

*Photo : H. Vincent.*



*Cadenet : quartier Bellevue.*

# CONSÉQUENCE ÉCOLOGIQUE DE LA FRAGMENTATION ET DE L'ISOLEMENT DES CHÊNAIES MÉDITERRANÉENNES DANS LES VIGNOBLES DU LUBERON

Frédéric MÉDAIL & Roger LOISEL\*

Au niveau mondial, la fragmentation des habitats constitue une des plus sérieuses causes d'érosion de la biodiversité et de l'actuelle crise d'extinction des espèces (ex. HARRIS, 1984; SHORROCKS & SWINGLAND, 1990; NOSS & CSUTI, 1994; QUAMMEN, 1996). Il y a fragmentation quand un écosystème de large étendue est transformé, par action humaine, en de nombreux fragments de taille réduite, spatialement isolés les uns des autres par un ensemble d'habitats (le plus souvent fortement perturbés) différents de ceux d'origine (WILCOVE & al., 1986). Les processus de fragmentation des habitats reposent sur deux composantes (HARRIS, 1984; SAUNDERS & al., 1991; NOSS & CSUTI, 1994) :

1. une réduction globale de l'occupation spatiale du ou des habitats dans le paysage, et
2. un rétrécissement des habitats restant en taches encore plus isolées et réduites.

Il faut cependant distinguer un habitat fragmenté d'un habitat insulaire, ce dernier étant un ensemble fonctionnellement isolé où la connectivité spatiale (*connectedness*) est nulle et la connectivité biologique (*connectivity*) réduite.

La fragmentation réduit ou modifie la biodiversité à travers quatre mécanismes principaux (NOSS & CSUTI, 1994) :

1. comme les fragments restants représentent seulement un échantillon des habitats d'origine, bon nombre d'espèces sont éliminées;
2. les paysages modifiés deviennent souvent inhospitaliers pour de nombreux végétaux indigènes et limitent les processus de dispersion;
3. les petits fragments contiennent une diversité d'habitats plus réduite supportant des populations restreintes

d'espèces autochtones soumises à des phénomènes accélérés d'extinction, parfois compensés par une augmentation de densité des populations de quelques espèces;

4. la modification des conditions climatiques et écologiques en bordure et à l'intérieur des isolats (effets de lisière : CADENASSO & al., 1997), diminue la surface-cœur de l'îlot et facilite la pénétration de plantes non-indigènes, à capacité de compétition souvent élevée, issues des zones de culture.

La fragmentation demeure la principale menace pour la plupart des communautés de la zone tempérée de l'hémisphère nord, même si elles sont souvent considérées comme plus résistantes aux effets de la fragmentation que les écosystèmes tropicaux. En fait, ce constat est sans doute biaisé, notamment en Europe, par l'impact très ancien de l'Homme, responsable de déforestations précoces sur de plus vastes territoires que ceux généralement admis. Soumise à des perturbations et exploitée depuis plusieurs siècles (cf. THIRGOOD, 1981; LE HOUÉROU, 1981), la forêt méditerranéenne a subi et connaît encore un processus de fragmentation, aussi bien dans la partie méridionale que septentrionale du bassin méditerranéen. Malgré l'ampleur et l'ancienneté du phénomène, cette sévère perturbation n'a été étudiée que depuis peu dans les communautés végétales de la région méditerranéenne, et seulement dans la partie nord-occidentale (MÉDAIL, 1996; LUMARET & al., 1997; RESCIA & al., 1997). Pourtant, de telles recherches s'avèrent cruciales dans l'optique d'un maintien durable de la flore méditerranéenne, particulièrement remarquable sur le plan de la richesse floristique et de l'endémisme (MÉDAIL & QUÉZEL, 1997).

\*IMEP (Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie), CNRS, case 461, Faculté des sciences Saint-Jérôme, Université Aix-Marseille, 13 397 Marseille CEDEX 20.  
e-mail : f.medail@botmed.u-3mrs.fr

En Provence, les processus de fragmentation des « milieux naturels » affectent en particulier les secteurs côtiers en raison de la forte urbanisation littorale, et certaines zones où une agriculture à forte valeur ajoutée (viticulture, horticulture, arboriculture) est encore consommatrice de terres. L'extension des vignobles a ainsi induit une fragmentation des structures boisées et la création d'isolats (MÉDAIL, 1996). Dans le cadre d'un programme plus vaste portant sur les "Recherches des conditions de maintien, en région méditerranéenne des populations animales et végétales en situation d'habitat isolé" (LOISEL, 1995), un site comportant plusieurs isolats situés sur le piémont sud du Luberon a été retenu et le présent travail vise à synthétiser les principaux résultats obtenus sur les communautés de végétaux supérieurs (plantes à fleurs et fougères). La thématique développée s'inscrit dans les recherches sur la biodiversité et le morcellement en zones de grandes cultures (PETIT & BUREL, 1998). L'accent sera mis sur les conséquences de la fragmentation sur la richesse et la composition floristiques, en examinant aussi les caractéristiques biologiques des végétaux favorisées ou non par l'isolement et/ou les pratiques culturelles environnantes.

## SITE ET MÉTHODES

S'étendant sur le piémont sud du massif du Grand Luberon (Vaucluse), la zone étudiée comprend, sur 5 km<sup>2</sup> environ, 5 isolats ou îlots forestiers (tabl. 1) sur trois communes faisant partie du Parc naturel régional du Luberon : Pertuis (îlot de référence des « Trois-Croix » : J), la Tour d'Aigues (3 îlots de « Plan-plus-loin » : K, L et M) et Ansouis (îlot du « Grand Cassan » : N), dans une plaine agricole essentiellement vouée à la viticulture. L'amplitude altitudinale est faible, comprise entre 290 m (partie basse du « Grand Cassan ») et 330 m (îlot des « Trois Croix »). Le substratum géologique se compose de dépôts molassiques du Miocène auxquels se sont ajoutés des sédiments mio-pliocènes, puis d'importantes masses colluviales descendues du Luberon (DUCLOS, 1994). Sur le plan climatique, le site d'étude se classe dans le bioclimat méditerranéen sub-humide à hiver frais (coefficient pluviothermique d'Emberger égal à 76,16 et moyenne des minima du mois le plus froid de l'année égale à 0,06 °C). Les ligneux sont surtout représentés par le chêne vert (*Quercus ilex* subsp. *ilex*) et par le pin d'Alep (*Pinus halepensis*). Les

autres arbres, à feuilles caduques (chêne pubescent, cormier, noyer), dont les graines sont dispersées par les animaux, s'avèrent en extension. Les arbustes comprennent le cade (*Juniperus oxycedrus* subsp. *oxycedrus*), la laïraie (*Phillyrea angustifolia*), le viorne-tin (*Viburnum tinus*) dans les îlots les plus secs (J, K, L, M), ainsi que l'aubépine (*Crataegus monogyna* subsp. *monogyna*), le cornouiller (*Cornus sanguinea*) et le troène (*Ligustrum vulgare*) pour l'isolat du Grand Cassan (N), aux conditions microclimatiques plus fraîches. Les pelouses sèches riches en buissons bas (*Aphyllanthes monspeliensis*, *Argyrolobium zanonii*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Onobrychis pl. sp.*, *Osyris alba*, *Thymus vulgaris*...) et en herbacées vivaces (*Brachypodium retusum*, *B. phoenicoides*, *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica*, *Festuca pl. sp.*) apparaissent surtout en bordure des îlots mais aussi en situation interne, en mosaïque avec les formations arbustives.

L'analyse de la dynamique du paysage a été conduite sur trois périodes correspondant à des phases distinctes de l'occupation des sols et de la pression humaine des paysages provençaux (TATONI & al., 1999), à partir de documents cartographiques (cartes au 1/80 000<sup>e</sup> de 1884) et de photographies aériennes (années 1949 et 1991). La zone couverte par la carte (échelle 1/25 000<sup>e</sup>) représente environ 50 ha (fig. 1).

Pour chaque isolat ont été distinguées deux parties :

1. une partie interne, généralement forestière, et
2. une partie périphérique de lisière (appelée ici interface ou écotone), arbitrairement définie comme la portion sise entre la bordure cultivée du champ et les premiers ligneux inclus dans l'îlot.

Les inventaires floristiques de chaque isolat ont été réalisés pendant deux années (1993 et 1994), à diverses saisons, afin d'échantillonner les herbacées annuelles automnales ou printanières précoces.

Chaque végétal a été défini grâce à divers critères biologiques :

- les types biologiques *sensu* RAUNKIAER (1934)<sup>1</sup> : herbacées annuelles, herbacées vivaces, buissons bas et ligneux ;
- les stratégies démographiques, correspondant respectivement à la compétition (C), au stress (S) et au caractère rudéral (R) des végétaux, au sens de GRIME (1977) ;

- les niveaux de ploïdie, en distinguant les espèces diploïdes (deux lots de chromosomes homologues), les polyploïdes *sensu stricto* (végétaux dont le nombre de lots de chromosomes homologues est supérieur à 2), et les polyploïdes anciens (genres à diploïdes éteints).

Les liens entre la composition floristique et les caractéristiques topographiques des îlots (distances inter-îlots, distances îlots-grands massifs forestiers, surface et périmètre) ont été testés grâce à la méthode de Mantel (MANLY, 1991).

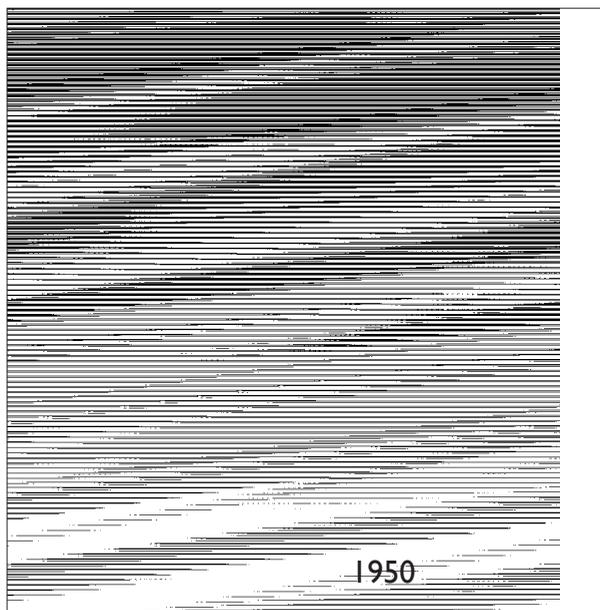
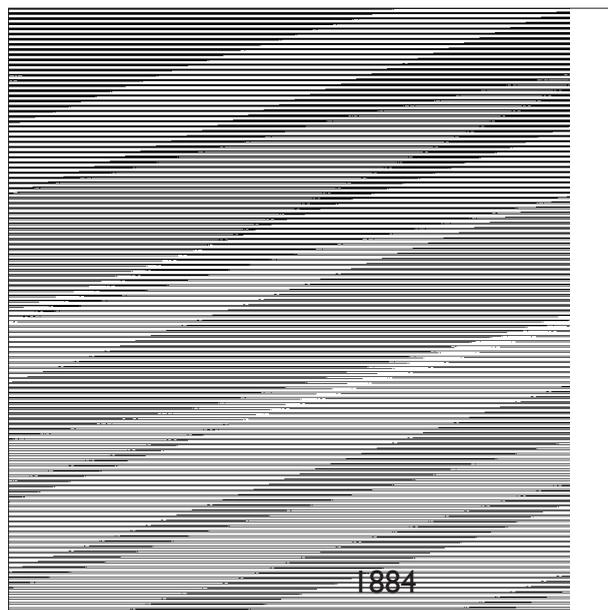
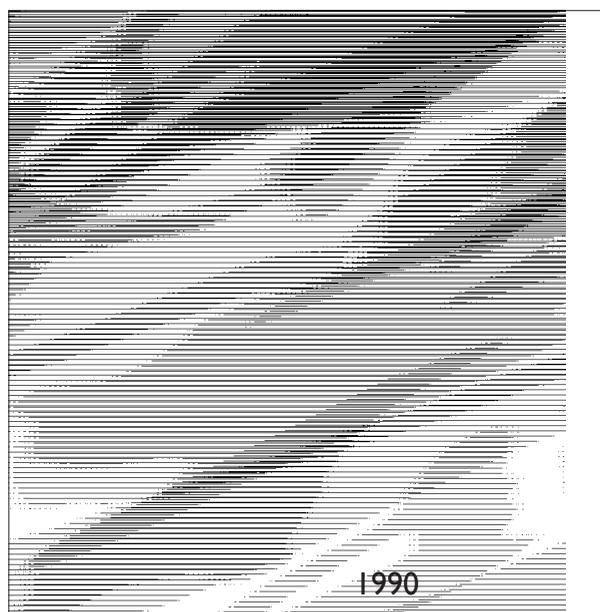


Fig. 1 : cartes schématisiques de l'évolution diachronique de l'occupation des sols du site-atelier de Provence calcaire (échelle 1/25000e); la zone couverte par chaque carte représente environ 48 ha. Les secteurs en noir correspondent aux parties préforestières et forestières, les zones en blanc se réfèrent aux cultures et aux secteurs anthropisés.

Code des îlots :

J : Les Trois Croix; K, L, M : Plan-Plus-Loim; N : Grand Cassan

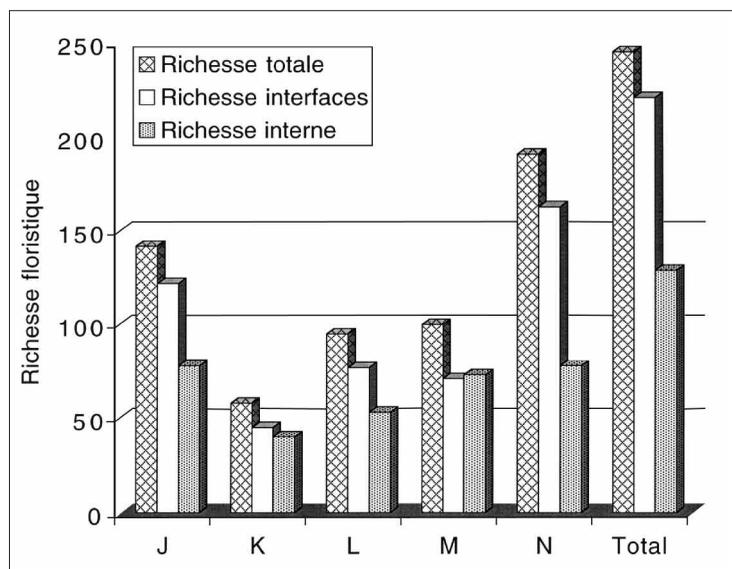


1. Pour la définition des types biologiques, on pourra se reporter à l'annexe 2 de l'article de TATONIT. & al., en page 45 de ce même volume.

## RÉSULTATS

### Fragmentation et modifications des agroécosystèmes

L'analyse de l'évolution du paysage montre que les îlots du Luberon méridional sont les vestiges d'anciennes forêts, mais chaque isolat se caractérise par une histoire propre. Depuis 1884, période d'exploitation intense de la forêt provençale, jusqu'à la période actuelle, la superficie des territoires couverts de bois et de garrigues régresse. Sur le piémont du Luberon, aucun grand massif forestier ne subsiste et les ensembles forestiers étaient déjà profondément morcelés, dès 1884, par les terres agricoles et par une urbanisation diffuse (fig. 1). Les années 1950 correspondent à une phase intermédiaire où l'extension des surfaces boisées a été contrecarrée par les coupes massives de bois, liées à la pénurie des combustibles fossiles lors de la seconde guerre mondiale. Entre 1950 et 1990, les processus de fragmentation se poursuivent, mais parallèlement les garrigues et les peuplements préforestiers isolés deviennent plus mûres et il y a densification des pinèdes et des chênaies vertes. Actuellement, les superficies des vignobles augmentent encore et les processus de fragmentation semblent s'être accélérés ces cinq dernières années, avec le classement du terroir en vin d'Appellation d'origine contrôlée (AOC); ainsi, un îlot (L) a été entièrement arasé en 1994.



### Conséquences de la fragmentation sur la richesse et la composition floristiques

Les isolats étudiés présentent une richesse floristique élevée avec 245 espèces et sous-espèces dont 221 en lisière et 129 en situation interne (fig. 2). Les processus de fragmentation tendent à augmenter la richesse spécifique des forêts sclérophylles méditerranéennes, grâce à l'accroissement des périmètres de lisière où les végétaux des friches et zones perturbées (plantes rudérales *sensu* GRIME, 1977) sont prépondérants. Les peuplements forestiers du coeur des îlots sont assez riches en espèces malgré leurs faibles surfaces, car l'isolement les prémunit en général contre la perturbation régionale majeure : l'incendie (MÉDAIL, 1996). Assez peu perturbés, certains îlots montrent donc une maturité de leur peuplement forestier nettement plus avancée que celle des grands ensembles arborés voisins. La composition floristique est toutefois altérée dans ces paysages fragmentés car certaines espèces, notamment les forestières, sont plus vulnérables que d'autres à la réduction des surfaces, à l'augmentation de l'isolement, et aux effets de lisières (NOSS & CSUTI, 1994; JULES, 1998). Néanmoins, quelques végétaux forestiers, notamment des Orchidées (ex. *Neottia nidus-avis*, *Cephalanthera*, et *Epipactis*) peuvent se maintenir dans les taillis de chêne vert.

La richesse floristique des interfaces et celle du coeur des îlots sont significativement corrélées<sup>2</sup>, ce qui illustre les liens fonctionnels entre ces deux entités, et des réponses semblables face à des perturbations, comme la « migration » de plantes rudérales depuis le vignoble jusqu'à l'intérieur, si l'interface se compose d'herbacées ou de ligneux peu denses. Il existe un lien entre la composition floristique des îlots et la distance inter-îlots; ainsi, quelle que soit la partie de l'isolat considérée, la proximité géographique est donc responsable de compositions floristiques similaires. Pour un même îlot, il y a un

Fig. 2 : richesse floristique des 5 isolats de Provence calcaire.

Code des îlots :

J : Les Trois Croix; K, L, M : Plan-Plus-Loin; N : Grand Cassan.

$2. r_2 = 0,472$  et  $p = 0,007$ .

lien significatif entre la composition floristique de l'interface et celle de l'intérieur, de même qu'entre le périmètre et la composition floristique du cœur de l'îlot. Les caractères topographiques considérés jouent donc un rôle important dans l'organisation floristique des isolats du Luberon.

### Conséquences de la fragmentation sur les caractéristiques biologiques des végétaux

Il a été montré par ailleurs (MÉDAIL, 1996) qu'il existe une relation significative entre les structures de végétation des îlots échantillonnés, les types biologiques et les niveaux de ploïdie, puisque l'on peut retrouver dans chaque cas la succession dynamique « vignes-pelouses-garrigues-milieux ou forestiers ». Les végétaux diploïdes sont surtout présents au début de cette succession. Les polyploïdes, dotés d'une plus grande plasticité écologique, supportent mieux la concurrence et les divers traitements phytosanitaires appliqués aux vignes. Les structures d'interface recèlent en majorité des espèces de lumière, herbacées ou ligneux bas, dont la dissémination est surtout assurée par le vent (anémochorie) et par les fourmis (myrmécochorie). La diversité des végétaux diploïdes est masquée par le fort recouvrement des polyploïdes, bien adaptés à ces lisières soumises à des conditions sévères de perturbations et de stress. Le cœur des fragments forestiers est au contraire dominé par les ligneux polyploïdes anciens, dispersés surtout par les vertébrés (endozoochorie). La place des annuelles dans les îlots est limitée par des contraintes d'ordre spatial et génétique, conduisant à leur faible représentativité et à leur pouvoir compétitif réduit. La confrontation entre les niveaux de ploïdie et les types biologiques simplifiés des espèces (tabl. 3) montre que :

1. les diploïdes prédominent chez les annuelles et les herbacées bisannuelles,
2. les polyploïdes se recrutent surtout chez les herbacées vivaces,
3. les polyploïdes anciens comprennent en majorité des ligneux.

Ces résultats rejoignent étroitement ceux d'HODGSON (1987) et de LUMARET & al. (1997) qui montrent que les polyploïdes sont plus communs chez les herbacées pérennes et les ligneux que chez les plantes annuelles (environ 60 % contre 40 % respectivement), alors que c'est l'inverse pour les diploïdes.

L'examen du triangle CSR de Grime relatif à la totalité de la flore des îlots montre la prédominance des végétaux tolérant le stress (S, SR et SC : 70 %) (fig. 3). Par rapport au triangle de référence (flore du sud-est de la France), celui du Luberon diffère sensiblement par des taux plus élevés aux pôles stress et compétition et par un taux inférieur pôle rudéral. Ces écarts traduisent les fortes contraintes induites par le substrat calcaire. La flore des interfaces se compose surtout d'espèces tolérant le stress (68 %), tandis que le cœur des îlots, peu soumis aux perturbations d'origine agricole, possède moins de rudérales (42 %) qu'au sein des interfaces ou de la flore provençale (57 %). La prise en compte des

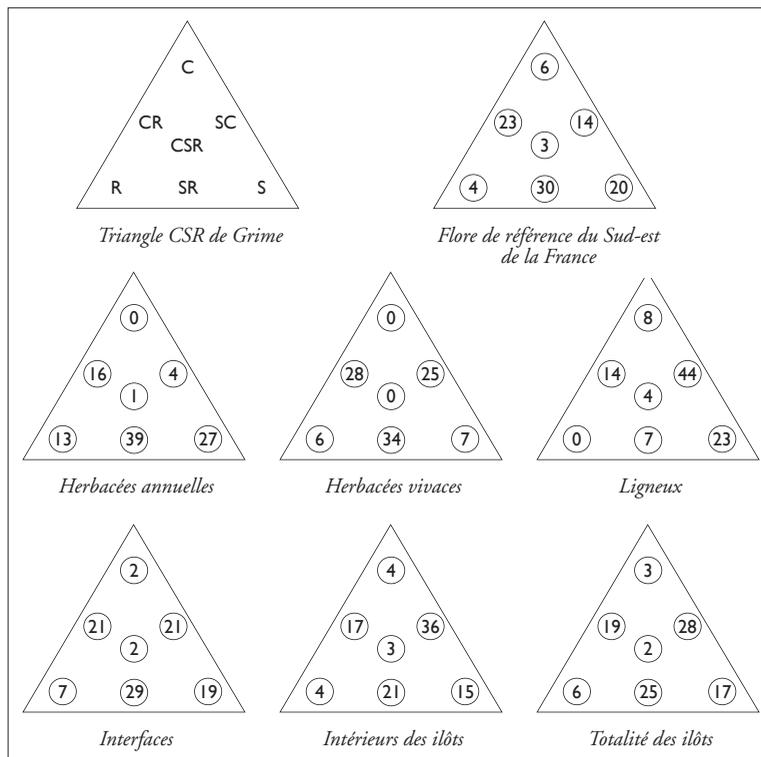


Fig. 3 : stratégies de vie, sensu Grime, des végétaux des isolats du Luberon, selon le type biologique simplifié et selon la situation dans l'isolat.

C : espèce compétitrice, S : espèce "stress-tolérante", R : espèce rudérale (d'après Médail, 1996).

types biologiques simplifiés indique que les plantes annuelles et bisannuelles sont majoritairement des espèces "stress-tolérantes" (70 %), alors que les herbacées vivaces se rencontrent surtout au pôle rudéral. Les ligneux s'intègrent pour l'essentiel dans les stratégies de compétition et de résistance au stress (75 %).

## DISCUSSION

Les écosystèmes, les communautés et les populations peuvent répondre de manière très différente à la fragmentation (ROBINSON & al., 1992) et il existe de nombreux degrés de morcellement selon l'échelle considérée.

Si l'on se place au niveau des fragments forestiers isolés, les effets dus aux caractéristiques topographiques, à la date d'isolement et à l'histoire des îlots déterminent, en premier lieu, l'organisation de la flore des isolats de Provence (MÉDAIL, 1996). Parmi les paramètres géographiques pris en compte pour caractériser les îlots (surface, périmètre, forme, longueur, largeur, distance aux grands massifs forestiers, distance inter-îlots), seule la surface et, à un degré moindre, le périmètre sont corrélés avec la richesse floristique. L'importance de la surface se trouve d'ailleurs fréquemment mise en exergue dans l'organisation floristique des isolats (HOBBS, 1988; DZWONKO & LOSTER, 1988). Si l'on confronte les paramètres topographiques précédents à la composition floristique des isolats, la distance inter-îlots apparaît comme la variable explicative principale. Deux îlots spatialement proches présentent des compositions floristiques similaires, résultat opposé à celui obtenu par KADMON & PULLIAM (1993) lors de leur étude des îles vraies lacustres d'Amérique du Nord. La distance îlot-grand massif ne semble pas influencer sur la richesse ou la composition floristique des fragments isolés étudiés, même si une telle relation a parfois été mentionnée (HELLIWELL, 1976; DZWONKO & LOSTER, 1988).

Les conditions écologiques différentes (degré d'insolation plus élevé en particulier) entre lisière et intérieur de l'îlot conduisent à une modification de la composition floristique; il y a le plus souvent augmentation de la richesse et prolifération de végétaux de lumière et/ou non-indigènes en périphérie de l'isolat (RANNEY & al., 1981; CADENASSO & al., 1997). La plus ou moins grande perméabilité des lisières explique aussi les

changements des taux d'émigration et d'immigration des végétaux : des interfaces denses peuvent diminuer le taux d'immigration et préserver ainsi l'intégrité forestière du cœur de l'îlot. En région méditerranéenne, des lianes telles que la salsepareille (*Smilax aspera*), la garance voyageuse (*Rubia peregrina*) et diverses ronces forment souvent d'épais manteaux au niveau de la limite entre les cultures et les ensembles forestiers.

Au niveau des populations et des espèces végétales, la fragmentation des habitats conduit à l'isolement et à la réduction de la taille des populations, avec des conséquences génétiques et fonctionnelles différentes selon l'espèce considérée (TEMPLETON & al., 1990). Les caractéristiques démographiques et les potentialités de dispersion déterminent donc le maintien des populations et des individus, dans le temps et dans l'espace. Les effets de lisière tendent à limiter la régénération et la germination des végétaux forestiers en induisant des changements de conditions d'humidité et de lumière (ex. JANZEN, 1986; JULES, 1998). Le phénomène de fragmentation limite ou empêche aussi les nombreuses interactions biologiques, comme les relations prédateur-proie ou plante-pollinisateur (RATHCKE & JULES, 1993). Mais l'isolement peut tout aussi bien exacerber la compétition et la prédation (AUGUSTINE & FRELICH, 1998), du fait de la sur-représentation de certaines espèces. Les arbres adultes, souvent moins sensibles aux changements environnementaux, peuvent persister après fragmentation; si cette perturbation diminue la capacité de régénération et le succès reproductif des ligneux, leur dynamique ultérieure risque d'être compromise. Ainsi, la présence actuelle d'une plante dans un îlot assez récent n'est pas une garantie de sa persistance (SAUNDERS & al., 1991).

Pour les isolats du Luberon, la fragmentation conduit au développement d'interfaces dominées par les herbacées et les buissons, alors que les plantes annuelles dominent dans les lisières d'îlots de Provence siliceuse (MÉDAIL, 1996). Il existe une grande hétérogénéité des types biologiques dans le cœur des îlots du Luberon, véritables mosaïques de taillis, de futaies et de clairières. Les polypléides sont mieux représentés sur les îlots les plus isolés et de grande surface; en revanche, les diploïdes abondent au sein de fragments peu isolés par rapport aux massifs forestiers de vaste superficie. La plasticité

écologique et les capacités de maintien des polyploïdes récents vis-à-vis des perturbations sont responsables de leur abondance en situation d'isolement accru. De nombreux auteurs (ex. LEVIN, 1983; LUMARET, 1988; THOMPSON & LUMARET, 1992) ont d'ailleurs montré que, par rapport aux espèces diploïdes apparentées, les polyploïdes possèdent une meilleure aptitude à la survie au sein de populations isolées et à faible effectif. En effet, comme le soulignent LUMARET & al. (1997), la polyploïdie est souvent associée à une plus grande durée de vie, une reproduction végétative développée et une bonne aptitude à la compétition. De plus, les produits phytosanitaires utilisés en agriculture s'avèrent beaucoup plus préjudiciables pour les diploïdes (TOMKINS & GRANT, 1978). Enfin, la grande diversité enzymatique et génétique ainsi que des tolérances physiologiques importantes (THOMPSON & LUMARET, 1992), sont des éléments-clés dans la persistance des polyploïdes après fragmentation.

## CONCLUSION

Les facteurs déterminant la diversité végétale des isolats de Provence sont nombreux et liés entre eux. La superficie de l'îlot est un paramètre-clé, car plus la taille d'un isolat est importante, plus la variété d'habitats est grande. D'autre part, la surface détermine indirectement les conditions d'humidité atmosphérique et de luminosité, facteurs majeurs dans le déterminisme des communautés végétales de mousses (HÉBRARD & LOISEL, 1997) et dans la vitesse de dégradation de la litière, plus élevée au sein des isolats de vaste superficie (GROSJEAN & POINSOT-BALAGUER, 1994). Les perturbations humaines, notamment certaines pratiques viticoles, peuvent bouleverser la structure des peuplements végétaux isolés; ainsi, le nombre de lichens et de mousses rudérales décroît en fonction de la distance à la vigne (LE COEUR, 1992; HÉBRARD & LOISEL, 1997), illustrant l'effet des traitements chimiques. Les structures verticale et horizontale de l'interface constituent un élément-clé pour la qualité biologique de l'îlot forestier (RANNEY & al., 1981) vis-à-vis des perturbations agricoles (herbicides, engrais), car les lisières peuvent exercer un « effet écran » non négligeable face aux polluants.

L'étude des isolats du Luberon corrobore celle effectuée en Provence siliceuse (Maures) : la fragmentation des forêts sclérophylles provençales engendre en général un accroissement de la richesse floristique des isolats (MÉDAIL, 1996). L'hétérogénéité de la végétation et l'augmentation du périmètre de lisière constituent les facteurs primordiaux rendant compte de cette diversité élevée, mais le « gain en espèces » repose surtout sur l'augmentation du nombre de plantes rudérales et ubiquistes. Très souvent épargnées par les incendies car peu liées par des corridors biologiques, ces structures isolées peuvent toutefois jouer un rôle non négligeable de « réservoir d'espèces » au sein de terroirs voués à une agriculture localement en expansion. En outre, comme l'a montré VIDAL (1994) lors de l'étude des populations de chêne vert des isolats du Luberon, de telles structures sont des zones où la diversité écophysiological des espèces sclérophylles est maintenue. Sièges de nouveaux régimes de perturbations, les ensembles isolés de Provence représentent donc des modèles originaux dont la diversité et la dynamique diffèrent de celles des milieux naturels non-insulaires.

Enfin, il paraît pertinent d'analyser à plusieurs niveaux les conséquences biologiques de la fragmentation (HOLT & al., 1995). En effet, si l'on raisonne au niveau de l'espèce, la fragmentation conduit, en Provence, à une augmentation de la richesse globale des territoires isolés. Mais si l'on se place au niveau des groupes fonctionnels (groupes de végétaux ayant des caractéristiques biologiques similaires), la diversité fonctionnelle du cœur des îlots est au moins égale à celle des lisières; l'intérieur des îlots recèle donc un large éventail de groupes fonctionnels (MÉDAIL & al., 1998). Ainsi, divers syndromes liés à la fragmentation et à l'isolement peuvent être distingués au sein des isolats du Luberon, aussi bien sur le plan de la richesse et de la composition floristiques qu'au niveau de la sélection de certaines caractéristiques biologiques chez les végétaux supérieurs.

## Médail & Loisel. Conséquences écologiques de la fragmentation et de l'isolement des chênaies méditerranéennes dans les vignobles du Luberon.

Îlot	Surface (m <sup>2</sup> )	Périmètre (m)	Longueur (m)	Largeur (m)	Distance/massif (m)
J	3120	270	110	20	1030
K	1400	154	55	38	1977
L	2094	193	60	33	2122
M	8833	406	187	46	2245
N	29330	1530	680	62	1957

Tabl. 1 : caractéristiques topographiques des isolats de Provence calcaire.  
Code des îlots : J : Les Trois-Croix; K, L, M : Plan-Plus-Loin; N : Grand Cassan.

	Luberon Interfaces (I)	Luberon Intérieur (F)	Luberon Total (T)
<i>Surface</i>	0,649 (p = 0,056)	0,51 (p = 0,075)	0,713 (p = 0,06)
<i>Périmètre</i>	0,679 (p = 0,076)	<b>0,54 (p = 0,046)</b>	0,745 (p = 0,06)
<i>Distance massif-îlot</i>	- 0,069	- 0,188	- 0,147
<i>Distance entre îlots</i>	<b>- 0,589 (p = 0,96)</b>	- 0,364	<b>- 0,562 (p = 0,96)</b>

Tabl. 2 : corrélations ( $r^2$ ) obtenues par le test de Mantel, entre la matrice de similitude (coefficient de Jaccard) de la composition spécifique (données en présence-absence) et les matrices des données topographiques des isolats du Luberon. Les corrélations significatives sont surlignées en grisé.

Type biologique simplifié	Diploïdes	Polyplloïdes	Polyplloïdes anciens
Herbacées annuelles ou bisannuelles	52	40	8
Herbacées vivaces	32	45	23
Chaméphytes et lianes	42	38	20
Phanérophytes	34	13	53
Total	41	29	21

Tabl. 3 : relation (fréquence en %) entre les types cytogénétiques et biologiques simplifiés des isolats du Luberon. Les cases en grisé correspondent au pourcentage maximal observé pour chaque type cytogénétique.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUGUSTINE D.J. & FRELICH L.E., 1998, Effects of White-Tailed Deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests, *Conservation Biology*, n° 12, Fasc. 5, p. 995-1 004.

CADENASSO M.L., TRAYNOR M.M. & PICKETT S.T.A., 1997, Functional location of forest edges : gradients of multiple physical factors, *Canadian Journal of Forest Research*, n° 27, p. 774-782.

DUCLOS G. 1994, *Atlas des sols de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur*, Société du canal de Provence et d'aménagement de la région provençale, Le Tholonet, 955 p.

DZWONKO Z. & LOSTER S., 1988, Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills, *Vegetatio*, n° 76, p. 15-27.

GRIME J.-P. 1977, Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory, *American Naturalist*, n° 111, p. 1169-1194.

GROSJEAN S. & POINSOT-BALAGUER N., 1994, Impact du morcellement forestier dans le vignoble méditerranéen sur les microarthropodes du sol, *Écologie*, n° 25, Fasc. 4, p. 251-260.

HARRIS L.D., 1984, *The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity*, University of Chicago Press, Chicago & London, 211 p.

HEBRARD J.-P. & LOISEL R., 1997, Recherche des facteurs du maintien de la richesse de la bryoflore terricole en habitats isolés. II - Comparaison entre les chênaies sclérophylles de la bordure occidentale du massif des Maures (Var, France) et leurs interfaces avec le vignoble, *Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie*, n° 18, Fasc. 4, p. 243-271.

HELLIWELL D.R., 1976, The effects of size and isolation on the conservation value of wooded sites in *Britain Journal of Biogeography*, n° 3, p. 407-416.

HOBBS E.R., 1988, Species richness of urban forest patches and implications for urban landscape diversity, *Landscape Ecology*, n° 1 Fasc. 3, p. 141-152.

HODGSON J.-G., 1987, Why do so few plant species exploit productive habitats? An investigation into cytology, plant strategies and abundance within a local flora, *Functional Ecology*, n° 1, p. 243-250.

HOLT R.D., ROBINSON G.R. & GAINES M.S., 1995, Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape, *Ecology*, n° 76, Fasc. 5, p. 1610-1624.

JANZEN D.H., 1986, The eternal external threat, In : SOULE M.E. (ed.), *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*, Sinaveras publ., Sunderland, p. 286-303.

JULES E.S., 1998, Habitat fragmentation and demographic change for a common plant : *Trillium* in old-growth forest, *Ecology*, n° 79, p. 1645-1656.

KADMON R. & PULLIAM H.R., 1993, Island biogeography : effect of geographical isolation on species composition, *Ecology*, n° 74, Fasc. 4, p. 977-981.

LE COEUR D., 1992, *Facteurs de la richesse spécifique des peuplements cryptogamiques corticoles de quelques stations de chênaie verte isolées dans le vignoble du Var méridional*, Mémoire de DEA, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 48 p.

LE HOUÉROU H.N., 1981, Impact of man and his mammals on Mediterranean vegetation, In DI CASTRI F. & al. (eds.), *Mediterranean-type shrublands*, Elsevier, Amsterdam, p. 479-517.

LEVIN D.A., 1983, Polyploidy and novelty in flowering plants, *American Naturalist*, n° 122, p. 1-25.

LOISEL R., 1995, *Recherches des conditions de maintien, en région méditerranéenne, des populations animales et végétales en situation d'habitat isolé*, Rapport au Ministère de l'environnement, Comité EGPN, Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, Marseille, 87 p.

LUMARET R., 1988, Adaptive strategies and ploidy levels, *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, n° 9, Fasc.1, p. 83-93.

LUMARET R., GUILLERM J.-L., MAILLET J. & VERLAQUE R. 1997, Plant species diversity and polyploidy in islands of natural vegetation isolated in extensive cultivated lands, *Biodiversity and Conservation*, n° 6, p. 591-613.

MANLY B.F.G., 1991, *Randomization and Monte Carlo methods in biology*, Chapman & Hall, London.

MEDAIL F., 1996, *Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement*, Thèse de Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 290 p. + annexes.

MEDAIL F. & QUEZEL P., 1997, Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, n° 84, p. 112-127.

MEDAIL F., ROCHE P. & TATONIT., 1998, Functional groups in phytoecology : an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France, *Acta Oecologica*, n° 19, p. 263-274.

NOSS R.F. & CSUTI B., 1994, Habitat fragmentation, In : MEFFE G.K. & CARROLL R.C. (eds.), *Principles of conservation biology*, Sinauer Associates, Sunderland, p. 237-264.

PETIT S. & BUREL F., 1998, *Quelle biodiversité en zone de grande culture?* Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement, Paris, 67 p.

QUAMMEN D., 1996, *The song of the Dodo. Island biogeography in an age of extinctions*, Pimlico, London, 702 p.

RANNEY J.W., BRUNER M.C. & LEVENSON J.-B., 1981, The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands, In : BURGESS R.L. & SHARPE D.M. (eds.), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Ecological Studies, n° 41, Springer-Verlag, New-York, Heidelberg & Berlin, p. 67-95.

RATHCKE B.J. & JULES E.S., 1993, Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions, *Current Science*, n° 65, Fasc. 3, p. 273-277.

RAUNKIAER C., 1934, *The life-forms of plants and statistical plant geography*, Clarendon Press, Oxford.

RESCIA A.J., SCHMITZ M.F., MARTIN DE AGAR P., DE PABLO C.L. & PINEDA F.D., 1997, A fragmented landscape in northern Spain analyzed at different spatial scales : implications for management, *Journal of Vegetation Science*, n° 8, p. 343-352.

ROBINSON G.R., HOLT R.D., GAINES M.S., HAMBURG S.P., JOHNSON M.L., FITCH H.S. & MARTINKO E.A., 1992, Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation, *Science*, n° 257, n° 524-526.

SAUNDERS D.A., HOBBS R.J. & MARGULES C.R., 1991, Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review, *Conservation Biology*, n° 5, Fasc. 1, p. 18-32.

SHORROCKS B. & SWINGLAND R.I., 1990, *Living in a patchy environment*, Oxford University Press, Oxford, New-York & Tokyo, 246 p.

TATONI T., ROCHE P., MEDAIL F. & BARBERO M., 1999, Impact of changes in land-uses on ecological patterns in Provence (Mediterranean France), In : MAZZOLENI S., DI PASCALE G., DI MARTINO P. & REGO F. (eds.), *Dynamics in Mediterranean vegetation landscape*, Gordon and Breach Publishers, Reading, sous presse.

TEMPLETON A.R., SHAW K., ROUTMAN E. & DAVIS S.K., 1990, The genetic consequences of habitat fragmentation, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, n° 77, p. 13-27.

THIRGOOD J.V., 1981, *Man and the Mediterranean forest*, Academic Press, New-York, 194 p.

THOMPSON J.-D. & LUMARET R., 1992, The evolutionary dynamics of polyploid plants : origins, establishment and persistence, *Trends in Ecology and Evolution*, n° 7, p. 302-307.

TOMKINS D.J. & GRANT W.F., 1978, Morphological and genetic factors influencing the response of weed species to herbicides, *Canadian Journal of Botany*, n° 56, p. 1466-1471.

VIDAL E., 1994, *Réactions écophysiologicals de certains végétaux sclérophylles en situation d'habitats isolés*, Mémoire de DEA, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 30 p. + annexes.

WILCOVE D.S., MCLELLAN C.H. & DOBSON A.P., 1986, Habitat fragmentation in the temperate zone, In : SOULE M.E. (ed.), *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*, Sinaveras publ., Sunderland, p 237-256.

## Remerciements

Ce travail s'intègre au programme "Recherches des conditions de maintien, en région méditerranéenne, des populations animales et végétales en situation d'habitats isolés" (Contrat SRETIE / MERE / 92-029), ayant fait l'objet d'un financement du Ministère de l'environnement (Comité Écologie et gestion du patrimoine naturel), dans le cadre de l'appel d'offre "Biodiversité et morcellement en zone de grande culture".

Merci à Sophie Boudemaghe pour sa contribution éclairée dans la mise en forme définitive de ce travail.