

Impacts of disturbance regimes and rates of water resource levels in the control of bramble colonization in a pseudo-steppe ecosystem: the case of the plain of la Crau (Bouches-du-Rhône, France)

Impacts de différents régimes de perturbations et niveaux de ressource hydrique pour contrôler une espèce proliférante dans un écosystème pseudo-steppique: le cas de *Rubus ulmifolius* Schott. dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône, France)

Solène Masson^{a,*}, François Mesléard^{a,b} and Thierry Dutoit^a

^aUMR CNRS-IRD IMBE, Université d'Avignon, IUT d'Avignon, site Agroparc BP 61207, 84911 Avignon, Cedex 09, France;

^bCentre de recherche de La Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France

Résumé: Depuis des siècles, la pseudo-steppe de la Crau (sud-est de la France) est soumise à de nombreuses perturbations entraînant destruction et fragmentation de cet écosystème unique au monde. Outre une diminution de la richesse spécifique et une banalisation de la végétation, la communauté végétale est menacée par *Rubus ulmifolius* Schott qui colonise les milieux anciennement cultivés et/ou soumis à des infiltrations hydriques venant de l'irrigation des prairies de foin voisines. L'augmentation de son recouvrement entraîne une diminution des surfaces herbacées disponibles pour le pâturage ovin, responsable de l'organisation et de la structure de la formation végétale.

Afin de comprendre cette colonisation, des expérimentations *in situ* testant différents régimes de perturbation (débranchage et/ou pâturage) croisés à différents niveaux d'humidité du sol ont été menées de novembre 2010 à septembre 2013. Nos résultats mettent en évidence des changements significatifs de composition et une augmentation de la richesse spécifique entre les placettes débroussaillées et pâturées annuellement et celles qui ne l'étaient pas. Néanmoins l'action unique d'un débroussaillage ou du pâturage n'a pas permis de maintenir le milieu ouvert. Pour contrôler cette dynamique, un débroussaillage annuel couplé à un retour du pâturage ovin est donc recommandé. De plus, la restauration du réseau d'irrigation est à envisager afin de limiter la présence de *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult. qui se développe au dépend des espèces de la steppe.

Mots clés: *Rubus ulmifolius*; colonisation; perturbation; végétation; restauration écologique; infiltrations hydriques

Abstract: The plain of la Crau, located in South Eastern France, is a unique pseudo-steppe ecosystem, characterized by the presence of a Mediterranean climate, stony soil and limestone conglomerate at 40cm depth, and a traditional sheep grazing dating back to 6,000 years. Nevertheless, for many decades, this ecosystem has been subjected to numerous exogenous disturbance regimes. Indeed, during the 16th century, the construction of channels led to the transformation of the dry grasslands into hay meadows. Moreover, during the last century, agriculture intensification and the industrial development of military activities have significantly altered the steppe. Now, the plain of la Crau is a fragmented landscape where steppe habitats are connected directly with irrigated orchards or hay meadows. The effects on plant communities have been a decrease of species richness, a trivialization of plant composition and also the colonization of disturbed areas by pioneer invasive species such as *Rubus ulmifolius* Schott, the elm leaf bramble. Absent from the original plant composition, this species can colonize areas formerly cultivated and/or subjected to water infiltrations coming from the mismanagement of the irrigation of hay meadows nearby. The increase of bramble cover is a threat to the Crau, because it causes the reduction of herbaceous community available for traditional sheep grazing, which is responsible for the organization and the structure of the steppe plant communities. To better understand this phenomenon and to discriminate the factors responsible for this colonization, an experimentation *in situ* based on the implementation of different disturbance regimes (shrub clearing and/or grazing) crossed with two levels of water resources has been carried out during three years (between November 2010 to September 2013). During this period, we have performed a monitoring of the vegetation each spring and measured the photosynthetically active radiation at different times to a year (at the moment of clearing, before and after grazing, and after the summer drought).

Our results evidence significant changes in the composition and a drastic increase of species richness between plots that were cleared and grazed each year and those that were not. These differences can be explained by a significant reduction in the area occupied by the bramble (increase of photosynthetically active radiation). However, the action of a single clearing or grazing alone did not succeed in maintaining an open environment. No significant action of the drying plots could be detected on the plant community and on the dynamics of brambles. In order to perform a potential ecological

*Corresponding author. Email: solenemasson@orange.fr

restoration, an annual clearing coupled with a return of sheep grazing is recommended. In addition, the restoration of the irrigation system is considered in the discussion to limit the presence of *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult that develops probably at the expense of typical steppe species.

Keywords: *Rubus ulmifolius*; colonization; disturbance; water infiltration; vegetation; ecological restoration

Introduction

Les milieux herbacés représentent plus de 50 millions de km² de la surface terrestre (Gibson 2009). Le maintien de ces formations végétales ouvertes peut être expliqué par les conditions environnementales, qu'elles soient d'origine climatique et/ou édaphiques (Gibson 2009), mais aussi par des régimes de perturbation, le plus souvent liés aux activités humaines. En effet, ces dernières jouent un rôle déterminant dans la formation, le maintien, la distribution et la structuration des communautés végétales qui composent ces formations (Odum 1969; Connell and Slatyer 1977; Palmer, Ambrose, and Poff 1997; Van der maarel 2005).

Parmi ces formations végétales, les écosystèmes herbacés méditerranéens ont subi d'importants changements d'usage durant les deux derniers siècles (Groves and Di Castri 1991; Pausas and Vallejo 1999; Blondel et al. 2010). Bien qu'ils représentent seulement 1, 6 % de la superficie terrestre, ils abritent plus de 10 % des végétaux supérieurs, soit de 25 000 à 30 000 espèces (Russi, Cocks, and Roberts 1992; Noy-Meir 1995; Médail and Quézel, 1997; Alard and al. 2005; Dutoit et al. 2005; Bonanomi, Caporaso, and Allegrezza 2006).

Les perturbations anthropiques majeures à l'origine de la formation et du maintien de ses formations végétales sont le pastoralisme et les régimes d'incendies tandis que le principal stress est la faible disponibilité de l'eau liée aux caractéristiques du climat méditerranéen (sécheresse estivale, irrégularité intra et interannuelle des précipitations) (Le Houérou 1981; Henry, Talon, and Dutoit 2010; Dutoit et al. 2011). Depuis le 20^e siècle, des changements de pratiques agricoles (mise en culture ou au contraire déprise agricole) ainsi que diverses autres activités humaines (industrielles ou militaires) ne cessent de réduire la superficie de ces milieux.

La Plaine de la Crau située dans le sud-est de la France (Bouches-du-Rhône) constitue un exemple typique de pelouse sèche méditerranéenne. Les interactions entre une pratique pastorale multiséculaire, un climat méditerranéen et un sol oligotrophe recouvert de galets sont à l'origine de la formation d'une communauté végétale particulière (Devaux et al. 1983; Dutoit et al. 2004). Composée pour plus de 50% de plantes annuelles, cette communauté est dominée par *Asphodelus ayardii* Jahand. & Maire, *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv., *Thymus vulgaris* L., ou encore *Stipa capillata* L. et présente l'une des plus importantes richesses spécifiques végétales de la région (Devaux et al. 1983; Buisson et al. 2004).

Depuis le 16^e siècle, ce milieu unique, seule steppe de France (Devaux et al. 1983), a subi de nombreuses dégradations, perturbations et destructions. La mise en

place d'un système d'irrigation dans le nord de la plaine a entraîné la transformation de 11 500 ha de pelouses sèches en prairies irriguées (Dutoit et al. 2004). L'exploitation de la plaine de la Crau s'est intensifiée au cours du 20^e siècle. Une large superficie de la plaine a alors été transformée en terres arables. Les activités industrielles et militaires ont, elles aussi, participé à la fragmentation de la plaine, réduisant ainsi l'aire originelle de plus de 50 000 ha à 11 500 ha, répartis dans une matrice paysagère hétérogène (cultures céréalières, vergers intensifs, zones industrielles et militaires) (Gaignard 2003).

Le pâturage joue un rôle clé dans la formation de cet écosystème. Cependant, même après 30 ans d'abandon des cultures, son retour ne permet pas à la végétation de revenir sur sa trajectoire originelle (Römermann et al. 2005; Buisson et al. 2006). En effet, des études ont déjà mis en évidence l'absence de banques de graines des espèces typiques de la steppe ainsi que leur faible capacité de dispersion et/ou de reproduction ce qui confère à la plaine de la Crau une très faible résilience suite à sa mise en culture même de manière très temporaire (Römermann et al. 2005).

Au cours des trois dernières décennies, ces changements d'usages ainsi qu'une mauvaise gestion du réseau d'irrigation des prairies de fauche installées depuis le 16^e siècle, ont entraîné la recolonisation spontanée de la steppe par une espèce apophyte (espèce native favorisée et propagée directement ou indirectement par les activités humaines), la ronce à feuilles d'ormes, *Rubus ulmifolius* Schott. Présente dans le bassin méditerranéen, son aire de répartition est généralement limitée, dans la steppe, aux tas de galets mis en place durant la seconde guerre mondiale pour empêcher tout avion d'atterrir. Ces tas de galets servent de perchoirs pour les espèces ornithochores. Ils constituent alors des habitats favorables pour le recrutement et le développement de cette ronce. Ces tas de galets permettent aussi la conservation d'une relative humidité tout en constituant une protection pour les jeunes plantules vis-à-vis du pâturage ovin et caprin.

Cette ronce présente de fortes capacités de reproduction, de dispersion et d'utilisation des ressources (lumière, eau, éléments minéraux). Dès lors que les conditions lui sont plus favorables, elle peut coloniser l'espace autour des tas de galets qui deviennent alors à leur tour des sources potentielles de colonisation (Johnstone 1986). La colonisation par cette espèce semble également entraîner des conséquences à l'échelle du paysage en causant la fermeture progressive de la steppe, réduisant ainsi les parcours et menaçant la pérennité des populations

d'oiseaux steppiques nicheurs (Cheylan et al. 1983; Jaunatre 2012).

De nombreuses recherches ont déjà mis en évidence que le contrôle de cette espèce par des moyens uniquement techniques était difficile et peu efficace (Pennycook 1998). En effet, *R. ulmifolius* présente de fortes capacités de reproduction et de croissance (Ferrell and Sellers 2009). Combiner un traitement chimique à un traitement mécanique semble être une méthode plus efficace (Klimkowska et al. 2010). Comme dans plusieurs pays, l'utilisation d'herbicides au sein d'une réserve naturelle est, cependant, interdite en France (Zalba 2005; Mazzolari, Comparatore, and Bedmar 2011).

Le but de cette étude est donc de tester l'impact sur la végétation (composition, richesse, diversité) de divers traitements de restauration des pelouses sèches colonisées par la ronce à feuille d'orme en utilisant: 1) le débroussaillage mécanique et/ou 2) l'assèchement de parcelles et/ou 3) le retour du pâturage mixte ovin et caprin pour éradiquer, sinon limiter, l'expansion en surface de cette espèce dans la plaine de la Crau. L'enjeu est de réussir à ramener la dynamique de la végétation sur une trajectoire successioneuse permettant le retour de la végétation caractéristique des pelouses sèches pseudo-steppiques de référence présentes avant les changements d'usages (phase de culture et/ou infiltration hydrique) et la colonisation concomitante par cette ronce.

Matériels et méthodes

Site atelier: le Coussoul d'Ase dans la plaine de la Crau

Située dans le sud-est de la France (Bouches-du-Rhône, 4°52'00.84"E - 43°33'25.97"N), Annexe 1 la plaine de la Crau constitue l'ancien cône de déjection de la Durance. Lors de ses changements de trajectoire, la Durance a charrié de grandes quantités de matériaux arrachés aux roches des massifs alpins dont témoigne aujourd'hui le sol recouvert sur 40 à 70% de sa surface par des galets. Le sol est de type Fersialitique leptique tronqué et peu profond. À 40 cm de profondeur, un poudingue composé de galets cimentés par l'action du calcaire des eaux de ruissellements rend la nappe phréatique inaccessible aux espèces végétales.

Soumise au climat méditerranéen, caractérisé par un été sec et aride, un hiver tempéré et humide (précipitations annuelles moyennes de 540 mm), un ensoleillement total de 3 000 h/an, ainsi qu'à l'action d'un vent dominant de nord-ouest soufflant à plus de 50 km/h pendant plus de 110 jours (Devaux et al. 1983), la Crau est, depuis des siècles, utilisée pour l'élevage extensif ovin (Leveau 2004; Henry, Talon, and Dutoit 2010).

Au cours des dernières décennies, les changements de régimes de perturbations liés aux activités humaines (intensification de l'agriculture, mise en place de systèmes d'irrigation, entre autres) ont modifié la steppe. Ces changements bénéficient à certaines espèces colonisatrices autochtones comme la ronce à feuilles d'ormes, *Rubus*

ulmifolius (Jordano 1984). Ce phénomène est notamment observé sur un parcours de la steppe nommée «Coussoul d'Ase» sur la Commune de St Martin de Crau (4°48'40.39"E-43°38'27.15"N). Cette parcelle est bordée depuis 1971, au nord et à l'ouest, par des prairies de fauche. Au sud et à l'est, des vergers intensifs de pêchers ont été mis en place en 1978. En 1978, 30 hectares du «Coussoul d'Ase» ont également été labourés, mais abandonnés dès 1982. Actuellement, la ronce recouvre une surface totale de 27,3 ha. Dans les années 2000, cette parcelle a fait l'objet d'aménagements pour la chasse (cultures à gibiers, layons de débroussaillage, élevage de faisans) et a servi de dépôt d'arbres fruitiers morts retirés des parcelles voisines. Comme l'attestent les photographies aériennes, le pâturage semble y être pratiqué depuis 1945 (Annexe 2).

L'irrigation par submersion tous les 10 jours de mars à octobre des prairies de foin adjacentes entraîne des infiltrations hydriques dans la partie nord-ouest du Coussoul. Ces écoulements entraînent un gradient d'humidité visible sur le terrain (présence de flaques temporaires) en fonction de la distance au canal d'irrigation du nord-ouest au sud-est. Ce gradient est également marqué par la dominance de *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. & Schult. dans les endroits les plus humides. Les labours réalisés dans les années 80 ont permis, quant à eux, l'installation de communautés plutôt dominées par des espèces rudérales telles que *Bromus hordeaceus* L., *Melica ciliata* L., *Clinopodium nepeta* (L.) Kunth ou encore *Lobularia maritima* (L.) Desv. Parce qu'il conjugue les effets des labours anciens et des infiltrations hydriques, en présence d'un morceau de steppe originelle, ce site a été retenu pour tester les effets de différents traitements de restauration.

Espèce étudiée

La ronce (famille des *Rosaceae*, genre *Rubus*, sous genre *Rubus*) est souvent définie comme un agrégat de plusieurs espèces (*Rubus fruticosus* L. *aggregate*) de par la difficulté de différenciation liée à la reproduction (sexuée, apomictique ou encore hybridations) (Wehrle 1985; Thompson 1997; Kollmann, Steinger and Roy 2000).

En Crau, l'espèce présente est la ronce à feuilles d'ormes *R. ulmifolius* (Devaux et al. 1983; Römermann et al. 2005), l'une des quatre espèces du genre capable d'une reproduction sexuée normale (Montaldo 2000; Mazzolari, Comparatore, and Bedmar 2011). D'un grand polymorphisme (feuilles alternées, fleurs roses/blanches), *R. ulmifolius* est une espèce arbustive sarmenteuse formant des fourrés épineux impénétrables (Mazzolari, Comparatore, and Bedmar, 2011). Le développement des tiges est biennuel. Seules les tiges de la seconde année donnent au cours de l'été les inflorescences, produisant ensuite le fruit composé de segments charnus comportant tous une graine.

La ronce est une espèce zoochore (Jordano 1984). Bien que sa production de graines soit importante, le taux de germination des semis est faible (Montaldo 2000); leur survie dépend, alors, de l'ombrage, de la concurrence avec d'autres espèces et de la consommation, liée à leur forte appétence, par les ovins/caprins (Mazzolari, Comparatore, and Bedmar, 2011).

Ces ronciers forment, donc, des réseaux de clones issus de la même souche vivace se développant sur des sols variés avec une préférence pour les milieux caractérisés par des espèces thermophiles en région méditer-rané-atlantique). Bien que les plantes matures n'aient pas de forts besoins photiques, une préférence pour les milieux ouverts, bénéficiant d'un fort éclaircissement, a été observée.

Le système racinaire, seule partie pérenne, est développé et lui permet de réguler ses besoins en eau et d'être adaptée à la sécheresse (McDowell and Turner 2002). Espèce compétitrice, elle est aussi facilitatrice, permettant le maintien d'espèces palatables dans un milieu pâturé et servant d'abri à de petits rongeurs (McDowell and Turner 2002).

Protocole expérimental

Afin d'éradiquer cette ronce ou d'en contenir la dynamique, trois traitements à deux modalités (présence/absence) ont été testés: le pâturage (noté P: pâturé et NP: non pâturé), le débroussaillage (noté D: débroussaillé et ND: non débroussaillé) et l'application du stress hydrique (noté AS: asséché et NAS: non asséché). Les trois traitements et les deux modalités ont également été croisés entre eux. Ainsi, huit traitements et un traitement dit de référence (se trouvant dans la zone de steppe intacte pâturée) ont été testés durant trois années (2011, 2012 et 2013). Le traitement témoin est constitué par des espaces colonisés par la ronce qui n'ont été ni débroussaillés ni asséchés, mais qui sont pâturés de manière traditionnelle par les ovins et caprins (traitement ND-NAS-P). Chaque traitement a été réalisé dans des quadrats de 10 m par 10 m avec six répétitions par traitement.

Le pâturage effectué par un troupeau de 1100 brebis et 20 chèvres (2,7 journées/brebis/ha/an) a été appliqué durant 45 jours en deux périodes (début et fin de printemps). Des exclos constitués par des filets de 10 m par 10 m ont été placés autour des quadrats non pâturés (24 quadrats). L'assèchement a été effectué en réalisant des tranchées de 40 cm de largeur autour du quadrat (24 quadrats). Le creusement effectué par une pelleteuse a été fait jusqu'au poudingue (70 cm de profondeur en moyenne), les écoulements d'eaux étant latéraux et le poudingue rendant la nappe phréatique inaccessible à tous les végétaux. Le débroussaillage a été effectué en 2010 (24 quadrats), puis répété en 2011 et 2012 à l'automne pour les traitements débroussaillés, pâturés, asséchés ou non (12 quadrats, traitements D-AS-P et D-NAS-P).

Deux grandes zones ont été différenciées en fonction de la présence ou non d'une espèce caractéristique d'un

milieu plus humide, *Brachypodium phoenicoïdes*, le Brachypode de Phénicie. Cette zonation *a priori* permet de distinguer les zones sèches et les zones rendues plus humides par la présence d'infiltrations hydriques en provenance des prairies de fauche voisines.

Au total, 54 quadrats (soit 5 400 m²) ont été étudiés: 24 dans la zone sans Brachypode de Phénicie, 24 dans la zone avec Brachypode de Phénicie, ainsi que six dans la zone dite de référence. Chaque traitement est donc répliqué trois fois dans les deux zones.

Dans chacun des quadrats, un inventaire des espèces floristiques a été réalisé au centre de chaque quadrat dans des sous-quadrats de 5 x 5 m² durant le mois de mai de chaque année, afin d'éviter notamment les effets bordures liés au creusement des tranchées ou à la mise en place des exclos. Pour chacune des espèces présentes, un indice d'abondance a été attribué en fonction de son taux de recouvrement sur la totalité des 25 m² étudiés. Cette surface de 25 m² a été sélectionnée pour au moins recenser plus d'une espèce en dehors de la Ronce à feuilles d'Orme dans les quadrats témoins, non débroussaillés et pâturés (six quadrats) et dans ceux où le pâturage a été exclus depuis 2010 (six quadrats).

L'étude du Rayonnement Photosynthétique Actif (PAR) a été réalisée durant les trois années de l'étude à différentes périodes (au moment du débroussaillage, avant et après le pâturage, ainsi qu'après la période de sécheresse estivale, Annexe 3) à l'aide d'une sonde « *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI de Delta T Devices* ». Le PAR donne des indications sur l'ouverture du milieu et sur la lumière disponible aux plantules présentes sous les ronciers pour réaliser la photosynthèse.

Analyses statistiques

Une analyse multidimensionnelle non métrique NMDS fondée sur les rangs a été réalisée sur la matrice de la végétation afin d'ordonner les quadrats en fonction des caractéristiques des communautés végétales. Un test de permutation « *mrpp* » (*multiple response permutation*) a été effectué pour mesurer la différence entre les communautés végétales des traitements et celle de la steppe en se fondant sur la distance de Bray Curtis et sur 999 permutations.

Différents indices ont été calculés pour caractériser les communautés végétales: la richesse spécifique *S*, est déterminée en comptant le nombre total de taxa présents dans un quadrat de 25 m². L'indice de Shannon *H'* est calculé selon l'équation standard:

$$H' = - \sum p_i \ln (p_i)$$

où *p_i* représente la proportion de l'espèce *i* par rapport au nombre total d'espèces *S* dans le milieu étudié. L'indice d'équitabilité *E* a également été calculé selon la formule *E* = *H'*/*H*_{max}, pour lequel *H*_{max} est l'indice de Shannon où la distribution des espèces est parfaitement régulière (*H*_{max} = ln*S*).

La distance de Bray Curtis a été calculée afin de comparer la dissimilarité des communautés végétales entre les différents traitements et par rapport à la référence. Cet indice de dissimilarité se calcule selon l'équation:

$$BC_{jk} = 2 \frac{\sum_{i=1}^p \min(N_{ij}, N_{ik})}{\sum_{i=1}^p (N_{ij} + N_{ik})}$$

où N_{ij} est l'abondance d'une espèce i dans l'échantillon j , N_{ik} celle de la même espèce dans l'échantillon k , $\min(N_{ij}, N_{ik})$ correspond au minimum d'espèces communes aux deux échantillons, et p représente le nombre d'espèces.

Ainsi une distance a été calculée entre chaque relevé d'un même traitement et chaque relevé de la référence. La distance moyenne par traitement a, ensuite, été calculée ainsi que la distance moyenne entre les relevés de la référence. Les analyses sont, ensuite, fondées sur les différences entre les distances de chaque traitement avec la distance moyenne de référence.

La normalité des données a été testée au moyen du test de Shapiro-Wilk. Pour tester les différences de richesses spécifiques, d'indice de Shannon ou encore d'indice de dissimilarité entre les traitements, nous avons utilisé un modèle linéaire à effets mixtes avec la fonction *lmer*, en traitant les effets « zone » et « année » en effets aléatoires. Une comparaison multiple et un test post-hoc ont, ensuite, été réalisés en utilisant la fonction *glht* avec le test de Tukey. Nous avons utilisé le test de Kruskal-Wallis, suivi d'un test Wilcoxon par paires avec une correction de Bonferroni lorsque la normalité n'a pas été confirmée, notamment pour les différences des mesures de PAR, testées entre les traitements, en fonction des années et des zones.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 2.13.0 (R Development Core Team 2008), avec les paquets supplémentaires *ade4* (Dray and Dufour 2007), *lme4* (Bates and Sarkar 2007), *multcomp* (Bretz and Hothorn 2001) et *vegan* (Oksanen 2011).

Résultats

Au cours des trois années d'étude, 245 espèces ont été recensées dans les différents traitements étudiés. L'analyse multidimensionnelle non métrique révèle que les communautés végétales varient en fonction des traitements, mais que les variations interannuelles ne sont pas déterminantes dans les changements enregistrés (Figure 1a). Ainsi, le traitement dit de référence est dominé durant les trois années d'étude par des espèces typiques de la steppe telles que *Brachypodium retusum*, *Lavandula latifolia* Medik., *Thymus vulgaris* L. ou encore *Euphorbia cyparissias* L. Quelle que soit l'année d'étude, la NMDS met en évidence des différences dans la composition des communautés végétales entre les traitements situés dans la zone sans Brachypode de Phénicie et ceux situés dans la zone avec cette espèce (Figure 1b).

Les résultats des traitements en présence du Brachypode de Phénicie sont caractérisés par des communautés végétales dominées par des espèces plutôt arbustives, telles que *Rubus ulmifolius*, *Rosa agrestis* Savi, *Ulmus campestris* Mill., mais aussi par des espèces ubiquistes telle que *Erigeron* L. sp. Dans la zone sans Brachypode de Phénicie, cette analyse met en évidence des changements de communautés végétales pour les traitements D-P-AS et D-P-NAS qui évoluent vers la communauté steppique. Lors de la première année d'application des traitements, ils étaient dominés par des espèces telles que *Melica ciliata*, *Clinopodium nepeta*, *Oxalis corniculata* L. ou *Rumex pulcher* L. qui sont des espèces plutôt de type rudéral. En 2013 les espèces dominantes sont *Bromus hordeaceus*, L. *Anisantha madritensis* (L.) Nevski, *Galium parisiense* L., *Trifolium suffocatum* L. ou *Psilurus incurvus* (Gouan) Schinz & Thell., toutes des espèces plutôt typiques de la steppe de Crau. Des changements similaires sont observés dans les communautés végétales des traitements D-P-NAS (Figure 1c).

Les modèles linéaires à effets mixtes testant les effets respectifs des facteurs année, zone et traitement (Tableau 1) montrent un effet significatif de l'année de même qu'un effet significatif de la zone avec ou sans Brachypode de Phénicie sur la richesse spécifique, l'indice de Shannon et la distance de Bray-Curtis. Ces deux facteurs sont, donc, considérés en facteurs aléatoires dans les analyses afin de ne prendre en compte que l'effet de nos traitements.

Quelle que soit l'année ou la zone étudiée, les modèles mixtes montrent un effet significatif des traitements ($df = 8$; $\text{Chisq} = 94,362$; $p < 0,001$) sur la richesse spécifique (Figure 2). Cette richesse spécifique (pour 25 m^2) est significativement supérieure dans le traitement de référence ($M = 51,1 \pm 2,07$, $p < 0,01$), mais n'est pas significativement différente de celle des traitements pâturés et débroussaillés entre 2011 et 2013, qu'ils aient été asséchés ou non (respectivement, pour les D-P-NAS, $M = 35,61 \pm 2,34$ et $M = 38,11 \pm 3,17$ pour les D-P-AS, $p < 0,001$). Les traitements ayant subi un débroussaillage, mais n'étant pas ensuite pâturés (D-NP-AS et D-NP-NAS) présentent une situation intermédiaire. Significativement différents de la référence et des traitements n'ayant pas subi de débroussaillage, ces derniers ne sont cependant pas significativement différents des traitements débroussaillés et pâturés (respectivement, $M = 30,66 \pm 2,14$ pour D-NP-NAS et $M = 30,27 \pm 2,00$ pour les traitements D-NP-AS, $p < 0,001$). Enfin, les placettes non débroussaillées présentent des richesses spécifiques significativement plus faibles que celles des placettes débroussaillées et de la référence, mais elles ne possèdent pas de différence significative entre elles. Par ailleurs, les traitements dans la zone sans Brachypode de Phénicie aboutissent à des richesses spécifiques supérieures des placettes par rapport aux effets des mêmes traitements situés en zone avec cette espèce (effet zone, $df = 2$; $\text{Chisq} = 28,899$; $p < 0,01$).

Les indices de Shannon (Annexe 4), calculés à partir du même modèle mixte, sont significativement supérieurs, mais non significativement différents entre eux pour les placettes de références ($M = 3,54 \pm 0,08$, $p < 0,001$) et les effets des traitements débroussaillés par rapport aux effets de tous les autres traitements non débroussaillés (respectivement, $M = 3,06 \pm 0,05$ pour les débroussaillés et $M = 2,53 \pm 0,08$ pour les non débroussaillés, $p < 0,001$).

L'étude de la distance de Bray Crutis complète les résultats obtenus précédemment (Figure 3). La distance de dissimilarité est significativement plus faible entre les relevés des placettes de références ($BC = 0,38 \pm 0,01$, $p < 0,001$) mais n'est pas significativement différente des distances avec les placettes débroussaillées, pâturées asséchées ou non (respectivement $BC = 0,62 \pm 0,03$ pour D-P-AS et $BC = 0,64 \pm 0,03$ pour les D-P-NAS, $p < 0,001$). Les placettes qui ont été débroussaillées, non pâturées, asséchées ou non, présentent une distance de Bray Curtis significativement différente des placettes non débroussaillées, mais pas de celles débroussaillées

pâturées, asséchées ou non (respectivement $BC = 0,67 \pm 0,025$ pour les traitements D-NP-NAS et $BC = 0,68 \pm 0,028$ pour les traitements D-NP-AS, $p < 0,001$). Elles présentent donc une situation intermédiaire. Enfin, les placettes n'ayant pas subi de débroussaillage sont significativement plus distantes que les autres placettes de la référence, mais ne présentent pas de distances significativement différentes entre elles.

L'analyse du rayonnement photosynthétique révèle aussi un effet positif des traitements (Figure 4). Quelle que soit la zone d'étude, les placettes débroussaillées et pâturées ont en effet des valeurs de PAR significativement plus élevées que les placettes non débroussaillées ($z \text{ value} = -37,75$, $p < 0,001$). En revanche, aucune différence n'a pu être mise en évidence entre les effets des mêmes traitements en fonction de l'assèchement de la placette. Néanmoins, les valeurs de PAR fluctuent au cours d'une même année. Ainsi, quelle que soit l'année et la zone d'étude considérée, les valeurs de PAR les plus élevées sont associées aux traitements D-P, asséchés ou non, après la période de pâturage (respectivement

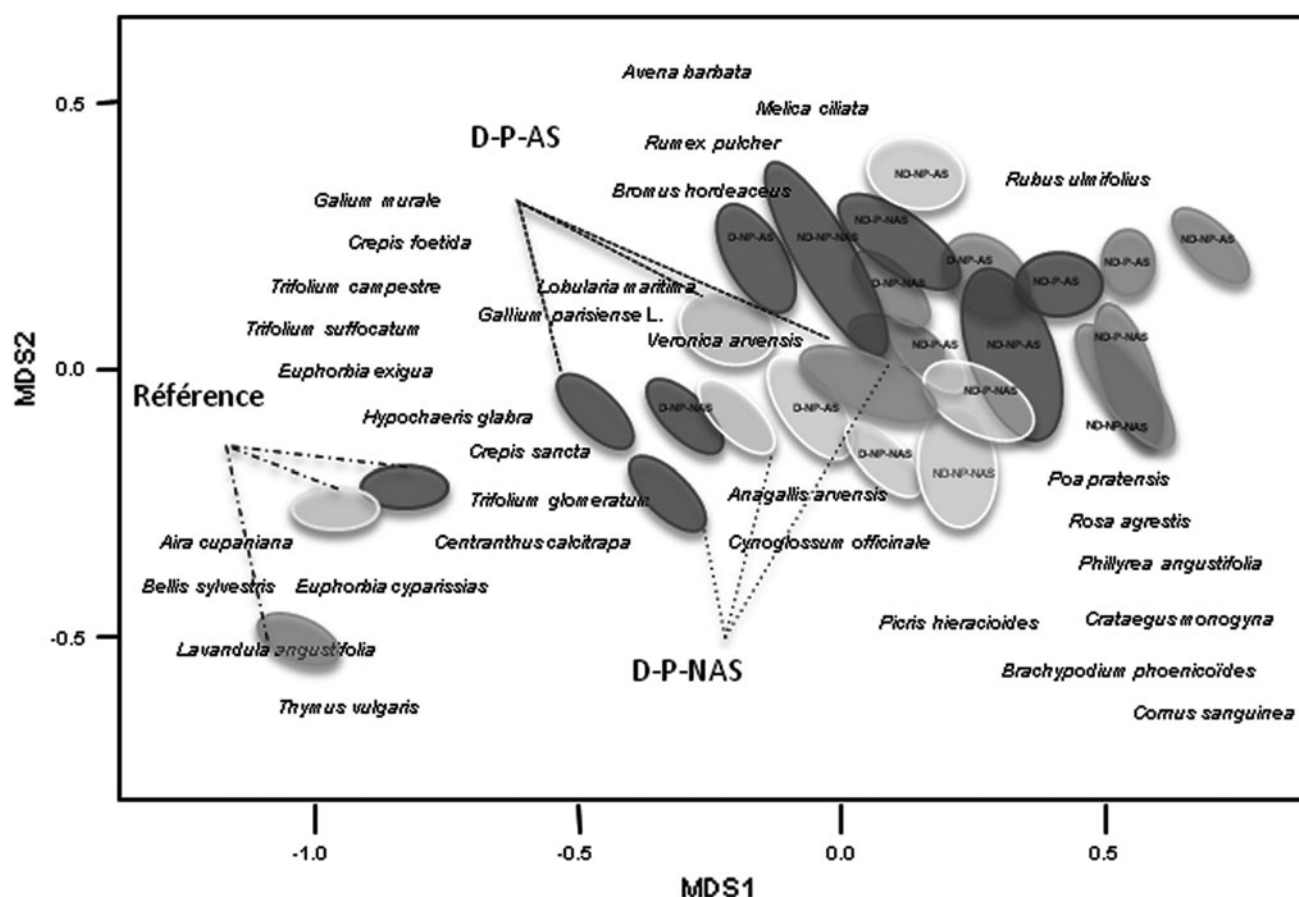


Figure 1a. NMDS réalisée sur les 245 espèces relevées en fonction a. des différents traitements et de l'année; b. en fonction des zones d'études et de l'année quel que soit le traitement et c. uniquement pour les traitements débroussaillés, pâturés asséchés ou non ainsi que la référence. Les ellipses en gris clair correspondent à l'année 2011, en gris à 2012 et en gris foncé à 2013.

Figure 1. NMDS performed on 245 species recorded according to a. the different treatments and the year; b. the study areas and the year regardless of the treatment and c. only for treatments which were clearing, grazing, drying or not and the reference. The ellipses in light gray corresponds to the year 2011, the gray ones to 2012 and the dark gray ones to 2013.

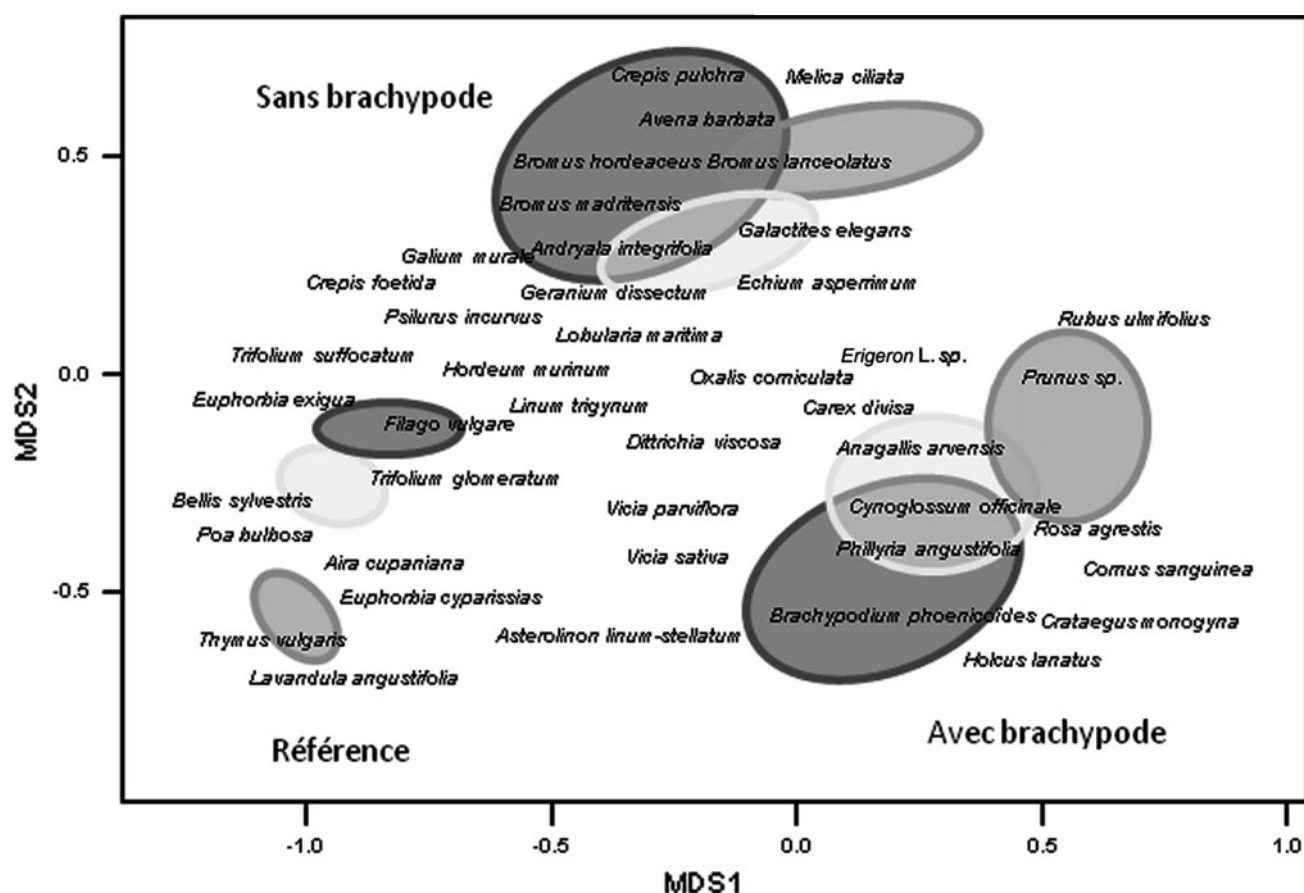


Figure 1b. (Continued)

$M = 1008,42 \pm 42,63 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pour les traitements D-P-AS et $M = 972,34 \pm 37,29 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, $p < 0,001$). Les valeurs du PAR diminuent significativement après la période de sécheresse ($p < 0,001$). Malgré des valeurs proches pour les placettes des traitements non débroussaillés, les valeurs des traitements débroussaillés demeurent significativement différentes des autres traitements qui eux ne sont pas différents entre eux.

Discussion

Le but de cette étude était de tester l'efficacité d'un débroussaillage mécanique et/ou de l'assèchement de parcelles et/ou du pâturage mixte ovin-caprin dans la lutte contre l'embroussaillage de la pseudo-steppe et des anciennes friches culturales par *R. ulmifolius*. L'action de ces traitements avait de plus pour but de favoriser la dynamique de régénération des espèces steppiques caractéristiques, dans l'éventualité de la mise en place d'une restauration écologique à grande échelle des parcelles embroussaillées.

Comme pour la plupart des pelouses méditerranéennes, la communauté végétale présente dans la steppe est caractérisée par une plus forte richesse

spécifique (avec en moyenne 55 espèces dans 25 m^2) (Lavorel 1999) que dans les friches culturales. La communauté végétale de la Crau est dominée par des espèces telles que *Brachypodium retusum*, *Aira cupaniana* Guss., *Euphorbia exigua* L., *E. seguieriana* Neck. ou encore *Stipa capillata* L. ainsi que par des espèces tolérantes aux stress selon la classification de Grime (1979). Des études antérieures ont déjà montré que suite à une phase culturale, la communauté végétale restait toujours différente en terme de composition, de richesse spécifique ou encore d'équitabilité, de celle de la steppe originelle et ce, même après 20 ans d'abandon et de remise en place du pâturage ovin traditionnel (Römermann et al. 2005; Jaunatre 2012; Dutoit et al. 2013). Dans notre étude, trois ans après l'application de nos traitements, des différences de composition sont encore observées entre les zones restaurées et la référence. Cependant, bien que la composition diffère, les traitements débroussaillés et pâturés annuellement, qu'ils soient asséchés ou non, n'étaient plus significativement différents de la référence à la fin des trois années d'études pour la richesse spécifique, la diversité et la similarité. Notre étude a donc mis en évidence un effet positif du débroussaillage annuel

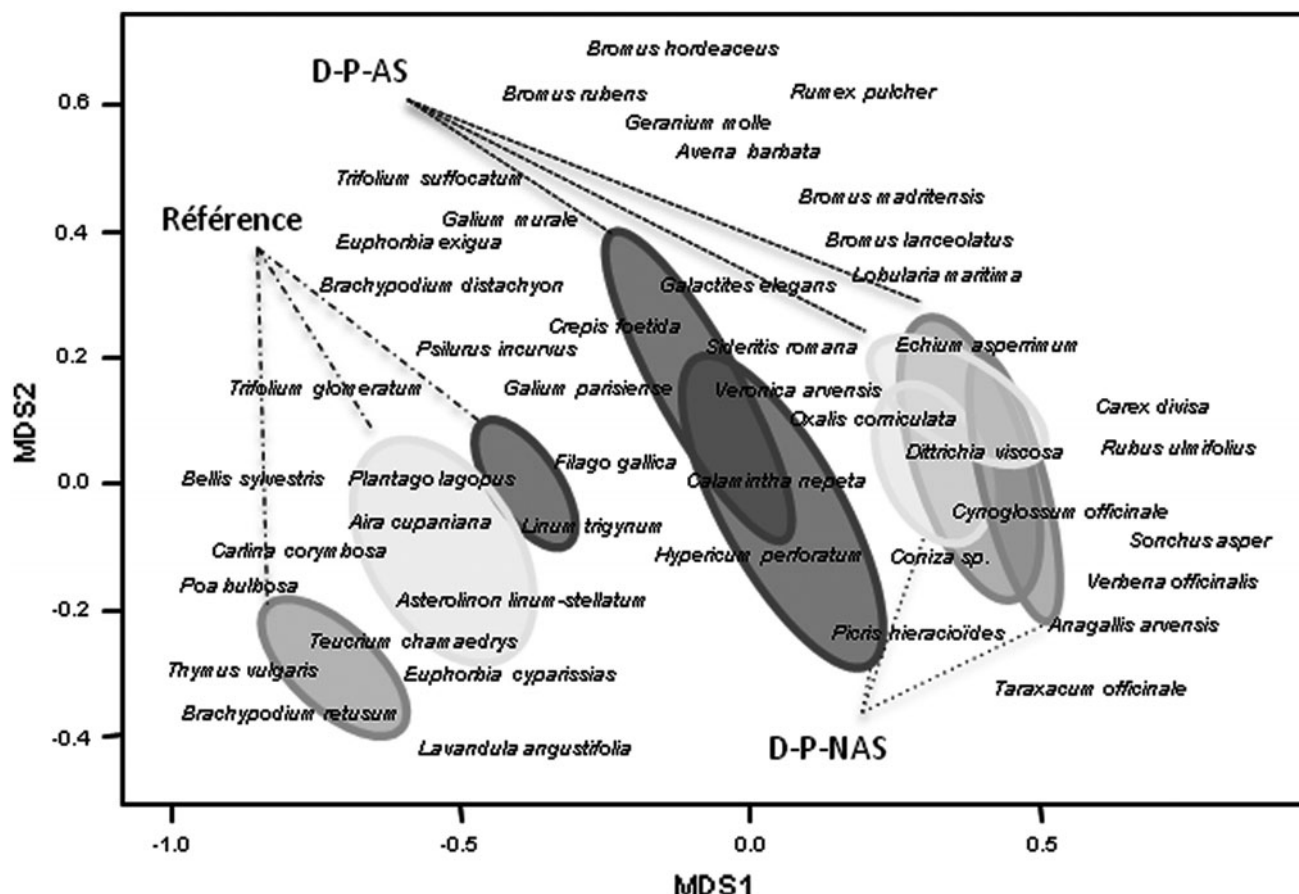


Figure 1c. (Continued)

Tableau 1. Résultats des modèles linéaires à effets mixtes testant les effets respectifs des facteurs ‘année’, ‘zone’ et ‘traitement’, sur la richesse spécifique (RS), l’indice de diversité de Shannon (H’) et l’indice de dissimilarité de Bray-Curtis (BC). Pour un modèle, un facteur fixe a été considéré, les 2 autres étant placés en facteurs aléatoires. (p value < 0.001 : *** ; p value < 0.01 : ** ; p value < 0.05 : *).
Table 1. Results of linear mixed models testing the effects of factors « years », « area » and « treatment » on the Species-Richness (RS), the Shannon Index (H’) and the Bray-Curtis Index (BC). For each model, a fixed factor was considered, others being placed in random factors. (p value < 0.001 : ***, p value < 0.01 : **, p value < 0.05 : *).

Variables à expliquer	Facteurs fixes								
	Chisq	Année df	p value	Chisq	Zone df	p value	Chisq	Traitement df	p value
RS	13,452	2	**	28,899	2	***	94,362	8	***
H’	37,033	2	***	19,135	2	***	91,998	8	***
BC	9,1103	2	*	46,606	2	***	64,267	8	***

couplé au pâturage dans la restauration d’anciennes friches sans stress hydrique même sur un pas de temps très court (trois années).

Les parcelles pâturées et débroussaillées annuellement (2010-2013) sont caractérisées par des milieux plus ouverts (rayonnement photosynthétique actif significativement supérieur dans ces deux traitements). Cette ouverture a ainsi permis à certaines espèces moins vigoureuses de recoloniser l’espace libéré. De tels résultats avaient déjà été démontrés lors d’une étude réalisée dans une forêt en Irlande (McEvoy, and McAdam 2006). Après chaque ouverture de milieu, l’irradiation,

plus importante, avait permis à des espèces plus petites et moins compétitrices de survivre (McEvoy, Flexen, and McAdam 2006). Au contraire, dans notre cas, le traitement impliquant un seul débroussaillage réalisé en 2010 n’a pas permis de maintenir un milieu ouvert (diminution des valeurs de rayonnement photosynthétique actif). Pour être efficace, le débroussaillage doit donc être répété plusieurs fois dans l’année afin d’épuiser les réserves contenues dans le système racinaire des ronciers (King County 2005). Si ce dernier n’est réalisé qu’une seule fois dans l’année, il est donc nécessaire de le faire soit avant la période de floraison, soit avant la montée de

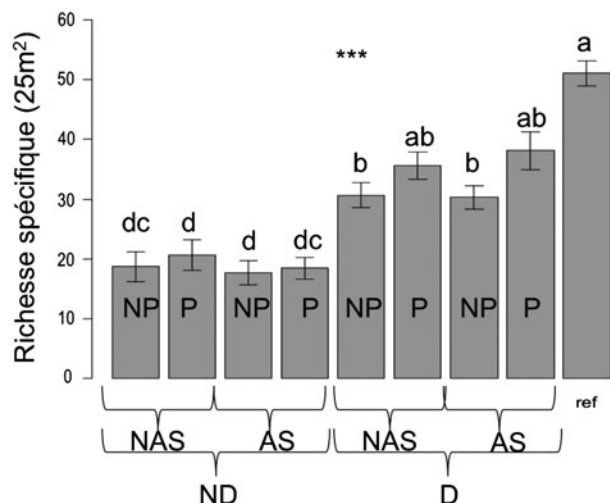


Figure 2. Moyenne des richesses spécifiques (pour 25 m²) mesurées dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D: Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Figure 2. Average Species-Richness (in 25 m²) measured in the eight treatments and in the reference performed over the three years of study, regardless of the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; ref = undisturbed reference steppe. (N=6).

la sève. L'élaboration de la sève n'aura, alors, pas lieu, ce qui entrainera la mort du système racinaire. Si le débroussaillage n'est pas effectué à la bonne période et qu'il n'est pas répété annuellement, *R. ulmifolius* peut alors repousser à partir de la couronne racinaire en densité plus forte. Les ronciers ont la capacité de recouvrir rapidement toute la végétation dans leur voisinage direct grâce à leur capacité de croissance clonale rapide (Kollman and Pirl 1995; King County 2005). Dans notre cas, le débroussaillage a été effectué à l'automne lors d'un ralentissement des mouvements de la sève. Les stocks de nutriments ayant été réalisés au cours du printemps et à la fin de l'été, la croissance des ronciers a logiquement pu reprendre lors du printemps suivant. Il est donc nécessaire de modifier la période de débroussaillage afin de maximiser son action. Pour cela, un débroussaillage printanier réalisé durant au minimum deux ans (la ronce ayant un système aérien bisannuel) est alors à préconiser.

Dans le cas où de grandes surfaces sont traitées, afin d'éviter l'érosion du sol ou encore la recolonisation du milieu ouvert par *R. ulmifolius* ou par une autre espèce invasive, le semis d'espèces appétantes (ray-grass, fétuque, sainfoin, luzerne) peut être envisagé. Si la réhabilitation du site pour la seule activité pastorale est envisagée, l'utilisation d'un semis d'herbes de printemps (vesce, avoine) pourrait être une alternative satisfaisante. En effet, en plus de stabiliser le terrain et d'éviter toute invasion, ces espèces sont extrêmement appétantes pour les ovins.

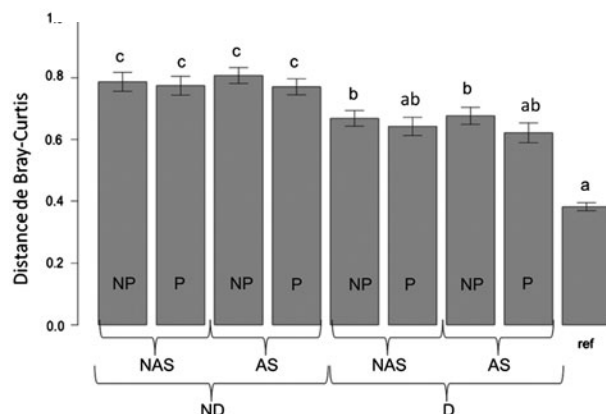


Figure 3. Indices de dissimilarité de Bray Curtis calculés dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D: Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Figure 3. Bray Curtis Indexes measured in the eight treatments and in the reference on the three years of study regardless of the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; ref = undisturbed reference steppe (N = 6).

Bien que la période de débroussaillage choisie dans notre étude ne semble pas la plus efficace pour ralentir la dynamique de *R. ulmifolius*, une coupe automnale a permis d'obtenir systématiquement de jeunes repousses de ronces au printemps suivant. Ces repousses non lignifiées sont très appréciées par les ovins pâturant le site. De nombreuses études ont, ainsi, déjà mis en évidence que d'autres espèces tels que les caprins consommaient d'avantage les ronciers (McGregor 1996). Si dans notre étude, le couple débroussaillage automnal pâturage mixte ovin/caprin annuel semble fonctionner, il serait intéressant de tester un débroussaillage printanier et un pâturage caprin seul. Les résultats pourraient alors être significatifs sur une période de temps plus courte.

La végétation de Annexe 1 la plaine de la Crau est connue pour ses capacités de dispersion limitées, sa faible résilience et son absence de banque de graines permanentes (Buisson et al. 2006). Bien que le pâturage seul n'ait pas permis de maintenir le milieu ouvert et de limiter la dynamique de colonisation de la Ronce à feuille d'Orme, les bienfaits de l'activité pastorale dans ce milieu sont connus depuis des années. En effet, le pâturage permet la dispersion, le recrutement et la régénération de cette communauté végétale (Coiffait-Gombault 2011). De plus, sur d'anciennes friches, cette activité va réduire les stocks de nutriments dans le sol (Shan et al. 2011), ce qui va alors favoriser le retour d'un sol oligotrophe et stimuler la régénération des espèces tolérantes aux stress typiques de la steppe.

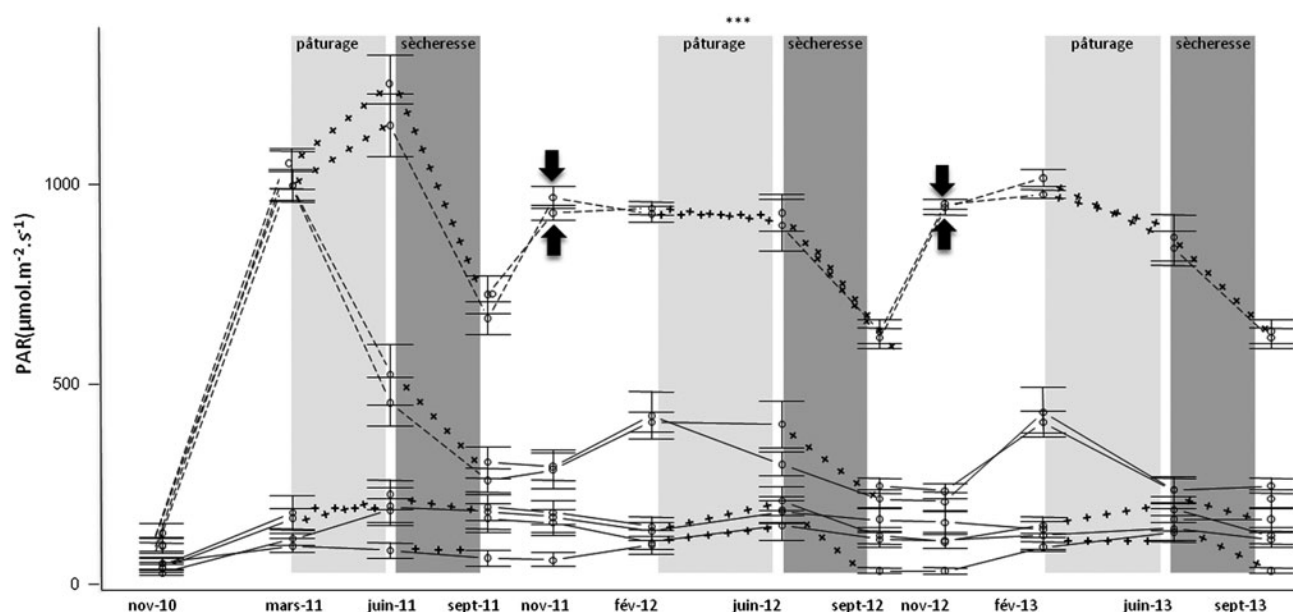


Figure 4. Evolution du rayonnement photosynthétique actif ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) durant les 3 années en fonction des traitements. Les lignes discontinues signifient que le traitement a été débroussaillé en novembre 2010. Les + indiquent que lors du pâturage (gris clair) et/ou de la sécheresse estivale (gris foncé), la placette a été pâturée et/ou asséchée par des tranchées. Les flèches indiquent les débroussaillages.

Figure 4. Evolution of the photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) during the three years according to the different treatments. Discontinued lines indicate that the treatment has been cleared in November 2010. « + » indicates that during the grazing period (light gray) and/or the summer drought (dark gray), the plot has been grazed and/ or dried by trenching. Arrows indicate periods of scrub clearing.

Dans notre cas, l'assèchement des placettes n'a pas permis de limiter la dynamique de la Ronce à feuille d'Orme. La mise en culture du terrain a cependant pu entraîner, ici, une altération du sol et donc, du poudingue, permettant alors, au système racinaire de pénétrer et d'accéder à la nappe phréatique, ce qui de fait, a limité l'efficacité des tranchées drainantes. De nombreux travaux ont, de plus, déjà montré la capacité de rétention en eau de la Ronce à feuille d'Orme.

Une précédente recherche a mis en évidence que la levée du stress hydrique était profitable à une espèce compétitrice, *Brachypodium phoenicoïdes* (Masson et al. inédit) qui se développe aux dépens des espèces typiques de la steppe. Les infiltrations hydriques présentent, donc, des effets plus négatifs sur la richesse et la diversité de la communauté végétale steppique en favorisant le développement de cette graminée compétitive. Il sera, donc, très important d'effectuer une restauration des canaux d'irrigation et de limiter les infiltrations hydriques dans les parcelles en contact direct avec les prairies irriguées par submersion. En effet, l'absence d'eau pour-rait, ainsi, ralentir la dynamique de *B. phoenicoïdes*.

Conclusion

La dynamique de colonisation de la ronce dans la plaine de la Crau représente un phénomène difficile à maîtriser. Si la présence d'un débroussaillage automnal annuel couplé à une activité pastorale traditionnelle semble

permettre de réduire le recouvrement de cette espèce, cela ne permet, cependant, pas de l'éradiquer. Dans le but de restaurer les zones de la steppe soumise à cet embroussaillage, nous recommandons, donc, d'effectuer des débroussaillages plutôt printaniers, un pâturage mixte ovin-caprin et des réparations sur les canaux d'irrigation afin de circonscrire les infiltrations hydriques.

Remerciements

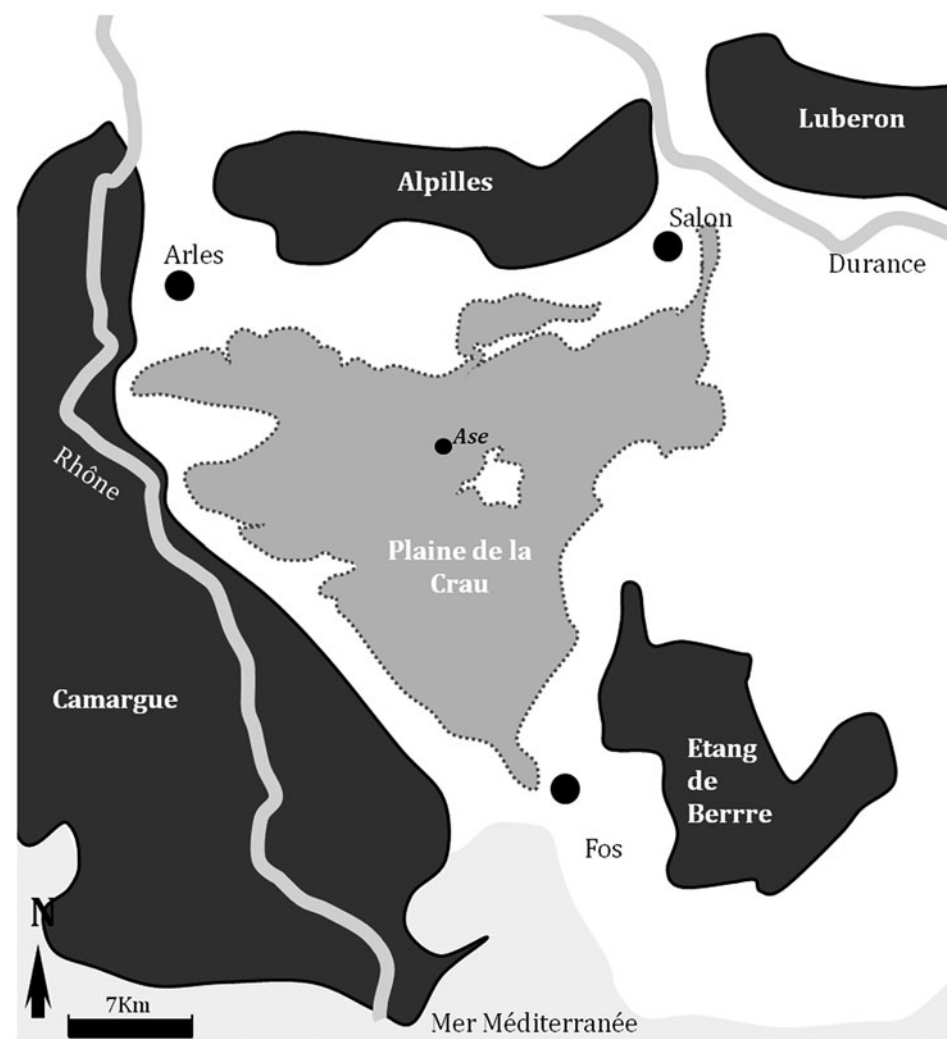
Nous remercions la Réserve Naturelle des « Coussouls de Crau » pour nous avoir permis de mener au mieux nos expérimentations *in situ*, ainsi que pour son soutien financier. Nous tenons à remercier particulièrement Daniel Pavon, pour son aide dans le suivi et la détermination des espèces. Enfin cette étude a été soutenue par le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche français, dans le cadre d'un contrat doctoral.

Références

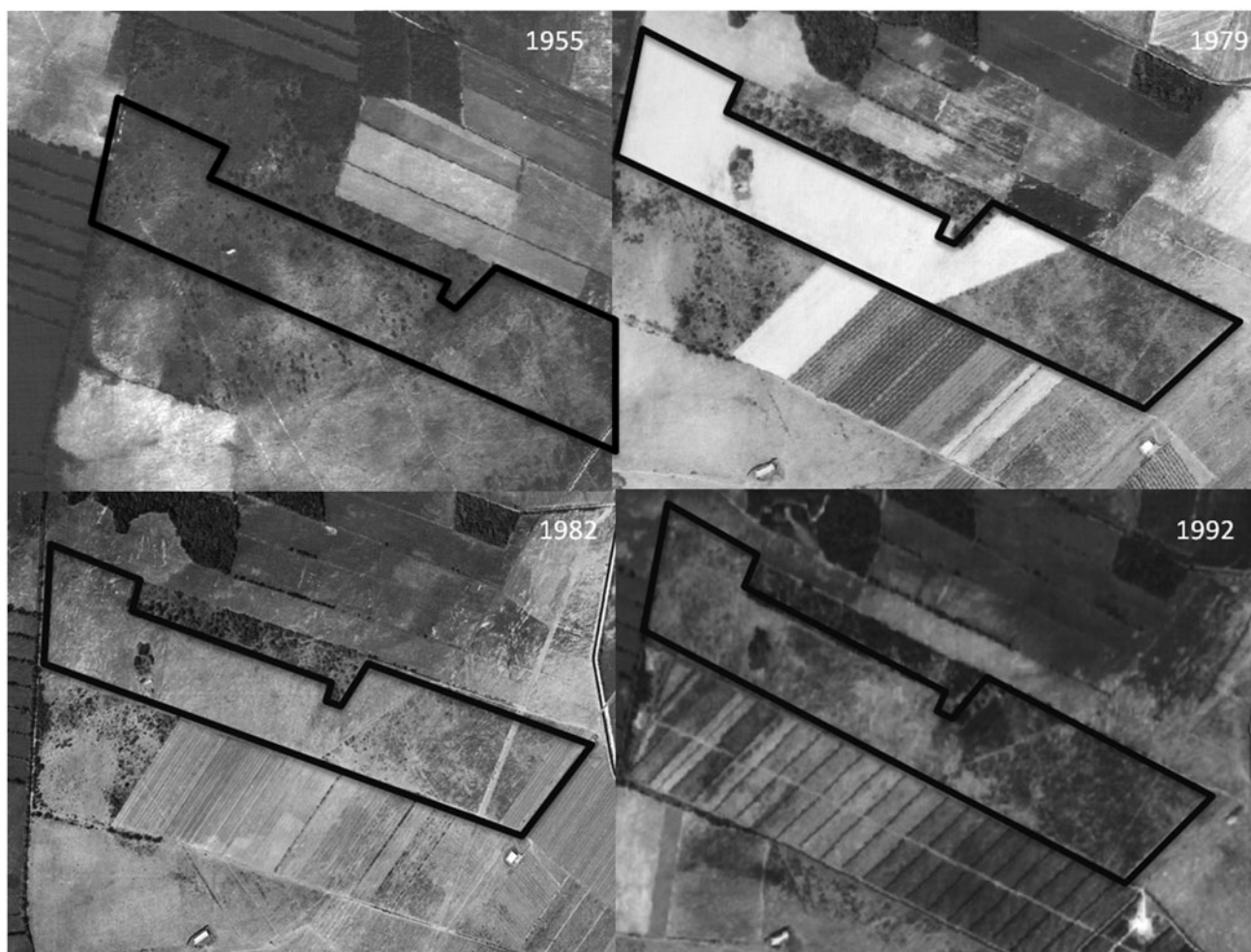
- Alard, D., O. Chabrierie, T. Dutoit, P. Roche, and E. Langlois. 2005. "Patterns of Secondary Succession in Calcareous Grasslands: can we Distinguish the influence of Former Land uses from Present Vegetation data?" *Basic and Applied Ecology* 6: 161–173.
- Bates, D.M., and D. Sarkar. 2007. *Lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes*. R package version 0.99875-6.
- Blondel, J., and J. Aronson. 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford: Oxford University Press.

- Blondel, J., J. Aronson, J.Y. Bodiou, and Y. Boeuf. 2010. *The Mediterranean region: biological diversity in space and time*. Oxford: Oxford University Press.
- Bonanomi, G., S. Caporaso, and M. Allegranza. 2006. "Short-term Effects of Nitrogen Enrichment, Litter Removal and Cutting on a Mediterranean Grassland." *Acta Oecologica* 30: 419–425.
- Bretz, A.G., and L.A. Hothorn. 2001. "On the Numerical Availability of Multiple Comparison Procedures." *Biometrical Journal* 43 (5): 645–656.
- Buisson, E., T. Dutoit, and A. Wolff. 2004. « Bilan de trente années de recherches en écologie dans la steppe de Crau (Bouches-du-Rhône, sud-est de la France). » *Ecologia Mediterranea* 30: 7–24.
- Buisson, E., T. Dutoit, F. Torre, C. Römermann, and P. Poschold. 2006. "The implications of Seed Rain and seed bank patterns for Plant Succession at the Edges of Abandoned fields in Mediterranean landscapes." *Agriculture, Ecosystems and Environment* 115: 6–14.
- Cheyland, G., P. Bence, J. Boutin, F. Dhermain, G. Olivoso, and P. Vidal. 1983. "L'utilisation du milieu par les oiseaux de la Crau." *Biologie-Ecologie Méditerranéenne* 10: 83–106.
- Coiffait-Gombault, C. 2011. "Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes: le cas de la Plaine de la Crau". PhD Diss., Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, Avignon, FR.
- Connell, J.H., and R.O. Slatyer. 1977. "Mechanisms of Succession in Natural Communities and their role in Community stability and Organization." *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Colomb, E., and R.M. Roux. 1978. « La Crau, données nouvelles et interprétations. » *Géologie Méditerranéenne* 5: 303–324.
- Devaux, J., A. Archiloque, L. Borel, M. Bourrelly, and J. Louis-Palluel. 1983. « Notice de la carte phytocéologique de la Crau (Bouches du Rhône). » *Biologie et écologie méditerranéenne* 10: 5–54.
- Dutoit, T., A. Wolff, J. Boutin, and G. Cheylan. 2004. « 30 ans de recherches dans la réserve naturelle des coussouls de Crau (bouches du Rhône): Bilan et perspectives. » *Revue d'écologie (Terre et Vie)* 59: p 358.
- Dutoit, T., E. Forey, C. Römermann, E. Buisson, S. Fadda, A. Saatkamp, P. Gagnard, and E. Trivelly. 2005. « Rémanence des utilisations anciennes et gestion conservatoire des pelouses calcicoles en France. » *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement* 9: 125–132.
- Dutoit, T., E. Buisson, S. Fadda, F. Henry, C. Coiffait-Gombault, and R. Jaunatre. 2011. « Dix années de recherche dans une pseudo-steppe méditerranéenne: impacts des changements d'usage et restauration écologique. » *Sécheresse* 22: 75–85.
- Dutoit, T., E. Buisson, S. Fadda, F. Henry, C. Coiffait-Gombault, R. Jaunatre, J.F. Alignan, S. Masson, and A. Bulot. 2013. "The pseudo-steppe of La Crau (South-Eastern France): origin, management and restoration of a Mediterranean rangeland." In: *Steppe Ecosystems: Biological Diversity, Management and Restoration*, edited by Traba, J., et M. Morales M.. 287–301. USA: Nova Publishers.
- Dray, S., and A.B. Dufour. 2007. "The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists." *Journal of Statistical Software* 22 (1): 1–20.
- Farber, S., R. Costanza, D.L. Childers, J. Erickson, K. Gross, M. Grove, C.S. Hopkinson, J. Kahn, S. Pincetl, A. Troy, P. Warren, and M. Wilson. 2006. "Linking Ecology and Economics for Ecosystem Management." *BioScience* 56 (2): 121–133.
- Fargione, J.E., T.R. Cooper, D.J. Flaspohler, J. Hill, C. Lehman, T. McCoy, S. McLeod, E.J. Nelson, K.S. Oberhauser, and D. Tilman. 2009. "Bioenergy and Wildlife: threats and Opportunities for Grassland Conservation." *Bio-science* 59: 767–777.
- Ferrell, J., and B. Sellers. 2009. *Blackberry and dewberry: Biology and control*. Florida: University of Florida IFAS Extension.
- Gagnard, 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) ». Master Diss., Université Aix-Marseille III, Marseille, FR.
- Gibson, D.J. 2009. *Grasses and grassland ecology*. Oxford: Oxford University Press.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. New York, NY: Wiley.
- Groves, R.H., and F. Di Castri. 1991. *Biogeography of Mediterranean invasions*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Henry, F., B. Talon, and T. Dutoit. 2010. "The age and History of the French Mediterranean steppe revisited by Soil Wood charcoal Analysis." *The Holocene* 20: 25–34.
- Jaunatre, R. 2012. "Dynamics and restoration of a Mediterranean steppe after changes in land-use (La Crau, Southern-France)." PhD Diss., Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, Avignon, FR.
- Johnstone, I.M. 1986. "Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential." *Biological Reviews* 61: 369–394.
- Jordano, P. 1984. "Seed weight variation and differential avian dispersal in blackberries *Rubus ulmifolius*." *Oikos* 43: 149–153.
- Keymer, R.J., and S.J. Leach. 1990. "Calcareous grassland - a limited resource in Britain" in: *Calcareous grasslands - ecology and management* édité by Hillier, S.H., D.W.H. Walton, et D.A. Wells. 11–19. Huntingdon: Bluntishan Books.
- King County Library. 2005. "King County. Noxious Weed Control Program. Blackberry, BMP." Consulté le 20 octobre 2013. <http://www.kingcounty.gov/weeds>.
- Klimkowska, A., P. Dzierż, W. Kotowski, and K. Brzezińska. 2010. "Methods limiting willow shrub re-growth alter initial removal on fen meadows." *Journal for Nature Conservation* 18: 12–21.
- Kollmann, J., and M. Pirl. 1995. "Spatial pattern of seed rain of fleshyfruited plants in a scrubland grassland-transition." *Acta Oecologia* 16: 313–329.
- Kollmann, J., T. Steinger, and B.A. Roy. 2000. "Evidence of sexuality in European *Rubus* (Rosaceae) species based on AFLP and allozyme analysis." *American Journal of Botany* 87: 1592–1598.
- Lavorel, S. 1999. "Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance." *Diversity and distributions* 5: 3–13.
- Le Houérou, H.N. 1981. "Impact of man and his animals on mediterranean vegetation." In *Mediterranean-type shrublands*, édité par Di Castri, F., R.L. Sprech, and D.W. Goodal, pp. 479–522. Amsterdam: Elsevier.
- Leveau, P. 2004. "L'herbe et la pierre dans les textes anciens sur la Crau: relire les sources écrites." *Ecologia mediterranea* 30: 25–33.
- Odum, E.P. 1969. "The strategy of ecosystem development." *Science* 164: 262–270.
- Oksane, J. 2011. "Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: vegan tutorial." *October* 83: 922.
- Masson, S., M. Gauvain, F. Mesléard, and T. Dutoit. (inédit). "Disentangling impacts of stress removal, former cultivation and bramble colonisation on a Mediterranean steppe plant community."
- Mazzolari, A.C., V.M. Comparatore, and F. Bedmar. 2011. "Control of elmleaf blackberry invasion in a naturel reserve

- in Argentina." *Journal of Nature Conservation* 19: 185–191.
- McDowell, S., and D. Turner. 2002. "Reproductive effort in invasive and non-invasive *Rubus*." *Oecologia* 133: 102–111.
- McEvoy, P.M., M. Flexen, and J.H. McAdam. 2006. "The effects of livestock grazing on ground flora in broadleaf woodlands in Northern Ireland." *Forest Ecology and Management* 225: 39–50.
- McGregor, B.A. 1996. "Using goats for the control of blackberries in north-eastern Victoria." In: *Eleventh Australian Weeds Conference Proceedings*, édité par Shepherd R.C.H., 312–324. Melbourne, Victoria.
- Médail, F., and P. Quézel. 1997. "Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin." *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 112–127.
- Montaldo, H.N. 2000. « Éxito reproductivo de plantas ornitócoras en un relicto de selva subtropical en Argentina. » [Reproductive success of bird-dispersed plants in a subtropical forest relict in Argentina] *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 511–524.
- Molinier, R., and G. Tallon. 1950. « La végétation de La Crau (Basse-Provence). » *Revue générale de Botanique* 56: 1–111.
- Noy-Meir, E. 1995. "Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of Mediterranean Grasslands." *Journal of Vegetation Science* 6: 701–710.
- Palmer, M.A., R.F. Ambrose, and N.L. Poff. 1997. "Ecological Theory and Community Restoration Ecology." *Restoration Ecology* 5: 291–300.
- Pausas, J.G., and V.R. Vallejo. 1999. "The role of fire in European Mediterranean Ecosystems". In *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin*, édité par Chuvieco, E., 3–16. Springer-Verlag.
- Pennycook, S.R. 1998. "Blackberry in New Zealand." *Plant Protection Quarterly* 13: 189–194.
- Poschlod, P., and M.F. Wallis De Vries. 2002. "The historical and socioeconomical perspective of calcareous grasslands-lessons from the distant and recent past." *Biological Conservation* 104: 361–376.
- R Development Core Team. 2008. R: *A language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, AT. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rainaud, A. 1893. « La Crau. » *Annales de Géographie* 2: 189–211.
- Reyneri, A., G. Pascal, and G. Battaglini. 1994. "Comparison between sheep and cattle grazing behaviour in native low-mountains pasture." In *Grazing Behaviour of goats and sheep*, édité par Gordon, I.J., et R. Rubino, 107–121. Zaragoza, Spain: CIHEAM-IAMZ.
- Römermann, C., T. Dutoit, P. Poschlod, and E. Buisson. 2005. "Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management." *Biological Conservation* 121: 21–33.
- Russi, L., P.S. Cocks, and R.H. Roberts. 1992. "Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland." *Journal of Applied Ecology* 29: 763–771.
- Saunders, D.A., R.J. Hobbs, and C.R. Margules. 1991. "Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review." *Conservation biology* 5: 18–32.
- SER (Society of Ecological Restoration). 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*. <http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration>. [Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working (version 2)].
- Shan, Y., D. Chen, X. Guan, S. Zheng, H. Chen, M. Wang, and Y. Bai. 2011. "Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland." *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1943–1954.
- Thompson, K., J.P. Bakker, and R.M. Bekker. 1997. *Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Van der Maarel, E. 2005. *Vegetation ecology*. Oxford: Blackwell publishing.
- Walker, K.J., P.A. Stevens, D.P. Stevens, J.O. Mountford, S.J. Manchester, and R.F. Pywell R.F. 2004. "The Restoration and re-creation of Species-rich lowland Grassland on land formerly managed for intensive Agriculture in the UK." *Biological Conservation* 119: 1–18.
- Wehrlen. 1985. « La Ronce (*Rubus fruticosus* L. agg.) en forêt. » *Revue Forestière Française* 37(4): 288–304.
- Willems, J. H. 2001. "Problems, approaches and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years." *Restoration Ecology* 9:147–153.
- Zalba, S.M., and C.B. Villamil. 2002. "Woody plant invasion in relictual grasslands." *Biological Invasions* 4: 55–72.
- Zalba, S.M. 2005. « El manejo cinético. Un terreno común para la investigación, la gestión de áreas protegidas y el conocimiento local. » [Scientific management. A common ground for research, management of protected areas and local knowledge.] *Revista de la Administración de Parques Nacionales* (Argentina) 2: 41–43.

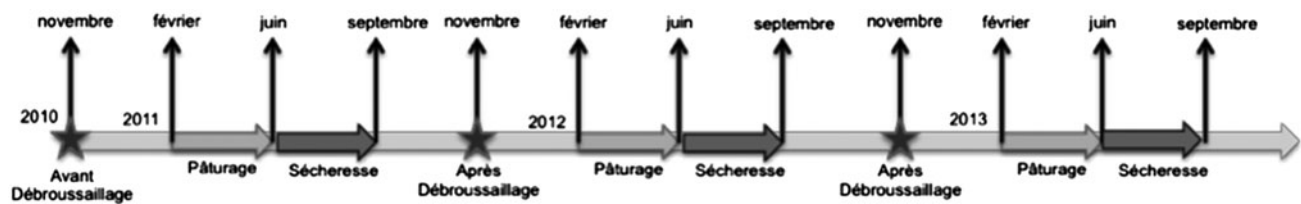


Annexe 1. Carte géographique de la plaine de la Crau.
Appendix 1. Geographical map of the Crau plain.



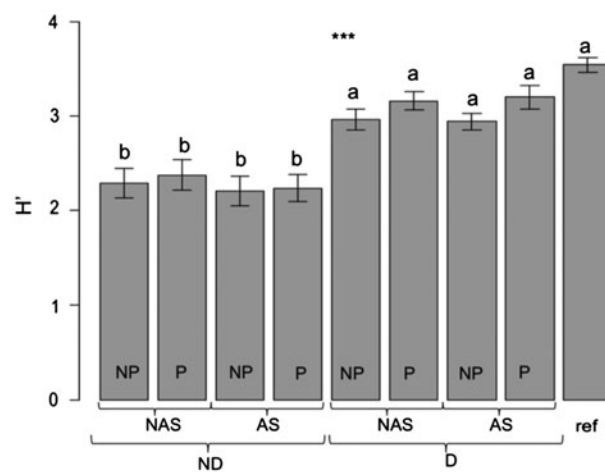
Annexe 2. Photographies aériennes du Coussoul d'Ase attestant de la présence du pâturage en 1955, de la mise en culture dans les années 80 et de l'abandon de la parcelle alors colonisée par la ronce à partir des années 90.

Appendix 2. Aerial photographs of the « Coussoul d'Ase » confirming the presence of grazing in 1955, the cultivation in the 80s and the abandonment of the plot, then colonized by brambles from the 90s.



Annexe 3. Chronologie des mesures de PAR réalisées sous les ronciers durant les 3 années de suivi avec la sonde *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI de Delta T Devices*. Les étoiles indiquent les périodes de débroussaillage. Les flèches noires indiquent les dates à laquelle la mesure a été réalisée, les flèches gris clair indiquent les périodes de pâturage et en gris foncé figurent les périodes de sécheresse estivale. La première année les mesures ont été effectuées avant le débroussaillage puis pour les années suivantes après le débroussaillage.

Appendix 3. Chronology of PAR measurements realized under brambles thickets during the three years of study with the sonde *Sun Scan Canopy Analysis System type SSI to Delta T Devices*. Stars indicate clearing periods. Black arrows indicate grazing periods and dark gray summer drying periods. The first year, measurements were realized before the clearing and to the following years after the clearing.



Annexe 4. Indices de Shannon (H') mesurées dans les 8 traitements étudiés et dans la référence réalisée sur les 3 années d'étude quelle que soit la zone. ND: Non Débroussaillé; D : Débroussaillé; NAS: Non Asséché; AS: Asséché; P: Pâturé; NP: Non Pâturé; ref = Steppe de référence non perturbée. (N = 6).

Appendix 4. Shannon Index (H') measured in the eight treatments and in the reference realized on the three years of study regardless the area. D: Clearing; ND: Not Clearing; P: Grazing; NP: Not Grazing; AS: Drying; NAS: Not Drying; Ref = Undisturbed Reference Steppe. (N = 6).