover and beetle richness.

Beetle communities show a high specific richness that might be explained by the high flora richness of the fallow-lands. However, these communities have a very uneven distribution through out the study sites, as harsh ecological conditions may favour micro-habitats. Beetle communities strongly respond to agricultural practices since species groups are discriminated among the three fallow-lands. Contrary to flora, beetle patterns are poorly sensitive to distance from coussou. Nineteen of the species collected can be considered as having particular biological value, either because of their rarity, their limited distribution, their distribution boundaries area or the lack of knowledge about their ecology.

INTRODUCTION

Les contraintes climatiques, édaphiques et les pratiques agricoles traditionnelles millénaires (pâturage ovin itinérant) de la plaine de la Crau ont largement contribué à façonner un écosystème dans lequel se maintient une flore de type steppique composée de pelouses à asphodèles localement appelées « coussous » ou « coussouls » (Devaux *et al.*, 1983). Ces *coussous* ont une valeur biologique très importante. Ils accueillent une flore riche (Devaux *et al.*, 1983) dont l'originalité réside dans un assemblage unique d'espèces communes dans les écosystèmes méditerranéens. De plus, la plaine de Crau sert de zone refuge à des espèces animales protégées ou menacées, comme le Ganga cata (*Pterocles alchata* L.), l'Outarde canepetière (*Tetrax tetrax* L.), le Faucon crécerellette (*Falco naumanni* Fleischer) et le Criquet Hérissou (*Prionotropis hystrix* sp. *rhodanica* Uvarov), Orthoptère endémique de Crau.

Depuis quelques décennies, les activités humaines se sont diversifiées et ont profondément modifié l'écosystème de Crau par fragmentation et modification de l'utilisation des sols (Étienne *et al.*, 1998). Ces perturbations ont engendré des changements profonds dans la composition floristique. En particulier, les cultures successives du melon et des céréales durant dix ans en Crau sèche ont entraîné la destruction des *coussous* (Römermann *et al.*, 2004). Certaines parcelles cultivées ont été ensuite abandonnées laissant place à des friches post-culturelles. C'est le cas notamment dans la réserve de Peau de Meau, où trois types de friches se structurent différemment selon les pratiques agricoles passées, la durée de mise en culture et les dates d'abandon (Straub, 1996 ; Römermann, 2000 ; Buisson & Dutoit, sous presse ; Römermann *et al.*, 2004 ; Buisson *et al.*, 2004). Ces friches sont actuellement pâturées comme l'est le *coussou* depuis des siècles.

La dynamique des espèces végétales du *coussou* vers les friches est extrêmement lente, car après environ 20 ans d'abandon, leur pénétration ne se fait que sur une bande de quelques mètres (environ 3 m : Buisson & Dutoit, sous presse ; Buisson *et al.*, 2004).

Ces changements de végétation et de composition floristique pourraient être susceptibles de modifier l'organisation des communautés d'insectes, en fonction des différents modes de culture, du temps écoulé depuis l'abandon et la distance à la lisière du coussou. Hormis les inventaires d'espèces effectués sans piégeage au sol (Bigot *et al.*, 1983) ou, plus récemment, des études sur les Orthoptères, et en particulier le *Prionotropis* (Foucart &

Lecoq, 1996 ; Foucart, 1997 ; Foucart & Lecoq, 1998 ; Foucart *et al.*, 1998), ces communautés animales ont été très peu étudiées en Crau sur le plan de leur réponse aux perturbations. Cette lacune bibliographique ne correspond pas à l'importance fonctionnelle, écologique et biologique des insectes (Andersen & Lonsdale, 1990 ; Lovejoy, 1997). En effet, les insectes représentent quelques-uns des acteurs majeurs dans le fonctionnement des écosystèmes, notamment dans le recyclage de la matière organique, la dynamique de la végétation (pollinisation, dispersion entomochore, herbivorie...), et les chaînes trophiques (Paulian, 1988 ; Gullan & Cranston, 1994 ; Lawrence & Britton, 1994). Ils sont par ailleurs des indicateurs sensibles des changements écologiques dus aux perturbations locales d'origine humaine (Samways, 1994 ; Erwin, 1997 ; Orgeas & Andersen, 2001).

La présente étude est orientée sur les communautés de Coléoptères. En effet, les Coléoptères contribuent à plus de 40 % de la diversité entomologique mondiale connue (Wilson, 1988 ; Hammond, 1992). Cette richesse implique une forte proportion d'espèces rares, à forte valeur biologique, ou menacées (Erwin, 1988 ; Stork, 1991). Ils occupent des niches écologiques diversifiées et sont présents à chaque niveau de la chaîne trophique (Crowson, 1981 ; Koch, 1989a ; 1989b ; 1992). De plus, ils semblent répondre spécifiquement dans les zones de transition entre deux écosystèmes (Asteraki *et al.*, 1995 ; Varchola & Dunn, 1999 ; Jennifer *et al.*, 2001 ; Magura, 2002).

En conséquence, les objectifs spécifiques de cette étude sont (1) d'évaluer la réponse des communautés de Coléoptères aux patrons d'organisation de la végétation selon les différents types de friche et (2) d'indiquer s'il existe, parallèlement à la flore, des changements dans l'organisation de ces insectes en fonction de la distance à la bordure du *coussou*. En complément, elle vise (3) à accroître les connaissances sur l'entomofaune de la plaine de la Crau, écosystème unique en France.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

La plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône) constitue l'ancien delta de la Durance, délimitée par un triangle formé par les villes de Salon, Arles et Fos-sur-Mer. Son climat est de type méditerranéen, avec de longs étés chauds et des hivers doux (température moyenne annuelle : 14 °C). Les précipitations maximales, prin-

tanières et automnales, n'atteignent qu'un total de 500 mm/an, avec de grandes variations inter annuelles. L'ensoleillement annuel moyen est de plus de 3 000 heures, et le vent souffle en moyenne 334 jours par an. La substrat est une couche imperméable de poudingue de 5 à 40 m d'épaisseur rendant la nappe phréatique sous-jacente inaccessible aux végétaux (Devaux *et al.*, 1983). Près de 50 % de la surface du sol sont recouverts de gros galets (Bourrelly, 1984) qui créent un microclimat protégeant le sol des fortes variations de températures (60 °C en surface contre 30 °C en dessous l'été). Toutes ces contraintes climatiques et édaphiques et la longue histoire d'utilisation du sol par l'homme (pâturage ovin) ont contribué à l'établissement d'une végétation rase, ayant valu à la Crau le nom de « désert ». La flore originale est qualifiée de steppique (Devaux *et al.*, 1983).

Les trois friches melonnières étudiées se situent dans la Crau sèche sur la Réserve naturelle de Peau de Meau. Ces trois friches ont été choisies car elles sont contiguës avec le même *coussou* et parce qu'une espèce dominante du *coussou* (*Thymus vulgaris* L.) pénètre les friches sur une dizaine de mètres au niveau de la lisière entre ces deux formations végétales. L'historique agricole est précisé ci-après, d'après Buisson & Dutoit (2004).

La friche (P) se situe au nord-ouest du *coussou*. Elle aurait été cultivée pour la première fois en 1971 avec du melon sous chenilles (petits tunnels en plastique), puis avec des céréales entre 1972 et 1978, avant d'être abandonnée entre 1979 et 1984.

La friche (L) se situe à l'ouest du *coussou*. Elle a été cultivée pour la première fois entre 1960 et 1966 avec des céréales. Les melons ont été cultivés sous chenilles en 1972 puis elle a été cultivée une seconde fois avec des céréales en 1973.

La friche (T) se situe au sud du *coussou*. Le melon a été cultivé, dans un premier temps, sous chenilles en 1968. Une culture de céréales a ensuite été réalisée en 1969. Dans un deuxième temps, des cultures de melons ont été de nouveau réalisées sous grands tunnels, entre 1978 et 1984. Ce mode de culture a été très destructeur pour le *coussou* car il a exigé un labour profond de la zone. Cette parcelle a été pâturée par les ovins entre ces deux modes de culture.

Ces friches sont pâturées comme le *coussou* depuis leur abandon dans leur quasi-totalité. Ces différences entre les modes de culture et les périodes d'abandon font que ces trois friches, pourtant distantes de quelques centaines de mètres seulement, ont une composition floristique différente (Buisson & Dutoit, sous presse) : la friche P est caractérisée par des espèces rudérales (*Euphorbia cypa-*

rissias L., *Cynoglossum* sp., *Reseda* sp., *Anagallis foemina* Miller, *Diplotaxis tenuifolia* (L.), *Bromus madritensis* L. et *Bromus intermedius* Guss.) ; la friche L par des espèces du *coussou* (*Sagina apetala* Ard., *Linum trigynum* L., *Evax pygmaea* (L.) Brot., *Sherardia arvensis* L., *Sanguisorba minor*, Scop. et *Galium parisiense* L.) et la friche T par des espèces mésophiles (*Marrubium vulgare* L., *Petrorhagia prolifera* (L.) P.W. Ball & Heywood, *Daucus carota* L. et *Carduus nigrescens* Vill.). Par ailleurs, les friches sont séparées de la parcelle de *coussous* par un petit talus et un chemin, reliques actuelles du passé agricole (largeurs de 5 m pour P et 3 m pour L et T).

Dispositif expérimental et échantillonnage

Les parcelles de friches melonnières du centre de la Crau sont très homogènes du point de vue de la végétation (Römermann *et al.*, 2004), et justifient l'utilisation de seulement trois transects, notés A, B et C, pour l'étude. Les transects constituent des pseudo-répliquats, car ils sont placés sur la même friche. Il est en effet impossible de retrouver deux parcelles, séparées géographiquement et contiguës au même *coussou*, dont l'histoire agricole et la composition floristique seraient suffisamment proches pour constituer de vraies répliques. Ces transects ont une longueur de 10 m (distance de recolonisation maximale de *Thymus*, dans laquelle ils ont été établis) et sont perpendiculaires aux limites avec le *coussou* (fig. 1). Ils sont séparés latéralement de 10 m également.

Onze pièges numérotés de 0 à 10 sont disposés tous les mètres le long de chaque transect en partant de la bordure (33 par site, soit un total de 99 par campagne d'échantillonnage). Les pièges utilisés sont des flacons cylindriques de 50 mm de diamètre et de 100 mm de hauteur, enterrés dans le sol avec l'ouverture affleurante (de type Barber). Ils sont remplis de moitié d'un liquide non attractif composé de 50 % de glycol, qui assure la conservation des spécimens attrapés et réduit l'évaporation, de 49 % d'eau et 1 % d'acide acétique, qui protège de la prolifération de moisissures. L'emploi de liquide non-attractif est fréquent pour ce type d'étude (Asteraki *et al.*, 1995 ; Thomas et Marshal, 1998 ; Varchola & Dunn, 1999 ; Jennifer *et al.*, 2001 ; Magura, 2002 ; Meek *et al.*, 2002). Il présente l'avantage de fournir un bon échantillonnage de la faune terricole, et ce, sans le biais dû à la réceptivité olfactive spécifique de chaque espèce. Quelques gouttes de détergent tensioactif sont ensuite ajoutées pour diminuer la tension de surface du liquide, permettant ainsi aux insectes de couler. Les premiers pièges ont été mis en place le 15 avril 2001. Puis, ils ont été récoltés et

remplacés les 26 avril, 15 mai, 31 mai, 18 juin, 5 juillet, 20 juillet, 31 juillet, 15 août, 6 septembre, 20 septembre, 8 octobre et 22 octobre. Le 5 novembre marque la fin du prélèvement et le retrait des pièges (13 campagnes au total). L'échantillonnage intégral s'effectue donc sur une séquence continue de 204 jours et 1287 relevés.

Les spécimens de Coléoptères ont été triés sous la forme de morpho-espèces, puis identifiés au seuil de l'espèce ou du plus proche niveau taxonomique disponible grâce à une collection de référence (P. Ponel, IMEP). Les larves, beaucoup plus difficilement identifiables et moins résistantes que les imagos dans les pièges, n'ont pas été considérées dans ce travail. La nomenclature utilisée se réfère à Minelli *et al.* (1993-1995) et Thérond (1975, 1976).

Variables environnementales

Les relevés de variables environnementales ont été réalisés en mai 2001. Ils ont été effectués au niveau de quadrats dans des bandes de 4 m sur 0,4 m – soit une surface de 1,6 m² – perpendiculaires aux transects et passant au niveau de chaque point de piégeage (fig. 1). Il a ainsi été mesuré la richesse de la végétation (en nombre d'espèces/m²), les pourcentages de recouvrement de *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., de *Thymus vulgaris*, des galets, de sol nu et de la végétation totale. Il a également été pris en compte la distance à la bordure, de 0 à 10 m dans ce jeu de données. Ces variables contribuent à expliquer les patrons de distribution floristique des communautés végétales rencontrées (Buisson & Dutoit, sous presse). Ces variables ont été utilisées dans la présente étude

pour les analyses multivariées de confrontation environnement-entomofaune.

Analyse des données

Les données provenant des 13 dates de prélèvement ont été sommées pour obtenir un jeu de données global sur l'ensemble de la période d'échantillonnage, soit une matrice de 99 unités d'échantillonnage.

L'effort d'échantillonnage a été quantifié grâce à la courbe de la richesse cumulée pour les 99 unités d'échantillonnage ordonnées aléatoirement. Les différents transects ont fait l'objet de comparaisons de valeurs de diversité (Barbault, 1995) avec le calcul de l'Équitabilité, rapportant la diversité observée à la diversité théorique maximale par équipartition des effectifs entre les *S* espèces présentes. L'Équitabilité se calcule suivant l'équation :

$$E = \frac{\sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln p_i}{\ln S} \quad \text{avec} \quad p_i = \frac{n_i}{N}$$

- *N* étant l'effectif total d'une parcelle
- *n_i* l'abondance de l'espèce *i*
- *i* variant de 1 à *S*
- *S* étant la richesse spécifique de la parcelle

Des indices de similarité de Sørensen (*I_S*), sur la richesse, et de Steinhaus (*S_p*) sur l'abondance ont été calculés entre les trois parcelles, prises deux à deux (2 x 3 indices = indices absolus), ainsi qu'entre les neuf transects pris deux à deux (2 x 36 indices), suivant les équations (Legendre & Legendre, 1998) :

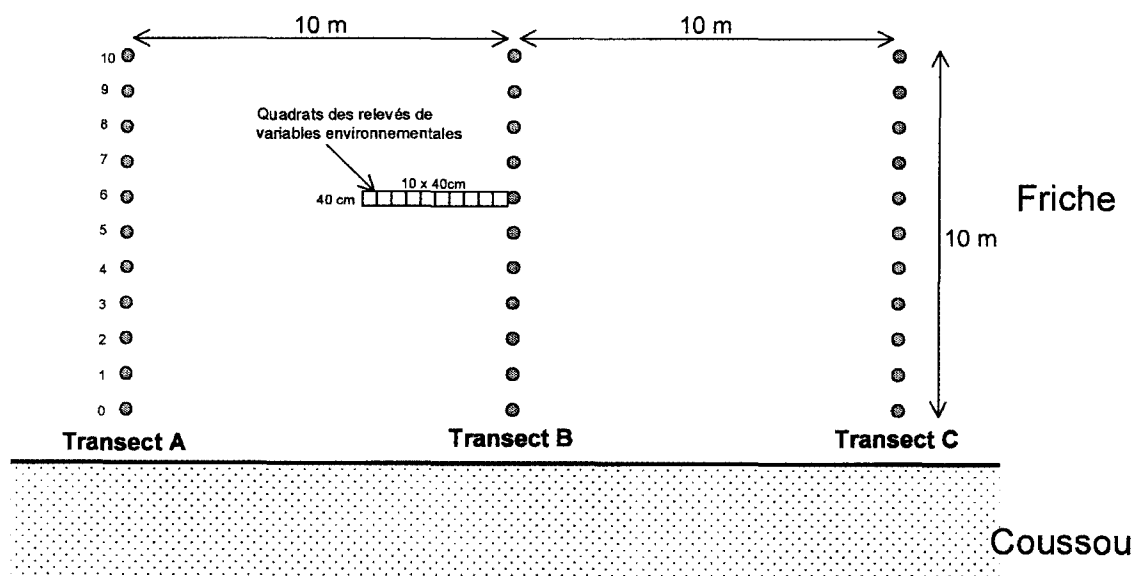


Fig. 1. Dispositif expérimental.

Fig. 1. Experimental design.

$$I_s = \frac{2j}{A+B} \quad (1)$$

- j étant le nombre d'espèces communes à 2 relevés
- A étant le nombre d'espèces du relevé 1
- B étant le nombre d'espèces du relevé 2.

$$S_t = \frac{2 \sum_{i=1}^{\alpha} \min(n_{i1}, n_{i2})}{n_1 + n_2} \quad (2)$$

- n_{i1} et n_{i2} étant l'abondance de l'espèce i dans les relevés 1 et 2 respectivement
- n_1 et n_2 étant l'abondance totale des relevés 1 et 2 respectivement
- i variant de 1 à α
- α étant le nombre d'espèces total.

Les données d'abondance et de richesse ont également été confrontées aux données environnementales grâce à des tests de corrélations de rang de Spearman (Statistica 5.0).

La matrice à 99 unités d'échantillonnage a été réduite à 33 en cumulant trois pièges de même cote sur chaque parcelle (PA1+PB1+PC1 devient P1). En supprimant la réplication des transects de chaque placette, l'hétérogénéité inter transect est éliminée pour favoriser d'une part le signal « distance au coussou » et d'autre part l'effet « site » (ou friche).

Après avoir constaté que les données ne suivaient pas une loi binomiale et ne présentaient pas d'égalité de variances, elles ont été soumises à un test de Kruskal-Wallis puis à un test U-Mann Whitney (Sokal & Rohlf, 1995) afin de comparer les richesses et abondances entre les parcelles P, L et T.

Une sélection des espèces les plus communes a été effectuée. En effet, la capture d'une espèce en un ou deux exemplaires peut être expliquée de deux manières. Soit la technique employée n'est pas adaptée à la récolte de cette espèce et sa capture est peu probable, soit cette espèce est rare. Or, la présence d'une d'espèce rare peut être indicatrice d'exigences écologiques particulières alors que son absence n'est pas forcément indicatrice des exigences inverses du fait d'une faible probabilité de capture. Dans les deux cas, les informations données par ces spécimens peuvent biaiser l'analyse écologique. Il a été considéré qu'une espèce est commune lorsque le produit de son abondance et de sa fréquence était supérieur à 10.

Deux analyses factorielles de correspondance (AFC) ont été effectuées sur les matrices α espèces x 99 unités, α espèces x 33 unités et β espèces communes x 33 unités à l'aide du logiciel ADE4 (Chessel, 1995).

RÉSULTATS

La faune

Un total de 2 305 individus, répartis en 35 familles et 126 (= α) espèces de Coléoptères, ont été capturés. L'espèce dominante est *Asida sericea* (Tenebrionidae, code espèce A), avec 1 100 individus capturés, soit 47,7 % du nombre total d'individus. La deuxième espèce la plus abondante est *Longitarsus succineus* (Chrysomelidae, P), avec 142 individus (6,1 %). L'abondance cumulée des autres espèces ne dépasse pas 47 %. Par ailleurs, 55 espèces ont été considérées comme communes (= β).

Le calcul de l'effort d'échantillonnage aboutit à une courbe dont le modèle obéit à une équation logarithmique $y = 27,918 \ln(x) - 9,3048$ (fig. 2). Elle indique qu'en doublant le nombre de pièges (soit 198 pièges), seulement 10 espèces supplémentaires (soit 1,26 % du total d'espèces) auraient été récoltées. On peut donc considérer que la méthodologie utilisée fournit un aperçu convenable de la faune de Coléoptères terricoles présente sur ces parcelles au cours de la période d'échantillonnage.

La régression linéaire entre l'abondance et la richesse montre la forte corrélation positive entre ces deux valeurs ($r = 0,58$, $p < 0,0005$). Une forte abondance implique une plus grande richesse spécifique.

L'effet friche

Au total, 652 individus ont été capturés au niveau de la friche P (fig. 3), beaucoup moins qu'en L et T (823 et 830 individus respectivement). En revanche, c'est en P qu'on trouve le plus d'espèces, 81, contre 78 et 72 en L et T respectivement.

Le nombre moyen d'individus par piège pour chaque parcelle est de $20 \pm 0,7$ individus sur P, $25 \pm 0,7$ individus sur L et de $39 \pm 2,2$ individus sur T. Le test de Kruskal-Wallis, sur la matrice 33 unités d'échantillonnage, rend compte d'une différence significative entre les trois friches au niveau de l'abondance ($p < 0,01$; degré de liberté=2; $\chi^2=9,53$; somme des rangs : (P) = 106, (L)=239,5, (T)=215,5). Les tests de U-Mann Whitney, montrent une différence significative entre P et L pour l'abondance ($p < 0,05$ et $U=11,5$) et entre P et T tant en abondance ($p < 0,05$ et $U=28,5$) qu'en richesse ($p < 0,05$ et $U=30,5$).

La placette P présente une communauté plus équilibrée (fig. 4), avec une Equitabilité supérieure à celles des placettes L et T, dont les valeurs sont identiques.

Les indices de similarité de Sørensen (composition) entre transects sont en moyenne de $0,61 \pm 0,01$ en intra

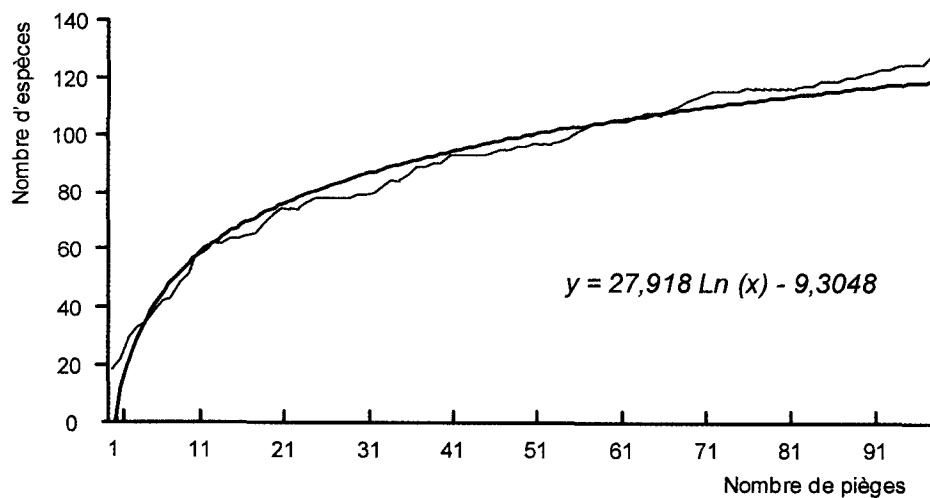


Fig. 2. Courbe représentative de l'effort d'échantillonnage.

Fig. 2. Cumulative number of species across samples that have been randomly ordinate.

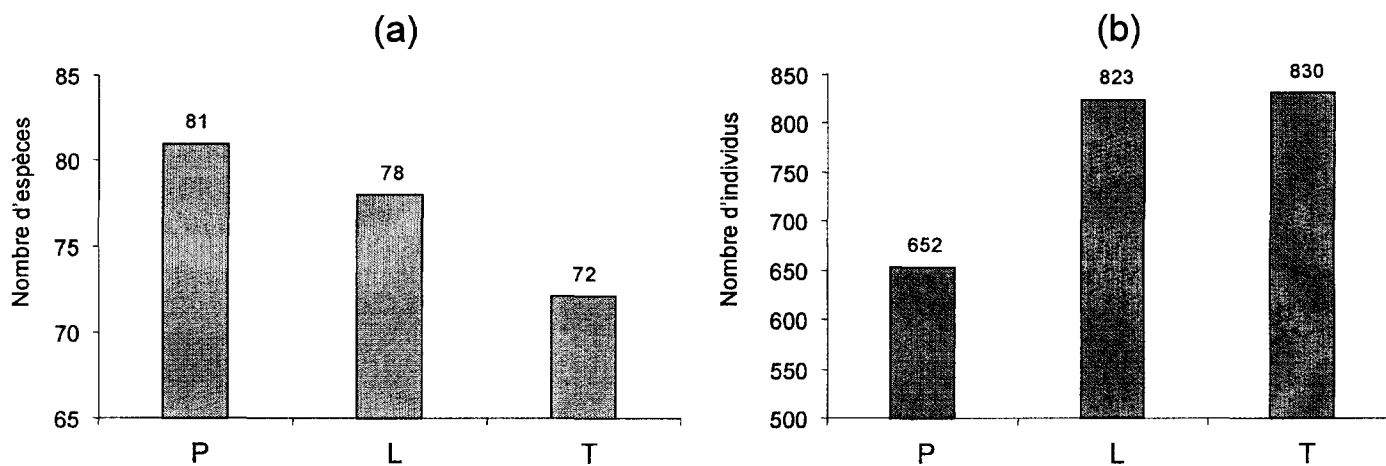


Fig. 3. Richesse totale en (a) et de l'Abondance totale en (b) au niveau de chaque friche.

Fig. 3. Total beetle species richness (a) and abundance (b) in each old-field.

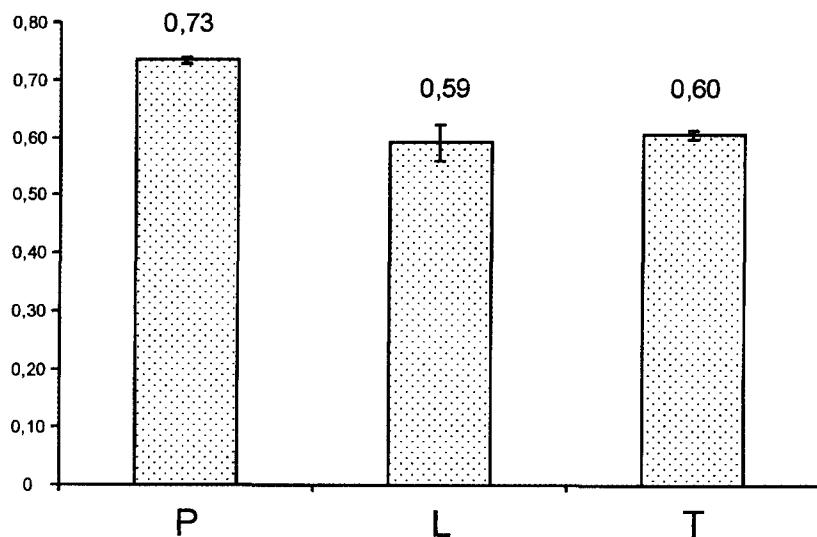
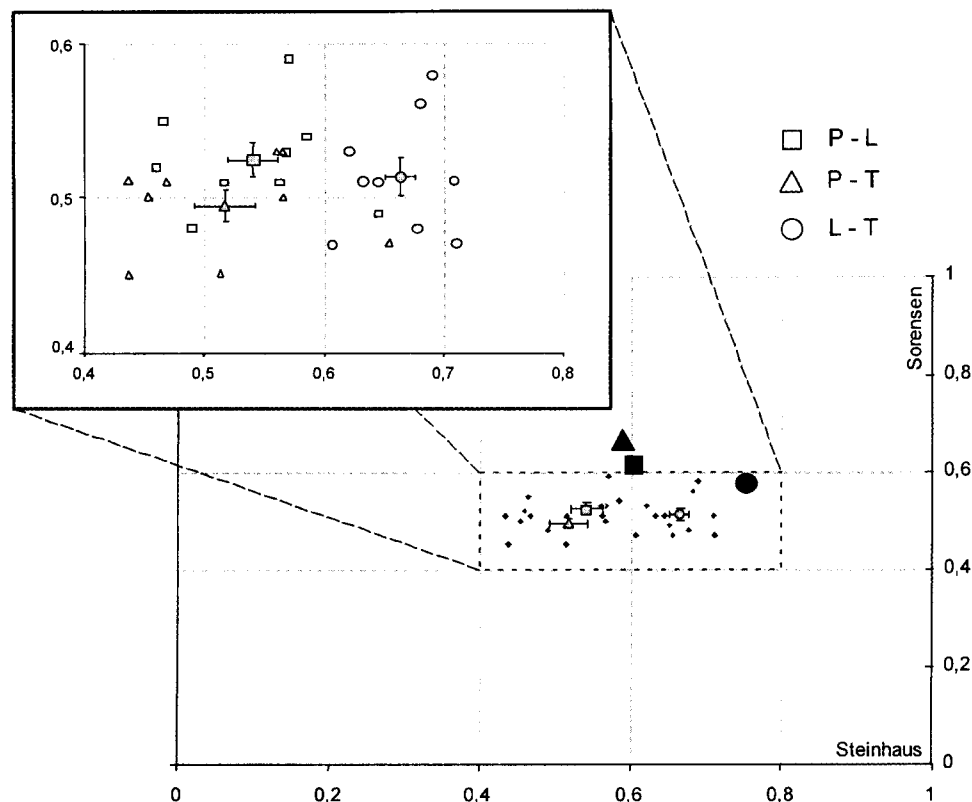


Fig. 4. Equitabilités moyennes des trois friches ($n = 3$, avec erreur standard $\alpha = 5\%$).

Fig. 4. Mean Evenness of the three fallow-lands ($n = 3$, $\alpha = 5\%$).

Fig. 5. Représentation graphique des indices de Sørensen/Steinhaus pour les comparaisons inter-sites. En noir, les valeurs absolues des indices ; en grisé les valeurs moyennes ($n=9$, erreur standard 5 %) ; en blanc, les valeurs entre transects deux à deux. Les carrés correspondent aux comparaisons P-L ; les triangles aux P-T ; les ronds aux L-T.

Fig. 5. Representation of similarity indexes of Sørensen/Steinhaus for inter plots comparison. In dark, absolute values ; in gray, mean values ($n=9$, standard error 5%) ; in white, values across transects. Squares are P-L comparisons ; triangles are P-T comparisons ; rounds are L-T comparisons.



(a)

(b)

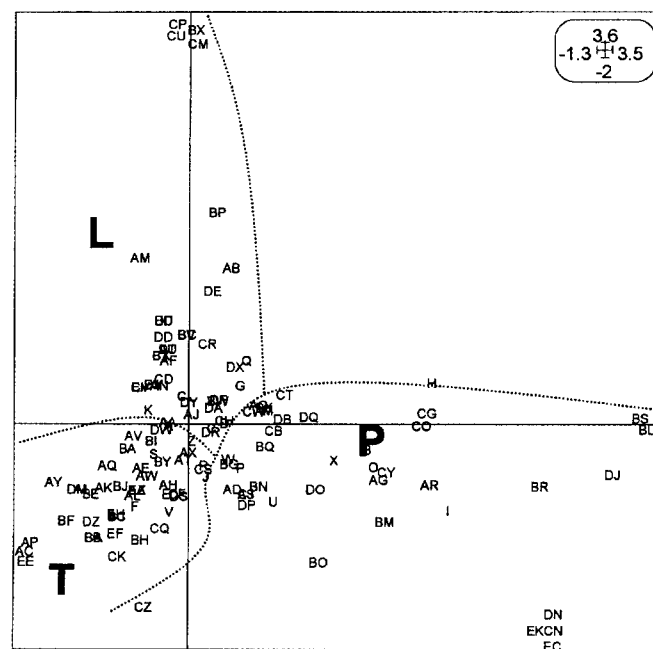
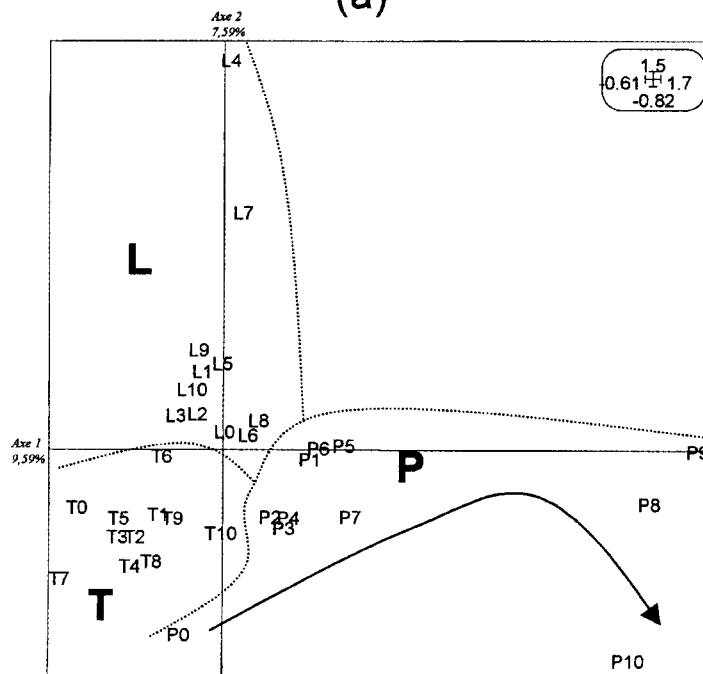


Fig. 6. AHC réalisée sur la matrice 33 points x 126 espèces. En (a), figuration des points et mise en évidence des relevés (friche-gradient distance en P) ; en (b), figuration des espèces (voir annexe 1 pour les codes utilisés).

Fig. 6. COA ordination performed on a matrix of 33 samples x 126 species. Dash line outlined specific responses of community composition of each old-field, for sample (a) and species (b) scatterplots (appendix I).

friche et de $0,51 \pm 0,007$ en inter friche, tandis que les indices de Steinhaus (abondance) sont en moyenne de $0,70 \pm 0,02$ en intra et de $0,57 \pm 0,01$ en inter. Ainsi, l'hétérogénéité inter friche est plus élevée que celle observée au sein de la parcelle même. Cette dernière reste cependant relativement importante, notamment au niveau de la composition. Les friches P et T sont les plus éloignées au niveau de la composition, avec un indice de Sørensen moyen entre transects le plus bas. Par ailleurs, P est plus éloignée, au niveau de l'abondance, de L et T qui sont plus similaires entre elles (fig. 5).

On retrouve 39 espèces communes aux trois friches, dont *Asida sericea* et *Longitarsus succineus*. En outre, 26 espèces sont présentes au niveau de deux friches, c'est ainsi que 28 individus d'*Onthophagus furcatus* (Scarabaeidae, BP) ont été capturés en P et L uniquement et 13 individus de *Xantholinus jarrigei* (Staphylinidae, U) en P et T. Enfin, 62 espèces se retrouvent dans une seule parcelle, dont 45 représentées par un seul individu.

L'AFC effectuée sur la matrice 99 relevés ne montre aucun signal probant. Cependant, la composition des

communautés se discrimine dans l'analyse AFC effectuée sur la matrice à 33 relevés. En effet, les relevés des trois parcelles constituent trois groupes distincts, les relevés de L et T se discriminent sur l'axe 2 alors que ceux de P et T le sont sur l'axe 1 (fig. 6, variance expliquée des axes 1-2 de 17,2 %). Cette inertie est assez faible et met en évidence le grand nombre de facteurs intervenant dans la distribution. Les relevés de la parcelle P sont les seuls à montrer un gradient « effet distance à la lisière », le long de l'axe 1, quasi progressif de P0 à P10. Il y a toutefois une forte contribution des espèces capturées en petit nombre sur la répartition des points. Ainsi, les points des plus éloignés du centre sont caractérisés notamment par *Cordicomus instabilis* (CN, n=1), *Oligota* sp. (DN, n=2), ou *Amara eurynota* (EC, n=1) pour P ; *Onthophagus taurus* (CP, n=1), *Curimopsis striatopunctata* (BX, n=1) pour L ; *Harpalus rubripes* (AC, n=1), *Cryptocephalus rugicollis* (AP, n=1) pour T. Cependant, la séparation des friches se fait également grâce aux espèces communes (fig. 7, variance expliquée des axes 1-2 de 25,2 %), avec la même tendance de gradient au niveau de la friche P.

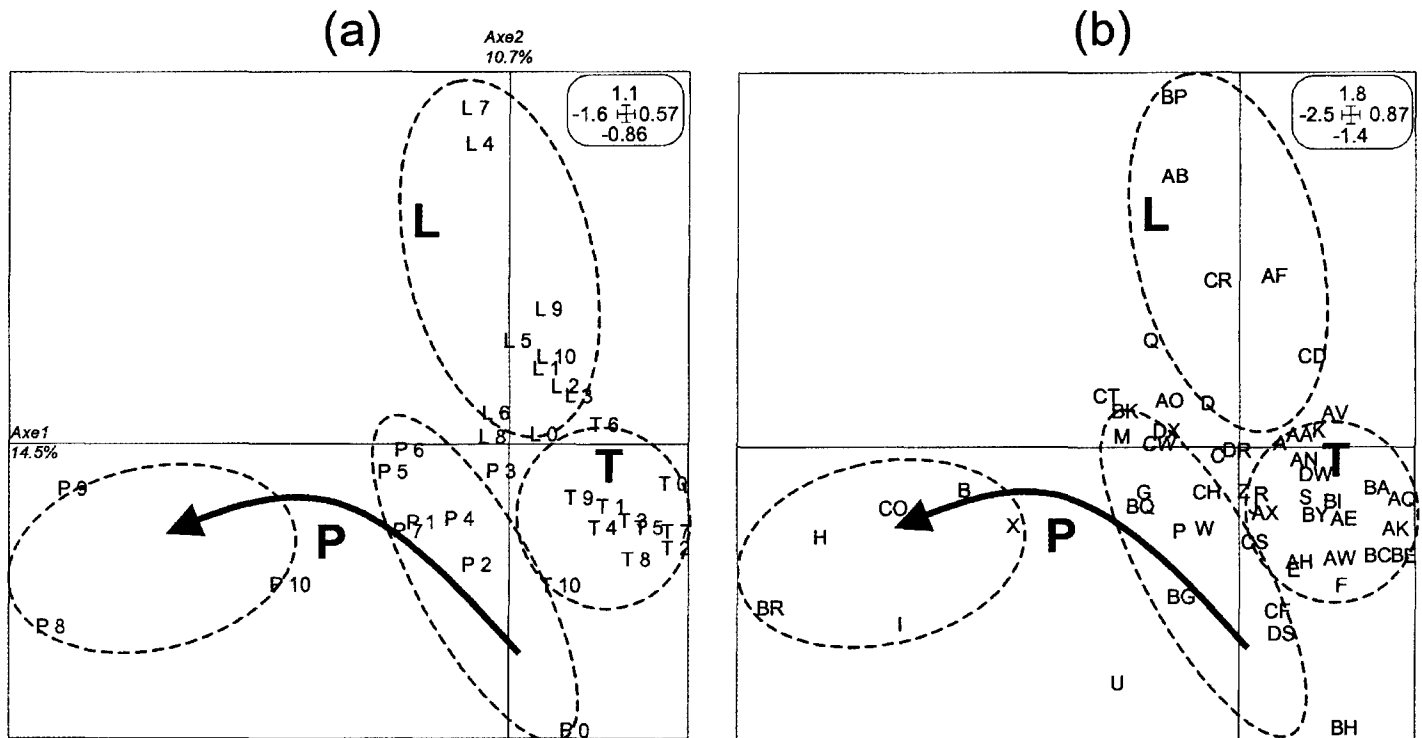


Fig. 7. AFC réalisée sur la matrice 33 points x 55 espèces communes. En (a), figuration des points et mise en évidence des relevés (friche-gradient distance en P) ; en (b), figuration des espèces (voir annexe 1 pour les codes utilisés).

Fig. 7. COA ordination performed on a matrix of 33 samples x 55 species considered as common. Dash ellipses outlined specific responses of community composition of each old-field, for sample (a) and species (b) scatterplots (appendix I).

Effet distance au coussou

Les régressions entre la distance et la richesse ou l'abondance des Coléoptères ne montrent aucun effet significatif de la distance sur ces deux mesures. Cependant, si on observe graphiquement les données cumulées de tous les points d'une même côte, on remarque une évolution identique avec la distance entre l'abondance absolue et la richesse, avec un pic relatif au niveau des points d'échantillonnage centraux à 4 m et 5 m, alors que ce signal est moins évident en abondance et richesse moyenne (fig. 8).

Les mesures d'Equitabilités E moyennes calculées pour chaque friche en fonction de la distance (fig. 9) ne montrent aucun gradient significatif avec cependant la même tendance que pour la richesse et l'abondance, un pic au niveau des points centraux.

Seule la friche P présente un changement sensible de composition au niveau des points éloignés de la bordure (P8, P9 et P10). L'individualisation de ces points se fait notamment grâce aux myrmécophiles *Merophysia formicaria* (BR, $n=5$, $n_p=4$) et *Coluocera formicaria* (X, $n=n_p=6$), aux saprophages *Anthicus tristis* (H, $n=6$, $n_p=5$) et *Endomia tenuicollis* (CO, $n=4$, $n_p=2$) ou au granivore *Acinopus picipes* (B, $n=84$, $n_p=58$).

Réponse aux variables environnementales

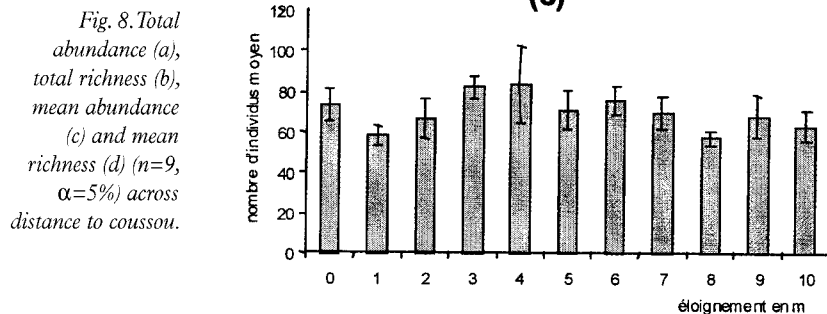
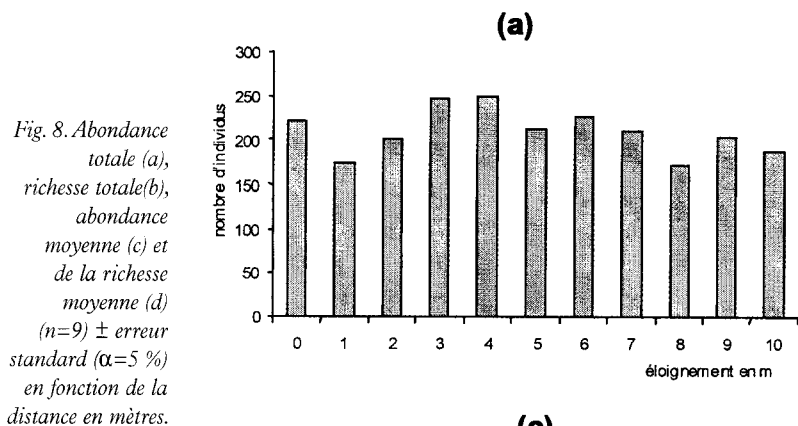
Les tests de corrélations de rang de Spearman montrent, d'une part, une relation positive entre la richesse des Coléoptères et le recouvrement de thym (coefficient de Spearman $r=0,24$; $p<0,05$) et, d'autre part, une relation positive entre l'abondance des Coléoptères et la richesse de végétation ($r=0,21$; $p<0,005$).

DISCUSSION

Écosystème et structure des communautés

Les présents résultats font état d'un grand nombre d'espèces au regard de la précédente étude basée sur d'autres techniques de prospection et des efforts d'échantillonnage plus faibles (Bigot *et al.*, 1983 : 50 espèces). La technique du piégeage au sol apparaît donc être plus efficace car elle est opérationnelle en permanence sur plusieurs mois. Elle permet également de capturer des espèces nocturnes ou des espèces rares qui pourraient ne pas être collectées lors de prospections épisodiques.

Cette forte richesse pourrait ainsi s'expliquer soit par des facteurs d'humidité (Ponel, 1988 ; Médail *et al.*,



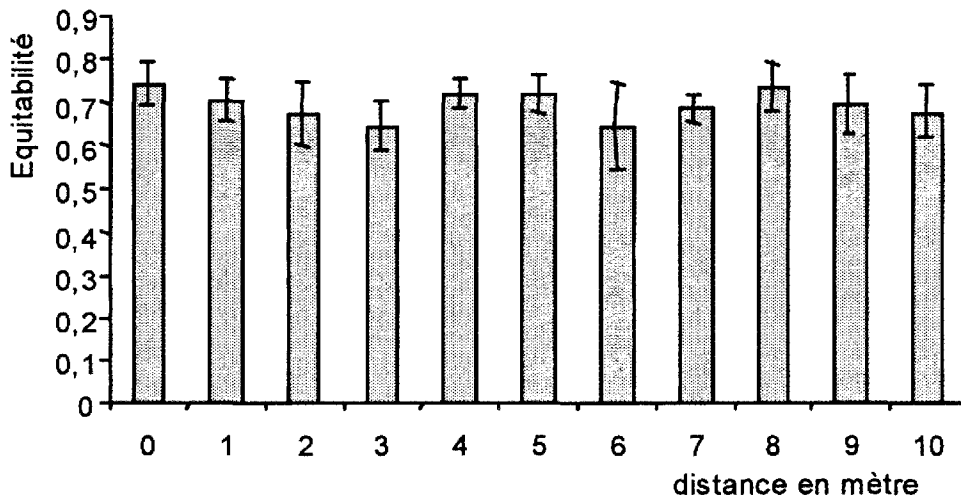


Fig. 9. Equitabilité moyenne ($n=9$) $\pm$ erreur standard ($\alpha=5\%$) en fonction de la distance en mètre.

Fig. 9. Mean Evenness ($n=9$, $\pm$ standard error $\alpha=5\%$) across distance to coussou.

1994 ; Médail *et al.*, 1995), soit par une richesse floristique elle-même importante (Ponel, 1995). Étant donné la xéricité édaphique et climatique de la plaine de la Crau, sèche en général, et de Peau de Meau en particulier, nous pouvons raisonnablement penser que la richesse faunistique pourrait être expliquée par une importante richesse végétale (16 espèces/4m² en moyenne dans les friches de Peau de Meau). D'une part, un nombre élevé d'espèces végétales favorise l'installation d'espèces de Coléoptères par une plus forte hétérogénéité et disponibilité de micro habitats. D'autre part, une diversité floristique élevée conditionne logiquement une diversité en Coléoptères élevée, en raison de la monophagie de beaucoup d'espèces phytophages.

L'abondance des individus est très variable suivant les espèces. En effet, la seule espèce *Asida sericea* correspond à 47,7 % des individus capturés alors que 72 espèces représentent 5 % du total. Ce déséquilibre de populations pourrait s'expliquer par des conditions écologiques très contraignantes, favorisant des espèces tolérantes à de forts stress (stress hydrique, thermique, trophique, etc.) ou adaptées pour coloniser des milieux perturbés par l'homme (Barbault, 1997), avec dominance numérique d'un petit nombre d'espèces seulement. Les contraintes climatiques locales sont uniformes sur l'ensemble des placettes sélectionnées, proches de quelques centaines de mètres seulement ; elles ne corroborent donc pas les disparités de distributions d'individus observées entre les placettes. En effet, *Asida sericea* ne représente que 31,8 % des individus récoltés sur la parcelle P alors qu'elle dépasse les 50 % sur L et T. L'effet site ne peut

s'exprimer alors au travers de l'expression d'un gradient climatique quelconque.

Signalons enfin la présence de *Pseudocleonus cinereus* (E), charançon de pelouses sèches, présenté comme vivant sur *Thrincia hirta* Roth. (Hoffmann, 1950 ; Caillol, 1954 ; Théron, 1976), actuellement appelé *Leontodon saxatilis* Lam. (Asteraceae). Ni l'espèce, ni le genre de cette plante ne figure cependant dans les relevés floristiques du coussou (Römermann, 2002). Frapa (2002) faisant la même constatation dans les pelouses du Luberon, nous pouvons penser que *P. cinereus* vivrait aux dépens d'autres Asteraceae.

Effet des pratiques agricoles

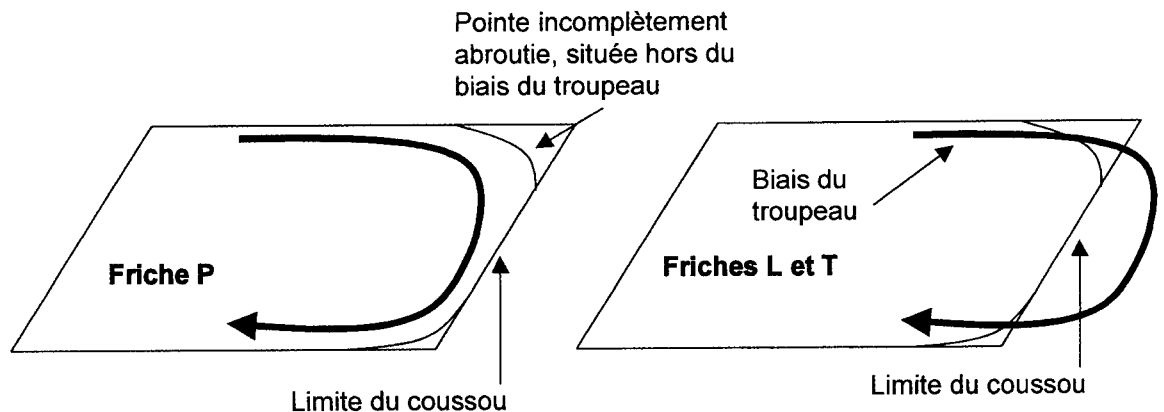
L'analyse de l'effet friche montre que le pâturage et l'histoire agricole de chaque placette semblent représenter des facteurs de contraintes actuelles ou passées qui différencient les parcelles.

Les friches sont, comme le coussou, soumises au pâturage depuis leur abandon. Or, des délimitations cadastrales (limites de propriétés) ou des conflits d'usage modifient le parcours des moutons (Dureau & Bonnefon, 1998). Ainsi, la friche P et le coussou adjacent, qui ont appartenu à des propriétaires différents, ne subissent de ce fait pas ou peu de pâturage au niveau de l'angle contigu au coussou, contrairement aux parcelles L et T (fig. 10), où notre échantillonnage a été également effectué.

Cet impact se retrouve notamment au niveau de la lisière de *Thymus* qui est beaucoup plus visible et moins dégradée en P que sur les autres friches. Cette disparité biaise l'analyse de l'effet parcelle, car elle introduit un

Fig. 10. Impact des trajectoires des troupeaux sur l'intensité du pâturage (modifié d'après Dureau et Bonnefon, 1998).

Fig. 10. Impact of trajectories of the herd displacement on intensity of the pasture and grazing intensity (modified according to Dureau and Bonnefon, 1998).



effet pâturage mal quantifiable et non homogène sur la totalité des parcelles.

Ces disparités expliqueraient le fait que P apparaisse comme la friche la plus riche en espèces, avec un indice de diversité E plus élevé que dans les deux autres friches.

Par ailleurs, les parcelles P et T ont des périodes d'abandon vraisemblablement contemporaines (entre 1979 et 1985). Leurs différences résident dans l'intensité des pratiques agricoles, T ayant subi un plus lourd traitement que P. La friche T présente une richesse moindre et une abondance plus élevée en Coléoptères. Elle reflète le modèle théorique de la flore (Barbault, 1997 ; Mackenzie *et al.*, 2000) où quelques espèces pionnières à large spectre écologique colonisent l'habitat perturbé (effet de fondation, niche écologique large). Inversement, la friche P présente les caractéristiques inverses, plus d'espèces et moins d'individus. C'est un effet de maturation où les espèces pionnières sont remplacées par des espèces à spectre plus étroit qui occupent des niches écologiques plus spécialisées (Barbault, 1997 ; Mackenzie *et al.*, 2000). Ces divergences semblent indiquer la rémanence des perturbations agricoles anciennes sur les communautés actuelles de Coléoptères. Celles-ci auraient retrouvé un état plus proche de l'équilibre théorique lorsque la perturbation a été moindre.

Effet de la distance

La distance au *coussou* ne joue vraisemblablement qu'un rôle modéré dans l'organisation des communautés de Coléoptères, comme cela est suggéré par l'absence de corrélation directe avec la richesse ou l'abondance de chaque relevé (99). La diversité ne semble pas varier de manière conjointe à la distance au *coussou*.

En revanche la composition des communautés des différentes friches varie fortement en fonction de la distance

au *coussou*, mais seule la placette P se démarque par un gradient quasi continu de changement de cette composition. Parallèlement, la composition de la végétation varie également en fonction de la distance, avec un effet lisière d'autant plus grand que le pâturage est hétérogène (parcelle P ; Buisson, 2001). L'effet lisière dans ce cas s'exprime sur environ 6 m contre 3 m et irrégulièrement dans les placettes L et T (Buisson & Dutoit, sous presse).

La présence du talus au niveau des points 0 peut cependant biaiser l'analyse de la communauté entomologique. Il représente en effet une niche écologique particulière et différente de la pelouse. De ce fait, il est susceptible d'abriter une communauté d'espèces propre participant ainsi à l'effet lisière. Ceci pourrait en partie expliquer le relatif accroissement en abondance et en richesse des points à 4 m et 5 m. À ces distances, les communautés présentes bénéficieraient d'un apport d'espèces et d'individus cumulé provenant des friches, du talus et du *coussou*. La contribution du *coussou* s'amoindrirait progressivement en s'éloignant vers le centre des friches (points 8, 9, 10 m), tandis que la contribution de ces dernières serait minimale dans la proximité du *coussou* (points 0, 1, 2 m).

Effet de l'environnement

Les tests de rang de Spearman ont montré une relation positive entre le recouvrement de thym et la richesse en Coléoptères, ce qui concorde avec la richesse supérieure de P, qui possède la lisière de thym la moins dégradée. Certaines espèces présentées comme vivant sur le thym se retrouvent en plus grand nombre au niveau de cette parcelle comme *Longitarsus succineus*, (code espèce P, $n=142$, $n_p=63$), *Longitarsus oblitteratoides* (code espèce BQ, $n=35$, $n_p=23$). Le thym semble donc apparaître comme une espèce structurante des communautés de

Coléoptères comme il l'est pour la végétation (Buisson & Dutoit, sous presse). De par son caractère pérenne, le thym permettrait l'installation d'espèces en offrant un grand nombre de micro-habitats. De plus, le thym est une Lamiaceae émettant de nombreux composés organiques volatiles. Cerdan (1989) remarquait ainsi l'attraction qu'exerçaient certaines Lamiaceae, dont les *Lavandula*, sur les fourmis du genre *Messor*. Par analogie, le thym serait donc susceptible d'avoir le même type d'attractivité vers certains Coléoptères. Ces hypothèses justifient l'élaboration de protocoles expérimentaux complémentaires permettant de valider cette relation de causalité.

L'humidité édaphique semble par ailleurs constituer un facteur assez important pour les communautés étudiées. En effet, la richesse moyenne par piège est forte au printemps et à l'automne (fig. 11), au moment même où les précipitations ont été les plus fortes (Devaux *et al.*, 1983). La pluviométrie peut influencer les communautés d'insectes de deux façons : directement sur leur biologie et leur déplacement au sol ou indirectement par le développement des plantes dont ils dépendent.

Valeur biologique et conservation

Parmi toutes les espèces collectées, 19 peuvent être considérées comme ayant une valeur biologique particulière, de par leur rareté, leur aire de répartition réduite, leur position en limite d'aire ou leur écologie méconnue (notées en gras à l'annexe 1). Sept de ces espèces ont fait l'objet d'une description plus détaillée ci-après (d'après Caillol, 1914 ; Schaefer, 1949 ; Hoffmann, 1950 ; Villiers, 1978 ; Caillol, 1954 ; Paulian & Baraud, 1982 ; du Chatenet, 2000).

- *Vesperus luridus*, Vesperidae (code espèce DM, n=2, en T), est décrite comme relativement assez rare en France. Présente sur la côte dalmate, en Italie, en Sicile, en Sardaigne et en Corse, elle demeure en limite d'aire de répartition dans la plaine de la Crau où elle peut abonder localement après les premières pluies de fin d'été. Elle n'a plus été rencontrée ailleurs, en France continentale, depuis plus de 80 ans. Cette espèce présente un dimorphisme sexuel assez prononcé, la femelle étant plus grosse et aptère.

- *Anthaxia cyanescens*, Buprestidae (BV, n=1, en L), est une espèce rencontrée essentiellement sur *Eryngium campestre* L., dans les tiges sèches desquels se développe sa larve. Espèce ibéro-maghrébine, son aire de répartition est réduite, pour la France, à l'extrême sud de la Provence et au sud-est du Languedoc.

- *Sphenoptera gemmata*, Buprestidae (DT, n=1, en L), est une espèce méditerranéenne relativement rare, se trouvant principalement sur *Crepis vesicaria* L.

- *Amphimallon ruficornis*, Scarabaeidae (AV, n=13, n_P=1 ; n_L=5 ; n_T=7), est un petit hanneton qui se retrouve dans presque toute la France. Toutefois, sa répartition exacte est assez peu connue, tout comme sa biologie et son écologie. Préférant vraisemblablement les terrains arides et incultes, le mâle vole le matin autour des graminées. Nous avons pu en observer en assez grand nombre sur Peau de Meau (hors piégeage).

- *Pachycerus varius*, Curculionidae (CV, n=1, en L), se trouve généralement au collet d'*Echium* et de *Cynoglossum*, dans les milieux secs et arides. C'est une

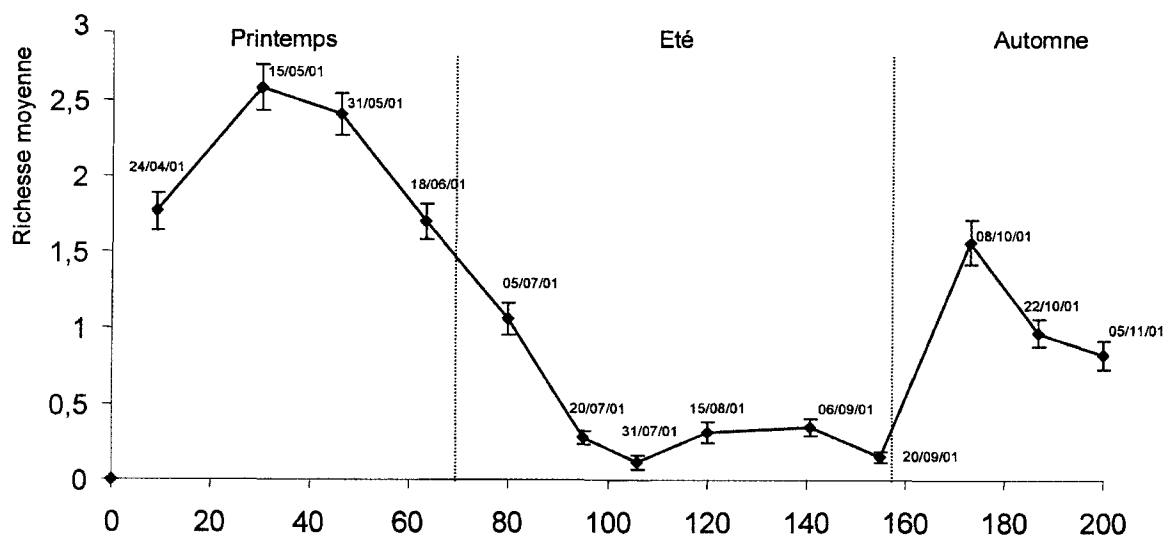


Fig. 11. Évolution de la richesse moyenne (n=99) avec erreur standard, par piège au cours de la période d'échantillonnage.

Fig. 11. Mean species richness (n=99, $\pm$ standard error $\alpha=5\%$), per trap along sampling period.

espèce assez rare dont l'aire de répartition s'étend de l'Europe centrale et méditerranéenne jusqu'en Turquie et en Perse.

• *Chrysolina femoralis*, Chrysomelidae (DX, $n=6$, $n_P=4$; $n_L=2$), est une espèce assez commune dans le sud de la France. Cependant, il semble que de nombreux spécimens récoltés en Crau, au cours de cette étude ou lors de relevés antérieurs, présentent une particularité phénotypique par rapport au type de *C. femoralis*. En effet, les fémurs sont noirs au lieu d'être roux. Cette forme semblerait vraisemblablement être une variété de l'espèce (Bourdonné, com. pers.).

• *Merophysia formicaria*, Merophysiidae (BR, $n=5$; $n_P=4$, $n_L=1$), est une petite espèce myrmécophile, vivant dans les nids d'*Aphaenogaster* (Hyménoptères formicidae). Cette espèce, apparaissant peu dans la bibliographie, a une aire de répartition assez méconnue, mais semble se limiter au pourtour méditerranéen et à la Corse.

Ainsi, la conservation de ces espèces implique *de facto* une conservation de leur habitat. Il est cependant impossible, à partir de cette étude, de connaître les caractéristiques fines des micro-habitats dans lesquels ces espèces se développent, vraisemblablement dans les *coussous* et les friches post-culturelles.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Les trois friches étudiées présentent une organisation des communautés de Coléoptères assez complexe et dépendante de nombreux facteurs. Cependant, les trajectoires différenciées des parcelles sembleraient être le facteur majeur de structuration des communautés, qui démarque notamment la friche (P) des deux autres (L et T), d'une part, grâce une action directe sur la succession d'espèces d'insectes pionnières qui laisseraient place à des espèces d'écosystèmes plus matures, d'autre part, grâce à une action indirecte *via* la flore qui se structure différemment au cours du temps selon cette période. Cependant, les modalités de pâturage inégales entre la friche P et les deux autres ne permettent pas d'affirmer la prépondérance des trajectoires agricoles historiques dans cette organisation.

La distance au *coussou* ne semble jouer qu'un rôle mineur dans cette distribution et un effet lisière semblable à celui existant au niveau floristique n'est pas démontré clairement.

Afin de préciser les présents résultats, une campagne de piégeage a été entreprise au centre de chaque friche et du *coussou*. Il sera alors possible de repérer les espèces propres à chaque formation et de les comparer à celles capturées dans les lisières.

REMERCIEMENTS

Nous remercions le CEEP-Écomusée de la Crau et M. Jean Boutin pour l'autorisation d'accès à la Réserve naturelle de Peau de Meau ; Élise Buisson pour la mise à disposition de ses données et de son travail ; Frank Torre et Pascal Campagne pour leur aide lors des traitements statistiques ; Markus Bernhardt et Christine Römermann pour leur contribution lors des premières campagnes de d'échantillonnage, et enfin Carey Suehs pour sa relecture des parties en anglais.

Bibliographie

- ANDERSEN, A.N. & LONSDALE W.M., 1990. Herbivory by insects in Australian tropical savannas: a review. *Journal of Biogeography*, 17: 433-444.
- ASTERAKI E.J., HANKS C.B. & CLEMENTS R.O., 1995. The influence of different types of grassland field margin on Carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) communities. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 54: 195-202.
- BARBAULT R., 1997. *Ecologie générale. Structure et fonctionnement de la biosphère*. Masson, Paris. 286 p.
- BARBAULT R., 1995. *Ecologie des peuplements – Structure, dynamique, évolution*. Masson, Paris. 288 p.
- BIGOT L., CHEMSEDDINE M. & DELYE G., 1983. Contribution à la connaissance de la structure et de la dynamique de la communauté des arthropodes terrestres de la plaine désertifiée (ou *coussou*) de la Crau (B.-du-Rhône). *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, X (1-2) : 119-144.
- BLONDEL J., 1995. *Biogéographie, Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris. 297 p.
- BOURRELLY M., 1984. Contribution à l'étude écologique de la Crau (Bouches-du-Rhône) : caractéristiques floristiques, dynamique annuelle, production primaire de la Crau stepique. Thèse de 3^e cycle. Université de Provence. 106 p.
- BUISSON E. & DUTOIT T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology* (sous presse).
- BUISSON E., DUTOIT T. & WOLFF A., 2004. Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-

- du-Rhône, Sud-est de la France). *Ecologia mediterranea* 30 : 7-24.
- CAILLOL, H., 1914. *Catalogue des Coléoptères de Provence III*. Société linnéenne de Provence, Marseille, et Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 594 p.
- CAILLOL, H., 1954. *Catalogue des Coléoptères de Provence IV*. Société linnéenne de Provence, Marseille, et Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 427 p.
- CERDAN P., 1989. Étude de la biologie, de l'écologie et du comportement des fourmis du genre *Messor* (Hymenoptera formicidae) en Crau. Thèse de 3^e cycle, Aix-Marseille III, 165 p.
- CHESSEL D., 1995. ADE-4, ordination sous contrainte. Institut d'analyse des Systèmes Biologiques et Socio-économiques, Université Lyon I, Lyon.
- CROWSON, R.A., 1981. *The Biology of Coleoptera*. Academic Press, London, 802 p.
- DEVAUX J.P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALUEL J., 1983. Notice de la carte phyto-sociologique de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, X (1-2) : 5-54
- DU CHATENET G., 2000. *Coléoptères phytophages d'Europe*. NAP Editions, Vitry-sur-Seine. 366 p.
- DURAUX R. & BONNEFON O., 1998. Étude des pratiques de gestion pastorale des coussouls. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de la Crau : 61-89
- ERWIN T.L., 1988. The tropical forest canopy: the heart of biotic diversity. In: E.O. Wilson & F.M. Peter (eds.). *Biodiversity*. National Academy Press, Washington DC: 105-109
- ERWIN, T.L., 1997. Biodiversity at its utmost: tropical forest beetles. In : M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and Protecting Our Biological Resources*. Joseph Henry Press, Washington. 27-40.
- ETIENNE M., ARONSON J., LE FLOC'H E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in Southern France. In: Rundel P., Montenegro G. & Jaksic F. (eds), *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*, Ecological Studies, 136, Springer-Verlag, Berlin: 127-140.
- FOUCART A., 1997. Inventaire et dynamique annuelle du peuplement acridien de la plaine de Crau sèche (Bouches-du-Rhône, France) (Orthoptera, Acridoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 102 (1) : 77-87.
- FOUCART A. & LECOQ M., 1996. Biologie et dynamique de *Prionotropis hystrix rhodanica* Uvarov, 1993, dans la plaine de Crau (France) (Orthoptera, Pamphagidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101 (1) : 75-87.
- FOUCART A. & LECOQ M., 1998. Major threats to a protected grasshopper, *Prionotropis hystrix rhodanica* (Orthoptera, Pamphagidae, Akicerinae), endemic to southern France. *Journal of Insect Conservation*, 2: 187-193.
- FOUCART A., LECOQ M. & SIEGLSTETTER R., 1998. Surveillance d'un acridien endémique de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône) : *Prionotropis hystrix rhodanica* (Orthoptera, Pamphagidae) et menacé d'extinction sur cette sous-espèce. In : *Acte de la IV^e Conférence internationale francophone d'entomologie, Saint-Malo (France), 5-9 juillet 1998*, 337-340.
- FRAPA P., 2002. Les entomocénoses des espaces ouverts de haute Provence : études de quelques groupes taxonomiques. Thèse de diplôme d'études doctorales, Aix-Marseille III, 141 p. + annexes.
- GULLAN, P.J. & CRANSTON P.S., 1994. *Insects: an Outline of Entomology*. Chapman & Hall, London. 491 p.
- HAMMOND, P., 1992. Species inventory. In B. Groombridge (ed.). *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Chapman & Hall, London: 17-39.
- HOFFMANN A., 1950. *Coléoptères Curculionides* (première partie). Librairie de la Faculté des Sciences, Paris. 478 p.
- JENNIFER M., VARCHOLA J.M. & DUNN J.P., 2001. Influences of hedgerow and grassy field borders on ground beetle (Coleoptera: Carabidae) activity in fields of corn. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 83: 153-163.
- KOCH, K. (1989a ; 1989b ; 1992). Die Käfer Mitteleuropas, *Ökologie* 1, 2 & 3. Goecke & Evers, Krefeld, 1211 p.
- LAWRENCE J.F. & BRITTON E.B., 1994. *Australian beetles*. Carlton, University Press, Melbourne. 192 p.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 1998. *Numerical Ecology*, second English version. Elsevier, Amsterdam. 853 p.
- LOVEJOY T.E., 1997. Biodiversity: What is it? In M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson (eds.). *Biodiversity II. Understanding and Protecting Our Biological Resources*. Joseph Henry Press, Washington: 7-14.
- MACKENZIE A., BALL A.S. & VIRDEE S.R., 2000. *L'essentiel en écologie*. Berti Editions, Paris, 368 p.
- MAGURA T., 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157: 23-37.
- MÉDAIL F, PONEL P. & BARBERO M., 1994. Les prairies humides de la Garde et du Pradet : leur rôle dans le maintien de la biodiversité botanique et entomologique du département du Var (France). *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 45, Hommage Scientifique à G. Clauzade : 49-58.
- MÉDAIL F, ORSINI P, ORSINI Y. & PONEL P., 1995. Biodiversité de la conservation des écosystèmes littoraux méditerranéens : le cas de l'étang des Estagnets (Var, France). *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 46 : 55-83.
- MEEK B., LOXTON D., SPARK T., PYWELL R., PICKETT H. & NOWAKOWSKI M., 2002. The effect of arable field margin composition on invertebrate biodiversity. *Biological Conservation*, 106 : 259-271.
- MINELLI A., RUFFO S., LA POSTA S. (EDS.), 1993-1995, *Checklist delle specie della fauna Italiana*. Fascicoli 1-110. Edizioni Calderini, Bologna.
- ORGEAS J. & ANDERSEN A.N., 2001. Fire and Biodiversity : responses of grass-layer beetles to experimental fire regimes

in an Australian tropical savanna. *Journal of Applied Ecology*, 38 : 49-62.

PAULIAN R., 1988. *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier, Paris. 719 p.

PAULIAN R. & BARAUD J., 1982. *Faune des Coléoptères de France, Lucanoidae et Scarabaeoidae*. Lechevalier, Paris. 326 p.

PONEL P., 1988. Les étangs de Villepey : étude entomologique. *Faune de Provence*, 9 : 4-11.

PONEL P., 1995. Aspect de la biodiversité entomologique des contreforts préalpins et des plans de Canjuers (Var) [Coleoptera]. *Faune de Provence*, 16 : 39-50

RÖRMERMANN C., 2000. The influence of historical cultivation on the actual vegetation of the Crau, southern France. Final Year Project Philipps-Universität Marburg. 55 p.

RÖRMERMANN C., 2002. The effect of historical melon and cereal cultivation on the actual vegetation structure of dry steppic grassland. The exemple of Crau (Southern estern France). Université de Malburg (Allemagne). 115 p + annexe 26 p.

RÖRMERMANN C., BERNHARDT M., DUTOIT T., POSCHLOD P. & ROLANDO C., 2004. Impacts de la mise en culture de la plaine de Crau sur la végétation et potentialités de ré-établissement des espèces de la steppe après abandon cultural. *Ecologia mediterranea* 30 : 47-70.

SAMWAYS M.J., 1994. *Insect Conservation Biology*. Chapman & Hall Eds., London, 358 p.

SCHAEFER L., 1949. *Les Buprestides de France*. Editions scientifique du cabinet entomologique E. le Mout, Paris. 511 p. + annexes.

SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1995. *Biometry – The principles and practice of statistics in biological research*. 3rd edition. W. H. Freeman, New York: 887 p.

STORK N.E., 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 161-180.

STRAUB B., 1996. *La Végétation de la Crau sèche (Peau de Meau)*. Écomusée de la Crau. 19 p.

THÉRON, J., 1975. *Catalogue des coléoptères de la Camargue et du Gard*, 1^{re} partie. Société d'étude des Sciences naturelles de Nîmes, Nîmes. 410 p.

THÉRON, J., 1976. *Catalogue des coléoptères de la Camargue et du Gard*, 2^e partie. Société d'étude des Sciences naturelles de Nîmes, Nîmes. 223 p.

THOMAS C.F.G. & MARSHALL E.J.P., 1999. Arthropod abundance end diversity in differently vegetated margins of arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environnement*, 72: 131-144.

VARCHOLA J.M. & DUNN J.P., 1999. Change in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in farming systems bordered by complex or simple roadside vegetation. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 73: 41-47.

VILLIERS A., 1978. *Faune des Coléoptères de France, Cerambycidae*. Lechevalier, Paris, 611 p.

WILSON E.O., 1988. The current state of biological diversity. In: *Biodiversity*, Wilson, E.O. & Peter, F.M. (eds.), National Academy Press. Washington : 3-18.

ANNEXE 1

Code	ESPECES	Abond	Freq	Com
A	<i>Asida sericea</i> (Olivier)	1100	98	✓
B	<i>Acinopus picipes</i> (Olivier)	84	41	✓
C	<i>Conosoma immaculatum</i> (Stephens)	15	15	✓
D	<i>Onthophagus emarginatus</i> Mulsant	36	19	✓
E	<i>Pseudocleonus cinereus</i> (Schrank)	32	26	✓
F	<i>Netocia oblonga</i> Gory	67	31	✓
G	<i>Tasgius pedator</i> (Gravenhorst)	5	5	✓
H	<i>Anthicus tristis</i> Schmidt	6	4	✓
I	<i>Trogophloeus</i> sp.	5	5	✓
J	<i>Stilbus testaceus</i> (Panzer)	10	10	✓
K	<i>Henricopus pillosus</i> Scopoli	14	13	✓
L	<i>Omophilus lepturoides</i> (Fabricius)	1	1	
M	<i>Phalacrus corruscus</i> (Panzer)	9	8	✓
O	<i>Xantholinus cf. linearis</i> (Olivier)	2	2	
P	<i>Longitarsus succineus</i> (Foudras)	142	70	✓
Q	<i>Dibolia cryptocephala</i> (Koch)	26	18	✓
R	Mordellidae (G. sp.)	12	10	✓

Code	ESPECES	Abond	Freq	Com
BO	<i>Scaurus atratus</i> Fabricius	3	3	
BP	<i>Onthophagus furcatus</i> (Fabricius)	28	12	✓
BQ	<i>Longitarsus obliteratoides</i> Gruev	35	28	✓
BR	<i>Merophysis formicaria</i> Lucas	5	4	✓
BS	<i>Baris coeruleus</i> (Scopoli)	1	1	
BT	<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmidt	3	3	
BU	<i>Hypera zolus</i> (Scopoli)	1	1	
BV	<i>Anthaxia cyanescens</i> Gory	1	1	
BW	<i>Carabus elatus</i> (Fabricius)	1	1	
BX	<i>Curimopsis striatopunctata</i> (Steffhany)	1	1	
BY	<i>Aphthona ephorbiae</i> (Schrank)	6	6	✓
CB	<i>Larinus ursus</i> (Fabricius)	1	1	
CC	<i>Phalacrus</i> sp.	1	1	
CD	<i>Cybocephalus</i> sp.	5	4	✓
CF	<i>Cicindela maroccana</i> Roeschke	5	5	✓
CG	<i>Helophorus porculus</i> Bedel	2	2	
CH	<i>Tachyporus</i> sp.	5	5	✓

S	<i>Dinodes decipiens</i> Dufour	37	25	✓
T	<i>Aphthona cyparissiae</i> (Koch)	1	1	
U	<i>Xantholinus jarrigei</i> Coiffait	13	10	✓
V	<i>Lacinus silphoides</i> (Rossi)	3	3	
W	<i>Ocypus obscurus</i> ssp. <i>schatzmayri</i> Müller	17	16	✓
X	<i>Coluocera formicaria</i> Motschulsky	6	6	✓
Z	<i>Ocypus ophthalmicus</i> (Scopoli)	50	38	✓
AA	<i>Pocilus sericeus</i> Fischer	49	36	✓
AB	<i>Trachys scrobiculatus</i> Kiesenwetter	10	9	✓
AC	<i>Harpalus rubripes</i> Duftschmidt	1	1	
AD	<i>Quedius crassus</i> (Fairmaire)	2	2	
AE	<i>Scymnus frontalis</i> (Fabricius)	20	15	✓
AF	<i>Trachyploeus bifoveolatus</i> (Becker)	6	6	✓
AG	<i>Exochomus nigromaculatus</i> (Goeze)	2	2	
AH	<i>Limobius borealis</i> (Paykull)	10	7	✓
AI	<i>Hippodamia variegata</i> (Goeze)	1	1	
AJ	<i>Tychius tibialis</i> Boheman	3	3	
AK	<i>Protapion interjectum</i> (Desbrochers)	6	6	✓
AL	<i>Lathrobium multipunctatum</i> (Gravenhorst)	3	3	
AM	<i>Notiophilus substriatus</i> G.R. Waterhouse	2	2	
AN	<i>Ptinus</i> sp.	5	4	✓
AO	<i>Promaphagus sericatus</i> Chaudoir	26	22	✓
AP	<i>Cryptoccephalus rugicollis</i> Olivier	1	1	
AQ	<i>Capnodis tenebricosa</i> (Olivier)	8	4	✓
AR	<i>Bryocharis analis</i> (Fabricius)	2	2	
AS	<i>Hypothenemus aspericollis</i> Wollaston	1	1	
AT	<i>Hispa atra</i> Linné	3	3	
AU	<i>Amblystomus metallescens</i> (Déjean)	1	1	
AV	<i>Amphimallon ruficornis</i> (Fabricius)	13	12	✓
AW	<i>Brachycerus muricatus</i> (Fabricius)	11	11	✓
AX	<i>Conioleonus nigrosuturatus</i> (Goeze)	61	40	✓
AY	<i>Astemis angustatus</i> (Paykull)	3	2	
AZ	<i>Hylophilus</i> sp.	1	1	
BA	<i>Bruchidius bipunctatus</i> (Olivier)	18	14	✓
BB	<i>Lixus elongatus</i> (Goeze)	6	1	
BC	<i>Coccinella septempunctata</i> Linné	6	4	a
BE	<i>Phrydiuchus spilmani</i> Warner	8	6	a
BF	<i>Onthophagus vacca</i> (Linné)	3	2	
BG	Dermestidae (G. sp.)	4	4	a
BH	<i>Biopanes meridionalis</i> Mulsant	10	5	a
BI	<i>Harpalus sulphuripes</i> Germér	4	4	a
BJ	<i>Aleocharinae</i> sp.	1	1	
BK	<i>Microlestes lactuosus</i> Holdhaus	9	8	a
BL	<i>Pachycerus scabrosus</i> Brullé	1	1	
BM	<i>Oxytelus imustus</i> Gravenhorst	3	3	
BN	<i>Carpophilus hemipterus</i> (Linné)	1	1	

CJ	<i>Baris sinapis</i> ssp. <i>gallicae</i> Tempère	1	1	
CK	<i>Rhizotrogus cicatricosus</i> Mulsant	2	2	
CL	<i>Apion</i> (<i>Thymapion</i>) sp.	3	3	
CM	<i>Gronops lunatus</i> (Fabricius)	2	2	
CN	<i>Cordicomus instabilis</i> (W.L.E. Schmidt)	1	1	
CO	<i>Endomia tenuicollis</i> (Rossi)	4	4	✓
CP	<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber)	1	1	
CQ	<i>Mylabris 4-punctata</i> (Linné)	3	3	
CR	<i>Pelochrous pallidulus</i> (Erichson)	49	24	✓
CS	<i>Otiorynchus vitellus</i> Gyllenhal	10	8	✓
CT	<i>Stenichmus cf. helferi</i> (Schaum)	6	5	✓
CU	<i>Hypurus bertrandi</i> (Perris)	1	1	
CV	<i>Pachycerus varius</i> (Herbst)	1	1	
CW	<i>Donus crinitus</i> (Boheman)	19	19	✓
CX	<i>Hydellus polymorphus</i> (Pallas)	1	1	
CY	<i>Hydellus duodecimpunctatus</i> (Olivier)	3	3	
CZ	<i>Ceutorhynchus</i> sp.	1	1	
DA	<i>Melibeus aeratus</i> (Mulsant et Rey)	2	2	
DB	<i>Gonocephalum pusillum</i> (Fabricius)	1	1	
DD	<i>Ophonus subquadratus</i> (Déjean)	2	2	
DE	<i>Cycloderes canescens</i> (Rossi)	2	2	
DF	<i>Hyperaspis</i> sp.	1	1	
DI	<i>Tachyura haemorrhoidalis</i> (Ponza)	1	1	
DJ	<i>Migneauxia crassiuscula</i> (Aubé)	1	1	
DM	<i>Vesperus luridus</i> (Rossi)	2	2	
DN	<i>Oligota</i> sp.	2	2	
DO	<i>Rhynchaenus</i> (<i>Pseudorchestres</i>) sp.	1	1	
DP	<i>Cycloderes guinardi</i> J. Du Val	1	1	
DQ	<i>Camptocelia brevis</i> Déjean	1	1	
DR	<i>Timarcha tenebricosa</i> (Fabricius)	24	24	✓
DS	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank)	4	4	✓
DT	<i>Sphenoptera gemmata</i> (Olivier)	1	1	
DV	<i>Sitona discoidens</i> Gyllenhal	1	1	
DW	<i>Pseudocleonus grammicus</i> (Panzer)	8	7	✓
DX	<i>Chrysolina femoralis</i> (Olivier)	6	6	✓
DY	<i>Sericoderus lateralis</i> (Gyllenhal)	1	1	
DZ	<i>Sitona flavescens</i> Marsham	4	2	
EA	<i>Sitona intermedius</i> Küster	1	1	
EC	<i>Anara eurynota</i> (Panzer)	1	1	
ED	<i>Calathus mollis</i> Marsham	1	1	
EE	<i>Aphodius ghardinaensis</i> Baithasar	1	1	
EF	<i>Cassida inquinata</i> Brullé	1	1	
EI	<i>Trachyploeus monepeliensis</i> Hustache	1	1	
EJ	<i>Pseudorhinus impressicollis</i> ssp. <i>colasi</i> Roudier	1	1	
EK	<i>Olibrus</i> sp.	1	1	

ANNEXE 2

102

FAMILLES	ESPECES	Code	P	L	T	Total
Alleculidae	<i>Omophilus lepturoides</i> (Fabricius)	L	0	1	0	1
Anthicidae	<i>Anthicus tristis</i> Schmidt	H	5	1	0	6
	<i>Cordicomus instabilis</i> (W.L.E. Schmidt)	CN	1	0	0	1
	<i>Endomia tenuicollis</i> (Rossi)	CO	2	2	0	4
Apionidae	<i>Apion</i> (<i>Thymapion</i>) sp.	CL	0	1	5	6
	<i>Protapion interjectum</i> (Desbrochers)	AK	0	3	0	3
Bruchidae	<i>Bruchidius bipunctatus</i> (Olivier)	BA	1	7	10	18
Buprestidae	<i>Anthaxia cyanescens</i> Gory	BV	0	1	0	1
	<i>Capnodis tenebricosa</i> (Olivier)	AQ	2	0	6	8
	<i>Coroebus elatus</i> (Fabricius)	BW	0	1	0	1
	<i>Meliboeus aeratus</i> (Mulsant et Rey)	DA	1	1	0	2
	<i>Sphenoptera gemmata</i> (Olivier)	DT	0	1	0	1
	<i>Trachys scrobiculatus</i> Kiesenwetter	AB	1	8	1	10
Byrrhidae	<i>Curimopsis striatopunctata</i> (Steffhany)	BX	0	1	0	1
Callistidae	<i>Dinodes decipens</i> Dufour	S	12	8	17	37
Catopidae	<i>Ptomaphagus sericatus</i> Chaudoir	AO	7	13	6	26
Chrysomelidae	<i>Aphthona cyparissiae</i> (Koch)	T	0	1	0	1
	<i>Aphthona ephorbiae</i> (Schränk)	BY	0	0	1	1
	<i>Cassidia inquinata</i> Brullé	EF	4	2	0	6
	<i>Chrysolina femoralis</i> (Olivier)	DX	2	3	1	6
	<i>Cryptoccephalus rugicollis</i> Olivier	AP	0	0	1	1
	<i>Dibolia cryptoccephala</i> (Koch)	Q	11	13	2	26
	<i>Hispa atra</i> Linné	AT	1	1	1	3
	<i>Longitarsus obliteratoides</i> Gruev	BQ	23	11	1	35
	<i>Longitarsus succineus</i> (Foudras)	P	63	28	51	142
	<i>Timarcha tenebricosa</i> (Fabricius)	DR	6	12	6	24
Cicindelidae	<i>Cicindela maroccana</i> Roeschke	CF	2	1	2	5
Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> Linné	BC	1	0	5	6
	<i>Exochomus nigromaculatus</i> (Goeze)	AG	1	0	1	2
	<i>Hippodamia variegata</i> (Goeze)	AI	0	0	1	1
	<i>Hyperaspis</i> sp.	DF	0	1	0	1
	<i>Scymnus frontalis</i> (Fabricius)	AE	3	5	12	20
Curculionidae	<i>Baris coeruleus</i> (Scopoli)	BS	1	0	0	1
	<i>Baris sinapis</i> ssp. <i>gallicae</i> Tempère	CJ	1	0	0	1
	<i>Brachycerus muricatus</i> (Fabricius)	AW	2	2	7	11

	<i>Harpalus rubripes</i> Duftschmidt	AC	1	0	0	1
	<i>Harpalus sulphuripes</i> Germer	BI	2	1	1	4
	<i>Ophonus subquadratus</i> (Déjean)	DD	0	0	2	2
Hydrophilidae	<i>Helophorus porculus</i> Bedel	CG	0	1	1	2
Hylophilidae	<i>Hylophilus</i> sp.	AZ	1	0	0	1
Lathridiidae	<i>Coluocera formicaria</i> Motschulsky	X	0	6	0	6
	<i>Migneuxia crassiuscula</i> (Aubé)	DJ	0	1	0	1
Lebiidae	<i>Microlestes lactuosus</i> Holdhaus	BK	1	5	3	9
Licinidae	<i>Licinus silphoides</i> (Rossi)	V	1	2	0	3
Malachiidae	<i>Pelochrous pallidulus</i> (Erichson)	CR	7	10	32	49
Meloidae	<i>Hycleus duodecimpunctatus</i> (Olivier)	CY	1	2	0	3
	<i>Hycleus polymorphus</i> (Pallas)	CX	0	0	1	1
	<i>Mylabris 4-punctata</i> (Linné)	CQ	1	2	0	3
Merophysiidae	<i>Merophysia formicaria</i> Lucas	BR	0	4	1	5
Mordellidae	Mordellidae (G. sp.)	R	5	3	4	12
Nitidulinae	<i>Carpophilus hemipterus</i> (Linné)	BN	0	1	0	1
Notiophilidae	<i>Notiophilus substriatus</i> G.R. Waterhouse	AM	1	0	1	2
Orthoperidae	<i>Sericoderus lateralis</i> (Gyllenhal)	DY	0	0	1	1
Phallacridae	<i>Olibrus</i> sp.	EK	0	1	0	1
	<i>Phalacrus corruscus</i> (Panzer)	M	0	4	5	9
	<i>Phalacrus</i> sp.	CC	0	0	1	1
	<i>Stilbus testaceus</i> (Panzer)	J	3	3	4	10
Pterostichidae	<i>Amara eurynota</i> (Panzer)	EC	0	1	0	1
	<i>Calathus mollis</i> Marsham	ED	0	0	1	1
	<i>Camptocelia brevis</i> Déjean	DQ	0	1	0	1
	<i>Poecilus sericeus</i> Fischer	AA	19	10	20	49
Ptinidae	<i>Ptinus</i> sp.	AN	1	1	3	5
Scarabeidae	<i>Amphimallon ruficornis</i> (Fabricius)	AV	7	1	5	13
	<i>Aphodius ghardimaouensis</i> Balducci	EE	1	0	0	1
	<i>Netocia oblonga</i> Gory	F	43	23	1	67

	<i>Ceutorhynchus</i> sp.	CZ	0	1	0	1
	<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i> (Goeze)	AX	1	0	0	1
	<i>Cycloderes canescens</i> (Rossi)	DE	21	18	22	61
	<i>Cycloderes gumardi</i> J. Du Val	DP	0	2	0	2
	<i>Donus crinitus</i> (Boheman)	CW	1	0	0	1
	<i>Gronops lunatus</i> (Fabricius)	CM	10	7	2	19
	<i>Hypena coelus</i> (Scopoli)	BU	0	2	0	2
	<i>Hypurus bertrandi</i> (Perris)	CU	0	1	0	1
	<i>Larinus ursus</i> (Fabricius)	CB	1	0	0	1
	<i>Limobius borealis</i> (Paykull)	AH	4	0	6	10
	<i>Lixus elongatus</i> (Goeze)	BB	0	0	6	6
	<i>Otiorynchus vitalis</i> Gyllenhal	CS	2	1	7	10
	<i>Pachycerus scabrosus</i> Brullé	BL	1	0	0	1
	<i>Pachycerus varius</i> (Herbst)	CV	0	1	0	1
	<i>Phrydiachus spilmani</i> Warner	BE	0	0	8	8
	<i>Pseudocleonus cinereus</i> (Schränk)	E	7	3	22	32
	<i>Pseudocleonus grammicus</i> (Panzer)	DW	1	5	2	8
	<i>Pseudorhinus impressicollis</i> ssp. <i>colasi</i> Roudier	EJ	0	1	0	1
	<i>Rhynchaenus (Pseudorhynchaenus) sp.</i>	DO	1	0	0	1
	<i>Sitona discoides</i> Gyllenhal	DV	0	1	0	1
	<i>Sitona flavescens</i> Marsham	DZ	0	0	4	4
	<i>Sitona intermedius</i> Küster	EA	0	0	1	1
	<i>Trachyploceus bifoveolatus</i> (Becker)	AF	0	5	1	6
	<i>Trachyploceus montpelienis</i> Hustache	EI	0	1	0	1
	<i>Tychius tibialis</i> Boheman	AJ	1	1	1	3
Cybocephalidae	<i>Cybocephalus</i> sp.	CD	0	4	1	5
Dasytidae	<i>Hemicopus pillosus</i> Scopoli	K	2	6	6	14
Dermestidae	<i>Dermestidae</i> sp.	BG	3	1	0	4
Harpalidae	<i>Acinopus picipes</i> (Olivier)	B	58	21	5	84
	<i>Amblystomus metallescens</i> (Déjean)	AU	0	1	0	1
	<i>Harpalus distinguendus</i> Duftschmidt	BT	0	1	2	3

	<i>Onthophagus emarginatus</i> Mulsant	D	3	18	15	36
	<i>Onthophagus fuscatus</i> (Fabricius)	BP	0	4	24	28
	<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber)	CP	0	0	1	1
	<i>Onthophagus vacca</i> (Linne)	BF	3	0	0	3
	<i>Rhizotrogus cicatricosus</i> Mulsant	CK	1	1	0	2
Scolytidae	<i>Hypothenemus aspericollis</i> Wollaston	AS	0	1	0	1
Scydmaenidae	<i>Stenichnus cf. hefferi</i> (Schaum)	CT	0	3	3	6
Staphylinidae	<i>Aleocharinae</i> sp.	BJ	1	0	0	1
	<i>Astenus angustatus</i> (Paykull)	AY	3	0	0	3
	<i>Bryocharis analis</i> (Fabricius)	AR	0	2	0	2
	<i>Conosoma immaculatum</i> (Stephens)	C	2	6	7	15
	<i>Lathrobium multipunctatum</i> (Gravenhorst)	AL	3	0	0	3
	<i>Oxyptus obscurus</i> ssp. <i>schatzmayri</i> Müller	W	12	19	19	50
	<i>Oxyptus ophthalmicus</i> (Scopoli)	Z	0	2	0	2
	<i>Oligota</i> sp.	DN	0	3	0	3
	<i>Oxytelus immitis</i> Gravenhorst	BM	6	7	4	17
	<i>Quedius crassus</i> (Fairmaire)	AD	0	2	0	2
	<i>Tachyporus</i> sp.	CH	1	2	2	5
	<i>Taigius pedator</i> (Gravenhorst)	G	1	2	2	5
	<i>Trogophloeus</i> sp.	I	1	4	0	5
	<i>Xantholinus cf. linearis</i> (Olivier)	O	1	1	0	2
	<i>Xantholinus jarrigei</i> Coiffait	U	6	7	0	13
Tenebrionidae	<i>Asida sericea</i> (Olivier)	A	450	207	443	1100
	<i>Bioplanes meridionalis</i> Mulsant	BH	3	6	1	10
	<i>Gonocephalum pusillum</i> (Fabricius)	DB	0	1	0	1
	<i>Scaurus atratus</i> Fabricius	BO	1	2	0	3
Trechidae	<i>Tachyura haemorrhoidalis</i> (Ponza)	DI	0	0	1	1
	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schränk)	DS	1	2	1	4
Vesperidae	<i>Vesperus luridus</i> (Rossi)	DM	2	0	0	2

Photo 1. *Vesperus luridus* femelle,
la marque correspond à 2 mm.

Photo 1. *Vesperus luridus* femal,
the mark indicate 2 mm.



ANNEXE 3

Indices de Steinhaus (St)									
	PA	PB	PC	LA	LB	LC	TA	TB	TC
PA	1								
PB	0.72	1							
PC	0.62	0.65	1						
LA	0.57	0.56	0.65	1					
LB	0.47	0.46	0.57	0.71	1				
LC	0.52	0.49	0.58	0.73	0.80	1			
TA	0.44	0.44	0.57	0.61	0.68	0.69	1		
TB	0.51	0.57	0.65	0.68	0.62	0.63	0.62	1	
TC	0.45	0.47	0.56	0.65	0.71	0.71	0.77	0.64	1
	P			L			T		
P				0.61			0.59		
L	0.54						0.75		
	err std = 0,02								
T	0.52			0.66					
	err std = 0,02			err std = 0,01					

Índices de Sorensen (Is)									
	PA	PB	PC	LA	LB	LC	TA	TB	TC
PA	1								
PB	0.56	1							
PC	0.59	0.60	1						
LA	0.53	0.51	0.49	1					
LB	0.55	0.52	0.59	0.61	1				
LC	0.51	0.48	0.54	0.58	0.70	1			
TA	0.51	0.45	0.53	0.47	0.56	0.58	1		
TB	0.45	0.50	0.47	0.48	0.53	0.51	0.62	1	
TC	0.50	0.51	0.53	0.51	0.51	0.47	0.65	0.58	1
	P			L			T		
P				0.62			0.67		
L	0.52						0.59		
	err std = 0,01								
T	0.49			0.51					
	err std = 0,01			err std = 0,01					

Photo 2. Ampimallon ruficornis,
la marque correspond à 2 mm.

Photo 2. Amphimallon ruficornis,
the mark indicate 2 mm.



Photo 3. Sphenoptera gemmata,
la marque correspond à 2 mm.

Photo 3. Sphenoptera gemmata,
the mark indicate 2 mm.



La chevêche d'Athéna (*Athene noctua* Scopoli) en plaine de Crau : répartition et première estimation de la population

The little Owl (Athene noctua Scopoli) in the plain of Crau (France): distribution and first population size assessment

Nicolas Vincent-Martin

Conservatoire Études des écosystèmes de Provence, Écomusée de la Crau, boulevard de Provence, 13310 Saint-Martin-de-Crau, France

105

Résumé

La plaine de la Crau est d'un intérêt patrimonial fort par la présence de la dernière steppe de France, appelée localement « coussoul », et par les espèces animales et végétales qui y vivent, dont une population importante de chevêches d'Athéna, *Athene noctua*. Aucun recensement de chevêches n'avait encore été réalisé sur l'ensemble de la plaine de la Crau. Cette enquête couvre les 440 km² de la plaine classée en Zone d'importance communautaire pour les oiseaux (ZICO). La méthode dite de la « repasse » a été utilisée, avec une répartition systématique des points d'écoute, tous les 750 m le long des routes et chemins praticables. Le nombre total de mâles chanteurs recensé est de 148 individus sur 480 km² couverts, soit une densité moyenne de 0,31 mâle chanteur au km². La distribution de la chevêche en Crau semble structurée en 4 noyaux de population. Leur densité est variable de 0,5 à 1,6 mâles chanteurs au km². Des biais dus au matériel de repasse et aux nuisances sonores liées au trafic routier ont été mis en évidence.

Mots-clés

Chevêche d'Athéna, plaine de la Crau, répartition, effectif.

Summary

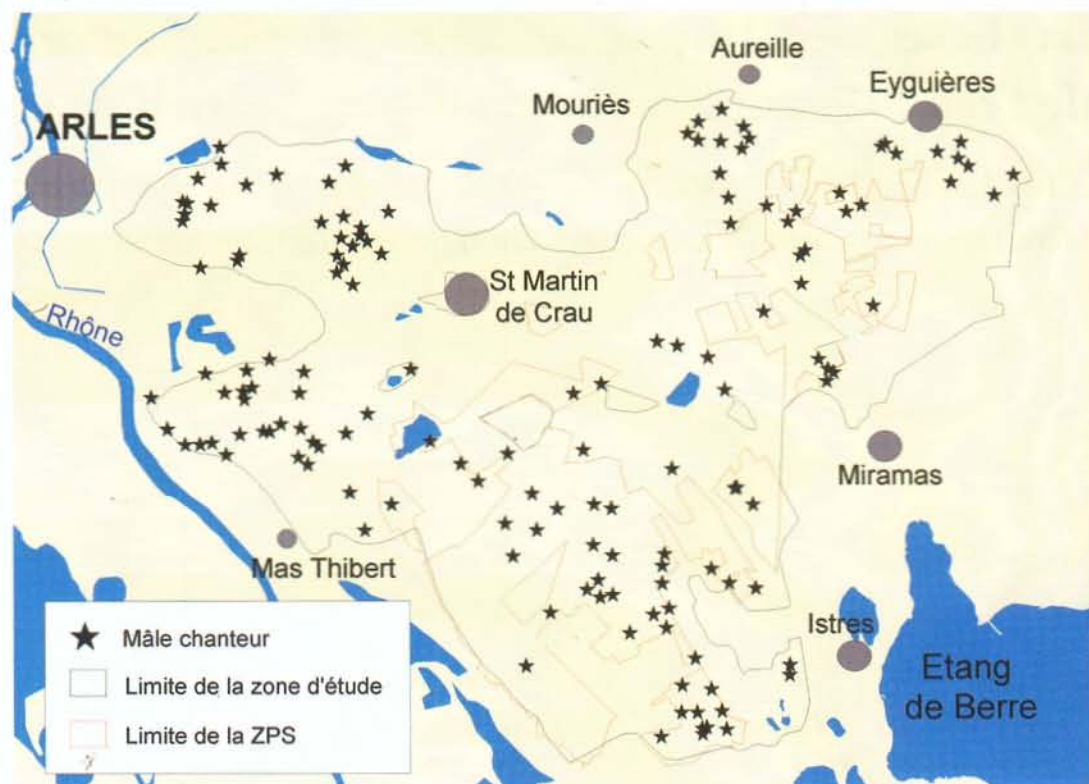
The plain of Crau has a strong patrimonial interest owning the last steppe landscape, known as “coussoul”, of France and a wide floristics and faunistics assemblage of which an important Little Owl *Athene noctua* population. Until now, none assessment of it was ever conducted in all the plain. The present survey covered the 440 km² of the plain designated as a ZICO. (Important Bird Areas in Europe). The method of “tape luring” was used with sampling points distributed every 750 m along roads and practicable tracks. A total number of 148 singer males was recorded on the 480 km² prospected area which represented a mean density of 0,31 singer male per km². Little Owl distribution in the plain of Crau seemed to be structured into 4 main cores. Their density varied between 0,5 and 1,6 singer male per km². Bias were found linked to the tape recorder type used for this study and to the noise nuisance of road traffic.

Key-words

Little Owl, plain of Crau, distribution, population size

Fig. 1. Répartition de la chevêche d'Athéna (*Athene noctua*) en plaine de la Crau.

Fig. 1. Little Owl (*Athene noctua*) distribution in the plain of Crau.



INTRODUCTION

La plaine de la Crau, avec ses caractéristiques paysagères encore sauvegardées et la qualité des pratiques agricoles, constitue le refuge de nombreuses espèces au statut défavorable en France. Il y subsiste la dernière population de gangas catas *Pterocles alchata*, et les plus importantes populations d'outardes canepetières *Tetrax tetrax*, de faucons crécerellettes *Falco naumanni* ou encore d'alouettes calandres *Melanocorypha calandra*... ainsi qu'une population apparemment conséquente de chevêches d'Athéna *Athene noctua*.

La chevêche est aujourd'hui en déclin sur l'ensemble de son aire de répartition européenne, à l'exception de l'Ukraine (Tucker & Heath, 1994). En France, la dernière estimation de la population était comprise entre 11 000 et 33 000 couples dont 530 couples pour la région Provence-Alpes-Côte d'Azur (Génot & Lecomte, 1998). Plus récemment, Barthélemy (2001) a proposé 900 couples pour la région PACA.

La Crau a subi des modifications depuis le XVI^e siècle par la transformation des habitats naturels en prairies de fauche (Cheylan, 1998). La destruction du *coussoul* s'est accentuée depuis quelques décennies, de façon beaucoup plus brutale, à cause du développement industriel de la

plaine et de l'implantation de vergers intensifs. Ces modifications, lentes ou rapides, ont probablement un impact sur la répartition et la densité des chevêches.

En plaine de la Crau, l'espèce est bien représentée, mais il n'existe aucun recensement exhaustif. Seuls les *coussouls* de la grande Crau, dernière grande surface de steppe, ont fait l'objet de recensements entre 1991 et 1997 (B. Kabouche, comm. pers.). Le Conservatoire Études des écosystèmes de Provence (CEEP) centralise aussi un très grand nombre d'observations ponctuelles se limitant principalement au *coussoul*. Cependant, ces données partielles sont peu exploitables pour la quantification des effectifs sur l'ensemble de la plaine de la Crau.

Ce premier recensement systématique de la chevêche d'Athéna en plaine de Crau servira de point zéro au suivi à long terme de la population.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Zone d'étude

Le comptage s'est effectué sur l'ensemble de la Zone d'importance communautaire pour les oiseaux (ZICO) de Crau, soit 440 km². Le système information géogra-

phique (SIG) de Crau couvre 382 km² dont 349 km² prospectés (tableau 1). Hors de cette zone, les habitats présents sont identiques, à l'exception du *coussoul* absent. Par contre, nous ne connaissons pas la surface qu'ils recouvrent.

MÉTHODE DE COMPTAGE

Nous avons employé la méthode de la « repasse » décrite par Bretagnolle *et al.* (2001) pour les recensements à grande échelle en plaine céréalière.

La zone d'étude a été découpée en 95 carrés de 6,25 km². Sur chacun d'entre eux, une moyenne de 10 points d'écoute ont été répartis tous les 750 m environ, de la manière la plus homogène possible. Ce recensement a mobilisé 27 bénévoles qui ont réalisé une moyenne de 30 points chacun.

À la différence de la méthode décrite par Bretagnolle *et al.* (2001), laquelle choisit de localiser les points près des bâtiments, nous avons délibérément choisi une répartition homogène et systématique des points. En effet, en *coussoul*, l'espèce niche régulièrement dans les tas de pierres et terriers de lapin, loin des habitations. Dans la Crau humide, le réseau de haies est très important suite à la mise en prairie des friches et *coussouls*. Il fournit donc de nombreux sites favorables à la nidification. Ces deux caractéristiques, biologique et paysagère, justifient la répartition systématique des points. Contrairement au cas étudié par Bretagnolle *et al.* (2001), il n'est donc pas possible de faire une hypothèse *a priori* sur la répartition de l'espèce en Crau et de concentrer les recherches de l'espèce autour de ces noyaux supposés.

Nous avons réalisé une période d'écoute d'une minute, suivie d'une minute de repasse et d'une minute d'écoute, avec un seul passage par point. Les recensements débutent à la tombée de la nuit et se poursuivent pendant 2 à 3 heures en ne dépassant pas minuit. Ils ont eu lieu pendant le mois de mars 2002, les jours où les conditions météorologiques étaient favorables, c'est-à-dire avec un vent nul à modéré en l'absence de pluie.

Dans un souci de standardisation de la méthode, l'enregistrement du chant utilisé pour la repasse était identique pour tous les observateurs. Toutefois, seulement onze d'entre eux disposaient d'un magnétophone identique sur les 27 personnes qui ont couvert le secteur d'étude.

À chaque sortie sur le terrain, nous avons noté la nébulosité et la présence de vent en estimant sa vitesse grâce à une échelle standardisée allant de 1 à 3. La note la plus élevée correspond à une vitesse de 20 km/heure, qui était

la limite maximale fixée pour effectuer le recensement. De plus, le niveau de nuisance sonore a été estimé pour chaque point d'écoute de 1 (pas de perturbation sonore) à 3 (perturbation sonore de forte intensité).

Pour toutes les chevêches d'Athéna entendues, l'observateur estime la distance du contact et sa direction. Puis il les localise sur la carte de son secteur.

Les effets des facteurs non contrôlés sur les fréquences observées des réponses constituent des biais potentiels. Ils ont été testés avec le test du Chi².

Les densités dans les quadrats ont été calculées en rapportant le nombre de mâles chanteurs à la surface couverte dans chacun des carrés puis exprimées pour un km². Nous avons pris une distance arbitraire de 750 m autour de chaque point d'écoute pour estimer la surface couverte. Ce rayon est défini en fonction des distances des contacts obtenus pendant le recensement.

Résultats

Effectifs recensés et localisation des noyaux de population

Le nombre total de mâles chanteurs recensés est de 148. 46 % des réponses ont été estimées à une distance inférieure ou égale à 250 m, 30,5 % dans une fourchette de 250 à 500 m, 14,5 % dans une fourchette de 500 à 750 m et enfin seulement 9 % des contacts estimés l'ont été entre 750 et 1 000 m.

La surface totale prospectée a été de 480 km², en prenant arbitrairement un rayon de 750 m autour des points d'écoute, ce qui englobe 91 % des réponses. Les 9 % de mâles chanteurs estimés entre 750 et 1 000 m de distance apparaissent négligeables. La densité obtenue est de 0,31 mâle chanteur au km².

La répartition des chevêches d'Athéna n'est pas homogène et se présente par noyaux de population (fig. 1). Quatre principaux noyaux ont été identifiés :

- Entre Arles et Saint-Martin-de-Crau, principalement entre Moules et Caphan,
- Dans le triangle Miramas-Mouriès-Eyguières, avec une densité plus élevée au sud d'Aureille,
- Au nord de Mas Thibert, entre le village et la dépression du marais de Meyranne,
- Le *coussoul* du centre et sud de la Crau.

À l'inverse, de grands secteurs restent vides de toute chevêche ou présentent des densités très faibles. C'est le cas aux abords immédiats de Saint-Martin-de-Crau et sur la bordure ouest de la Crau sèche. De plus, un certain

Milieux	Pourcentage
Coussouls	27 %
Friches	12 %
Prairies de fauches	19 %
Vergers	13 %
Autres cultures (céréales, sarclées, colza, maraîchers ...)	10 %
Bois et milieux humides	8 %
Zones urbaines	5 %
Non renseigné	6 %

Tableau 1. Occupation du sol dans la zone prospectée couverte par le SIG.

Table 1. Ground cover of the prospected area (GIS).

108

nombre de carrés dispersés sur l'ensemble de la plaine restent vides de tout contact.

Il convient de noter qu'un tiers des contacts a eu lieu sur la Zone de protection spéciale (ZPS) principalement composée de *coussouls*, laquelle représente un peu moins d'un quart de la surface prospectée. La densité est donc un peu plus élevée dans ce milieu avec 0,42 mâle chanteur au km² contre 0,27 hors de cette zone.

La densité dans la zone prospectée couverte par le SIG est semblable à celle calculée hors de cette zone.

LES BIAIS OBSERVÉS

Deux biais, dont l'un présente un impact relativement important, ont été détectés.

Les magnétophones utilisés pour la repasse entraînent le biais le plus fort. Ils ont des puissances plus ou moins élevées qui modifient les fréquences de réponses observées. En effet, les appareils standards ont un volume sonore réduit par rapport aux appareils personnels des observateurs. Ces derniers obtiennent une moyenne de 0,29 réponse par point contre 0,12 pour les appareils standards. Le nombre de réponses sur le nombre de points par carré est significativement différent entre les magnétophones standards et les magnétophones individuels (χ^2 , $p < 0,05$). Mais la proportion de carrés avec présence ou absence de l'espèce entre les deux types de magnétophones n'est pas significative (χ^2 , $p > 0,05$). Les proportions des distances estimées entre les deux types de magnétophones ne sont pas significativement différentes non plus (χ^2 , $p > 0,05$).

Le second biais important est induit par les nuisances sonores, principalement produites par le trafic routier mais aussi par les chœurs de batraciens. Ils ont un effet très important et réduisent de façon significative les fréquences de réponse (χ^2 , $p < 0,05$) (fig. 2).

Les conditions météorologiques, imposées par le protocole, n'ont pas d'effet sur les résultats, ni pour le vent, ni pour la couverture nuageuse (χ^2 , $p > 0,05$).

DISCUSSION

Répartition et densités observées

Nous observons une répartition en agrégat, typique de l'espèce (Génot & Lecomte, 2002 ; Bretagnolle *et al.*, 2001). Les densités observées dans les noyaux sont comprises entre 0,5 et 1,6 mâles chanteurs au km². Elles sont très proches de celles observées dans d'autres localités, comme dans le massif du Garlaban (Marseille, Bouches-du-Rhône) avec 1 mâle chanteur/km² (Barthélemy & Bertrand, 1997) et de la plupart des densités observées en France et Europe (Génot & Van Nieuwehuyse, 2002). La densité moyenne sur l'ensemble de la zone d'étude, de 0,31/km², est relativement faible. La surface couverte élevée induit une dilution des effectifs principalement concentrés en quatre zones.

La méthode « traditionnelle » de recensement à la repasse ne permet pas de détecter tous les couples présents, mais seulement 80 à 90 % (Génot & Lecomte, 2002). Notre méthode a été simplifiée au maximum afin de couvrir une grande surface. Le pourcentage d'oiseaux manqués

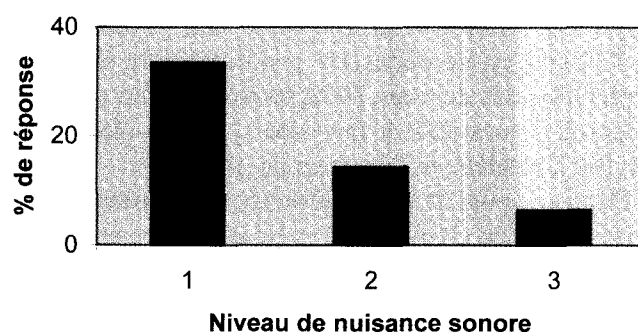


Fig. 2. Pourcentage de réponse sur le nombre de points réalisés en fonction du niveau de nuisance sonore.

Fig. 2. Percentage of answer at sampling points related to noise nuisance level.

est probablement supérieur aux estimations données par Génot et Lecomte (2002). Les densités sont donc sous-estimées et peu comparables aux recensements utilisant des méthodes différentes.

Les observations réalisées en Crau par les bénévoles lors du recensement suggéraient que le nombre de mâles chanteurs de chevêches est nettement supérieur à 150. La population peut être aujourd'hui estimée sans risque à plus de 200 mâles chanteurs, soit le double du chiffre avancé par Rocamora (*in* Génot & Lecomte, 1998).

La détermination du taux de détection de l'espèce devrait nous permettre d'estimer au plus juste les effectifs de la population cravenne (Vincent-Martin & Defos du Rau, *in prep.*).

D'ores et déjà, la Crau s'avère d'une importance régionale, voire nationale, pour l'espèce en représentant un minimum de 16 % à 22 % de la population Provence-Alpes-Côte d'Azur.

Les biais observés

Si des efforts de standardisation dans les moyens de recensement ont été réalisés pour cette étude, ils n'ont pu être étendus à l'ensemble des observateurs. Ceci est regrettable, car le biais observé induit par le matériel de repasse semble très important : les densités observées passant du simple au double. Il faut néanmoins nuancer ce problème d'échantillonnage, car même si le magnétophone est principalement mis en cause, d'autres facteurs peuvent aussi avoir des effets importants, comme, par exemple, le jour de recensement choisi avec la présence ou l'absence de chants spontanés, et la densité qui peut elle-même influencer l'activité vocale.

Les nuisances sonores, principalement induites par le trafic routier, ont un effet important sur la détectabilité de l'espèce. En Bretagne, Clec'h (2001) montre que la répartition des chevêches est liée au réseau routier. Ainsi, plus le gabarit et la fréquentation des routes sont importants, plus les territoires de chevêches seront loin. Mais en Espagne, une étude semble montrer que les chevêches adaptent leur activité au trafic en s'alimentant près des routes quand la fréquentation est plus faible (Fajardo et al., 1998). Ces deux études sont un peu contradictoires et il faut peut-être également tenir compte de l'état de santé des populations, comme l'évoque Clec'h (2001). Ainsi, quand une population s'accroît, les nouveaux couples sélectionnent des sites moins favorables, du fait de la saturation de l'espace par les couples déjà en place. Inversement, dans le cas d'une population en régression, les sites occupés seront les plus favorables. Or, les densi-

tés semblent nettement plus fortes et plus dynamiques en Espagne qu'en Bretagne. Il est donc normal d'observer fréquemment l'espèce le long des routes sur le site étudié en Espagne, malgré les risques importants de collision avec des automobiles.

Dans le cas de la Crau, nos données ne nous permettent pas de connaître les densités absolues près des grandes voies de communication. Elles montrent bien que très peu de contacts y ont eu lieu. Mais cela pourrait être simplement un problème de détectabilité induit par le bruit. Il faudrait donc réaliser une étude complémentaire pour vérifier la présence ou non des chevêches près des grandes routes de Crau et ainsi connaître leur impact sur la répartition réelle.

Perspectives

Cette étude est le point de départ du suivi à long terme de la population. Elle nous a permis de mieux décrire la répartition de l'espèce en Crau, ce qui nous servira à identifier des secteurs à suivre pour la bonne appréciation de l'évolution des effectifs. Ce suivi ne doit pas seulement concerner les noyaux à forte densité, mais aussi les zones sans ou à faible densité de chevêches. Car si les noyaux se déplacent, comme le décrivent Génot et Lecomte (2002), des baisses locales d'effectifs devraient alors être observées, compensées par des hausses locales dans des zones aujourd'hui sous-occupées. De plus, les secteurs où nous n'avons pas recensé d'oiseaux ne semblent pas *a priori* fondamentalement différents des secteurs utilisés par l'espèce, à l'exception des vergers intensifs.

Ces déplacements de population pourront être mis en évidence par le renouvellement de ce type de recensement à grande échelle.

Comme nous l'avons vu, il est important de mieux standardiser la méthode de recensement afin de réduire l'impact des biais sur les fréquences d'oiseaux observés. Nous déterminerons le protocole du suivi à long terme en fonction des futurs résultats de l'analyse de détectabilité. Nous pourrons alors comparer l'efficacité de la méthode employée en Crau avec les méthodes « classiques » de recensement de l'espèce.

Des études complémentaires seront menées, notamment pour évaluer la santé démographique de la population et étudier la répartition de la chevêche en fonction des habitats présents sur la plaine de Crau. En particulier, les habitats utilisés dans les zones de forte concentration pourront être comparés aux habitats des zones sous-occupées afin d'examiner le choix, aléatoire ou non, de l'habitat en Crau.



La chevêche d'Athéna (photo E. Barthélemy).

REMERCIEMENTS

Que se voient remerciés tous les participants sans qui cette enquête n'aurait pu se faire. Je tiens aussi à remercier particulièrement Pierre Defos du Rau et Olivier Scher pour la relecture de cet article et les commentaires constructifs qu'ils ont apportés.

Bibliographie

- BARTHÉLEMY E., 2001. Chevêche d'Athéna, *Athene noctua*. In : Lasceve M., Croq C.,
KABOUCHE B. & FLITTI A. *Oiseaux menacés et à surveiller en Provence-Alpes-Côte d'Azur : écologie générale, Statuts, Effectifs et tendances, Mesures de conservation*. DIREN-PACA/LPO-PACA. Hyères, Fiche : 35.

- BARTHÉLEMY, E. & BERTRAND P., 1997. Recensement de la chevêche d'Athéna *Athene noctua* dans le massif du Garlaban (Bouches-du-Rhône). *Faune de Provence* 18 : 61-66.
- BRETAGNOLLE V., BAVOUX CH., BURNELEAU G. & VAN NIEUWENHUYSE D., 2001. Abondance et distribution des chevêches d'Athéna : approche méthodologique pour des enquêtes à grande échelle en plaine céréalière. In : Genot J.-C., et al. (eds) 2001. Chouette chevêche et territoire. *Actes du colloque international de Champs-sur-Marne, 25 et 26 novembre 2000*. ILOWG. Ciconia, 25 : 173-184.
- CHEYLAN G., 1998. Évolution du milieu naturel et du peuplement ornithologique de la plaine de la Crau. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. Imprimerie Vallière-Miramas : 10-12.
- CLEC'H D., 2001. Impact de la circulation routière sur la chevêche d'Athéna, *Athene noctua*, par l'étude de la localisation de ses sites de reproduction. *Alauda* 69 (2) : 255-260.
- FAJARDO I., PIVIDAL V., TRIGO M. & JIMENEZ M., 1998. Habitat selection, activity peaks and strategies to avoid road mortality by the Little Owl *Athene noctua*. *Alauda* 66 (1) : 49-60.
- GENOT J.-C. & LECOMTE P., 1998. Essai de synthèse sur la population de chevêche d'Athéna *Athene noctua* en France. *Ornithos* Vol. 5, n° 3 : 124-131.
- GENOT J.-C. & LECOMTE P., 2002. *La Chevêche d'Athéna*. Delachaux & Niestlé. 144 p.
- GENOT J.-C. & VAN NIEUWENHUYSE, 2002. *Athene noctua* Little Owl. BWP Update Vol. 4 n° 1 : 35-63.
- TUCKER, G. M. & HEATH, M. F. (1994). *Birds in Europe : their Conservation status*. BirdLife Conservation Series N° 3. BirdLife International, Cambridge (UK), 600 p.

Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau

Influence of the habitats mosaic on the ecology and distribution of the little bustard in the Crau

Axel Wolff

Espaces naturels de Provence, CEEP-Écomusée de la Crau, boulevard de Provence, F-13310 Saint-Martin-de-Crau, France
Tél. : (33) 4 90 47 93 93 – Fax : (33) 4 90 47 05 28 ; email : axelw@bdway.com

Résumé

La mise en culture des coussouls de Crau a progressivement généré une mosaïque d'habitats agricoles et pastoraux, en particulier dans le nord de la plaine. Les conséquences de ces changements paysagers pour l'avifaune steppique sont complexes : en plus de la réduction et de la fragmentation de l'habitat originel, de nouveaux habitats « modifiés » plus ou moins favorables se sont développés à sa périphérie. Dans ce travail, j'illustre différents aspects de la complémentarité entre coussouls et habitats modifiés pour l'outarde canepetière *Tetrax tetrax*. À l'échelle du cycle annuel, une complémentarité apparaît entre, d'une part des habitats pastoraux (coussouls, friches et « herbages ») à végétation toujours basse (< 40 cm), utilisables par les outardes pendant tout le cycle annuel, et d'autre part des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) à la dynamique végétale plus marquée, accessibles à certaines périodes seulement. Une certaine complémentarité apparaît également entre différents habitats modifiés, que les outardes utilisent à différentes périodes en fonction de la phénologie de la végétation.

La structure du paysage influence également l'utilisation des habitats et la distribution des outardes. En hiver, la fréquentation des habitats modifiés, où se concentre l'essentiel des ressources alimentaires, est limitée par la petite taille des parcelles (réseau de haies) qui contraint les outardes à exercer une vigilance accrue et limite les durées de stationnement. En période de reproduction, les densités de mâles chanteurs sur coussoul augmentent à proximité des pâturages modifiés plus attractifs, ce qui explique en partie l'hétérogénéité de la distribution des outardes dans le paysage. Les implications de ces résultats en terme de conservation sont discutées. En particulier, le maintien de pratiques extensives à la périphérie des coussouls apparaît comme un complément essentiel à la gestion de la Réserve naturelle des coussouls de Crau pour le maintien de la population d'outardes.

Mots-clés

Conservation, agriculture, paysage, avifaune de plaine, *Tetrax tetrax*, Crau, pastoralisme.

Abstract

The cultivation of the Crau's natural steppe, the "coussoul", progressively gave place to a mosaic of pastoral and agricultural habitats, especially in the north of the plain. The consequences of these landscape changes for steppe birds are complex: in addition to the reduction and fragmentation of the original habitat, new "modified" habitats, more or less suitable, have developed at the periphery. In this work, I illustrate different aspects of the complementarity between the coussoul and modified agro-pastoral habitats for the little bustard *Tetrax tetrax*. At the scale of the year-cycle, a complementarity appears between, on the one hand pastoral habitats (coussoul, fallows and grazed crops), with a permanently short sward (< 40 cm), accessible to bustards during most of the year, and on the other hand non-pastoral habitats (hay-fields and grain crops), with marked vegetation dynamics, accessible to bustards at specific times only. Complementarity also exists among modified habitats, which bustards use at different periods of the year depending on vegetation growth.

Landscape structure also influences habitat use and distribution of little bustards. In the winter, the use of non-pastoral habitats, where most food resources are found, is limited by the small size of fields (network of hedgerows) which forces bustards to be more vigilant and limits the duration of stopovers. During breeding, the density of displaying males on coussoul increases in the vicinity of the more attractive modified pastures, which partly explains the heterogeneity of bustard distribution within the Crau's landscape. The implications of these results in terms of conservation are discussed. In particular, the continuation of extensive farming practices at the periphery of the coussoul appears as an essential complement to the management of the Natural Reserve of the Coussouls of the Crau for the preservation of the bustard population.

Key-words

Conservation, agriculture, landscape, lowland grassland birds, *Tetrax tetrax*, Crau, pastoralism.

Abridged english version

As in most of western Europe, the evolution of farming practices over the last 50 to 100 years has led to major changes in the agro-pastoral landscape of the Crau. Large tracts of natural steppic grasslands, the "coussoul", have been ploughed to grow hay, cereals, and more recently peach trees. The dry grassland bird species typical of the Crau area seem to have been diversely affected by these changes. Interestingly, one of the most symbolic species, the little bustard *Tetrax tetrax*, appears to have benefited from the agricultural changes that took place in the Crau, which contrasts with the steep declines observed elsewhere in Europe. Previous studies have shown that breeding bustards indeed tend to be more abundant in "modified" pastures than in the coussoul itself, so that bustards are less abundant where coussoul is still dominant in the landscape. Here, I investigate how habitat characteristics may influence their use by little bustards during the year-cycle, and how the spatial arrangement of habitats may influence bustard distribution at a landscape scale.

The main results are the following:

Annual vegetation dynamics of herbaceous habitats. Sward height is an important feature of habitat quality for the little bustard, which generally avoids vegetation higher than 40 cm. In the Crau, vegetation in pastoral habitats generally did not reach that threshold, and therefore remained potentially suitable to bustards during the whole year. On the contrary, non-pastoral habitats such as hay-fields and grain crops far exceeded 40 cm in the spring, and were therefore not suitable for bustards to breed.

Habitat use by bustards during the year-cycle. Fixes obtained during 2 years on 64 birds fitted with radio-transmitters showed that breeding bustards mainly use pastoral habitats. However, hay-fields or grain crops may be intensively used during post-breeding and wintering.

Complementation between food and security in winter. Because green biomass is scarce on coussouls during winter, habitats with more abundant vegetation such as rape-seed crops, grazed crops or hay-fields may play an important part in the winter feeding ecology of bustards. Bustards nevertheless spend far more time on coussoul than on other habitats in winter. It is suggested that access to food-rich habitats is limited by the dense network of hedgerows which surrounds cultivated fields in the Crau, as bustards are accustomed to open spaces. This hypothesis is supported by results showing that vigilance time in foraging bustards increased as field size decreased. Furthermore, wariness of bustards also resulted in decreased duration of flock stopover in fields of smaller size, which may account for reduced use of food-rich but generally small-size crop fields compared to poor but large-size coussoul fields.

Complementation of habitats over time during wintering. Radio-tracking data showed that bustards use feeding crop habitats sequentially

during the wintering season. This appears to result from different crops being suitable for feeding at different times: birds can only feed on a crop after vegetation has grown enough to allow efficient foraging, but not after vegetation has become too high. The time-frame when each crop is suitable for feeding varies according to vegetation growth and agricultural practices.

Influence of landscape mosaic on winter distribution. The alternate use of several habitats by individual bustards during winter does seem to stem from the spatial segregation of necessary resources during this season. The energy cost of moving between habitats implies that bustards should use the landscape in such a way that movements be as limited as possible. This constraint may partly explain the winter distribution of bustards in the Crau, as most birds spend the season in the tight mosaic of coussoul and crops found in the north-east, while the south of the Crau dominated by coussoul harbours very few birds.

Breeding distribution on coussoul and fallows. Results from previous studies have suggested that fallows may be more suitable than coussoul for breeding bustards, and that birds therefore tend to concentrate on and around fallow fields. Analysis of breeding male distribution in 1998 indeed showed that male abundance on coussoul decreases as a function of distance to the nearest fallow field. This pattern was especially marked in the south where coussoul is far more abundant than fallows. This phenomenon appears to partly explain higher bustard abundance in the coussoul-crops mosaic found in the north-east of the Crau.

• Several conservation guidelines may be drawn from this study:

— Pastoral habitats are essential for breeding bustards and should be preserved, although some crops may play an important part in bustard feeding ecology outside of the breeding season. Abandonment or conversion of extensive pasturelands stand as major threats for little bustard populations, so that measures promoting the continuation of extensive grazing should be a priority.

— Diversity of habitats and of farming practices appear as key features of farmed landscapes for bustard ecology. Diverse landscapes may provide complementary resources at a given time, or at different times during the year-cycle. Farm specialisation and homogenisation of practices are therefore detrimental to bustard conservation.

— In the Crau, effective preservation of the coussoul has been achieved in the 1990s, including through the designation of a Natural Reserve. The results of this study emphasize that the continuation of extensive farming practices at the periphery of the coussoul appears as an essential complement to the management of the Natural Reserve for the preservation of the little bustard population.

INTRODUCTION

Les milieux agricoles, qui couvrent 41 % de l'Union européenne (128 millions ha, Pain & Dixon, 1997), ont connu au cours des cinquante dernières années des changements de pratiques agricoles d'une rapidité et d'une ampleur sans précédent. Ces changements, induits par une volonté politique d'augmentation de la productivité, affectent les caractéristiques des habitats agricoles (propriétés du couvert végétal, ressources), mais aussi la composition et la structure des paysages agricoles (taille et distribution des parcelles, diversité des cultures...). Du fait de leur ampleur, ces bouleversements se sont répercutés sur les espèces qui s'étaient adaptées de longue date à une agriculture extensive et diversifiée. Ainsi, 42 % des espèces d'oiseaux caractéristiques des milieux agricoles sont dans un état de conservation défavorable (Tucker, 1997). Parmi eux, le plus grand nombre d'espèces affectées par l'intensification agricole se rencontre parmi les oiseaux des prairies semi-naturelles et des steppes ou pseudo-steppes (mosaïques d'habitats céréaliers semi-arides dominés par des jachères pâturées, Suárez *et al.*, 1997), touchées par la reconversion de ces habitats en terres arables (Tucker, 1997).

Le paysage de la Crau a connu au cours de ce siècle de profondes modifications liées à la mise en culture d'un habitat steppique jusque-là voué à l'élevage ovin, le *coussoul*. Aujourd'hui, les habitats agro-pastoraux qui coexistent dans ce paysage s'organisent selon un gradient d'intensification très marqué allant de la steppe pâturée aux vergers irrigués par pompage dans la nappe phréatique. De plus, la répartition des différents types d'habitats au sein du paysage est très hétérogène, la partie nord de la plaine ayant été plus touchée que le sud par la mise en culture. Du fait de cette diversité de types d'habitats et de structures paysagères, la Crau offre la possibilité d'étudier de manière croisée l'influence de la qualité des habitats et des paramètres paysagers sur l'utilisation des habitats par la faune.

La mutation du paysage de la Crau suite à la mise en culture a fortement affecté la faune caractéristique de la steppe naturelle ; chez les oiseaux, les effectifs d'espèces comme le ganga cata, *Pterocles alchata* L. ou l'alouette calandre *Melanocorypha calandra* L. ont fortement régressé au cours de ce siècle (Cheylan, 1990, 1998 ; Wolff, 1998). Paradoxalement, l'un des oiseaux actuellement les plus symboliques de la steppe de Crau, l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* L., semble n'avoir colonisé la plaine qu'au cours du XX^e siècle, pour constituer aujourd'hui la plus importante population de l'espèce en France (Cheylan,

1985 ; Jolivet, 1997, 2001). L'augmentation des effectifs d'outardes en Crau parallèlement aux changements agricoles contraste avec l'important déclin de l'espèce au cours de la même période dans les plaines du centre et de l'ouest de la France, où l'intensification agricole est considérée comme la principale cause de régression. La répartition de l'outarde dans les paysages agricoles où elle se reproduit recouvre le plus souvent différents types d'habitats agricoles ou pastoraux (Schulz, 1985 ; Martínez, 1994 ; Salamolard & Moreau, 1999). Plusieurs travaux suggèrent en fait qu'une certaine diversité d'habitats à l'échelle locale est favorable à l'espèce (Martínez, 1994 ; Campos & López, 1996 ; Salamolard *et al.*, 1996). L'éclectisme relatif de l'outarde en terme d'utilisation des habitats en fait un bon modèle pour l'étude des conséquences des modifications agricoles dans un contexte d'intensification et de simplification des paysages.

De récents travaux (Wolff *et al.*, 2001) ont permis de préciser la distribution et l'utilisation des différents habitats de Crau par les outardes en période de reproduction. Ces études ont montré que l'abondance de mâles chanteurs est globalement plus élevée sur les pâturages « modifiés » (friches et « herbages » – herbes de printemps et cultures fourragères) que sur le *coussoul* lui-même. De plus, les densités d'outardes sur le *coussoul* sont plus faibles dans le sud de la Crau, dominé par le *coussoul*, que dans le nord-est caractérisé par une mosaïque de *coussoul* et d'habitats agro-pastoraux modifiés. Ces résultats montrent que les outardes opèrent une sélection complexe de leurs habitats de reproduction, mais suggèrent également que la composition et la structure du paysage sont elles aussi susceptibles d'influencer la distribution des outardes (voir également Wolff *et al.*, 2002). Dans le présent travail, nous élargissons cette approche à l'étude de l'utilisation de l'habitat par les outardes sur l'ensemble du cycle annuel. Nous chercherons à déterminer quelles sont les caractéristiques intrinsèques des habitats qui semblent influencer leur utilisation par les oiseaux à différentes périodes de l'année, et dans quelle mesure l'arrangement spatial des habitats est susceptible d'influencer la distribution des outardes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation générale de la Crau

La Crau est une plaine d'environ 600 km² située dans le sud-est de la France (43°33'N, 4°52'W), entre le delta

du Rhône (Camargue), l'étang de Berre et le massif des Alpilles, à environ 50 km au nord-ouest de Marseille. Cette plaine est l'ancien delta de la Durance (Devaux *et al.*, 1983). Le climat est de type méditerranéen semi-aride à sub-humide (précipitations moyennes 500-600 mm/an, minima de 300-400 mm/an), avec un maximum des pluies à l'automne et une sécheresse estivale marquée de 4 mois. La Crau subit un gradient d'aridité latitudinal assez marqué (différence moyenne des précipitations de 100 mm entre le nord et le sud de la plaine ; Devaux *et al.*, 1983), qui induit un décalage de plusieurs jours dans le cycle de vie de la végétation (Bourrelly *et al.*, 1983).

La végétation caractéristique de la Crau, localement appelée « coussoul », est une pelouse à *Asphodelus fistulosus* et *Stipa capillata*, dominée par la graminée pérenne *Brachypodium retusum* (Molinier & Tallon, 1949). Il est admis que la pratique pluriséculaire du pâturage a eu une forte influence sur la structure et la composition de la végétation (Devaux *et al.*, 1983). La découverte récente de plusieurs dizaines de bergeries datées du 1^{er} siècle av. J.-C. au 5^e siècle de notre ère, et réparties sur l'ensemble de la plaine, témoigne de l'importance de l'activité pastorale en Crau durant l'Antiquité et probablement depuis le Néolithique (Badan *et al.*, 1995 ; Leveau, ce volume). Les coussouls couvraient vraisemblablement la plus grande partie de la plaine, soit 500 à 550 km², jusqu'à la construction des premiers canaux d'irrigation au 16^e siècle (Devaux *et al.*, 1983 ; Cheylan, 1998). Grâce au développement progressif du réseau d'irrigation vers le sud et vers l'ouest, la mise en culture du coussoul a progressé à un rythme moyen de 2 km² par an à partir du 19^e siècle (Cheylan, 1998). Cette réduction du coussoul s'est accompagnée d'une fragmentation des surfaces résiduelles, principalement dans le nord de la plaine où la taille des fragments varie entre 50 et 860 ha. Les premières cultures mises en place associaient cultures fourragères et céréalières et surtout prairies de fauche. À partir des années 1945-1950, la mise en culture du coussoul s'est fortement accélérée (Étienne *et al.*, 1998) et a fait une large place aux cultures irriguées par pompage direct dans la nappe et non plus par le réseau d'irrigation. Ce furent d'abord des cultures maraîchères de plein champ (Römermann *et al.*, ce volume), remplacées au cours des années 1980 par les vergers (pêches, abricots) et le maraîchage hors-sol. Aujourd'hui, le nord de la plaine est majoritairement cultivé, alors que le sud conserve une partie importante de steppe. Les changements du paysage agro-pastoral de Crau se résument donc par trois phénomènes principaux : une réduction et une fragmentation de la steppe semi-aride originelle (coussoul) ; la

mise en place progressive d'habitats agricoles variés par leur nature et leur utilisation ; une intensification rapide des pratiques agricoles sur certaines cultures à partir du milieu du 20^e siècle.

L'élevage ovin demeure omniprésent en Crau, avec un cheptel d'environ 110 000 têtes (Fabre, 1998b). Le schéma classique de pâturage repose sur l'utilisation de trois types de milieu au cours du cycle annuel (Fabre, 1998b). Au printemps (mars-juin), les brebis pâturent sur les coussouls ou des terrains en friche. Certains troupeaux complètent cette alimentation en pâturent sur pied des cultures fourragères, ou « herbes de printemps » (céréales et légumineuses annuelles semées pures ou en mélange). Les troupeaux transhument vers les Alpes au début de l'été, où ils demeurent sur les alpages jusqu'au début de l'automne. Au retour d'alpages (octobre), les brebis sont mises à agneler sur les prairies de fauche, dont elles pâturent le regain jusqu'à la fin de l'hiver.

L'outarde canepetière

L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* (Otididae) est un oiseau de plaine de taille moyenne (565-960 g, Cramp & Simmons, 1980). De répartition paléarctique, elle était autrefois répandue dans les steppes et les paysages agricoles d'Europe, d'Asie centrale et d'Afrique du Nord. Le régime alimentaire de l'outarde est à dominance her-



Mâle d'outarde canepetière en plumage nuptial.

Pendant la période de reproduction, les mâles établissent des territoires de taille réduite (<10 ha) où ils parquent pour attirer les femelles. Les territoires sont agrégés pour former des « leks éclatés ».

Male little bustard in breeding plumage.

During breeding, males establish small territories (<10 ha) where they display to attract females. Territories are aggregated to form « exploded leks ».

bivore-folivore pendant la plus grande partie du cycle annuel, mais les invertébrés constituent une part importante de son alimentation en période de reproduction, et représentent la nourriture exclusive des poussins pendant les 15 premiers jours de leur vie (Cramp & Simmons, 1980). En France, la nidification débute en mai et s'achève en août pour les pontes les plus tardives. La femelle pond 2 à 5 œufs vert olive dans une simple cuvette à même le sol, généralement camouflée dans une touffe de végétation. L'incubation dure en moyenne 21 jours ; les poussins sont nidifuges et sont capables de voler dès l'âge de 25-30 jours ; ils atteignent la taille adulte à 50-55 jours (Cramp & Simmons, 1980).

L'outarde est grégaire pendant la majeure partie de l'année (Cramp & Simmons, 1980 ; Jiguet & Wolff, 2000). En Crau, la taille des groupes atteint 700 individus en hiver. L'outarde est polygyne, et le système d'appariement est reconnu comme étant de type « lek éclaté » (Schulz, 1985 ; Jiguet *et al.*, 2000 ; Jiguet, 2001 ; Morales *et al.*, 2001) : les mâles établissent des territoires de parade de taille réduite (<10 ha) distribués de manière agrégée, qui sont visités par les femelles principalement dans le but de fertilisation (bien qu'elles puissent également s'y alimenter durant leur séjour sur le territoire, Jiguet, 2001). Après fertilisation, les femelles établissent des territoires de nidification, et se chargent seules de l'incubation des œufs et de l'élevage des jeunes.

L'aire de distribution de l'outarde canepetière s'est considérablement réduite au cours de ce siècle. Les deux principaux noyaux de population restants se trouvent dans la péninsule ibérique (estimations de 200 000 oiseaux en Espagne et 13 à 18 000 au Portugal) et en Russie (9 000 « couples ») (Martínez *et al.*, 1997). En Europe occidentale, l'outarde subsiste également en France et en Italie, mais les populations ont considérablement régressé dans les deux pays (Martínez *et al.*, 1997). En France, les effectifs ont chuté de 80 % entre 1980 et 1996 (Jolivet, 1997), avec une estimation de 1344-1447 mâles en 2001 (ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement, Direction de la nature et des paysages, inédit). Le déclin est particulièrement marqué dans les populations de l'ouest et du centre du pays (-90 %), alors que les populations de la région méditerranéenne sont restées relativement stables (Jolivet, 1997). Les populations nicheuses de la péninsule ibérique et du pourtour méditerranéen sont sédentaires ou présentent des mouvements migratoires de faible amplitude ; par contre, les populations du centre-ouest de la France migrent vers le sud, principalement vers l'Espagne (Morales, 2001). L'outarde canepetière est considérée

comme menacée (« near-threatened ») à l'échelle globale (Collar *et al.*, 1994). En Europe, elle est classée comme « vulnérable » (Goriup, 1994) ; l'espèce figure à l'annexe I de la Directive « Oiseaux » 79/409/CEE, et à l'annexe II de la Convention de Berne de 1979 (espèces de faune strictement protégées en Europe).

En Crau, les estimations d'effectifs proposées au cours des 20 dernières années varient entre 425-470 mâles chanteurs au début des années 1980 (Cheylan, 1985), et 473-539 mâles en 1998 (Wolff *et al.*, 2001). La population de la Crau représente aujourd'hui le bastion de l'espèce en France, avec 38-49 % de l'effectif national. Cependant, l'outarde semble n'avoir colonisé la Crau que récemment : les recherches bibliographiques effectuées par Cheylan (1985) suggèrent qu'elle n'est apparue qu'au début du xx^e siècle, et qu'elle n'était alors qu'une hivernante rare. L'hypothèse d'une colonisation récente est renforcée par l'absence de mention de l'espèce dans un livre de chasse du début du xx^e siècle spécialisé sur la Crau et la Camargue (Samat, 1906). La première mention d'observations en période de reproduction est datée de 1956 (Lévêque & Ern, 1960), mais aucune estimation des effectifs n'est proposée avant les années 1970-80 (voir Cheylan, 1985 pour une synthèse).

Site d'étude

La délimitation du site d'étude est globalement basée sur les limites de la Zone importante pour la conservation des oiseaux (ZICO-PAC 03), à l'exception notamment de deux zones de prairie bocagère à forte densité de haies arborées, l'une au nord de Raphèle, et l'autre à l'ouest de Salon. Ce site d'étude, d'une superficie de 378 km², inclut la totalité des surfaces en *coussouls*, ainsi que la plus grande partie des sites favorables à l'outarde en Crau.

Une carte d'assolement, réalisée au cours du printemps 1998, a permis d'établir une typologie des milieux sur 91 % des 378 km² que compte le site d'étude. Les habitats agro-pastoraux représentent 87 % de la surface caractérisée. Une typologie de l'assolement a été effectuée en regroupant les habitats agro-pastoraux en cinq catégories principales (tableau 1) : *coussouls*, friches et jachères, herbages (comprenant les cultures fourragères, ainsi que les « herbes de printemps », cultures de céréales et légumineuses semées seules ou en mélanges et pâturées sur pied au printemps), prairies de fauche, cultures à grain (céréales et oléo-protéagineux), vergers et serres. Ces habitats suivent un gradient croissant d'intensification pastorale et agricole, et peuvent être regroupés selon plusieurs critères : naturels ou « modifiés » (résultant de la mise en

<i>Coussoul</i>	Friches	Herbages	Prairies de fauche	Cultures à grain	Vergers et serres
10 200 ha	4 600 ha	1200 ha	7 600 ha	1 500 ha	6 500 ha
habitat steppique non travaillé, pâturé	friches et jachères pâturées	« herbes de printemps », cultures fourragères		céréales et oléo-protéagineux	
Naturel	Modifiés				
Pâturages			Habitats non pastoraux		
- Gradient d'intensification +					

Les surfaces indiquées correspondent à l'assolement relevé en 1998 sur le site d'étude (37 800 ha).
The areas correspond to the 1998 land-cover survey of the study site (37 800 ha).

Tableau 1. Définition et typologie des habitats agro-pastoraux de la Crau.
Table 1. Definition and typology of agro-pastoral habitats in the Crau.

culture de l'habitat naturel), pâturages ou habitats non pastoraux (tableau 1). La cartographie de l'assolement a été partiellement mise à jour en 1999 et 2000.

Pour faciliter la prospection, le site a été divisé en 9 secteurs délimités de manière arbitraire, couvrant entre 23,9 et 49,4 km² chacun. Sur la base de l'analyse de l'utilisation des sols, j'ai regroupé les secteurs en trois « zones paysagères » différant par le degré de mise en culture des *coussouls* au regard de la carte d'assolement établie en 1998 (Wolff *et al.*, 2001) :

— la zone sud (139 km² ; secteurs 7, 8 et 9), dominée par les *coussouls* (minimum 49 %, secteur 9 ; maximum 62 %, secteur 8), est la moins touchée par le développement des cultures.

— la zone nord-est (96 km² ; secteurs 1 et 2), dominée par les habitats agro-pastoraux modifiés (63 %, secteur 1 ; 61 %, secteur 2), conserve néanmoins des surfaces relativement importantes de *coussouls* (20 %, secteur 1 ; 25 %, secteur 2).

— la zone nord-ouest, (143 km² ; secteurs 3, 4, 5 et 6), très largement dominée par les habitats agro-pastoraux modifiés (minimum 64 %, secteur 6 ; maximum, 76 %, secteur 4), ne conserve plus que de très faibles surfaces de *coussouls* (minimum 0 %, secteurs 4 et 5 ; maximum, 7 %, secteur 3).

Ce zonage a été utilisé pour rendre compte des variations géographiques d'abondance d'outardes en fonction de la composition et de la structure du paysage local.

Phénologie du couvert végétal

Un suivi de la hauteur du couvert végétal des cinq grands types d'habitats agro-pastoraux herbacés a été réalisé entre janvier et décembre 1999. Les mesures de

végétation ont été effectuées toutes les deux à trois semaines sur 8 parcelles de chaque type d'habitat. Sur chaque parcelle, deux mesures étaient réalisées en un point déterminé au hasard, à l'aide d'une règle graduée maintenue verticalement au-dessus du sol : la hauteur maximale du couvert dans un rayon de 10 cm autour de la règle, et la hauteur minimale dans ce rayon, définie comme la hauteur d'obstruction visuelle complète. La hauteur moyenne de la végétation était ensuite calculée comme la moyenne entre ces deux valeurs.

Suivi télémétrique des outardes

Entre 1998 et 2000, 70 outardes ont été équipées d'émetteurs radio (type TW3, Biotrack Ltd. Wareham, Royaume-Uni ; fréquences d'émission entre 150,0 et 151,3 MHz). Les captures ont été organisées entre décembre et mars sur des parcelles cultivées très fréquentées par les groupes d'outardes (prairies, colzas, herbes de printemps – mélange vesce-avoine). Les oiseaux ont été capturés à l'aide de nœuds coulants en nylon étalés au sol et reliés à des piquets fichés en terre par une bande de caoutchouc (amortisseur de choc). Le suivi télémétrique des oiseaux équipés a été réalisé à l'aide de récepteurs scanners à large bande (Yupiteru MVT 7100 ; Générale électronique services, Paris) munis d'antennes directionnelles « Yagi » 3 brins optimisées pour une réception à 150 MHz. En hiver (octobre-avril), les individus étaient recherchés chaque semaine, en parcourant sur deux journées un itinéraire prédéfini couvrant la totalité de la zone nord-est ainsi que les sites de la zone nord-ouest connus pour être fréquentés par les outardes. Pendant la saison de reproduction (mai-juillet), les oiseaux ayant établi leur territoire sur le site d'étude étaient localisés

avec les fréquences suivantes : pour les femelles, deux fois par jour avant le début de la couvaison, une fois par jour ensuite ; pour les mâles, trois fois par semaine ; pour les mâles d'un an (n'ayant pas atteint la maturité sexuelle), une fois par semaine. Entre août et octobre, une prospection terrestre du site d'étude était réalisée une à deux fois tous les 15 jours. Les individus étaient localisés par triangulation à partir de 2 à 4 points selon les possibilités, ou par observation visuelle. Chaque localisation était immédiatement cartographiée sur carte IGN au 1/25 000, et le type d'habitat relevé.

Abondance et distribution des mâles chanteurs

Afin d'étudier la sélection de l'habitat chez les mâles chanteurs, des prospections extensives ont été effectuées en mai-juin 1998 et 1999 suivant des itinéraires systématiques répartis sur l'ensemble du site d'étude. Les mâles étaient localisés à partir de points d'écoute et d'observation d'une durée de 5 mn, répartis tous les 500 m le long des itinéraires. À chaque point, la surface prospectée (surface minimale sur laquelle un mâle était sûr d'être détecté) était délimitée sur carte IGN au 1/25 000. La localisation de chaque mâle détecté était cartographiée, et le type d'habitat utilisé était relevé (voir Wolff *et al.*, 2001).

Une analyse de l'influence du contexte paysager sur l'abondance des mâles localisés sur *coussoul* a été effectuée à partir des données issues de la prospection extensive de 1998, en utilisant le nombre de mâles sur des carrés de *coussoul* de 250 x 250 m (6,25 ha). Les carrés dominés par le *coussoul* (n=1053 carrés, abritant au total 248 mâles en 1998) ont été groupés en fonction de la distance de leur centre à la limite de la plus proche parcelle de pâturage modifié, par classes de distance de 250 m. Pour tester l'influence de la distance aux pâturages modifiés sur l'abondance des mâles sur *coussouls*, une régression Poisson du nombre de mâles par carré a été effectuée sur SAS (Procédure GENMOD, SAS Institute, 1994), en fonction de la zone (nord-est ou sud) et de la distance à un pâturage modifié (centre des classes de distance).

Étude du comportement en hiver

Afin d'aborder le déterminisme des choix d'habitats en hiver, le comportement des outardes sur différents types d'habitat en période hivernale a été étudié par suivi continu du comportement individuel (« focal sampling », (Altmann, 1974), réalisé durant 2 mn (5 mn pour les oiseaux équipés d'émetteurs) sur des individus tirés au

hasard dans les groupes. La durée et les séquences de comportement étaient relevées à la seconde près. 620 observations individuelles ont été effectuées entre 1997 et 1999 dans 136 groupes localisés à l'occasion des captures ou des prospections hivernales et offrant de bonnes conditions d'observation. Les types de comportement relevés étaient les suivants : alimentation, vigilance, déplacement, toilettage, repos (debout ou couché), comportement agonistique (agression, poursuite). Une séquence comportementale particulière, appelée « phase d'alimentation », a été définie comme une séquence d'alimentation seulement interrompue par des déplacements et des phases de vigilance. La décomposition de ces phases d'alimentation a été utilisée pour étudier l'effort de vigilance des individus.

RÉSULTATS

Dynamique annuelle du couvert végétal sur différents milieux

La hauteur du couvert végétal est susceptible de jouer un rôle important dans l'utilisation des habitats herbacés par les outardes, qui évitent en règle générale les couverts dépassant 40 cm de haut. Afin de mettre en relation la hauteur du couvert végétal et l'utilisation des habitats par les outardes, l'évolution de la hauteur moyenne de la végétation a été enregistrée sur les différents types d'habitats entre janvier et décembre 1999. Les résultats montrent une nette différence de phénologie du couvert entre habitats pastoraux et non pastoraux (fig. 1). La hauteur moyenne sur habitats pastoraux ne dépasse qu'exceptionnellement le seuil de 40 cm sur l'ensemble du cycle annuel (fig. 1a). Sur les *coussouls* et les friches, la hauteur du couvert est stable tout au long de l'année du fait de l'absence de travail du sol et du contrôle de la repousse par le pâturage. Sur les herbages, de fortes disparités de hauteurs entre parcelles apparaissent au printemps, liées à l'échelonnement des dates de mise en pâturage. Sur le seul critère de hauteur de la végétation, les habitats pastoraux restent donc potentiellement favorables aux outardes sur toute la durée du cycle annuel. À l'inverse, la hauteur de végétation des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) montre une forte saisonnalité (fig. 1b). Pour les prairies, la hauteur moyenne dépasse 40 cm entre avril et juin ; là encore, les disparités importantes entre parcelles s'expliquent par l'échelonnement des dates de première fauche en mai. Les cultures à grain deviennent

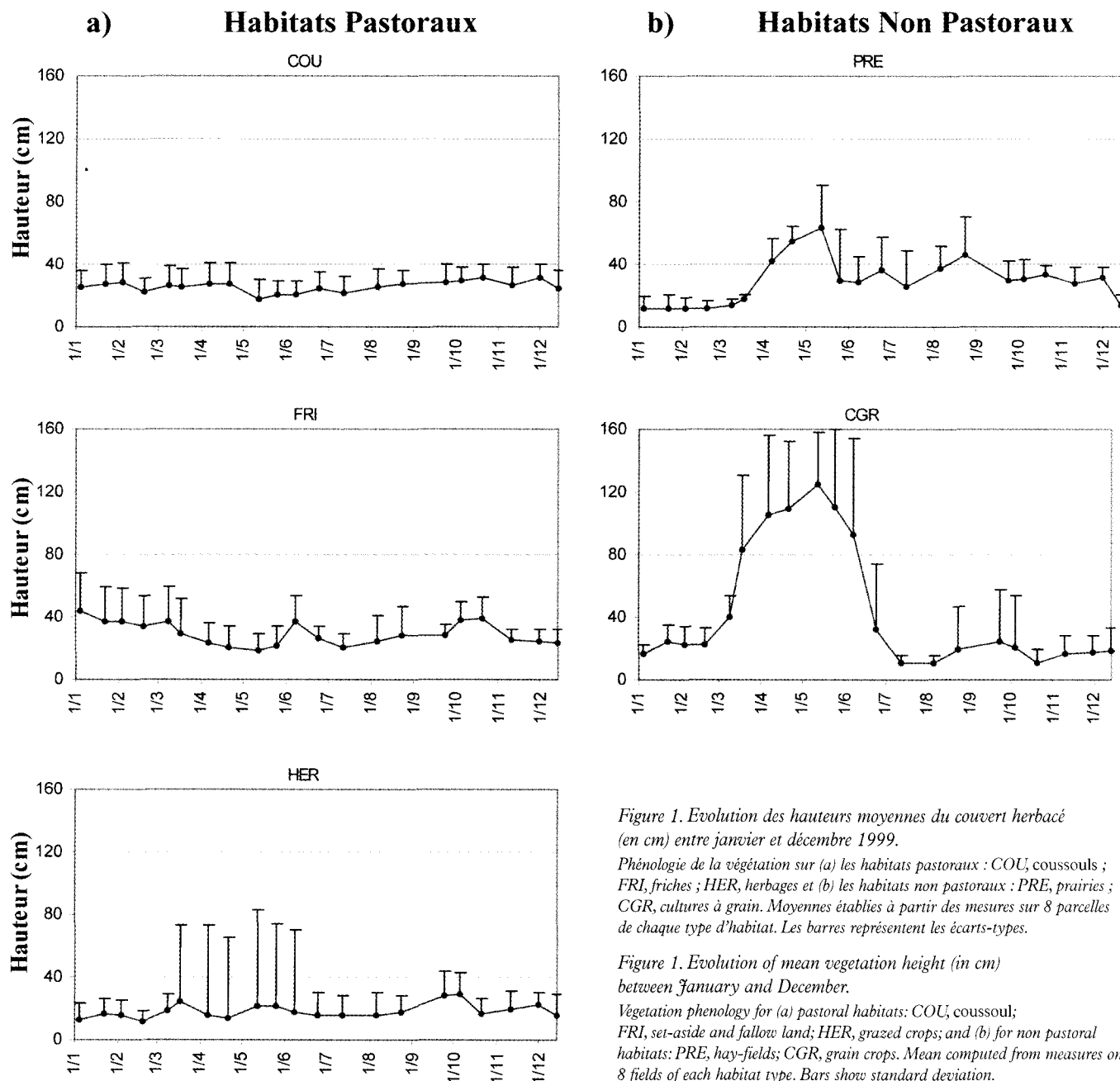


Figure 1. Evolution des hauteurs moyennes du couvert herbacé (en cm) entre janvier et décembre 1999.

Phénologie de la végétation sur (a) les habitats pastoraux : COU, coussouls ; FRI, friches ; HER, herbages et (b) les habitats non pastoraux : PRE, prairies ; CGR, cultures à grain. Moyennes établies à partir des mesures sur 8 parcelles de chaque type d'habitat. Les barres représentent les écarts-types.

Figure 1. Evolution of mean vegetation height (in cm) between January and December.

Végétation phenology for (a) pastoral habitats: COU, coussoul; FRI, set-aside and fallow land; HER, grazed crops; and (b) for non pastoral habitats: PRE, hay-fields; CGR, grain crops. Mean computed from measures on 8 fields of each habitat type. Bars show standard deviation.

inaccessibles dès le mois de mars et le demeurent jusqu'à la moisson en juin, où quelques observations d'outardes ont été effectuées sur des chaumes et restent possibles jusqu'au labour d'automne. Il est à noter que les parcelles de cultures à grain sur lesquelles les mesures de végétation ont été effectuées ne comprennent que des céréales d'automne et du colza ; les cultures sarclées (tournesol, maïs) et les céréales de printemps sont accessibles aux outardes en début de printemps, mais ces types de culture sont rares en Crau.

Utilisation des habitats par les outardes au cours du cycle annuel

Le suivi des outardes équipées d'un émetteur a permis d'établir un profil de l'utilisation des habitats par les individus sur l'ensemble du cycle annuel. Pour cette étude, seuls les pointages individuels suffisamment précis pour certifier le type d'habitat utilisé ont été retenus (2 518 pointages sur un total de 64 individus suivis entre mai 1998 et juillet 2000). Les observations d'individus équi-

pés effectuées au cours des sessions de capture ont été exclues de l'analyse. La figure 2 montre les proportions de pointages sur différents types d'habitat par période de 45 jours (regroupées en 3 saisons : reproduction, post-nuptial et hiver), sur l'ensemble des mâles et femelles équipées. Pendant la période principale de reproduction (1^{er} mai-15 juin ; REP1 sur la fig. 2), les habitats pastoraux abritent la quasi-totalité des pointages (voir également Wolff *et al.*, 2001). Les *coussouls* et les friches sont les deux habitats les plus utilisés à cette période ; les herbages, bien que très attractifs, n'abritent qu'une faible proportion des pointages en raison de leur faible disponibilité sur le site d'étude. En période inter-nuptiale, bien que les *coussouls* et les friches restent globalement dominants en terme de fréquence des pointages, les prairies et les cultures à grain montrent des pics ponctuels d'utilisation par les outardes ; les prairies sont notamment fréquentées en fin de période de reproduction (jusqu'à 50-60 % en 1998 et 2000) et dans une moindre mesure en fin d'hivernage. Les cultures à grain sont quant à elles exclusivement utilisées en hiver (jusqu'à 36 % des pointages au milieu de l'hiver 1998/99) ; il s'agit essentiellement de jeunes colzas et de céréales d'automne.

Complémentarité entre alimentation et sécurité en hiver

Diverses observations effectuées au cours du travail de terrain suggèrent que les habitats non pastoraux, et plus généralement l'ensemble des habitats herbacés modifiés (friches, herbages, prairies et cultures à grain), jouent un rôle capital pour l'alimentation des outardes en hiver. Cette hypothèse repose sur l'assiduité des groupes hivernants dans leur fréquentation de ces habitats à certaines périodes de l'hiver, mise en évidence notamment au cours des sessions de capture. En effet, bien que les groupes passent la majorité de leur temps sur les *coussouls*, des incursions répétées ont lieu sur des parcelles d'habitats modifiés ; par exemple, entre le 22 février et le 10 mars 1998, une prairie de 9 ha a reçu en moyenne 7 visites de groupes d'outardes (min. 2-max. 14) chaque après-midi (durée d'observation moyenne 3 heures), pour des tailles de groupes atteignant plus de 700 individus (moyenne 130 individus ; écart-type 176). L'utilisation de ces habitats est vraisemblablement due à des différences de productivité entre *coussouls* et habitats modifiés. En effet, la productivité des *coussouls* est globalement faible (700-1500 kg matière sèche/ha/an, Bourrelly *et al.*, 1983 ; Fabre, 1998a), et est principalement répartie en deux pics,

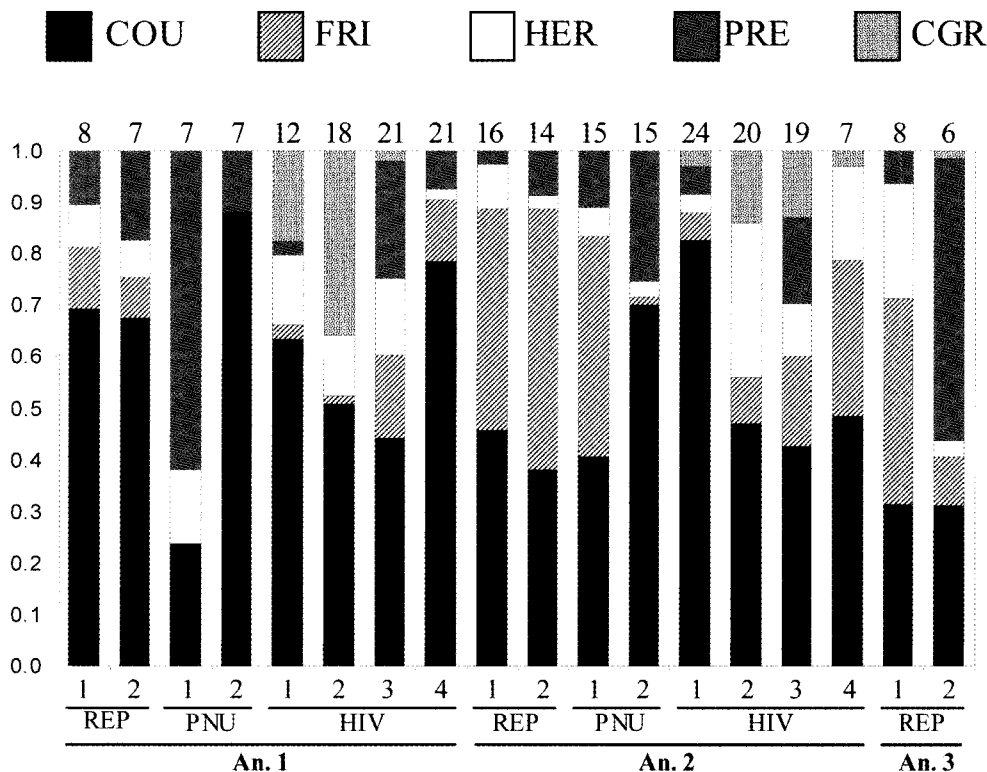


Figure 2. Profil d'utilisation des habitats par les mâles et les femelles équipés (mai 1998 à juillet 2000).

Les proportions de chaque type d'habitat sont représentées par périodes de 45 jours, du 1^{er} mai 1998 au 31 juillet 2000. Le début des cycles annuels (An.) est pris au 1^{er} mai. REP, reproduction ; PNU, post-nuptial ; HIV, hiver. Les chiffres indiquent le nombre d'individus suivis à chaque période. Codes habitats comme pour la figure 1.

Figure 2. Profile of habitats used by radio-tracked males and females (May 1998 to July 2000).

Proportional use of each habitat is shown for 45-day periods, from May 1, 1998 to July 31, 2000. The beginning of year-cycles (An.) is taken at May 1. REP, breeding; PNU, post-breeding; HIV, winter. Figures represent the number of radio-tracked individuals during each time-period. Habitat codes as in figure 1.

au printemps et à l'automne ; la croissance végétale sur coussouls est nulle en hiver (fig. 3), ne débutant selon les années qu'en mars ou avril (Fabre, 1998a ; Molénat *et al.*, 1998). En hiver, la biomasse de matériel vert sur *coussoul* (hors graminées, peu consommées par les outardes) est environ quatre fois plus faible qu'au printemps (Bourrelly *et al.*, 1983), et il est vraisemblable que la disponibilité nutritionnelle pour les outardes (jeunes pousses) puisse devenir plus particulièrement faible lors d'hivers secs (cas des hivers 1997/98 et 1998/99). À l'inverse, les cultures semées à l'automne (herbages annuels, céréales, colza) émergent dès le mois de novembre et présentent une croissance plus ou moins continue durant toute la durée de l'hiver, offrant aux outardes une source abondante de nourriture tant que la hauteur de végétation permet leur exploitation ; de même, l'arrêt progressif du pâturage sur les prairies dès le mois de février permet une repousse exploitable par les outardes en fin d'hiver.

On devrait donc s'attendre à ce que les habitats modifiés soient massivement fréquentés par les outardes. Dans la zone nord-est, ces habitats restent cependant relativement peu fréquentés par rapport au *coussoul* ; malgré sa faible productivité, celui-ci semble donc avoir sa propre fonction dans l'écologie hivernale des outardes. L'hypothèse que nous formulons, fondée sur la structure du paysage au sein de la zone principale d'hivernage des outardes, est la suivante : en Crau, les zones de culture sont en règle générale caractérisées par un dense réseau de haies arborées, essentielles pour éviter le dessèchement de la végétation occasionné par le fort vent de nord. La taille des parcelles cultivées est variable, mais la plupart ne dépassent pas quelques dizaines d'hectares. Ce type d'environnement est peu favorable aux outardes, et plus généralement aux espèces accoutumées à de larges espaces (voir p. ex. Tourenq *et al.*, 2001). À l'inverse, les parcelles de *coussouls* forment de grands blocs dépourvus

d'obstacles visuels ; dans le nord-est, leur taille moyenne est de 310 ha (min. 50 ha, max. 860 ha). Il est donc possible que le patron d'utilisation des habitats par les individus en hiver résulte d'un compromis entre des ressources alimentaires plus abondantes sur habitats modifiés et une sécurité plus importante sur les grandes parcelles de *coussoul*.

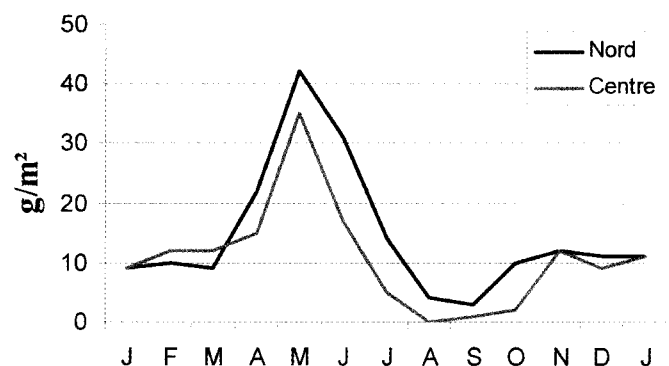
Pour tester cette hypothèse, j'ai comparé le taux de vigilance des individus sur des parcelles de différentes tailles, toutes situées dans la zone nord-est. Cette analyse a été conduite à partir des focales individuelles enregistrées au cours des hivers 1997/98, 1998/99 et 1999/00. Afin d'étudier spécifiquement le compromis entre alimentation et vigilance, seul le temps de vigilance au cours des phases d'alimentation a été pris en compte (exclusion des phases d'activités de confort). Les surfaces de parcelles ont été définies comme la surface du plus grand polygone convexe dépourvu d'éléments linéaires (haies arborées ou arbustives, levées de pierres) dans lequel la parcelle fréquentée était incluse. Les observations ont été réalisées sur 13 parcelles d'habitat modifié (surface moyenne 49 ha, min. 2 ha, max. 224 ha) et 7 parcelles de *coussoul* (moyenne 199 ha, min. 51 ha, max. 321 ha). Les parcelles ont été regroupées en 3 classes de taille : 2 à 10 ha (3 parcelles, habitats modifiés seulement), 40 à 100 ha (7 habitats modifiés, 3 *coussouls*), et 200 à 320 ha (2 habitats modifiés, 4 *coussouls*). Afin de tenir compte de la non indépendance des observations individuelles au sein d'un même groupe, l'analyse a été conduite sur le pourcentage de temps passé en vigilance au cours des phases d'alimentation, moyenné sur toutes les focales individuelles réalisées dans chaque groupe (n=136 groupes). Les données ont été analysées par la procédure GLM du logiciel SAS (SAS Institute, 1994), en faisant une régression du pourcentage moyen de temps passé à la vigilance en fonction de la classe de taille de parcelle, du type de

Figure 3. Phytomasse verte sur coussoul, hors graminées (d'après Bourrelly *et al.*, 1983)

Evolution de la biomasse végétale verte des espèces non-graminées sur une station du nord-est (Nord) et du sud (Centre) de la Crau au cours du cycle annuel. On note le pic principal de croissance de mai à juin, le pic secondaire en septembre-octobre et l'absence de croissance de la végétation en hiver.

Figure 3. Biomass of green material on coussoul, gramineous species excepted (after Bourrelly *et al.*, 1983)

Evolution of green phytomass of non-gramineous species on a plot in the north-east of the Crau (Nord) and a plot in the south (Centre) along the annual cycle. Note the main growth peak from March to June, the secondary peak in September-October, and the absence of vegetation growth in winter.



	SC Type III	ddl	Valeur F	P
Habitat	70,3	1	0,535	0,47
Classe de surface	970,7	2	3,68	0,028
Log taille groupe	5 257,2	1	39,9	<0,0001

milieu (*coussoul* ou modifié), et du logarithme de la taille du groupe. Le pourcentage moyen par groupe de temps consacré à la vigilance au cours des phases d'alimentation en hiver est principalement influencé par la taille du groupe (tableau 2). Le taux de vigilance individuel moyen diminue fortement dans les groupes de grande taille ; ce phénomène est couramment observé chez les vertébrés sociaux, et est généralement interprété comme une répartition de la vigilance entre individus (« many-eye hypothesis », Lima, 1995 ; Roberts, 1996 ; Arenz & Leger, 2000 ; Treves, 2000). Quand l'effet de la taille de groupe est contrôlé, l'effet de la taille de parcelle influence significativement le taux de vigilance moyen, tandis que l'effet du type de milieu n'est pas significatif (tableau 2). Le taux de vigilance moyen est significativement plus élevé dans les parcelles de moins de 10 ha que dans les parcelles de plus de 200 ha (27 % et 18 % de vigilance en moyenne, respectivement ; $P < 0,01$; fig. 4).

La fréquentation de parcelles de petite taille, où la visibilité est limitée par la proximité des haies, semble donc bien associée à un coût en terme de vigilance. Cette aug-

Tableau 2. Analyse du taux de vigilance en phase d'alimentation en hiver. Analyse GLM du pourcentage de temps moyen consacré par chaque individu à la vigilance au cours des phases d'alimentation dans chaque groupe. Habitat, coussoul ou habitat modifié. Taille de l'échantillon : $n = 136$ groupes.

Table 2. Analysis of vigilance during feeding phases in winter. GLM analysis of mean time ratio that individuals devote to vigilance during feeding phases in each group surveyed, according to habitat (coussoul or modified habitats), field size and Log group size. Sample size; $n = 136$ groups.

mentation du temps alloué aux comportements anti-prédateurs par les individus sur les petites parcelles résulte selon toute vraisemblance de la perception d'un risque plus élevé (Lima & Bednekoff, 1999), liée à l'impossibilité de détecter un danger éventuel à longue distance. Si la perception du risque entraîne une augmentation de la vigilance, il est raisonnable de penser qu'elle se traduit également par une exacerbation des comportements de réactions au danger. Ce phénomène est sensible chez les outardes, où l'envol des groupes se nourrissant sur des petites parcelles peut être provoqué par des phénomènes anodins auxquels elles sont peu sensibles en temps normal (passage d'un avion, cris de pie, etc.). En conséquence, le temps de stationnement doit être d'autant plus court que la parcelle est petite. Les quelques données quantitatives disponibles, malgré un échantillonnage insuffisant et déséquilibré, suggèrent l'existence d'une telle tendance (fig. 5) : le temps moyen de stationnement des groupes sur deux parcelles de moins de 10 ha ne dépasse pas 20 mn, contre près de deux heures pour une parcelle de 55 ha.

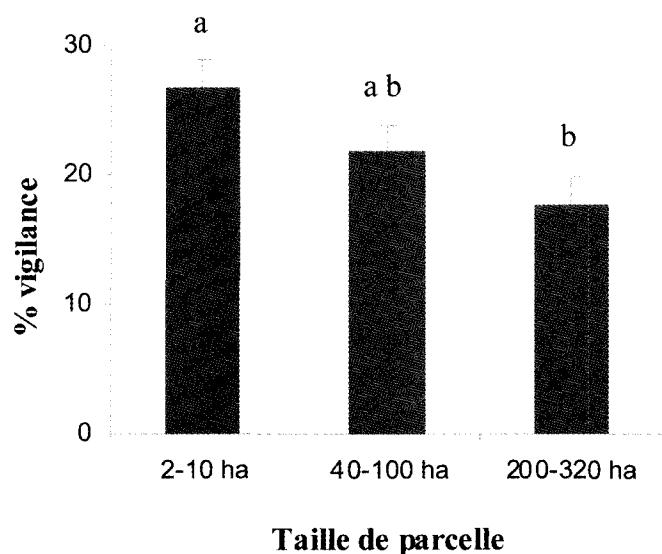


Figure 4. Taux de vigilance en phase d'alimentation en fonction de la taille de parcelle.

Moyenne du pourcentage de vigilance individuel (+ erreur standard) en fonction de la classe de taille de parcelle. Paramètres estimés par le modèle GLM du Tableau 2. Les lettres représentent les classes ne différant pas significativement entre elles.

Figure 4. Relative vigilance time during feeding phases according to field size.

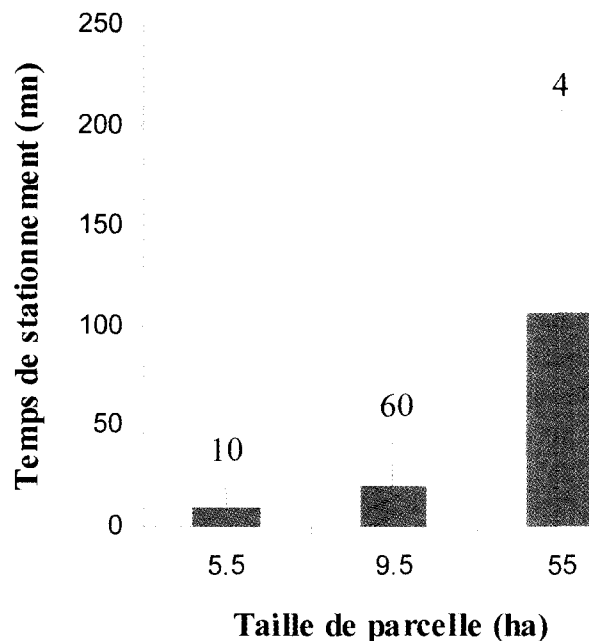
Mean relative individual vigilance time (+ SD) for three classes of field-sizes. Parameters estimated by GLM model of Table 2. Letters show classes which do not significantly differ from each other.

Figure 5. Temps moyen de séjour des groupes d'outardes sur trois parcelles d'habitats modifiés de différentes tailles.

Temps moyen de séjour (+ écart-type) calculé pour 74 groupes sur les trois parcelles cultivées utilisées pour la capture (temps entre l'arrivée et l'emvol, à l'exclusion des envols provoqués par les observateurs). Les chiffres indiquent le nombre de groupes dans l'échantillon. Les différences de temps de séjour entre les trois parcelles sont marginalement significatives (Test de Kruskal-Wallis, $P=0,07$).

Figure 5. Mean stopover duration of bustard wintering groups on three cultivated fields of different sizes.

Mean stopover duration (+SD) computed for 74 groups on three cultivated fields used for capturing bustards (time between arrival and take off, except for groups disturbed by the observer). Figures stand for number of groups in the sample. Differences in stopover duration between the three fields are marginally significant (Kruskal-Wallis test, $P=0,07$).



Complémentarité des habitats dans le temps pendant l'hivernage

Deux paramètres du couvert végétal influencent l'attractivité des habitats modifiés, et plus particulièrement des habitats cultivés, pour les outardes en hiver : la productivité végétale et la hauteur du couvert. L'exploitation des habitats cultivés devient rentable pour les outardes dès que la production végétale offre des ressources suffisantes, mais devient impossible quand la végétation devient trop haute et/ou trop dense. La phénologie de la végétation dans les habitats cultivés varie d'un type d'habitat à l'autre, mais aussi d'une parcelle à l'autre dans un même type d'habitat, selon la date de semis pour les herbages annuels et les cultures à grain et selon la mise en pâturage pour les prairies.

L'exploitation d'un type d'habitat cultivé n'est donc pas possible sur toute la durée de l'hiver, et les outardes doivent s'adapter aux variations de disponibilité alimentaire. Ce phénomène est illustré dans la figure 6 pour quelques individus représentatifs de l'ensemble des individus suivis en hiver. Pour la femelle 12 et le mâle 17, dont le domaine vital est situé dans la zone de mosaïque *coussouls*-cultures (nord-est), on note à l'échelle de l'hiver un changement dans le type d'habitat cultivé utilisé en alternance avec le *coussoul* : culture à grain (colza) puis prairie pour la femelle, et culture à grain puis herbage pour le mâle. Le mâle 45, établi dans la zone nord-ouest

dominée par les cultures, demeure constamment sur des parcelles d'habitat cultivé de grande taille (min. 34 ha, max. 1667 ha, moyenne 92 ha). Il change néanmoins d'habitat à deux reprises au cours de l'hiver, d'abord d'une prairie à une friche, puis à un herbage.

La disponibilité des habitats cultivés pour l'alimentation en hiver semble donc hétérogène dans le temps et dans l'espace. En raison de la rapidité de la croissance végétale sur ces habitats, la fenêtre temporelle au cours de laquelle une parcelle peut être utilisée par les outardes n'est que de quelques semaines, entre le début de la croissance de la végétation et le moment où la hauteur du couvert devient trop importante. Ces fenêtres d'ouverture à l'exploitation sont cependant décalées dans le temps en fonction de la gestion agronomique ou pastorale de chaque parcelle et des différents types d'habitats cultivés. Les outardes sont contraintes de s'adapter au caractère éphémère de la production de ressources en recherchant régulièrement de nouveaux sites où elles peuvent s'alimenter.

Influence de la mosaïque sur la distribution hivernale

L'utilisation d'une grande diversité d'habitats par les individus en hiver semble donc bien résulter d'une forte contrainte sur la sélection de l'habitat, liée à la ségrégation spatiale de ressources essentielles. Pour subvenir à l'ensemble de leurs besoins et ainsi optimiser leurs chances

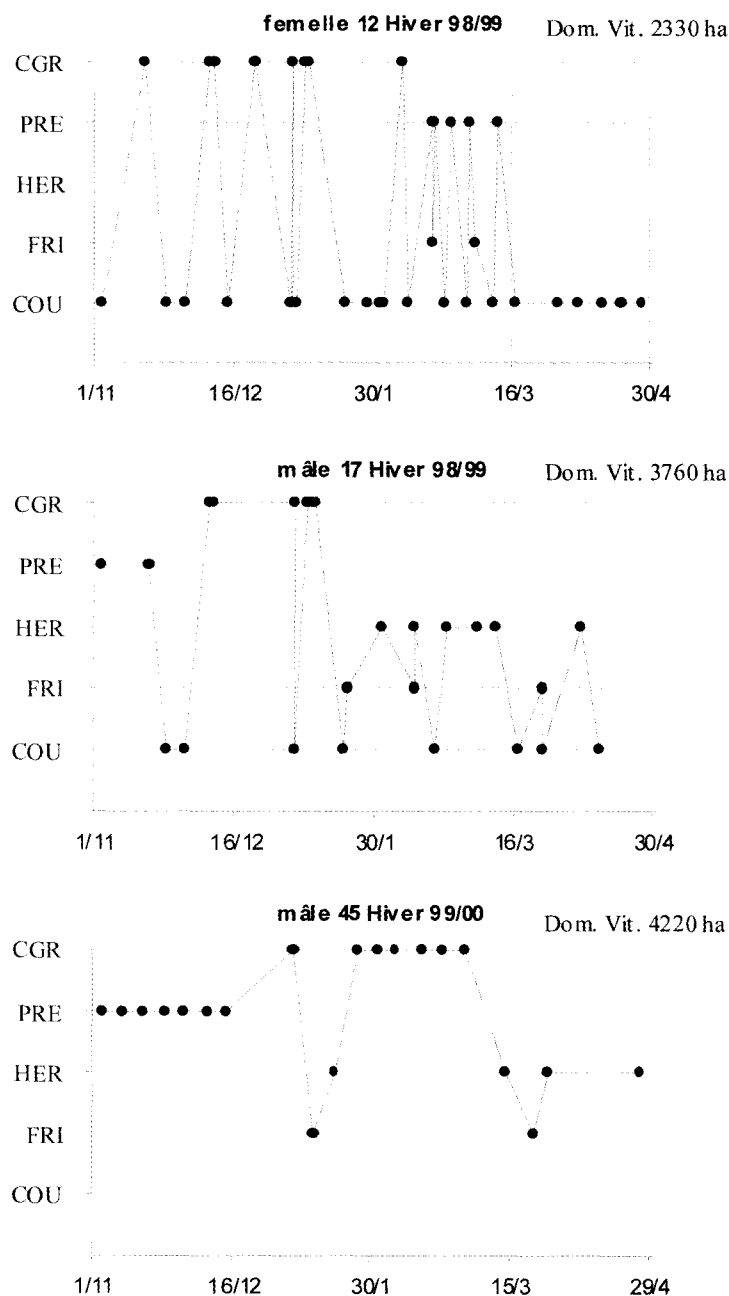


Figure 6. Exemples de profils individuels d'utilisation des habitats en hiver. Séquences de pointages pour trois individus au cours des hivers 98/99 et 99/00. La saison hivernale est découpée en 4 périodes de 45 jours. La taille des domaines vitaux indiquée a été calculée à partir de la méthode des polygones convexes. Les domaines vitaux des individus 12 et 17 sont situés dans la zone nord-est du site d'étude (mosaïque coussouls-habitats modifiés), celui de l'individu 45 est dans la zone nord-ouest (dominée par les habitats modifiés).

Figure 6. Examples of individual profiles of habitat use in winter. Sequences of radio fixes for three individuals during winters 98/99 and 99/00. The winter season is split into four 45-day time periods. Home-range size (Dom. Vit.) was calculated using the convex polygon method. Home-ranges of individuals 12 and 17 are located in the north-east zone of the study site (mosaic of coussoul and other agro-pastoral habitats), whereas that of individual 45 lies in the north-west zone (dominated by other agro-pastoral habitats).

de survie et de reproduction future, les individus doivent utiliser en alternance plusieurs types d'habitats leur offrant des ressources complémentaires. Sur l'ensemble de la période hivernale, ce phénomène est accentué par une disponibilité irrégulière des ressources alimentaires dans les habitats modifiés, contraignant les individus à changer régulièrement de site d'alimentation. L'utilisation de différents types d'habitat étant une nécessité pour les outardes hivernant en Crau, les déplacements entre parcelles pourraient donc constituer une forte contrainte en raison des dépenses énergétiques qu'ils entraînent. La mosaïque de *coussouls* et de différents types d'habitat modifiés, qui caractérise la zone nord-est du site d'étude, serait donc la plus favorable à cet égard, puisque la proximité des différents types d'habitat permet de limiter les distances de déplacement. Ce phénomène explique vraisemblablement les différences d'abondance d'outardes entre les trois zones du site d'étude en hiver, les effectifs hivernants les plus élevés étant rencontrés dans la zone nord-est (fig. 7). Dans le sud de la plaine, les grandes parcelles peu fragmentées de *coussoul* ne comptent qu'un faible nombre d'outardes ; les quelques groupes présents sont en majorité localisés en bordure des zones cultivées, alors que la partie centrale de la « Grande Crau » est très peu fréquentée. La zone nord-ouest compte quelques grands groupes, répartis sur quelques grandes parcelles cultivées dans des secteurs non bocagers leur fournissant à la fois nourriture et sécurité.

Distribution des outardes en reproduction sur coussouls et friches

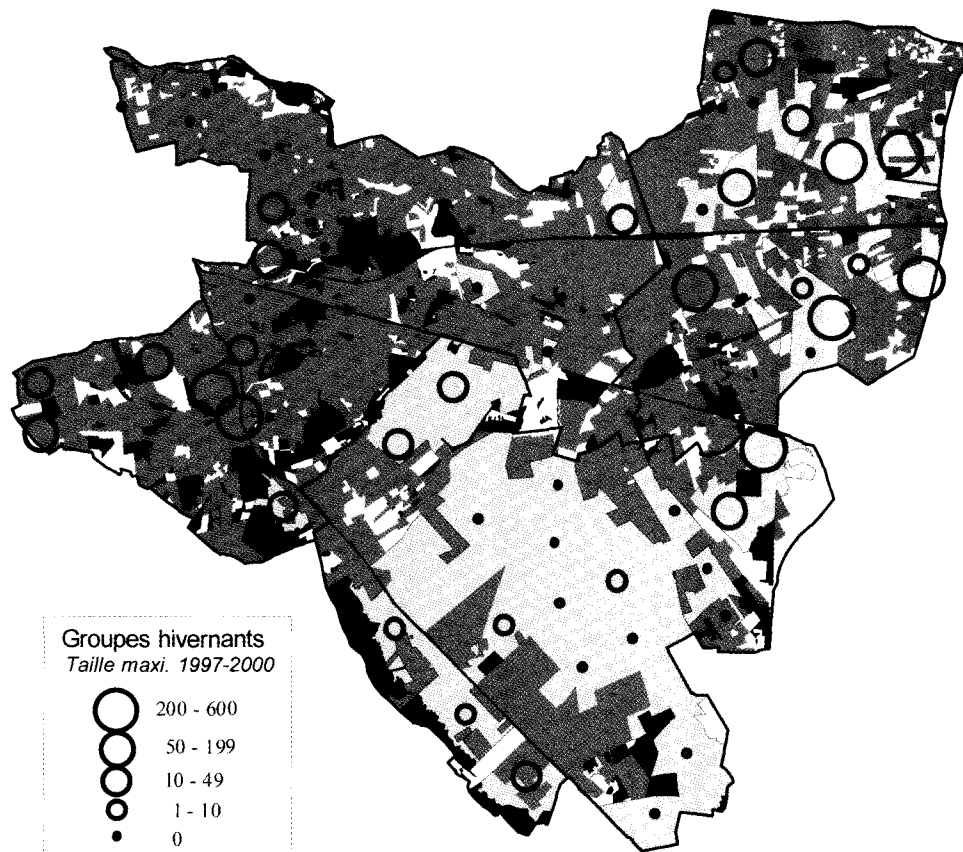
Les prospections extensives effectuées en 1998 et 1999 ont montré que les densités relatives de mâles sur *coussouls* et sur pâturages modifiés (friches et herbages) ne sont pas du même ordre dans les différentes zones géographiques du site d'étude (Wolff *et al.*, 2001). Dans la zone sud dominée par les *coussouls*, les densités sur *coussoul* (1,4 mâles/km²) sont deux fois plus faibles que sur pâturage modifié (environ 3 mâles/km²), alors que dans la zone mosaïque du nord-est les densités sont similaires sur les deux types de pâturage (6 à 7 mâles/km²). Ce contraste dans l'expression des préférences d'habitat chez les mâles suggère que les *coussouls* pourraient être moins attractifs que les pâturages modifiés lorsqu'ils sont dominants dans le paysage, mais que ce handicap s'estompe lorsque les proportions relatives des deux types d'habitat pâturé sont plus équilibrées : les pâturages modifiés ne représentent en effet que 17 % des pâturages dans le sud, contre 40 % dans le nord-est. Plusieurs caractéristiques

Figure 7. Localisation des groupes d'outardes sur le site d'étude au cours des comptages d'hiver.

Le diamètre des cercles est proportionnel à la taille maximale des groupes observés au cours de trois comptages hivernaux (97/98, 98/99 et 99/00). Assolement : gris clair, coussouls ; gris intermédiaire, habitats agro-pastoraux modifiés ; gris foncé, autres (urbain, industriel) ; blanc : non déterminé.

Figure 7. Location of bustard groups at the study site during winter censuses.

The diameter of each circle is proportional to maximal group size recorded over three winter censuses (97/98, 98/99 and 99/00). Land-uses: light gray, coussouls; medium gray, other agropastoral habitats; dark gray, non-agricultural land; white, undetermined.



des pâturages modifiés permettent de penser que ressources alimentaires et/ou couvert végétal peuvent y être plus attractifs pour les outardes : d'une part, en raison de l'épierrage en surface pratiqué lors du défrichage du coussoul, le recouvrement de la végétation est potentiellement plus important sur friches et herbages ; d'autre part, la fertilisation passée des friches (Römermann *et al.*, ce volume), ou régulière (pour les herbages), se traduit vraisemblablement par une productivité végétale plus élevée que sur le coussoul, accompagnée d'une plus grande abondance et /ou diversité d'insectes phytophages (voir Fadda *et al.*, ce volume) ; enfin, l'important recouvrement sur les coussouls de *Brachypodium retusum*, graminée très riche en silice et non consommée par les outardes, qui est absente des cultures et stades post-cultureux (Buisson *et al.*, ce volume). Les données historiques sur la population d'outardes en Crau suggèrent par ailleurs un lien entre la colonisation des coussouls du sud au début des années 1970 et l'extension des surfaces de friche dans cette zone en raison de la rotation des cultures maraîchères de plein champ développées sur le coussoul (Schulz, 1980 ; von Frisch, 1980) ; (Cheylan *et al.*, 1983). L'historique de la population d'outardes et les patrons actuels de distribu-

tion convergent donc vers une double hypothèse concernant la sélection de l'habitat chez les mâles d'outardes en Crau : (1) les pâturages modifiés seraient plus attractifs que les coussouls ; (2) la présence de pâturages modifiés contribuerait à augmenter les densités sur les coussouls alentours. Cette double hypothèse a été testée en examinant l'influence de la proximité de parcelles de pâturages modifiés sur les densités de mâles chanteurs sur coussoul.

Le nombre moyen de mâles localisés en 1998 sur les carrés de coussoul de 250 x 250 m diminue significativement avec l'augmentation de la distance au plus proche pâturage modifié. Lorsque l'effet distance est contrôlé, le nombre moyen de mâles sur coussoul demeure significativement plus élevé dans le nord-est que dans le sud, suggérant que l'effet de la distance au plus proche pâturage modifié ne contribue qu'en partie à la différence de densité de mâles entre zones ; même pour les carrés situés à proximité d'un pâturage modifié (< 750 m), l'abondance de mâles sur coussoul est 70-80 % plus faible en zone sud que dans le nord-est. L'interaction entre les effets zone et distance n'est pas significative (tableau 3). Lorsque l'analyse est effectuée séparément dans chaque zone, la

Echantillon	Facteurs	ddl	Valeur χ^2	P
Site d'Etude	Log distance à pâturage modifié	1	5.00	0.025
(n=1053)	Zone	1	42.85	<0.0001
	Zone x Distance	1	0.89	0.34
Zone Nord-Est	Log distance à pâturage modifié	1	0.84	0.36
(n=248)				
Zone Sud	Log distance à pâturage modifié	1	4.98	0.026
(n=805)				

Tableau 3. Analyse de l'abondance de mâles sur coussouls en 1998 en fonction de la distance à la plus proche parcelle de pâturage modifié et de la zone géographique. Régression Poisson du nombre moyen de mâles par carré de 250 x 250 m sur coussoul au cours de la prospection 1998. La régression est conduite d'abord sur la totalité de l'échantillon, puis l'effet de la distance aux pâturages modifiés est testé séparément dans chaque zone. Les valeurs de χ^2 testent la significativité des rapports de vraisemblance pour chaque facteur spécifié, en utilisant des contrastes de type III (procédure GENMOD, SAS Institute, 1994). ddl, degrés de liberté ; n, taille de l'échantillon.

Table 3. Analysis of male abundance on coussoul in 1998, according to the distance to the nearest modified pasture and to geographical zone.

Poisson regression of the mean number of males per 250 x 250 m square of coussoul recorded during the 1998 census. Regression is first computed on the whole sample, then the effect of distance to the nearest modified pasture is tested separately within each geographical zone. χ^2 values test for the significance of likelihood ratios for each specified factor, using type-III contrasts (procédure GENMOD, SAS Institute, 1994). ddl, degrees of freedom ; n, sample size.

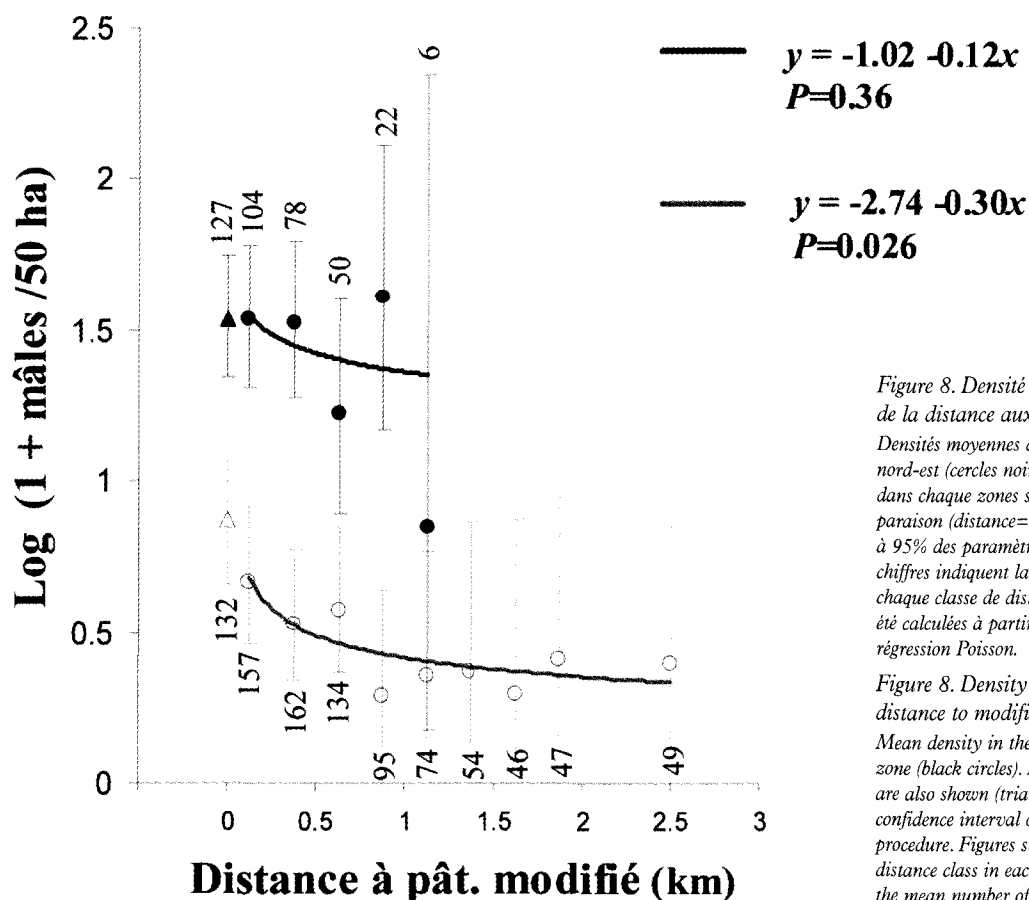


Figure 8. Densité de mâles sur coussoul en 1998 en fonction de la distance aux pâturages modifiés.

Densités moyennes dans la zone sud (cercles blancs) et dans la zone nord-est (cercles noirs). Les densités moyennes sur pâturages modifiés dans chaque zones sont également représentées (triangles) pour comparaison (distance=0). Les barres représentent l'intervalle de confiance à 95% des paramètres estimés par le modèle sous GENMOD. Les chiffres indiquent la taille de l'échantillon (nombre de carrés) pour chaque classe de distance dans chaque zone. Les densités moyennes ont été calculées à partir du nombre moyen de mâles par carré estimé par régression Poisson.

Figure 8. Density of males on coussoul in 1998 according to distance to modified pastures

Mean density in the south zone (white circles) and in the north-east zone (black circles). Mean densities on modified pastures in each zone are also shown (triangle) for comparison (distance=0). Bars show 95% confidence interval of the parameters estimated using GENMOD procedure. Figures stand for sample size (number of squares) for each distance class in each zone. Mean densities have been calculated using the mean number of males per square estimated by Poisson regression.

diminution du nombre moyen de mâles avec la distance au plus proche pâturage modifié n'est pas significative dans le nord-est (tableau 3), où la plage de variation de distance est réduite du fait de la fragmentation plus importante des parcelles de *coussouls* dans cette zone (classe de distance maximum 1 250 m ; fig. 8). Dans le sud, l'abondance de mâles sur coussouls situés à plus de 750 m d'un pâturage modifié est en moyenne deux fois plus faible que sur les *coussouls* situés à moins de 750 m d'un pâturage modifié (fig. 8).

Les analyses de densités d'outardes en fonction de la répartition des pâturages modifiés montrent que l'abondance d'outardes sur les *coussouls* augmente en fonction de la quantité de pâturages modifiés disponible dans un rayon de quelques centaines de mètres. Le fait que cette influence soit perceptible au sein de chaque zone géographique du site d'étude montre que les variations d'abondance d'outardes entre zones sont au moins en partie liées à l'influence du contexte paysager à l'échelle locale. Les résultats suggèrent néanmoins que les variables paysagères mesurées n'expliquent pas totalement les différences d'abondance entre zones. Les patrons de distribution des outardes suggèrent donc que les pâturages modifiés agissent comme des « points d'attraction » capables d'accueillir de fortes densités d'outardes et de stimuler, dans un rayon de quelques centaines de mètres, l'exploitation d'habitats moins attractifs dans l'absolu.

DISCUSSION

Utilisation des habitats agricoles et pastoraux

En période de reproduction, les habitats pastoraux (*coussouls*, friches et herbages) abritent la quasi-totalité des mâles et des femelles. Plusieurs paramètres peuvent être invoqués pour expliquer l'absence d'utilisation des habitats non pastoraux (prairies et cultures à grain) par les outardes en période de reproduction : la hauteur et la densité du couvert végétal, incompatibles avec l'installation durable de territoires de reproduction, et une disponibilité alimentaire plus faible, notamment en arthropodes (voir Jiguet, 2001 dans le cas des plaines céréalières). L'inondation régulière des prairies de fauche est une contrainte supplémentaire, puisqu'elle empêche la nidification.

En période inter-nuptiale, où le régime alimentaire des outardes est principalement folivore, tous les types d'ha-

bitats agricoles et pastoraux herbacés sont fréquentés par les outardes. Certaines cultures, intensives (p. ex. le colza) ou extensives (herbages), paraissent jouer un rôle capital pour l'alimentation en hiver. L'importance des cultures dans l'écologie hivernale des outardes a également été mise en évidence en Espagne, où la plupart des groupes observés stationnent sur des cultures irriguées, notamment des luzernières (Otero, 1985 ; Morales, 2001).

L'intensification des habitats agricoles a donc des conséquences contrastées sur l'écologie de l'outarde : si elle est globalement néfaste en période de reproduction, certains habitats intensifs peuvent offrir une plus grande abondance de ressources alimentaires à d'autres périodes lorsqu'elles viennent à manquer sur des habitats gérés de manière plus extensive, où la production de ressources est plus sensible aux contraintes climatiques (voir également Hansson, 1979). Néanmoins, lorsque les habitats intensifs deviennent largement dominants à l'échelle du paysage, leur influence négative sur la reproduction devient limitante.

Diversité des habitats

La variété des habitats fréquentés par l'outarde en Crau témoigne de l'importance potentielle de la diversité des habitats au sein des paysages agricoles pour la conservation des populations de cette espèce. Les processus écologiques qui sous-tendent l'utilisation de multiples habitats sont néanmoins très différents selon l'échelle considérée.



Rassemblement d'outardes canepetières sur une prairie de fauche en fin d'hiver. Pendant la période critique de l'hivernage, cette espèce herbivore trouve une nourriture abondante sur différents milieux cultivés tels que prairies ou herbes de printemps.

Group of little bustards on a hay-field at the end of winter. During the harsh wintering season, this herbivorous species finds abundant food on various crop types, such as hay-fields or grazed crops.

— Diversité d'habitats dans l'espace : en période de reproduction, les individus sont territoriaux et se spécialisent sur un nombre restreint d'habitats (Wolff, non publié). Mâles et femelles utilisent les mêmes types d'habitat, malgré des exigences écologiques *a priori* contrastées (Wolff *et al.*, 2002). Chacun des trois types d'habitat pastoraux utilisés paraît fournir toutes les ressources nécessaires à la reproduction, bien que leur quantité et/ou leur qualité semblent plus élevées sur pâturage modifié que sur *coussoul*. La diversité des habitats en soi ne joue donc vraisemblablement aucun rôle fonctionnel majeur pendant la période de reproduction, et la distribution des outardes sur plusieurs habitats semble n'être que le reflet de la saturation des habitats les plus attractifs. En hiver, l'utilisation simultanée des *coussouls* et des cultures semble par contre répondre à un compromis entre ressources alimentaires et sécurité. La diversité d'habitat aurait donc une réelle importance fonctionnelle dans l'écologie hivernale de l'outarde en Crau. Néanmoins, cette complémentarité entre habitats est partiellement due à la structure bocagère des zones de culture en Crau, et n'est donc pas généralisable à l'ensemble des populations d'outardes ; en Espagne, certains groupes hivernants stationnent sur de grandes parcelles de luzerne pendant plusieurs semaines (Morales, 2001).

— Diversité d'habitat dans le temps : cet aspect est sans nul doute le plus déterminant dans l'écologie de l'outarde d'un point de vue fonctionnel. Les outardes

doivent en effet faire face à deux types de contrainte pour satisfaire leurs besoins à l'échelle du cycle annuel : d'une part, la variabilité de leurs propres exigences écologiques ; d'autre part, la variabilité temporelle de production des ressources par les différents habitats. Une plus grande diversité d'habitat assure aux individus une continuité dans la disponibilité de ressources à plusieurs échelles de temps. Premièrement, cette complémentarité peut se manifester à l'intérieur d'une même saison, c'est-à-dire à une échelle de temps où les exigences écologiques varient peu ; ceci est illustré par l'utilisation de différentes cultures pour l'alimentation à différentes périodes de l'hiver. Deuxièmement, cette complémentarité permet de répondre aux changements d'exigences écologiques entre saisons ; si les habitats cultivés offrent une alimentation végétale abondante en période inter-nuptiale, les *coussouls*, les friches et les jachères seraient par contre plus riches en arthropodes en période de reproduction et d'élevage des jeunes (Donazar *et al.*, 1993 ; Brickle *et al.*, 2000 ; Henderson *et al.*, 2001).

Contraintes spatiales et utilisation des habitats

La distribution des outardes en Crau est influencée par l'agencement des parcelles. La juxtaposition de différents types d'habitat à l'échelle de quelques centaines de mètres ou de quelques kilomètres est associée à de plus fortes den-



Poussin d'outarde canepetière âgé de quelques heures. Les poussins quittent le nid dans la journée qui suit leur naissance. Ils se nourrissent exclusivement d'insectes pendant deux semaines, et sont capables de voler en 25 à 30 jours.

Little bustard chick, a few hours old. Chicks leave the nest within a day after birth. They feed exclusively on insects during two weeks, and can fly within 25 to 30 days.

sités d'outardes tout au long du cycle annuel. En période de reproduction, mâles et femelles s'agrègent sur et autour des parcelles de pâturages modifiés. Les causes de l'agrégation des outardes sur les *coussouls* autour des pâturages modifiés n'ont pas été identifiées avec précision ; il est vraisemblable que le système d'appariement en lek soit impliqué (Jiguet, 2001), mais la part relative de ce phénomène par rapport à d'autres contraintes strictement liées à la distribution des ressources reste à déterminer. En hiver, la proximité de *coussouls* et de cultures permet vraisemblablement aux individus de diminuer les contraintes inhérentes aux allées et venues entre les deux types d'habitat.

Implication pour la conservation des populations d'outardes

128

Les résultats obtenus au cours de ce travail permettent de formuler certaines recommandations pour la gestion des populations d'outardes. Les principales implications sont les suivantes :

— Écologie de la reproduction : bien que certaines cultures intensives ne soient pas défavorables à l'outarde en période inter-nuptiale, les habitats pastoraux demeurent les plus attractifs pour la reproduction. La disparition des habitats pastoraux est vraisemblablement l'une des causes de la chute des effectifs dans les plaines céréalières françaises. Dans ces régions, les outardes se réfugient désormais dans des prairies semi-permanentes ou temporaires, où le succès de reproduction est faible en raison de la mécanisation de la fauche. S'il est capital de contenir (pour la Crau) ou d'inverser (pour les plaines céréalières) le développement des cultures intensives non utilisables par l'outarde, il est également nécessaire de contrôler les pratiques de gestion sur certains habitats très attractifs mais de mauvaise qualité en terme de succès reproducteur. Ces deux types de mesure ont été appliqués dans le cadre du « Programme expérimental de sauvegarde de l'Outarde canepetière et de la faune associée en France » (programme LIFE-Nature 96/F/003207), avec un certain succès (Jolivet, 2001). En Crau, les mesures de protection et de soutien au pastoralisme extensif appliquées sur les *coussouls* vont également dans le bon sens (Zone de protection spéciale, Réserve naturelle, et plusieurs mesures agro-environnementales). Néanmoins, deux types d'actions supplémentaires peuvent être envisagés : le maintien des surfaces pastorales situées hors du périmètre de protection (friches, jachères, herbages) ; la réduction du risque de piétinement des nids sur les herbages (voir Wolff, 2001).

— Écologie hivernale : les résultats obtenus en Crau mettent en évidence l'importance du paramètre sécurité

dans l'écologie hivernale de l'outarde. Ce paramètre est susceptible d'influencer l'efficacité des activités alimentaires et le temps de stationnement sur les sites d'alimentation. Les données obtenues en Crau sur les individus équipés d'émetteur montrent que près de 50 % de la mortalité adulte annuelle a lieu entre les mois de décembre et février (A. Wolff, données non publiées) ; le maintien ou le développement de conditions optimales d'hivernage en terme d'alimentation et de sécurité apparaît donc comme un objectif de gestion à ne pas négliger. Deux facteurs peuvent faire l'objet de mesures de conservation spécifiques : le dérangement, notamment sur les parcelles d'alimentation ; le maintien des grandes parcelles de cultures favorables dans des zones non bocagères, et éventuellement leur développement à proximité des *coussouls*. L'importance d'une disponibilité en parcelles riches en ressources alimentaires où le dérangement est limité peut être également invoquée pour les sites d'hivernage de la péninsule ibérique, et pour les sites de rassemblement automnaux des populations migratrices du centre-ouest de la France.

— Disponibilité des ressources alimentaires sur l'ensemble du cycle annuel : la production de ressources sur les habitats agricoles est par essence variable dans le temps. La spécialisation agricole et l'homogénéisation des pratiques aboutissent à la synchronisation de la productivité, et donc à une diminution de la disponibilité en ressources à certaines périodes de l'année. Trois phénomènes sont impliqués : l'homogénéisation des types de cultures annuelles ; la destruction du couvert végétal sur ces cultures après la récolte (déchaumage) et le labour récurrent des repousses jusqu'aux semées ; la disparition des habitats permanent et semi-permanent (prairies, parcours), qui maintenaient une biomasse végétale plus ou moins importante pendant toute l'année et permettaient d'assurer le minimum vital quand les ressources n'étaient pas disponibles sur les cultures annuelles. En plaine céréalière, ce problème a été traité dans le cadre du programme LIFE-Nature, en proposant des contrats visant à retarder le déchaumage des cultures pour conserver un couvert végétal attractif jusqu'au départ en migration des outardes. Le labour récurrent des parcelles en jachère entre avril et juin dans certaines parties de l'Espagne (Caballero, 2001) est sans aucun doute néfaste à la reproduction des outardes et d'autres oiseaux de plaine, et pourrait faire l'objet de mesures agro-environnementales. En Crau, la diversité des habitats disponibles permet apparemment une production de ressources alimentaires satisfaisante tout au long du cycle annuel, et cet aspect ne suscite donc pas d'inquiétude à l'heure actuelle.

Pour une gestion intégrée de la Réserve naturelle dans le paysage agro-pastoral de Crau

Jusqu'à un passé récent, les mesures de conservation de la faune en Crau sont restées centrées sur la protection des *coussouls*. Les premières mesures de conservation ont pris forme en 1990 par la déclaration en Zone de protection spéciale de 10 000 ha de *coussouls* et de 1 500 ha de friches post-culturelles, accompagnée dès 1992 de mesures de stabilisation foncière et de soutien aux activités pastorales (Programme LIFE « Crau sèche », Programme de mesure agro-environnementales, Boutin, 1998). La désignation en 2001 de la Réserve naturelle (RN) des *coussouls* de Crau sur 7 411 ha de *coussouls* constitue l'aboutissement de ces démarches. Bien que la protection durable des *coussouls* situés en dehors du périmètre de la RN reste à assurer, la progression des cultures sur le *coussoul* paraît avoir été définitivement enrayée. Les études sur la faune et la flore accompagnant la mise en place progressive des mesures de protection ont également mis l'accent sur le fonctionnement de l'« écosystème *coussoul* » (voir université de Provence, 1983 ; CEEP, 1998). Bien que l'importance de la mosaïque de *coussouls* et d'habitats modifiés pour une partie de l'avifaune ait été reconnue assez tôt (Cheylan *et al.*, 1983), cette question est longtemps restée sans suite ; le *coussoul* a continué à être considéré comme un îlot, ou plutôt un archipel, perdu au milieu d'un océan de milieux globalement hostiles ou sans grand intérêt. L'étude de l'écologie de l'outarde en Crau donne une toute autre image du fonctionnement écologique du *coussoul*, où apparaissent des interrelations étroites avec les habitats modifiés qui l'entourent. Pour les outardes, la « matrice » qui entoure les fragments de *coussouls* résiduels est constituée pour partie d'habitats qui lui sont très favorables à diverses périodes du cycle annuel, et qu'elle utilise abondamment pour l'alimentation comme pour la reproduction. Le cas de l'outarde peut être considéré comme extrême, dans le sens où son apparition en Crau est justement liée à la mise en culture des *coussouls*. Néanmoins, la plupart des espèces nicheuses du *coussoul* montrent également une certaine aptitude à utiliser certains habitats modifiés. Comme l'outarde, l'œdicnème criard (*Burhinus œdicnemus* L.) niche en densités au moins équivalentes sur pâturages modifiés et sur *coussoul* (Paul, 1998, A. Wolff, E. Hervet et M. Lepley, données non publiées) ; il utilise également les prairies pour s'alimenter pendant et après la période de reproduction (observations personnelles). Même les espèces considérées comme étant les plus inféodées aux

coussouls utilisent d'autres habitats : le Ganga cata niche sur certaines friches post-culturelles et se nourrit sur des chaumes de céréales en période post-nuptiale (Cheylan *et al.*, 1983 ; Cheylan, 1990) ; le faucon crécerellette *Falco naumanni* Fleischer se nourrit dans des friches et des rizières en bordure du Rhône en période prénuptiale (Choisy *et al.*, 1999 ; Lepley *et al.*, 2000) ; des groupes d'alouette calandre ont été observés se nourrissant sur prairies en hiver (C. Leboulanger, communication personnelle).

Dans ce contexte, la conservation de l'avifaune nicheuse des *coussouls* ne peut faire abstraction de l'influence des autres habitats agro-pastoraux sur l'écologie des espèces. Ce problème se pose de manière particulièrement aiguë en ce qui concerne la gestion de la future « Réserve naturelle des *coussouls* de Crau ». La présence d'habitats favorables à l'avifaune à la périphérie des *coussouls* présente deux types de conséquences pour les populations, parfaitement illustrées chez l'outarde. En premier lieu, les habitats périphériques favorables offrent des surfaces supplémentaires pour la reproduction, à l'extérieur de l'espace protégé, contribuant à augmenter la capacité d'accueil à l'échelle du paysage ; en Crau, près de la moitié de la population d'outardes se reproduit sur des pâturages modifiés non protégés (Wolff *et al.*, 2001). En permettant de maintenir des effectifs plus élevés que ne le ferait le *coussoul* seul, la présence d'habitats périphériques favorables réduit indirectement les risques d'extinction de la population inhérents aux phénomènes de stochasticité démographique et génétique. Deuxièmement, les contraintes spatiales associées à l'utilisation des habitats modifiés, aussi bien en période de reproduction qu'en période inter-nuptiale, exercent une forte influence sur la distribution de la population au sein des *coussouls* : les outardes se concentrent essentiellement dans les parcelles de *coussoul* les plus fragmentées, ou en lisière des parcelles les plus grandes. Une étude récente de l'utilisation des habitats pastoraux par l'œdicnème criard montre que, comme chez l'outarde, les densités de couples nicheurs sur *coussoul* augmentent à proximité de pâturages modifiés (A. Wolff, E. Hervet et M. Lepley, données non publiées). La question des interactions entre espace protégé et habitats périphériques est d'autant plus marquée en Crau que les efforts de protection engagés sur le *coussoul* se sont traduits par une accélération de l'intensification agricole à leur périphérie : si la déclaration en ZPS a effectivement permis de bloquer la régression des *coussouls* au profit de l'arboriculture intensive, celle-ci s'est rabattue depuis quelques années sur d'autres habitats, non protégés, en particulier les friches et les herbages. Au cours des années 1990, plus de 1 000 ha de pâturages

modifiés situés en dehors de la ZPS ont été reconvertis en vergers et oliveraies.

Il apparaît donc nécessaire que la démarche de conservation de l'avifaune en Crau se démarque de l'approche classique de gestion « en espace clos » des espaces protégés. Sans remettre en cause le caractère indispensable de la Réserve naturelle et de la protection des *coussouls*, la gestion de la future RN devra être intégrée dans un schéma de développement plus global sur la gestion du paysage agro-pastoral dans lequel elle s'insère. Une telle coordination permettrait non seulement de maximiser l'efficacité des mesures conservatoires, mais aussi d'optimiser les conditions d'un développement économique des activités d'élevage, indispensables à la gestion des habitats aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur du périmètre protégé. La mise en place du site NATURA 2000 « Crau centrale-Crau sèche » (31 000 ha) dont la gestion est animée par le Comité du foin de Crau, représente une opportunité unique de mener à bien cette gestion intégrée.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés dans le cadre d'une thèse de troisième cycle de l'université Montpellier II, effectuée au Centre d'écologie fonctionnelle et évolutive de Montpellier (CEFE-CNRS, UMR 5175), sous la direction de Jean-Louis Martin et Vincent Bretagnolle. Ils ont bénéficié de la participation financière de nombreux organismes : le Conseil régional Provence-Alpes-Côte d'Azur, le ministère de l'Enseignement national, de la Recherche et de la Technologie, l'Institut national de la recherche agro-nomique (Programme « AIP ADELE H »), le ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement (Programme « Espaces Protégés »), le Programme LIFE-NATURE « outarde canepetière », et le CEEP.

Je tiens à remercier toutes les personnes ayant participé aux activités de terrain, en particulier Thibault Dieuleveut, Laurent Wickiewicz, Stéphanie Garnero, Jean-Philippe Paul. Merci également aux bergers, éleveurs et propriétaires de Crau, en particulier à MM. Escoffier frères, à MM. Porrachia frères, à M. et M^{me} Marcellin, ainsi qu'à l'Association des usagers de l'aérodrome Salon-Eguières (AUPASE), qui nous ont permis de travailler sur leurs terrains.

Bibliographie

- ALTMANN J., 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-265.
- ARENZ C.L. & LEGER D.W., 2000. Antipredator vigilance of juvenile and adult thirteen-lined ground squirrels and the role of nutritional need. *Animal Behaviour*, 59: 535-541.
- BADAN O., BRUN J.-P., & CONGÈS G., 1995. Bergeries antiques de la Crau. *Archeologia*, 309: 52-59.
- BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.-P., LOUIS-PALLUEL J. & ARCHILOQUE A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 55-82.
- BOUTIN J., 1998. Bilan du dispositif mis en place : programme communautaire LIFE (ACE) et mesures agri-environnementales. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 114-115.
- BRICKLE N.W., HARPER D.G.C., AEBISCHER N.J. & COCKAYNE S.H., 2000. Effects of agricultural intensification on the breeding success of corn buntings *Miliaria calandra*. *Journal of Applied Ecology*, 37: 742-755.
- BUISSON, E., DUFOIT, T. & ROLANDO, C., 2004. Composition et structure de la végétation aux interfaces entre friches post-culturales et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône). *Ecologia mediterranea* 30 : 71-84.
- CEEP (ED.), 1998. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*, CEEP, Aix-en-Provence : 130.
- CABALLERO R., 2001. Typology of cereal-sheep systems in Castile-La Mancha (south-central Spain). *Agricultural Systems*, 68: 215-232.
- CAMPOS B. & LÓPEZ M., 1996. Densidad y selección de habitat del Sisón (*Tetrax tetrax*) en el Campo de Montiel (Castilla - La Mancha), España. In: Fernández Gutierrez J. & Sanz-Zuasti J. (eds), *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 201-208.
- CHEYLAN G., 1985. Le statut de la canepetière *Tetrax tetrax* en Provence. *Alauda*, 53 : 90-99.
- CHEYLAN G., 1990. Le statut du ganga cata *Pterocles alchata* en France. *Alauda*, 58 : 9-15.
- CHEYLAN G., 1998. Evolution du milieu naturel et du peuplement ornithologique. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 10-12.

- CHEYLAN G., BENCE P., BOUTIN J., DHERMAIN F., OLIOSSO G. & VIDAL P., 1983. L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau. *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 83-106.
- CHOISY M., CONTEAU C., LEPLEY M., MANCEAU N. & YAU G., 1999. Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Crau en période prénuptiale. *Alauda*, 67 : 109-118.
- COLLIAR N.J., CROSBY M.J. & STATTERSFIELD A.J., 1994. *Birds to Watch 2: the World List of Threatened Birds*. Birdlife International, Cambridge.
- CRAMP S. & SIMMONS K.E.L., 1980. *The Birds of the Western Palearctic*, Oxford University Press, London.
- DEVAUX J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELLY M. & LOUIS-PALLUEL J., 1983. Notice de la carte phyto-écologique de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 5-54.
- DONÁZAR J.A., NEGRO J.J. & HIRALDO F., 1993. Foraging habitat selection, land-use changes and population decline in the lesser kestrel *Falco naumanni*. *J. of Applied Ecology*, 30: 515-522.
- ETIENNE M., ARONSON J. & LE FLOC'H E., 1998. Abandoned lands and land use conflicts in Southern France. In: Rundel et al. (ed). *Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Vol. 136. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 127-140.
- FABRE P., 1998a. *Hommes de la Crau – des Coussouls aux Alpagnes*, Cheminements, Grasse.
- FABRE P., 1998b. La Crau, depuis toujours terre d'élevage. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 34-44.
- FADDA, S., ORGEAS, J., PONEL, P. & DUTOIT, T., 2004. Organisation et distribution des communautés de coléoptères dans les interfaces steppe – friches post-culturelles en Crau. *Ecologia mediterranea* 30 : 85-104.
- GORIUP P., 1994. Little Bustard *Tetrax tetrax*. In: Tucker G.M. & Heath M.F. (eds), *Birds in Europe: their Conservation Status*. Birdlife International, Cambridge: 236-237.
- HANSSON L., 1979. On the importance of landscape heterogeneity in northern regions for the breeding population densities of homeotherms: a general hypothesis. *Oikos*, 33: 182-189.
- HENDERSON I.G., CRITCHLEY N.R., COOPER J. & FOWBERT J.A., 2001. Breeding season responses of Skylarks *Alauda arvensis* to vegetation structure in set-aside (fallow arable land). *Ibis*, 143: 317-321.
- JIGUET F., 2001. Défense des ressources, choix du partenaire et mécanisme de formation des leks chez l'outarde canepetière (*Tetrax tetrax*), une espèce menacée des plaines céréalières. Thèse de doctorat, université Paris 6, Paris.
- JIGUET F., ARROYO B. & BRETAGNOLLE V., 2000. Lek mating system: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes*, 51: 63-82.
- JIGUET F. & WOLFF A., 2000. Déterminer l'âge et le sexe des outardes canepetières *Tetrax tetrax* à l'automne. *Ornithos*, 7 : 30-35.
- JOLIVET C., 1997. L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* en France : le déclin s'accroît. *Ornithos*, 4 : 73-77.
- JOLIVET C., 2001. L'outarde canepetière *Tetrax tetrax* en France. Statut de l'espèce à la fin du XX^e siècle. *Ornithos*, 8 : 89-95.
- LEPLEY M., BRUN L., FOUCART A. & PILARD P., 2000. Régime et comportement alimentaires du faucon crécerellette *Falco naumanni* en Crau en période de reproduction et post-reproduction. *Alauda*, 68 : 177-184.
- LEVEAU P., 2004. L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : relire les sources écrites. *Ecologia mediterranea* 30 : 25-33.
- LÉVÊQUE R. & ERN H., 1960. Sur l'hivernage de l'outarde canepetière *Otis tetrax* dans le Midi de la France. *Alauda*, 28 : 57-62.
- LIMA S.L., 1995. Back to the basic of anti-predatory vigilance: the group-size effect. *Animal Behaviour*, 49: 11-20.
- LIMA S.L. & BEDNEKOFF P.A., 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153: 649-659.
- MARTÍNEZ C., 1994. Habitat selection by the Little Bustard *Tetrax tetrax* in cultivated areas of Central Spain. *Biological Conservation*, 67: 125-128.
- MARTÍNEZ C., RUFINO R. & BELIK V., 1997. Little Bustard *Tetrax tetrax*. In: Hagemeyer W.J.M. & Blair M.J. (eds), *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: their Distribution and Abundance*. T & A D Poyser, London: 242-243.
- MOLÉNAT G., HUBERT D., LAPEYRONIE P. & GOUY J., 1998. Utilisation de la végétation du coussoul par le troupeau ovin. In : *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la Plaine*. CEEP, Aix-en-Provence: 46-54.
- MOLINIER R. & TALLON G., 1949. La végétation de la Crau. *Revue générale de Botanique*, 56 : 525-540.
- MORALES M., 2001. Recherche des zones d'hivernage des outardes canepetières françaises hivernant en Espagne (hiver 2000-2001). LPO/LIFE-Nature/ministère de l'Environnement.
- MORALES M., JIGUET F. & ARROYO B., 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola*, 48: in press.
- OTERO C., 1985. A guide to sexing and ageing Little Bustards. *Bustard Studies*, 2: 173-178.
- PAIN D. & DIXON J., 1997. Why farming and birds in Europe? In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 1-24.
- PAUL J.-P., 1998. Estimation des populations, distribution et première approche de la sélection de l'habitat chez l'outarde canepetière *Tetrax tetrax* L. et l'oedicnème criard *Burhinus oedicnemus* L. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône). Mémoire de DESS, Université catholique de l'Ouest, Angers.

- ROBERTS G., 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. *Animal Behaviour*, 51: 1077-1086.
- RÖRMERMANN C., BERNHARDT M., DUTOIT T., POSCHLOD P. & ROLANDO C., 2004. Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussou après abandon. *Ecologia mediterranea* 30 : 47-70.
- SALAMOLARD M., BRETAGNOLLE V. & BOUTIN J.M., 1996. Habitat use by Montagu's Harrier, Little Bustard and Stone Curlew in western France: crop types and spatial heterogeneity. In: Fernández Gutierrez J. & Sanz-Zuasti J. (eds), *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat*. Junta de Castilla y León, Valladolid: 209-220.
- SALAMOLARD M. & MOREAU C., 1999. Habitat selection by Little Bustard *Tetrax tetrax* in a cultivated area of France. *Bird Study*, 46: 25-33.
- SAMAT J.-B., 1906. *Chasses de Provence 2^e Série : Crau et Camargue*, Flammarion, Paris.
- SAS INSTITUTE, 1994. *SAS/STAT User's Guide*. Version 6.11. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- SCHULZ H., 1980. *Zur Bruthabitatwahl der Zwergtrappe Tetrax tetrax in der Crau (Südfrankreich)*. Braunschweiger Naturkundliche Schriften, 1: 141-160.
- SCHULZ H., 1985. *Grundlagenforschung zur Biologie der Zwergtrappe Tetrax tetrax*, Staatlichen Naturhistorischen Museum, Braunschweig, Germany.
- SUÁREZ F., NAVESO M.A. & DE JUANA E., 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes. In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 297-330.
- TOURENQ C., AULAGNIER S., DURIEUX L., LEK S., MESLÉARD F., JOHNSON A.R. & MARTIN J.L., 2001. Identifying rice-fields at risk from damage by the greater flamingo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 170-179.
- TREVES A., 2000. Theory and methods in studies of vigilance and aggregation. *Animal Behaviour*, 60: 711-722.
- TUCKER G., 1997. Priorities for bird conservation in Europe: the importance of the farmed landscape. In: Pain D. & Pienkowski M.W. (eds), *Farming and Birds in Europe: the Common Agricultural Policy and its Implications for Bird Conservation*. Academic Press, San Diego: 79-116.
- UNIVERSITÉ DE PROVENCE (ED.), 1983. *Études écologiques en Crau (Bouches-du-Rhône)*. Vol. 10. Editions de l'université de Provence, Marseille : 172.
- VON FRISCH O., 1980. Über ökologische Veränderungen und neue faunistische Beobachtungen in der Crau (Südfrankreich) 1969-1980. *Bonner Zoologische Beiträge*, 31: 199-206.
- WOLFF A., 1998. Effectifs et répartition de la grande avifaune nicheuse des coussouls. In: *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau : pour une gestion globale de la plaine*. CEEP, Aix-en-Provence : 13-21.
- WOLFF A., 2001. Changements agricoles et conservation de la grande avifaune de plaine : étude des relations espèce-habitats à différentes échelles chez l'outarde canepetière. Thèse de doctorat, université Montpellier II, Montpellier.
- WOLFF A., PAUL J.-P., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the Little Bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38: 963-975.
- WOLFF A., DIEULEVEUT T., MARTIN J.-L. & BRETAGNOLLE V., 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107: 211-220.

SOMMAIRE – CONTENTS

JEAN BOUTIN & GILLES CHEYLAN	
Préface	5
THIERRY DUTOIT	
Editorial	6
ÉLISE BUISSON, THIERRY DUTOIT, AXEL WOLFF	
Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France)	7
PHILIPPE LEVEAU	
L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau : relire les sources écrites	25
GUILLAUME LEBAUDY	
Gravures et graffiti des bergers de la plaine de la Crau : un patrimoine fragile et méconnu	35
CHRISTINE RÖRMERMAN, MARKUS BERNHARDT, THIERRY DUTOIT, PETER POSCHLOD, CHRISTIANE ROLANDO	
Histoire culturelle de la Crau : potentialités de ré-établissement des espèces caractéristiques du coussous après abandon	47
ÉLISE BUISSON, THIERRY DUTOIT & CHRISTIANE ROLANDO	
Composition et structure de la végétation aux bordures entre friches post-culturelles et végétation steppique dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône)	71
SYLVAIN FADDA, JÉRÔME ORGEAS, PHILIPPE PONEL & THIERRY DUTOIT	
Organisation et distribution des communautés de Coléoptères dans les interfaces steppe-friches post-culturelles en Crau	85
NICOLAS VINCENT-MARTIN	
La chevêche d'Athéna (<i>Athene noctua</i> Scopoli) en plaine de Crau : répartition et première estimation de la population	105
AXEL WOLFF	
Influence de la mosaïque d'habitats sur l'écologie et la distribution de l'outarde canepetière en Crau	111

LA PLAINE DE LA CRAU, ENTRE CAMARGUE ET ÉTANG DE BERRE, dans le département des Bouches-du-Rhône, est un espace naturel qui ne laisse personne indifférent : elle avait son musée, l'Écomusée de la Crau, elle possède aussi maintenant sa réserve, la Réserve naturelle nationale des coussous de Crau (74 000 ha), créée en 2001, formidable site d'atelier pour les chercheurs qui s'intéressent non seulement aux origines lointaines de la formation de cet écosystème, mais également aux impacts de la fragmentation induite par les usages multiples, passés ou récents, qui en ont été faits.

Dans ce numéro spécial « La Crau » de la revue *ecologia mediterranea*, plusieurs modèles biologiques sont ainsi présentés pour tester ces impacts (communautés végétales, entomofaune, avifaune) et leurs conséquences sur la gestion conservatoire. Une étude très originale sur les gravures et graffiti pastoraux apporte également des précisions sur la pratique de la transhumance en Crau. Si ces travaux apportent quelquefois des résultats contradictoires selon les échelles spatio-temporelles abordées et les modèles biologiques étudiés, il en ressort une nécessité, celle de réaliser des recherches pluridisciplinaires alliant sciences de l'homme et sciences de la nature afin de mieux conserver et protéger cet espace unique et d'une grande fragilité.