

**VALIDATION ET COMPARAISON DE DIVERS INDICATEURS DES
CHANGEMENTS A LONG TERME DANS LES ECOSYSTEMES
MEDITERRANEENS ARIDES :**

**Application au suivi de la désertification
dans le Sud tunisien**

THESE

Pour obtenir le grade de :

Docteur de l'université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille

Discipline : Ecologie

présentée et soutenue publiquement par

Sandrine JAUFFRET

le 11 décembre 2001

Directeur de thèse : MANIERE R.

JURY

CHAIEB M. Professeur, Faculté des Sciences, SFAX - TUNISIE
CORNET A. Directeur de Recherche, IRD, MONTPELLIER
ESCADAFAL R. Directeur de Recherche, CESBIO, TOULOUSE
LE FLOC'H E. Ingénieur de Recherche, CNRS, MONTPELLIER
LOISEL R. Professeur émérite, Université d'Aix – Marseille III
MANIERE R. Professeur, Université d'Aix – Marseille III
PONTANIER R. Directeur de Recherche, IRD, SENEGAL

Rapporteur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Examineur
Rapporteur

ANNEE : 2001



Institut de recherche
pour le développement



A la mémoire
de ma mère,

A ma famille

REMERCIEMENTS

Il m'est agréable de remercier toutes les personnes qui m'ont aidée et soutenue durant ces longues années et qui ont contribué à la réalisation de ce travail :

Monsieur Roger Manière, mon directeur de thèse, qui a su m'orienter vers une passionnante voie de recherche après mon diplôme d'études approfondies. Qu'il soit remercié pour la confiance qu'il m'a témoignée.

Monsieur Antoine Cornet, mon co-directeur de thèse, qui m'a accueillie à l'Institut de Recherche pour le Développement et m'a permis de profiter de ses grandes connaissances sur la désertification. Ses réflexions pertinentes ont souvent fait l'objet de discussions passionnantes.

Monsieur Edouard Le Floc'h, qui a encadré l'ensemble de mon travail et avec qui j'ai découvert la Tunisie et ses zones arides. J'ai en mémoire de longues heures passées ensemble sur le terrain et en particulier de ce froid saisissant qui nous glaçait. Votre accueil au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, en phase de rédaction de ma thèse, m'a permis de bénéficier de 30 ans d'expériences et de connaissances. Ma thèse est le fruit de longues discussions qui ont profondément enrichi ma culture écologique. Vos encouragements répétés ont été d'un grand soutien et vos qualités d'homme de science n'ont d'égal que votre gentillesse et votre modestie. Aucun mot n'est assez fort pour vous témoigner toute ma gratitude. Du fond du cœur, merci.

Monsieur Roger Loisel, qui pendant de nombreuses années a suivi mes travaux, de près ou de loin, des pelouses à thérophytes du massif des Maures (France) aux steppes de Menzel Habib (Tunisie). J'ai bénéficié de vos connaissances botaniques et écologiques en

région méditerranéenne et je vous en suis très reconnaissante. Les nombreuses heures passées sur le terrain en votre compagnie resteront pour moi de merveilleux souvenirs au cours de mon apprentissage.

Monsieur Mohamed Chaïeb, qui a accepté avec beaucoup de gentillesse de juger ce travail malgré ses nombreuses activités de Professeur. Qu'il soit remercié pour son accueil en Tunisie et pour sa participation au jury.

Monsieur Roger Pontanier, qui m'a fait profiter de ses incomparables connaissances en pédologie et plus particulièrement dans la région de Menzel Habib. Quelques journées de terrain m'ont permis d'enrichir mon savoir. Merci de bien vouloir juger ce travail qui vous rappellera quelques années passées en Tunisie.

Monsieur Richard Escadafal, qui a suivi ces années de doctorat avec la plus grande attention et m'a soutenue dans les moments difficiles. Sa grande pédagogie m'a permis de comprendre, à bien des reprises, ce qu'était la télédétection.

Monsieur Vincent Simonneaux, qui m'a suivie pas à pas lors de la rédaction des résultats de télédétection et qui s'est efforcé de me faire comprendre des « histoire de satellites » bien abstraites pour une botaniste de terrain que je suis. Sans lui ce travail ne serait pas ce qu'il est, alors simplement, je lui dis merci pour son travail mais aussi pour son amitié.

Monsieur Belgacem Souissi, de El Hamma, sans qui le travail de terrain n'aurait pu être mené. Je le remercie pour sa grande disponibilité, sa gentillesse et sa patience à toute épreuve ainsi que pour l'accueil chaleureux et l'hospitalité de sa famille.

Messieurs Khatteli, Zaafour, Tbib, Neffati, Ferchichi, Ouled Belgacem, Jedder, Boukchina, Sghaïer qui m'ont accueillie à L'Institut des

Régions Arides et m'ont fait part de leur savoir sur les régions arides. Merci aussi aux techniciens, aux chauffeurs et au gardien de la station IRA de Gabès pour leur gentillesse.

Monsieur Chedli Fezzani, directeur de l'Observatoire du Sahara et du Sahel (OSS), qui a suivi avec la plus grande attention mes études universitaires et qui m'a permis d'ouvrir les yeux sur le monde dès 1996. J'ai vécu en Tunisie, une expérience inoubliable et enrichissante. Ses conseils m'ont été précieux et je le remercie pour la confiance qu'il me témoigne.

Madame Sandra Lavorel, qui m'a permis d'approfondir mon travail sur les groupes fonctionnels en me faisant profiter de ses grandes connaissances. Qu'elle soit remerciée pour sa grande disponibilité et sa gentillesse.

Mesdames Anna Grossman, Marie Maistre, et Messieurs James Aronson, François Romane, Alain Renaux et Michel Grandjanny pour leur accueil, leur aide et leur gentillesse durant ces quelques mois passés au CEFÉ.

Monsieur Eric Garnier et madame Marie-Laure Navas, qui m'ont fait profiter de leurs connaissances et m'ont encouragée dans les derniers mois de la rédaction de cette thèse.

L'IRD est une grande famille. Je remercie toutes les personnes qui m'ont aidée, encouragée et soutenue durant ces quelques années passées entre Tunis et Montpellier : Eric et Maroline Delaître, Didier Genin, Michel et Annie Picouët, Henri Guillaume, Jean Vacher, Pierre Gondard, Patrick Le Goulven, Jacques Claude, Christiane Ouertani, Anne-Marie Ouertani, Marianne Chaize-Auclair et Laurent Auclair, Roger et Marie-Renée Calvez, Josiane Seghieri, Fanfan, Cricri, Cécile F., Marie-Jo, Lolette, Pascal, Freddy et tous les « beach-volleyeurs ». Merci enfin à Jean-Marc d'Herbès, Maud Loireau et Eric Delabre pour leurs

conseils et leur aide ainsi que pour l'intérêt qu'ils portent à mes travaux. Sans oublier Frédérique Tabarant et Hervé Bohbot.

Mes pensées vont aussi à mes collègues de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (Marseille) et je remercie particulièrement Michèle Dougny, pour son incomparable gentillesse, Maurice Roux, qui m'a guidée dans mes analyses statistiques, Jean Pierre Hébrard, en souvenir de la découverte du monde des mousses et des hépatiques, et Christiane Rolando, qui m'a appris beaucoup durant deux ans au « laboratoire de pédologie » et qui compte parmi mes amies, Véronique Bonnet et Sophie Gachet pour leur sympathie.

Merci aussi à tous ceux qui ont partagé avec moi des moments agréables sur le terrain, lors des réunions CAMELEO et m'ont souvent transmis beaucoup de savoir : Dalila Nedjaroui, Messieurs Boughani et Salamani, Abderazak Belghith, Nabil Ben Khatra, Soumia Benraieb.

Merci à Hugues Ravenel et Anneke Trux pour leur accueil à l'OSS et leurs encouragements.

Merci à Saïda, Habiba et toute la petite famille de Belino, Sarah, Aziza, Faiza, Habiba N., Ali, Selima, Houyem, Aïda, la famille Thabet, Assia et Asma sans qui je n'aurais pas connu la Tunisie et son incroyable hospitalité.

Je dédie ce travail à tous ceux qui ont cru en moi :

A tous mes amis qui ont sillonné mon chemin depuis le lycée et qui ont toujours été là pour me reconforter quand je baissais les bras : Cécile S., Errol, Bob, Seb et Agnès, Céline et Christophe, Fabienne et Steph, Zuheir et Hala, Sophie R., Phie et Tristan, Céline D. et son Christophe, Manu, Tigi... Merci à Hélène et Jérôme V. pour nos discussions de plus en plus philosophiques et toujours intarissables (mais où sont-ils ?). Merci à Noëlle, en souvenir

d'un été 97 inoubliable, au cours duquel est née une grande amitié.

A tous « les tunisiens et tunisiennes de cœur » : Katerine, Emmanuelle, David, Arjen, Stouf, Ambroise, King, Yahaya, Jérôme, François N., Até, Nico, Sophie L., Bénédicte, Françoise, Linda, Rym, Fouzia, Olivia, Sophie (paix à son âme), Maud et Claudine.

A Morjana, dont la rencontre a été une vraie révélation : à nos questions communes nous avons tenté de répondre. De là est née une profonde admiration pour son travail et une grande amitié. Merci pour tout ce que j'ai appris à tes côtés.

A ma chère berbère, Lila, en souvenir de longues discussions dans le « vestiaire des filles ».

A ma famille qui me supporte depuis tant d'années et surtout :

A ma maman qui aurait été fière d'être parmi nous et à qui je dois ce que je suis devenue,

A mon papa, toujours présent pour me reconforter depuis ma plus tendre enfance, et dont les perpétuels encouragements me font chaud au cœur,

A mon oncle Guy qui est pour nous tous un exemple de courage et de générosité, merci tonton d'être là depuis si longtemps,

A mes deux grands-mères adorées,

A mon frère Michel que j'adore,

A mes petits frères Benjamin et Thomas dont les sourires égayaient chaque jour notre vie,

A Monia qui doit supporter une belle-fille bien envahissante.

Merci enfin à tous ceux que ma mémoire un peu distraite aura pu oublier...

Validation et comparaison de divers indicateurs des changements à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides : Application au suivi de la désertification dans le Sud tunisien.

Résumé

A l'instar des autres parcours du Bassin méditerranéen, les paysages steppiques de la zone aride tunisienne sont généralement considérés comme dégradés, la dynamique de la végétation étant affectée par des perturbations, anthropiques ou non, et des stress à l'origine des processus de désertification.

Dans ce contexte, les objectifs de cette recherche étaient d'identifier et de valider divers indicateurs des changements à long terme afin de fournir des informations pour une gestion des terres arides. L'étude porte sur la compréhension 1) de la structure et du fonctionnement des écosystèmes et 2) des changements qui s'y produisent en réponse à la dégradation, dans le temps et dans l'espace. Les indicateurs écologiques permettent de décrire divers niveaux d'organisation depuis l'espèce et l'écosystème, au paysage. La comparaison diachronique des cartes de végétation de 1975 et 2000 a permis d'établir un diagnostic plus complet de l'évolution des écosystèmes et des paysages depuis 25 ans. Quelques indicateurs écologiques ont aussi été reliés aux données télédéteçtées.

Les résultats démontrent que la dégradation a, depuis les années 1970, entraîné la réduction du couvert végétal pérenne, l'homogénéisation de la flore et la diminution de la valeur pastorale des steppes. Cependant, la dégradation semble ralentir depuis la fin des années 80 ; grâce aux travaux de lutte contre la désertification et une remontée biologique est observable à partir de cette date. La télédétection, en particulier la déconvolution spectrale, fournit un outil pour quantifier les changements de la végétation et des sols.

Ce travail constitue une première étape pour suivre la dégradation, ou la restauration, grâce à des indicateurs écologiques de terrain, reliés aux données télédéteçtées ; une deuxième étape devrait prendre en compte les systèmes socio-économiques.

Mots-clés : dégradation, désertification, indicateurs écologiques, télédétection, Tunisie steppique, zone aride.

Validation and comparison of various indicators of long term changes in arid Mediterranean ecosystems : Application for desertification monitoring in southern Tunisia.

Abstract

As many rangelands surrounding the Mediterranean Basin, the Tunisian arid zone, characterised by scattered steppic vegetation, is commonly viewed as degraded landscapes. In Arid Mediterranean regions, vegetation dynamics is indeed affected by human and non-human disturbances and stresses which induce desertification processes.

In this context, the objectives of this research were to identify and validate various indicators of long term changes to provide information useful for the management of arid lands. The study is focussed on the understanding of 1) the structure and functioning of ecosystems and 2) the changes that occur in space and time in response to degradation. The ecological indicators allow us to describe different organisation levels from species to the ecosystem and the landscape. The diachronic comparison of vegetation maps of 1975 and 2000 allow a more complete diagnosis about the evolution of ecosystems and landscapes over the last three decades. Some of these ecological indicators have been also linked with remote sensing data acquisition and processing strategies.

The results indicate that degradation has involved the reduction of perennial plant cover, the homogenisation of the flora and a decrease in grazing value of these rangelands since the 1970s. However, degradation seems to have slowed down since the end of 80s as a result of actions to combat desertification. An evolution towards recovery has indeed been observed since this date. Remote sensing, particularly unmixing, provides a useful tool to quantify vegetation and soil changes. This work constitutes a first step to assess degradation or restoration using indicator data collected on the ground through ecological studies linked with remote sensing data ; a second step will need to take into account socio-economic systems.

Keywords : degradation, desertification, ecological indicators, remote sensing, steppic Tunisia, arid zone.

اختبار و مقارنة بعض مؤشرات التغير في النظم البيئية المتوسطية الجافة على المدى الطويل : تطبيق على متابعة التصحر في الجنوب التونسي

ملخص :

على غرار المناطق الرعوية الأخرى من حوض البحر الأبيض المتوسط تعتبر المناظر الطبيعية السهبية في المناطق الجافة التونسية كمناطق متدهورة. حيث تتأثر ديناميكية النبات باضطرابات و بظغوط ناجمة عن النشاط البشري أو عن عوامل أخرى مؤدية بذلك إلى التصحر. هذا البحث يندرج ضمن هذا الإطار فهو يهدف إلى تحديد و اختبار بعض المؤشرات على التغيرات طويلة الأمد من أجل تقديم بعض المعلومات حول إدارة عملية للأراضي القاحلة. هذه الدراسة تركز على فهم (1) بنية و وظيفة النظم البيئية و (2) التغيرات الناشئة في هذه النظم كرد فعل على التدهور في إطار الزمان و المكان. لقد سمحت المؤشرات البيئية بوصف عدة مستويات تنظيمية بدءا من النوع و النظام البيئي و حتى مستوى المنظر (paysage). كذلك فقد سمحت المقارنة التعاقبية لخرائط النبات من عام 1975 و حتى عام 2000 بإعداد تشخيص أكثر شمولية لتطور النظم البيئية منذ 25 عام. لقد تم كذلك ربط المؤشرات البيئية بمعطيات الإستشعار عن بعد. لقد أظهرت النتائج أن التدهور منذ عام 1970 قد سبب انحسار الغطاء النباتي الدائم تجانس الغلورا و انخفاض القيمة الرعوية للسهب. مع ذلك يبدو أن التدهور قد تباطأ منذ نهاية الثمانينات حيث يمكن ملاحظة عودة للنشاط البيولوجي منذ ذلك التاريخ بفضل أعمال مقاومة التصحر. لقد قدمت تقنيات الإستشعار عن بعد الأداة لتقدير حجم التغيرات في النبات و التربة. يشكل هذا العمل مرحلة مبدئية في متابعة التدهور او في إعادة تأهيل المناطق المتدهورة بفضل المؤشرات البيئية على الأرض مبروطة بمعطيات الإستشعار عن بعد. المرحلة التالية من العمل يجب أن تأخذ بعين الإعتبار النظم الإجتماعية-الاقتصادية.

كلمات مفتاحية : تدهور-تصحر-مؤشرات بيئية-استشعار عن بعد-تونس السهبية-مناطق جافة.

SOMMAIRE

RESUME.....	2
SOMMAIRE.....	4
INTRODUCTION GENERALE - PROBLEMATIQUE GLOBALE.....	6
PREMIERE PARTIE : COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS VEGETAUX POUR EVALUER LES PHENOMENES DE DEGRADATION DES TERRES ARIDES	12
PREAMBULE	13
CHAPITRE 1 : Dynamique des systèmes écologiques et dégradation.....	14
1.1. Perturbations et stress : moteur de la dynamique végétale	14
1.2. Vers une compréhension des relations structure/fonction des écosystèmes en zone aride : application à la dégradation des écosystèmes	25
1.3. La désertification à l'ordre du jour	27
1.4. Les indicateurs ou comment estimer les phénomènes de dégradation.....	33
CHAPITRE 2 : Problematique et hypothèses.....	37
CHAPITRE 3 : Démarche méthodologique - Quels indicateurs pour la compréhension des phénomènes de dégradation?	39
3.1. Les indicateurs écologiques: indicateurs d'état et donc de changement d'état.....	39
3.2. Apport de l'écologie du paysage à la compréhension de la dynamique des écosystèmes en zone aride: une mosaïque paysagère vue de l'espace.....	51
3.3. Changements écologiques et indicateurs "images"	54
DEUXIEME PARTIE : CADRE GEOGRAPHIQUE ET METHODOLOGIQUE.....	60
PREAMBULE	61
CHAPITRE 4 : Des zones arides nord-africaines à Menzel Habib.....	62
4.1. Une longue histoire d'évolution	62
4.2. La Tunisie présaharienne	63
4.3. Sensibilité à la désertification	69
4.4. Les études et projets menés à Menzel Habib	70
CHAPITRE 5 : Mesures et méthodes.....	73
5.1. Stratégie d'échantillonnage des milieux.....	73
5.2. Choix des stations	75
5.3. Les observations et mesures écologiques de terrain : indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques (AVE)	79
5.4. Utilisation d'un Système d'Information Géographique en vue de l'étude diachronique des changements à long terme	87
5.5. CHANGEMENTS ECOLOGIQUES ET TELEDETECTION	89
TROISIEME PARTIE : STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES SYSTEMES ECOLOGIQUES DANS LA REGION DE MENZEL HABIB : INDICATEURS D'ETAT A L'ECHELLE DE LA STATION	98
PREAMBULE	99

CHAPITRE 6 : Structure des systèmes écologiques en zone aride tunisienne	101
6.1. Structuration des peuplements végétaux steppiques de la zone d'étude	101
6.2. Structure des systèmes écologiques et attributs vitaux de l'écosystème (AVE).....	110
6.3. Structure spatiale et patron d'organisation de la végétation steppique.....	130
CHAPITRE 7 : Fonctionnement des systèmes écologiques en zone aride tunisienne	135
7.1. Les états de surface du sol.....	135
7.2. La disponibilité en eau des sols	141
7.3. La fertilité des sols	143
7.4. Le stock de graines viables du sol.....	152
7.5. La faune du sol.....	157
CHAPITRE 8 : Des indicateurs de dégradation hiérarchisés	159
CHAPITRE 9 : Adaptations et réponses fonctionnelles des espèces ausein des systèmes écologiques steppiques	166
9.1. Formes de vie et réponses des espèces sous climat méditerranéen aride	166
9.2. Espèces arido-actives et arido-passives : les types de Noy-Meir.....	171
9.3. Les stratégies adaptatives de Grime	174
9.4. Types fonctionnels et indicateurs de dégradation.....	186
9.5. Le concept d'espèces clés de voûte : est-il pertinent en zone aride tunisienne ?.....	205
QUATRIEME PARTIE : UNSYSTEME D'INFORMATION GEOGRAPHIQUE POUR EVALUER LA DYNAMIQUE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES ET DES PAYSAGESSUR LE LONG TERME - UNE VISION REGIONALE DE LA DEGRADATION	210
PREAMBULE	211
CHAPITRE 10 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle de la station. De 1975 à nos jours	213
CHAPITRE 11 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle du paysage - Comparaison diachronique des cartes des systèmes écologiques de 1975 à nos jours - Etude diachronique de données bibliographiques de 1948 à 2000	219
CHAPITRE 12 : Un schéma actualisé de la dynamique des systèmes écologiques	233
CINQUIEME PARTIE : UN OUTIL DE DETECTION DES CHANGEMENTS ECOLOGIQUES A LONG TERME : L'IMAGERIE SPATIALE OU LA TERRE VUE DU CIEL	235
PREAMBULE	236
CHAPITRE 13 : Une mosaïque vue de l'espace - Un indice d'hétérogénéité spatiale comme indicateur de dégradation	237
CHAPITRE 14 : Télédétection et "vérité-terrain"	245
14.1. Test de l'approche "classification" sur les données terrain	245
14.2. Classifications des images satellitales	248
CHAPITRE 15 : La déconvolution spectrale - Un outil issu de la télédétection.....	258
15.1. Analyse de la spectrométrie de terrain à l'aide des "transects".....	263
15.2. Analyse de la radiométrie image.....	267
15.3. De la déconvolution spectrale des images... à la confrontation aux cartes écologiques.....	274
15.4. Que retenir de la déconvolution spectrale	278
SIXIEME PARTIE: SYNTHESE GENERALE ET CONCLUSION.....	280
BIBLIOGRAPHIE.....	306
TABLE DES MATIERES	326
ANNEXES	328

INTRODUCTION GENERALE

PROBLEMATIQUE GLOBALE

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'un programme multidisciplinaire ayant pour objet l'étude des changements écologiques à long terme dans les écosystèmes arides méditerranéens.

Sous bioclimat méditerranéen, les processus de désertification affectent de vastes superficies au nord du Sahara. Ces phénomènes entravent le développement durable de régions souvent défavorisées sur le plan économique et social (UNEP, 1991). Des efforts importants sont consentis, à l'échelon des états touchés, et par la communauté internationale, conduisant à la mise en place dans chacun de ces pays de Programme d'Action Nationale de lutte contre la désertification (PAN). La compréhension globale des processus mis en cause et, par voie de conséquences, l'efficacité des actions menées passent par une nécessaire coordination, aujourd'hui impulsée par la **Convention des Nations Unies de Lutte contre la Désertification** (*United Nation Convention to Combat Desertification : UNCCD*). Comme le souligne le texte de la Convention, l'évaluation et le suivi de la désertification, ainsi que de l'impact des actions entreprises reposent sur **la définition d'indicateurs fiables et pertinents**. La mise au point de ces indicateurs constitue un des objectifs prioritaires affectés à la recherche.

Le présent travail de recherche a été effectué en Tunisie, dans le cadre d'un programme de coopération internationale avec les pays en voie de développement (ou International Co-operation with Developing Countries INCO – DC) financé par la Direction Générale XII de la Commission Européenne (Bruxelles, Belgique). Ce programme réunit de nombreux projets dont le projet **CAMELEO** : *Changes in Arid Mediterranean Ecosystems on the Long Term and Earth Observation*.

Ce projet a réuni 6 pays et 13 institutions du nord et du sud de la Méditerranée autour d'un programme de recherche évalué et financé par la CEE ayant le Centre Commun de Recherche d'Ispra (Italie) pour coordinateur principal. L'objectif de ce projet était de mettre au point une méthodologie d'observation susceptible de traduire et de suivre les phénomènes de désertification au sud de la Méditerranée et pouvant être appliquée à tout pays touché par la désertification, fournissant ainsi un outil de gestion opérationnelle des milieux arides. Il s'agissait de discriminer, à l'échelle locale et en s'affranchissant des fluctuations saisonnières, les zones dont la végétation et les sols se dégradent, sont stables ou s'améliorent (par exemple, après les travaux de protection et de restauration), et de comprendre les relations entre les changements et l'utilisation du milieu par l'Homme. Cet objectif

répond au besoin d'informations fiables et détaillées sur l'état des zones arides et leur évolution, formulé par les responsables des politiques environnementales des pays concernés.

Ce projet a bénéficié de deux atouts essentiels :

- les partenaires du nord de l'Afrique (Algérie, Egypte, Maroc, Tunisie) sont fortement impliqués dans l'étude, la prévention et la lutte contre la désertification. Les travaux poursuivis dans ces pays depuis plus de 20 ans ont permis l'accumulation de connaissances.
- le projet a reposé sur des sites du Réseau d'Observatoires de Surveillance Ecologique à Long Terme (**réseau ROSELT**¹ mis en place par l'Observatoire du Sahara et du Sahel : **OSS**). Ce réseau recueille, traite, rassemble et diffuse les données concernant l'évolution des milieux et les résultats des recherches concernant la désertification.

Un observatoire labellisé «ROSELT » a été retenu pour ce travail de thèse : **Menzel Habib**. Sa représentativité dans le contexte bioclimatique aride tunisien et le nombre et la qualité des études menées sur le long terme par différents opérateurs locaux et français : **IRA** (Institut des Régions Arides) pour la partie tunisienne, **CEFE/CNRS** et **IRD** pour la partie française, nous ont incité à retenir ce site.

Dégradation des zones arides

Les paysages ruraux des zones arides se transforment sous nos yeux. Théâtre de profondes mutations sur le plan social et économique (processus de sédentarisation, mutations foncières...), les zones arides du sud tunisien évoluent rapidement et sont sans cesse soumises au rythme des fluctuations climatiques dans le même temps. Le milieu naturel subit donc d'importantes transformations qui se traduisent essentiellement par : l'intensification de la régression de la couverture végétale et de l'agressivité des processus d'érosion... menant à la dégradation des terres voire à leur désertification.

En zone présaharienne (*sensu* Floret & Pontanier 1982), la fragilité du milieu induit une forte interdépendance entre environnement et développement durable. Les perturbations naturelles et anthropiques, chaque fois plus agressives, conduisent à une baisse considérable du potentiel agricole et aggravent ainsi la détérioration du milieu. Par ailleurs, ces zones notamment en Tunisie font aussi l'objet de mesures d'aménagement destinées à freiner et à inverser les processus de dégradation. Face à une telle situation, plusieurs interrogations majeures ont émergé :

* quel est l'impact des perturbations et des stress sur les peuplements végétaux en zone aride ?

¹ site web : <http://www.roselt-oss.teledetection.fr/>

* quelle est l'importance réelle des phénomènes de dégradation de la végétation et de l'érosion des sols ? comment décrire l'état du milieu et ses limites dans l'espace et le temps ?

* quelle est l'influence de la population sur l'évolution du milieu, principalement la végétation et les sols ?

* comment évaluer les risques croissants de dégradation? quels sont les indicateurs de cette évolution ? quels changements se sont produits dans l'utilisation des terres?

* comment influencer cette évolution et quelles sont les options pour un développement intégré ? quel est l'impact des aménagements entrepris ? quels indicateurs peuvent être utilisés pour suivre l'évolution progressive qui s'en suit ?

Le principal objectif découlant de ces interrogations et constituant le cœur de notre sujet est la réalisation d'un diagnostic spatio-temporel de l'état et de la dynamique des écosystèmes (sol et végétation), en relation avec l'impact des activités humaines (« prédatrices » mais aussi d'aménagement).

Une démarche méthodologique adaptée...

La démarche scientifique proposée consiste à la mise au point d'une méthodologie de surveillance de la dégradation à l'aide d'indicateurs. Certains de ces indicateurs doivent être directement mesurables sur le terrain, il s'agit, en particulier des indicateurs biophysiques du milieu (indicateurs écologiques), alors que d'autres doivent permettre le suivi par télédétection spatiale (indicateurs «télédétectables»). Les indicateurs écologiques doivent permettre d'établir un diagnostic fiable et pertinent de la santé des systèmes écologiques *in situ*. Les indicateurs issus de l'imagerie satellitale, en apportant une vue synoptique, actualisée et répétée des paysages, doivent faciliter les changements d'échelle et l'observation globale des phénomènes de dégradation ou au contraire de restauration au cours du temps.

Au terme de deux années consécutives d'étude de terrain, nous avons capitalisé un grand nombre d'informations (mesures, observations) permettant de caractériser finement la structure et le fonctionnement des principaux systèmes écologiques de la zone d'étude. Après la mise en place des « stations tests » permettant le suivi de la végétation et des états de surface du sol (printemps 1998), les relevés écologiques de terrain ont été effectués à l'automne et au printemps des deux années de mesures (octobre 1998, avril 1999, octobre 1999 et avril 2000).

A l'issue de la première année de relevés de terrain, les premiers traitements statistiques et la comparaison avec des données antérieures, nous avaient permis de mettre en évidence et d'interpréter des changements concernant la composition floristique, et en particulier l'apparition de nouveaux faciès de végétation (modification dans la dominance de certaines espèces), la raréfaction ou la

disparition d'espèces caractéristiques de certains milieux. Ceci atteste d'un changement de la diversité spécifique ainsi que d'une diminution apparente des couverts végétaux. Une typologie actualisée des systèmes écologiques, nuancant et adaptant la précédente (Floret *et al.* 1978) a été réalisée [DEA de Ali Hanafi (Jauffret & Hanafi, en prép.)] permettant de reclasser les « stations tests » préalablement à toute analyse statistique supplémentaire.

... Et des indicateurs de dégradation : trois étapes, de la station écologique à l'échelle du paysage

Le travail de recherche proposé a pour but d'identifier et de valider les indicateurs écologiques et « télédélectables » de la dégradation (définitions *cf.* **Chapitre 1, § 1.3.1.**) aux échelles « station », « paysage » et « région » en s'appuyant sur des données multi-sources issues à la fois du terrain et de l'imagerie spatiale. La dimension temporelle est alors prise en compte sur le court terme au travers des variations saisonnières et phénologiques, mais aussi à moyen terme grâce à l'étude à deux dates (1975 - 2000) de l'évolution des systèmes écologiques, des séquences de végétation et des paysages. Dans le contexte bioclimatique méditerranéen, les paysages ont été modélés et façonnés par l'homme depuis des millénaires. La prise en compte qualitative des perturbations (mise en culture, pâturage, activités anthropiques diverses) et des stress (hydrique, édaphique) dans notre réflexion est donc opportune et permet d'aborder les concepts de « structure » et de « fonctionnement » des écosystèmes en réponse à ces facteurs. L'estimation des phénomènes de dégradation induis à la fois par les facteurs biotiques, (dont l'homme), et par les facteurs abiotiques de l'environnement doit se faire à l'aide d'indicateurs d'état pertinents et dont les valeurs comparées dans le temps permettent d'évaluer les changements d'état. Une partie au moins de ces indicateurs doit permettre les changements d'échelle afin de fournir une vision globale au niveau régional des phénomènes observés *in situ*.

Trois étapes principales peuvent alors être dégagées dans notre approche.

Une première étape de notre étude a consisté, sur un lot de « **stations tests** », à caractériser, par le recours à des indicateurs présumés fiables, la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques de la zone d'étude à **l'échelle locale**. Un choix préalable d'indicateurs probables de la structure et du fonctionnement des écosystèmes a été effectué. Une liste de tels indicateurs, appelés **attributs vitaux de l'écosystème** (*sensu* Odum 1969), a été établie par Aronson *et al.* (1993ab) et Aronson & Le Floc'h (1995, 1996). Une partie des attributs vitaux décrits par ces derniers auteurs a été utilisée pour notre recherche et une réflexion a été menée afin de compléter leur liste. L'ensemble des attributs doit permettre de caractériser les différents stades de dégradation et en particulier, lorsque les différences sont significatives, servir d'indicateurs de dégradation ou de restauration. Des analyses statistiques (en particulier Analyse de Variance) ont été appliquées aux données quantitatives se référant aux différents attributs vitaux, décrivant les écosystèmes étudiés. Elles permettent d'évaluer (1) la fiabilité du paramètre étudié lorsqu'il ne varie pas de manière trop brutale dans le temps et (2) la

sensibilité du paramètre étudié dans la mise en évidence des différences entre stades de dégradation lorsqu'il y en a et éventuellement d'émettre des hypothèses quant aux seuils de transition.

Aronson *et al.* (1993ab) et Aronson & Le Floch (1995, 1996) ont discerné les attributs vitaux de l'écosystème décrivant la structure suivants :

- la richesse spécifique en espèces pérennes et en espèces annuelles,
- la diversité alpha et les indices de diversité et d'équitabilité de Shannon-Weaver,
- la diversité bêta et l'indice de Jaccard,
- le recouvrement de la végétation,
- la densité des espèces pérennes.

En outre, l'analyse de l'organisation spatiale des végétaux à l'échelle de la station a permis d'identifier les patrons d'organisation des peuplements végétaux steppiques.

En ce qui concerne le groupe des indicateurs du fonctionnement, il est possible de distinguer des indicateurs descriptifs du fonctionnement des écosystèmes et des indicateurs qualitatifs décrivant l'adaptation et le fonctionnement des espèces dans ces mêmes écosystèmes. C'est ainsi qu'aux attributs vitaux de l'écosystème décrivant le fonctionnement proposés par Aronson *et al.* (1993ab) et Aronson & Le Floch (1995, 1996) :

- le recouvrement des états de surface du sol,
- la durée de disponibilité en eau du sol,
- la fertilité,
- le stock de graines viables du sol (nombre de germination *in situ*),
- l'abondance de la mésofaune du sol,

nous pouvons ajouter d'autres indicateurs issus d'une **vision synthétique** des processus de dégradation **au niveau des espèces** elles-mêmes et de leur fonctionnement au sein de l'écosystème. Il s'agit de l'analyse :

- des spectres biologiques (attribut vital corollaire de la richesse spécifique totale),
- de la répartition des espèces qualifiées grâce à la classification de Noy-Meir (espèces arido-actives et arido-passives),
- des stratégies démographiques de Grime,
- des types fonctionnels.

Ces quatre derniers indicateurs ont permis d'approfondir le rôle fonctionnel des espèces elles-mêmes et d'identifier les réponses des végétaux aux perturbations et aux stress, conduisant à la dégradation des terres.

Une seconde étape, menée à travers l'étude de l'évolution des « stations tests » entre 1978 et nos jours, a été rendue possible grâce à l'utilisation d'un système d'information géographique [géré par Vincent Simmoneaux, IRD, Tunis]. Une **analyse diachronique des cartes des systèmes**

écologiques et de données antérieures sur l'occupation des terres (de 1948 à 1985) a été entreprise et a permis d'évaluer les changements survenus, dans le temps, à **l'échelle du paysage**. Nous avons tenter de confirmer les tendances observées au niveau de la station à l'échelle du paysage (modification de la physionomie des steppes, changement de la composition floristique, remplacement d'espèces, diminution du couvert végétal pérenne...). Il en est résulté l'élaboration d'un **schéma actualisé de la dynamique des systèmes écologiques**, et de leur filiation, informé quant aux caractéristiques quantitatives et aux gammes de valeur des attributs vitaux et servant d'indicateurs pertinents de la dégradation.

La troisième étape se réfère à l'utilisation de l'imagerie satellitale, retenue afin d'établir un lien entre certains attributs vitaux mesurés sur le terrain (en particulier les recouvrements d'état de surface du sol et les recouvrements végétaux), les indices de brillance, les indices de végétation (NDVI) et les données quantitatives obtenues grâce aux nouvelles techniques de déconvolution spectrale. Pour finir, une tentative de calcul d'un indice d'hétérogénéité spatiale à partir des images de brillance en tant qu'indicateur de dégradation a été mise en chantier afin d'évaluer l'impact de la fragmentation du paysage en réponse aux activités humaines, en particulier agricoles.

Cette recherche propose donc une démarche conceptuelle et méthodologique tentant de combiner des études à différentes échelles d'observations dans le cadre de la surveillance des changements à long terme. En synthèse générale, nous proposerons une évaluation comparée de la pertinence des indicateurs de la dégradation (1) à l'échelle de la station et (2) à l'échelle du paysage grâce à la dialectique terrain – imagerie satellitale, dans le cas des zones arides, du moins en Tunisie Présaharienne. Nous nous attacherons à replacer l'ensemble des résultats dans un cadre plus global de la surveillance de la biodiversité (composition, structure et fonctionnement) et de ses modifications au travers d'indicateurs à différentes échelles d'observation, et nous aborderons la notion de services des écosystèmes.

Les perspectives de recherche que ce travail nous a permis d'entrevoir seront exposées, en particulier la pertinence de l'utilisation d'indicateurs synthétiques tels que les groupes fonctionnels et les stratégies de Grime dans l'évaluation des succès de la réhabilitation et de la restauration des terres dégradées. La nécessité de mieux prendre en compte l'interactivité entre les ressources et les usages a été mise en exergue. C'est cette dynamique interactive spatio-temporelle entre les ressources et les usages qui nous permettra de comprendre le présent à partir du passé pour prévoir l'avenir (Loireau 1998).

PREMIERE PARTIE :

**Comprendre la dynamique des peuplements végétaux pour
évaluer les phénomènes de dégradation des terres arides**

Préambule

L'objet des chapitres suivants est de présenter l'ensemble des concepts nécessaires à la compréhension de notre démarche scientifique et méthodologique. Celle-ci a pour objectif principal d'identifier et de valider un certain nombre d'indicateurs des changements écologiques à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides.

Le **chapitre 1** nous permet d'asseoir les bases conceptuelles de notre réflexion. Les facteurs biotiques et abiotiques de l'environnement, en particulier les stress et les perturbations, ont depuis toujours constitué des forces à l'origine de l'évolution des systèmes écologiques. Après avoir défini ces termes, les conséquences biologiques des perturbations et des stress sur les phénomènes de dynamique des peuplements végétaux liés aux processus de succession végétale sont exposés, de même que leur impact sur la biodiversité. L'ensemble de ces concepts contribue alors à la compréhension des relations complexes entre structure et fonctionnement des écosystèmes en zones arides, en particulier dans le contexte de leur dégradation voire de leur désertification. Après avoir défini ce dernier terme, nous avons élaboré un schéma conceptuel de la désertification et mis en exergue la nécessité d'identifier des indicateurs de qualité permettant de suivre et d'évaluer les changements écologiques sur le long terme.

Le **chapitre 2** expose la problématique de notre étude et les différentes hypothèses de travail émises.

Enfin le **chapitre 3** présente la démarche méthodologique suivie afin de choisir des indicateurs *a priori* pertinents de la structure et du fonctionnement des écosystèmes (les attributs vitaux de l'écosystème) à l'échelle de la station. Le recours au Système d'Information Géographique et à la télédétection (indicateurs «images»), a été envisagé en particulier l'analyse diachronique des cartes de végétation d'une part et l'utilisation de traitements spécifiques des images satellites (classification supervisée, déconvolution spectrale) d'autre part puisqu'ils nous fournissent une vision synoptique des phénomènes à l'échelle du paysage et de la région.

Chapitre 1 : Dynamique des systèmes écologiques et dégradation

« We must move quickly to preserve as much as possible and to read the disappearing pages before they are gone forever ».

Rolston 1985

1.1. Perturbations et stress : moteur de la dynamique végétale

1.1.1. Les pressions de sélection : quel rôle dans la structuration des populations ?

« Parce que l'environnement change en permanence, les pressions de sélection tendent à leur tour à adapter les traits d'histoire de vie des populations à leur environnement local » (Blondel 1995). Parmi les pressions sélectives qui peuvent modifier la structure génétique des populations et orienter leur évolution, il y a lieu de distinguer celles qui procèdent des facteurs physiques du milieu et celles qui résultent de l'action des facteurs biotiques. Les premiers (facteurs physiques du milieu) agissent comme variables indépendantes tandis que les secondes (actions des facteurs biotiques) sont par contre des variables dépendantes (Barbault 1995). Dans ce dernier cas, deux populations A et B exercent mutuellement des pressions sélectives et évoluent de manière concomitante. Il faut cependant avoir à l'esprit que la sélection régressive est un phénomène encore plus probant même s'il est biologiquement moins «spectaculaire» (ex : élimination des génotypes les plus «intéressants» d'une population d'une même espèce).

L'adaptation aux conditions abiotiques et / ou à leur variabilité est un phénomène bien connu. Par exemple, sous climat méditerranéen, les peuplements végétaux sont particulièrement bien adaptés aux stress hydriques, qui se manifestent lors de la période de sécheresse estivale. En effet, les adaptations des plantes aux conditions de sécheresse y revêtent des aspects multiples mais tous tendent vers le même but : économiser l'eau et «éviter» la mauvaise période climatique (l'été), le stress hydrique étant un facteur limitant de la croissance végétale. Ceci n'est qu'un des nombreux exemples de stress qui présents dans la nature (stress édaphique, stress thermique...) exercent chacun des pressions sélectives sur les espèces.

Le deuxième type d'adaptation permet d'évoquer les phénomènes de **co-évolution dont les relations** entre la ressource et son exploitation (systèmes plante-animal, systèmes socio-économiques : usages, cueillette et pratiques agropastorales) est un cas particulier. Le concept de co-évolution n'est pas nouveau, puisque Darwin le décrivait déjà implicitement dans ses observations. En effet, il se

produit, entre les espèces vivant en sympatrie, c'est-à-dire dans la même aire géographique, un tissu d'interactions variées qui peuvent, en particulier par le jeu de la sélection, conduire à des modifications génétiques réciproques. Nous adopterons donc la définition de Barbault (1995) qui souligne que la co-évolution est « la variation évolutive de deux ou plusieurs espèces en interaction ». Chaque espèce intervient à tour de rôle en modifiant les fréquences génotypiques et donc phénotypiques de l'espèce avec laquelle elle interagit. Ehrlich et Raven en 1964 ont décrit pour la première fois les phénomènes de co-évolution entre les plantes et les insectes phytophages qui leur sont associés. Berenbaum (1983) a amélioré ce modèle. Plus récemment encore, les relations mutualistes entre les espèces du genre *Ficus* et les Agaonides (petits hyménoptères) ont été étudiées en détail et les relations de co-évolution ont été décrites suivant une approche phylogénétique (Jousselin 2001). De nombreux travaux de recherche ont par ailleurs montré, l'existence de phénomènes de co-évolution entre plantes et herbivores (Westoby 1989, Milchunas *et al.* 1988, Fily & Balent 1991). Ce dernier exemple illustre parfaitement le concept de perturbation puisque l'herbivorie limite la biomasse végétale.

Ces **forces évolutives sélectives**, à l'origine de l'évolution génétique, regroupent l'ensemble des perturbations et des stress qui s'exercent donc sur le long terme. Nous définirons ci-dessous ces deux termes et nous traceront une ébauche de leur impact sur la dynamique des systèmes écologiques et leur diversité.

1.1.2. A propos des perturbations et des stress

La littérature nous donne pour réflexion différentes définitions de la perturbation. Elle peut être considérée, selon Pickett & White (1985), comme « *tout événement, relativement discret dans le temps, désorganisant la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, modifiant les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique* ». Cependant, cette définition a pour inconvénient majeur de ne préciser ni les échelles ni l'amplitude des changements concernés. Grime (1977) propose une approche plus succincte et définit la perturbation comme « *un mécanisme qui limite la biomasse d'une plante en causant sa destruction partielle ou totale* ». Pour d'autres auteurs ce serait un agent imprévisible de changement des structure et fonction du système d'origine (Montalvo *et al.* 1993). Par ailleurs, Bazzaz (1983) définit une perturbation comme étant « *un changement soudain des ressources dans une unité de paysage, et se traduisant par un changement perceptible dans les "réponses" des populations* ». Godron & Forman (1983) précisent que le changement dont il est question ici dépasse la variation moyenne des réponses des populations. Cette variation moyenne correspond à "l'élasticité" des systèmes écologiques (Godron 1984); et la perturbation fait franchir la limite d'élasticité pour ces systèmes.

Tout au long de son histoire, un système écologique subit tout un ensemble de **perturbations** à différentes échelles spatio-temporelles. Cet ensemble, appelé « régime de perturbation », est caractérisé par la nature des phénomènes (le feu, le pâturage, le labour...), leurs fréquences spatio-temporelles, leurs intensités et leurs tailles respectives (Pickett & White 1985). Chacune des composantes du régime de perturbation agit de manière distincte sur les communautés et les populations. L'effet des perturbations peut aussi varier en fonction de leur dates d'occurrence, de leur localisation, de leur prévisibilité, et aussi de l'histoire locale et régionale des perturbations (Hubbell & Foster 1986 ; Facelli & Pickett 1990).

Au regard de ces définitions et si l'on se replace dans le cadre d'étude de la Tunisie steppique, on est en droit de se poser deux questions :

- **Le pâturage** peut-il être considéré comme une perturbation en Afrique du Nord puisqu'il se produit depuis fort longtemps ?
- Quel est le rôle de **la mise en culture** et en particulier du labour ?

Le pâturage, bien qu'ancestral, se produit avec une fréquence et avec une intensité qui varie tout au long de l'année, et entre années successives. De ce fait, la végétation ne subit pas tout le temps les mêmes pressions, il est donc en ce sens imprévisible et il affecte la structure des peuplements végétaux, en causant leur destruction partielle (réduction de biomasse). Lorsque la pression pastorale devient trop importante et que le prélèvement des ressources est supérieur à leur renouvellement, le pâturage revêt un caractère néfaste. Ce surpâturage peut alors faire franchir des seuils de dégradation² de la végétation. **Le labour**, en tant qu'agent destructeur de la biomasse végétale, peut être sans aucun doute assimilé à une perturbation. Ces perturbations, d'origine anthropique, ne se conforment pas à des patrons aisément reconnaissables et leur étude en zone aride, où le suivi des pratiques est difficile, est d'autant plus ardu.

A trop parler de perturbations, il ne faudrait pas oublier l'existence de **stress** qui imposent de nombreuses contraintes aux peuplements végétaux. Nous adopterons la définition de Grime (1977) qui considère le stress comme « *un facteur qui limite la vitesse de production de biomasse* ». Ces stress peuvent être de natures diverses. En outre, un système écologique donné peut subir simultanément plusieurs stress et les communautés végétales s'adaptent en fonction de cet ensemble de stress. Ils sont à l'origine d'adaptations éco-physiologiques particulières.

En effet, les plantes caractéristiques des environnements pauvres en ressources partagent un ensemble de traits communs, incluant de faible taux de croissance, de photosynthèse, d'absorption minérale, de renouvellement tissulaire et de fortes concentrations de métabolites secondaires (Grime 1977, Chapin 1980, Tilman 1988). Cette stratégie adaptative des plantes à survivre dans des

² Dégradation : détérioration d'un écosystème par rapport à un état antérieur jugé « satisfaisant » en termes qualitatifs (composition floristique) et quantitatifs (recouvrement, biomasse) (Jauffret & Véla 2000).

environnements « stressés » correspond au syndrome de résistance au stress (*Stress Resistance Syndrome*) de Chapin *et al.* (1993). Ce SRS illustre bien les capacités des végétaux à s'adapter à des déficits multiples (eau, nutriments). En zone aride, deux stress principaux se manifestent : les stress hydrique et édaphique. Le stress hydrique se réfère principalement à la sécheresse caractéristique du bioclimat méditerranéen en général. Ce stress est accentué en zone aride par un déficit pluviométrique très prononcé en été (sécheresse estivale de plusieurs mois caractéristique de la méditerranéité). Il peut d'ailleurs être catastrophique lors d'évènements exceptionnels à l'origine d'une forte aridité édaphique (Floret & Pontanier 1982) caractéristique des sols à faible capacité de rétention en eau.

Le stress édaphique, quant à lui, se manifeste par une faible fertilité des sols.

En réalité, il existe toujours un gradient entre la perturbation et le stress au sens de Grime. En effet, un même événement peut être considéré selon le cas comme une perturbation s'il est exceptionnel et très intense ou un stress s'il est permanent et modéré. Il est donc toujours impératif d'envisager les stress et les perturbations **le long d'un gradient de fréquence et d'intensité**.

Pour l'ensemble de notre exposé, nous retiendrons donc les définitions suivantes:

- **Perturbation** : Tout événement ou mécanisme qui désorganise la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population, modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique et limite (ou réduit) la biomasse d'un individu ou d'une population en causant sa destruction partielle ou totale (fréquence faible et aléatoire, intensité forte).
- **Stress** : facteur (ou ensemble de facteurs) qui limite la vitesse de production de biomasse, la capacité de reproduction, de régulation, de changement morpho-physiologique... et qui sélectionne les taxons adaptés (fréquence forte et régulière, intensité faible).

Les peuplements végétaux actuels résultent donc de la dynamique végétale et de la réponse des espèces face aux perturbations et aux stress qu'ils subissent depuis des millénaires.

1.1.3. Conséquences biologiques des perturbations et des stress sur la dynamique végétale

1.1.3.1. Les théories en question

Pour Connell & Slatyer (1977), « *after a severe disturbance or during a short respite from normally heavy and continuous grazing or predation, there is usually a burst of regeneration that, once established, suppresses later regeneration. Thus a single age-class emerges that may dominate the scene for long periods* ». L'installation et le remplacement des espèces dans le temps n'est possible que si une perturbation intervient initialement, les écosystèmes pouvant alors suivre différentes

trajectoires. La trajectoire est un terme général recouvrant, pour un écosystème donné, à la fois la succession, telle qu'elle a été définie par Clements (1916) et tous les itinéraires possibles de développement, ou, mieux encore, d'évolution de cet écosystème sous quelque pression que ce soit (Aronson *et al.* 1995).

Les perturbations constituent ainsi un des mécanismes clé de la dynamique de la biodiversité (*cf.* § 1.1.3.4.), en déterminant la dynamique de la coexistence. Plusieurs théories mettent l'accent sur la biologie des espèces pour une bonne compréhension de la dynamique. La **théorie de la perturbation intermédiaire** (Connell 1978 ; Grime 1979 ; Huston 1979 ; Petraitis *et al.* 1989) insiste sur le fait que la diversité est maximisée par des régimes de perturbations permettant des compromis entre capacités de colonisation et de compétition des espèces. Par contre, selon la **théorie de la niche de régénération** (Grubb 1977), les perturbations maintiennent la diversité parce que différents types de perturbations (nature, taille, fréquence, intensité), leur localisation et les conditions durant la régénération (par exemple la pluviométrie, Hobbs & Mooney 1991) favorisent des espèces ayant des caractéristiques biologiques (traits de vie) différentes pour l'installation d'une nouvelle génération. Ces traits de vie concernent en particulier la capacité de régénération (production de semences, dissémination et recrutement). La **théorie de la loterie compétitive** (Chesson & Warner 1981) considère les perturbations comme un facteur de variabilité spatio-temporelle de l'environnement. Elle démontre comment l'alternance stochastique de conditions différentiellement favorables aux espèces peut mener à une coexistence stable d'espèces ayant des niches de régénération différentes, à condition qu'il y ait un avantage démographique aux populations à faible densité. La **théorie des métapopulations** explique le maintien de la diversité (spécifique ou génétique) par la récurrence d'extinctions et de recolonisations dans des systèmes de taches connectées par la dispersion de propagules ou d'individus. Les perturbations sont une des sources possibles d'extinction. Le maintien de la diversité à l'échelle de la métapopulation dans son ensemble dépend d'un équilibre entre la fréquence des perturbations, les taux de dispersion, les capacités de croissance des sous-populations et le nombre de taches d'habitat disponibles.

Concernant les stress, il ne semble pas y avoir de réelle théorie. Il est raisonnable de penser que les stress ne jouent pas le même rôle que les perturbations dans le maintien de la diversité. Nous pensons en fait qu'ils n'agissent pas à la même échelle de temps. La récurrence des stress a permis de façonner les systèmes écologiques et leur diversité au cours d'une longue histoire d'évolution. Tandis que les perturbations agissent «brutalement» et les communautés végétales en particulier doivent s'ajuster aux nouvelles conditions du milieu. Ces perturbations peuvent cependant parfois aggraver les effets des stress et *vice versa*.

1.1.3.2. A l'origine de la succession végétale

Les perturbations et les stress sont omniprésents dans la dynamique des systèmes écologiques et ceci sur toutes les gammes d'échelle de temps et d'espace. Ces notions permettent de qualifier un continuum de processus modifiant la dynamique des communautés. Ceci se manifeste alors par des changements de structure et de fonctionnement.

Depuis plusieurs années, l'attention des chercheurs s'est portée sur **l'étude des perturbations**, mettant en exergue leur rôle indiscutable dans la dynamique des systèmes écologiques, vus comme des mosaïques de taches (Pickett & White 1985). Dès lors que l'on parle de perturbations des milieux naturels, il est de coutume de leur associer le terme de succession. Très tôt Clements (1916) évoqua le terme de succession pour désigner le développement ontogénique de la formation végétale vers un état climacique où la végétation atteint un équilibre avec les conditions édapho-climatiques régionales. Une espèce dominante modifie le sol et le microclimat de façon à rendre possible l'introduction de nouvelles espèces qui deviennent à leur tour dominantes. Elles modifient alors le milieu supprimant ainsi les premières et favorisant l'arrivée de troisièmes dominantes qui à leur tour modifient leur environnement (Whittaker 1975). Cette succession de phases continue ainsi de suite jusqu'à un « climax ». Les mécanismes de succession ontogénique (White 1979), où les premières espèces facilitent l'installation des espèces ultérieures qui élimineront par compétition les précédentes, sont conformes aux travaux de Clements (1916). Ces modèles font référence plutôt à des formes de succession primaire où la dynamique d'occupation se fait sur un substrat nu au départ.

Margalef (1974) et Odum (1969) ont modifié la théorie de Clements en la dégageant de son « *fardeau organismique* » (Lepart & Escarré 1983). La succession est alors considérée comme le processus d'auto-organisation, résultant des interactions entre les organismes eux-mêmes et le milieu physique. Ce dernier intervient principalement pour déterminer la vitesse et le développement de la succession. Margalef (1974) et Odum (1969) retiennent la compétition entre les plantes et les interactions entre les végétaux et le milieu comme mécanismes expliquant le remplacement des espèces. Malgré de nombreuses critiques de cette théorie, Connell & Slatyer (1977) reprennent le concept de la compétition pour analyser les changements de la composition floristique au cours de la succession. Le mécanisme à la base de ce développement est lié à une hypothèse de modification du milieu selon laquelle les espèces en place facilitent la colonisation d'autres espèces qui finiront par les remplacer (Prado 1988). **La succession** est donc « *un ensemble de processus par lesquels un écosystème naturellement (succession primaire) ou artificiellement altéré ou détruit (succession secondaire) entreprend spontanément de se reconstituer pour recouvrir un état qui soit en quelque sorte un fac-similé de son état initial* » (Blondel 1979). En particulier, **la succession secondaire** est la

séquence prévisible de colonisation et de remplacement d'espèces qui a lieu à la suite de la mise à nu d'un espace, cette séquence conduisant éventuellement au rétablissement de la communauté climacique (Brown & Gibson 1983). Cette conception traditionnelle assimile la succession à un processus de développement (Odum 1969) où l'écosystème se transforme progressivement pour aboutir finalement au «climax», état optimal du système. Le modèle de la composition floristique initiale (Egler 1954) suggère que la reconstitution de la végétation se fasse à partir de la banque de graine du sol et des souches des pérennes, non touchées par la perturbation et pouvant alors émettre des rejets. Le stock initial détermine ainsi les pionnières. La succession, se développant à partir de ce stock initial, serait en partie une illusion due aux différentes vitesses de croissance des végétaux. Ce modèle correspond assez bien aux successions secondaires qui se déroulent sur des sols déjà formés après des perturbations comme les feux (Trabaud 1980), les coupes et l'agriculture (Guyot *et al.* 1960). Des espèces pionnières et transitoires s'installent pendant un certain temps après incendies (Trabaud 1970). De même, la succession secondaire conduit à la mise en place de friches. Ces friches sont ensuite elles-mêmes par la suite progressivement envahies par la forêt lorsque les activités agricoles cessent en un lieu donné. Cependant, de nombreux auteurs ont montré que le remplacement des espèces existantes avant perturbation n'est pas la règle absolue et l'analyse des changements floristiques suggère le modèle d'**auto-succession**. Dans ce cas, on observe des modifications de la densité spécifique et des cycles de vie des espèces en rapport direct avec les modifications du niveau des ressources. Hanes (1971, 1981) a le premier effectué des observations de cette dynamique dans les chapparals californiens. Ces phénomènes d'auto-succession ont été confirmés en Méditerranée (Floret *et al.* 1992, Gondard 2001).

Enfin, Lepart & Escarré (1983), puis Floret & Pontanier (1993) présentent une synthèse des modèles régissant la succession (Connell & Slayter 1977) :

- **le modèle de facilitation** : l'installation d'espèces transitoires est permis seulement si il y a eu une modification de l'environnement par les espèces pionnières ;
- **le modèle de « tolérance »** : les espèces transitoires s'installent indépendamment de l'influence sur le milieu des espèces pionnières car elles sont plus efficaces que les colonisatrices pour exploiter les ressources du milieu ;
- **le modèle d'inhibition** : certaines espèces empêchent l'installation d'autres espèces (compétition pour les ressources, phénomènes d'allopédie). Le développement des ligneux rejetant de souches, ou celui des espèces pérennes, peut devenir suffisant pour limiter l'installation des espèces suivantes. Ces dernières doivent être très tolérantes puisqu'elles doivent survivre jusqu'à la disparition des espèces pionnières à la suite de perturbations ou de leur sénescence. Elles pourront alors enfin se développer suite à l'augmentation des disponibilités des ressources. Ce modèle conduit au remplacement d'espèces à durée de vie courte par des espèces à durée de vie plus

longue. Ce dernier modèle peut se traduire par des blocages à des stades juvéniles, comme ils ont été observés par Telahigue *et al.* (1987) en zone aride tunisienne.

En Tunisie aride, succession secondaire et auto-succession se côtoient. En effet, lorsque les activités agropastorales entraînent la destruction totale de la biomasse préexistante, on assiste à un remplacement d'espèces et en particulier à l'installation d'espèces pionnières. Ainsi, lorsque le pâturage est trop intensif ou qu'il y a mise en culture, la succession qui en découle est d'origine secondaire. Néanmoins, dans le cas des parcours, le niveau de pression pastorale n'entraîne pas généralement la disparition totale de la végétation. Un arrêt de la perturbation permet un retour assez rapide des peuplements à leur état antérieur et ce sans remplacement d'espèces. C'est donc un cas d'auto-succession.

Les effets des stress ont fait l'objet de nombreuses discussions entre auteurs, de différentes disciplines (Ivanovici & Wiebe 1981). A la lumière d'étude sur les mollusques, Bayne (1975) proposa de les définir comme « *a measurable alteration of a physiological (or behavioral, biochemical, or cytological) steady-state which is induced by an environmental change, and which renders the individual (or the population, or the community) more vulnerable to further environmental change* ». Cependant, l'impact écologique des stress reste difficile à étudier. Les difficultés de prédiction et de mesures de leurs effets augmentent : (1) si leur étude est effectuée sur le court terme ou sur le long terme, (2) si l'on considère l'effet des stress directement à proximité de la source ou bien si l'on s'intéresse à leur effet à distance, (3) si l'accent de l'investigation est porté sur la réponse des individus ou sur celle des écosystèmes (Auerbach 1981). Si l'étude de l'impact précis des stress n'est pas notre propos, il faut cependant garder en permanence à l'esprit qu'ils contribuent largement à la régulation de la réponse des systèmes écologiques et leur impact se manifeste principalement par la régulation de la production de biomasse. En effet, même dans un contexte où la flore a déjà évolué en adoptant un type biochimique de photosynthèse plus favorable et résistant à l'aridité (en Tunisie aride les plantes sont majoritairement C3), la croissance végétale sera réduite ou stoppée en cas de sécheresse prononcée (et/ou prolongée). Les végétaux investissent alors dans « la survie » en réduisant les phénomènes d'évapotranspiration, les surfaces foliaires photosynthétiques, en période de sécheresse. Les stress constituent donc un jeu de facteurs limitants la productivité des milieux en ralentissant la croissance végétale et la production primaire. La dynamique de la végétation est elle aussi affectée par l'ensemble de ces stress qui à terme entraînent la sélection d'espèces adaptées aux conditions climatiques et édaphiques.

1.1.3.3. La réponse des écosystèmes : la vitesse de récupération ou résilience

Westman (1978, 1986) définit **la résilience** d'un écosystème après une perturbation comme étant sa vitesse de récupération. Plus précisément, le terme résilience désigne l'aptitude d'un écosystème à revenir à sa trajectoire antérieure, de succession progressive, après disparition des perturbations externes qui l'en avaient dévié (Connell & Slayter 1977). Il est donc essentiel si l'on veut gérer les ressources naturelles de tenir compte de la vitesse de récupération ou de cicatrisation des milieux. En 1982, Walker & Noy-Meir proposent une nouvelle définition de la résilience comme étant la capacité d'un système à absorber une perturbation sans changer de façon qualitative son comportement.

En outre, un écosystème résilient est généralement stable (Walker 1980) et Walker & Noy-Meir (1982) définissent un système stable comme « *a system which changes very little over time, and responds slowly and little to outside pressure* ». Si une perturbation a lieu et s'interrompt, le système retourne rapidement à son état initial (Frost *et al.* 1986). La résilience présente donc une « limite d'élasticité » qui une fois dépassée peut conduire le système vers un nouvel état d'équilibre « métastable » (Godron 1984, Friedel 1991, Laycock 1991, Aronson *et al.* 1993ab et 1995), dérivé de l'écosystème original. Les perturbations peuvent néanmoins être parfois génératrices de nouveaux équilibres en aboutissant à des écosystèmes capables de faire face plus efficacement à des perturbations du même type en améliorant les mécanismes de régénération (Holling 1978).

Mais comment évaluer cette résilience *in situ* ?

Là encore, il faut faire appel aux hypothèses selon lesquelles il existe une relation positive entre la richesse spécifique et la stabilité des systèmes écologiques (Tilman 1996). Le niveau de résilience des systèmes écologiques serait donc fonction du nombre d'espèces qui les caractérisent.

De plus, si l'on considère les espèces selon leur similarité de réponse aux principaux facteurs du milieu, on peut les classer en un nombre limité de « groupes fonctionnels » (Steffen *et al.* 1992). Le niveau de résilience ne dépendrait pas directement du nombre d'espèces, mais serait plutôt lié au nombre de groupes fonctionnels présents (Walker 1995, Naeem 1998). Enfin, lorsque les stress et les perturbations sont nombreux, ils réduisent d'autant la vitesse de récupération. La résilience ne pourra s'exprimer de manière optimale que lorsque les conditions du milieu seront les plus favorables.

Le diagnostic du niveau de dégradation des zones arides passe donc par l'évaluation des capacités du milieu à se régénérer naturellement. Si cette capacité est nulle, il faut alors envisager des voies alternatives d'intervention humaines pour réparer les dommages de méauages antérieurs et réorienter les trajectoires. Les 3 voies principales d'actions concernent la Réhabilitation, la Restauration et la Réaffectation (Le Floc'h & Aronson 1995). C'est l'un des défis lancés par les

scientifiques et plus particulièrement par le groupe de réflexion de la « *Society for Ecological Restoration* ».

1.1.3.4. Mécanisme clé de la dynamique de la biodiversité

Comme nous l'avons précédemment évoqué (§ 1.1.3.1), les perturbations constituent un des mécanismes clés de la dynamique de la biodiversité. La biodiversité ou diversité biologique est « *un ensemble constitué par la diversité génétique, la diversité spécifique et la diversité écologique et leurs interactions, en un lieu donné et à un moment donné* » (di Castri 1996). Elle comprend donc à la fois (a) la diversité des espèces (richesse spécifique), (b) des individus (diversité génétique), (c) des situations écologiques (complexes d'écosystèmes), (d) des fonctions occupées au sein de l'écosystème (diversité fonctionnelle), (e) des structures organisant la végétation (diversité structurale), (f) des paysages en mosaïques dans l'espace et/ou dans le temps (hétérogénéité spatio-temporelle), etc. (Jauffret & Vela 2000). Il est essentiel d'en étudier autant que possible toutes ces dimensions pour l'évaluer. Elle se manifeste donc à différentes échelles d'observation, de la plus petite unité du vivant (la molécule) jusqu'à la biosphère.

La diversité biologique a récemment attiré l'attention des scientifiques (Wilson 1988, Lubchenco *et al.* 1991) ainsi que celle de la communauté politique internationale (CNUED, Convention de Rio 1992). Selon le paradigme scientifique, la diversité biologique contribuerait de manière majoritairement positive au fonctionnement des écosystèmes (di Castri & Younès 1990). En effet, une diversité plus élevée garantirait à la fois :

- une meilleure utilisation des ressources abiotiques en particulier grâce à la complémentarité entre taxa, ou génotypes, dans la manière dont ils exploitent le milieu, il en résulterait une productivité primaire plus élevée (Johnson *et al.* 1996) ;
- une plus grande stabilité face aux variations habituelles ou catastrophiques du milieu (Pimm 1991, Hobbs *et al.* 1995) , notamment parce que les espèces, même similaires dans leur exploitation des ressources trophiques, peuvent différer pour leurs réponses aux variations et perturbations du milieu (Walker 1995).

Ce rôle fonctionnel de la biodiversité a fait l'objet de nombreuses réflexions. Quatre grandes hypothèses ont alors été proposées par différents auteurs pour décrire les relations entre la diversité (la richesse spécifique) et sa fonction particulière dans la communauté ou l'écosystème :

- **Hypothèse d'additivité** : selon MacArthur 1955 (*in* Peterson *et al.* 1998), une augmentation de la richesse spécifique (nombre total d'espèces) conduit à une plus grande stabilité de l'écosystème. Cependant, aucun travail n'a pu démontrer que cette association était effectivement due à la richesse spécifique ou à la diversité fonctionnelle (Allison 1999, Huston 1997)

- **Hypothèse « du rivet »** : Si une espèce est retirée de l'écosystème, le fonctionnement de l'écosystème ne sera pas modifié, la perte de cette espèce étant compensée par d'autres espèces aux fonctions similaires. Néanmoins, chaque perte d'espèces affaiblit un peu plus la résistance de l'écosystème et au-delà d'un certain seuil le système « s'effondre » (Ehrlich & Ehrlich 1981).
- **Hypothèse « de redondance »** : cette hypothèse rejoint la précédente. En effet, au-delà d'une certaine richesse spécifique (seuil à définir) les taxa supplémentaires possèdent éventuellement une fonction déjà réalisée dans la communauté (Lawton & Brown 1993). Réalisant une fonction similaire, les espèces dont la réponse aux variations environnementales diffère, se compensent, c'est-à-dire que la disparition ou l'élimination d'une espèce mène à une augmentation de la densité des autres espèces appartenant au même groupe fonctionnel de telle sorte que la biomasse est conservée (Schultze & Mooney 1993, Walker 1992). Par conséquent, l'hypothèse de redondance est étroitement liée au concept de groupes fonctionnels (*cf.* § 3.1.4.2.). Mais elle ne tient pas compte de la présence éventuelle d'espèces « clés de voûte » (*cf.* § 3.1.3.), dont les effets ne sont pas liés à leur abondance en terme de densité ou de biomasse (Hobbs *et al.* 1995, Symstad *et al.* 1998). L'hypothèse dépend également de l'échelle, du processus mis en cause et du site considéré (Lawton & Brown 1993).
- **Hypothèse « d'assurance »** : en cas de perturbation la redondance éventuelle des taxa a pour conséquence d'assurer le maintien du fonctionnement de l'écosystème (Walker 1992, Lawton & Brown 1993), les taxa étant capables de se suppléer.
- **Hypothèse « idiosyncratique »** : les effets des taxa sont purement individuels si bien que les effets de l'addition ou de la suppression d'un taxa particulier sont imprévisibles, avec une augmentation ou une diminution des performances fonctionnelles selon l'identité du taxon concerné. Un cas particulier de l'idiosyncrasie concerne les taxa « clés de voûtes » (Paine 1969, Powell *et al.* 1996). Selon cette hypothèse certains taxa auraient une contribution plus forte au fonctionnement qu'on ne pourrait le prédire à partir de leur abondance. Ainsi l'intensité de la fonction pour laquelle ils joueraient un rôle privilégié augmenterait avec un seuil lorsqu'ils seraient présents (Bond 1993).

Evidemment, aucun de ces modèles n'est universel, mais à chaque situation l'une ou l'autre des hypothèses tendra à être prédominante en fonction de l'écosystème et de la fonction écologique considérée (Mooney *et al.* 1995).

La **compréhension des mécanismes maintenant ou modifiant la diversité** est une base obligatoire pour mettre en place des stratégies efficaces de sa gestion. Comprendre dans quelle mesure et par quels mécanismes l'évolution de la diversité biologique peut affecter les équilibres biogéochimiques et la stabilité des écosystèmes est indispensable et *vice versa*. Ceci nécessite la prise en compte des **problèmes posés par l'impact à moyen et à long terme des activités humaines sur la biosphère**, en particulier par l'intermédiaire des changements : (1) climatiques et atmosphériques,

(2) de l'utilisation des terres, et (3) de l'érosion de la diversité biologique (di Castri & Younès 1990, Lubchenco *et al.* 1991, Barbault & Hochberg 1992, Steffen *et al.* 1992).

L'étude de l'impact des activités agro-pastorales et des facteurs abiotiques limitants de l'environnement sur la biodiversité *s.l.* (structure, fonctionnement, composition) en zone aride tunisienne feront partie des objectifs de ce travail à partir de l'étude de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques³ le long de gradient de dégradation⁴. Nous tenterons d'évaluer et de quantifier la réponse des communautés à la longue histoire d'utilisation des terres dans le sud Tunisien. Les capacités de la végétation à se régénérer (ou capacité de résilience) après perturbation et en fonction des conditions édapho-climatiques seront discutées.

1.2. Vers une compréhension des relations structure/fonction des écosystèmes en zones arides : application à la dégradation des écosystèmes

Alors que l'étude des sociétés humaines et celle de leur histoire sont inséparables, l'étude des relations entre les écosystèmes et leur histoire de vie reste peu étudiée. Le Bassin Méditerranéen est le théâtre de l'évolution des sociétés et d'une histoire d'utilisation des ressources naturelles (agriculture et pâturage par les mammifères domestiques) longue de 6000 ans (Pignatti 1983, Gomez-Campo 1985). Les activités agro-pastorales y ont donc peu à peu façonné les paysages.

L'observation actuelle de la mosaïque de taches « steppe / culture » en Tunisie présaharienne laisse apparaître un ensemble de systèmes écologiques, interconnectés, et au sein desquels les espèces végétales sont généralement bien adaptées à leur environnement. S'adapter, pour un organisme c'est durer et se reproduire alors que l'environnement change (Fily & Balent 1991). Finalement, c'est sous l'influence de différents facteurs biotiques (les usages en particulier) et abiotiques (stress climatique, édaphique...) que les communautés végétales se structurent et fonctionnent. La compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes nécessite donc que soit considéré l'ensemble des pressions exercées sur le milieu tout au long de son histoire (en connaissant ou en faisant des hypothèses sur la végétation d'origine).

Ces pressions, sources de diversité, peuvent devenir néfastes au bon fonctionnement des systèmes écologiques. En effet, lorsqu'elles sont à la fois fréquentes et très intenses, la vitesse de cicatrization des systèmes écologiques étant trop faible, les pressions de sélection entraînent la

³ Unité qui tient compte à la fois du climat, de la végétation, du sol et du type d'utilisation du sol (Floret *et al.* 1978).

⁴ Gradient de dégradation : dans notre cas, il existe un double gradient avec un gradient de dégradation des sols depuis les glacis à croûte de gypse vers la plaine sableuse et un gradient de la végétation associée à ces différents sols.

« dégradation des écosystèmes ». C'est ce qui se produit en zone aride. La dégradation des terres (modification de la quantité et de la qualité des ressources disponibles) provoque une modification globale de la biocénose et de son biotope. Ces modifications se répercutent ainsi sur la biodiversité *s.l.* et sur les processus fonctionnels de la phytocénose et donc sur la résilience de systèmes écologiques (Figure 1.1.).

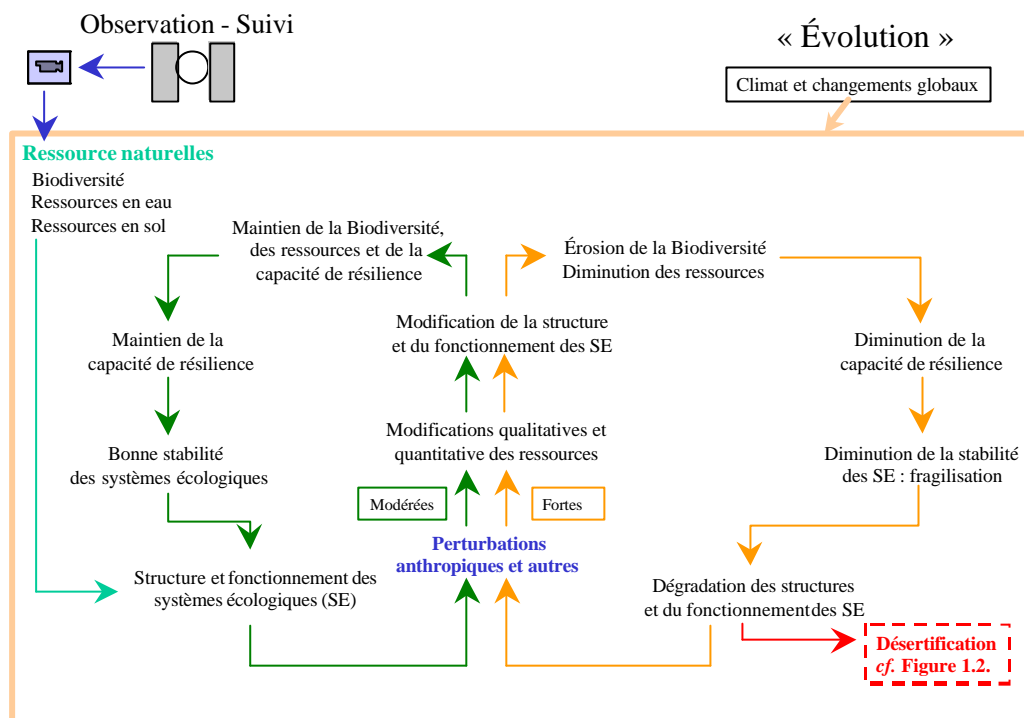


Figure 1.1. Modèle d'interprétation de l'impact des pressions de sélection (perturbations anthropiques ou autres, climat, changements globaux...) sur les ressources naturelles suivant leur niveau d'intensité et les réponses des systèmes écologiques.

Les conséquences des perturbations peuvent être classées en deux catégories distinctes. Les perturbations de faible intensité et peu fréquentes (modérées) permettent le maintien de la biodiversité, le renouvellement des ressources naturelles et une bonne vitesse de récupération. Au contraire, les perturbations intenses et récurrentes peuvent provoquer une érosion de la biodiversité et une diminution plus ou moins irréversible des ressources naturelles et une régression de la résilience. La dégradation est en plus accentuée par les conditions climatiques, qui agissent sans cesse sur les milieux biophysiques, pour aboutir, en zones arides, à une désertification des terres.

Les ressources naturelles et leur évolution peuvent être suivies par les moyens de télédétection (photographies aériennes ou images satellitales). Cet aspect sera abordé ultérieurement dans notre travail et la télédétection sera utilisée comme un outil pertinent permettant les changements d'échelles entre les mesures écologiques de terrain (caractéristiques écologiques stationnelles) et les données

radiométriques issues des images satellitales permettant d'identifier les caractéristiques écologiques au niveau du paysage (la région) (**chapitre 3, § 3.3.**).

1.3. La désertification à l'ordre du jour

« L'homme fait partie du milieu : il faut en tenir compte »
Emberger, 1960.

*« The Mediterranean has a special claim to our interest...
It is the place where mankind's exploitation of the land
Began and where it has run its full cycle.
What happenend here during past millenia is, elsewhere
on earth, just beginning. »*

Attenborough, 1987.

Une pression anthropique, ancienne, en constante augmentation, et appliquée le plus souvent de manière irraisonnée, a provoqué des processus d'adaptation et d'évolution des espèces dans les zones sèches ou arides du monde entier. Les processus se traduisent d'une part, par l'existence de patrimoines génétiques originaux et, d'autre part par la présence d'une mosaïque de foyers d'adaptation et d'évolution dont il faut préserver l'intégrité. L'étude de la biodiversité est au centre des préoccupations afin (1) de maintenir les équilibres et la stabilité des écosystèmes en zone aride *s.l.* en conservant leur diversité biologique, et (2) de valoriser leur potentialités par les communautés. La dégradation et les modifications des modes d'utilisation des terres constituent en zones sèches ou arides le principal facteur de perte de la biodiversité, au travers de la destruction des habitats et de la surexploitation des ressources par les populations (Cornet, 2000).

A l'heure actuelle, se préoccuper de la biodiversité dans ces zones sèches revient à rechercher les causes de son érosion éventuelle, en analyser les mécanismes, prévoir ses conséquences, puis éventuellement réparer ce qui peut l'être. Sur ce dernier point, l'écologie de la restauration tente d'apporter des solutions et de faire du triptyque « Réhabilitation – Restauration – Réaffectation » un défi scientifique.

1.3.1. La désertification et ses définitions. Notion de dégradation.

Deux millénaires se sont écoulés depuis que le sénateur Cicéron a, pour la première fois, observé la destruction des forêts du bassin méditerranéen au profit de zones stériles de type désertique. En 1949, Aubréville signala à son tour une dégradation des terres qui semblait s'étendre depuis les

zones très arides du Sahara vers les régions semi-arides et sub-humides de l'Afrique. Le phénomène a d'abord été dénommé dégradation puis désertification. Mais que contiennent en réalité ces termes ?

De nombreuses définitions de la désertification ont été proposées. La désertisation a d'abord été définie comme l'extension irréversible de paysages désertiques nouveaux à des zones qui naguère n'en portaient pas les caractères (Le Houérou 1962, 1968, 1977). Cette première définition jugée trop restrictive n'a pas été retenue par la suite. C'est ainsi qu'en 1977, lors de sa tenue à Nairobi (Kenya), la Conférence des Nations Unies sur la Désertification (CNUD ou UNCOD) suggéra la définition suivante : « *Desertification is the diminution or destruction of the biological potential of the land, and can lead ultimately to desert-like conditions* », sans mentionner les zones climatiques susceptibles d'être affectées par ce phénomène, ni les causes de celui-ci.

A la même époque, Dregne (1977) donne une vision locale des problèmes liés à la désertification. Il souligne que « *la désertification est l'appauvrissement d'écosystèmes arides, semi-arides ou sub-humides sous les effets combinés des activités humaines et de la sécheresse. Le changement dans ces écosystèmes peut être mesuré en terme de baisse de la productivité des cultures, d'altération de la biomasse et du changement dans la diversité des espèces végétales et animales, d'une accélération de la dégradation des sols et de risques accrus pour l'existence des populations* ». En 1980, c'est au tour de Meckelein de noter que « *la désertification décrit les processus de nature physique et culturelle qui provoquent soit l'expansion ou bien le renforcement des conditions désertiques dans les régions arides et leurs zones marginales* ». Ces deux derniers auteurs soulignent donc la **nécessité de prendre en compte le rôle de l'homme** qui accroît la vulnérabilité des milieux. A ce sujet, Bernus (1980) souligne que la désertification est un processus provoqué par une combinaison de facteurs, parmi lesquels la pression humaine et animale ne peut d'autant moins être éliminée qu'elle s'exerce avec plus de force lorsque la crise climatique s'accuse. Dans ce sens, Mainguet (1994) déclare que « *la dégradation des terres est donc plus le résultat de pressions dues à l'homme, et majorées par la sécheresse, qu'à la sécheresse elle-même* ». La sécheresse est un révélateur de la désertification alors que l'activité humaine en est la cause.

Par conséquent, la définition adoptée en 1977 par la CNUD a été remplacée par celle de l'OAA⁵ et du PNUE⁶ (1982) [in Le Floch 1996]: « *Desertification is a comprehensive expression of economic and social processes as well as those natural or induced ones which destroy the equilibrium of soil, vegetation, air and water, in the areas subject to edaphic and/or climatic aridity. Continued*

⁵ Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture ou Food and Agriculture Organization (FAO).

⁶ Programme des Nations Unies pour l'Environnement.

deterioration leads to a decrease of the biological potential of the land, deterioration of living conditions and an increase of desert landscapes ».

Ainsi, la désertification est un processus continu, par étapes menant au stade final, celui d'une transformation irréversible. Il existe des seuils (à définir) – liés à des événements historiques ou à des bouleversements géo-socio-économiques – qui soit déclenchent des phénomènes de désertification, soit en maintiennent l'intensité. La désertification résulte donc à la fois de phénomènes naturels et de processus déclenchés par des mésusages des espaces et de leurs ressources par l'homme. Ce n'est que par l'intervention de l'homme qu'elle peut être ralentie et stoppée.

En 1990, le Programme des Nations Unies pour l'Environnement (PNUE) donne une définition plus succincte de la désertification, comme étant la « *dégradation des terres en zones arides et sub-humides sèches résultant de l'impact d'une activité humaine aux effets défavorables* » (PNUE 1991). C'est lors de la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED, Rio, 1992), considérant que la désertification est un phénomène global affectant à la fois l'environnement et le développement, que la décision d'élaborer une Convention de Lutte contre la Désertification (CLD) est prise. Adoptée à Paris le 17 juin 1994 et ratifiée en 1996 par plus de 50 pays, elle est entrée en vigueur en décembre 1996.

L'article 1 de la CLD établit que le terme de désertification désigne « *la dégradation des terres dans les zones arides, semi-arides et sub-humides sèches par suite de divers facteurs, parmi lesquels les variations climatiques et les activités humaines* ».

Enfin, le chapitre 12 du Programme d'Action 21 souligne que :

« Les êtres humains dans les zones touchées ou menacées sont au centre des préoccupations dans la lutte contre la désertification et pour l'atténuation des effets de la sécheresse ».

« La désertification est causée par des interactions complexes entre facteurs physiques, biologiques, politiques, culturels et économiques ».

« La désertification et la sécheresse compromettent le développement durable en raison de la corrélation qui existe entre ces phénomènes et d'importants problèmes sociaux comme la pauvreté, une mauvaise situation sanitaire et nutritionnelle et l'insécurité alimentaire, ainsi que ceux qui découlent des migrations, des déplacements de populations et de la dynamique démographique ».

Concluons que la pression anthropique croissante est la principale cause de la désertification, les conditions climatiques ne faisant qu'exacerber les dégâts provoqués par l'activité humaine. Une fois enclenchés, certains processus peuvent continuer même si les conditions de l'environnement redeviennent favorables (précipitations, apports de nutriments...) et si l'action de l'homme s'estompe. Alors qu'un neuvième de la surface terrestre du globe est touché par le processus de désertification, la vigilance est de mise, identifier des indicateurs et évaluer des seuils de dégradation sont donc

nécessaires pour lutter contre les phénomènes de désertification. Ces notions seront développées ultérieurement.

Pour la suite de notre exposé, la définition privilégiée que nous adopterons sera celle de Dregne (1977) qui apporte une vision plus détaillée de la dynamique interactive spatiale et temporelle entre les ressources, les usages et les aléas climatiques à l'échelle locale, loin des définitions « politiques ». Cette définition suggère également la possibilité d'une évaluation de la gravité du phénomène.

1.3.2. Participer à la stratégie de développement

Enrayer les processus de dégradation, stabiliser les équilibres entre ressources et le niveau de leur exploitation, rétablir des cadres sociaux et politiques viables de gestion des ressources naturelles sont les priorités des gestionnaires de l'environnement dans les pays touchés par la « désertification ». La lutte contre la désertification et la dégradation des terres s'inscrit dans une approche globale des problèmes d'environnement et de développement. Elle désigne plus particulièrement « *les activités qui relèvent de la mise en valeur intégrée des terres dans les zones arides, semi-arides et sub-humides sèches, en vue du développement durable* » (CNUED, CCD 1992). D'une part, la lutte contre la désertification concerne la réparation des effets de la désertification (réhabilitation des systèmes écologiques, lutte contre l'érosion, contre l'ensablement...). D'autre part, les efforts consentis dans cette lutte se concentrent en particulier sur la durabilité des actions entreprises et suivent autant que possible les critères du développement durable énoncés par Young (1992) :

- intégrité de l'environnement sur le long terme,
- efficacité économique des systèmes de production,
- équité concernant les générations actuelles et à venir aussi bien que les considérations sociales et économiques.

Depuis quelques années maintenant, un nouveau besoin de connaissance sur la dynamique interactive systèmes biophysiques (ressources) / systèmes socio-économiques (usages) est apparu (Loireau 1998). La compréhension de cette dynamique permettrait l'obtention d'indicateurs de la dégradation des ressources et la production d'outil d'aide à la décision. C'est dans ce contexte que l'étude écologique proposée est entreprise.

1.3.3. Schéma conceptuel de la désertification

Evaluer et suivre les phénomènes de désertification, c'est d'abord comprendre les mécanismes mis en jeu et les implications qui en découlent. Le schéma proposé à la **Figure 1.1.** (p. 19) est une vue synoptique de l'impact des perturbations et des stress sur les ressources physiques et biologiques dans

les zones arides et la dégradation qui en résulte. Le modèle schématique est précisé, à la **Figure 1.2.**, en ce qui concerne les processus propres à la désertification.

Les modifications de la végétation ont par ailleurs une répercussion directe sur le fonctionnement et la structure des sols et *vice versa*. Il reste toutefois possible de dissocier thématiquement végétation et sol, même si les phénomènes sont totalement interpénétrés dans la nature.

Dans la dégradation de la végétation il est possible de distinguer quelques étapes successives majeures jusqu'à l'irréversibilité lorsque les pressions augmentent (adapté de Milton *et al.* 1994) :

- Variation de la biomasse et de la composition de la végétation avec les cycles climatiques et les évènements stochastiques (sécheresse exceptionnelle, feu, maladie...)
- Modification de la composition floristique par les herbivores et par la mise en culture
 - régression des plantes palatables au profit des espèces moins palatables
 - remplacement des espèces de steppes par des espèces post-culturelles
- Diminution de la diversité et de la productivité
- Réduction du couvert végétal pérenne, diminution de la biomasse et du biovolume
- Diminution de la capacité de croissance et de reproduction

Des processus et étapes identiques pourraient être discernés en ce qui concerne les populations animales *s.l.* (domestiques ou sauvages, terrestres ou aquatiques, terricoles ou non...).

La dégradation des ressources en sol et par conséquent en eau qui se manifeste principalement par une diminution de la qualité des sols suivant 4 étapes distinctes (Cornet 2000) :

- Modification des états de surface du sol (pellicule de battance, ensablement...)
 - Dégradation du fonctionnement hydrique (disponibilité en eau du sol et de son efficacité d'utilisation, réduction de l'infiltrabilité, augmentation du ruissellement...)
 - Erosion de la fertilité (taux de matière organique, taux d'azote, capacité d'échange cationique)
- Diminution de la stabilité structurale
- Erosion hydrique et / ou éolienne
- Salinisation (cas des sols irrigués)

Les effets globaux de la dégradation peuvent être appréhendés à deux niveaux (*cf.* **Figure 1.2.**) :

- localement comme cela est évoqué dans les paragraphes précédents : perte de productivité des terres, érosion de la fertilité, très faible production biologique et faible capacité d'évolution

- à distance : la dégradation entraîne des phénomènes d'ensablement des zones voisines, des problèmes de crues et d'inondations, des problèmes de comblement des barrages, de transports d'aérosols à grande distance mais aussi des problèmes de migrations.

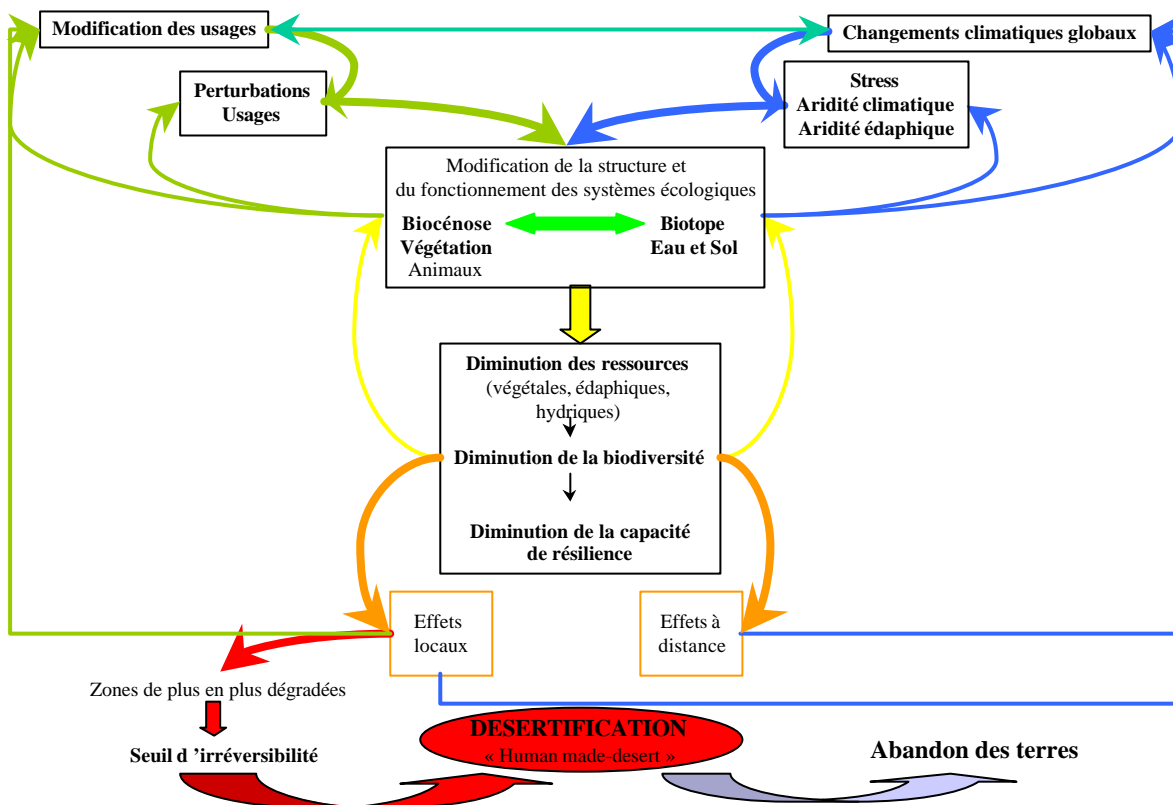


Figure 1.2. Processus et mécanismes mis en jeu dans les phénomènes de dégradation des terres arides

Dans notre étude, les usages (en particulier les pratiques agro-pastorales et les activités de cueillette) seront considérés comme des perturbations des milieux naturels et les conditions climatiques (en particulier la sécheresse estivale) comme un stress. En ce qui concerne les usages, ils n'ont pas pu être étudiés dans le détail. Il nous faut considérer dès à présent qu'en tout point de la steppe, les pratiques se sont succédées dans le temps, avec une fréquence et une intensité dont nous n'avons qu'une idée approximative. Par ailleurs, des mesures « correctives » (actions de lutte contre la dégradation) ont aussi été entreprises à diverses périodes. Ce que nous pouvons observer au temps t est donc l'état des systèmes écologiques sachant qu'ils ont auparavant subi un ensemble de perturbations et de stress, exerçant des forces sélectives évolutives indéniables. Cette étude répond à la nécessité d'évaluer et de percevoir les niveaux relatifs de dégradation et donc de faire référence à des indicateurs et des phases probables de remontée biologique (régénération).

1.4. Les indicateurs ou comment estimer les phénomènes de dégradation

1.4.1. Qu'est ce qu'un indicateur ?

Les indicateurs sont traditionnellement employés dans l'évaluation, la surveillance, la prévision car ils traduisent de façon synthétique une action, une situation et leurs évolutions. Le terme " indicateur " fait l'objet d'une utilisation très répandue, il convient donc de rappeler quelques définitions.

Pour l'OCDE (1994), les indicateurs ont deux fonctions principales :

- 1 - réduire le nombre de mesures et de paramètres qui seraient normalement nécessaires pour rendre compte d'une situation avec exactitude,
- 2 - simplifier le processus de communication des résultats de mesures aux utilisateurs.

Définitions

Un **indicateur** est un paramètre, ou une valeur calculée à partir d'un ensemble de paramètres, qui fournit des informations sur un phénomène ou sur son état. L'indicateur a une signification dépassant celle directement liée à la valeur paramétrique (OCDE 1994). Un indicateur est conçu pour un certain objectif, et au profit d'un certain groupe d'utilisateurs. Il reflète une certaine situation et aide à la décision par rapport à cette situation.

Un indicateur peut donc être :

- * un étalon de mesure quantitatif (calculé à partir d'observations réalisées sur le terrain en divers points exprimé en proportion de la superficie totale d'un pays ou d'une région donnée),
- * une description qualitative.

Un **paramètre**, quantitatif ou descriptif, décrit une caractéristique du milieu qui est mesurée et quantifiée, et constante dans le temps.

Un **indice** est habituellement une valeur unique. Il peut être considéré, soit comme la combinaison en un seul tout d'un certain nombre de variables, soit comme découlant de la fusion d'un ensemble de paramètres ou indicateurs pondérés (OCDE 1994).

Un **repère** est une norme par rapport à laquelle les indicateurs ou indices peuvent être comparés afin de déterminer les tendances.

Ces définitions ne sont pas nécessairement exclusives l'une de l'autre. Par exemple un paramètre et un indice peuvent ensemble constituer un indicateur. Les indicateurs ne sont donc pas

simplement des descripteurs statiques. Comme le souligne un récent rapport du World Resources Institute (Hammond *et al.* 1995), les indicateurs relatifs à l'environnement donnent des informations sur l'état du monde où nous vivons, sur la manière dont nos activités l'affectent, sur des problèmes naissants et sur l'efficacité des solutions que nous apportons à ces problèmes. Leur objet consiste à condenser un grand nombre d'informations en quelques mesures compréhensibles, puis à nous aider à décider quelle action déclencher. Pour ce faire les indicateurs doivent être corrélés aux buts et objectifs de notre société et exprimés en des termes compatibles avec ces buts et objectifs.

1.4.2. Qualités requises des indicateurs

Un **bon indicateur** doit pour répondre aux besoins de l'utilisateur présenter un certain nombre de caractéristiques :

- **utilité** : un indicateur doit être simple, compréhensible et être exprimé en des termes auxquels l'utilisateur est habitué et qu'il accepte comme reflétant fidèlement le problème; le nombre d'indicateurs doit être limité ;
- **généralisable** : dans le cadre du suivi de la désertification, les indicateurs devraient être utilisables dans toutes les régions désertifiées ou présentant un risque de désertification ;
- **prédictibilité** : les indicateurs d'états statiques doivent être identifiés pour servir de repères permettant de replacer les observations dans une dynamique et d'établir des diagnostics d'évolution ;
- **pertinence** : un indicateur doit donner une bonne image de la situation qui pose problème et doit réagir aux changements de cette situation; il doit s'appliquer à la zone étudiée (tout en devant, de préférence, s'appliquer à un certain nombre d'échelles : locale, régionale et nationale); il doit enfin comporter un seuil, ou une valeur cible, qui puisse indiquer les tendances ;
- **fiabilité** : les données nécessaires doivent être fiables, disponibles et faciles à actualiser; l'indicateur doit être sain au point de vue analytique ou fondé sur des connaissances subjectives fiables; il est souhaitable que l'indicateur soit corrélé à des systèmes de prévision ou d'information. Chaque fois qu'un changement s'opère dans un écosystème et dans un sens défini, l'indicateur doit aussi varier dans le même sens ;
- **sensibilité** : la réponse du milieu à une perturbation doit être observable. Il est donc essentiel qu'un indicateur soit suffisamment sensible pour mettre en évidence des phénomènes de dégradation tout en restant observable sur le long terme. Il doit donc à la fois être suffisamment sensible pour mettre en évidence un changement, à une échelle de temps cohérente avec les possibilités pratiques de mesures, mais pas trop sensible, ou fugace, auquel cas on ne pourrait plus le suivre (s'il disparaît et ne réapparaît qu'épisodiquement). La sensibilité au pas de temps d'une année paraît par exemple souhaitable.

Finalement, la qualité d'un indicateur est fonction du nombre de caractéristiques qu'il cumule.

1.4.3. Le concept d'indicateurs de la désertification

Les indicateurs de la désertification peuvent être considérés comme un cas particulier des indicateurs de l'environnement. Ces indicateurs mettent en exergue d'une part, les **causes de la désertification** qui sont à la fois naturelles (ex : l'évolution des facteurs climatiques) et anthropiques (pression de l'homme sur le milieu) ; d'autre part les **effets de la désertification** sur les milieux biologiques (principalement la végétation et la faune), physiques (sols et ressources en eau) et socio-économiques (famines, migrations, changements des pratiques...).

Finalement, l'objectif à atteindre est la production d'une **batterie d'indicateurs des états successifs de l'environnement, en vue de la caractérisation spatiale et temporelle de la désertification sur le plan écologique**. Ceci permettrait de suivre les phénomènes de dégradation et d'alerter les gestionnaires sur les franchissements de niveaux de dégradation.

1.4.4. Echelle et représentativité des indicateurs

Le problème de la désertification peut être analysé à des **échelles spatiales** différentes allant du stationnel, jusqu'à l'échelle des biomes (rappelons qu'un neuvième des terres émergées doit faire face au problème de désertification). Les indicateurs écologiques, analysés localement, doivent donc être déterminés pour des unités spatiales petites, pouvant faire ensuite l'objet d'agrégation au niveau régional. Ils nécessitent une définition précise des espaces sur lesquels ils portent et se pose donc le problème de leur représentativité à plus grande échelle.

Au niveau local, celui des études de terrain, les mesures et observations sont effectuées sur des sites tests qui doivent être choisis comme étant représentatifs de territoires plus vastes. **Cette représentativité**, nécessaire pour l'extrapolation des informations et interprétations, suppose que :

1. le territoire concerné fasse l'objet d'un zonage de l'occupation des terres (recours à la télédétection), sur la base d'une typologie hiérarchisée ;
2. fonction de l'importance relative du territoire (superficie) ou de son intérêt (échantillonnage stratifié), chaque type d'unité, puisse être étudié au travers de sites tests au sol ;
3. les données recueillies sur les zones tests pour les divers indicateurs de la désertification, soient traitées et intégrées par des méthodes statistiques pour une interprétation recouvrant l'ensemble de la zone test, la région.

Dans le cas du suivi de la désertification ou de la remontée biologique d'un milieu (suite à des interventions volontaires), il faut s'efforcer de s'affranchir des changements conjoncturels qui ont une influence sur le court terme (gestion des troupeaux), suite par exemple à des "accidents" dans la

pluviosité de l'année. On tentera donc de minimiser les résultats des variations intra-annuelles pour mieux apprécier les tendances évolutives inter-annuelles ou de séquences d'années successives. Il faut donc attacher une importance toute particulière **aux échelles temporelles** (PNUD 1991).

1.4.5. Notion de seuils

Une fois les indicateurs choisis (identifiés), mesurés et validés, il faut tenter de déterminer quels sont les paliers repérables - marquant les étapes d'une séquence dans l'évolution de la situation et la gravité des phénomènes. Les systèmes d'alerte internationaux de sécurité alimentaire (« *Early Warning Systems* ») proposent 3 niveaux d'appréciation :

- Alerte (« *warning* » , « alert »), signalant l'avancée du phénomène et la nécessité de le freiner ;
- Alarme (« *alarm* »), qui sous-tend que la restauration sera longue et/ou coûteuse à mettre en œuvre ;
- Urgence (« *emergency* »), dernier stade avant l'irréversibilité.

Le concept de « seuil » dans les changements environnementaux est aussi bien établi en écologie (Holling 1973, Wissel 1984, Le Floch & Aronson 1995). Les auteurs rappellent que dans le cas de disparition de la cause de leur dégradation, la plupart des écosystèmes ne peuvent revenir à un état antérieur, lorsqu'ils ont franchi, ne serait-ce qu'un de ces seuils. Il est donc essentiel dans le cas d'une étude portant sur les indicateurs écologiques de la désertification de tenter d'établir, pour les indicateurs choisis, les valeurs des « seuils de passage » d'un état de dégradation à l'autre, ainsi que le seuil d'irréversibilité.

Au chapitre suivant (**Chapitre 2**), nous présentons les hypothèses qui ont été formulées pour satisfaire le besoin d'identifier des indicateurs écologiques des changements à long terme à différents niveaux de perception. Le **Chapitre 3** est consacré à la présentation de la démarche méthodologique qui nous a permis de choisir les indicateurs testés et les différents niveaux de perception auxquels ils ont été étudiés.

Chapitre 2 : Problématique et Hypothèses

Les concepts précédemment évoqués (**Chapitre 1**) nous ont permis d'élaborer le canevas de notre travail. En particulier, notre attention portera sur la réponse des systèmes écologiques aux usages et aux modifications des conditions environnementales. Nous tenterons d'identifier quels sont les indicateurs de cette dynamique à l'échelle locale. D'autre part, afin de prendre en compte l'échelle régionale, le recours au Système d'Information Géographique (SIG) et à la télédétection est incontournable puisque ces deux outils (1) fournissent une vision synoptique et diachronique des phénomènes et (2) concourent à permettre les changements d'échelles. Par ailleurs, il serait envisageable, dans une perspective future, de rechercher comment les dynamiques sociales (pratiques familiales, culturelles, économiques) interfèrent sur les indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques et inversement comment ceux-ci peuvent influencer sur les changements sociaux et la production (Cornet 1998).

Partant du constat que la biodiversité des zones arides est, en général, fortement affectée par les activités humaines, et que les conséquences de cet état de fait sont aggravées par les conditions climatiques et édaphiques, plusieurs questions méritent qu'il soit porté réponse :

- Quel est l'impact de la dégradation sur la diversité structurale⁷ ?
- Quelles influences la dégradation a-t-elle sur la diversité fonctionnelle⁸ ?
- La diversité des paysages⁹ est-t-elle affectée par la dégradation et si oui, comment ?
- Comment cela se traduit-il dans la dynamique des systèmes écologiques ?

En s'appuyant sur l'étude des différentes composantes de la diversité et dans le cadre du suivi des changements à long terme (en particulier de la dégradation) à l'aide d'indicateurs, il est donc nécessaire de répondre aux interrogations suivantes :

- Quels paramètres ou caractéristiques de l'évolution des systèmes écologiques doivent être suivis ?
- Est-il possible d'identifier des indicateurs de la dynamique au travers des caractéristiques des systèmes écologiques (composition, structure et fonctionnement) ?
- Quelle est la qualité des indicateurs ? dépend-t-elle de la périodicité des mesures ? des conditions climatiques annuelles ?

⁷ Diversité des structures organisant la végétation : richesse spécifique (composition), diversité alpha et bêta, recouvrement végétaux, densité des espèces pérennes, patron d'organisation spatiale des pérennes.

⁸ Diversité des fonctions occupées au sein de l'écosystème : sol et fonctionnement hydrique, réponses fonctionnelles des espèces aux stress et aux perturbations, fonction de production, de reproduction et de régulation etc.

⁹ Diversité des paysages en mosaïques dans l'espace et / ou dans le temps (dynamique de la végétation à l'échelle d'un paysage, types d'utilisation des sol, hétérogénéité spatio-temporelle, etc.).

Il paraît donc indispensable **d'étudier la dynamique de la végétation en réponses aux perturbations et aux stress**. Cela nécessite d'aborder les différents niveaux hiérarchiques qui des groupes fonctionnels vont aux paysages, en passant par les systèmes écologiques. Une des priorités est de caractériser la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques. Pour ce il importe d'effectuer un choix pertinent et justifié d'**indicateurs écologiques** descriptifs de « l'état de santé » des systèmes écologiques (de leur niveau de dégradation) qui vont, par la suite, servir d'**indicateurs d'état et de changement d'état**. A cette analyse descriptive, une analyse des **caractéristiques biologiques** propres des espèces se doit d'être menée, par l'intermédiaire de l'étude des **stratégies démographiques** des espèces et des **groupes fonctionnels**.

En second lieu, dans le cadre de l'étude des changements écologiques à long terme, le recours à l'imagerie spatiale semble indispensable (caractéristiques spatiales, multitemporelles et multiscalaires de ces données). En effet, le Système d'Information Géographique et ses différentes « couches d'information géoréférencées » en particulier les cartographies des ressources (1978 et 2000) peuvent nous permettre en confrontant les données acquises pour l'actuel, aux données antérieures, d'**évaluer la dynamique des systèmes écologiques et des paysages**. Pour cela, plusieurs questions sont posées : Y a-t-il persistance des « structures » et « fonctions » décrites dans le passé ? Quel est le schéma de la dynamique actuelle ? Cette dynamique a-t-elle beaucoup évolué au cours des 25 dernières années ? Quelles sont les conséquences prévisibles pour les systèmes sociaux ?

Enfin, il était important d'identifier les variables « **indicateurs - images** » les mieux à même de traduire (1) la **dynamique des paysages** au travers de l'étude de leur hétérogénéité spatiale, (2) la « **vérité-terrain** » à un moment donné grâce à la confrontation des deux types de données (celles issues du traitement du signal spectral et celles issues des relevés de terrain) et (3) **les processus d'évolution** en étudiant des séries chronologiques d'images, traitées, permettant l'obtention de cartes thématiques (sol, végétation...), validées par les observations de terrain au moins à deux dates correspondant aux extremums saisonniers de manière à prendre en compte, lors de l'interprétation, la phénologie des thérophytes qui marquent de leur empreinte les signatures spectrales.

Finalement, il faut juger de la fiabilité et de la pertinence pour chaque type d'indicateur, avant d'identifier lesquels sont les plus aptes à traduire les processus d'évolution aux différentes échelles considérées (espèce, système écologique et paysage).

Chapitre 3 : Démarche méthodologique

Quels indicateurs pour la compréhension des phénomènes de dégradation ?

3.1. Les indicateurs écologiques : indicateurs d'état et donc de changement d'état

3.1.1. Quelques définitions

Les définitions concernant les indicateurs écologiques sont très nombreuses et sans en faire un exposé exhaustif, nous présenterons ici celles qui ont retenues notre attention.

Molfetas & Blandin (1981) s'accordent à dire qu'un « *indicateur biologique est un organisme ou un ensemble d'organismes qui traduit de façon aussi directe et évidente que possible des modifications qualitatives et/ou quantitatives de l'écosystème dont il fait partie* ». A la même époque, Lebrun (1981) définit qu'il s'agit de « *tout paramètre biologique, qualitatif ou quantitatif (mesuré au niveau d'un individu, d'une population, d'une guilda, d'une communauté), susceptible d'indiquer des conditions de vie particulières qui correspondent soit à un état donné, soit à une variation naturelle, soit à une perturbation du milieu* ». D'une manière plus restrictive, un indicateur est une espèce ou un groupe d'espèces qui, par leur présence et/ou leur abondance, sont significatifs d'une ou plusieurs propriétés de l'écosystème dont ils font partie (Guelorget & Perthuisot 1984). Pour ces auteurs les indicateurs biologiques (paramètres biologiques) témoignent donc de modifications qualitatives et/ou quantitatives de la structure et du fonctionnement des écosystèmes, qui surviennent tout au long de son histoire en réponse aux variations de l'environnement. Ces indicateurs sont typiquement des indicateurs d'état et de changement d'état.

Lefevre (1983) les envisage comme autant d'outils sophistiqués créés par le développement technologique, et permettant de doter la « machine écosystème » d'un tableau de bord pourvu de clignotants indicateurs de bon fonctionnement ou détectant au contraire les signes avant-coureurs de perte de rendement du système ou... de la panne définitive ». Bellan (1984) souligne en outre, que les indicateurs biologiques ou taxons indicateurs doivent servir de détecteurs révélant l'existence de conditions complexes à interpréter et résultant, le plus souvent, d'un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques difficiles à mesurer directement. Ces deux critères sont particulièrement intéressants puisqu'ils introduisent évoque la notion d'indicateurs « d'alerte ».

Enfin, Müller – Hohenstein (1989) définit par le terme de bioindicateur tout organisme vivant, que ce soit une plante, un animal voire une biocénose entière qui indique « *the quantity and/or the quality of an environmental factor and/or the process of an environmental change* ». Cette notion de bioindicateur ou indicateur biologique est couramment utilisée dans le vocabulaire scientifique

lorsqu'il s'agit de décrire l'état d'un écosystème ou d'un écosystème (nous reviendrons sur la définition de ces deux derniers termes ultérieurement).

Cependant les indicateurs peuvent être de nature physique, en particulier lorsqu'il s'agit d'évaluer les ressources en eau ou en sol d'une région. D'une manière générale, les **indicateurs biophysiques** doivent rendre compte de l'**état du milieu** (indicateurs d'état), de son **évolution** (indicateur de changement d'état) et de sa « **santé** » (indicateurs d'alerte).

3.1.2. Les indicateurs des milieux biophysiques

Les indicateurs environnementaux de la désertification doivent bien évidemment traduire des états de variables et des tendances de l'environnement mais aussi permettre au travers de l'établissement de seuils de rendre compte de la gravité des processus de dégradation en cours et de fournir des « signaux » concernant les risques encourus et l'urgence de la situation. Il convient donc d'étudier un certain nombre de paramètres écologiques du milieu et de les relier (1) aux processus de la dynamique des populations et des ressources et (2) aux processus d'évolution.

Considérons cependant, comme l'ont établi Floret *et al.* (1978), que c'est en année humide que les manifestations de la désertification sont les plus évidentes. Les différences entre écosystèmes de niveau de dégradation différents devenant alors évidentes. Dans notre situation cependant il nous faut tenter de trouver des indicateurs susceptibles d'être opérants que la situation soit ou non favorable. Parmi les nombreuses caractéristiques du milieu qui peuvent évoluer dans le temps, il faut considérer particulièrement celles échappant à la stricte dépendance des variations de la pluviosité. Ou bien encore, celles qui permettent une comparaison d'une année sur l'autre quand les observations sont effectuées, chaque année, aux mêmes moments des cycles de vie des communautés en place. Dans ce cas, ce sont surtout les caractéristiques physiques et biologiques du milieu pouvant présenter des changements à long terme et qu'il faut privilégier.

Deux grands types d'indicateurs peuvent être retenus (Er Rihani 1989) à savoir les indicateurs **abiotiques** (hydrologie et dégradation des sols) et les indicateurs **biotiques** (réduction du couvert végétal, modification de la composition spécifique, réduction de la productivité biologique incluant celle du bétail, réduction de la faune).

Pour les besoins de notre étude, quelques indicateurs pertinents et relativement simples à suivre ont été choisis. Ces indicateurs devraient **permettre le suivi pratique de la dégradation des systèmes écologiques**. Notre attention portera donc sur :

- l'étude des changements à moyen terme, en particulier des caractéristiques de la végétation qui témoignent de la sensibilité des milieux (dynamique de la diversité des systèmes écologiques).

- l'étude des changements à long terme, nécessitant le recours à la télédétection (dynamique de la diversité du paysage).

Par ailleurs, l'ensemble de ces indicateurs doivent permettre le suivi de l'impact des actions entreprises de lutte contre la dégradation des terres en observant l'évolution progressive des milieux liée aux actions de restauration, réhabilitation ou autres. Ces indicateurs constituent alors un cas particulier : ceux sont des indicateurs d'impact.

3.1.3. Les attributs vitaux de l'écosystème : indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques

Les indicateurs écologiques qui ont retenu notre attention sous la dénomination **attributs vitaux de l'écosystème (AVE)** ont été proposés par Aronson *et al.* (1993ab) et Aronson & Le Floc'h (1995, 1996). Ils serviront d'indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques. Nous avons, dans la liste proposée par ces auteurs, retenus quelques indicateurs pertinents et facilement mesurables. Ainsi que l'ont souligné Aronson & Le Floc'h (1995, 1996), la pertinence des AVE permet également l'émission d'hypothèses de travail.

Les attributs vitaux de l'écosystème retenus (AVE) peuvent être classés en deux groupes :

- les AVE décrivant la structure d'un écosystème : densité des espèces pérennes, richesse floristique en espèces pérennes et en espèces annuelles, diversité alpha et bêta des végétaux, recouvrement total de la végétation (et biovolume).

Une attention supplémentaire a été portée sur l'organisation spatiale des végétaux pérennes à l'échelle de la station en tant qu'indicateur de la structure des peuplements végétaux en zone aride tunisienne.

- les AVE, indicateurs du niveau de fonctionnement d'un écosystème : spectre biologique, espèces « clés de voûte », stock de graines du sol, paramètres de fertilité, états de surface du sol...

Par ailleurs, une réflexion approfondie a été menée afin d'étayer la liste des AVE, indicateurs du fonctionnement des écosystèmes, en s'attachant en particulier au fonctionnement des espèces elles-mêmes au sein des communautés végétales. Les types de Noy-Meir (1973) viennent compléter notre analyse des spectres biologiques. Nous avons donc tenté d'aborder l'adaptation des espèces soumises à de fortes contraintes (perturbations et stress multiples) au travers de l'étude des stratégies démographiques de Grime (1977) et des groupes fonctionnels (*sensu* Lavorel *et al.* 1997).

3.1.3.1. AVE décrivant la structure des systèmes écologiques et hypothèses à tester

Le choix des AVE est intimement lié aux hypothèses qui les accompagnent concernant leur pertinence à évaluer l'état de dégradation des écosystèmes.

Richesse spécifique en espèces pérennes

L'évolution du nombre d'espèces, en particulier pérennes, permet de juger de la perte ou du gain de richesse floristique et donc de diversité de la station (perte ou gain de diversité), dans une catégorie de végétaux susceptibles de contribuer le plus à la stabilité des écosystèmes.

L'hypothèse à tester est :

La richesse spécifique en espèces pérennes diminue lorsque la dégradation s'aggrave.

Richesse spécifique en espèces annuelles

Bien que de nombreux écosystèmes soient dominés par des espèces pérennes, un nombre élevé d'espèces annuelles peut caractériser certains stades de la succession dans les écosystèmes. Cet attribut, complémentaire du précédent, permet ainsi de juger de la diversité globale des milieux.

Nous supposons ici, que :

La richesse spécifique en espèces annuelles augmente lorsque la dégradation augmente.

Diversité alpha et bêta des végétaux

La diversité alpha (nombre d'espèces dans une communauté) et la diversité bêta (importance du remplacement des espèces ou des changements biotiques le long de gradients environnementaux) permettent de juger de la diversité totale. Frank & MacNaughton (1991) ont montré qu'il existe une corrélation positive entre la diversité et les changements de la composition spécifique dans la communauté végétale perturbée par la sécheresse. La diversité alpha peut être calculée à l'aide de divers indices parmi lesquels les indices de diversité de Shannon-Weaver et d'équitabilité. L'indice de similitude floristique de Jaccard permet d'évaluer la diversité bêta.

Nous avons, à ce propos, testé les hypothèses suivantes :

1. *La dégradation affecte la diversité alpha.*
2. *La dégradation conduit à une homogénéisation de la flore régionale.*

Recouvrement total de la végétation et biovolume

Le recouvrement total de la végétation permet au travers de mesures de calibration une estimation des ressources végétales et de « l'état de santé » d'un écosystème. C'est lui qui participe à la fixation et au maintien du voile éolien favorisant l'installation des espèces et un meilleur bilan hydrique. En outre, l'évaluation de ce paramètre étant, dans certaines limites, possible à partir des données satellitales; il permet donc les changements d'échelle et le suivi spatio-temporel des ressources végétales et en sol (cf. AVE : Etat de surface du sol ci-après).

L'hypothèse suivante devait être testée :

La dégradation conduit à une diminution du couvert végétal.

Le biovolume, quant à lui, apporte une information supplémentaire par rapport au recouvrement puisqu'il donne une notion de l'encombrement de la végétation. Cet encombrement peut alors être relié à des phénomènes de rugosité de l'image.

Densité relative des espèces pérennes

L'évolution de la densité de la végétation (nombre d'individus) est intéressante à considérer, car elle donne une idée sur les tendances à l'installation ou à la disparition des individus. Ce paramètre est très important pour juger de la capacité de l'écosystème à se régénérer. Plus le nombre d'individus est élevé, plus la capacité du milieu à se régénérer est grande notamment au travers des caractéristiques des espèces qui rejettent de souche et qui peuvent coloniser le milieu assez rapidement lorsque la perturbation cesse. En outre, un nombre d'individus élevé (et le couvert évoqué ci dessus) favorise la fixation des particules de sol à leur pied, ceci favorise à son tour l'amélioration du bilan hydrique et donc la réinstallation des espèces et ainsi de suite... Nous avons donc émis l'hypothèse suivante :

La densité des espèces pérennes diminue lorsque la dégradation augmente. Pour un même niveau de couverture végétale, plus la densité des espèces pérennes est forte, plus la capacité de régénération est grande.

Evidemment le diagnostic de « l'état de santé » d'un écosystème ne peut se faire qu'au travers de sa qualité et dans notre cas de sa valeur pastorale. Une densité élevée d'espèces peu palatables, bien que favorisant le fonctionnement de l'écosystème (bilan hydrique, germination...), sera un indicateur de dégradation des parcours et *vice versa*.

3.1.3.2. AVE décrivant le fonctionnement des systèmes écologiques et hypothèses à tester

Etat de la surface du sol

Les changements qui se produisent à la surface des sols induisent des modifications du type et/ou de la distribution des différents états de surface élémentaires, qui peuvent être caractérisés par de simples observations de terrain. La prise en compte de ces modifications est essentielle car elles témoignent de l'altération du potentiel biotique mais aussi de la capacité d'infiltration de l'eau. En outre, l'état de surface détermine les possibilités de germination et d'émergence des plantules (Casenave & Valentin 1989, Escadafal 1989). Ces modifications de la surface du sol influencent aussi la réflectance ce qui entraîne des modifications du bilan énergétique (effets climatiques potentiels). L'état de la surface du sol est un indicateur, qui est en premier lieu le reflet de « l'état de santé du sol », et qui aide l'observateur dans le diagnostic de la dégradation, de la désertification et de la régénération du milieu.

Outre son apport au niveau de la station «écologique», à l'explication de certains fonctionnements et dysfonctionnements de l'écosystème perturbé, ce suivi diachrone et/ou synchrone des états de surfaces susceptibles de modifier le signal reçu par les capteurs des satellites, est fondamental pour la phase de spatialisation par les techniques de télédétection.

L'hypothèse de travail se résume comme suit :

Les proportions des états de surface du sol varient lorsque la dégradation augmente. Il y a soit apparition de pellicule de battance, mise en nue du substrat avec affleurement gypseux soit accumulation sableuse sous forme de voile éolien voire de dune.

Par ailleurs, des indicateurs du fonctionnement de la surface (surface mouillée, sèche...) pourraient améliorer le diagnostic de l'état de santé des sols. Cependant, cet aspect n'a pas fait l'objet de notre étude mais il convenait de le mentionner.

Durée de disponibilité en eau du sol

Cet attribut permet d'effectuer des prédictions sur la saisonnalité, la durée et l'importance de la production végétale. Afin de juger de la pertinence de cet indicateur, nous émettons l'hypothèse suivante :

La réserve en eau utile des sols diminue lorsque la dégradation augmente.

Fertilité du sol (capacité d'échange cationique, matière organique et efficacité d'utilisation de l'azote)

Ces trois indicateurs, très sensibles à la dégradation, permettent de juger de la fertilité du sol et de la possibilité des plantes à s'établir et à croître.

D'après notre expérience, nous pensons que :

La fertilité globale des sols est gravement altérée par la dégradation.

Stock de graines viables dans le sol

Il s'agit de la portion du stock de graines du sol susceptible de germer. Le stock de graines viables du sol déterminant la dynamique immédiate des milieux en cas de fortes perturbations (Connell & Slatyer 1977) peut servir de critère de base pour détecter les seuils d'irréversibilité des écosystèmes. Comme le souligne Lecomte (1996), le stock semencier fait autant partie de la composition spécifique que la végétation établie.

L'hypothèse de travail utilisée est la suivante :

La dégradation prolongée épuise le stock de graines viables des espèces pérennes du sol tandis que s'accroît celui des espèces annuelles.

Abondance relative de la mésofaune détritivore

Cet attribut constitue un indice de la diversité biotique du sol, corrélé à l'efficacité des cycles des différents nutriments.

Certains arthropodes, notamment les collemboles, ont la propriété singulière, pour survivre, de se déshydrater aux périodes sèches et froides. Cette faculté nécessite cependant (Poinsot-Balaguer 1976, 1990) le respect d'étapes précises, fruit d'une adaptation propre à ces espèces. Ils peuvent adopter des stratégies différentes de survie : (1) enfouissement dans les couches profondes du sol (habitats refuges), (2) adaptations morphologiques, anatomiques et écophysiological (déficit hydrique supportable aux alentours de pF 4,2), (3) anhydrobiose ou écomorphose (tolérance à des pertes en eau importante) (Poinsot-Balaguer 1976, 1990). Ils sont, selon cet auteur, de bons indicateurs écologiques pour juger de l'aridification du milieu.

Nous souhaitons tester l'hypothèse selon laquelle:

La dégradation exerce un effet sur la quantité (nombre d'individus) et la diversité (nombre d'espèces, de familles) des populations de collemboles, les espèces « aridophiles » devraient être dominantes.

A ce jeu d'indicateurs descriptifs de la structure et du fonctionnement, il nous est apparu intéressant d'ajouter «les notions de fonctionnement des espèces dans l'écosystème». En effet, les perturbations et les stress sont à l'origine de modifications de la biologie intrinsèque des espèces. Les indicateurs (AVE) ainsi ajoutés à la liste concernent globalement l'adaptation des espèces, mais aussi de la végétation aux perturbations et aux stress.

3.1.3.3. AVE décrivant l'adaptation des espèces et leur fonctionnement au sein des systèmes écologiques - hypothèses à tester

Il s'est agi pour nous d'identifier certains déplacements de traits d'histoire de vie sous l'influence des usages et des conditions environnementales. Une étude approfondie des types biologiques en tant qu'adaptation des végétaux dans les zones arides fortement anthropisées vient compléter l'étude des attributs vitaux de l'écosystème cités précédemment (§ 3.1.3.1. et § 3.1.3.2.). Par ailleurs, la prise en compte d'un autre type de classification des végétaux à savoir les espèces arido-passives et arido-actives en tant qu'indicateurs de dégradation permettra d'apporter une vision différente mais sans doute complémentaire de la précédente.

D'autre part, le recours aux stratégies démographiques des espèces selon le modèle CSR de Grime (1974, 1977) (cf. p. 48) permet d'aborder les mécanismes impliqués dans la dynamique des végétaux. De même, le concept de « groupe fonctionnel » permet d'envisager l'explication des patrons influant la biodiversité à un niveau hiérarchique supérieur. La réponse de groupes d'espèces aux

perturbations et aux stress sera abordée en se basant sur l'étude d'un lot de traits d'histoire de vie des espèces. Ces deux concepts synthétiques présentent l'avantage d'intégrer un ensemble de caractéristiques biologiques des espèces. Enfin, le concept d'espèces « clés de voûte » et leur utilisation en tant qu'indicateurs du fonctionnement des écosystèmes et des processus de dégradation en particulier sera discuté.

Les spectres biologiques

L'intérêt de regrouper les taxons selon leur mode de croissance ou leur morphologie constitue un élément important dans la description de la physionomie et de la structure de la végétation, mais aussi de son fonctionnement. En effet, le spectre biologique d'une végétation exprime les adaptations évolutives des plantes à l'environnement (Orshan 1982).

Les végétaux peuvent ainsi être classés selon leur type biologique (« *life form* ») déterminé par la morphologie générale de l'espèce et qui est l'expression de son adaptation à l'environnement. Bien qu'étant la plus usitée, la classification des types biologiques de Raunkiaer ne donne pas complète satisfaction en zone aride. En effet, elle ne prend pas en compte le fait que la période défavorable à la vie des végétaux soit le moment où l'eau, facteur limitant, est la moins disponible. En outre, en milieu aride nord-africain un type biologique domine souvent les autres. C'est parfois le cas des thérophytes dans les systèmes fortement anthropisés (surpâturage, cultures) ou bien des phanérophytes, dominants dans les systèmes bien alimentés en eau et relativement peu salés. D'une façon générale les chaméphytes fournissent la plus grande part de la biomasse dans l'ensemble des écosystèmes tant soit peu dégradés de la région présaharienne (formations steppiques).

La comparaison des spectres biologiques obtenus pour les différents systèmes écologiques permettra d'identifier les patrons de distribution des types biologiques et de répondre à l'hypothèse suivante :

La distribution des types biologiques de Raunkiaer change avec le niveau de dégradation.

Espèces arido-actives et arido-passives

Shantz (1927) propose une classification « fonctionnelle » des taxons de ces régions vis-à-vis de la sécheresse, en distinguant des catégories telles que « plantes échappant à la sécheresse, plantes supportant la sécheresse, etc... » (cf. Floret & Pontanier 1982). Sur des principes analogues, Evenari *et al.* (1975) distinguent les espèces « arido-passives » ne présentant pas d'activité photosynthétique durant la période sèche et les espèces « arido-actives » entretenant une telle activité, même réduite, durant cette période.

Les arido-passives sont :

- les annuelles qui complètent plus ou moins rapidement leur cycle durant la période pluvieuse et dont les graines, durant la période sèche, résistent facilement à la dessiccation ;
- des pérennes qui perdent leurs feuilles durant la période sèche et ont leurs réserves sous forme de rhizomes ou de bulbes.

Les espèces arido-actives qui doivent disposer de réserves en eau pour fonctionner, même au ralenti, sont représentées au sens de Noy-Meir (1973) par :

- des pérennes « persistantes fluctuantes » qui perdent leurs feuilles, ou les remplacent par de plus petites, en période de sécheresse (dimorphisme foliaire saisonnier souligné par Orshan, 1964) ;
- des pérennes « persistantes permanentes » qui possèdent les caractéristiques classiques des xérophytes.

La distinction entre ces deux types d'espèces n'est pas évidente. Floret & Pontanier (1982) ont montré que : « rares sont les espèces qui ne présentent pas un dimorphisme saisonnier lié à la sécheresse ». Ils ont d'ailleurs illustré leur propos par une expérience mettant en évidence la perte de poids considérable durant la période sèche, de la partie verte d'espèces considérées comme de vraies xérophytes. Ces mêmes auteurs discernent une troisième catégorie : les phréatophytes. Il s'agit de ligneux plus ou moins hauts dont l'appareil racinaire est développé en profondeur.

En plus de l'étude des types biologiques de Raunkiaer, nous tenterons d'approfondir les notions d'espèces arido-actives et arido-passives et afin de soutenir l'hypothèse suivante :

La dégradation a un effet sur les proportions d'espèces arido-actives et arido-passives.

Stratégies d'histoire de vie *sensu* Grime

C'est en 1967 que Mac Arthur & Wilson développèrent les notions de sélection « r » et de sélection « K », plus connues sous le nom de **stratégies démographiques**. Si les facteurs du milieu fluctuent de façon aléatoire entre des limites imprévisibles, le biotope sélectionne des espèces qui optimisent la productivité au détriment de l'aptitude à survivre, adaptation qui ne leur servirait à rien puisque les conditions de succès sont éphémères. **Ce sont des stratèges « r »**. Au contraire, si les facteurs du milieu évoluent régulièrement entre des limites prévisibles, les espèces ont « intérêt » à faire en sorte que leurs rares descendants, soient bien adaptés au milieu et hautement compétitifs pour l'acquisition et le maintien d'une place dans la communauté. **Ce sont des stratèges « k »**. Il faut noter que les stratèges « k » résistent moins bien aux agressions humaines que les espèces à stratèges « r » parce qu'il ont une faculté d'adaptation moindre mais, par contre, ils sont mieux armés pour défendre une ressource durable. Ces deux stratégies correspondent aux grands types de réaction des populations en réponse aux caractéristiques des milieux dans lesquels elles vivent (Bourlière 1975 in Jacquard 1980). Ce concept, qui permet alors d'intégrer en même temps les

paramètres écologiques, démographiques et génétique de chaque espèce, présente cependant de nombreux inconvénients. En effet, la bipolarité $r-k$ est un continuum à une dimension qui privilégie l'aspect démographique mais lui subordonne d'autres composantes (physiologiques, éthologiques) tout aussi importantes. De plus, cette théorie associe de façon circulaire les paramètres de l'environnement à ceux de la population d'où un amalgame entre les causes et les conséquences des phénomènes observés (Blondel 1995).

Les théories développées, par la suite, ont tenté d'aller plus loin dans l'explication des mécanismes sélectifs des espèces. Le modèle C-S-R de Grime (Grime 1974 et 1977, Grime *et al.* 1988) est particulièrement intéressant puisqu'il propose de classer les espèces selon trois contraintes principales : la compétition interspécifique, le stress et la perturbation, tels que nous les avons défini dans le **chapitre 1**. Suivant la fréquence, l'intensité et l'importance des événements qu'elles subissent, les espèces peuvent être qualifiées de :

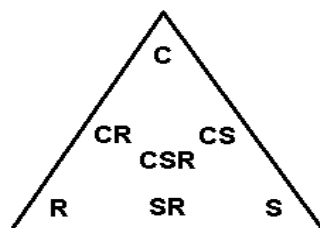
- Compétitrices (C), dans ce cas elles monopolisent les ressources, dans les environnements peu perturbés à faible stress, grâce à leur fort développement végétatif, leur plasticité et parfois leur potentiel allélopathique ;
- Tolérantes au stress (S), qui occupent les habitats à faible productivité et pauvres en nutriments et qui présentent une lente croissance mais qui favorisent la résistance à la prédation ;
- Rudérales (R), vivant dans des habitats soumis à de sévères et fréquentes perturbations, à taux de croissance rapide, généralement associé à un cycle de vie court misant sur la dissémination des semences en grande quantité.

Des conditions extrêmes de stress et de perturbations seraient, selon Grime, cause de non-viabilité des individus.

Ces relations peuvent être récapitulées dans le tableau suivant (Jauffret & Vela 2000, d'après Médail 1996) :

Importance de la perturbation	Importance du stress	
	Nulle ou faible	Elevée
Nulle ou faible	Stratégie C	Stratégie S
Elevée	Stratégie R	Non viable

Ces trois stratégies se rencontrent rarement dans la nature et les espèces présentent des stratégies intermédiaires en réponses aux fluctuations des diverses pressions de sélection qu'elles subissent. Il est donc possible de représenter ces trois stratégies et leurs intermédiaires sur un triangle dit de « Grime », qui permet de faire ressortir les deux gradients « intensité » (de C à R) et « fréquence » (C à S).



En Tunisie présaharienne, les conditions de stress élevés et de perturbations fortes, ont favorisé la sélection d'espèces résistantes et bien adaptées à leur environnement. En outre, les taxons de la zone aride tunisienne ne réunissent pas les combinaisons de traits phénomorphologiques habituellement corrélés *sensu* Grime. Ce schéma ne s'applique donc pas exactement en région méditerranéenne comme le faisait déjà remarquer Médail (1996). Il est donc évident que la méditerranéité ainsi que la longue histoire d'évolution des terres agro-pastorales du sud tunisien ont permis la sélection de génotypes particuliers. Une fois identifiées, ces stratégies et leur proportion dans la flore locale pourraient servir d'indicateur de la dégradation puisque témoins de l'histoire de vie des espèces.

Nous envisageons donc que :

La proportion des taxons « stress-tolérants » et compétiteurs diminue au profit des taxons rudéraux s.l. sous l'effet de la dégradation.

Groupes fonctionnels et patrons de réponses aux perturbations et aux stress

Le concept de groupe fonctionnel n'est pas nouveau et la littérature nous en offre plusieurs définitions :

- Groupe d'espèces présentant des traits morphologiques, physiologique et phénologiques similaires (Solbrig 1993) ;
- Groupe d'espèces ayant une stratégie adaptative convergente (Roche 1994) ;
- Groupe d'espèces ayant une même réponse à un facteur donné (Gitay & Noble 1997), en particulier la perturbation ;
- Groupe de réponse contenant des espèces qui répondent de manière similaire à un (ou plusieurs) facteur(s) de l'environnement donné et partageant un ensemble de traits biologiques (Lavorel *et al.* 1997).

L'importance des traits biologiques des espèces dans la compréhension de la dynamique des communautés en relation avec les perturbations n'est plus à démontrer (Lavorel *et al.* 1999a,

McIntyre *et al.* 1995, McIntyre & Lavorel 2001, Diaz & Cabido 1997, Diaz *et al.* 1999, Landsberg *et al.* 1999). Cette conclusion a conduit ces auteurs à formuler l'hypothèse de l'existence de patrons de réponse aux perturbations, liés à la biologie des espèces, identiques pour les communautés végétales appartenant à des milieux et à des contextes évolutifs différents (McIntyre *et al.* 1999).

L'idée sous-tendue, dans notre cas, par la notion de groupe fonctionnel est d'établir un raisonnement en plusieurs étapes. Les questions qui ont structuré notre raisonnement étaient les suivantes :

1. quels sont logiquement les traits de vie qui doivent permettre d'assurer à un végétal le **meilleur niveau de survie** en condition de dégradation (port prostré, peu appété, fixateur d'azote, grand disperseur...) ?
2. Est-il possible d'identifier pour un site donné des groupes fonctionnels (et en particulier leurs traits caractéristiques) pour la réponse à un régime donné de perturbations ?
3. Y-a-t-il une cohérence entre l'existence de ces diverses catégories de végétaux (présentant les diverses combinaisons de traits de vie) et les stades d'une séquence de dégradation d'un écosystème ?
4. Les patrons des groupes fonctionnels sont-ils modifiés sous l'effet de la pression anthropique ? Peut-on les utiliser dans un schéma de la dynamique des systèmes écologiques ?

Nous tenterons donc de répondre à la question suivante :

Existe-t-il des groupes fonctionnels décrivant chaque stade de dégradation ? si oui, quels sont-ils et quel rôle jouent-ils au sein des systèmes écologiques ?

Présence et activité des espèces (végétales) « clés de voûte »

Cet attribut vital, proposé par Aronson *et al.* (1993ab) et Aronson & Le Floch (1995, 1996), caractérisant le fonctionnement des écosystèmes, est présenté ici afin de mettre en évidence le rôle des espèces au sein des écosystèmes. Ce concept, proposé par Paine (1969) implique que certaines espèces exercent un rôle prépondérant au point que leur disparition entraînerait la raréfaction puis la disparition d'autres espèces, déstabilisant ainsi l'écosystème. Ces espèces sont dites « clés » ou « *keystone species* ».

Selon la théorie, les espèces n'ont pas toutes le même rôle au sein de l'écosystème et certaines d'entre elles assureraient des fonctions essentielles au bon fonctionnement de l'écosystème. Les espèces clés, souvent physionomiquement dominantes, constituent la matrice structurante des systèmes écologiques. A ces espèces, se mêlerait tout un ensemble d'espèces interstitielles dont le rôle est moins bien connu. Cependant, leur présence est aussi essentielle. Il est plausible d'envisager que leur rôle serait moindre lorsque les espèces clés seraient présentes mais qu'en cas de disparition de ces dernières, c'est probablement cet ensemble d'espèces « compagnes » qui contribuerait à maintenir le

fonctionnement des systèmes écologiques. Elles joueraient un rôle pionnier dans la reconquête des espaces perturbés au point, éventuellement de devenir elles-mêmes « clés de voûte » pour un type de végétation plus dégradé.

La présence de ces espèces « clés », à une densité suffisante, permet de juger du maintien de la structure et du fonctionnement de l'écosystème, ou inversement de sa destructuration et de son dysfonctionnement. Dans la pratique, ces espèces sont généralement les espèces physionomiquement dominantes qui structurent le système écologique.

Pour cet attribut vital, difficile à mettre en évidence, nous tenterons de répondre à quelques questions essentielles :

Quelles sont-les espèces « clés de voûte » ? pouvons-nous les identifier ? quel est leur rôle ? sont-elles caractéristiques des milieux non dégradés ?

3.2. Apport de l'écologie du paysage à la compréhension de la dynamique des écosystèmes en zone aride : une mosaïque paysagère vue de l'espace

De récents travaux (Baudry 1985, Forman & Godron 1986, Tatoni 1992, Delcros 1993, Roche 1994) ont largement contribué à définir l'écologie du paysage. Les paysages sont, en fait, « *des surfaces de quelques hectares à quelques km² constitués par une mosaïque de communautés interconnectées entre elles par des flux de matière, d'énergie et de propagules* » (Forman & Godron 1986). Par ailleurs, certains auteurs insistent sur le fait que l'écologie du paysage se préoccupe généralement d'espaces fortement modelés par l'homme. En particulier, Baudry (1985) rappelle que la discipline est surtout marquée par « *l'analyse des mosaïques des paysages anthropisés en vue de leur utilisation et de leur aménagement* ». En outre, il insiste sur le fait que le paysage est « *un espace hétérogène dont les différentes parties sont en interaction* ». L'écologie du paysage est donc la science écologique permettant d'étudier ces milieux hétérogènes, en privilégiant particulièrement leur dimension spatiale, mais aussi le fonctionnement écologique.

3.2.1. De l'écologie des systèmes écologiques à l'écologie des paysages : patron d'organisation de la végétation steppique, un AVE décrivant la structure de l'écosystème

Depuis longtemps les écologues prennent en compte l'échelle d'échantillonnage pour la description de la distribution des espèces. L'effet d'échelle est de plus en plus étudié et la structure

spatiale des communautés est considérée comme un aspect fonctionnel de la théorie des écosystèmes. Avec la naissance de l'écologie du paysage, l'hétérogénéité, caractéristique fonctionnelle pertinente, est devenue un concept clé de la recherche en écologie et se trouve à tous les niveaux d'organisation biologique ou spatiale (Roche 1994).

Il nous paraît intéressant avant d'aborder les « grandes » échelles spatiales (paysage = région), d'identifier les patrons d'organisation spatiale à petite échelle c'est-à-dire au niveau du système écologique. A ce propos, il faut noter que :

- selon l'échelle à laquelle on se place, un système peut apparaître comme homogène ou hétérogène (Roche 1984). Une station ayant le même type de sol, la même formation végétale et ayant subi les mêmes contraintes tout au long de son histoire, pourra être considérée comme homogène.
- dans la nature, les populations sont spatialement structurées et reliées entre elles par des échanges d'individus. La structuration de ces systèmes est fonction du comportement de dispersion des organismes, de leurs modalités de sélection de l'habitat, de la structuration spatiale de l'environnement, et des régimes de sélection auxquels ils sont soumis (Blondel 1995).

En zone aride steppique, la distribution des espèces pérennes se conforme à un patron diffus et épars. Le constat d'une diminution du recouvrement végétal et de la densité des espèces pérennes, conduit à émettre l'hypothèse d'une fragmentation de l'espace et des ressources du sol (eau, nutriments) créant ainsi des îlots de fertilité (« *fertile island* », Garner & Steinberger 1989), séparés par des espaces infertiles. Pour un même système écologique, il peut exister une micro-hétérogénéité dans la répartition spatiale des pérennes. Le calcul d'un indice d'hétérogénéité spatiale (autocorrélation spatiale) des végétaux au niveau de la station écologique sera le dernier indicateur écologique de dégradation testé dans notre étude afin d'identifier l'existence ou non de patrons agrégatifs, selon l'hypothèse :

Plus le milieu est dégradé, plus la répartition des espèces pérennes est hétérogène.

Remarque : L'ensemble des AVE évoqués depuis le § 3.1.3. sera étudié de manière synchronique c'est-à-dire que les comparaisons entre indicateurs d'états auront lieu entre les sites le long d'une toposéquence et pour le même temps t.

3.2.2. Indicateur des changements à long terme : AVE et Attributs Vitaux du Paysage AVP

Identifier les indicateurs des changements à long terme (étude diachronique) nécessite le recours au Système d'Information Géographique (SIG). Cette identification recoupe plusieurs aspects, reflétant deux niveaux hiérarchiques différents d'interprétation :

- A l'échelle des systèmes écologiques, la confrontation des données antérieures concernant certains AVE aux données acquises pour le présent, permettront de tirer quelques conclusions concernant (1) l'évolution des « structures » et des fonctions des systèmes écologiques depuis 1975 et (2) la dynamique végétale actuelle ;
- A l'échelle de la région, grâce aux cartes des systèmes écologiques de 1975 et de 2000 (établies respectivement à partir de photo-aériennes et d'images satellitales) et aux attributs vitaux du paysage, une analyse diachronique nous permettra (1) d'évaluer les changements d'occupation des terres intervenus depuis la fin des années 70 et (2) d'apprécier la dynamique des paysages.

Les attributs vitaux du paysage (Aronson & Le Floch 1996) concernés par notre propos sont les suivants :

➤ **Nature et proportion des types d'utilisation des terres**

La proportion de chaque type d'utilisation des terres peut être quantifiée et fournir une aide à la gestion.

➤ **Niveaux de transformation anthropique des paysages** (anthropisation, artificialisation...)

Cet attribut indiquant le niveau relatif d'homogénéisation du paysage, sous la pression anthropique, peut être utilisé afin de comparer entre eux plusieurs paysages et de caractériser le rang et la proportion d'artificialisation passée et actuelle (en fonction des types d'utilisation) par rapport à un "écosystème de référence".

➤ **Étendue et régime des perturbations**

Selon Turner (1989), les perturbations ont lieu simultanément à plusieurs échelles et leurs interactions contribuent à la constitution d'un paysage en mosaïque. Il est donc essentiel « d'avoir une estimation du régime des perturbations sur un écosystème donné et de l'impact potentiel de ces dernières sur l'ensemble du paysage ».

L'étude de ces 3 attributs vitaux du paysage complète celle menée sur les attributs vitaux de l'écosystème permettant de comprendre le fonctionnement et la structure des écosystèmes à l'échelle du paysage.

Au terme de l'exposé des **indicateurs écologiques**, suivis de manière synchronique et/ou diachronique, il convenait d'élaborer un schéma récapitulatif de la démarche méthodologique utilisée aux différentes échelles a) l'espèce, b) le système écologique (la station) et c) le paysage (**Figure 1.3.**) :

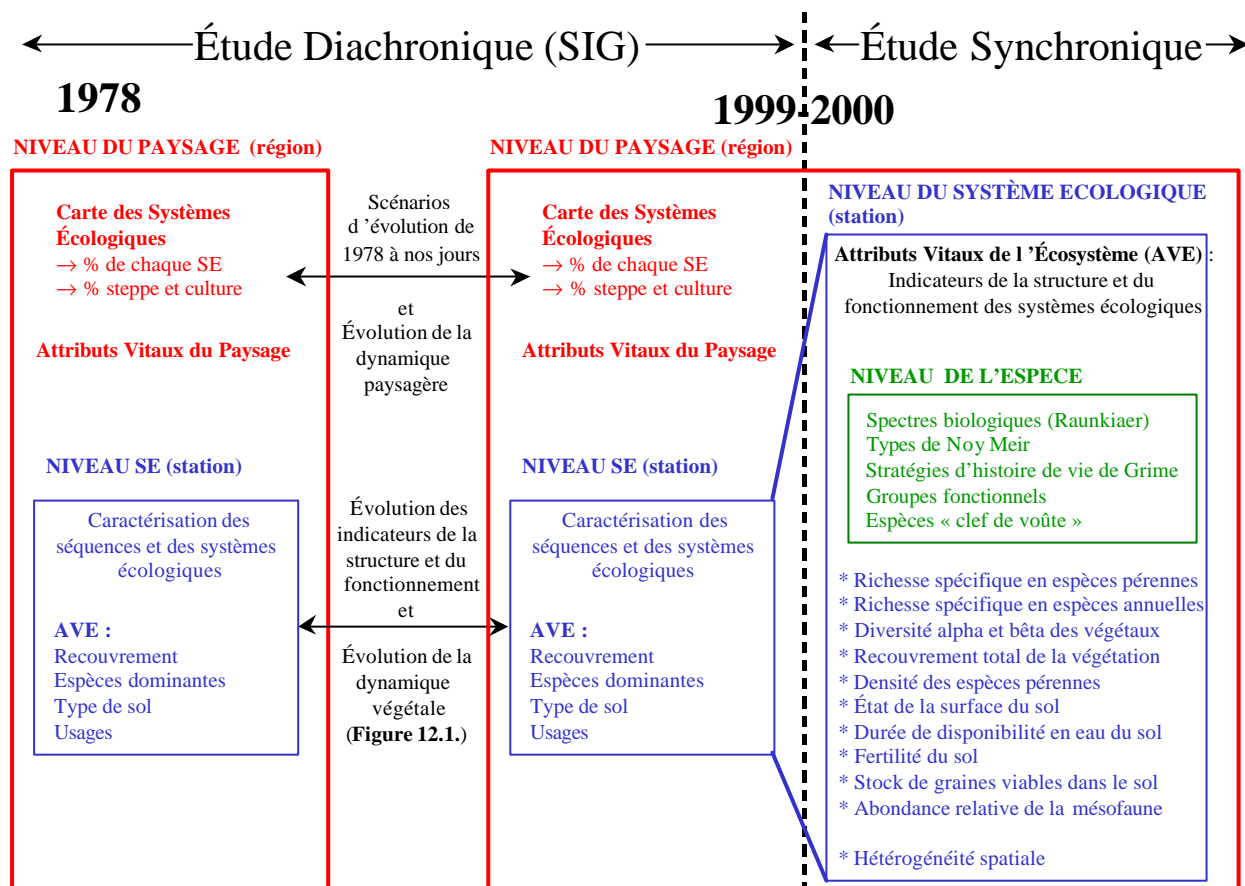


Figure 1.3. Indicateurs écologiques et niveaux de perception : espèce, système écologique et paysage

3.3. Changements écologiques et indicateurs « images »

Les indicateurs «images», issus de la télédétection, sont utilisés depuis longtemps en zone aride tunisienne (Long *et al.* 1978), servant de descripteurs de l'environnement permettant le suivi spatio-temporel de la désertification (Long 1974). Le but principal est «*d'acquérir de l'information écologique, extraite ou interprétée à partir des enregistrements physiques effectués dans des bandes spectrales, aussi discriminantes que possibles, capables de faciliter l'étude des "comportements" radiatifs, spatio-temporels, des cibles considérées*» (Long *et al.* 1978). Depuis de nombreuses recherches ont été entreprises et les résultats se sont améliorés avec l'évolution des technologies d'observation spatiales (satellites, capteurs) et des modes de traitements (corrections atmosphériques, radiométriques...).

En zone aride, l'évaluation de la dégradation des milieux et de leur sensibilité à la désertification ne peut se faire qu'au travers de l'inventaire des ressources naturelles. La télédétection en apportant une vue synoptique, actualisée et répétée de ces paysages, est apparue dès ses débuts comme une solution prometteuse face à ce besoin (Escadafal & Pouget 1987). L'apport le plus considérable vient, sans aucun doute, de la forme numérique de ces données qui autorise la mise en place de véritables banques de données cartographiques susceptibles d'être archivées et gérées par ordinateur (Manière 1989). Fort de l'expérience acquise au cours des différents projets tels que *Desertification monitoring* (Demon, Lacaze *et al.* 1996), *Mediterranean Desertification And Land Use* (Medalus, 1996), et plus particulièrement par le projet *Veille Satellitaire de la Désertification en Tunisie méridionale* (VSD, Escadafal & Bohbot 1996), différents aspects de l'utilisation de la télédétection ont été mis en exergue. Les mesures de terrain doivent être basées sur un échantillonnage des différents types de surfaces. La détection des changements peut se faire par l'observation de paramètres simples tels que la brillance, le couvert végétal et la couleur du sol (Escadafal & Bacha 1996).

Modélisation de la surface du sol

Toute interprétation thématique des images satellitaire s'appuie sur une modélisation plus ou moins explicite de la surface du sol. La **démarche ascendante dite « bottom-up »** proposée par Escadafal & Mégier (1998) résulte d'une longue réflexion menée depuis de longues années et de leur expérience des zones arides. Cette démarche tente de répondre au besoin de détection des changements de la structure et de la composition de la surface des sols. C'est grâce aux mesures écologiques que les états de surface ES¹⁰ et en particulier les états de surface élémentaires ESE¹¹ sont décrits. Les ESE, mesurés en écologie, correspondent aux attributs vitaux de l'écosystème suivants : Recouvrement de la végétation pérenne et Etat de surface du sol *s.s.*, déjà respectivement évoqués au § 3.1.3.1. et au § 3.1.3.2.

Le schéma ci-dessous (**Figure 1.4.**) résume l'approche « bottom-up » :

- Niveau 1 (sol) : les ESE (Etats de Surface Élémentaire), mesurés à l'échelle de la station écologique, caractérisent le sol ; leur association dans 1 pixel forme un ES (*s.l.*) (ES = pixel).
- Niveau 2 (local) : la station écologique, vue comme un petit groupe de pixels, est caractérisée par sa radiométrie image au niveau « local » ;
- Niveau 3 (éco-régional) : le paysage (région de Menzel Habib) concerne l'échelle éco-régionale.

¹⁰ Un état de surface correspond à la composition et à l'organisation de la surface du sol à un instant donné (Escadafal 1989).

¹¹ L'état de surface élémentaire (ESE) ou « soil surface units » est, quant à lui, la plage d'un état de surface qui peut être individualisée et caractérisée au niveau macroscopique (Escadafal 1989).

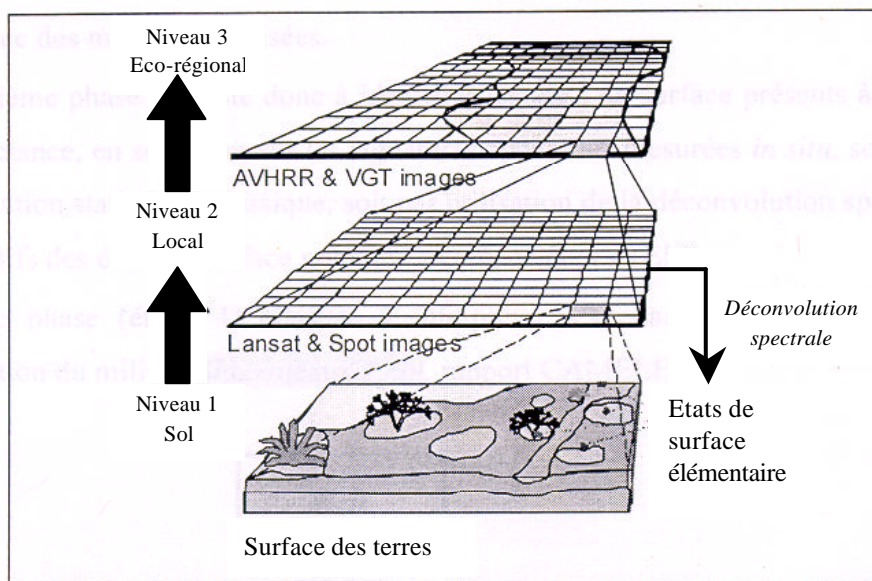


Figure 1.4. Une démarche ascendante dite « *bottom-up* » (d'après Escadafal & Mégier 1998)

La description que l'on peut faire de l'organisation de la couverture du sol dépend donc étroitement de l'échelle d'observation. Les steppes, rencontrées en zone aride, présentent des couverts végétaux relativement faibles. A l'échelle décimétrique, la couverture du sol est une juxtaposition d'états de surface élémentaires (ESE), de type végétation et sol (touffes de chaméphytes, herbacées, croûtes de gypse, accumulations de sable, etc.). Chacun de ces ESE (niveau 1) possède un comportement spectral propre. Lorsque l'on prend du recul et que l'on se place à l'échelle décamétrique, on observe un état de surface moyen du sol (ES), constitué par l'ensemble des ESE de la mosaïque précédente. A cet état de surface moyen (niveau 2) correspond approximativement la signature observée au niveau du pixel sur une image satellitale. Elle est la résultante de l'ensemble des signatures des ESE qui la constituent. C'est à cette échelle d'observation que l'on caractérise les systèmes écologiques étudiés dans ce travail.

Méthodes d'interprétation thématiques

Pour réaliser l'interprétation thématique d'une image satellitale à l'échelle pixellaire et sub-pixellaire, nous distinguons trois grands types de méthodes :

- **Les classifications** qui consistent à affecter des pixels à des classes d'état de surface (ES) prédéfinies ou non. Cette approche est la plus classique et fait l'hypothèse que des classes d'ES peuvent être définies thématiquement, et discriminées spectralement.

- **La déconvolution spectrale** qui consiste à évaluer le taux de recouvrement des états de surface élémentaire (ESE) constituant chaque pixel. On descend en quelque sorte à l'échelle sub-pixel, en quantifiant, à la résolution du pixel, l'abondance des ESE dont la taille est inférieure à ce pixel.
- **Le calcul d'indices thématiques**, qui permettent l'estimation de variables quantitatives ayant une signification thématique, comme par exemple le taux de recouvrement de la végétation.

A une échelle plus globale, que l'on peut qualifier d'inter-pixellaire, on peut utiliser des méthodes basées sur **l'analyse de l'organisation spatiale** dans le voisinage de chaque pixel. Ce type d'information «zonale», par opposition à l'information au niveau du pixel que l'on peut qualifier de « locale », est intéressante notamment en écologie du paysage, en particulier au travers du calcul d'**un indice d'hétérogénéité spatiale**. Les phénomènes de dégradation des milieux induisent une augmentation de l'hétérogénéité spatiale (Aidoud-Lounis 1997). Les pressions de sélection (perturbations *s.l.*, stress abiotiques), suivant leur intensité et leur variabilité dans l'espace et le temps, façonnent les milieux naturels et augmentent ainsi l'hétérogénéité spatiale paysagère.

Ainsi, selon l'approche adoptée, l'information apportée au niveau de chaque pixel est qualitative (classification des ES) ou quantitative (quantification des ESE par la déconvolution, ou d'une variable thématique par calcul d'indice). Il n'est cependant pas interdit, lorsque cela est techniquement possible, d'envisager plusieurs approches simultanément. Ainsi, après classification d'une image, on peut estimer le taux de recouvrement de la végétation pour chaque pixel. A partir de là, il est même possible d'étudier la variabilité spatiale du recouvrement végétal pour chaque classe.

La télédétection apporte donc une vision du terrain à différentes échelles spatiales. L'échelle du pixel, qui correspond au ES, est la plus immédiate. Néanmoins, sous certaines conditions, il est possible de descendre à une échelle sub-pixel et de caractériser l'abondance des ESE à l'intérieur de celui-ci. Inversement, la vision synoptique apportée par l'imagerie permet d'appréhender des échelles plus globales, difficilement accessibles à l'œil humain, et de caractériser les milieux en prenant en compte la répartition spatiale de l'information radiométrique ou des variables thématiques dérivées. La prise en compte de la variabilité spatiale, parfois désignée par le terme de texture, répond bien à la demande de l'écologie du paysage, pour laquelle cette information est essentielle dans la caractérisation des milieux.

Dans le présent mémoire, notre attention portera en particulier sur l'utilisation des classifications supervisées afin de comparer les cartes de changements obtenues (Tabarant & Escadafal 2001) aux cartes « écologiques » des séquences de végétation (Floret *et al.* 1978 et Hanafi 2000) (*cf.* **Chapitre 14**). Nous rappelons ici le principe général sans entrer dans le détail de la méthode (*cf.* Tabarant & Escadafal 2001). Par contre, nous développerons, les démarches conceptuelles utilisées pour la déconvolution spectrale et le calcul d'un indice d'hétérogénéité spatiale.

Démarche générale du traitement des images satellitales

Il s'agit de caractériser, à partir d'images satellitales, les états de surface *s.l.*, considérés comme éléments de diagnostic de la dégradation des milieux. Cependant l'état de surface (ES) n'est qu'un des paramètres à prendre en compte pour diagnostiquer la dégradation, qui nécessite de resituer les observations dans un contexte plus général (climatologie, actions anthropiques, milieu physique...). **Une méthodologie de surveillance permanente des états de surface** doit être suffisamment rationalisée et automatisée pour être opérationnelle et autoriser les extrapolations. Il est donc préférable de se baser sur des données standardisées (réflectance), afin d'avoir une définition stable des objets (ES) à identifier, qui est indépendante des dates et de l'opérateur effectuant le traitement des données. L'accent est donc mis sur la correction radiométrique des images et l'utilisation de **bases de données spectrales** contenant les spectres de réflectance des états de surface présents dans la zone d'étude, ainsi que ceux des constituants élémentaires de ces états de surface.

La **Figure 1.5.** récapitule les grandes étapes de la démarche conceptuelle adoptée lors du traitement des images satellitales (Simonneaux, rapport CAMELEO 1999). Quatre étapes principales peuvent être distinguées :

- La première étape, la correction radiométrique des images, bien qu'étant un préalable technique, a une place importante dans la démarche ;
- L'analyse des données terrain - La deuxième étape consiste à confronter les données des mesures de réflectances au sol (terrain ou image) aux données quantitatives issues des mesures écologiques (mesures des ESE) *in situ*. Cette confrontation « vérité-terrain »-image permettra de tester l'intérêt et la pertinence des méthodes d'interprétation utilisées ;
- L'application aux images - La troisième phase consiste donc à identifier à partir des images corrigées en réflectance les états de surface présents, en se basant sur les signatures spectrales mesurées *in situ*, par les méthodes qui semblent les mieux adaptées ;
- L'ultime phase (étape 4) consiste à interpréter les changements observés en terme de dégradation du milieu ce qui implique la prise en compte de critères écologiques .

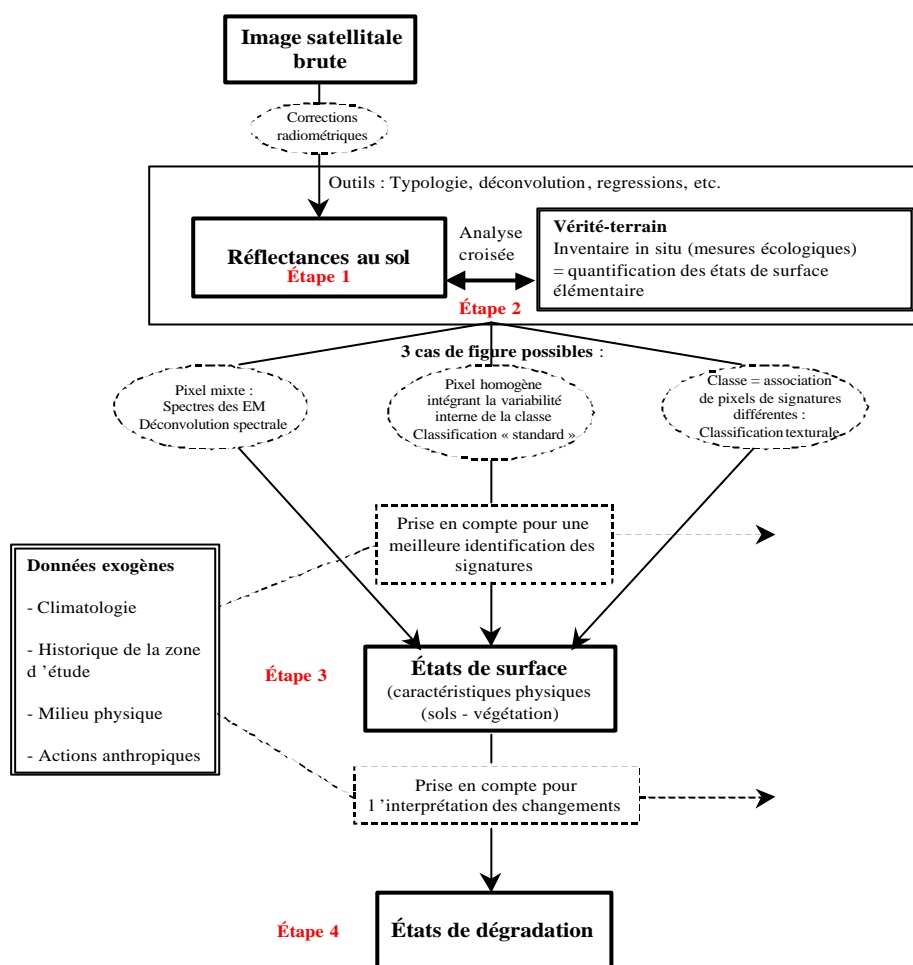


Figure 1.5. Caractérisation des états de surfaces et de la dégradation par télédétection (adaptée de Simonneaux, rapport CAMELEO 1999)

Au terme de l'exposé de la démarche méthodologique « pas à pas » que nous proposons, nous aborderons la deuxième partie de notre travail. Nous présenterons brièvement la zone d'étude, le contexte climatique et historique de la région dans le **Chapitre 4**. La méthode de récolte des données fera l'objet du **Chapitre 5**. Les résultats seront exposés dans les troisième, quatrième et cinquième parties du mémoire (**Chapitres 6 à 15**). La sixième partie concernera la synthèse générale.

DEUXIEME PARTIE :

Cadre géographique et méthodologique

Préambule

Après avoir rappelé en **Première partie** l'ensemble des concepts qui dessinent la trame de fond de notre travail, il convient à présent :

- (1) de situer notre étude dans le cadre géographique de la Tunisie Présaharienne ;
- (2) d'exposer la méthode de récolte des données permettant de répondre à notre souhait de tester *a priori* un grand nombre d'indicateurs de la dégradation, à différentes échelles d'observation.

Le **Chapitre 4** présente donc le contexte géographique, climatique, édaphique et anthropique de la Tunisie aride en général et de la zone dite de Menzel Habib en particulier.

Au **Chapitre 5**, nous évoquons l'ensemble des méthodes utilisées pour effectuer les mesures.

Chapitre 4 : Des zones arides nord-africaines à Menzel Habib

4.1. Une longue histoire d'évolution

4.1.1. De l'origine des peuplements nord africains...

Vers la fin du Tertiaire, la Flore d'Afrique du Nord était essentiellement tropicale. Au cours des temps géologiques, les taxons tropicaux ont peu à peu laissé place à des éléments Holarctiques, Méditerranéens et Euro-Sibériens (fin du Pléistocène). Plus précisément, l'analyse pollinique de divers sédiments du sud tunisien (El Guettar, Oued El Akarit, Aïn Brimba, Golfe de Gabès) atteste des alternances de périodes forestières et steppiques. Les premières sont caractérisées par la dominance d'espèces forestières actuelles de la zone semi-aride à humide (*Cedrus*, *Pinus*, *Cupressus*, *Quercus*, *Pistacia*...) et les secondes par celle d'espèces steppiques : graminées, armoises, chénopodiacées, zygophyllacées... Depuis la fin du Pliocène, on assiste donc à la mise en place progressive de la flore actuelle au cours d'alternance de périodes froides et sèches et de périodes pluvieuses et tempérées à fraîches. Cette flore se caractérise par la raréfaction progressive des espèces tropicales voire leur quasi-disparition depuis le Pléistocène supérieur et l'Holocène. Ces taxons représentent actuellement moins de 5 % de la flore des steppes et seulement 1 à 2 % des espèces dominantes. Il est manifeste que les steppes nord-africaines ont été couvertes de forêts, au moins au-dessus de l'isohyète actuelle de 200 mm, et localement au-dessous, jusqu'aux premiers siècles de notre ère et, de façon ponctuelle, jusqu'au début du XX^{ème} siècle (divers auteurs cités in Le Houérou 1995).

4.1.2. ... A nos jours

Les formations végétales steppiques qui résultent de cette longue histoire d'évolution sont donc de nature secondaire (Le Houérou 1969) et ont vu le jour suite à l'action anthropique. Cette steppe « dégradée » forme aujourd'hui l'essentiel des peuplements naturels de la zone pré-saharienne où se mêlent zones de parcours, champs cultivés (arboriculture et céréaliculture) et jachères. Elle est caractérisée par une matrice d'espèces ligneuses dominantes (chaméphytes bas), de graminées pérennes (en voie de raréfaction) et d'éléments interstitiels comprenant l'ensemble des herbacées annuelles ou pérennes. Cette dégradation des milieux naturels s'est donc produite au cours des millénaires, durant lesquels l'homme a exercé de nombreuses pressions afin de subvenir à ses divers besoins en exploitant les ressources végétales en particulier pour l'élevage d'animaux domestiques (ovins et caprins), la mise en culture, la collecte de bois de chauffe.

4.2. La Tunisie présaharienne

4.2.1. Introduction

La Tunisie « steppique » (Le Houérou 1969) forme un vaste territoire qui s'étend du piedmont de la Dorsale Tunisienne jusqu'aux abords du Grand Erg Oriental, entre les isohyètes 100 et 400 mm. La végétation « climacique » des Basses Plaines Méridionales était sans aucun doute une steppe arborée à base de *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Pistacia atlantica* et *Stipa tenacissima* (Le Houérou 1959 et 1969, Floret *et al.* 1975 et 1978, Floret & Pontanier 1982). On peut encore aujourd'hui observer les reliques d'une végétation ancestrale sur les piedmonts sud de la montagne du Bou Hedma et en particulier dans la région du Bled Thala (Schoenenberger 1986 et 1987). A cette steppe arborée, s'est progressivement substituée une steppe à graminées pérennes (en particulier d'Alfa), qui surexploitée, a à son tour laissé place à une steppe très xérophile à chaméphytes. Les bioclimats méditerranéens semi-aride, aride supérieur, aride inférieur et saharien caractérisent cette région, qui couvre près des 3/4 du pays.

Dans notre étude, nous nous intéresserons plus particulièrement au domaine du bioclimat aride inférieur (pluviosité moyenne annuelle faible de 100 à 350 mm concentrée durant la période froide et souvent à caractère orageux, sécheresse de la période chaude pouvant durer 5 à 6 mois, forte variabilité de l'intensité annuelle, saisonnière et mensuelle des précipitations, prédominance des vents froids ou chauds, mais desséchants ainsi que de nombreux jours de sirocco). La sédentarisation des pasteurs nomades au début du siècle dernier, le développement de l'agriculture mécanisée et irriguée ont donc intensifié les pressions agropastorales sur les ressources (eau, sol et végétation) disponibles et entraîné une dégradation, aggravée par les sécheresses climatiques des années 80 (Auclair *et al.* 1996 ; Auclair *et al.* 1999). Les contraintes climatiques, en particulier la sécheresse, les vents violents, les pluies torrentielles n'ont fait que fragiliser les systèmes écologiques et aggraver les phénomènes d'érosion. C'est donc dans cette zone que se manifestent avec le plus d'acuité les phénomènes de dégradation accentuée des milieux (Floret *et al.* 1978). Les deux régions naturelles (Le Houérou 1959) concernées par ces phénomènes sont :

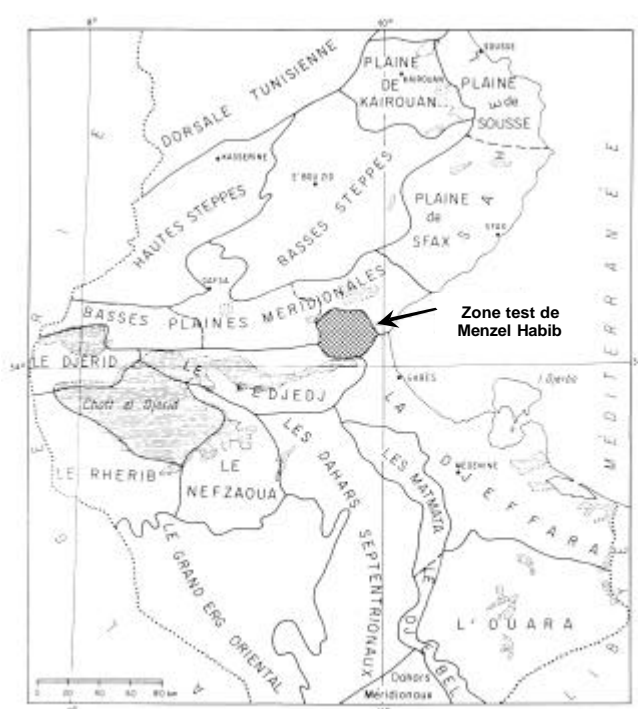
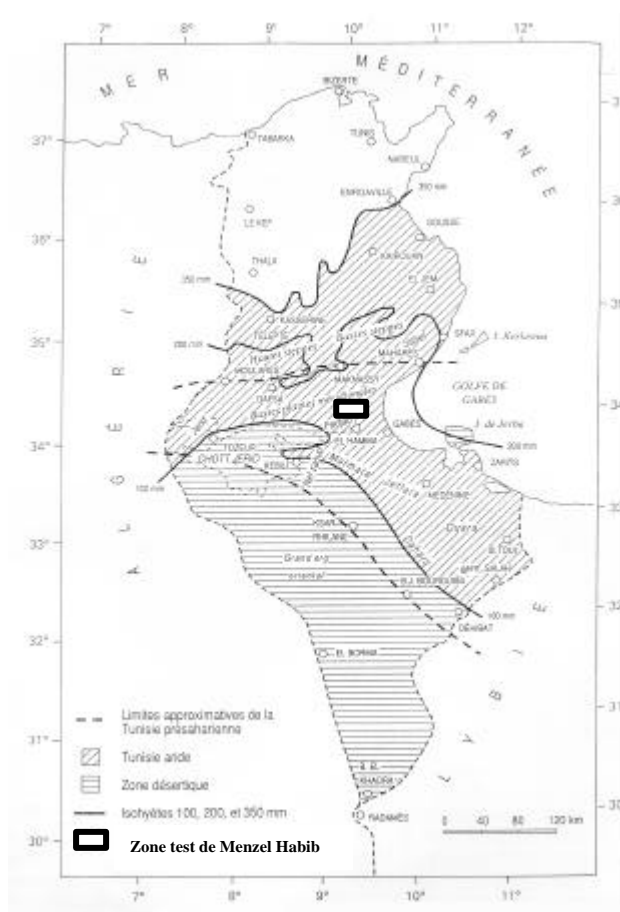
- les « Basses Plaines Méridionales » : région de vastes plaines s'étendant au nord du Chott Fedjej, de la frontière algérienne à la mer ;
- la « Djeffara » : plaine littorale s'étendant entre la chaîne des Matmatas et la mer, depuis le nord de Gabès jusqu'en Libye.

Exemple typique d'un système agropastoral soumis à de fortes pressions, Menzel Habib se situe dans la région des « Basses Plaines Méridionales ».

4.2.2. Où se trouve Menzel Habib ?

Dans les travaux des écologues y ayant travaillé dans les années 1970, cette région est dénommée : plaine de Zougrata, du nom du principal village de la région (Floret *et al.* 1974, 1975 et 1978 ; Floret & Pontanier 1982). Cette petite région naturelle couvrant plus de 80 000 ha fait actuellement partie de la délégation de Menzel Habib, agglomération qui donne de nos jours son nom à cette région.

Aujourd'hui, la délégation de Menzel Habib s'étend entre les parallèles 34° 02' et 34° 19' Nord et les méridiens 9° 33' et 9° 58' Est. Elle est limitée au nord par la ligne de partage des eaux de sebkhet En Noual ; à l'ouest par la ligne de partage des eaux de sebkhet Sidi Mansour ; au sud par une série de «jebels » qui séparent la région du Chott El Fejej et à l'est par une série de collines d'axe NW-SE qui la séparent de la plaine littorale. La région naturelle, siège de notre étude, est partagée entre trois gouvernorats : Sidi Bou Zid au Nord, Sfax à l'Est et le gouvernorat de Gabès au sud et à l'ouest.



Cette carte a été établie par H.N. Le Houérou (1959) et complétée par les observations faites à partir des données Landsat MSS (Expérience ARZOTU, Long *et al.* 1978)

4.2.3. Elaboration des paysages

Les nombreuses études menées depuis les années 70 donnent des descriptions précises des caractères géo-morpho-pédologiques de la région (Floret *et al.* 1978, Floret & Pontanier 1978, Long *et al.* 1978, Floret & Pontanier 1982). Sans entrer dans les détails, rappelons que la région de Menzel Habib se présente comme un vaste ensemble de plaines sablo-limoneuses élaborées au cours du Quaternaire. Ces plaines reposent sur la puissante série sablo-argileuse et gypseuse du Mio-Pliocène (Floret *et al.* 1978) et sont entourées d'une série de montagnes ou « jebels » de faible altitude. Le réseau hydrographique, bien marqué à proximité des jebels par plusieurs petits cours d'eau peu encaissés, a tendance à s'estomper vers l'aval et se termine le plus souvent par des zones dépressionnaires d'épandages appelées « garaâs » (Zougrata, Fejej, Hajri et Fatnassa) qui peuvent être en eau lors des années pluvieuses. Ces caractères topographiques particuliers ont favorisé l'installation des populations depuis le début du 20^{ième} siècle et surtout en deuxième moitié, lors de la phase de sédentarisation. Ces dépressions endoréiques, à sols alluviaux profonds, sont en effet très favorables aux activités agricoles. Les habitants se sont regroupés autour des garaâs et ainsi se sont formés les principaux villages de la région. De même, un habitat dispersé s'est créé, en particulier sur le piedmont des montagnes qui bénéficient de l'accumulation des eaux de ruissellement et qui sont ainsi propices à la mise en culture.

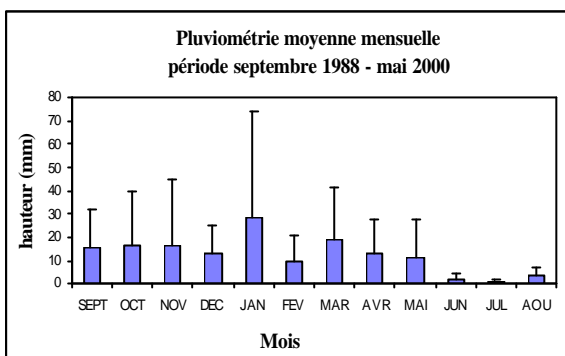
4.2.4. Les facteurs abiotiques limitants

Malgré des caractères topographiques éventuellement favorables, les zones arides sont fragilisées par des facteurs climatiques et édaphiques très contraignants.

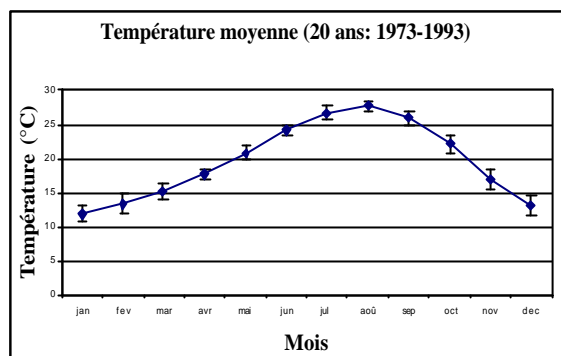
Les facteurs climatiques limitants

Notre zone d'étude est approximativement délimitée par les isohyètes moyens annuels de 100 mm et 200 mm. Les données pluviométriques suivantes ont été mesurées à la station météorologique du Commissariat Régional au Développement Agricole (CDRA) de Menzel Habib depuis 1987 tandis que les données de température ont été relevées à la station de Gabès depuis 20 ans. Les deux graphiques ci-dessous permettent ainsi de préciser les conditions climatiques de notre zone d'étude.

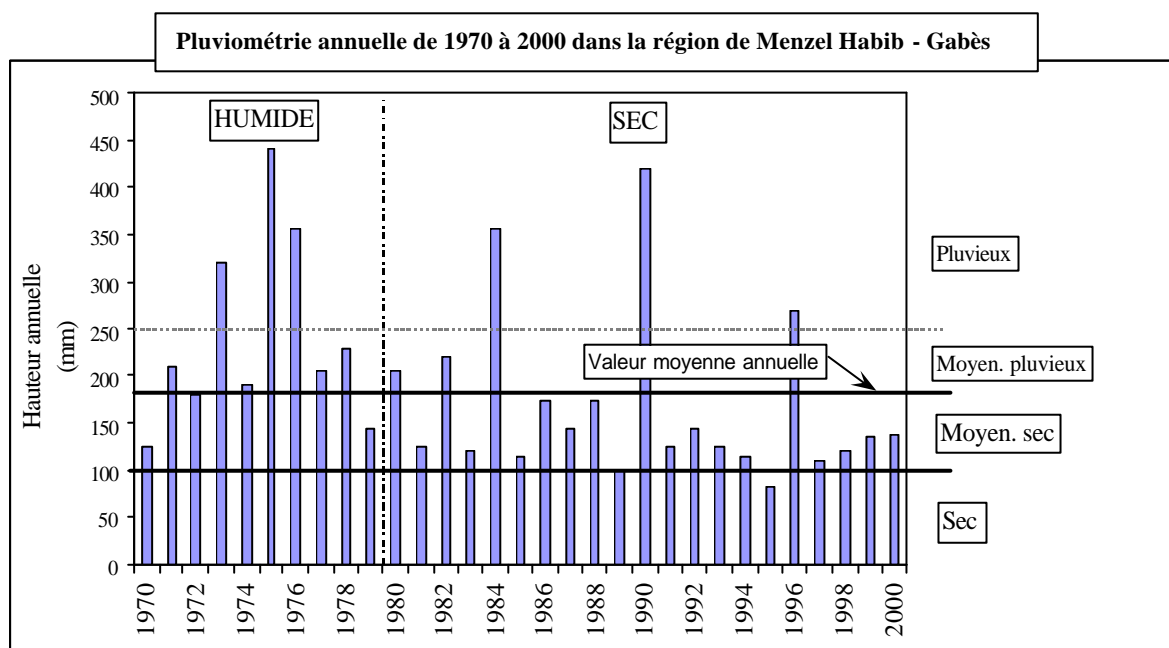
Menzel Habib



Gabès



Le graphique suivant présente les données pluviométriques récoltées par le CRDA à Menzel Habib. Les limites entre les différentes variantes climatiques (sec, moyennement sec ...pluvieux) ont été définies grâce à l'écart type.



Ces trois graphiques mettent en évidence que **l'aridité climatique** de la zone d'étude est liée à la conjugaison de températures élevées et de précipitations faibles. Cette aridité peut être évaluée par le déficit hydrique existant entre l'évapotranspiration potentielle de Thornthwaite et les précipitations. Ce déficit est de l'ordre de 800 à 900 mm par an (Le Houérou 1959). Il s'accroît du NE vers le SW du fait de la latitude et de la continentalité. L'efficacité réelle de la pluie peut encore diminuer en raison du caractère orageux des précipitations et de la structure compacte des sols en surface, ce qui gêne l'infiltration (Floret *et al.* 1978, Waechter 1982). En outre, les événements pluvieux en zone aride sont

caractérisés par une grande variabilité intra-annuelle (fortes irrégularités mensuelles) et inter-annuelle. Leur caractère brutal et parfois localisé aggrave cette grande variabilité tant dans les quantités que dans la distribution des pluies. Leur caractère torrentiel est d'autant plus grave qu'il implique des phénomènes d'érosion hydrique des sols.

Nous rappellerons brièvement les conclusions rapportées par Waechter [Floret & Pontanier 1978 *in* Waechter 1982] concernant l'effet des pluies sur la production primaire :

- les pluies d'automne précoces sont de première importance pour la production des espèces annuelles en permettant leur germination et un début de croissance pendant l'automne et l'hiver ; ces plantes engendreront une production bien supérieure à celles issues des germinations du printemps. Cependant, une sécheresse hivernale prolongée peut entraîner la mort de la quasi-totalité des jeunes plants. La bonne germination de la plupart des espèces pérennes semble également liée à la précocité des pluies ;
- les pluies du début de printemps sont également importantes pour la production des espèces annuelles car elles permettent l'allongement de leur cycle végétatif et interviennent à une époque favorable à la croissance et où les besoins des plantes passent par des niveaux critiques ;
- les pluies de faible intensité et fréquentes profitent bien aux espèces annuelles dont l'enracinement est superficiel. Toutefois si, elles tombent à des périodes trop chaudes (début de l'automne ou fin du printemps), elles sont rapidement évaporées ;
- les pluies fortes peuvent permettre la recharge en eau des horizons profonds qu'atteignent les racines des espèces pérennes susceptibles ainsi d'avoir une croissance tout au long de l'année, ces pluies déterminent également un important ruissellement, dont bénéficient les zones réceptrices (zones d'épandage d'oued : garâa, jessours, sebkhas...) qui sont les milieux de prédilection de la céréaliculture pluviale.

Le régime des températures, nettement plus stable que celui des précipitations, ne joue pas de rôle important dans la variation du niveau de la production primaire. Par contre, les vents violents et desséchants, qui soufflent des secteurs SW, W et NW, provoquent une chute brutale de l'humidité relative de l'air (jusqu'à une valeur inférieure à 10%) et, par suite d'un blocage de la photosynthèse, sont susceptibles d'entraîner un arrêt de la production. Ces vents soufflent environ 30 jours par an (Waechter 1982). Ils sont aussi à l'origine de phénomènes d'érosion éolienne des sols.

Les facteurs édaphiques limitants

Les conditions édaphiques interviennent de différentes façons sur la production des parcours, soit directement par les caractéristiques chimiques, le niveau trophique ou la structure du sol, soit indirectement par le rôle du sol dans l'efficacité des pluies qu'il reçoit. Le sol a un rôle de régulation et

de contrôle de la répartition des différents flux d'eau (ruissellement, drainage, évaporation et transpiration...). En ce sens, les variations du régime hydrique des sols sont le principal facteur limitant de la production de l'écosystème aride (Noy-Meir 1973). Ces variations sont, en premier lieu, conditionnées par le régime des précipitations dont la date d'occurrence revêt une grande importance dans l'efficacité des pluies. Ainsi la réserve d'eau utile des milieux limoneux est bien inférieure à celle des milieux sableux (Floret & Pontanier 1978). En outre, le faible niveau de fertilité naturelle des sols steppiques ne permet pas à la végétation de valoriser normalement les précipitations des années pluvieuses (Floret & Pontanier 1978). En effet, les premières pluies d'automne, font très vite redémarrer la végétation (espèces pérennes et espèces annuelles) dans les zones sableuses, alors que, sur les milieux plus limoneux ou plus argileux, aucune plante n'apparaît ou ne reverdit, sauf si la pluie est vraiment importante. La ressource hydrique pour l'alimentation en eau du végétal varie suivant les sols ainsi que la durée de disponibilité en eau des sols, elle-même variable selon leur texture. De plus, l'infiltrabilité est moindre sur les sols limoneux battants que sur les sols sableux dotés d'un voile éolien couvrant et la réserve hydrique diminue avec la disparition des horizons superficiels. Les ressources en nutriments, matière organique et azote ne sont disponibles que lorsque les sols sont suffisamment humides. Les processus de minéralisation de la matière organique, de dissolution, d'échange et d'absorption des minéraux peuvent alors avoir lieu. Il y a donc une alternance entre des phases de pulsations des ressources ou « resource pulses » (Agnew 1997) où les ressources du sol sont disponibles pour la croissance des végétaux, et des phases d'inter-pulsations (Goldberg & Novoplansky 1997) où le niveau de ressources est en deçà du seuil permettant l'absorption par la végétation (Visser 2001). La carence en nutriments (faible niveau de fertilité et disponibilité circonscrite dans le temps) est bien le second facteur édaphique limitant. En conclusion, les facteurs édaphiques limitants la production primaire sont donc le régime hydrique des sols qui contribue à **l'aridité édaphique** des milieux en zone aride et leur niveau de fertilité.

4.2.5. L'homme et les ressources

La présence d'activités humaines dans le sud tunisien n'est pas récente et des pratiques agricoles rudimentaires existent depuis le Néolithique : élevage et céréaliculture pluviale. Les phéniciens et les romains ont favorisé la céréaliculture et l'arboriculture tandis que les Arabes qui leur succédèrent étaient d'abord des pasteurs nomades ou transhumants. Durant le dernier siècle, la région de Menzel Habib était une zone pastorale pour des populations semi-nomades, provenant essentiellement de l'oasis d'El Hamma située à quelques kilomètres plus au sud. Seuls quelques secteurs d'extensions restreintes étaient cultivés (céréales en sec) de façon régulière lors des années pluviométriquement favorables. Cette région correspondait à la limite septentrionale du territoire de la tribu des Beni Zid. Il s'en suit une période de sédentarisation évidente dès le début du 20^{ème} siècle. L'implantation des populations s'est poursuivie et a conquis l'ensemble du territoire de Menzel Habib,

avec une très forte densification dans les années 70 (2700 familles, 16 000 personnes soit 20 habitants / km²). C'est à cette époque que la privatisation des terres a été mise en place selon le principe du « fait accompli » : celui qui cultive la terre au moment de l'attribution en reçoit la propriété. Cela a conduit à une mise en culture massive des terres y compris des terres marginales.

Le système foncier s'est donc transformé engendrant de profonds changements dans le paysage et les systèmes écologiques du fait de la modification des usages. Autrefois l'activité principale de ces populations était l'élevage sur des parcours collectifs (transhumance) avec une céréaliculture épisodique dans des zones traditionnelles bien adaptées (appoint d'eau par ruissellement). Elles pratiquaient l'échange avec les habitants sédentaires des oasis pour s'approvisionner en fruits, légumes et fromages. Depuis le début de la sédentarisation, l'arboriculture en sec (olivier) et les petits jardins se sont développés au voisinage des habitations. Et la céréaliculture s'est considérablement développée avec la mécanisation. Les grands troupeaux collectifs ont éclaté et restent aujourd'hui la plus grande partie de l'année à proximité des habitations. Ce sont près de 80000 têtes d'ovins et caprins et 60 dromadaires (tentative de réintroduction des camélidés) qui parcourent les zones steppiques de Menzel Habib. Lorsque la sécheresse est trop importante, la transhumance a lieu. Pour 1998, une estimation imprécise indique cependant que 40 à 70% des éleveurs de la zone sont remontés vers le nord (Kairouan, Kef, Bizerte, Nabeul et Sousse).

Enfin, depuis les années 90, certains exploitants se lancent dans la culture irriguée. Ces périmètres irrigués sont encore très peu nombreux (une dizaine) et les superficies concernées sont très faibles (quelques dizaines d'hectares). Ce n'est sans doute qu'un début puisque ces périmètres sont déjà bien implantés dans la région nord-est limitrophe. Dans le même temps, les petits périmètres irrigués se multiplient grâce au projet de développement intégré qui a commencé en 1984-1985. Actuellement, on en compte plus de cinquante répartis dans la délégation sur une superficie de 60 ha et localisés en majorité à proximité du village de Wali. On en trouve aussi aux abords des garaâs (Fedjej, Fatnassa, Hajri, Zougrata) et quelques-uns à Menzel Habib.

Cette région a donc de tout temps été en proie à l'exploitation de ses ressources par l'homme et cette exploitation a évolué au gré de besoins et des techniques. Au cours de ce siècle en particulier, la pression s'est accentuée en réponse à une forte croissance démographique. Les populations de Menzel Habib sont donc passées d'un système où prédominaient des aspects collectifs pour le foncier, pastoral pour le mode d'exploitation des terres, et non résident pour la majorité des exploitants, à un système composé de terres privées, d'exploitations agricoles axées sur les cultures annuelles et l'arboriculture (olivier), et d'exploitants résidents. Cependant, l'homme tente aussi de préserver au mieux les ressources et de nombreux travaux de lutte contre la désertification ont été entrepris depuis les années 80 (cf. §. 4.4.).

4.3. Sensibilité à la désertification

Les divers types de végétation et de sols ne présentent pas, pour une même utilisation par l'homme et ses animaux, des résistances égales aux facteurs de la dégradation. D'une façon générale, la sensibilité potentielle dépend :

- pour la végétation : du type physiologique, de la composition botanique, du port des espèces, de l'état actuel de la dégradation du couvert, de la vitesse de « cicatrisation » (Godron & Poissonet 1972)...
- pour le sol : de la géomorphologie, de la pente, de l'exposition, de l'épaisseur, de la texture, de l'état de dégradation... (Floret *et al.* 1976).

Les milieux les plus sensibles sont en premier lieu les sols les plus attractifs pour les activités humaines, sensibles à l'érosion éolienne et hydrique. Les sols sableux profonds caractérisant la plaine centrale de Menzel Habib sont donc les plus sensibles à la dégradation et doivent donc faire l'objet d'une attention particulière.

4.4. Les études et projets menés à Menzel Habib

Depuis le début du 20^{ème} siècle (1930), et plus particulièrement depuis les années 1970 (**Annexe 1**), un nombre important d'études (Floret *et al.* 1978, Long *et al.* 1978, Floret & Pontanier 1982, Waechter 1982, Chaïeb 1985, 1986 et 1989, Neffati 1994, Tbib 1998, etc.) a été mené en Tunisie et plus précisément dans la zone d'étude mais aussi dans l'ensemble de la zone présaharienne afin de :

- décrire les systèmes écologiques,
- caractériser les espèces à bonne valeur pastorale,
- déterminer l'impact des activités humaines sur les espèces et les systèmes écologiques,
- évaluer leur sensibilité à la désertification,
- envisager des schémas possibles d'évolution,
- et établir des règles de gestion ou « outils d'aide à la décision ».

Ces études regroupent tout un ensemble d'approches descriptives des milieux naturels, de leur fonctionnement hydrique, édaphique, de leur végétation couplées à des études pastorales. Nous disposons donc d'un ensemble de cartes décrivant les écosystèmes dans la région de Menzel Habib en 1975 (cartes des séquences de végétation, des systèmes écologiques, pédologique, des types d'utilisation du sol, de sensibilité à la désertification...), de données relatives à la valeur pastorale des principales espèces de la région dans les années 70, au comportement phénologique des espèces, à leur croissance, à leur mode de régénération, à leur mode de dissémination... ainsi que l'ensemble des

données consignées dans les flores (Pottier-Alapettite 1979 et 1981, Cuénod *et al.* 1954, Ozenda 1977, Quézel & Santa 1962 et 1963).

Malgré l'ensemble de ces contributions et les efforts consentis dans la valorisation des résultats pour veiller à une meilleure gestion des espaces « naturels », les processus de désertification se sont poursuivis et leur apogée fut atteinte à la fin des années 80. Alarmé par l'ensablement fréquent de la route Gabès-Gafsa et des oliveraies, l'Etat Tunisien a pris d'importantes dispositions en mettant en œuvre différents moyens de lutte. Des projets de lutte contre la désertification ont donc été entrepris en se référant aux résultats et aux enseignements tirés des études scientifiques. Les actions et les projets sont entrepris sous l'égide du Commissariat Régional au Développement Agricole (CRDA) de Gabès dont dépend l'arrondissement de Menzel Habib. Les informations ci-dessous ont été recueillies lors d'un entretien oral avec le responsable du CRDA de Menzel Habib. Même si les données sont relatives et sans documents cartographiques permettant leur spatialisations, elles nous donnent une idée des travaux effectués.

Deux projets de mise en défens de la zone ont vu le jour :

- Projet « **Développement du Sud** » de 1986 à 1988 : mise en défens clôturée de 1000 ha de steppes à Zougrata et création d'une pépinière forestière à Menzel Habib entre 1986-1987.
- Projet « **Protection de Menzel Habib contre la Désertification** » depuis 1989 : ce projet fait partie des actions entreprises dans le cadre du développement durable et se poursuivent actuellement. Depuis son démarrage, 8600 ha ont fait l'objet d'une mise en défens.

Parallèlement à ces deux grands projets, et dans le but de lutter contre l'érosion hydrique et éolienne, de nombreux travaux ont été effectués dans toute la région :

- confection de tabias (levées de terres éventuellement rehaussées de plaques de fibrociment) : 400 km,
- confection de brise vent pour la protection de 1500 ha,
- fixation des dunes : 2000 ha à l'aide de diverses essences : *Prosopis juliflora*, *Acacia horrida*, *Acacia ligulata*, *Acacia saligna*, *Calligonum* sp., *Tamarix* sp.,
- plantations forestières à *Eucalyptus* sp. le long des routes,
- pépinière forestière : une pépinière supplémentaire a été créée en 1994 à Oued Zitoun avec un essai de plantation d'oliviers (30000 souches),
- introduction d'espèces au bled Khoud près de Wali entre 1997 et 1998 sur 300 ha : *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Rhus tripartitum*, *Periploca laevigata*, *Atriplex halimus* subsp. *schweinfurthii*, *Retama raetam*,
- protection de la voie ferrée : 96 km de plaques en fibrociment servant de brise-vent.

Les mises en défens, installées sur des parcours collectifs, ne sont pas intégrales. En effet, les parcours sont ouverts au printemps en particulier en mars et avril, la charge animale est imposée par les autorités compétentes en fonction de l'état du couvert végétal et un gardiennage est assuré (environ 70 gardiens).

Concernant les superficies mises en culture, le chiffre avancé de 20000 ha, nous semble être bien en dessous de la vérité. Quoiqu'il en soit les principales espèces cultivées sont par ordre d'importance décroissante : l'orge, le blé tendre et le blé dur.

Hormis le CRDA, l'Office de l'Élevage participe aussi activement aux actions d'aménagement du territoire avec :

* la constitution de réserves fourragères. En 1998, des plantations ont été effectuées avec les cactus inerme et épineux (300 ha), *Atriplex nummularia* (40 ha) et *Acacia saligna* (30 ha).

* des mises en défens dans le domaine privé, soit environ 100 ha.

Au printemps 1998, 500 ha de steppe devaient être mis en défens et la confection de tabias à l'aide de palmes sèches devait être effectuée pendant l'été (113 jours de travaux à partir du 20 juin pour construire 25 km de tabias dans la région d'Essagui).

Il est indéniable qu'un effort important de mobilisation est consenti par les populations locales, qui participent à ces travaux et les autorités en charge de l'application de la politique environnementale. Cependant, face à la gravité des phénomènes et malgré une amélioration notable des conditions actuelles, il convient de (1) de mettre au point des méthodes de suivi des changements écologiques sur le long terme au travers d'indicateurs spatialisés et (2) de faire un état des lieux de ce qu'est devenu le potentiel des ressources après 25 ans (date à laquelle de nombreuses études ont été entreprises et permettant de disposer de données de référence sur les sols, la végétation (Floret *et al.* 1978, Floret & Pontanier 1982), le pastoralisme (Waechter 1982...) et d'identifier les indicateurs d'état de la végétation et des sols à l'heure actuelle. Cette démarche répond à un besoin d'outils d'aide à la décision pour améliorer la gestion durable des ressources. C'est donc dans ce contexte de « suivi des processus de la désertification » à l'aide d'indicateurs écologiques et/ou télédéTECTABLES que notre étude prend tout son sens. Il faut aussi signaler qu'un des rôles des indicateurs est d'évaluer les projets déjà réalisés (succès / insuccès).

Le chapitre suivant (**Chapitre 5**) présente l'ensemble des mesures effectuées sur un lot de stations tests, préalablement choisies suivant une démarche de photo-interprétation et de description phyto-écologiques des sites prospectés.

Chapitre 5 : Mesures et Méthodes

Afin de répondre à notre problématique (**Chapitre 2**), différentes mesures ont été entreprises durant deux années d'observation (1999-2000). Le principe général des mesures est le suivant :

- sur chaque formation végétale spontanée naturelle (résultant cependant d'une longue histoire d'utilisation), nous caractérisons aussi précisément que possible : le sol et la végétation (biotope et biocénose) à l'aide d'indicateurs écologiques. **Les attributs vitaux de l'écosystème** (AVE), doivent nous permettre de décrire (1) la structure des écosystèmes, (2) leur fonctionnement et (3) l'adaptation des espèces elles-mêmes aux conditions du milieu grâce à l'identification de leurs **stratégies démographiques** (clé de détermination mise au point par Jauffret & Visser 2001), et **des groupes fonctionnels** (données bibliographiques et mesures *in situ*) ;
- ces mêmes formations végétales sont aussi caractérisées par des **mesures spectrométriques de terrain** ;
- l'extension de ces formations est ensuite délimitée sur les images satellites. Les parcelles d'entraînements qui en résultent permettent d'établir un **lien entre certains indicateurs écologiques au niveau de l'écosystème** (états de surface) **et les données issues des traitements des images** (radiométrie, indices et déconvolution spectrale) ;
- en même temps, à l'échelle de la région, une cartographie actualisée des systèmes écologiques a été entreprise (Hanafi 2000). Nous disposons ainsi pour chaque formation inventoriée d'un lot d'AVE comparables à ceux de 1975. Nous pouvons ainsi comparer les stades de dégradation préalablement définis avec ceux observés. En outre, la superposition des cartes géoréférencées de 1975 et 2000, nous autorise à élaborer des hypothèses concernant l'évolution et la dynamique des paysages à l'aide d'**attributs vitaux du paysage** (AVP) ;
- des cartes d'hétérogénéité permettront de caractériser l'évolution des milieux grâce à l'imagerie spatiale.

5.1. Stratégie d'échantillonnage des milieux

5.1.1. Différents niveaux de perception

Les données recensées et les relations mises en évidence entre la végétation et le milieu ne sont pas de même nature, qualitativement et quantitativement, suivant les « échelles » (ici, niveau de perception) auxquelles on les examine, pour un territoire écologique donné.

La précision du repérage et l'adaptation des observations à la problématique de la télédétection sont essentielles (Escadafal & Pouget 1986, Manière 1987). Ceci permet un travail aller-retour

constant entre le terrain et les données satellitales. Dans cette optique, un premier zonage en unités de paysage a été effectué dans la phase de préparation de l'étude de terrain et de stratification de l'échantillonnage des points d'observation.

Les observations doivent être effectuées à deux niveaux d'interprétation afin d'identifier des zones de changements, chaque niveau correspondant à une échelle d'observation et une série de mesures :

- Niveau du pixel ou groupe de pixels = Niveau du système écologique (0,5 – 1 ha): il s'agit de déceler la distribution relative des différents états de surface (ES) et plus particulièrement des états de surface élémentaire (ESE) sur le terrain. Les états de surface révèlent la composition et l'organisation de la surface à un instant donné. Un état de surface est la sommation des différents « état de surface élémentaire », plage homogène d'un état de surface qui peut être individualisée et caractérisée au niveau macroscopique (Escadafal 1989). Cet aspect intéresse surtout le « télédéacteur ». Le phyto-écologue, quant à lui, approfondira son étude lors d'observations supplémentaires concernant la végétation et la flore (attributs vitaux de l'écosystème) ; de même le pédologue attachera une importance particulière aux sols et à leur fonctionnement.
- Niveau de l'unité de paysage (km²) : L'extension latérale de l'organisation des parcelles étudiées est vérifiée. Par analyse des photographies aériennes, de prises de vues spatiales et de contrôles de terrain de leur composition en terme d'écosystème et leur représentativité. Par la suite, des zones de types de surfaces semblables sont délimitées. On peut en déduire un état de surface moyen (sables, cailloux...) et même une couleur moyenne (Escadafal & Pouget 1988), pour raisonner au niveau d'un groupe de pixels voire du paysage. Le « télédéacteur » peut alors suivre l'évolution des états de surface dans le temps et dans l'espace et donc détecter les changements écologiques (modification de la texture des sols : ensablement, mise à nu de la croûte de gypse... ou la restauration de la végétation « verte ») qui se produisent. Le phyto-écologue, quant à lui, s'attachera à étudier la dynamique des paysages et leur fragmentation, sous les effets des activités anthropiques. Son intérêt le porte aussi à tenter de mieux comprendre les phénomènes de recolonisation par la végétation naturelle lorsque la perturbation cesse.

Grâce à cette démarche multi-niveaux, il est possible de caractériser les différents milieux échantillonnés.

5.1.2. Caractérisation de chaque niveau par les observations de terrain

Pour chaque thème, ou point de vue, on s'attache à caractériser un certain nombre de paramètres. Il s'agit :

- du point de vue phyto-écologique : de la végétation associée à chaque milieu édaphique (relations sol – végétation), de la densité relative des espèces, de la richesse en espèces pérennes et annuelles, du recouvrement total de la végétation...
- du point de vue pédologique : de la couleur des sols, des états de surface des sols (compactage, ensablement, déflation, accumulation, croûtes superficielles...) et de l'aridité édaphique
- du point de vue télédétection : de la délimitation des unités paysagères, des transferts d'échelles, de la radiométrie associée aux états de surface des sols et de la végétation.

5.2. Choix des stations

La première étape consiste, en premier lieu, à délimiter les principales zones paysagères (ou unités géomorphologiques), en différenciant par exemple : les milieux steppiques pâturés, les milieux de steppe mis en défens, les zones de culture mais aussi des zones à accumulation sableuse. En second lieu, une phase de prospection des sites permet d'identifier et de décrire les systèmes écologiques présents dans chaque zone paysagère. Finalement, un choix définitif de stations d'étude est effectué et les mesures écologiques ont alors été entreprises pour chacune d'elles.

5.2.1. Délimitation des unités paysagères (zones paysagères ZP)

Un travail préliminaire de délimitation, par photo-interprétation, des principales unités paysagères a été effectué grâce à une sortie au 100000^{ème} de l'image SPOT 1996. Ceci a conduit à diviser l'espace en unités de types de surfaces semblables (zones isophènes) suivant des critères visuels et géomorphologiques. Nous avons pu nous assurer qu'il est possible d'établir une correspondance de nos unités paysagères⁴ (**Annexe 2**) et celles définies en 1978 (appelées zones paysagères), lors de l'expérience ARZOTU (Long *et al.* 1978). A chaque unité paysagère peut être affecté un (ou plusieurs) type(s) d'utilisation du sol comme le montre le **Tableau 5.1**.

	Montagnes	Glacis	Plateau	Plaine centrale	Garâa			
	ZP1 et ZP2	ZP3 et ZP6	ZP5	ZP11	Hajri ZP4	Fatnassa ZP8	Zougrata ZP9	Fedjej ZP10
Domaine steppique								
* Parcours	X	X		X				
* Mise en défens			X	X		X		
Zone de culture			X	X	X	X	X	X
Zone à accumulation sableuse				X				

Tableau 5.1. Corrélacion entre les zones paysagères (ZP) et les types d'utilisation du sol à Menzel Habib (1999)

⁴ Unités géomorphologiques (*sensu* Long *et al.* 1978)

L'observation de milieux anthropisés (parcours sur steppe, cultures...) nous permet de confirmer les propos de Long (1974) selon lesquels : les images de la télédétection, comme «strates d'échantillonnages» privilégiées, traduisent l'histoire de l'appropriation des terres par l'homme et la végétation, presque partout présente, reflète, d'une manière ou d'une autre l'impact de l'homme sur le paysage. Ainsi, en considérant les images satellitales comme des «strates d'échantillonnage», on introduit dans le dispositif à la fois la variable «végétation» (sous ses aspects physionomie et structure) et la variable «homme» (utilisation des terres).

Les tournées de terrain ont permis d'identifier les principales séquences de végétation (*cf.* définition ci-dessous) présentes dans chaque zone paysagère et de choisir un échantillon représentatif de stations, caractérisant les différents systèmes écologiques de chaque séquence, et sur lesquelles, ont été entreprises les mesures écologiques.

5.2.2. Description des séquences de végétation et de leurs systèmes écologiques respectifs

Une fiche descriptive des systèmes écologiques prospectés (**Annexe 3**) (représentatifs de chaque séquence de végétation présentes dans la région) a été élaborée sur la base du modèle proposé lors de l'expérience ARZOTU (Long *et al.* 1978). De cette manière, chaque milieu prospecté a fait l'objet d'une description portant sur ses caractéristiques permanentes et temporaires. Cette première prospection de terrain a été réalisée durant les mois de mai, juin, juillet et septembre 1998 et 156 fiches descriptives des systèmes écologiques ont été établies. Il fallait à ce stade effectuer, parmi les 156 sites ainsi décrits, un choix judicieux de stations tests qui feraient l'objet de mesures.

La séquence de végétation comprend les stades d'évolution dont la succession est prévisible, en fonction des principaux critères visibles, *in situ* (Godron & Poissonet 1972). Chaque séquence, liée en général à des grands types de milieu, comprend le groupement phyto-écologique correspondant en « bon état », ainsi que les faciès de dégradation distingués de ce groupement. Elle est désignée par le nom de l'espèce dominante qui caractérise le groupement en « bon état ». Une séquence est constituée de plusieurs systèmes écologiques définis comme « unités » qui tiennent compte à la fois du climat, du sol, de la végétation et de l'utilisation du sol (Floret *et al.* 1978). Ils prennent en compte le groupement phyto-écologique en « bon état » et ses faciès de dégradation. Ces systèmes écologiques correspondent donc au stade en bon état et aux différents stades de dégradation d'une séquence de végétation. Ils sont au nombre de 22 (Floret *et al.* 1978) dans la région de Menzel Habib.

Les séquences inventoriées sur la zone de Menzel Habib, et identifiées d'après la littérature, sont au nombre de 9 :

- séquence à *Rhanterium suaveolens*¹² et *Artemisia campestris* sur sols sableux RK (caractérisée par 6 systèmes écologiques LK3, RK3, RK2, RK1, rk2 et rk1¹³)
- séquence à *Stipagrostis pungens* AR (caractérisée par 2 systèmes écologiques AR2 et AR1)
- séquence à *Seriphidium herba-alba* sur sols limoneux AA (caractérisée par 3 systèmes écologiques AA2, AA1 et aa)
- séquence à *Stipa tenacissima* sur substrats squelettiques calcaires SD (caractérisée par 2 systèmes écologiques SD2 et SD1)
- séquence à *Gymnocarpos decander* sur substrats squelettiques calcaires GD (caractérisée par 2 systèmes écologiques GD2 et GD1)
- séquence à *Anarrhinum brevifolium* et *Zygophyllum album* sur substrats squelettiques gypseux AZ (caractérisée par 2 systèmes écologiques AZ2 et AZ1)
- séquence à *Ziziphus lotus* ZR (caractérisée par 2 systèmes écologiques ZR et zr)
- séquence à *Pulicaria laciniata* PV (caractérisée par 2 systèmes écologiques PV et pv)
- séquence à *Nitraria retusa* NS (caractérisée par 1 système écologique ZR)

Les auteurs de ces travaux ont désigné par des lettres majuscules les systèmes écologiques des zones de parcours et par des minuscules les systèmes écologiques mis en culture. Les chiffres correspondaient au recouvrement total des espèces pérennes (RTP) comme suit :

- 3 RTP = 30-50 %
- 2 RTP = 20 %
- 1 RTP = 5-10 %

Le choix des stations tests se doit de tenir compte :

- de l'homogénéité des placettes ou stations écologiques

Par définition, une station écologique est « une surface où les conditions écologiques sont homogènes et où la végétation est uniforme » (Godron *et al.* 1968).

« Une station est homogène lorsque chaque espèce peut y trouver des conditions de vie équivalentes d'une extrémité à l'autre... et dans toute son étendue » (Godron *et al.* 1968). Bien entendu chaque station présente un niveau de micro-hétérogénéité lié, en particulier, au mode de répartition des états de surface (voile éolien) au pied et entre les touffes éparses des végétaux buissonnants en zone aride steppique.

¹² La nomenclature des noms de genre et d'espèces des végétaux en Tunisie utilisée est celle de Le Floc'h & Boulos en prép.

¹³ Nomenclature des systèmes écologiques : des caractères majuscules ont été affectés aux systèmes écologiques utilisés pour le parcours sur steppe, des caractères minuscules permettent de distinguer les systèmes écologiques mis en culture (céréaliculture, arboriculture) (Floret *et al.* 1978).

- **de l'utilisation des terres :**
 - * steppe pâturée
 - * culture (céréales, arboriculture...)
 - * steppe non pâturée (mise en défens)
- du niveau de dégradation estimé visuellement des systèmes écologiques avec 4 classes :
 - * bon état
 - * état moyen
 - * état dégradé
 - * état très dégradé

En outre, nous avons veillé à avoir une bonne représentation des différentes classes de variables. Par exemple, concernant la topographie nous disposons de 4 classes : jbel, glaci, plaine, plateau. Enfin, des cas particuliers sont sélectionnés lorsque nous observons un changement évident dans le temps soit dans le sens d'une reconstitution du couvert végétal soit dans le sens d'une dégradation. Les données obtenues n'étant pas des valeurs absolues, il faut donc les comparer et pour cela avoir une référence. Finalement, il s'agit d'avoir un «écosystème de référence» et une série de systèmes écologiques que l'on puisse classer dans une hiérarchie de degrés, supposés croissant, de pression anthropique (surpâturage, mise en culture). Ceci permettra de comparer les systèmes écologiques entre eux. Un écosystème de référence (Aronson *et al.*, 1993a) bien qu'en partie arbitraire est une «*norme permettant de comparer et d'évaluer l'état d'un écosystème donné à son (ou ses) état(s) antérieur(s) servant de référence*». Par exemple, une steppe à *Rhanterium suaveolens* dégradée RK1 pourra être comparée à son état antérieur une steppe à *Rhanterium suaveolens* moyennement dégradée RK2, qui à son tour sera comparée avec une steppe à *Rhanterium suaveolens* en bon état RK3. Ce système écologique RK3 sera désigné comme «écosystème de référence». S'il n'existe pas ou plus, c'est RK2 qui servira de référence.

Dans notre étude, nous prendrons en compte les systèmes écologiques qui représentent près des trois quarts de la superficie globale de la région de Menzel Habib considérée (80000 ha) et nous nous attacherons donc à l'étude des séquences RK, AA, AR et AZ et de leurs systèmes écologiques associés.

Le sous-échantillon considéré comprend finalement 60 stations tests réparties sur l'ensemble de la zone de Menzel Habib. Représentatives des grands types de milieux rencontrés dans la zone d'étude et de leurs usages, ces 60 stations comprennent : 40 stations de steppes (dont 3 mises en défens et 4 mises en culture dès le premier automne pluvieux de notre campagne de terrain) et 20 stations correspondant à des zones de culture. Le long d'un transect schématisé depuis les montagnes

jusqu'à la plaine (*cf.* toposéquence décrite par Floret *et al.* 1978), nous avons étudié les quatre séquences de végétation contiguës nommées comme suit par ces mêmes auteurs :

1. La séquence à *Anarrhinum brevifolium* et *Zygophyllum album* (AZ) sur sols limoneux de faible profondeur à croûte gypseuse affleurante des glacis de piémont. Le recouvrement total des pérennes (RTP) pouvait y atteindre 20%.
2. La séquence à *Seriphidium herba-alba* et *Haloxylon scoparium* (AA) sur sols limoneux profonds, au niveau du plateau d'Hamilet El Babouch. Le RTP maximal était de 20%. La plupart de cette steppe est défrichée depuis longtemps pour la céréaliculture en année pluvieuse, et porte un faciès post-cultural dominé par *Artemisia campestris*.
3. La séquence à *Rhanterium suaveolens* (RK) sur sols sableux profonds de la plaine centrale de Menzel Habib. Le RTP maximal pouvait atteindre 40 %. L'usage, qui consistait principalement en un pâturage extensif, a énormément évolué depuis les travaux de Floret *et al.* (1978), du fait surtout du défrichement de la steppe pour la céréaliculture, l'arboriculture et le surpâturage concomitant de la steppe restante.
4. La séquence à *Stipagrostis pungens* (AR) caractéristique des dunes de sable fixé de la plaine centrale de Menzel Habib, dont le RTP maximal était aux environs de 40 %.

Chaque site a fait l'objet d'un repérage grâce au G.P.S (*Global Positioning System*) en mode de fonctionnement « absolu » (précision = 100 m), de manière à reporter les coordonnées géographiques de chacun d'eux sur des cartes et sur les images géoréférencées SPOT et TM dont nous disposions (**Annexe 4**).

5.3. Les observations et mesures écologiques de terrain : indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques (AVE)

Logiquement, il était programmé l'étude d'un grand nombre d'attributs vitaux de l'écosystème mais des problèmes logistiques imprévus ont conduit à l'échec de certaines expérimentations. Certains AVE n'ont pu être effectivement suivis mais la méthodologie de récolte sera exposée, l'échec constituant un enseignement pour de futures expérimentations.

La **récolte des données de terrain** nécessaires à la mise au point d'une « batterie d'indicateurs écologiques » (AVE) a été effectuée durant les mois d'octobre - novembre 1998, d'avril 1999, d'octobre 1999 et d'avril 2000. L'échantillon prédéfini durant la phase de prospection du site, constitué des 60 stations tests (superficie > 1 ha), n'a pas été étudié en totalité. Seules 36 des 40 stations de steppe ont été inventoriées ; les 4 autres ayant été mises en culture la première année

d'expérimentation (octobre 1999). De même, les 24 stations de champ étant mises en culture à l'automne 1999, il n'a pas été possible d'y effectuer les mesures. Les attributs vitaux de l'écosystème ont été mesurés grâce à un « protocole expérimental multiple ».

Une méthode de mesure des ESE : l'analyse linéaire de points quadrats

L'objectif poursuivi est d'adopter une méthode de mesure quantitative du couvert de la végétation et de l'état de la surface du sol, qui soit fiable, précise, aisément reproductible et permette d'aider à la fois au diagnostic de l'état d'une unité de milieu naturel et à la comparaison de l'état soit d'une même unité à des dates différentes, soit de plusieurs unités différentes. La méthode retenue à cet effet est la méthode d'analyse linéaire dite de « points quadrats » (Daget & Poissonet 1971). Il convient en fonction du couvert végétal présent de déterminer le nombre de mesures ou observations qu'il est nécessaire d'effectuer, pour obtenir des données statistiquement valables. Il est considéré qu'un nombre minimum de 100 points de contact avec la végétation est nécessaire pour que la fréquence puisse être mathématiquement transformée en recouvrement. Augmenter le nombre de points revient à augmenter la précision des mesures. Plus la végétation est clairsemée, plus il faut de points.

Le principe de la méthode est d'effectuer des observations (présence) ou mesures (comptages du nombre de contacts) dans la végétation, à intervalles réguliers le long d'une ligne. Pratiquement, pour une végétation steppique, une aiguille aussi fine que possible (simulant de fait une ligne de visée) est descendue dans la végétation et jusqu'au sol à intervalles réguliers le long d'un double décimètre. Chaque contact, avec la végétation et les états de surface du sol, est noté. La fréquence avec laquelle est rencontrée un état de surface élémentaire (sol ou végétation) peut être assimilée à un recouvrement.

Le protocole appliqué lors de la campagne d'automne 1999 consistait à effectuer les lectures sur 2000 points afin de prendre en compte la micro-hétérogénéité induite en zone steppique par la répartition clairsemée de la végétation. Pour chaque station dix lignes (rubans) de 20 m de longueur ont été installées de manière aléatoire et une fine aiguille était descendue tous les 10 cm le long du ruban. L'application du test de Fisher de comparaison de variance (test F) aux données collectées a permis de constater que 5 lignes (soit 1000 points de lecture) par station suffisaient (**Annexe 5**). Lorsque la probabilité est supérieure à 5%, les différences ne sont pas significatives. Dans tous les cas, le test est non significatif. Pour cette raison, seules 5 lignes (1000 points de contact) ont été effectuées sur chacune des 36 stations de steppe durant les campagnes de terrain suivantes (octobre 1999, avril et octobre 2000).

La fréquence spécifique (FSi) de chaque espèce et de chaque état de surface du sol est calculée comme suit : $FSi = 100/5 \sum (n_{ij} / 200)$

avec n_{ij} le nombre de contact de l'espèce i le long du ruban j .

Les fréquences spécifiques des diverses espèces végétales touchées ainsi mesurées nous ont permis de calculer les indices de diversité alpha (indice de Shannon-Weaver et d'Équitabilité).

En outre, les fréquences spécifiques nous ont permis d'obtenir les recouvrements moyens (c) des différents états de surface élémentaires [végétation basale, litière ; états de surface du sol (voile éolien, pellicule de battance, croûte de gypse)].

De plus, la hauteur (h) de chaque chaméphyte ou graminée pérenne intercepté a été mesurée afin d'estimer leur biovolume (BV) dans chaque station en appliquant le calcul (Cornet *et al.* 1988) : $BV = (c \times h) \times 100 \text{ (m}^3 / \text{ha)}$.

Les valeurs de couvert de végétation et d'états de surface du sol nous serviront, d'une part, à évaluer les variations de couverture des ESE dans le cadre des quatre séquences de végétation étudiées, d'autre part à établir une dialectique « terrain-imagerie » satellitale. Ces informations constituent la base de dialogue entre le thématique de terrain et le « télédéacteur ».

Richesse spécifique, spectre biologique, diversité et densité des espèces pérennes : l'aire minimale

Les données acquises lors des observations et mesures évoquées précédemment nous permettent de plus d'évaluer la diversité alpha et d'établir une première liste d'espèces présentes. Cependant celle-ci reste incomplète et ne permet pas d'étudier la richesse spécifique globale, d'établir les spectres biologiques et de définir la diversité bêta. Malgré la quantification du couvert végétal, aucune donnée ne peut être extraite concernant la densité des espèces pérennes rencontrées. Des surfaces d'extension (ou aire minimale¹⁴) de 32 m² soit 4 m x 8 m (aire minimale préconisée par Floret & Pontanier 1982 pour la Tunisie steppique aride) ont donc été installées, le long d'une partie de chaque ligne. Sur les aires ainsi délimitées nous avons (1) établi la liste exhaustive des espèces aux quatre saisons de mesures et (2) déterminé la densité des pérennes des individus en effectuant des comptages à l'intérieur de ses surfaces en octobre 1999 et en octobre 2000. Cette densité est ensuite exprimée en nombre d'individus par hectare.

¹⁴ Cette approche consiste à dresser la liste des espèces présentes sur une petite surface. Cette surface est ensuite accrue progressivement ; on obtient pour des accroissements égaux un nombre d'espèces nouvelles décroissant. On choisit pour aire minimale la surface à partir de laquelle il n'y a plus ou presque plus d'espèces nouvelles. Grouzis 1982.

Echantillonnage de la banque de graines viables

Pour ce test, nous avons choisi un sous-échantillon de 10 stations parmi les 36 stations de steppe étudiées prenant en compte pour chaque séquence de végétation un stade moyennement dégradé et un stade très dégradé. Deux campagnes ont été effectuées : la première au mois d'avril 1999 (bénéficiant d'un bilan hydrique très favorable après un automne et un hiver pluvieux), la deuxième au mois d'avril 2000 (après un déficit pluviométrique hivernal). Deux expérimentations ont été menées.

Evaluation de la germination *in situ* (stock exprimé de graines viables)

Dans chacune des stations, 5 quadrats de 50 cm x 50 cm parfaitement repérables ont été disposés le long des lignes de 20m afin d'établir la liste exhaustive des espèces qui ont germé au cours des deux années et le nombre de plantules par espèce aux mois d'avril 1999 et 2000. Les comptages n'ont été effectués que sur une seule période (avril) par année, considérant que le pic de germination se situait au printemps. Durant deux périodes (avril 1999 et 2000) nous avons essentiellement observé la germination d'espèces annuelles. Nous avons également veillé à noter l'état de surface du sol lors du comptage des plantules, compte tenu de la microhétérogénéité des surfaces dans certains cas (micro-nebkas ou voile éolien, pellicule voire croûte de battance, affleurements gypseux).

Il faut noter que les campagnes de terrain ont été menées lors d'années faisant suite à 2 années de sécheresse. Par conséquent, nous supposons qu'il est correct de considérer que le stock initial est essentiellement issu de la pluie de graines du printemps 1996, soustraction faite des graines ayant germé, ayant pourri ou ayant été consommées (*cf.* fourmis...) en 1997 et 1998.

Germination expérimentale sous conditions contrôlées

L'expérience *ex situ* a malheureusement échoué et nous détaillons ci-dessous (encadré) le protocole que nous avons mis en place, les causes de l'échec et les résultats attendus. Ce protocole pourra donc être réutilisé et amélioré pour de nouvelles tentatives.

Prélèvements des échantillons pour étude expérimentale sous serre

Le stock de graines viables devait être étudié sur la base d'échantillons de sol prélevés sur une surface de 20 cm x 15 cm et d'une épaisseur de sol de 8 cm. Sur chaque station, 5 prélèvements ont été effectués de manière aléatoire au printemps 1999 et au printemps 2000.

Dans un premier temps, les blocs de sols récoltés à l'aide du gabarit (15cm x 8cm x 7cm) ont été placés dans des "germoirs" (bacs en plastique à fond troué sur lit de graviers) et périodiquement arrosés de manière à favoriser la germination (Donfack 1993). En effet, il est possible de faire germer une grande partie du stock de graines viables lorsque les échantillons sont placés dans des conditions optimales de germination (Neffati 1994) : température plus élevée qu'à l'extérieur, humidité maintenue constante. Les graines germées pendant cette première phase d'observation constitueront la **banque de graines viables exprimable**, c'est-à-dire pouvant germer *in situ*, sans perturbation mais en conditions favorables (Lecomte 1996). En plus du comptage des graines germées, l'accent devait être mis sur la détermination des espèces lorsque cela est possible. Il semble

difficile, compte tenu du temps imparti et du manque de connaissance des plantules (dont le développement s'arrête fréquemment au stade cotylédon ou quelques feuilles et ne disposant pas d'un herbier de plantules), d'identifier la totalité des graines germées. La famille pourrait alors être utilisée pour caractériser ces dernières.

Les deux expériences ont échoué : en avril 1999, un arrosage trop faible n'a pas permis une germination correcte des graines dans les bacs sous une serre trop peu aérée et dont la température interne était trop élevée. En avril 2000 pour éviter un effet de serre trop important, les germoirs ont été placés sous un filet à fine maille pour éviter la « pollution » du stock naturel grainier des sols. Une pluie torrentielle a cependant anéanti les échantillons durant la germination et aucune donnée n'a pu être sauvegardée. Beaucoup de temps et d'énergie ont été dépensés, sans succès, pour la mise en œuvre de cette expérimentation qui peut constituer une étude à elle seule.

Etude des peuplements de collemboles du sol : échec et réflexion méthodologique

Là encore, l'expérience n'a pu être menée à son terme et nous détaillons les difficultés survenues lors de l'étude dans l'encadré ci-après :

Prélèvement des échantillons de sol pour étude expérimentale

Une étude expérimentale d'extraction par Berlese des collemboles a été tentée en mars 1999. Les échantillons de sol sont mis directement sur un Berlese : méthode basée sur la fuite des animaux, actifs devant la lumière et le séchage progressif de l'échantillon (Poinsot-Balaguer 1976 et 1990).

Un portoir en bois a donc été confectionné artisanalement de manière à éclairer les entonnoirs et récolter les insectes dans des flacons placés dessous et contenant de l'alcool. Au total, l'expérience a été menée sur 5 stations en hiver 1999. Les sols étaient prélevés dans les 10 premiers cm (un gabarit en fer de 15 cm x 8 cm était utilisé), amenés au laboratoire, ils étaient déposés sur la grille de l'entonnoir et éclairés pendant plusieurs jours. L'extraction ne s'est pas effectuée comme nous l'avions souhaité. Il est probable que l'échec de l'extraction provient du fait que la maille utilisée dans la fabrication du Berlese n'était pas assez fine compte tenu de la texture sableuse des sols à Menzel Habib. En effet, les flacons à alcool se remplissaient surtout de sable plus que de supposés collemboles (ou autres insectes tels que les acariens, les oribates). Des observations à la loupe binoculaire ont été tentées, en vain. Cette expérience a nécessité beaucoup d'énergie pour des résultats bien décevants. Il est probable que la récolte des collemboles en milieux très sableux, nécessite une attention particulière et un matériel bien adapté. L'humidification du sol et l'observation de la surface des échantillons récoltés donneraient peut être de meilleurs résultats. Une expérience comme celle-ci n'est pas facile à mettre en place et requiert une étude spécifique à elle seule. Une adaptation de la méthode, proposée par Poinsot-Balaguer (1976 et 1990), s'avère indispensable.

Fertilité : les analyses édaphiques

Au mois de mars 1999, les sols de 30 stations des 60 stations tests ont été récoltés et ont fait l'objet d'une analyse portant sur l'horizon de surface (profondeur 0-8 cm). Les stations sont représentatives des différents systèmes écologiques. Au total, 20 sols de « steppe » et 10 sols de « culture » ont été échantillonnés. Concrètement nous avons effectué quatre prélèvements par station. Les sols ainsi récoltés ont été mélangés afin d'obtenir un échantillon moyen réduisant ainsi d'éventuels artefacts dus à l'accumulation de nutriments et/ou de matière organique.

Ces échantillons « composites » ont été ensuite analysés par le Commissariat Régional de Développement Agricole (CRDA), Direction des Sols de Gabès. Le traitement des échantillons de sols nécessite au préalable un séchage et un tamisage permettant l'obtention de la terre fine (diamètre < 2 mm). Celle-ci a été soumise à différentes analyses comme suit :

- Dosage du carbone organique par la méthode de Walkey-Black,
- Dosage de l'azote total par la méthode de Kjeldahl,
- Analyse du complexe absorbant, avec mesure de la capacité d'échange cationique par colorimétrie et dosage des cations métalliques échangeables. Les cations calcium, potassium et sodium sont dosés par spectrophotométrie tandis que les cations magnésium sont dosés par absorption atomique.

Cette première analyse a été complétée par une deuxième campagne de récolte d'échantillons de sols en mars 2000, à la fois en surface et à 50 cm de profondeur de manière à caractériser les paramètres physiques des stations tests de steppe. De la même manière, après séchage et tamisage des échantillons, des analyses édaphiques ont été effectuées sur la terre fine par le CDRA, Direction des Sols de Gabès.

Les analyses supplémentaires concernaient :

- Analyse granulométrique de la terre fine par la méthode de la pipette de Robinson,
- Mesure du pH par la méthode électrométrique au moyen d'un pHmètre à lecture directe,
- Analyse du taux de carbonates à l'aide du calcimètre Bernard et du taux de gypse, dosé par une solution de carbonate d'ammonium, acidifié à l'acide chlorydrique et précipité par une solution de chlorure de baryum,
- Mesure de la conductivité à l'aide d'un conductivomètre,
- Mesure du point de flétrissement pF 2,5 et pF 4,2 par pression à l'aide de presses avec plaques poreuses en céramique.

Durée de disponibilité en eau du sol et réserve en eau utile

Cet attribut vital n'a pas été étudié car les observations actuelles concernant les sols ont montré des modifications importantes de leur caractéristiques (profondeur et érosion) mais a fait l'objet d'une réflexion conceptuelle (cf. encadré ci-dessous) et un état des connaissances d'après les études antérieures (Floret *et al.* 1989 et 1992, Floret & Pontanier 1982).

Quelques éléments de réflexion

L'eau est le principal facteur limitant de la production végétale. En ce sens, il est important de connaître la durée pendant laquelle l'eau est disponible pour la végétation. Le stockage de l'eau est fonction du type de sol (Floret *et al.* 1989-1990). De nombreuses études nous permettent de retenir les principales caractéristiques des sols steppiques à ce propos. Les milieux limoneux présentent une réserve d'eau disponible pour la végétation bien inférieure (et disponible plus tardivement) à celle des milieux sableux. En outre, il existe en moyenne une sécheresse absolue durant 4 à 5 mois sur les milieux sableux et 7 à 8 mois sur les milieux limoneux. Le comportement hydrique des sols de la Tunisie est en résumé le suivant : les sols squelettiques calcaires ou gypseux perdent énormément d'eau par ruissellement. De même, les limons ont du mal à s'humecter en raison de leur caractère battant ; alors qu'ils retiennent bien l'eau infiltrée et constituent de bons réservoirs s'ils sont *mulchés*. Les sols profonds d'origine alluviale, mixte ou éolienne, de texture sableuse à sablo-limoneuse, malgré la présence éventuelle de pellicules de battance, s'humectent facilement ; mais ils peuvent présenter parfois un drainage excessif. Les sols qui présentent le meilleur comportement hydrique vis-à-vis d'un régime pluviométrique peu favorable sont ceux qui offrant une infiltration rapide, peuvent de plus stocker l'eau à moyenne profondeur grâce à un horizon réservoir limité par un obstacle à l'infiltration, et se trouvent en position de bas de versant ou de bas fond (apport par ruissellement) (Floret & Pontanier 1982). De plus, même si les précipitations redeviennent « normales » s'il y a eu troncature on risque toujours de se trouver en situation de sécheresse édaphique. Ces conclusions ont permis d'établir les bases de notre raisonnement à savoir que la gestion des parcours nécessite une bonne connaissance de la réserve utile en eau des sols et la période de sa disponibilité. Les données bibliographiques ont donc été recherchées et compilées pour répondre à nos hypothèses. Cependant, les conclusions précédemment citées et les données chiffrées ont fait l'objet d'études et d'étalonnages à la fin des années 70. Il semblerait aujourd'hui, d'après nos propres observations, que les propriétés pédologiques des sols aient évolué. En effet, lors du prélèvement des échantillons de sol nous avons pu noter la profondeur à laquelle nous rencontrons la croûte de gypse (le détail sera donné au § 6.2.2. Fertilité des sols). Il s'avère que même les sols de la plaine centrale de Menzel Habib, à l'origine sableux et profonds (100 cm), ont été érodés et ont laissé place à des sierozems sablo-limoneux tronqués, plus ou moins battants et peu épais (40 à 50 cm). Il est donc impossible, à moins d'effectuer de nouvelles études concernant le bilan hydrique, d'identifier un indicateur de désertification au travers des données antérieures qui ne reflètent plus la réalité. N'oublions pas que nous sommes dans des environnements très fragiles et donc changeant rapidement en fonction des événements climatiques et en fonction des usages (érosion éolienne et hydrique). La perte en sol observée sur quelques stations n'est pas un critère généralisable à l'ensemble de la zone d'étude sans investigations supplémentaires. Cependant, nous pouvons tirer quelques enseignements de ces observations à savoir que les pertes en sol pourraient servir d'indicateurs de la dégradation. Nous attirons finalement l'attention sur le fait que les données de 1970, nous permettent d'avoir des « données de référence » sur la disponibilité en

eau du sol et sur les propriétés pédologiques des systèmes écologiques. Il serait nécessaire de les comparer aux données actuelles (à acquérir) si des études sont entreprises en ce sens.

Le dépouillement et le traitement des données récoltées, nous permettent de disposer de variables quantitatives. Les données disponibles à différentes périodes sont notées d'une croix X dans le **Tableau 5.2.** ci-dessous :

AVE étudiés	Octobre 1998	Avril 1999	Octobre 1999	Avril 2000	Nombre de sites de mesures	Méthode de mesure
Données quantitatives						
Etat de surface du sol %						
- voile éolien	X	X	X	X	36	Analyse Linéaire de Points Quadrats (ALPQ)
- pellicule de battance	X	X	X	X	36	
- encroûtement gypseux	X	X	X	X	36	
- éléments grossiers	X	X	X	X	36	
- litière	X	X	X	X	36	
Couvert végétal %						
- Chaméphytes	X	X	X	X	36	Analyse Linéaire de Points Quadrats
- Hémicryptophytes	X	X	X	X	36	
- Géophytes	X	X	X	X	36	
- Thérophytes	X	X	X	X	36	
Densité des espèces pérennes pour 100 m ²	X	-	X	-	36	Comptage sur aire minimale
Biovolume des espèces m ³ / ha	X	-	X	-	36	ALPQ
Analyses édaphiques						
- Carbone organique		X		X	30* / 21**	Méth. Walkey-Black Méth. Kjeldahl
- Azote total		X		X	30* / 21**	
- Capacité d'Echange Cationique et cations échangeables		X		X	30* / 21**	Colorimétrie
- Analyse granulométrique (sables, limons, argiles)				X	30* / 21**	Pipette de Robinson
- pH				X	30* / 21**	pHmètre
- Carbonates total %				X	30* / 21**	Calcimètre
- Gypse %				X	30* / 21**	Dosage chimique
- pF 4,2 ¹⁵				X	30* / 21**	Par pression
- pF 2,5 ¹⁶				X	30* / 21**	Par pression
Germination <i>in situ</i>	-	X	-	X	10	Méthode des Quadrats

Tableau 5.2. Variables quantitatives récoltées lors deux quatre campagnes de terrain menées à Menzel Habib entre octobre 1998 et avril 2000

* Analyses édaphiques effectuées en mars 1999 sur un échantillon de 30 stations (20 stations de steppe + 10 stations de champ cultivé)

** Analyses édaphiques effectuées en mars 2000 sur un sous-échantillon du précédent de 21 stations (20 stations de steppe précédentes + 1 station de champ cultivé)

¹⁵ point de flétrissement $\psi = -16$ bars

¹⁶ saturation au champ $\psi = -0,5$ bars

Par ailleurs, les données qualitatives (Tableau 5.3.) concernent la composition floristique des stations, de laquelle sera déduite la diversité végétale (richesse spécifique, diversités alpha et bêta), les spectres biologiques, la présence des espèces clés de voûte :

AVE Données qualitatives	Octobre 1998	Avril 1999	Octobre 1999	Avril 2000	Nombre de sites de mesures	Méthode de mesure
Richesse spécifique						
- en espèces pérennes	X	X	X	X	36	Aire minimale
- en espèces annuelles	X	X	X	X	36	Aire minimale
Spectre biologique	X	X	X	X	36	Aire minimale
Diversité						
- alpha	X	X	X	X	36	ALPQ
- bêta	X	X	X	X	36	Aire minimale

Tableau 5.3. Variables qualitatives récoltées lors de quatre campagnes de terrain menées à Menzel Habib entre octobre 1998 et Avril 2000

A partir de ces données, divers traitements statistiques ont été effectués. Ils seront détaillés à l'exposé des résultats (**Troisième partie, Chapitres 6, 7, 8 et 9**).

5.4. Utilisation d'un Système d'Information Géographique en vue de l'étude diachronique des changements à long terme

Les données cartographiques de 1978 (Floret *et al.* 1978) sont nombreuses et variées (carte des systèmes écologiques, carte pédologique, carte d'utilisation des terres...). Nous avons souhaité valoriser cet acquis afin de traduire l'évolution des milieux au cours du temps et dans l'espace. C'est en effet une chance, malgré les problèmes que cela pose, de disposer sur toute la région de la répartition de nos écosystèmes de référence. Les cartes existantes ont donc fait l'objet d'une numérisation (étape menée par de nombreux intervenants à la mission IRD Tunis, dans le cadre des programmes DYPEN et CAMELEO). Elles ont ainsi permis d'alimenter un Système d'Information Géographique (logiciel *Arc View*), géré par V. Simonneaux, chercheur IRD, Tunis.

Les SIG résultent de la fusion de deux outils informatiques : une base de données et un système de cartographie assisté par ordinateur (Delcros 1993). La fonctionnalité principale d'un SIG est de permettre la représentation géographique de données brutes ou de données synthétiques résultant de traitements statistiques ou de croisements des données brutes, la base de données permet alors de gérer les informations géographiques. Les SIG permettent l'homogénéisation de données diverses relatives à

l'environnement, la réactualisation rapide des données ou l'obtention de données synthétiques (Giraud *et al.* 1983, Manière *et al.* 1984, Manière & Chamignon 1985, Manière 1987, Manière *et al.* 1989).

Suite aux conclusions de Jauffret (rapport CAMELEO 1999), l'actualisation de la typologie de Floret *et al.* (1978) a été entreprise de manière à rendre compte de la transformation du paysage végétal de la région et des changements de l'utilisation des terres. Les données récoltées ont été numérisées et intégrées dans le SIG cité précédemment. Hanafi (2000), sous notre direction, a donc exécuté une nouvelle cartographie de la région afin d'évaluer les changements écologiques survenus entre 1975 et l'actuel. L'organigramme suivant résume les étapes de son travail.

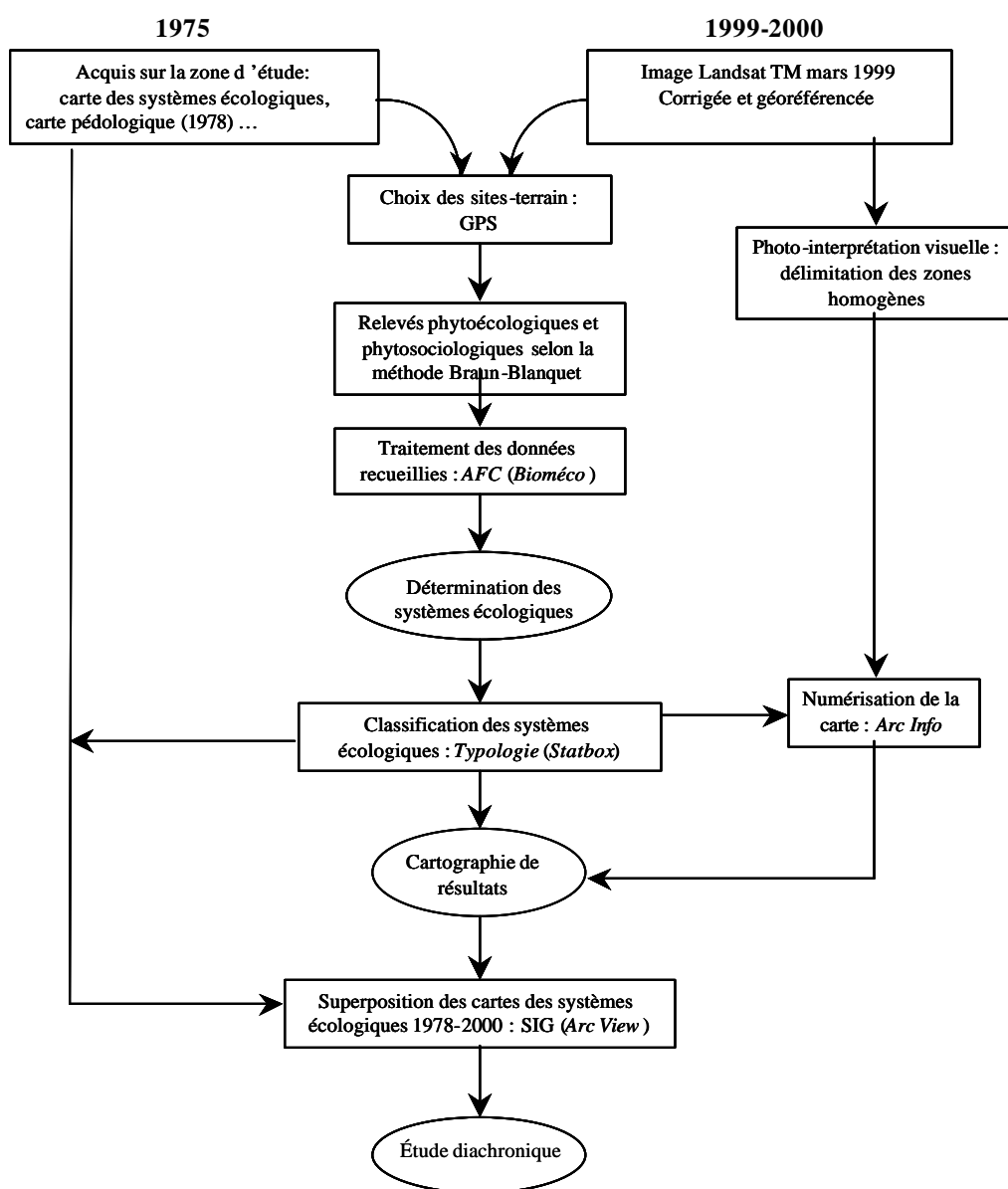


Figure 5.1. Organigramme des principales étapes de la cartographie des systèmes écologiques 2000 (adapté de Hanafi 2000)

La comparaison des différentes cartes obtenues a nécessité l'utilisation du logiciel *Arc View* afin de superposer les données spatialisées de 1978 avec celles de 1999 (Hanafi 2000). Plusieurs thèmes ont été étudiés par Hanafi permettant de comparer différentes cartes parmi lesquelles la carte des séquences de végétation, la carte des steppes et son corollaire la carte des cultures mais aussi la carte de la steppe à *Rhanterium suaveolens* et celle de son faciès de dégradation à *Astragalus armatus*. Le travail proposé ici vient compléter les premières conclusions de Hanafi (2000) que nous rappellerons au **Chapitre 10** de la **Quatrième partie** du présent travail. Nous nous sommes penchés sur l'étude diachronique de :

- l'évolution d'un petit lot d'AVE sur les 60 stations tests (40 steppes dont 6 mises en culture au début de notre étude + 20 champs cultivés),
- l'évolution des cartes des systèmes écologiques,
- l'évolution des Attributs Vitaux du Paysage.

Le détail de la méthode d'étude de ces trois aspects sera abordé aux **Chapitres 10, 11 et 12**.

5.5. Changements écologiques et télédétection

5.5.1. Matériel

Nous disposons d'un total de 11 images Landsat Thematic Mapper TM de 1986 à 1999. Pour l'ensemble des traitements, les images utilisées ont été géoréférencées et corrigées radiométriquement au moyen d'un modèle physique (ATPROM). Nous disposions au départ d'une série de 11 images Landsat TM acquises entre fin mars et début avril pour 9 d'entre elles, et fin juillet pour 2 d'entre elles. L'estimation des paramètres atmosphériques était basée sur l'identification d'un objet sombre dans la scène, ce qui a toujours été possible grâce à la présence de différentes étendues d'eau libre. Plus tard, nous avons acquis des extraits d'images TM sur notre zone d'intérêt (mini-scènes de 50*50 km) pour les mois de 07/99, 09/99, 12/99. Les pixels sombres identifiés précédemment étaient tous situés en dehors de notre zone d'intérêt, qui ne représente qu'une petite partie de la scène TM, et n'étaient donc pas visibles sur les extraits scènes acquis. Nous avons donc réalisé la correction en exploitant le jeu de 10 images déjà corrigées pour rechercher des objets invariants dans la zone d'intérêt, et en les utilisant pour réaliser les corrections.

Landsat et SPOT sont les satellites les plus couramment utilisés. Leurs capteurs ont en commun trois bandes permettant des mesures dans les domaines spectraux suivants :

- bande verte « Green ou G » (approx 0.5-0.6 microns): Landsat MSS4, Landsat TM2 et SPOT XS1,
- bande rouge « Red ou R » (approx 0.6-0.7 microns): Landsat MSS5, Landsat TM3 et SPOT XS2 ,

- bande proche infra-rouge «Near infra-red ou NIR » (approx 0.8-0.9 microns) : Landsat MSS7, Landsat TM4 et SPOT XS3.

La combinaison linéaire des mesures dans ces bandes permet d'obtenir différents indices (indice de brillance, indice de végétation et indice de couleur).

Par ailleurs, nous disposons de deux types de relevés écologiques :

- Les **Relevés écologiques détaillés** (« **Reco** »)

Ces relevés écologiques sont nommés Reco, 36 sites ont ainsi été examinés à 4 dates (automne 1998, printemps 1999, automne 1999, printemps 2000), soit 144 relevés détaillés. Le protocole des mesures écologiques a été détaillé précédemment au § 5.3. (méthode de mesure des ESE : l'analyse de point-quadrats). Les sites sur lesquels ces relevés (36 stations écologiques) ont été effectués, ont été choisies au départ sur une composition colorée SPOT dans des zones de l'image relativement homogènes sur le plan spectral. La tournée de terrain réalisée n'avait pas permis de vérifier correctement cette homogénéité, celle-ci étant difficile à évaluer ponctuellement à « hauteur d'homme ».

- Les **Relevés écologiques qualitatifs pour la cartographie** (« **Rcar** »)

Il s'agit de 301 relevés de terrain effectués par Hanafi (2000) pour la réalisation des cartes des séquences de végétation et des systèmes écologiques de la région de Menzel Habib (*cf.* **Chapitre 11**). Pour chacun de ces points, en plus d'un relevé des principales espèces présentes, une estimation visuelle approximative du recouvrement de végétation a été réalisée. Ces sites ont été localisés par GPS (erreur maximale : 100 m). Pour les mettre en correspondance avec les images satellitaires, des zones tampons de 100 m de rayon sont générées autour des points. Toute variable issue de l'image ou de son traitement peut ainsi être agrégée au niveau de ces zones tampons, et mise en correspondance avec les variables de terrain.

Enfin nous disposons de deux types d'informations radiométriques :

- Radiométrie extraite des images corrigées radiométriquement (= « **Rsat** », Radiométrie Satellite)

Les sites des Reco ont été localisés sur les images satellitaires au moyen d'un point GPS. A partir de ce point, un petit polygone équivalent à la zone de mesure a été tracé, d'une surface d'une quinzaine de pixels (plus d'un hectare). Cette zone a parfois été décalée légèrement par rapport au point, en se basant sur l'interprétation visuelle de l'image, afin de corriger l'incertitude inhérente au GPS (100 m à la date des mesures). La radiométrie pour chacune de ces zones a été calculée comme la signature moyenne des pixels la composant. Cette signature moyenne a été ensuite comparée à la réflectance mesurée sur le terrain ;

- Mesures spectrométriques de terrain (= « **Rter** », Radiométrie Terrain)

Justification

L'intérêt de réaliser des mesures spectrales sur le terrain est multiple. En réalisant la mesure exactement sur le lieu du relevé écologique, on obtient une bonne correspondance entre les deux types

de mesures. Dans la limite des contraintes météorologiques, les mesures effectuées peuvent également être parfaitement synchrones des relevés écologiques. Il est possible également de réaliser des mesures sur des ESE de faible étendue, alors que l'image ne donne en général que des moyennes sur la surface d'un pixel, c'est à dire des ES, et que ce dernier est rarement constitué d'un seul ESE. Cette possibilité nous permet d'appliquer les méthodes de déconvolution spectrale. Par ailleurs, les mesures spectrales de terrain possèdent une meilleure résolution spectrale, mais concernent par contre un domaine moins étendu (400-1050 nm). Cette résolution permet de simuler l'intérêt des capteurs hyper spectraux et notamment de tester de manière plus fine la technique de déconvolution spectrale. Enfin, lorsque de telles mesures spectrales sont réalisées à une date voisine de celle de l'acquisition de l'image, elles peuvent servir à réaliser la correction radiométrique de l'image.

Ce type de mesure possède également des inconvénients. Il est impossible de réaliser beaucoup de mesures au même moment, on est donc tributaire des variations d'éclairement au cours de la journée, et d'un jour à l'autre. Cependant le problème majeur posé par ces mesures spectrales réside dans la difficulté à les mettre en relation de manière fiable avec les pixels d'une image satellitale, pour plusieurs raisons. D'une part, la localisation de la mesure se fait au GPS, dont la précision est couramment limitée à 20 m. L'image elle même est positionnée grâce au GPS avec une précision d'environ 20 m. Ainsi, lorsqu'on utilise des données satellitales haute résolution comme c'est la cas ici (20 m pour SPOT, 30 m pour TM de Landsat), on ne peut pas associer de manière fiable un pixel à la mesure spectrale. Nous devons donc travailler dans des zones homogènes où l'on peut trouver des groupes de pixels identiques, dont la signature moyenne peut être mise en correspondance avec la mesure de terrain. Or les zones parfaitement homogènes sont rares. D'autre part, on rencontre aussi des problèmes d'équivalence spectrale, car les conditions d'éclairement ne sont pas strictement les mêmes dans les deux cas (point de vue, date et heure).

Protocole

Les mesures ont généralement été réalisées sur les sites des relevés écologiques (« Reco »). Les mesures ont été effectuées au moyen d'un spectromètre portable de marque ASD mesurant dans l'étendue 400-1050 nm. La date de ces mesures était séparée de la date de l'image d'une période allant de 2 à 30 jours selon les sites. Le décalage provient du fait que les mesures ont été réalisées sans que l'image soit programmée, c'est à dire sans connaissance de la date d'image qui serait disponible. D'autre part, les mesures nécessitent plusieurs jours pour être réalisées, compte tenu des impératifs logistiques et météorologiques, et peuvent s'étaler ainsi sur plusieurs semaines.

Les mesures sur le terrain ont été effectuées en intégrant la radiométrie le long d'un transect sur environ 100 mètres. Cette méthode est une alternative à celle, plus difficile à mettre en œuvre, consistant à élever le radiomètre pour étendre son champ d'intégration. Trois répétitions ont été réalisées puis moyennées. A partir de ces spectres détaillés, les signatures dans les bandes SPOT ont été calculées par convolution des spectres avec les courbes de réponse du satellite. Sur l'ensemble des 144 Reco effectués, seuls 50 possèdent la mesure Rter correspondante.

5.5.2. Méthodes d'exploitation des images satellitales pour obtenir des indicateurs écologiques

5.5.2.1 - Les classifications

Par rapport à la modélisation proposée dans la partie 1, nous faisons l'hypothèse que quelques combinaisons dominantes d'ESE peuvent être distinguées, c'est-à-dire qu'au niveau du pixel, un nombre relativement réduit d'ES types se différencient. En conséquence, on peut espérer observer sur l'image satellitale des groupes de signatures voisines qui correspondent à ces ES types. On pourra alors tenter d'identifier ces classes d'ES sur l'image par les méthodes de classification. Chaque pixel de l'image est ainsi supposé homogène, et est affecté à une seule classe. Il s'agit d'une interprétation qualitative de l'image satellitale. La classification peut être réalisée de deux manières différentes. Les méthodes dites «non supervisées» laissent un algorithme informatique proposer des regroupement des ES en classes, sur la base d'une optimisation de la discrimination spectrale. Les classes proposées sont alors examinées par l'utilisateur pour voir si elles ont une signification thématique non ambiguë, ce qui n'est pas toujours le cas, beaucoup de classes correspondant souvent à différentes classes d'un point de vue thématique. A l'opposé, les méthodes dites «supervisées» consistent à imposer une typologie des ES définie par l'utilisateur sur la base de considérations thématiques. Les caractéristiques spectrales de chacune de ces classes sont alors déterminées, soit à partir de mesures spectrales de terrain (type RT) soit par extraction de la radiométrie correspondante sur l'image (type RS). Tous les pixels de l'image sont alors associés à la classe à laquelle ils ressemblent le plus radiométriquement. Cette ressemblance est calculée selon un critère de similarité propre au classifieur (distance euclidienne, métrique L1, probabilité d'appartenance, etc.).

5.5.2.2 - Reconnaissance et quantification d'objets élémentaires (ESE) : une nouvelle méthode, « la déconvolution spectrale »

Il peut arriver que le contenu d'un pixel ne soit pas réductible à un nombre limité d'ES types. Au contraire, il existe une grande variété de combinaisons d'ESE, si bien qu'il est impossible de mettre en évidence des catégories distinctes. Les méthodes de classification ne parviennent pas à fournir une bonne image du terrain, qui se présente plus comme un continuum que comme une juxtaposition de plages homogènes.

Par contre, il peut arriver que les ESE qui composent l'occupation des terres soient en nombre relativement limité. C'est la cas dans les zones arides que nous étudions. Dans ces conditions, et en disposant d'une information spectrale suffisamment riche, il est possible d'utiliser la technique de déconvolution spectrale pour quantifier l'abondance de chacun de ces ESE dans l'ES résultant (c'est-à-dire dans chaque pixel). Une récente étude rappelle les principes généraux de cette méthode (Zine 2000).

Cette technique part du principe que la signature d'un ES est la combinaison linéaire des signatures des ESE qui le constituent, pondérée par leurs abondances respectives. Les ESE identifiés en nombre limité sont considérés comme des « éléments purs » ou « *End Members* » en anglais (EM). Pour chaque pixel, si on connaît suffisamment de bandes spectrales, on peut alors retrouver les taux de présence des différentes composantes homogènes en résolvant un système d'équations linéaires. Ces taux peuvent ensuite être reliés à des indicateurs de dégradation des sols préalablement déterminés sur le terrain (Escadafal 1994, Lacaze *et al.* 1996, Bonn 1998).

La différence entre déconvolution et classification réside uniquement dans l'échelle d'observation du milieu par rapport à la taille du pixel. En effet, en utilisant une image satellitale ayant une meilleure résolution, le pixel pourrait être considéré homogène et on identifierait directement les ESE par classification ordinaire.

5.5.2.3 - Les indicateurs basés sur les valeurs radiométriques

L'hypothèse classique faite ici, est que certaines variables écologiques (ex : le recouvrement total de la végétation RTV) peuvent être estimées grâce à la corrélation qu'elles montrent avec les signatures spectrales. Il faut donc chercher les bandes ou combinaisons de bandes spectrales qui sont le mieux corrélées avec chaque variable.

Que l'on se situe dans l'un ou l'autre des deux cas précédents, il est possible de ne s'intéresser ni au ES ni aux ESE mais à une caractéristique quantitative globale de l'occupation des terres possédant une signification thématique. Une des plus utilisée est le taux de recouvrement de la végétation, mais on peut citer aussi le LAI (indice de surface foliaire). Pour des sols nus, les variables potentielles existent également mais sont souvent plus difficiles à dériver de l'information satellitale (% de matière organique, couleur du sol, etc.), car elles sont moins bien corrélées au signal radiométrique de surface. Ces caractéristiques quantitatives peuvent être estimées par des indices, combinaisons des canaux satellitaires.

L'indice le plus connu est le NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index*, Rouse *et al.* 1973 : $NDVI = (NIR-R)/(NIR+R)$ avec NIR = rayonnement Infra-rouge et R = rayonnement rouge) qui est en général assez bien corrélé au taux de recouvrement de la végétation. Il est cependant insuffisant pour permettre la détection des différents niveaux de dégradation de la végétation, comme l'a expérimenté Kennedy (1989) avec des données NOAA-AVHRR sur la Tunisie. Certaines variables quantitatives, comme le taux de recouvrement de la végétation, peuvent donc être estimées à la fois par déconvolution et à partir d'indices.

Plusieurs indices de brillance (*Brightness Index* BI) peuvent aussi être trouvés dans la littérature, mais le plus utilisé est le suivant : $BI = \sqrt{G2 + R2 + NIR2}$ (Pouget *et al.* 1990). Selon le

postulat de base, la brillance augmente lorsque le couvert végétal diminue. Mais ce postulat est par trop simplificateur car la brillance varie fortement suivant le type de sol et peut, pour un même couvert végétal, diminuer d'un sol non dégradé à un sol dégradé. Elle est en outre très sensible à l'effet des ombres et des angles.

Enfin, les indices de couleurs ont été récemment développés et en particulier l'indice de rougeur (*Redness Index*) de Escadafal & Huete (1991) qui s'exprime comme suit : $RI = (R-G)/(R+G)$ avec R = rayonnement rouge et G = rayonnement vert (G : Green). Cet indice a été appliqué avec succès dans la discrimination de la surface des sols en zones arides (Escadafal & Pouget 1989). Cependant bien qu'il exprime clairement le niveau de dégradation des sols, il est indépendant du type de végétation et de son abondance. Il ne permet donc pas à l'écologue d'acquérir une information sur la qualité et la quantité des ressources végétales.

Afin de proposer ces indices, il est classique de partir d'hypothèses physiques simples. On trouve ainsi les indices classiques de la littérature, comme le NDVI, basé sur le pic observé dans l'infrarouge pour les couverts végétaux. L'indice de brillance représente globalement l'énergie renvoyée par l'objet et est souvent lié à ses caractéristiques thématiques : une steppe qui s'éclaircie devient plus « brillante », un sol qui perd sa matière organique devient souvent plus clair, donc plus « brillant », etc. Ces indices ont l'avantage d'avoir une signification physique qui aide à leur interprétation thématique. Au contraire il est possible de déterminer statistiquement des indices sur la seule base de la qualité d'une relation obtenue avec une variable thématique, par exemple par régression linéaire à partir d'un jeu d'observations « terrain ». Ces indices montrent en général de bonnes corrélations apparentes avec la variable thématique recherchée, mais sont moins robustes. On peut les qualifier « d'opportunistes », dans la mesure où ils s'adaptent au mieux aux données ayant servi à les mettre au point sur une base statistique, mais perdent souvent en robustesse dès qu'on les applique à des données nouvelles.

Finalement, le NDVI a été retenu par l'équipe du projet CAMELEO (et plus particulièrement F. Tabarant CESBIO, Toulouse) afin de détecter les changements survenus entre 1986 et 1999 dans la région de Menzel Habib. Les données terrain ont servi à caler la relation entre indices calculés et RTV. Nous ferons référence à ces travaux dans le **Chapitre 14**.

5.5.2.4. Un indicateur « image » emprunté à l'écologie du paysage : un indice d'hétérogénéité spatiale

L'objectif n'est plus de décrire chaque pixel, mais de caractériser globalement des ensembles de pixels connexes en fonction de leur organisation spatiale particulière. Cette analyse se base, bien entendu, sur des caractéristiques propres à chaque pixel, soit sa classe, soit une valeur radiométrique (ex : canal brut ou indice), soit une variable thématique dérivée (ex : taux de recouvrement de la végétation). Ainsi, à partir d'une image classée, on peut calculer le nombre de classes présentes autour de chaque pixel. Les matrices de co-occurrence sont applicables également dans ce cas, elles utilisent comme base l'inventaire de tous les contacts entre classes existants dans un périmètre donné. S'agissant d'une image quantitative, qu'il s'agisse d'un indice radiométrique ou d'une variable thématique comme le taux de recouvrement de la végétation, on pourra calculer la variance dans un voisinage donné autour du pixel. C'est ce type de méthode qui a été utilisé dans notre travail à partir des indices de brillance.

Comme exemple d'application de ces principes d'analyse spatialisée, l'étude de Bassisty (1998) portant sur l'évolution temporelle et spatiale des ressources naturelles renouvelables en zone steppique aride (sud algérois) a ouvert la voie à une nouvelle piste de recherche. L'auteur proposa d'utiliser un indice d'hétérogénéité spatiale, « indicateur image » dérivé de « l'indice de diversité de Shannon-Weaver », comme indicateur de dégradation. Les premiers résultats ont montré que :

- le réseau routier et le réseau hydrographique créent – étant donné leur forme – l'hétérogénéité spatiale la plus forte,
- si l'hétérogénéité est bien synonyme de dégradation, une faible hétérogénéité (homogénéité) rend compte de la présence de zones à la fois peu dégradées et extrêmement dégradées (zones désertifiées).

Idéalement et suivant le schéma conceptuel de l'auteur (**Figure 5.2.**), lorsque l'on a à faire à des zones dont le couvert végétal est égal à 100 % (une forêt dense par exemple), le satellite n'observera qu'un seul type d'état de surface du sol et la diversité sera nulle ($H = 0$). Au contraire, lorsque la dégradation augmente, l'hétérogénéité spatiale des états de surface (mosaïque entre différents états de surface sol - végétation) augmente à son tour créant ainsi une forte diversité dans le paysage (H est proche de H maximum). Enfin, lorsque la dégradation est très intense, elle peut aboutir à une homogénéisation totale de l'ensemble des surfaces (par exemple lorsque le substrat est totalement mis à nu et que la végétation a disparu en totalité). L'imagerie spatiale ne permet pas de discriminer les variations phyto-écologiques c'est-à-dire d'identifier les espèces formant cette

mosaïque de tache. C'est plutôt le complexe « état de surface du sol s.s. - végétation » qui est perceptible (Bassisty 1998).

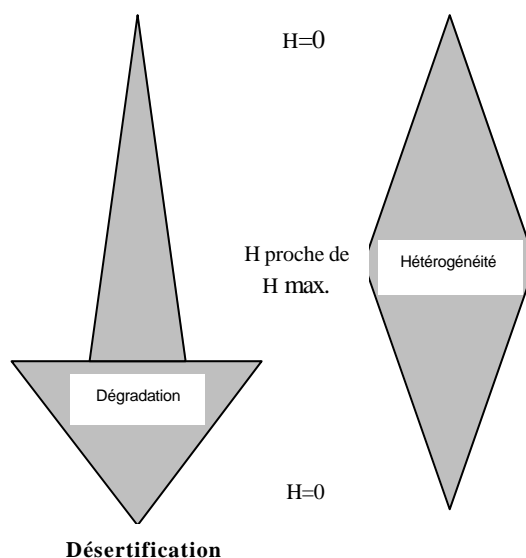


Figure 5.2. Dégradation et hétérogénéité spatiale (Bassisty 1998)

Fort de cette expérience, il nous a semblé intéressant de poursuivre les investigations dans notre zone d'étude, qui est de surcroît semblable à celle de Bassisty. A l'échelle du paysage, les images satellites nous permettent l'observation d'une mosaïque de taches, entre les zones de steppes et les zones de culture, qui structure la région de Menzel Habib. A travers l'analyse de l'hétérogénéité spatiale créée par la mosaïque des états de surface élémentaires (sol + végétation), il est possible d'obtenir des indications supplémentaires sur le degré de perturbation du milieu. Sa fragmentation, en particulier, nous permet d'établir un diagnostic concernant la dynamique du paysage. En effet, la fragmentation des systèmes écologiques peut entraîner à terme la perte de semenciers et l'installation des espèces après perturbation devenant d'autant plus difficile que les échanges sont interrompus.

La réduction et la fragmentation croissantes des habitats naturels sont l'une des causes majeures de l'érosion des diversités biologiques. La fragmentation des habitats a des conséquences sur les diversités locales et régionales, sur la structure des peuplements, et sur les traits d'histoire de vie des populations. De nombreuses études (oiseaux migrateurs, oiseaux forestiers, habitats forestiers en Amazonie) confirment cette assertion (Blondel 1995).

Dans notre cas d'étude, nous faisons l'hypothèse que :

L'hétérogénéité spatiale augmente avec la dégradation jusqu'à un maximum au delà duquel on assiste à une homogénéisation des paysages

Dans notre travail, pour satisfaire les besoins du calcul d'un indice d'hétérogénéité et de son évolution temporelle et spatiale, les sept images de printemps ont été retenues de manière à éviter les contrastes climatiques et permettre ainsi la comparaison de l'indice d'hétérogénéité à différentes dates, supposées semblables. Le détail des calculs successifs permettant l'obtention de cartes d'hétérogénéité sera précisé dans la cinquième partie, **Chapitre 13**.

En conclusion, quelle que soit la méthode envisagée pour interpréter une image satellitale, la démarche générale consiste à valider la justesse de la relation proposée entre radiométrie et information thématique à partir d'observations collectées sur le terrain. Une fois cette phase de validation réalisée, on peut appliquer le traitement à l'ensemble de l'image satellitale. Nous avons donc dans un premier temps réalisé une analyse conjointe des données écologiques et des données radiométriques.

Nous venons de détailler l'ensemble des mesures effectuées *in situ* permettant de caractériser les milieux. Une approche double combinant mesures écologiques et mesures spectrométriques nous permettra d'établir une dialectique terrain-imagerie satellitale. Les résultats de notre étude à différentes échelles d'observation sont donnés dans les troisième, quatrième et cinquième parties.

TROISIEME PARTIE :

**Structure et fonctionnement des
systèmes écologiques dans la région de Menzel Habib :
indicateurs d'état à l'échelle de la station**

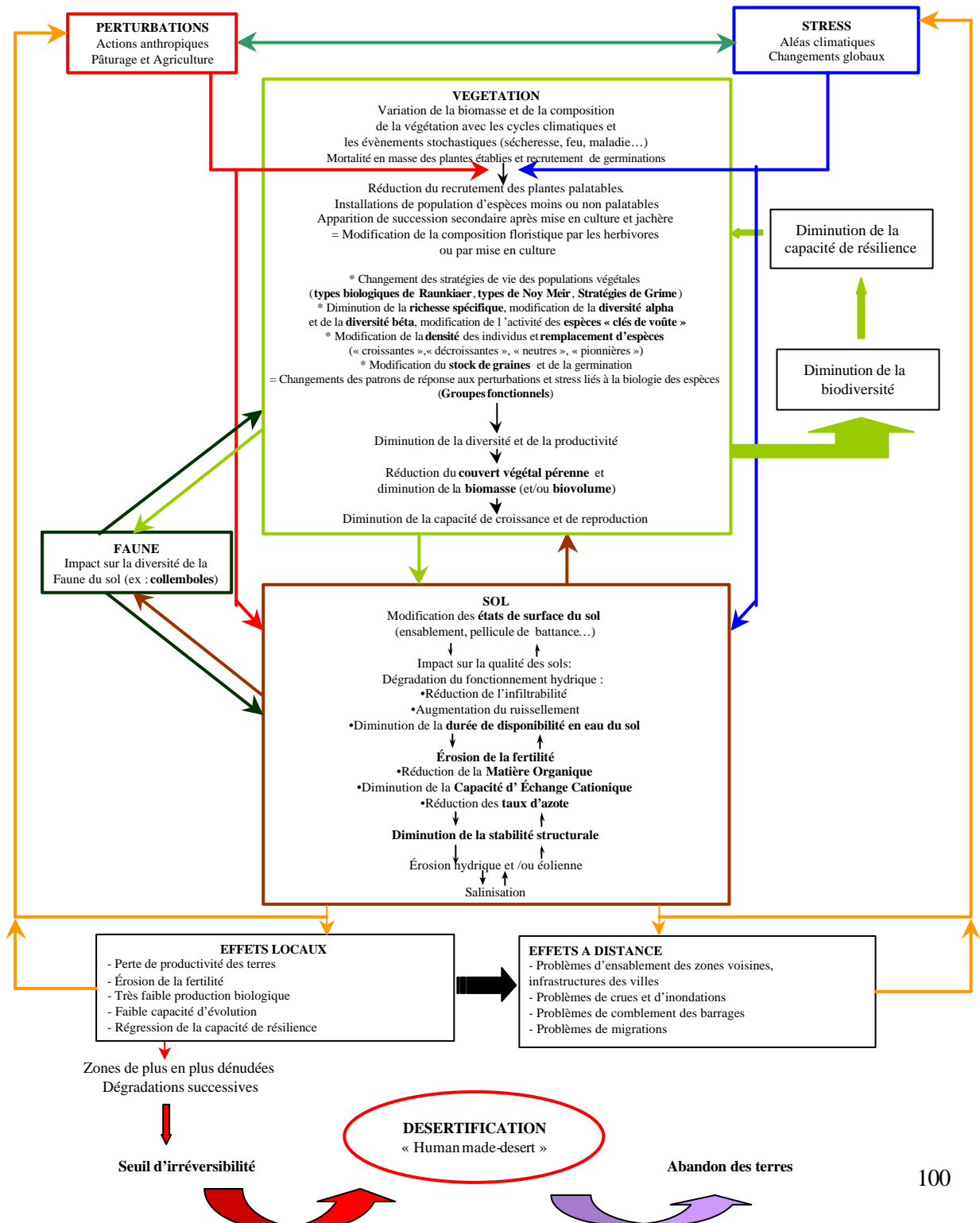
Préambule

La description du développement des écosystèmes est basée sur l'analyse des données décrivant les changements biotiques et abiotiques qui se produisent sur de longues périodes. L'étude de différents stades de la succession végétale autorise alors la description de l'évolution de ces changements le long de gradients dynamiques. Nous pouvons ainsi interpréter ces évolutions suivant deux voies : l'évolution progressive ou évolution par régénération (Floret *et al.* 1981) qui s'observe dès lors que la perturbation cesse ou l'évolution régressive qui se manifeste lorsque la dégradation de la productivité des systèmes écologiques augmente. Afin de décrire les changements qui interviennent dans la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques lors des phénomènes dynamiques de succession, Odum (1969) proposait de recourir à 24 attributs de l'écosystème, groupés en six grandes catégories (bilan énergétique de la communauté, structure de la communauté, histoire de vie, cycle des nutriments, pression de sélection et homéostasie). Pour Noble & Slayter (1980), les attributs vitaux sont « *those attributes of a species which are vital to its role in a vegetation replacement sequence* ». Ces attributs concernent en particulier (1) le processus d'arrivée ou de persistance des espèces en un site donné durant et après perturbation, (2) la capacité à s'établir et à croître jusqu'à maturité dans une communauté développée, (3) le temps mis par les espèces à atteindre leur durée de vie maximale dans la succession (*critical life stages*). Ce concept a été repris et en grande partie modifié par Aronson *et al.* (1993a) en définissant les attributs vitaux de l'écosystème comme « *those characteristics or attributes that are correlated with and can serve as indicators of ecosystems structure and function* ». Ces attributs doivent permettre de décrire et prédire l'évolution des trajectoires des systèmes écologiques et de fournir des indicateurs d'état de ceux-ci, que leur évolution soit progressive (travaux de restauration et de réhabilitation...) ou régressive.

L'objet des **chapitres 6, 7, 8 et 9** est de tester la pertinence et la fiabilité des attributs vitaux de la structure et du fonctionnement dans la description des phénomènes de dégradation (évolution régressive) des systèmes écologiques (liste des attributs étudiés *cf.* § 3.1.3.). Les **chapitres 6 et 7** ont porté sur l'analyse des attributs vitaux décrivant respectivement la structure et le fonctionnement des systèmes écologiques. Les seuils de dégradation et / ou d'irréversibilité sont recherchés ou au moins discutés. Le **chapitre 8**, en particulier, nous permet de faire la synthèse des résultats et d'identifier quels indicateurs sont réellement pertinents et quelle est leur importance hiérarchique (ordination des indicateurs) dans chaque séquence de végétation étudiée. Enfin, au **chapitre 9**, les adaptations des espèces et leur fonctionnement au sein des systèmes écologiques sont appréhendés, en particulier au travers de l'étude des stratégies adaptatives de Grime et des types fonctionnels. Cette dernière

approche vient compléter l'analyse des paramètres les plus pertinents de notre diagnostic pour évaluer les processus de dégradation.

Les relations sol – végétation en situation de dynamique et en condition de stress et de perturbations sont très complexes en zone aride et le schéma présenté ci-dessous tente de mettre en évidence les liens complexes entre les deux compartiments écologiques que nous avons déjà évoqués (§ 1.3.5., Figure 1.2.). Les attributs vitaux de l'écosystème étudiés figurent en gras sur le schéma suivant :



Chapitre 6 : Structure des systèmes écologiques en zone aride tunisienne

La meilleure façon d'identifier une biocénose est évidemment d'énumérer la liste des espèces qui le constituent. Cependant, si les peuplements ont une signification écologique générale, il doit être possible d'en dégager des lois d'organisation et de fonctionnement, au-delà de la spécificité de leur composition taxonomique (Barbault 1995). En s'appuyant sur certaines caractéristiques communes à l'ensemble des phytocénoses, nous tenterons d'appréhender la structure et le fonctionnement de ceux-ci en condition de stress (climatique et édaphique) et de perturbations (surpâturage, mise en culture, cueillette) et de discuter leurs caractéristiques en terme d'indicateurs de dégradation.

6.1. Structuration des phytocénoses steppiques de la zone d'étude

La compréhension, en zone aride tunisienne, de la structuration des phytocénoses et de leur dynamique au cours du temps doit permettre l'identification d'indicateurs de désertification. Précédant l'étude détaillée des attributs vitaux de l'écosystème, une première typologie des formations végétales en présence et de leurs caractéristiques écologiques a été dressée (*cf.* **Annexe 7**).

Matériel et méthodes

Les trente six placettes caractérisant les zones de parcours et représentatives des principaux systèmes écologiques¹⁷ au sens de Floret *et al.* (1978) ont fait l'objet d'une analyse linéaire selon la méthode des points quadrats (*cf.* **Chapitre 5, § 5.3.**) à l'automne 1998 et au printemps 1999. Cette méthode nous a permis de quantifier les divers éléments qui caractérisent les états de surface du sol et la végétation. Aux espèces inventoriées au niveau des différentes lignes, il faut ajouter la liste des espèces présentes sur l'extension afin d'obtenir la liste floristique exhaustive de la station (**Annexe 6**). Les 5 surfaces d'extension (*cf.* **Chapitre 5, § 5.3.**), mises en place par station, correspondent à des aires minimales de 32 m² (Floret *et al.* 1978). Si l'on considère l'ensemble des relevés, le total de taxons inventoriés au cours de l'année 1998-1999 s'élève à 124 espèces. Au cours de la première année de mesure, certaines de nos hypothèses ont été mises à jour grâce à un premier traitement statistique : l'Analyse Factorielle des Correspondances.

¹⁷ Systèmes écologiques : ils tiennent compte à la fois du climat, du sol, de la végétation et de l'utilisation du sol.

Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) mise au point par Benzecri (1964) et Cordier (1965), s'applique aux données qualitatives et est largement utilisée dans tous les compartiments de l'écologie (Bonin & Tatoni 1990). En particulier, de très nombreux auteurs l'ont employée en phytoécologie, où son intérêt n'est plus à démontrer (Bonin 1978, Bonin & Roux 1978, Vidal 1982, Vezza 1990, Tatoni 1992, Médail 1996, Hanafi 2000). Sans entrer dans le détail de cette méthode d'analyse multivariée, nous rappellerons simplement qu'elle a pour objet la recherche des affinités pouvant exister, dans le cas présent au sein d'un ensemble de relevés à travers leurs cortèges floristiques (Hébrard & Loisel 1991). L'étude de la projection des relevés et des taxons sur les axes factoriels permettra de déterminer le gradient écologique sous-tendant chacun des axes.

Au regard des données brutes (listes floristiques), il importe de constater que certains taxons ne sont présents qu'une seule fois dans l'ensemble des relevés. Ceci impose d'exclure les espèces lors des traitements statistiques afin d'établir la signification écologique des axes. L'analyse statistique multivariée a porté sur les 36 relevés phytoécologiques en colonnes et réunissant finalement 98 espèces végétales en lignes. Cette analyse a été réalisée à l'aide du logiciel Bioméco (CEFE-CNRS 1993). L'utilisation du logiciel nécessite le codage des espèces et des relevés, facilitant ainsi la lecture des différents plans factoriels. Les taxons ont été codés avec quatre lettres : les deux premières lettres du nom de genre suivies des deux premières lettres du nom d'espèce. Par exemple, *Rhanterium suaveolens* sera codée Rhsu.

Résultats

A la vue des valeurs propres et des pourcentages d'inertie, seuls les 3 premiers axes, cumulant 29.43 % de l'inertie, ont fait l'objet d'une interprétation :

Axes	1	2	3	4	5
Valeurs propres	0.197	0.115	0.096	0.084	0.080
% d'inertie	14.25	8.28	6.90	6.09	5.75

Interprétation de l'axe 1 :

Le côté négatif de l'axe 1 est marqué par la présence, non négligeable, de taxons gypsophiles, indicateurs des croûtes et des encroûtements calcaro-gypseux, surmontés par endroits par un voile sablo-limoneux, peu épais, plus ou moins battant. On peut noter à titre d'exemple *Zygophyllum album*, *Atractylis serratuloides*, *Lygeum spartum*, *Gymnocarpos decander*... A contrario, le côté positif est caractérisé par des espèces marquant physionomiquement les steppes sableuses, en particulier la steppe à *Rhanterium suaveolens*, accompagnées d'un contingent d'espèces psammophiles (*Paronychia arabica*, *Ifloga spicata*, *Carduus getulus*, *Daucus syrticus*...).

Sur le premier axe factoriel, les espèces à forte contribution (CTR) s'opposent de la manière suivante :

Côté négatif de l'axe 1 Espèce (CTR)	Côté positif de l'axe 1 Espèce (CTR)
<i>Zygophyllum album</i> (94) <i>Trigonella stellata</i> (64) <i>Asteriscus pygmaeus</i> (62) <i>Reaumuria vermiculata</i> (44) <i>Maresia nana</i> (44) <i>Haloxyylon schmittianum</i> (43) <i>Helianthemum</i> sp. (31) <i>Koeleria pubescens</i> (26) <i>Euphorbia terracina</i> (25) <i>Gymnocarpos decander</i> (21) <i>Stipa capensis</i> (18) <i>Lygeum spartum</i> (14) <i>Koelpinia linearis</i> (14) <i>Herniaria fontanesii</i> (13) <i>Atractylis serratuloides</i> (12)	<i>Paronychia arabica</i> (20) <i>Ifloga spicata</i> (17) <i>Carduus getulus</i> (16) <i>Daucus syrticus</i> (14) <i>Rhanterium suaveolens</i> (13) <i>Hedysarum spinosissimum</i> (13) <i>Launaea glomerata</i> (12) <i>Brassica tournefortii</i> (11)

Les relevés marquant le pôle négatif de l'axe ont essentiellement trait aux stations AZ, situées sur les glacis d'érosion à croûtes et encroûtement gypseux. A l'opposé, les relevés du pôle positif se réfèrent à des milieux de plaine à accumulation sableuse en nappe (RK) ou de relief dunaire plus ou moins fixés (AR). Entre les deux extrêmes, se rencontrent les relevés où la pellicule de battance est plus ou moins importante.

L'axe 1 sous tend vraisemblablement un gradient de texture du sol lié à la topographie, opposant les sols à encroûtement gypseux, plus ou moins important, des glacis aux sols sableux de la plaine de Menzel Habib. Les sols à horizon sablo-limoneux battants se rencontrent dans les deux situations mais les proportions de pellicule de battance sont variables.

Interprétation de l'axe 2 :

L'axe 2, quant à lui, oppose les espèces suivantes :

Côté négatif de l'axe 2 Espèce (CTR)	Côté positif de l'axe 2 Espèce (CTR)
<i>Asphodelus refractus</i> (52)	<i>Thymelaea hirsuta</i> (47)
<i>Bassia muricata</i> (41)	<i>Echiochilon fruticosum</i> (39)
<i>Chrysanthemum coronarium</i> (30)	<i>Stipagrostis plumosa</i> (37)
<i>Stipagrostis pungens</i> (27)	<i>Deverra denudata</i> (31)
<i>Astragalus hauarensis</i> (24)	<i>Lolium temulentum</i> (25)
	<i>Lobularia libyca</i> (24)

Sur l'axe 2, les deux contingents d'espèces à forte contribution opposent nettement les espèces psammophiles du côté négatif (*Stipagrostis pungens*, *Bassia muricata*, *Chrysanthemum coronarium*...) aux espèces colonisant les substrats sablo-limoneux voire limoneux du côté positif. En particulier, *Thymelaea hirsuta* se rencontre dans la zone Nord-Est de Menzel Habib, où les peuplements se développent sur des sols dont les pourcentages de pellicule de battance sont très élevés (entre 59,5% et 76,85% dans les stations étudiées). *Deverra denudata*, quant à lui, se rencontre généralement sur des sols limoneux battants et marque les stades post-cultureux d'abandon (friche post-culturelle ou jachère).

L'axe 2 met donc en évidence un autre gradient édaphique lié à l'usage du sol. Les zones surpâturées et anciennement mises en culture présentent les plus forts taux de pellicule de battance. Les actions humaines agropastorales favorisent donc la disparition du voile éolien au profit de la formation de pellicule de battance, au niveau des horizons sablo-limoneux.

L'interprétation de la signification des axes 1 et 2 permet de mettre en lumière trois pôles édaphiques témoins de la répartition des végétaux dans l'espace en fonction de leurs exigences édaphiques (sols à encroûtement gypseux, sols sableux et sols limoneux plus ou moins battants). Cette répartition est essentiellement liée à l'utilisation des ressources naturelles (sol et végétation). Ceci n'est pas sans rappeler les études menées sur la dynamique des systèmes écologiques et en particulier sur la dégradation et la régénération des sols et de la végétation (Floret & Pontanier 1982).

Interprétation de l'axe 3 :

Le troisième axe de l'analyse permet de distinguer deux lots d'espèces :

Côté négatif de l'axe 3 Espèce (CTR)	Côté positif de l'axe 3 Espèce (CTR)
<i>Haplophyllum tuberculatum</i> (90) <i>Seriphidium herba alba</i> (68) <i>Artemisia campestris</i> (46) <i>Erodium glaucophyllum</i> (36) <i>Salvia aegyptiaca</i> (34) <i>Moricandia arvensis</i> (25)	<i>Linaria laxiflora</i> (36) <i>Koelpinia linearis</i> (34) <i>Stipagrostis ciliata</i> (32) <i>Salsola vermiculata</i> (20)

D'après les exigences écologiques des deux lots d'espèces, nous pouvons conclure que le côté négatif de l'axe 3 est caractérisé par des espèces post-culturelles en particulier par :

- *Artemisia campestris*, élément majeur des friches post-culturelles,
- *Seriphidium herba-alba* remplacée par l'armoise champêtre après mise en culture,
- *Erodium glaucophyllum* qui se développe sur les sols battants (résultats de mises en culture répétées)...

Au contraire, les espèces bien appréciées par le bétail (*Koelpinia linearis*, *Linaria laxiflora* et *Salsola vermiculata*) se localisent du côté positif de l'axe 3. Cet axe permet donc de confronter les principales zones de parcours de la plaine sableuse (points-relevés RK, HK, AR) mais aussi de glacis (points-relevés AZ) aux zones du plateau d'Hamilet El Babouch, friches post-culturelles (points-relevés AA).

Les axes 1/3 donnent une image de la répartition des systèmes écologiques en fonction de la nature texturale du substrat et des activités anthropiques d'utilisation du sol : le pâturage et l'agriculture. Certains relevés (AA50, AZ4, AZ142, AZ19, HK51, RK29...), effectués en zone steppique sur glacis à encroûtement gypseux ou dans la plaine sableuse donc sur des parcours, se localisent du côté négatif de l'axe 3. Ceci peut s'expliquer par la présence d'espèces post-culturelles en particulier d'*Artemisia campestris* qui témoigne d'une ancienne mise en culture de ces steppes. Les activités agropastorales se succèdent donc dans le temps et dans l'espace. La mise en culture systématique dans certaines zones, qualifiées de « zones agricoles » peut aussi être pratiquée au dépend du domaine steppique, réduisant ainsi les parcours pendant certaines périodes. Cette agriculture épisodique sera ensuite abandonnée.

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) du moment d'ordre deux a permis de compléter notre analyse en discriminant trois grands ensembles :

- Ensemble A: il est caractérisé par *Zygophyllum album* et *Atractylis serratuloides*. On peut y distinguer deux sous-ensembles : un premier ensemble caractéristique du faciès à *Helianthemum kahiricum* et *Haloxylon schmittianum* et un deuxième ensemble représentant un faciès à *Stipa capensis*, *Reaumuria vermiculata* et *Trigonella stellata*.
- Ensemble B: il regroupe l'intégralité des steppes sur sols sableux. De fait, il oppose la steppe à *Rhanterium suaveolens* et ses deux faciès (faciès à *Astragalus armatus* et *Thymelaea hirsuta* et faciès à *Astragalus armatus* et *Stipa lagascae*) à la steppe à *Stipagrostis pungens*. Notons que les formations dominées par *Astragalus armatus*, espèce peu appréciée et favorisée par le surpâturage, peuvent être considérées à la fois comme étant un stade très avancé de la dégradation et en même temps comme un stade pionnier.
- Ensemble C : les espèces qui le caractérisent sont *Artemisia campestris*, *Haplophyllum tuberculatum*, et *Diplotaxis harra*.

Afin d'alléger l'exposé, nous ne présenterons ici que la projection des points-relevés sur les axes factoriels. Les taxons principaux caractérisant les différents ensembles et sous-ensembles ont été reportés sur les **Figures 6.1.** et **6.2.**

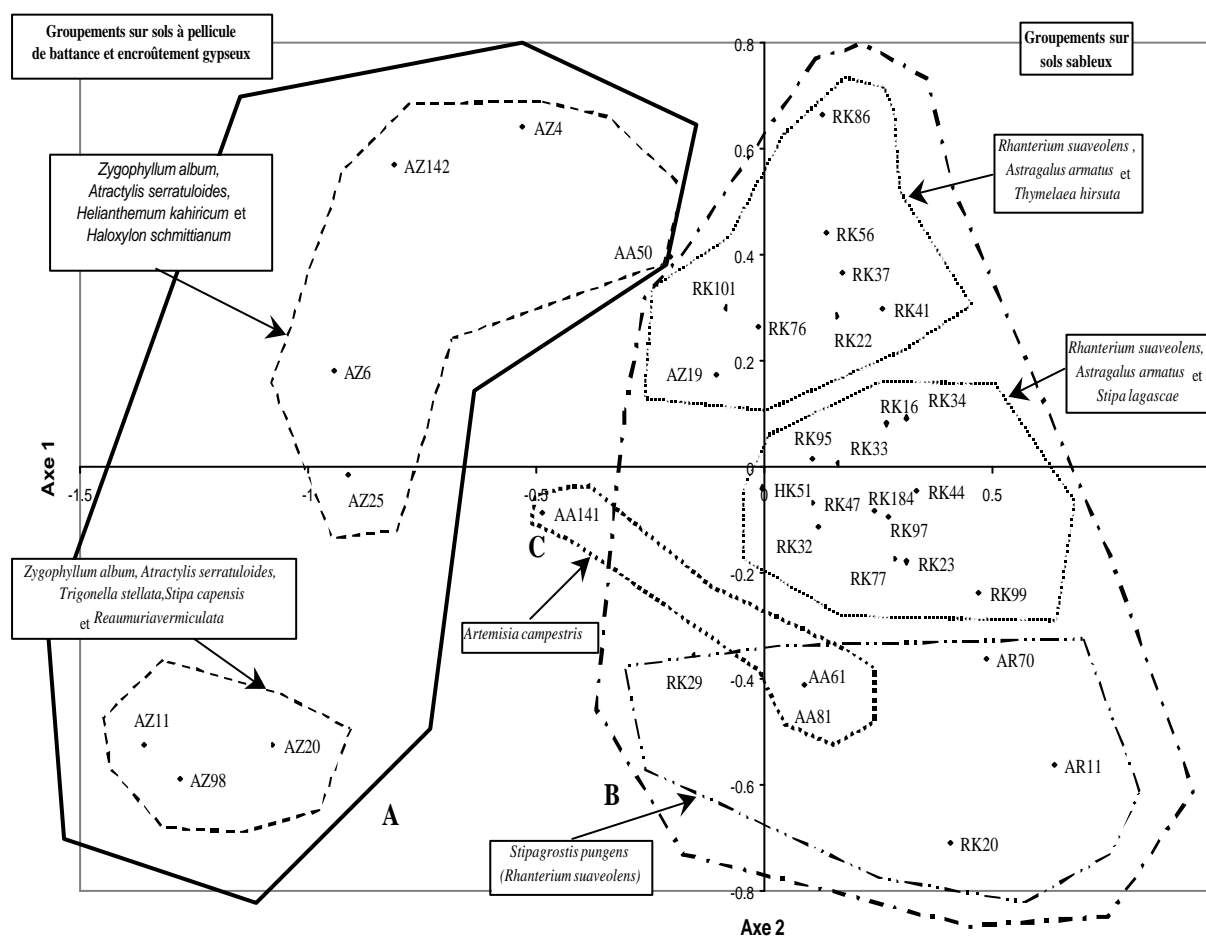


Figure 6.1. Projections des relevés dans le plan factoriel (1/2) de l'AFC portant sur la composition floristique

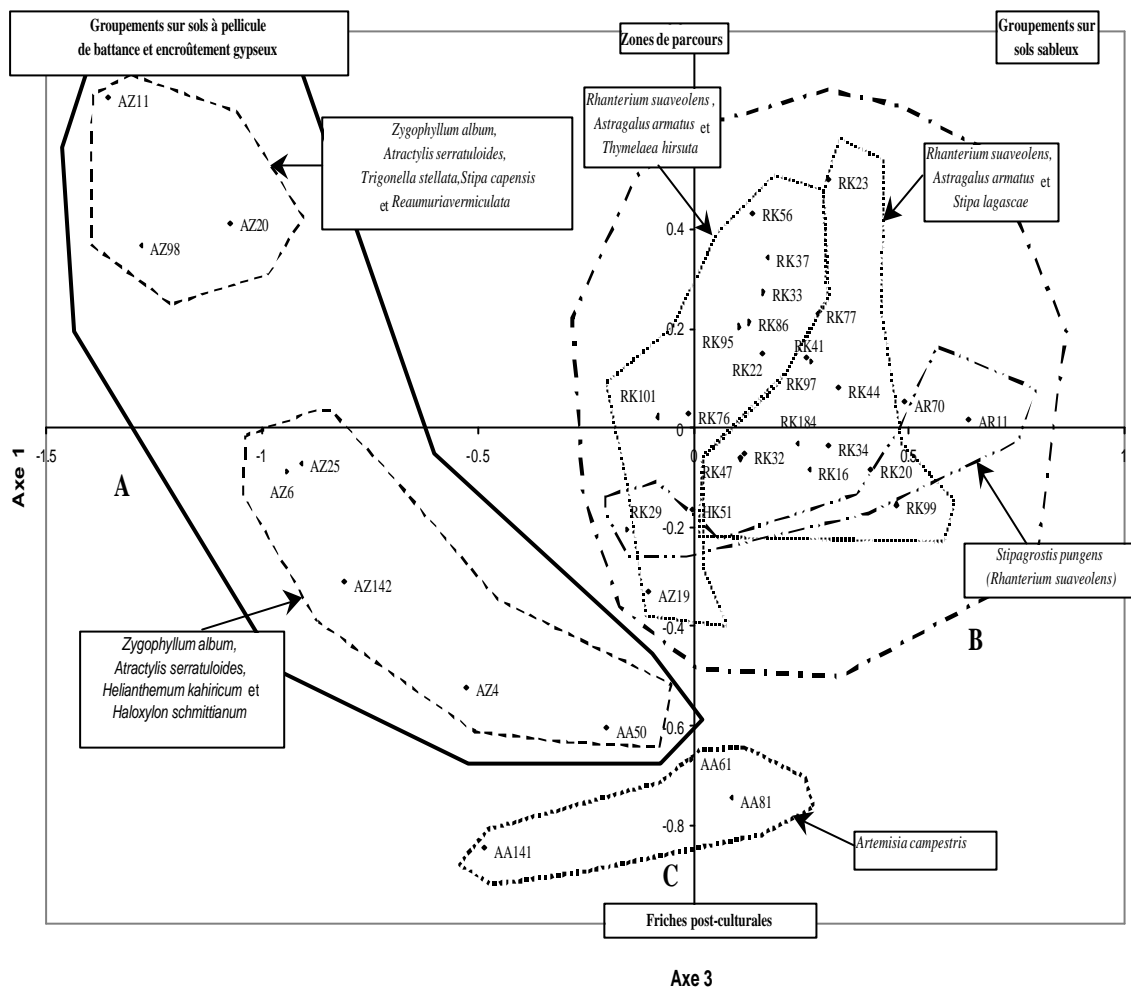


Figure 6.2. Projections des relevés dans le plan factoriel (1/3) de l'AFC portant sur la composition floristique.

En se référant à la typologie existante (Floret *et al.* 1978), nous observons un changement de la composition floristique. Quelques espèces régressent ou disparaissent au profit de certaines qui deviennent physionomiquement dominantes. Ainsi, la steppe à *Zygophyllum album* et *Anarrhinum brevifolium* (AZ) laisse place à une steppe à *Zygophyllum album* et *Atractylis serratuloides*, notons qu'*Anarrhinum brevifolium* est quasi-absent de nos relevés. De même, la steppe à *Seriphidium herba-alba* (AA) a été remplacée par la steppe à *Artemisia campestris* (stade pionnier post-cultural). Enfin, la steppe à *Rhanterium suaveolens* présente à l'heure actuelle au moins deux faciès distincts. Il paraît donc nécessaire de renommer ces systèmes écologiques et éventuellement d'en créer, de manière à rendre compte de l'évolution des systèmes écologiques et de leur dynamique dans le temps depuis les années soixante dix.

Nous pouvons enfin remarquer que plusieurs espèces sont présentes dans plus de 80% des relevés. Ce sont : *Astragalus corrugatus*, *Filago pyramidala*, *Deverra denudata*, *Argyrolobium*

uniflorum, *Atractylis serratuloides*, *Fagonia glutinosa*, *Lotus creticus* et *Astragalus armatus*. Parmi ces espèces il est possible de distinguer :

- un premier groupe constitué d'*Astragalus cruciatus*, *Filago pyramidala*, *Deverra denudata*, *Argyrolobium uniflorum*, *Fagonia glutinosa* et *Lotus creticus* caractérisant les pâturages steppiques arides et sablonneux,
- un deuxième groupe avec *Atractylis serratuloides*, gypsophyte préférentielle, indicatrice des croûtes et encroûtement gypseux.

Astragalus armatus, quant à lui, est présent dans les deux groupes et ne permet pas d'en caractériser un en particulier.

Vraisemblablement, les préférendums écologiques attribués à ces espèces dans les flores sont trop restrictifs. Il semblerait que ces espèces plutôt ubiquistes se soient répandues à l'ensemble des milieux steppiques, à la fois sur sols sableux et sur sols à affleurement gypseux. Il semble qu'un phénomène de « banalisation » de la flore se produise depuis deux décennies, ceci a déjà été remarqué par Le Floc'h (2001).

Conclusion

Nous retiendrons que les changements de la composition floristique depuis les années 70 peuvent être pris en compte afin d'identifier les indicateurs de dégradation. Cette homogénéité de la flore pourrait peut-être servir d'indicateur de désertification. Dans la suite de notre étude, nous tenterons de confirmer ses premières conclusions (étude de la diversité alpha et bêta § 6.2.2.).

Cette première analyse met en évidence :

- un changement de la flore et de sa végétation, induit par le surpâturage et la mise en culture ;
- un changement de la physionomie des steppes et de leur diversité (disparition de certaines espèces) ;
- la nécessité d'établir une nouvelle typologie.

L'étude approfondie des attributs vitaux de l'écosystème permettra de confirmer ou d'infirmer les premières observations. Le travail de Hanafi (2000) a permis l'actualisation de la typologie des systèmes écologiques (Hanafi *et al.* 2001, Jauffret & Hanafi, en prép.) favorisant ainsi les comparaisons diachroniques de l'évolution des systèmes écologiques et des séquences de végétation au niveau du paysage (**Chapitres 10, 11 et 12**).

A ce stade de l'étude, la typologie actualisée (**Annexe 7**) a permis d'identifier avec précision les systèmes écologiques que nous étudions. L'**Annexe 4** donne la correspondance entre les sigles des stations présélectionnées [étudiées et désignées en première approche par leur séquence et un numéro

de relevé] (**Figures 6.1.** et **6.2.**), et le sigle du système écologique attribué d'après la typologie actualisée (**Cinquième partie, préambule**).

Les séquences de végétation étudiées comprennent finalement les quatre séquences de végétation principales décrites au § 5.2. :

- la séquence à *Zygophyllum album* AZ,
- la séquence à *Seriphidium herba-alba* AA,
- la séquence à *Rhanterium suaveolens* RK,
- la séquence à *Stipagrostis pungens* AR.

Dans leur typologie, Floret *et al.* (1978) adaptaient les limites de classes du recouvrement total de pérennes (RTP) au potentiel édaphique de chaque séquence, mais depuis, la réduction généralisée du RTP et l'érosion qui y est associée ont résulté en une troncature des sols les plus profonds. Ceci signifie que même les séquences RK et AA, qui auparavant présentait un RTP élevé (reflet de leur potentiel édaphique élevé), montrent actuellement un potentiel édaphique similaire aux séquences AZ d'origine. Par conséquent, nous reconnaissons quatre classes de RTP communes :

0 : RTP < 5%	2 : 15% < RTP < 25%
1 : 5% < RTP < 15%	3 : RTP > 25%

Nous utiliserons l'ancienne typologie des quatre séquences pour nommer nos sites d'observation au sein des séquences ; par contre la distinction entre les systèmes écologiques au sein de ces séquences (exemple RK1 : site au sein d'une séquence RK à couvert végétal entre 5 et 15%) sera basée sur les nouvelles classes de RTP. Ces classes nous servent également d'évaluation provisoire du stade de dégradation atteint. Rappelons que le stade 3 (RTP > 25 %) en bon état n'a pas été inventorié. Il existe cependant en quelques endroits de la zone d'étude (*cf.* **Chapitre 11**, cartes de Hanafi 2000, Hanafi *et al.* 2001). Le stade de dégradation très avancée 0 est quant à lui relativement présent dans nos relevés (30,5 %). Pour des raisons pratiques (l'échantillon de notre étude étant relativement petit), les systèmes écologiques RK1 et AK1 et RK2 et AK2 d'une part, et AA1 et AP1 d'autre part, seront regroupés lors des traitements statistiques concernant la structure quantitative des peuplements végétaux (richesse spécifique, diversité, recouvrement et densité). Nous émettons l'hypothèse que l'abondance de la végétation est le premier critère qui permet de quantifier la dégradation.

6.2. Structure des systèmes écologiques et attributs vitaux de l'écosystème (AVE)

Le long d'un gradient de dégradation et suivant la toposéquence décrite (Floret *et al.* 1978) dans les études précédentes (*cf.* **Chapitre 5, § 5.2.2**), il nous a été possible de comparer la sensibilité des divers attributs vitaux de l'écosystème de manière synchronique pour chaque séquence de végétation étudiée, au travers des différents systèmes écologiques.

Les comparaisons de moyennes entre plusieurs échantillons indépendants ont été faites grâce à une série d'analyses de variance (ANOVA), les valeurs caractérisant chaque attribut pour chaque système écologique sont données en **Annexes 8 et 9**.

Analyse de variance (ANOVA)

L'analyse de variance a pour but de comparer la moyenne des groupes formés par le ou les critères de classification soumis à l'analyse. Elle permet de répondre à la question suivante : y a-t-il de la variabilité significative parmi ces moyennes, pour chacun des critères de classification considérés ? (Legendre & Legendre 1984). Nos données suivent généralement une distribution normale. Cependant dans certains cas la normalité n'a pu être vérifiée. Il était donc indispensable de recourir à la statistique non-paramétrique. En outre, la robustesse de ces tests est indiscutable. L'analyse de variance non-paramétrique a donc été adoptée pour l'ensemble de nos traitements statistiques. Notre choix a été conforté car le nombre de nos observations (5 observations par station) est faible et que nous désirions mettre en évidence toute relation monotone (croissante ou décroissante) entre les descripteurs quantitatifs. Il s'agira de déterminer si les moyennes de chaque attribut vital sont significativement différentes d'un stade de dégradation à l'autre.

Pour comparer plusieurs modalités, le test de Kruskal-Wallis (analyse de variance à un critère) est usuellement employé. La comparaison entre deux modalités fait appel au test de Mann & Whitney (Falissard 1998). Ces deux tests ont donc été retenus lors de nos différents calculs statistiques d'analyse de variance. Le seuil critique α au-delà duquel on observe une différence significative entre les moyennes est fixé et codé comme suit : différence non significative = NS $p > 0,05$; différence significative = * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$. Les ANOVA ont été réalisées grâce au logiciel Statistix (Statistix 1990).

6.2.1. Richesse spécifique en espèces pérennes et annuelles

Le nombre d'espèces est la mesure de la diversité d'une communauté (richesse taxonomique) la plus couramment employée. L'évolution du nombre des espèces, en particulier pérennes, permet de juger de la perte ou du gain de la richesse floristique de la station (perte ou gain de diversité), dans une catégorie de végétaux susceptibles de contribuer le plus à la stabilité des écosystèmes. La prise en compte du nombre d'espèces annuelles, parfois caractéristiques de certains stades de la succession

dans les écosystèmes, permet de compléter notre diagnostic concernant la diversité globale des systèmes écologiques (cf. **chapitre 3, § 3.3.1**). L'étude de cet indicateur doit nous permettre de répondre à 3 questions :

- la richesse spécifique *s.l.* varie-t-elle entre les systèmes écologiques (stade de dégradation de la succession régressive) d'une même séquence de végétation ?
- la richesse spécifique *s.l.* est-t-elle constante d'une saison à l'autre ?
- la richesse spécifique *s.l.* peut-elle servir d'indicateur de la dégradation ?

Logiquement, il est possible d'envisager comme hypothèses que :

- (1) *La richesse spécifique en espèces pérennes diminue et a contrario la richesse en espèces annuelles croît lorsque la dégradation augmente.*
- (2) *La richesse spécifique en annuelles est très influencée par les conditions climatiques et le nombre d'espèces varie fortement d'une saison à l'autre.*

Matériel et méthodes

La richesse spécifique a été établie dans chaque station sur la base de la prospection de 5 placettes de dimension correspondant à l'aire minimale (cf. § 5.3.). Lors de nos quatre campagnes de terrain, nous avons remarqué que le nombre total d'espèces inventoriées sur l'ensemble des 36 stations variait en fonction de la saison (**Tableau 6.1**). Ceci n'est pas pour étonner puisque la germination des espèces, annuelles en particulier, est étroitement liée au régime pluviométrique annuel et saisonnier.

Saison	Nombre total D'espèces recensées
Octobre 1998	76
Avril 1999	124
Octobre 1999	47
Avril 2000	105

Tableau 6.1. Nombre total d'espèces recensées au niveau des stations étudiées dans la région de Menzel Habib pendant quatre saisons successives de mesures

D'après le **Tableau 6.1.**, nous avons jugé intéressant de comparer les deux saisons « extrêmes » c'est-à-dire lorsque le nombre d'espèces recensées était maximum et minimum. Ces variations de richesse spécifique sont essentiellement dues à la pluviométrie. L'automne et l'hiver 1998 ont été particulièrement pluvieux. Ceci explique que toutes les espèces ont pu s'exprimer au printemps 1999. Au contraire, l'automne 1999 a été l'objet d'une sécheresse inhabituelle (suivant en outre la période de déficit hydrique estival) et présente le plus petit nombre d'espèces, il ne comporte que des espèces pérennes. L'analyse de variance a donc porté sur les données d'avril 1999 et d'octobre

1999. Il s'agit d'obtenir la gamme de variation de la richesse spécifique grâce à deux saisons contrastées considérées comme témoins des « extremums relatifs de richesse spécifique ». Nous avons non seulement comparé la richesse spécifique totale mais aussi la richesse spécifique de chaque type biologique présent (chaméphytes, hémicryptophytes, géophytes et thérophytes) au sein des systèmes écologiques.

Les comparaisons de moyennes ont été effectuées à partir des données récoltées selon la méthode linéaire de points-quadrats (**chapitre 5, § 5.3**), le nombre d'espèces comptées sur chaque ligne (5) a été utilisé pour la série d'analyse de variance entreprise.

Résultats

Les résultats des différentes ANOVA pratiquées sur nos données sont présentés en annexe (**Annexe 10**). Nous présentons ici un tableau récapitulatif (**Tableau 6.2.**) des analyses statistiques et des conclusions qui en découlent :

	Richesse spécifique totale	Richesse en Chaméphytes Ch	Richesse en Thérophytes Th	Richesse en Hémicryptophytes H	Richesse en Géophytes G	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i> AR avr-99 oct-99	AR0=AR1 AR0=AR1	AR0=AR1 AR0=AR1	AR0=AR1 Pas de thérophytes	AR0=AR1 AR0=AR1	AR0=AR1 Pas de géophytes	La dégradation n'a pas d'effet sur la richesse spécifique totale ni sur aucune composante de la richesse
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i> RK avr-99 oct-99	RK0=RK1=RK2 RK0<<RK1=RK2	RK0=RK1=RK2 RK0=RK1=RK2	RK0=RK1=RK2 Pas de thérophytes	RK0=RK1=RK2 RK0=RK1=RK2	RK0=RK1=RK2 Pas de géophytes	La dégradation n'a pas d'effet sur la richesse spécifique totale A noter l'effet de la pluviométrie sur celle ci
Séquence à <i>Seriphidium herba-alba</i> AA avr-99 oct-99	AA0<<AA1 AA0<<AA1	AA0<AA1 AA0<AA1	AA0<AA1 Pas de thérophytes	AA0=AA1 AA0=AA1	AA0=AA1 Pas de géophytes	La richesse spécifique totale diminue corrélativement à la diminution du nombre de Ch et de Th. La dégradation n'a pas d'effet sur le nombre de G et d'H
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i> AZ avr-99 oct-99	AZ0=AZ1=AZ2 AZ0<AZ1<<AZ2	AZ0<<AZ1<<AZ2 AZ0<<AZ1<<AZ2	AZ0=AZ1<<AZ2 Pas de thérophytes	AZ0=AZ1=AZ2 AZ0=AZ1=AZ2	AZ0=AZ1=AZ2 Pas de géophytes	La dégradation n'a pas d'effet sur la richesse spécifique totale Par contre, on constate une diminution du nombre de Ch et de Th

Tableau 6.2. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur la richesse spécifique *s.l.*

Les résultats semblent très variables suivant la séquence de végétation à laquelle on s'intéresse. Au printemps, nous observons que le nombre total d'espèces ne varie pas d'un système écologique moyennement dégradé à un système écologique très dégradé exception faite de la séquence AA. Ceci s'explique aisément car le nombre de thérophytes et de chaméphytes est significativement plus faible lorsque le système est très dégradé. Cependant, nous ne pouvons faire de ce résultat une

généralité, car là encore, l'échantillon d'étude est faible et le stade très dégradé n'est représenté que par une seule station.

Au début de l'automne (avant la saison des pluies), une diminution de la richesse spécifique totale s'observe. En effet, c'est durant cette saison que les thérophytes et les géophytes ne s'expriment pas. Excepté la séquence AR, toutes les séquences de végétation voient leur nombre total d'espèces diminuer au moins entre les stades dégradés et très dégradés. Néanmoins, cette diminution n'a pas la même signification. En effet, le nombre de chaméphytes n'est pas affecté lorsque la steppe à *Rhanterium suaveolens* se dégrade. Par contre, il diminue progressivement entre les systèmes écologiques moyennement dégradés et les systèmes écologiques très dégradés des séquences AZ et AA et dans ce cas cette diminution peut servir d'indicateur de dégradation.

Afin de s'assurer de la fiabilité des mesures effectuées *in situ*, des comparaisons de moyennes ont été effectuées entre :

- le nombre de chaméphytes du système écologique X au printemps et à l'automne,
- le nombre total d'espèces du système écologique X au printemps et à l'automne.

Nous avons donc pu vérifier la constance du nombre de chaméphytes entre les mêmes systèmes écologiques aux deux saisons de mesure tandis que le nombre total d'espèces diminue corrélativement à la diminution (disparition) des thérophytes et des géophytes en automne. L'importance de la phénologie thérophytique a été depuis longtemps mise en évidence (Manière 1975 *in* Ozenda 1977).

Il paraît évident qu'en terme de richesse spécifique totale (et en particulier lorsqu'elle est mesurée au printemps), l'effet de la dégradation est masqué : le nombre d'espèces qui s'expriment majoritairement au printemps (thérophytes et géophytes) masque dans certains cas la diminution du nombre de chaméphytes. Comparer la richesse spécifique totale entre une saison sèche et une saison humide n'a pas de sens puisque les variations sont essentiellement dues à la pluviométrie.

Notons enfin que la dégradation n'a aucun effet sur les hémicryptophytes et les géophytes. Nous pensons qu'en fait, le nombre d'hémicryptophytes et de géophytes présentes dans notre zone d'étude est trop faible pour que l'on puisse observer des différences significatives.

Discussion

a. Richesse spécifique et dégradation en Afrique du Nord

Face aux questions posées en hypothèse, nous pouvons maintenant affirmer que la richesse spécifique est très influencée par le régime pluviométrique et qu'elle varie fortement d'une saison à l'autre. En zone aride, le premier facteur influençant la répartition temporelle (saisonnière) des végétaux au cours d'une année est la pluviométrie. Les saisons humides sont marquées par une

explosion de germination des thérophytes. Ce phénomène s'observe évidemment dans l'ensemble des zones arides nord-africaines (Observatoires ROSELT - Rapport d'activités : Oued Mird, Maroc 2001 ; El Omayed, Egypte 2000). La variation saisonnière du nombre total d'espèces doit toujours être accompagnée d'une analyse par type biologique afin de suivre l'évolution de chacun d'eux au cours de l'année. Nous avons ainsi pu constater que le nombre de chaméphytes diminue bien avec l'augmentation de la dégradation. Par contre, le nombre de thérophytes reste globalement stable, ce qui constitue un résultat inattendu. Nous pensons que ce phénomène est lié à l'ouverture des milieux. Les milieux étudiés ici sont naturellement riches en thérophytes et leur abondance souvent qualifiée de « thérophytisation » prouve qu'ils sont déjà adaptés aux stress climatiques (les thérophytes passent la mauvaise saison sous forme de graine et ne s'expriment que lorsque les conditions sont favorables et elles peuvent supporter de fortes perturbations (indifférence). Il faut aussi ajouter au critère « nombre de thérophytes » l'étude de leur densité et de leur production pour compléter le diagnostic de thérophytisation. Par contre, des perturbations trop importantes du sol (altération du stock de graines, formation de croûte de battance) viendraient alors altérer cette richesse en thérophytes soit par perte de semences viables dans la banque de graines du sol soit par obstacle à la germination (d'où une diminution de leur nombre). La dégradation peut donc avoir un effet sur une des composantes de la richesse spécifique totale. Le nombre d'espèce dépend donc de l'effet de la perturbation du sol comme l'ont démontré McIntyre & Lavorel (1994).

b. Richesse spécifique et résilience

Le nombre élevé d'espèces (nombre total d'espèces au printemps) par système écologique (**Tableau 6.3.**) qui varie de 18 à 54 espèces en moyenne devrait être garant de la grande capacité de résilience des systèmes. Plus le nombre d'espèce est élevé, plus la vitesse de récupération pourrait être rapide. Cependant, il faudrait identifier quelles catégories d'espèces jouent un rôle privilégié dans la résilience. Nous constatons ici que les milieux sableux, c'est-à-dire la steppe à *Rhanterium suaveolens* (RK) présentent le plus grand nombre d'espèces et en particulier en chaméphytes. Vraisemblablement, ces milieux possèdent les plus grandes capacités à se régénérer après perturbation. Les sols sableux des dunes fixées (milieux plus ou moins stables par nature) et les sols limoneux et / ou à croûte de gypse porte une végétation dont la richesse spécifique totale est moindre.

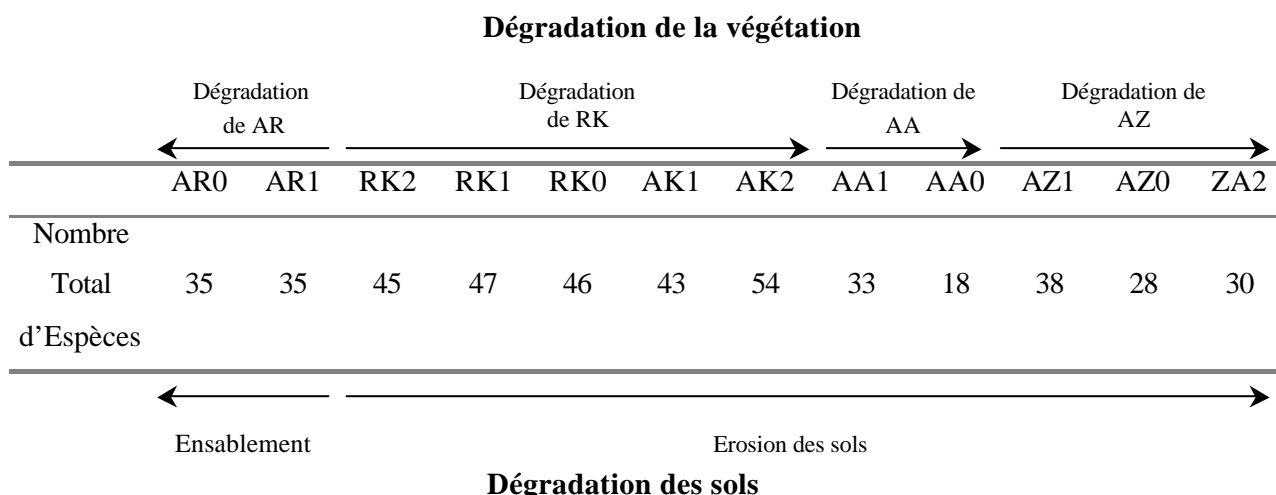


Tableau 6.3. : Richesse spécifique totale moyenne le long d'un double gradient de dégradation des sols et de la végétation

Ces observations sont intéressantes mais il n'existe pas de grille d'évaluation de la capacité de résilience dans la littérature. Est-il possible d'identifier les seuils en dessous desquels la capacité de résilience est moindre ? Comment prouver la perte de résilience d'un écosystème ? La disparition de certaines espèces ne pourrait-elle pas être révélatrice de l'érosion de la capacité de résilience ? Que signifie cette richesse au regard de l'abondance des espèces (recouvrement et biovolume) ?

Le système AA0 très dégradé et dont nous pensons d'après notre expérience que le retour à un stade meilleur est peu probable sans intervention humaine pourrait-il donner un premier seuil de dégradation à ne pas franchir : un nombre inférieur à 20 espèces constituerait-il une perte de diversité très importante ? ce chiffre pourrait-il servir d'indicateur d'alerte ? le nombre insuffisant d'échantillons dans notre étude ne permet pas de l'affirmer statistiquement mais nous ouvre une première voix de recherche. Cependant, cette richesse spécifique ne peut à elle seule expliquer la perte de résilience des systèmes en zone aride. Nous pensons qu'il est en plus nécessaire de faire appel à des paramètres quantitatifs tel que le recouvrement total des espèces en particulier des pérennes (*cf.* § 6.2.3.) et la quantité de graines viables dans le sol (*cf.* § 7.1.3.).

c. Richesse spécifique : indicateur de dégradation ou non ?

La richesse spécifique totale à elle seule ne peut servir d'indicateur de dégradation sauf cas extrêmes de dégradation ; le nombre total des chaméphytes, et à un moindre degré celui des thérophytes, semblent bien plus pertinents. Le diagnostic ne peut être complet que par la prise en compte du recouvrement des différents types biologiques.

Conclusion

Des seuils de dégradation existeraient mais ils ne peuvent être observés à partir de la richesse spécifique totale seule. En effet, dans notre situation expérimentale, la dégradation est probablement trop avancée pour observer des variations significatives du nombre total d'espèces, alors que cet indicateur serait significatif si l'on étudiait des formations d'origine. Par contre, le nombre de chaméphytes et le nombre de thérophytes pourraient être utilisés pour identifier ces seuils. Il serait possible d'envisager qu'au-delà d'un premier seuil de dégradation, le nombre de chaméphytes diminue fortement. Une fois un deuxième seuil atteint et dépassé, le nombre de thérophytes diminuerait à son tour. L'effet cumulé de la diminution du nombre des chaméphytes et des thérophytes serait la preuve d'une dégradation très intense et très avancée. Malheureusement, il n'est pas possible d'identifier avec exactitude ces seuils, l'échantillon de notre étude étant trop faible. La richesse spécifique totale ne peut servir d'indicateur de dégradation que si la dégradation est très avancée et que le nombre d'espèces de chaméphytes et de thérophytes diminuent au printemps. Enfin, nous retiendrons que la dégradation n'agit pas de la même manière en terme de richesse spécifique *s.l.* suivant les séquences de végétation étudiées. Ceci signifie probablement que selon les séquences, la dégradation n'a pas le même impact ou encore qu'un stade très dégradé de la steppe à *Rhanterium* n'est pas équivalent à celui de la steppe à *Zygophyllum*. Les milieux les plus riches en terme de richesse spécifique *s.l.* sont les milieux sableux de la plaine centrale, caractérisés par la séquence à *Rhanterium suaveolens*. Il faut noter que toutes les séquences sont plus riches en espèces annuelles qu'en espèces pérennes, signe d'une thérophytisation.

La richesse spécifique totale n'est pas un bon indicateur de désertification sauf cas extrême de dégradation. Nous retiendrons donc le nombre total de chaméphytes et le nombre total de thérophytes en tant qu'indicateur de dégradation dans notre zone d'étude. Cependant, il ne paraît pas évident de pouvoir généraliser ce point de vue. En effet, les zones de parcours de la région de Menzel Habib sont principalement occupées par des ligneux bas. Ce n'est pas le cas des hautes steppes alfatières où il est probable que le nombre d'hémicryptophytes soit un meilleur indicateur.

De plus, comme nous l'avons évoqué en présentant notre zone d'étude (**Chapitre 4, § 4.1.**), les peuplements végétaux ont évolué dans le temps depuis la steppe «arborée» jusqu'à la steppe à ligneux bas que nous connaissons aujourd'hui. Déjà confrontées au pâturage et à la mise en culture, la steppe «arborée» et la steppe graminéenne pérenne qui lui a succédait, étaient probablement très sensibles à la perte d'espèces et la détection des changements, en particulier de la dégradation devait être bien perceptible. Ce n'est pas le cas actuellement et il semblerait que nous observons déjà des stades avancés de dégradation. Les phénomènes de dégradation de la steppe à chaméphytes (en voie de

thérophytisation) présentent donc une amplitude relative faible et la détection des seuils de dégradation est délicate dans notre situation expérimentale.

6.2.2. Diversité alpha et bêta

La richesse spécifique, indice de diversité le plus simple à calculer, n'est pas suffisant pour rendre compte de la composition floristique quantitative d'un peuplement végétal. En effet, deux peuplements qui possèdent les mêmes espèces, le même nombre d'espèces et le même nombre d'individus peuvent être caractérisés par des indices de diversité très différents : le peuplement dont toutes les espèces ont le même nombre d'individus possède la diversité maximale (Barbault 1995) tandis que le peuplement dont une espèce est majoritairement dominante possède une diversité moindre. L'estimation des modifications de la diversité végétale en relation avec la dégradation peut alors être complétée par l'utilisation d'indices de diversité qui doivent permettre de répondre à deux questions :

Quels sont les effets de la dégradation sur la diversité alpha (augmentation ou diminution) ?

La dégradation conduit-elle à une homogénéisation de la flore régionale ?

Matériel et méthodes

Il existe plusieurs mesures de la diversité (*in* Piélu 1975) mais la plus fréquemment utilisée est celle de Shannon & Weaver (1949). Il existe également les formules de Brillouin (1962), de Simpson (1949) et de Hill (1973). Dans tous les cas une diversité élevée signifie une tendance à l'équirépartition, ou régularité, des effectifs des diverses espèces. Quelle que soit la formule utilisée, il est possible de mesurer la diversité intra-relevé (ou **diversité alpha**).

Nous avons choisi d'utiliser **l'indice de Shannon & Weaver** afin de caractériser la diversité alpha des systèmes écologiques étudiés :

$$H' = - \sum_{(i=1, S)} p_i \log_2 p_i$$

Avec $p_i = n_i/N$ représente la fréquence spécifique relative de l'espèce i , n_i est l'effectif de la population de l'espèce i et N la somme des effectifs des S espèces constituant le peuplement considéré.

H' est d'autant plus élevé que toutes les espèces présentes dans une station ont la même fréquence relative. Plus H' est élevée, plus la diversité spécifique est forte.

Disposant, pour chaque relevé, des fréquences spécifiques (analyse linéaire de points quadrats, § 5.3.), nous avons pu calculer une diversité propre à chaque relevé, puis calculer la moyenne de ces diversités propres qui sera la diversité alpha pour chaque système écologique. Il faut cependant noter que le calcul de cet indice ne peut se faire que sur des données quantitatives (fréquence spécifique) et que toutes les espèces relevés au niveau des extensions n'ont pu être prise en compte (données en

présence / absence). L'indice de Shannon & Weaver est donc restrictif et ne tient pas réellement compte de l'ensemble des espèces constituant la diversité de la placette.

La diversité de Shannon & Weaver est sensible à la fois au nombre d'espèces (richesse spécifique) et à leur répartition. Sa valeur maximum, égale à Log-base-2 de S, dépend du nombre S d'espèces présentes. Par conséquent deux peuplements de structure différente peuvent avoir même diversité. C'est pourquoi il convient de calculer l'**équité** qui renseigne sur l'équirépartition des effectifs entre les différentes espèces. Elle est toujours comprise entre zéro et un, puisque c'est le rapport de la diversité observée sur la diversité maximum : $E = H' / \log_2 S$. Elle tend vers zéro quand la quasi-totalité des effectifs est concentrée sur une espèce et elle est de l'ordre de un lorsque toutes les espèces ont même fréquence (Daget 1976, Magurran 1988, Barbault 1995).

Une ANOVA a permis par la suite de comparer les indices de Shannon & Weaver et d'équité des systèmes écologiques d'une même séquence de végétation entre eux.

Parallèlement, nous voulions identifier les ressemblances floristiques entre les systèmes écologiques d'une même séquence de végétation mais aussi entre systèmes écologiques de séquences de végétation différentes. Pour se faire, nous avons utilisé un indice de similitude : l'**indice de Jaccard** (1908 in Roux & Roux 1967) :

$$b = n_{KL} / (n_{KL} + u_{kl})$$

Avec n_{KL} = nombre de coïncidence : nombre d'espèces communes aux deux relevés

u_{kl} = nombre de lignes pour lesquelles les colonnes K et L sont différentes

L'étude de cet indice doit nous renseigner sur les caractéristiques de la flore régionale.

Résultats

a. Indice de Shannon & Weaver et Equité : évaluer la diversité alpha

Les résultats des différentes ANOVA pratiquées sur nos données sont présentés en annexe (**Annexe 11**). Nous n'avons pas fait figurer la première saison de mesure car des problèmes logistiques nous avaient contraint d'effectuer les relevés dits d'octobre 1998 et pro parte en janvier 1999. Les différences entre les fréquences spécifiques entre ces deux dates, dans un même système écologique (dues à la germination des espèces en hiver) étant trop importantes, il était difficile d'envisager de les regrouper en une même saison.

Les moyennes des indices de diversité de Shannon & Weaver varient selon les saisons. C'est au printemps 1999 que les plus fortes valeurs comprises entre 3,4 (système RK1) et 1,8 (système AA0) ont été observées. De même, l'équité est très élevée (entre 0,83 pour RK1 et 0,7 pour AR1). A l'automne 1999, les indices de diversité de Shannon & Weaver diminuent fortement et ils dépassent rarement la valeur 1. L'équité suit cette diminution et les valeurs de E sont comprises entre 0,2 et

0,6. La diminution de l'indice de Shannon & Weaver et de l'équitabilité montre que les chaméphytes (seules espèces inventoriées en octobre 1999) ne présentent pas une grande diversité et qu'une espèce est toujours dominante sur les autres, constat confirmé par les faibles valeurs d'équitabilité. Au deux printemps, bien que les valeurs des indices de Shannon & Weaver d'avril 2000 n'atteignent pas celles d'avril 1999 (en relation avec les conditions pluviométriques saisonnières), les valeurs d'équitabilité retrouve de fortes valeurs. Ceci signifie que les hémicryptophytes, les géophytes et les thérophytes en particulier contribuent majoritairement à l'augmentation de la diversité. En outre, ces végétaux sont équirépartis sur le sol nu entre les chaméphytes dont une espèce domine.

Cependant, dans tous les cas, les résultats des analyses de variance de la diversité entre les systèmes écologiques d'une même séquence de végétation ne permettent pas de mettre en évidence l'effet de la dégradation sur la diversité végétale (**Tableau 6.4.**).

	Diversité alpha	Equitabilité	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i>			
<i>avr-99</i>	RK0=RK1=RK2	RK0=RK1=RK2	La dégradation ne se manifeste pas au travers de la diversité Ni dans la répartition des espèces
<i>oct-99</i>	RK0<<<RK1=RK2	RK0<<<RK1=RK2	
<i>avr-00</i>	RK0=RK1=RK2	RK0=RK1<<RK2	
Séquence à <i>Seriphidium herba-alba</i>			
<i>avr-99</i>	AA0<AA1	AA0=AA1	La dégradation semble affectée la diversité mais nous ne pouvons pas généraliser cette observation (échantillon unique AA0)
<i>oct-99</i>	AA0<AA1	AA0=AA1	
<i>avr-00</i>	AA0<<AA1	AA0=AA1	
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i>			
<i>avr-99</i>	AR0=AR1	AR0=AR1	La dégradation n'a pas d'impact sur la diversité
<i>oct-99</i>	AR0=AR1	AR0=AR1	
<i>avr-00</i>	AR0=AR1	AR0=AR1	
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i>			
<i>avr-99</i>	AZ0=AZ1=AZ2	AZ0=AZ1=AZ2	La dégradation n'a pas d'impact sur la diversité
<i>oct-99</i>	AZ0=AZ1 et AZ1=AZ2, AZ0<<AZ2	AZ0=AZ1=AZ2	
<i>avr-00</i>	AZ0=AZ1=AZ2	AZ0=AZ1 et AZ1=AZ2, AZ0<AZ2	

Tableau 6.4. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur la diversité alpha et l'équitabilité

Enfin, nous notons que les sols sableux caractéristiques de la steppe à *Rhanterium suaveolens* portent une diversité plus importante que les autres séquences de végétation.

b. Indice de Jaccard : une mesure de la diversité bêta

Le tableau donnant les indices de similitudes (indice de Jaccard) entre les différents systèmes écologiques est présenté en **Annexe 12**. Nous exposons ici les résultats simplifiés (**Tableau 6.5.**) montrant les relations entre les séquences de végétation :

	AA	AZ	AR	RK
AA	-			
AZ	0.54	-		
AR	0.40	0.35	-	
RK	0.48	0.64	0.36	-

Tableau 6.5. Indices de Jaccard et séquences de végétation dans la région de Menzel Habib

Nous constatons rapidement que les valeurs de l'indice de Jaccard sont élevées et qu'il existe un pourcentage élevé d'espèces communes à l'ensemble des séquences de végétation. Ce pourcentage est d'au moins 50% entre RK, AA et AZ. La séquence AR bien que plus proche de la séquence RK (filiation dynamique) présente encore 30% de similitude avec les séquences AZ et AA.

Ce résultat montre que le long de la toposéquence, depuis les glacis limoneux à croûte de gypse (AZ) vers la plaine sableuse (RK et AR) en passant par les sols limoneux battants (AA), il existe un lot d'espèces ubiquistes pouvant se développer indépendamment de la nature granulométrique du sol. Ces résultats confirment nos hypothèses quant à l'homogénéité de la flore dans la région (*cf.* §. 6.1.).

Discussion

a. Diversité alpha et pertinence des indices de diversité de Shannon & Weaver

Les valeurs mesurées des indices de diversité semblent très élevés par rapport aux indices calculés en région méditerranéenne sub-humide, en milieu forestier. En effet, Gondard (2001) a montré que des futaies de Pin d'Alep présentaient une diversité significativement plus élevée ($H'_{\text{pin d'Alep}} = 2,29 \pm 0,42$) que celle des taillis de châtaignier ($H'_{\text{châtaignier}} = 0,32 \pm 0,10$) avant coupe rase. Que dire d'un indice de diversité dont on supposait qu'il pouvait être comparable entre situations diverses ? Il semble évident que nos formations végétales steppiques « riches » sont pourtant bien différentes et il semble difficile de les comparer à ces domaines forestiers « moins riches ». Hurlbert (1971) remettait déjà en question la pertinence des indices de diversité en soulignant le fait que les structures de communauté très différentes peuvent avoir le même indice. Il en est de même pour l'équitabilité qui suit les mêmes variations que la diversité spécifique. En outre, la variabilité de l'indice en fonction des conditions pluviométriques annuelles et saisonnières ne permet pas son suivi dans le temps sans se heurter à des différences très significatives. Enfin, en région aride une question vient à l'esprit : Quelle est la signification de la diversité dans des régions où les couverts sont

relativement faibles ? Que penser de la diversité en thérophytes ? Y-a-t-il eu une thérophytisation depuis les années 70 ? L'étude d'anciens relevés floristiques existants (*cf.* Edouard Le Floc'h, données archivées) pourraient nous aider à évaluer l'évolution de cette diversité, non en terme d'indice mais au regard de la diversité des types biologiques et peut être de répondre à nos questions. L'emploi de l'indice de Shannon & Weaver nécessite que soit d'abord défini un cadre restreint de comparabilité puisqu'il ne permet pas les comparaisons entre situations écologiques différentes. Au contraire, pour une même région, nous pouvons supposer que cet indice soit suivi sur le long terme et fournisse des informations supplémentaires venant compléter les observations sur la richesse spécifique par exemple.

La pertinence de cet indice pour évaluer et juger de la perte ou du gain de diversité est encore à tester dans un cadre restreint et bien défini au préalable. Dans tous les cas, il s'agit d'identifier quel élément (type biologique) participe à l'augmentation de la diversité pour lui accorder une signification écologique.

b. Diversité bêta et résilience des systèmes écologiques

L'indice de similitude nous a montré clairement que la flore actuelle de la région de Menzel Habib présente une relative homogénéité et une banalisation. Ce constat pourrait être confirmé par l'analyse d'anciennes listes floristiques en espérant prouver la perte de diversité. Mais quelle sont les conséquences de l'homogénéité de la flore dans le fonctionnement des systèmes écologiques ? En théorie, une diversité moindre contribue à la régression de la résilience. Nous ne pouvons à ce stade conclure avec certitude à la perte de résilience des systèmes écologiques. Cependant, la présence de nombreuses espèces ubiquistes *versus* la disparition d'espèces plus spécialisées évoque la disparition d'habitats et de niches écologiques spécialisées et la perte possible de certaines fonctions dans l'écosystème. Nous verrons ultérieurement quelles informations supplémentaires peuvent être tirées de la diversité à l'intérieur des groupes fonctionnels (§ 9.4.).

Conclusion

Les résultats obtenus par cette double analyse de la diversité (alpha et bêta) nous permettent de tirer quelques conclusions :

- l'indice de diversité de Shannon & Weaver n'a pas permis de mettre en évidence des variations significatives entre les stades peu dégradés et les stades très dégradés des séquences de végétation. En outre, sa variabilité face aux conditions pluviométriques n'est pas favorable au suivi des changements écologiques.
- l'analyse des indices de Jaccard a confirmé l'hypothèse selon laquelle la flore de la région de Menzel Habib s'homogénéise peu à peu avec la dégradation puisque l'ensemble des systèmes

écologiques présentent un pool commun d'espèces ubiquistes. Cet indice semble donc très pertinent au contraire du précédent.

Ces résultats complètent nos observations sur la richesse spécifique et montrent que les steppes à *Rhanterium suaveolens* possèdent une plus grande diversité (richesse spécifique élevée, fort indice de Shannon & Weaver et bonne équitabilité au printemps) et vraisemblablement une plus grande capacité de résilience. Nous verrons par la suite quelle importance doit être accordée à cette diversité au regard de l'abondance des espèces (§ 6.2.3.), de leur densité (§ 6.2.4.) mais aussi de leur qualité au regard de leurs adaptations (§ 9.3. et 9.4.).

6.2.3. Couvert végétal total et biovolume

En zone aride, la quantification de la végétation est une des priorités puisqu'elle permet à la fois de fixer les sols et de limiter l'érosion et que de plus elle constitue une part importante de la ration alimentaire des animaux domestiques. Dans une certaine mesure, le recouvrement total de la végétation peut être détecté par les satellites et servir d'indicateur des changements écologiques (**Cinquième partie, Chapitres 14 et 15**). L'idée de dégradation est souvent liée à la diminution du couvert végétal, du biovolume des pérennes en particulier, et à la mise à nu du sol.

Nos analyses doivent donc permettre de répondre à l'hypothèse suivante :

La dégradation conduit-elle à une diminution du couvert végétal et du biovolume des pérennes ?

Nous tenterons d'appréhender les variations du couvert végétal total et du biovolume des pérennes en fonction des différents stades de dégradation pour chaque séquence de végétation et de voir comment l'abondance des végétaux, en terme de types biologiques, est affectée par la dégradation et varie au cours du temps.

Matériel et méthodes

Lors des 4 saisons de récolte des données, nous avons mesuré, par la méthode des points-quadrats (*cf.* § 5.3.), les fréquences spécifiques de chaque espèce qui ont été assimilées à des recouvrements. Le biovolume a été mesuré avec précision pour les espèces pérennes en automne 1999.

Un premier traitement des données de biovolume a consisté à effectuer un produit matriciel entre les deux matrices de variables suivantes :

- la matrice disjonctée donnant les types biologiques pour chaque espèce (en avril 1999, saison la plus riche en espèces *cf.* § 6.2.1.),

- la matrice des biovolumes de chaque espèce dans les 36 stations (le biovolume des pérennes variaient de 1 à 404 m³ / ha tandis que le biovolume des espèces annuelles a été codé par 1 pour marquer leur présence et montrer leur faible biovolume).

Le produit matriciel

Le produit matriciel a été utilisé pour obtenir la fréquence des différents types biologiques dans chaque station. Ce calcul consiste à multiplier deux matrices B et C. Le produit de ces deux matrices est donc une nouvelle matrice qui a le même nombre de ligne que B et le même nombre de colonnes que C. L'élément d_{ij} dans la ligne i et la colonne j de la matrice résultat est le produit scalaire de la ligne i de B avec la colonne j de C (Legendre & Legendre 1984).

Nous avons par la suite complété ce premier traitement des données par une analyse de la variance du biovolume occupé par chaque type biologique, de manière à identifier les types biologiques dominants en zone aride.

Enfin, des analyses de variance ont été entreprises pour comparer :

- la variance des couverts végétaux en terme de type biologiques d'une même station au cours du temps,
- la variance du recouvrement végétal total et du recouvrement des différents types biologiques des systèmes écologiques entre eux le long d'un gradient de dégradation.

Résultats

a. Biovolume et types biologiques structurants les systèmes écologiques

Dans l'ensemble des séquences, l'effet de la dégradation peut être observé au travers du recouvrement des chaméphytes et de leur biovolume. L'abondance relative des chaméphytes ($\chi^2_{(35)} = 19.19, p < 0.001$) diminue significativement avec l'augmentation de la dégradation. Au contraire, les hémicryptophytes, les géophytes et les thérophytes présentent des abondances relatives similaires le long du gradient de dégradation de la végétation et des sols. Les résultats de l'ANOVA donnent les valeurs suivantes : hémicryptophytes - $\chi^2_{(35)} = 1,83, p > 0,05$; géophytes - $\chi^2_{(35)} = 12,99, p < 0,01$ avec un nombre d'espèces inférieur à 5 donc non significatif ; thérophytes - $\chi^2_{(35)} = 4,91, p > 0,05$. Au regard de ces résultats, et en prenant en compte les conclusions portant sur la richesse spécifique (cf. § 6.2.1.), les chaméphytes et les thérophytes ont été identifiés comme types biologiques structurant les systèmes écologiques dans la région de Menzel Habib, l'occurrence des hémicryptophytes et des géophytes étant moindre.

b. Analyse de la variance saisonnière du recouvrement des végétaux

La comparaison de la variance des couverts végétaux d'une saison de mesure à l'autre (4 saisons étudiées) sur les 36 stations d'étude a montré les mêmes tendances à savoir que :

- le couvert des chaméphytes ne varie pas de manière significative d'une saison à l'autre. Par contre entre la première saison de mesure (automne 1998) et les troisième et quatrième saisons de mesure (avril 2000), une augmentation significative du couvert des chaméphytes a pu être observée sur certaines stations. L'observation de la croissance végétale se fait donc après une année,
- le couvert des thérophytes varie très significativement d'une saison à l'autre, en particulier entre un automne et un printemps consécutifs. Cependant, les variations s'observent aussi entre deux saisons identiques (deux automnes ou deux printemps). Ceci n'est pas pour étonner compte tenu des conditions pluviométriques erratiques caractéristiques des régions arides,
- le développement des hémicryptophytes (excepté celui des graminées pérennes) et des géophytes, étant fortement corrélé à la pluviométrie, varie très significativement dans le temps en fonction de la saison.

c. Analyse de la variance des couverts végétaux en fonction de la dégradation dans chaque séquence de végétation

Le couvert végétal total ne montre pas de variation significative entre les stades peu dégradés et les stades très dégradés de chaque séquence de végétation au printemps. Les résultats des ANOVA entreprises donnent des valeurs du χ^2 suivantes :

- séquence à *Seriphidium herba-alba* : $\chi^2_{(3)} = 0,1630$, $p > 0,05$ N.S
- séquence à *Stipagrostis pungens* : $\chi^2_{(1)} = 1,462$, $p > 0,05$ N.S
- séquence à *Anarrhinum brevifolium* : $\chi^2_{(8)} = 5,9272$, $p > 0,05$ N.S
- séquence à *Rhanterium suaveolens* : $\chi^2_{(23)} = 0,1238$, $p > 0,05$ N.S

Le couvert végétal total ne peut donc pas, dans nos conditions d'étude, servir d'indicateur de dégradation.

Les résultats des différentes ANOVA pratiquées sur les couverts végétaux en terme de types biologiques sont beaucoup plus informatifs et sont présentés en annexes (**Annexe 13**).

La diminution du recouvrement des chaméphytes semble générale lorsque le milieu se dégrade (excepté pour la séquence AR dont l'espèce dominante est une hémicryptophyte). Le recouvrement des thérophytes quant à lui est très variable en fonction de la séquence à laquelle on s'adresse. Le couvert des géophytes a tendance à diminuer ou à être le plus important dans les stades dégradés. Enfin, le recouvrement des hémicryptophytes augmentent ou reste constant avec la dégradation.

Nous présentons ici un tableau récapitulatif (**Tableau 6.6.**) des analyses statistiques et des conclusions qui en découlent :

	Chaméphytes	Hémicryptophytes	Géophytes	Thérophytes	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i>	RK0<<<RK1<<<RK2	RK0=RK1=RK2	RK0<RK1>RK2	RK0=RK1 et RK1=RK2 RK0>RK2	Forte diminution du rec des Ch Augmentation du rec des Th entre les stades TRDEG et MOYDEG Les G s'expriment plus dans les stades DEG Pas d'effet sur le rec des H
Séquence à <i>Seriphidium herba-alba</i>	AA0<<AA1	AA0>AA1	AA0<<AA1	AA0<<AA1	Diminution du rec des CH, G et Th Augmentation légère du rec des H
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i>	AR0=AR1	AR0>AR1	AR0<AR1	AR0=AR1	Augmentation légère du rec des H Diminution légère du rec des G Pas d'effet sur le rec des Ch et des TH
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i>	AZ0<<AZ1<AZ2	AZ0=AZ1=AZ2	AZ0<AZ1>AZ2	AZ0=AZ1>>AZ2	Forte diminution du rec des Ch Augmentation du rec des Th entre les stades DEG s.l. et MOYDEG Les G s'expriment plus dans les stades DEG Pas d'effet sur le rec des H

Tableau 6.6. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur les recouvrements des types biologiques.

Légende : Chaméphytes (Ch), Hémicryptophytes (H), Géophytes (G) et Thérophytes (Th), rec = recouvrement ; MOYDEG = moyennement dégradé, DEG = dégradé et TRDEG = très dégradé]

Finalelement, nous constatons que la dégradation n'affecte pas de la même manière les différentes séquences de végétation. Les séquences à *Rhanterium suaveolens* (RK) et à *Anarrhinum brevifolium* (AZ) réagissent de manière similaire. Au contraire, les séquences à *Seriphidium herba-alba* (AA) et à *Stipagrostis pungens* (AR) sont affectées différemment. Cependant, nous ne pouvons généraliser ces dernières observations compte tenu de la trop petite taille de nos échantillons.

Discussion

a. Evolution du couvert végétal pérenne depuis 1975

Au regard de la typologie des systèmes écologiques adoptée par Floret *et al.* (1978) nous constatons clairement que les couverts végétaux pérennes (chaméphytes en particulier) pouvaient atteindre près de 40 % (steppe à *Rhanterium suaveolens* RK3 en bon état) et au minimum 5% de ligneux étaient présents (stade dégradé). Or, nous observons aujourd'hui que pour l'ensemble des steppes dont le couvert végétal pérenne est en dessous du seuil de 5%. Les steppes dans le meilleur état présentent au plus 20% de couverture de ligneux. Nous pouvons donc évaluer une perte de la

production végétale des systèmes écologiques qui, comme nous l'avons évoqué au § 6.1., n'ont pu maintenir ou rétablir le couvert d'antan.

b. Le couvert végétal, indicateur écologique au niveau de la station et information pour la détection spatiale des changements écologiques

Le recouvrement total de la végétation devrait servir d'indicateur à la fois pour le phyto-écologue et pour le «télé-détecteur». Cependant, selon le point de vue du phyto-écologue, le couvert total de la végétation ne lui permet pas d'identifier des seuils de dégradation puisque les analyses ont montré, dans notre situation, une indifférence complète du couvert total à la dégradation au printemps. D'autre part, il n'est pas aisé d'observer les processus de dégradation puisque le couvert peut varier significativement avec et entre les années (Whittaker 1972). En particulier le couvert des espèces annuelles (thérophytes) ou pérennes fugaces (géophytes et hémicryptophytes) varient d'une saison à l'autre et en fonction de la pluviométrie annuelle. Enfin, selon les séquences de végétation nous n'observons pas les mêmes phénomènes et les types biologiques ne répondent pas de manière uniforme à l'augmentation de la dégradation. Il s'avère donc plus judicieux d'utiliser le couvert végétal pérenne à longue durée de vie (ligneux et / ou herbacée) et dominant des steppes du sud tunisien en tant qu'indicateur de la dégradation. Ceci confirme les observations de Aronson & Le Floch (1993a) : le couvert pérenne est un indicateur plus pertinent et plus utile en zone aride tunisienne. C'est ce couvert qui fixe les sols et limite les processus d'érosion.

Selon le point de vue du télé-détecteur, la prise en compte du recouvrement total végétal permet d'étudier les modifications de la structure et de la composition de la surface des sols par satellite. Dans l'étude des phénomènes de désertification et de leur surveillance sur le long terme, les données issues de la télé-détection et couramment utilisées concernent la détection des variations de la couverture végétale chlorophyllienne (verte). Cette méthode adaptée de l'étude des savanes sahéliennes (Tucker *et al.* 1985) n'est pas satisfaisante en Afrique du Nord où les formations steppiques sont composées d'espèces ligneuses basses (chaméphytes) peu chlorophylliennes. Cette détection nécessite donc une confrontation entre les mesures écologiques de terrain ou «vérité terrain» et les résultats des traitements de télé-détection. Nous verrons par la suite quelle végétation est précisément détectée par le satellite (**Chapitres 14 et 15**).

c. Modifications de la structure et de la composition de la surface des sols et impact sur les processus fonctionnels des systèmes écologiques

Les changements de structure de la végétation, consécutifs à l'aggravation de la dégradation, induisent des changements au niveau des états de surface du sol (§ 7.1.1.) et par suite sur le

fonctionnement des systèmes écologiques. La qualité des sols est alors affectée par la dégradation du fonctionnement hydrique (§ 7.1.2.) et par une érosion de la fertilité (§ 7.1.3.).

Conclusion

Les seuils de dégradation ne sont pas faciles à identifier au regard du recouvrement total de la végétation. Par contre, le couvert des chaméphytes diminue lorsque la dégradation augmente, excepté pour la séquence à *Stipagrostis pungens* où il est invariant pour la situation étudiée. En outre, dans certains cas (séquence à *Rhanterium suaveolens* et à *Anarrhinum brevifolium*) le couvert des thérophytes augmente également. Là encore, nous pouvons parler de thérophytisation (cf. § 6.2.1.). Nous retiendrons finalement le couvert des espèces structurantes et dominantes (espèces pérennes à longue durée de vie) en tant qu'indicateur de désertification fiable et pertinent. C'est aussi ce paramètre qui est utilisé lors de l'estimation visuelle des stades de dégradation. Nous pouvons donc utiliser les pourcentages qui déterminent les classes de dégradation comme seuil de dégradation avec 4 classes (cf. § 6.1.). L'abondance de la végétation est donc le premier critère qui permet de quantifier la dégradation comme nous l'avons souligné au § 6.1. Les steppes de la région de Menzel Habib se sont dégradées depuis les années 1970 et la perte du couvert total des pérennes est un indicateur de cette dégradation. Cependant, il faut avoir à l'esprit que la dégradation en un lieu donné peut suivre différentes trajectoires : des périodes d'évolution progressive (restauration, mise en défens) et régressive (surexploitation des ressources) peuvent se succéder dans le temps. La dégradation n'est donc pas continue dans le temps. Par contre, à ce stade de l'étude nous ne pouvons pas conclure sur l'évolution de nos stations puisque ceci nécessite une étude diachronique (cf. **Cinquième partie, Chapitre 10**).

6.2.4. Densité des espèces pérennes

Suivre l'évolution de la densité de la végétation pérenne donne une idée sur les tendances à l'installation ou à la disparition des individus et permet de juger de la capacité de l'écosystème à se régénérer. Plus le nombre d'individus est élevé, plus la capacité de résilience est grande notamment au travers des caractéristiques des espèces, qui rejetant de souche, sont capables de coloniser le milieu assez rapidement lorsque la perturbation cesse. En outre, un nombre d'individus élevé favorise la fixation des particules de sol à leur pied, ceci favorise à son tour l'amélioration du bilan hydrique et donc la réinstallation des espèces et ainsi de suite... Nous avons donc émis l'hypothèse suivante :

*La densité des espèces pérennes diminue lorsque la dégradation augmente.
A couvert égal, l'augmentation de la densité des espèces pérennes traduit
une dynamique reconstitutive.*

Matériel et méthodes

A l'automne 1998 et à l'automne 1999, nous avons compté le nombre d'individus présents au niveau des 5 surfaces d'extension (ou aire minimale) (cf. § 5.3.) de chacune des 36 stations étudiées et fais la moyenne sur 32 m², les résultats des comptages ont ensuite été exprimés sur 100 m². Le nombre d'espèces pérennes recensées a permis d'étudier :

- la variance de leur nombre entre les deux saisons pour les 36 stations d'étude,
- la variance de leur nombre entre les stades de dégradation des différentes séquences écologiques.

Résultats

a. Variation du nombre d'individus des espèces pérennes en fonction du temps

La comparaison du nombre d'individus de chaque station aux deux périodes de mesures montre que 11 stations voient leur nombre d'individus pérennes diminuer significativement tandis que 6 autres présentent au contraire une augmentation de la densité des espèces pérennes. Les 19 stations restantes ne présentent pas de variation significative de leur nombre d'individus pérennes. Nous avons ainsi pu vérifier les tendances de chaque station et observer que les variations de la densité peuvent être rapides d'une année à l'autre. La diminution du nombre d'individus peut être expliquée par la mortalité tandis que leur augmentation témoigne des phénomènes de germination des espèces entre les deux saisons.

b. Variation du nombre d'individus d'espèces pérennes en fonction de la dégradation

Les résultats des différentes ANOVA, pratiquées sur nos données, sont présentés en **Annexe 14**. Le tableau récapitulatif (**Tableau 6.7.**) des analyses statistiques et des conclusions qui en découlent montre, dans le contexte de cette étude, que :

- la densité des espèces pérennes diminue significativement pour les séquences à *Rhanterium suaveolens* et à *Anarrhinum brevifolium* quand la dégradation croît ;
- la densité des espèces pérennes est indifférente à la dégradation dans la séquence *Seriphidium herba-alba* ;
- la densité des espèces pérennes varie d'une saison à l'autre pour la séquence à *Stipagrostis pungens* et nous ne pouvons pas conclure sur la variation de la densité des espèces dans cette séquence, du fait probablement de la trop petite taille de notre échantillon et du manque de répétition.

	Densité des espèces pérennes	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i>	RK0=RK1<<<RK2	Forte diminution de la densité des espèces pérennes des stades MOYDEG à DEG s.l.
Séquence à <i>Scirphidium herba-alba</i>	AA0=AA1	Pas d'effet sur la densité des espèces pérennes
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i>	AR0<AR1 ou AR0=AR1	Impossible de conclure
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i>	AZ0<AZ1<<AZ2	Diminution progressive de la densité des espèces pérennes

Tableau 6.7. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur la densité des espèces pérennes.

Légende : MOYDEG = moyennement dégradé, DEG = dégradé

Une fois encore, nous remarquons que les phénomènes de dégradation provoquent les mêmes tendances dans les séquences RK et AZ.

Discussion

Plus le nombre d'individus d'espèces pérennes est élevé, plus les chances de la végétation à s'établir rapidement après une perturbation est grande. Il s'avère donc que la capacité à se régénérer des séquences à *Rhanterium suaveolens* et à *Anarrhinum brevifolium* est affectée par la dégradation puisque le nombre d'individus décroît fortement des stades moyennement dégradés aux stades très dégradés. Cet attribut vital peut donc servir d'indicateur de dégradation, cependant les seuils sont une fois de plus difficiles à identifier. Néanmoins, nous n'avons pas tenu compte de la taille et du volume des individus et la prise en compte de ce paramètre permettrait d'affiner les interprétations. Il serait utile de compter le nombre d'individus pérennes par classe de biovolume puisque bon nombre de ces espèces rejettent de souche et un même individu peut alors se développer considérablement. Il est très important de tenir compte de la capacité des espèces à envahir les espaces disponibles afin de mieux comprendre les phénomènes dynamiques de la succession végétale. L'augmentation de la densité (et du biovolume) des espèces résistantes aux stress et aux perturbations *versus* la diminution de la densité (et du biovolume) des espèces sensibles aux mêmes facteurs pourrait être étudiée comme indicateur de dégradation.

Enfin, il convient de rappeler que la densité des espèces pérennes dépend étroitement de l'âge de la perturbation. En effet, après un certain temps, la densité diminue au fur et à mesure que la taille des individus augmente et que la concurrence pour les ressources s'accroît. Les stades murs présentent généralement de forts couverts végétaux mais de faibles densités en espèces pérennes. Il est donc essentiel de prendre en compte le temps afin d'évaluer les capacités d'un milieu à se régénérer. Nous n'avons pas observé ce phénomène dans notre cas d'étude puisque les systèmes écologiques étudiés sont déjà très dégradés.

Conclusion

L'hypothèse selon laquelle la densité des espèces pérennes diminue lorsque la dégradation augmente a été en partie vérifiée pour deux des quatre séquences de végétation étudiée. Cet indicateur peut donc être pertinent pour l'étude de la dégradation des séquences RK et AZ, qui en se dégradant perdent leur capacité de résilience par perte d'individus. Il l'est aussi probablement pour identifier les stades de dégradation des séquences AA et AR mais dans notre situation expérimentale nous n'avons pu le démontrer. Cependant, il est nécessaire de prendre en compte la capacité de croissance (mode de reproduction par graines et / ou végétatif par rejet de souche...) des individus en présence afin d'intégrer au mieux l'ensemble des conditions nécessaires à l'installation d'un peuplement. Le biovolume paraît être un bon paramètre dans ce cas là.

6.3. Structure spatiale et patron d'organisation de la végétation steppique

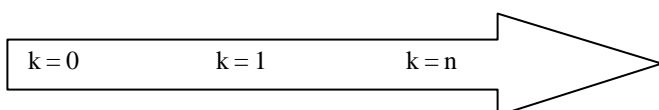
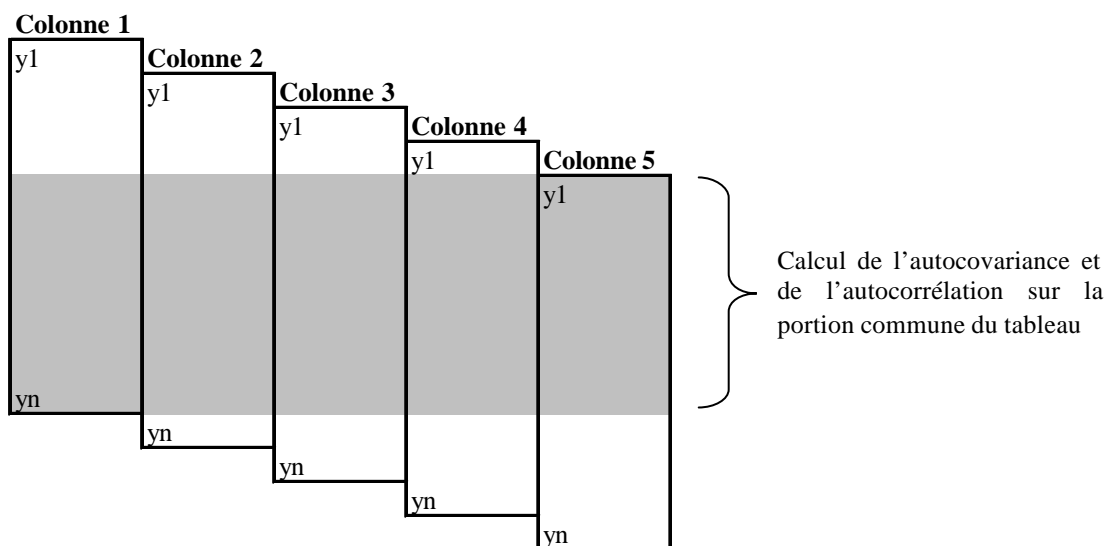
L'homogénéité de la végétation est liée à la disposition des individus végétaux les uns par rapport aux autres (Godron 1970). Cette répartition spatiale est le fondement de la structure de la végétation (Gounot 1956). Caractériser cette structure, revient à déterminer la place occupée par chacun des individus de chacune des espèces présentes. La diminution du recouvrement végétal (et du biovolume) et de la densité des espèces pérennes en conditions de dégradation nous a conduit à émettre l'hypothèse que la fragmentation de l'espace et l'altération des ressources du sol (eau, nutriments) créent une micro-hétérogénéité dans la répartition spatiale des pérennes. Nous avons donc tenté de définir l'hétérogénéité spatiale des végétaux au niveau de la station écologique afin de répondre à l'hypothèse suivante :

Plus le milieu est dégradé, plus la répartition des espèces pérennes est hétérogène (présence de structures agrégatives et de plages nues).

Matériel et méthodes

Afin de qualifier le patron d'organisation spatiale de la végétation steppique pérenne (végétation dominante qui structure les peuplements végétaux), nous avons effectué une analyse des séries écologiques (suite d'observations ordonnées dans le temps ou dans l'espace, *cf.* Legendre & Legendre 1984) sur chacune des 36 stations. Comme le recouvrement des chaméphytes ne varient pas dans le temps (*cf.* § 6.2.3.), nous avons effectué l'ensemble des calculs sur une seule saison de mesure (données récoltées en octobre 1999). La répartition des espèces pérennes le long des cinq transects (lignes de point-quadrat) permet l'étude de leur répartition. Cette étude sur l'analyse des séries est une exploration de la nature interne de la série qui vise à mesurer la liaison entre les termes successifs de la série, en vue d'en déterminer le patron d'organisation (Legendre & Legendre 1984). La méthode d'analyse des séries exige que celles-ci soient constituées d'un grand nombre d'observations ($p > 100$), afin que les résultats aient une valeur statistique compte tenu de la fluctuation aléatoire (Legendre & Legendre 1984).

Le nombre de transects (lignes) s'élevant à 5, les colonnes du tableau seront progressivement décalées de 5 lignes. Les points de lecture sur les lignes étaient de 10 cm. De ce fait, nous avons compté le nombre de chaméphytes interceptés pour chaque intervalle de 10 cm le long de chaque ligne de 20m (soit au total $n = 200$ lignes par colonne). Les calculs de l'autocovariance et de l'autocorrélation se feront sur la portion commune aux cinq colonnes du tableau (**Figure 6.3.**) comme suit :



$$s_{yy} (0) = s_y^2 \quad r_{yy} (1) = s_{yy}^{(1)} / s_{yy}^{(0)} \quad r_{yy} (n) = s_{yy}^{(n)} / s_{yy}^{(0)}$$

Figure 6.3. Décalage progressif de la série de données par rapport à elle-même, de k pour une unité, pour le calcul de son autocovariance (s_{yy}) et de son autocorrélation (r_{yy}) ; le nombre de termes impliqués dans le calcul ($p-k$) diminue avec l'augmentation de k .

Si les autocovariances et les autocorrélations sont très petites, cela signifie qu'il n'y a pas de liaison entre la distribution des espèces d'un transect à l'autre et donc que la distribution spatiale n'est pas régie par un patron distinct. La distribution est donc répartie aléatoirement dans l'espace de manière homogène. Pour vérifier statistiquement les résultats nous avons effectué une série de test de Student à $n-2$ -(nombre de décalages) degré de liberté soit $ddl = 200-2-5 = 192$ ddl. Nous posons l'hypothèse nulle suivante :

Ho : la répartition des végétaux pérennes en un point t n'influe pas la répartition des végétaux pérennes en un point $t + 1$. On ne distingue pas de patron distinct mais une répartition aléatoire des individus.

Le calcul de la valeur observée du test de Student est possible grâce à la formule suivante :

$$T_{obs} = r_{xy} / \sqrt{(1 - r_{xy}^2)/(n - 2)} \text{ avec } n = 200$$

Si T_{obs} est inférieur à la valeur critère $T_{crit 0,05} (= |1,96|)$, on accepte l'hypothèse nulle (Ho), dans le cas contraire ($T_{obs} > T_{crit 0,05}$), on rejette Ho.

Enfin, nous avons analysé les résultats au travers des séquences de végétation et de leur dégradation.

Résultats

L'ensemble des résultats (T_{obs} de chaque station) et la décision d'accepter ou de rejeter Ho sont consignés dans le **Tableau 6.8**.

Station	Tobs	Conclusion	Station	Tobs	Conclusion
AA50	-0.84	Accepte Ho	RK23	-0.69	Accepte Ho
AA61	1.20	Accepte Ho	RK29	0.38	Accepte Ho
AA81	0.72	Accepte Ho	RK32	0.38	Accepte Ho
AA141	0.00	Accepte Ho	RK33	1.03	Accepte Ho
AR11	-1.18	Accepte Ho	RK34	-1.51	Accepte Ho
AR70	-1.64	Accepte Ho	RK37	-0.15	Accepte Ho
AZ4	0.96	Accepte Ho	RK41	0.68	Accepte Ho
AZ6	-0.52	Accepte Ho	RK44	0.69	Accepte Ho
AZ11	0.40	Accepte Ho	RK47	-0.85	Accepte Ho
AZ19	1.07	Accepte Ho	RK51	0.49	Accepte Ho
AZ20	-0.06	Accepte Ho	RK56	0.79	Accepte Ho
AZ25	1.02	Accepte Ho	RK77	1.82	Accepte Ho
AZ76	1.39	Accepte Ho	RK86	-0.32	Accepte Ho
AZ98	-0.40	Accepte Ho	RK95	-1.40	Accepte Ho
AZ142	0.62	Accepte Ho	RK97	-0.34	Accepte Ho
RK16	0.08	Accepte Ho	RK99	1.02	Accepte Ho
RK20	-0.28	Accepte Ho	RK101	-1.21	Accepte Ho
RK22	-1.40	Accepte Ho	RK184	-0.66	Accepte Ho

Tableau 6.8. Résultat de la série de test de Student portant sur l'analyse de l'autocorrélation spatiale des espèces pérennes dans chaque station étudiée

Les résultats des tests de Student montrent clairement que la répartition des végétaux pérennes en un point t n'influe pas la répartition des végétaux pérennes en un point $t + 1$ du même espace. Il n'est pas possible d'observer un patron d'organisation régulier qui se répète. Toutes les stations présentent donc un patron diffus et épars. Nous ne pouvons pas confirmer que l'hétérogénéité augmente avec le degré de dégradation.

Discussion

a. Micro-hétérogénéité spatiale et fonctionnement des systèmes écologiques

Nous n'avons pas observé une augmentation de l'hétérogénéité du patron d'organisation des peuplements végétaux steppiques liée à la dégradation. Cependant, nous pensons qu'il existe une micro-hétérogénéité au pied des végétaux eux-mêmes. Tout d'abord, des zones d'enrichissement et des zones d'appauvrissement en minéraux sont susceptibles de se créer. Il serait intéressant d'étudier l'hypothèse selon laquelle des îlots de fertilité (*fertile islands*, Garner & Steinberger 1989; *island of fertility*, Schlesinger *et al.* 1990, Schlesinger *et al.* 1996) se forment au pied des touffes de chaméphytes déjà installées et des zones de baisse de fertilité se créent entre les touffes (plages nues). Les changements de la distribution des propriétés des sols pourraient constituer un indicateur de désertification (Schlesinger *et al.* 1990, Tongway & Ludwig 1994). Cependant, l'existence supposée de ces îlots de fertilité devrait être démontrée à l'aide d'étude géostatistiques solides. Les processus d'érosion et d'accumulation affectent la variabilité spatiale des états de surface du sol par enlèvement ou ajout de particules à la surface des sols, et modifient les processus d'infiltration et de ruissellement (Pickup 1991). En outre, la distribution spatiale des végétaux pérennes favorise la formation de micro-nebkas sableuse au pied des individus et supprime en partie l'effet battant grâce à l'installation d'un voile éolien au pied des touffes de végétation. Il s'ensuit alors une micro-hétérogénéité de la distribution des états de surface du sol proprement dits (placages sableux *versus* plages de pellicule de battance). Cependant, ce phénomène permet d'augmenter la rugosité du milieu et de nouveaux individus s'établissent à la faveur des placages sableux. Si les perturbations cessent ou s'affaiblissent, la densité des individus augmente alors. Nous assistons là à une amélioration des propriétés physiques de l'état de surface du sol, le bilan hydrique redevient favorable, les chaméphytes en particulier se développent. Le biovolume et la densité des individus augmentent encore la rugosité du milieu. La banque de graines du sol se reconstitue au niveau du voile éolien et ainsi de suite. Ce schéma théorique s'observe parfaitement dans les zones de steppes mise en défens (Jauffret & Véla 2000). Cependant, il n'est pas généralisable à l'ensemble des milieux et dépend fortement du type de substrat (sableux ou limoneux).

b. Micro-hétérogénéité spatiale et télédétection

L'augmentation de la rugosité et les modifications des états de surface du sol influencent énormément le signal spectral des images satellitaires et la représentativité des mesures écologiques doit être mise en question compte tenu de la forte micro-hétérogénéité des stations étudiées, en particulier des états de surface du sol. Ceci est un problème récurrent dans la mise en place la collecte des données du projet CAMELEO à savoir le manque de prise en compte de l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles et de ses conséquences sur les stratégies d'échantillonnage (*cf.* **Chapitre 15**).

Conclusion

L'ensemble des stations présente un patron d'organisation de la végétation pérenne très diffus et épars. Les végétaux se répartissent donc de manière homogène, indépendamment de la dégradation. Cependant, nous pensons qu'il existe une micro-hétérogénéité des états de surface du sol liée à l'existence de touffes de végétation et de plages nues. Il serait nécessaire de mener de nouvelles expérimentations et en particulier sur l'impact de cette micro-hétérogénéité sur la fertilité du sol, le bilan hydrique, la rugosité... C'est d'ailleurs les modifications des états de surface du sol et la rugosité qui influencent le signal spectral détecté par les satellites. Cette micro-hétérogénéité semble être la cause de la difficulté d'établir une dialectique terrain – imagerie satellitale fiable. Il est donc nécessaire de la prendre en compte dans toutes études de détection des changements écologiques par les outils de la télédétection.

Chapitre 7 : Fonctionnement des systèmes écologiques en zone aride tunisienne

Ce chapitre vient prolonger l'étude des attributs vitaux de l'écosystème, indicateurs de la structure des écosystèmes. Ici notre attention porte sur l'étude des indicateurs du fonctionnement des écosystèmes et notamment sur l'adaptation des espèces elles-mêmes aux perturbations et aux stress de l'environnement qu'elles subissent.

7.1. Les états de surface du sol

Les surfaces des sols des régions arides sont souvent hétérogènes et composées de différentes taches ou plages, qui se distinguent à l'œil nu par leur composition, leur couleur, leur granulométrie, leur micro-relief, leur structure. L'étude d'un site doit pouvoir rendre compte de cette organisation de la surface en décrivant les états de surfaces élémentaires qui la composent.

En zone aride les états de surface du sol reflètent « l'état de santé » des systèmes écologiques. Il est indispensable de porter une attention particulière à l'évolution et aux modifications des états de surface du sol puisque leur dégradation prépare l'érosion. D'une façon générale, la dégradation des sols en particulier à Menzel Habib est liée à celle de la végétation naturelle. En effet, la disparition progressive du couvert végétal conduit :

- à un appauvrissement en matière organique se traduisant, d'une part, par une désorganisation de la structure et des propriétés physico-chimiques du sol, et, d'autre part, par un abaissement de la fertilité ;
- à la disparition du voile éolien, très mobile, mais qui, lors des fortes pluies, joue un rôle énorme en diminuant l'énergie cinétique des gouttes d'eau, et en limitant les phénomènes de ruissellement primaire. En l'absence du voile éolien les sols se « glacent » très vite en surface (quelques pluies y suffisent en l'espace de 2-3 mois), et une « pellicule de battance » de quelques millimètres d'épaisseur se développe rapidement, même sur des sols très sableux tels que les sierozems. La généralisation de ce phénomène conduit : à une diminution de l'efficacité de la pluie dans la recharge des réserves en eau du sol, à une augmentation du ruissellement, qui entraîne les graines des espèces végétales loin de la zone, à une mauvaise économie de l'eau du sol au cours de l'année (augmentation de l'évaporation, absence de « mulch »), et à favoriser et accentuer les phénomènes d'érosion hydrique.

Enfin, un autre aspect de la dégradation est celui de sa quasi-stérilisation par des apports éoliens massifs sous forme de dunes non fixées. Ce phénomène s'est développé avec l'introduction de la

céréaliculture mécanisée et il consiste en une véritable fossilisation de la steppe et du sol qui la porte par quelques centimètres, voire parfois un mètre ou deux, de sable d'apport éolien, au voisinage des surfaces emblavées. Dans certains cas la végétation spontanée ne peut recoloniser ces milieux, il en résulte la formation de dunes vives qui, dans les zones présahariennes, conduisent rapidement à la formation d'un erg (Floret *et al.* 1976).

En outre, l'étude des états de surface du sol permet les changements d'échelle. Les états de surface du sol peuvent à la fois être quantifiés au sol et détectés par les satellites et servir ainsi d'indicateurs des changements écologiques à long terme (**Cinquième partie, Chapitres 14 et 15**). L'idée de dégradation est souvent liée à l'augmentation des pellicules de battance, à la mise à nu du sol et à l'apparition d'affleurements gypseux dans la région de Menzel Habib ou encore à la formation de dunes de sable. Nos analyses doivent donc permettre de tester l'hypothèse suivante :

La dégradation croissante entraîne l'accroissement des surfaces relatives de pellicule de battance, de substrat mis à nu avec affleurement gypseux ou encore d'accumulation sableuse sous forme de dune.

Nous tenterons d'appréhender les variations des états de surface du sol *s.s.* en fonction des différents stades de dégradation pour chaque séquence de végétation et de voir comment la fréquence des états de surface du sol *s.s.* varie au cours du temps.

Matériel et méthodes

Lors des 4 saisons de récolte des données, nous avons mesuré les fréquences de chaque état de surface du sol *s.s.* qui ont alors été assimilées à des recouvrements grâce à la méthode d'analyse de points quadrats (*cf.* § 5.3.).

Des analyses de variance ont été entreprises pour comparer :

- la variance des états de surface du sol *s.s.* d'une même station au cours du temps ;
- la variance des états de surface du sol *s.s.* des systèmes écologiques entre eux le long d'un gradient de dégradation.

Résultats

a. Analyse de la variance saisonnière des états de surface du sol *s.s.*

La comparaison de la variance des états de surface du sol *s.s.* dans le temps (4 saisons étudiées) sur les 36 stations d'étude a montré les mêmes tendances à savoir que :

- les couverts de gypse affleurant dans les 3 stations concernées (AZ11, AZ25 et ZA4) ne présentent pas de variations significatives au cours des différentes saisons de mesures,

- les couverts de sable et de pellicule de battance quant à eux ne varient pas entre les saisons sur la majorité des stations. Cependant, dans certains cas les variations significatives témoignent de l'instabilité des états de surface d'une saison à l'autre. En effet, l'état de surface du sol à texture sablo-limoneuse peut devenir tout à tour voile sableux ou pellicule de battance. Ceci n'est pas étonnant et dépend en grande partie de la pluviosité (formation de pellicule) et du piétinement par les animaux (remise en mouvement des particules sableuses). Cependant, 3 saisons sur quatre présentent les mêmes couvertures de sable et de pellicule de battance. Nous utiliserons donc une seule saison (avril 1999) pour effectuer l'analyse de la variance des couverts des états de surface du sol *s.s.* en fonction de la dégradation.

b. Analyse de la variance des couverts des états de surface du sol *s.s.* en fonction de la dégradation dans chaque séquence de végétation

Les résultats des différentes ANOVA pratiquées sur les états de surface du sol *s.s.* sont présentés en annexes (**Annexe 15**). Nous présentons ici un tableau récapitulatif (**Tableau 7.1.**) des analyses statistiques et des conclusions qui en découlent :

	Sable	Pellicule de battance	Croûte de gypse	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i>	RK0<<<RK1=RK2	RK0>>>RK1=RK2	-	* Forte diminution du rec. sableux
Séquence à <i>Seriphidium herba-alba</i>	AA0=AA1	AA0>AA1	-	* Pas d'effet sur le rec. sableux * Augmentation du rec. de pellicule de battance
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i>	AR0=AR1	AR0=AR1	-	* Pas d'effet sur les états de surface du sol
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i>	AZ0=AZ1 et AZ1=AZ2 AZ0<<AZ2	AZ0=AZ1=AZ2	AZ0>>>AZ1>AZ2	* Diminution du rec. sableux entre les stades MOYDEG et TRDEG * Pas d'effet sur le rec. de pellicule de battance * Forte augmentation du rec. de croûte de gypse

Tableau 7.1. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur les recouvrements des types biologiques

Légende : MOYDEG = moyennement dégradé, TRDEG = très dégradé

La régression du voile sableux semble affectée de manière significative la séquence RK alors qu'il était presque généralisé dans la steppe RK3 (steppe à *Rhanterium suaveolens* en bon état, recouvrement total des pérennes > 25 %). Elle affecte aussi la séquence AZ à un moindre degré. Alors que la régression de ce voile sableux laisse place à une pellicule de battance lors de la dégradation des sols de la steppe à *Rhanterium suaveolens*, les steppes à *Anarrhinum brevifolium* voient leurs sols érodés et la croûte de gypse être mis à nu. La dégradation de la séquence AA entraîne l'augmentation

des surfaces à pellicule de battance. Enfin, la séquence AR semble indifférente à la dégradation. Ceci n'est pas étonnant puisque l'état de surface dominant (sable) est représenté par des dunes de sables fixé soit plus de 80 % de sable.

Une fois encore, nous constatons que la dégradation n'affecte pas de la même manière les séquences de végétation. L'apparition de pellicule de battance (séquence à *Rhanterium suaveolens*) et sa généralisation (séquence à *Seriphidium herba-alba*) témoignent de la dégradation, de la déstructuration puis de la déflation des horizons superficiels des sols et du voile éolien. La parenté entre les séquences RK et AA, et en particulier, la généralisation de la pellicule de battance caractéristique de leurs stades les plus dégradés est à l'origine de la difficulté de diagnostic de « l'écosystème de référence ». De même les accumulations sableuses des dunes fixées (séquence à *Stipagrostis pungens*) constituent un élément de diagnostic de la dégradation. Enfin, la mise à nu du substrat mère (affleurement gypseux) au niveau des glacis (séquence à *Anarrhinum brevifolium*) montre clairement une érosion de la surface des sols.

Discussion

a. Etats de surface du sol : fonctionnement des systèmes écologiques et indicateurs de dégradation

La surface, considérée par les pédologues comme partie intégrante du sol, constitue un compartiment privilégié pour le diagnostic des conditions de milieu (Maignien 1969 et 1980, Aubert & Girard 1978, Girard, Viellefon *et coll.* 1980). De la même façon les phytoécologues placent la surface du sol parmi les caractères externes du « substrat de la végétation », c'est-à-dire du sol (Godron *et al.* 1968).

Les changements qui se produisent à la surface des sols induisent des modifications du type et/ou de la distribution des différents états de surface élémentaires comme nous venons de l'observer dans les différentes séquences de végétation. Compte-tenu de la complexité des processus en jeu, et de la variété des situations, il est très difficile, parmi les causes de dégradation du milieu, de faire la part entre les causes naturelles (sécheresse) et les causes anthropiques (augmentation de la population, de la charge pastorale, des surfaces cultivées.. Bernus 1984). Force est d'admettre qu'il existe des dynamiques d'état de surface, indépendantes de toutes actions (Casenave & Valentin 1989). La prise en compte de ces modifications est essentielle car elles témoignent de l'altération du potentiel biotique mais aussi de la capacité d'infiltration de l'eau. En outre, les possibilités d'émergences des plantules et la germination peuvent être modifiées (Casenave & Valentin 1989, Escadafal 1989).

La présence d'organisations particulières à la surface des sols est une caractéristique des régions arides. Ainsi, les croûtes dites de « battance » sont apparues comme étant une caractéristique essentielle de la surface des sols arides et la région de Menzel Habib ne déroge pas à la règle. Elle affecte surtout les zones anciennement cultivées, laissées en jachère ou abandonnées (séquence AA) et confirme les observations faites au Sahel sur les jachères (Ambouta *et al.* 1996) Cependant, les états de surface du sol comprennent bien d'autres éléments tels que les pavages de cailloux et de graviers, les placages de sable, des algues, ou encore des efflorescences salines. Ces différents composants ont un impact sur l'infiltration, le développement des plantes, la sensibilité du sol à l'érosion hydrique ou à la déflation, comme cela a été montré en Tunisie par exemple (Escadafal 1979, Floret & Pontanier 1982, Telahigue *et al.* 1987).

L'étude de l'infiltration sur les sols à surface irrégulière (labours, par exemple) a montré qu'une forte rugosité de la surface diminue considérablement le ruissellement (Burwell *et al.* 1963, Johnson *et al.* 1979). Cette notion de rugosité, associée à celle de cohésion, est également un paramètre très important dans le calcul de la sensibilité d'un sol à la déflation (Chepil & Woodruff 1963, Skidmore *et al.* 1970, Bagnold 1973).

Hormis l'observation des états de surface du sol, le diagnostic de la dégradation des sols, peut être approfondi par la prise en compte de son épaisseur. Nous avons pu remarquer lors des prélèvements d'échantillon de sol pour les analyses édaphiques (*cf.* § 7.1.3.) que le substrat géologique se situait la plupart du temps à 40-50 cm en dessous de la surface du sol (séquence RK et AA), lorsqu'elle n'était pas affleurante. Ces caractéristiques peuvent avoir une influence sur la réserve en eau utile et sur l'installation des espèces ligneuses dont le système racinaire se développe en profondeur. Les systèmes écologiques en bon état, décrits dans les années 70 (Floret *et al.* 1978), présentaient des sols profonds dont l'épaisseur atteignait 1 m au-dessus du miopliocène gypseux. Il apparaît donc évident que les sols ont été tronqués depuis cette époque, du fait de l'agressivité des agents de l'érosion éolienne et hydrique. Ce constat est sans doute en relation avec les phénomènes de désertification intense observés à la fin des années 80. Parmi les causes explicatives, nous pouvons évoquer la mise en culture intense et le piétinement des animaux domestiques, provoquant des phénomènes de déflation par endroit et d'accumulation par ailleurs.

Les modifications des états de surface du sol *s.s.* en particulier l'apparition et la généralisation des croûtes superficielles (gypse, battance) constituent donc un bon indicateur d'aridification (Federoff & Courty 1989). Concernant les seuils de dégradation, au regard de nos observations personnelles, il semblerait que la diminution de moitié de la couverture sableuse de la steppe à *Rhanterium suaveolens* permette d'identifier un seuil entre les milieux moyennement dégradés (67 % de sable en moyenne) et les milieux très dégradés (33 % de sable). De même, l'augmentation

importante de pellicule de battance dans les milieux caractéristiques de la séquence à *Seriphidium herba-alba* permet de discriminer les systèmes écologiques dégradés (37 % de pellicule) des systèmes écologiques très dégradés (76 % de pellicule). Enfin, au cours de l'érosion des glaciers à *Anarrhinum brevifolium* nous observons l'apparition progressive de la croûte de gypse affleurante depuis 0% à 30%. Cette dernière valeur élevée marque une très forte dégradation de la surface des sols. Ces dégradations des états de surface du sol sont notables, au travers de la diminution du couvert végétal pérenne (cf. § 6.2.3.), et témoignent de la difficulté croissante de la végétation à s'établir et à croître sur des sols présentant des obstacles mécaniques à la germination (pellicule) mais aussi une réduction de l'espace favorisant l'enracinement (croûte de gypse). La réduction de l'épaisseur des sols, quant à elle, apporte une information supplémentaire et peut à son tour servir d'indicateur de dégradation et en particulier d'érosion des sols.

b. Etats de surface du sol et détection spatiale des changements écologiques

Dés les premières recherches sur l'utilisation de la télédétection dans les zones arides, la prise en compte des caractéristiques de la surface des sols est apparue indispensable pour interpréter les images satellitaires (Long *et al.* 1978). Ces modifications de la surface du sol influencent la réflectance ce qui entraîne des modifications de la balance énergétique (effets climatiques potentiels) et des modifications du signal reçu par les satellites.

La prise en compte des états de surface du sol (le sol proprement dit mais aussi la végétation, cf. § 6.2.3.) autorise l'étude des modifications de la structure et de la composition de la surface des sols par satellite. Comme nous l'avons souligné au § 6.2.3., l'étude des phénomènes de désertification et de leur surveillance sur le long terme concerne la détection des variations des états de surface du sol *s.s.*, paramètres plus pertinents que la couverture végétale chlorophyllienne (verte). Cette détection nécessite donc une confrontation régulière entre les mesures écologiques de terrain ou « vérité terrain » et les résultats des traitements de télédétection. Nous verrons par la suite comment les changements d'états de surface du sol peuvent être détectés par le satellite (**Chapitres 14 et 15**).

Conclusion

Les états de surface du sol proprement dits sont des indicateurs pertinents de la dégradation des terres en zones arides. En particulier, l'apparition de croûte de battance et/ou de gypse affleurante constitue deux indicateurs de la dégradation des sols dans la région de Menzel Habib. Ces modifications peuvent être observées au travers de seuils marquant une dégradation intense suivant les différentes séquences de végétation : la steppe à *Rhanterium suaveolens* très dégradée est marquée par une diminution de moitié de la couverture sableuse, la steppe à *Seriphidium herba-alba* présente une

augmentation de 30 % de l'extension de la pellicule de battance tandis que les affleurements gypseux atteignent 30% de la surface des sols des glacis à *Anarrhinum brevifolium*.

Les modifications des états de surface du sol influencent fortement le fonctionnement hydrique des sols (accentuant le ruissellement sur les sols battants et à croûte de gypse) et affectent l'installation de la végétation (obstacle au recrutement des espèces, à l'enracinement). L'ensemble des modifications de la structure et de la composition des états de surface du sol affecte donc le bilan hydrique (§ 7.1.2.) et la fertilité des sols (§ 7.1.3.).

7.2. La disponibilité en eau des sols

Cet attribut n'a pas été étudié lors de ce travail mais son intérêt est indéniable car il permet d'effectuer des prédictions sur la saisonnalité, la durée et l'importance de la production végétale. Nous tenterons ici de faire une brève revue des connaissances et des études antérieures en la matière. Il est admis que la variabilité interannuelle de la production primaire est corrélée à la pluviosité de l'année et en particulier à la répartition des pluies. Selon les séquences de végétation la production primaire sera très différente : la production d'une steppe des zones gypseuses ne dépasse pas 350 kg MS/ha tandis que la production primaire des fonds alluviaux atteint 2250 kg, pour une même pluviosité annuelle (Floret & Pontanier 1982, Floret *et al.* 1983). Cependant, la végétation adaptée aux conditions de sécheresse utilise efficacement la pluie annuelle infiltrée jusqu'à un maximum qui n'excède pas la pluviométrie annuelle maximale caractéristique du bioclimat aride inférieur (cf. schéma de l'efficacité comparée des systèmes écologiques vis-à-vis des précipitations, Floret & Pontanier 1982, Floret *et al.* 1983). Un modèle de simulation de la production primaire a d'ailleurs été mis au point (Floret *et al.* 1982, Rambal 1985) Dénommé « ARFEJ » (nom arabe de *Rhanterium suaveolens*), ce modèle permettait la simulation de la production primaire de la steppe à *Rhanterium*. De tels travaux devraient être actualisés et améliorés afin de les rendre généralisables et de les utiliser pour l'évaluation des potentialités actuelles de croissance des peuplements végétaux. La généralisation du modèle exige une grande connaissance de la variabilité spatiale de l'état de surface du sol, de son épaisseur, de sa texture, de la structure et de la quantité de végétation présente... Floret *et al.* 1989-1990. Une diminution de la production primaire en relation avec les conditions pluviométriques actuelles pourrait servir d'indicateur de désertification. Les études entreprises en 1992 sur une période remontant jusqu'à 1948 grâce à l'étude de photographies aériennes (**Tableau 7.2.**) permettent de disposer de bonnes estimations sur l'évolution de la réserve utile RU en eau des sols.

		1948	1963	1975	1985	2000
Valeur régionale moyenne de la réserve utile en eau des sols pour la végétation (RU en mm)		113,4	113,2	112,8	107,5	?
Perte de la capacité régionale de stockage en eau par rapport à 1948 (en 10^6 m^3)		-	0,163	0,488	4,794	?
Coefficient régional moyen d'efficacité des pluies pour la recharge des réserves en eau du sol (%)	Année moyenne (150 mm)	91,02	91,02	91,17	89,34	?
	Année pluvieuse (250 mm)	76,9	76,1	76,2	72,7	?
Quantité moyenne annuelle d'eau perdue par ruissellement et d'eau accumulée dans les dépressions endoréiques ((en 10^6 m^3)	Année moyenne (150 mm)	9,625	10,027	9,860	11,903	?
	Année pluvieuse (250 mm)	41,874	44,461	44,293	50,714	?

Tableau 7.2. : Evolution du régime hydrique régional (d'après Floret *et al.* 1992)

L'évolution du régime hydrique de la région de Menzel Habib (**Tableau 7.2.**) entre 1948 et 1985 a montré une baisse de la réserve utile en eau du sol et une perte de capacité de stockage de près de $5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ sur l'ensemble de la région.

Entre 1948 et 1985, l'extension des mises en culture des terres et l'augmentation de la pression pastorale, ont fait baisser la capacité de la réserve en eau utile de 5,9 mm sur l'ensemble des terres toujours exondées. Ceci correspond à une perte de capacité de stockage de près de $5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ sur l'ensemble de la région de Menzel Habib. Dans le même temps le coefficient régional d'efficacité des pluies Ke a baissé de 6%, soit une perte supplémentaire en eau par ruissellement de près de $10 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ en cas d'année pluvieuse (250 mm). Les effets des transformations de l'utilisation des terres dans les années 70 se font sentir depuis 1982 avec une nette détérioration des propriétés hydrodynamiques de la région (Floret *et al.* 1992). Cependant, ces données précèdent la phase de désertification intense de la fin des années 80 et il est probable que les conditions actuelles ne sont pas les mêmes qu'en 1985, tout au plus elles y sont égales. Comme nous l'avons rappelé au § 5.3., il semblerait aujourd'hui, d'après nos propres observations, que les caractéristiques pédologiques des sols aient évolué (§ 7.1.1.). La profondeur des sols à laquelle nous rencontrons la croûte de gypse a diminué. Les sols de la plaine centrale de Menzel Habib, à l'origine sableux et profonds (100 cm), ont été érodés et ont laissé place à des sierozems sablo-limoneux tronqués, plus ou moins battants et peu épais (40 à 50 cm). Il est donc impossible, à moins d'effectuer de nouvelles études concernant le bilan hydrique, d'identifier un indicateur de désertification au travers des données antérieures qui ne reflètent plus la réalité. Des investigations supplémentaires et une étude concernant la perte en sol sont nécessaires afin d'établir un bilan complet de la zone d'étude (les processus d'érosion n'étant pas généralisables à l'ensemble de la région). Cependant, nous pouvons tirer quelques enseignements de ces observations à savoir que les pertes en sol pourraient servir d'indicateurs de la dégradation.

Nous attirons finalement l'attention sur le fait que les données antérieures (de 1948 à 1985), nous permettent d'avoir des « données de référence » sur la disponibilité en eau du sol et sur les propriétés pédologiques des systèmes écologiques. Il serait nécessaire de les comparer aux données actuelles (à acquérir) si des études sont entreprises en ce sens afin de répondre à l'hypothèse suivante : *la réserve en eau utile des sols diminue lorsque la dégradation augmente* (§ 3.1.3.).

D'autre part, l'eau joue aussi un rôle sur les propriétés physiques des sols en tant que liant des constituants et assurant la pérennité de structures acquises au cours du temps, qu'elles soient d'origine biologique (êtres vivants et racines) ou qu'elles résultent de processus physiques (fissures). Du fait de fortes dessiccations en zone aride, l'eau n'assure plus son rôle d'agent de cohésion. Il peut en résulter une instabilité physique aussi bien en surface (érosion) qu'en profondeur (effondrement des macropores). La mise en valeur agricole et les pressions mécaniques exercées par les animaux ont alors tendance à produire des déséquilibres préjudiciables (Tessier 1994).

Enfin, l'efficacité d'utilisation des pluies (*Rain use efficiency* RUE qui correspond à la production de matière sèche par mm de pluies enregistrées) pourrait être utilisée pour compléter le diagnostic de la dégradation. En effet, elle permet de prédire la production végétale sur le long terme en connaissant les conditions édaphiques (Le Houérou 1984), au moins au niveau local (Prince *et al.* 1998). Plus la RUE est faible et variable, plus le milieu se dégrade et plus la production primaire est irrégulière.

7.3. La fertilité des sols

Dans le domaine steppique qui nous intéresse, les sols sont assez bien différenciés et se répartissent selon la toposéquence identifiée par Floret *et al.* (1978), Floret & Pontanier (1982). Le chimisme de ces sols, pauvres en matière organique (le taux de MO des horizons supérieurs dépasse rarement 0,6 à 0,7%), est dominé essentiellement par la dynamique des sels de calcium (gypse et calcaire). L'humus, de type « mull calcaire de steppe » (Duchaufour 1970, Pouget 1980) est très stable (C/N < 10) et facilement minéralisable.

Il n'est plus besoin de rappeler l'importance des relations sol – végétation, les caractéristiques édaphiques étant considérées comme éléments majeurs de la différenciation et de la diversité des phytocénoses. En tant que descripteur du fonctionnement (ou du dysfonctionnement) des écosystèmes (perturbations anthropiques), les résultats des analyses édaphiques, décrites ci-dessous, doivent nous permettre d'évaluer l'impact de la dégradation sur les propriétés physico-chimiques des sols et de diagnostiquer la fertilité de ceux-ci. En outre, une telle étude doit permettre de juger de la possibilité des plantes à s'établir et à croître et de répondre à l'hypothèse suivante :

La fertilité globale des sols est altérée par la dégradation.

Il s'agit de compléter notre diagnostic concernant la qualité des sols le long de gradient de dégradation et d'établir la qualité des sols qui porte la végétation steppique. La qualité des sols peut être définie comme « *the ability of the soil to serve as a natural medium for the growth of plants that sustain human and animal life* » (Karlen *et al.* 1992). Les indicateurs usuels de la qualité des sols concernent les indicateurs chimiques : cations échangeables et capacité d'échange cationique, nutriments disponibles et en particulier l'azote (Yakovchenko *et al.* 1996) et le carbone (Karlen *et al.* 1996, Karlen *et al.* 1997).

Matériel et méthodes

Les taux de matière organique, d'azote et la capacité d'échange cationique semblent être les paramètres les plus significatifs et les plus pertinents de la fertilité du sol en zone aride méditerranéenne. Afin de discriminer les systèmes écologiques et les stades de dégradation en fonction de ces trois attributs vitaux de l'écosystème, nous avons envisagé d'utiliser l'Analyse en Composantes Principales, seul traitement statistique qui convenait. L'ANOVA était impossible puisque nous disposions d'une seule valeur pour chaque attribut dans chaque station.

Analyse en Composantes Principales (ACP)

L'analyse en composantes principales (ACP) est une technique qui permet de faire la synthèse de l'information contenue dans un grand nombre de variables. Les composantes principales sont de nouvelles variables, indépendantes, combinaison linéaire des variables initiales, possédant une variance maximum. Ces nouvelles variables permettent parfois d'éclairer les mécanismes intimes mis en œuvre par la genèse des données. Elles permettent aussi d'utiliser dans de meilleures conditions des techniques multivariées classiques comme la régression linéaire. Les composantes principales autorisent en outre la représentation graphique de grands tableaux de données trop complexes à décrire par les méthodes graphiques habituelles. C'est incontestablement cette dernière propriété qui est à l'origine de leur large utilisation. En toute rigueur, une ACP ne nécessite aucune condition de validité et s'applique à des variables quantitatives (Falissard 1998).

Les prélèvements de sols ont été effectués sur un sous-échantillon de 30 stations en mars 1999 (20 stations en steppe et 10 champs cultivés) de manière à représenter les différents systèmes écologiques identifiés suivant la toposéquence décrite par Floret *et al.* 1978 (des montagnes vers la plaine, en passant par les glacis). L'analyse des sous-échantillons n'avait porté que sur la détermination des taux de matière organique et d'azote et de la capacité d'échange cationique. Une première ACP avait été entreprise sur le tableau de contingence de ces données édaphiques mais les facteurs explicatifs de la distribution des relevés dans les plans factoriels semblaient être d'ordre granulométrique, indépendamment des variables étudiées (matière organique, azote, capacité d'échange cationique). Ne disposant pas des pourcentages des différentes fractions de la terre fine, nous avons complété nos analyses édaphiques au printemps 2000 sur un sous-échantillon de 21

stations (20 stations en steppe et 1 champ cultivé) en analysant la texture, le pH, les taux de gypse et de carbonates... (**Annexe 16**). Une nouvelle ACP a été entreprise sur ce deuxième tableau de contingence constitué par les variables suivantes : matière organique [MO], carbone [C], azote [N], capacité d'échange cationique [CEC], cations échangeables avec les ions sodium [Na], potassium [K], calcium [Ca] et magnésium [Mg], taux de gypse [Gyp], taux de carbonates [CaCO₃], sable fin [Saf], Sable grossier [Sag], Limon fin [Lif], Limon grossier [Lig], Argile [Arg]. Une classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre 2 a permis de compléter cette analyse.

Résultats

a. Analyse des données brutes

L'interprétation des données brutes (**Annexe 16**) met en évidence les principales caractéristiques des 21 échantillons étudiés :

- La texture : sableuse à sablo-limoneuse
- La matière organique : les taux de matière organique, mesurés sur l'ensemble des échantillons, varient de 0,13 à 0,67% de la terre fine et restent donc relativement faibles. La majorité des sites étudiés sont donc pauvres en matière organique, seules 4 stations (AZ20, AZ6, AZ142) se distinguent du lot par les plus forts taux.
- L'azote : les taux d'azote présente également de très faibles valeurs de 0,00 à 0,08 %
- Le rapport C/N : constamment inférieur à 8 sur nos stations, il témoigne d'une minéralisation rapide de l'azote (issu de la décomposition de la matière organique en particulier la litière) des sols étudiés. En outre, cette minéralisation favorise la formation de complexes argilo-humiques très stables.
- Le complexe absorbant
 - La capacité d'échange cationique ou capacité totale d'échange (CEC ou T), principale caractéristique du complexe absorbant, présente un taux relativement faible variant de 7,8 à 20,0 méq / 100 g de terre. Généralement, la capacité totale d'échange est faible pour les sols sableux et les analyses édaphiques le confirment.
 - Les cations métalliques présentant les plus forts taux sont les cations Mg²⁺ (entre 5,62 et 18,59 méq / 100g de terre) et à un moindre degré les cations Ca²⁺ (entre 0,18 et 2,38 méq / 100g de terre). Il existe ainsi une très forte corrélation (>0,9) entre ces deux cations et la somme des cations échangeables (S). Ils sont donc disponibles en grande quantité pour la nutrition minérale des végétaux, si besoin est.
 - Le taux de saturation (V) du complexe argilo-humique est compris entre 93,50 et 99,87 %. Le complexe argilo-humique est presque saturé puisque ces taux avoisinent les 100%. Ceci s'explique aisément par la nature calcaire de la roche mère de nos sols (saturation en ions Ca²⁺ et Mg²⁺). En outre, plus le sol est saturé, plus son acidité est faible et son pH élevé. Ceci

confère donc à l'ensemble des sols étudiés un caractère basique, d'ailleurs le pH varie de 8,3 à 8,77.

- Le rapport Na/T : plus la solution sera riche en Na⁺, plus la proportion dans le complexe sera élevée et le rapport Na/T sera élevé (Valles *et al.* 1982). Ce paramètre permet de juger de la salinisation des sols. Compris entre 0,01 et 0,05, ces valeurs montrent que les sols de la région de Menzel Habib (parcours ou champs cultivés en sec) ne sont pas soumis à des phénomènes de salinisation.

b. Typologie des sols : l'analyse en composantes principales

L'Analyse en Composantes Principales associée à une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) a permis, d'une part de mettre en évidence l'importance des variables et leurs relations et, d'autre part, d'établir une typologie des placettes sur la base de leurs caractéristiques édaphiques. La CAH a permis d'établir un dendrogramme séparant deux sous-ensembles de variables davantage liées entre elles qu'avec les autres :

- un sous-ensemble A subdivisé en deux sous-ensembles :

A $\left\{ \begin{array}{l} \text{A1} \quad \text{Arg, Lif, K, CaCO}_3, \text{Lig, MO, C, N} \\ \text{A2} \quad \text{Saf, Sag} \end{array} \right.$

- un sous-ensemble B tel que :

B $\quad \text{Gyp, Mg, CEC, Ca, Na}$

L'interprétation des axes factoriels repose essentiellement sur la prise en compte des contributions des variables édaphiques dans la constitution des axes. L'examen des valeurs des taux d'inertie montre que 74,86 % de l'information est contenue dans les trois premiers axes dont les valeurs respectives sont 35,28 %, 23,82 % et 15,76 %.

Interprétation de l'axe 1 :

Les variables qui définissent le mieux l'axe 1 c'est-à-dire celles dont les contributions (CTR) sont les plus élevées, sont les suivantes :

Côté négatif de l'axe 1 Variables édaphiques (CTR)	Côté positif de l'axe 1 Variables édaphiques (CTR)
	MO (136) C (136) N (136) Lif (133) Arg (125) Lig (122)

Le pôle positif de l'axe est marqué par les fortes valeurs de variables liées à la fertilité des sols (MO, C, N) ainsi que les variables liées à la texture limoneuse des sols. Aucune variable ne permet d'identifier le pôle négatif.

L'axe 1 sous-tend donc du pôle négatif au pôle positif un gradient croissant de la teneur en matière organique *s.l.*, en azote et en limons des sols. Les sols limoneux sont aussi les plus riches.

Interprétation de l'axe 2 :

Côté négatif de l'axe 2 Variables édaphiques (CTR)	Côté positif de l'axe 2 Variables édaphiques (CTR)
Gyp (226) CEC (178) Mg (149)	Saf (215) Ca (125)

Sur cet axe, le pôle positif se différencie par les fortes valeurs de la variable Sable fin (Saf) et de l'ion calcium. Le pôle négatif, quant à lui, est marqué par les fortes contributions des variables de gypse et de l'ion magnésium.

L'axe 2 sous-tend donc un gradient de texture des sols, des sols gypseux au pôle négatif aux sols sableux au pôle positif ainsi qu'un gradient de la dynamique des cations échangeables en particulier calcium et magnésium.

N.B. : L'importance des ions Mg^{2+} et Ca^{2+} a déjà été signalée en Provence (SE France) ; la dominance de l'un ou l'autre de ces ions semble avoir une influence majeure sur la répartition de certaines espèces.

Interprétation de l'axe 3 :

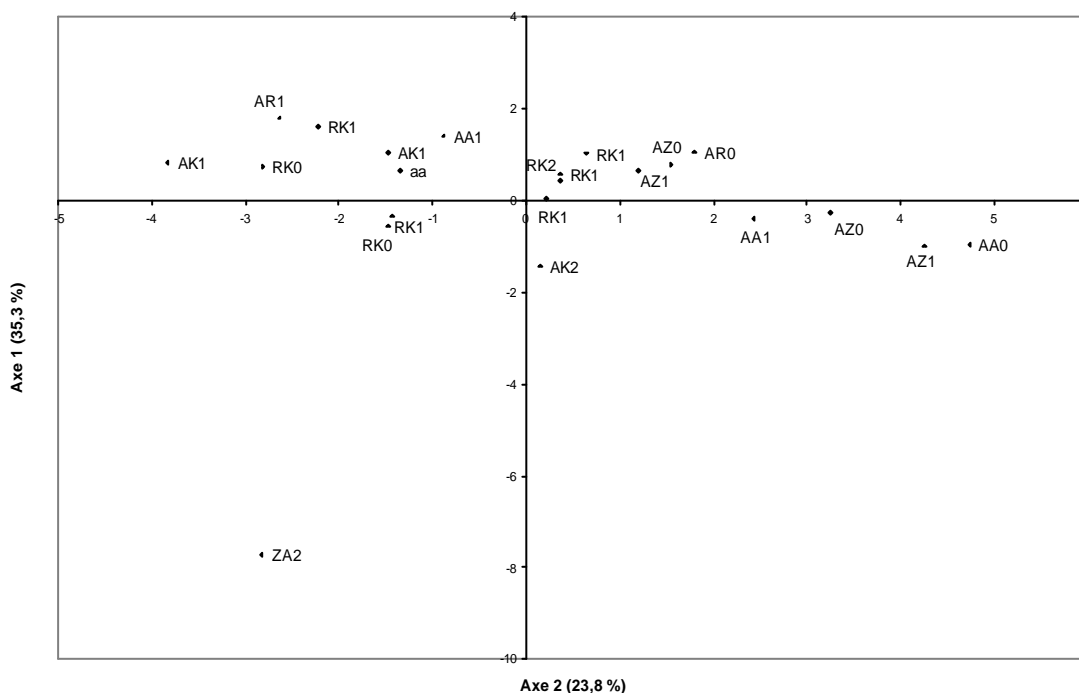
Côté négatif de l'axe 3 Variables édaphiques (CTR)	Côté positif de l'axe 3 Variables édaphiques (CTR)
Na (197)	K (107) CaCO ₃ (92)

L'axe 3 s'identifie globalement par les fortes valeurs de l'ion potassium au pôle positif *versus* les fortes valeurs de l'ion sodium au pôle négatif. Nous avons donc à faire à un gradient croissant de la teneur en potassium des sols donc de la réserve nutritive minérale des plantes, du pôle négatif au pôle positif de l'axe. D'autre part, il existe un gradient croissant de la teneur en ion sodium vers le pôle négatif en rapport avec les fortes teneurs en gypse.

En outre, l'analyse du dendrogramme relatif aux différentes stations permet d'individualiser 3 sous-ensembles indépendamment du stade de dégradation :

$$A \begin{cases} A1 & AZ0, AR0, AZ1, AZ0, AA1, RK1, RK1, AZ1, RK2, RK1, RK0, AK2, RK1, AA0 \\ A2 & AA1, AK1, AK1, aa, AR1, RK1, RK0 \\ A3 & ZA2 \end{cases}$$

La représentation graphique des relevés (**Figure 7.1.**) et des variables édaphiques (**Figure 7.2.**) dans les plans factoriels 1/2 montrent clairement que les stations sont réparties suivant la nature granulométrique des sols. Il existe une tripolarisation des relevés suivant les pôles gypse, limon et sable. Les taux de matière organique et d'azote opposent l'ensemble A1 aux ensembles A2 et A3 (stations pauvres en MO et N). Nous ne ferons pas figurer ici les plans factoriels 1/3 afin d'alléger l'exposé.



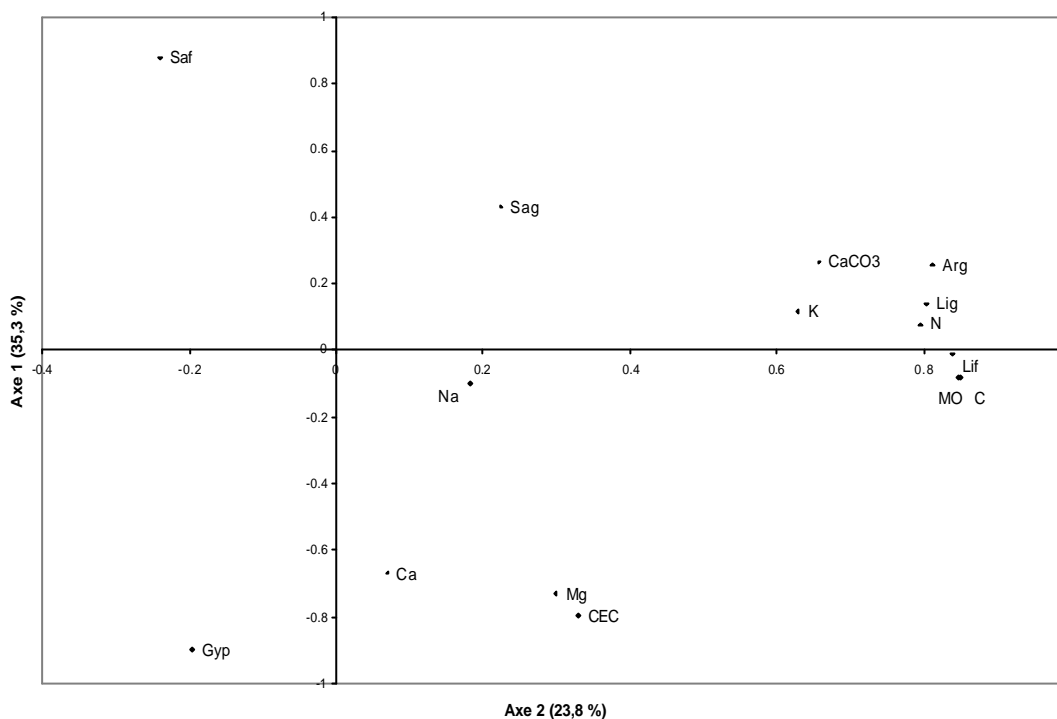


Figure 7.2. Projection des variables édaphiques dans les plans factoriels 1/2

D'une manière générale, ces sols sont pauvres en éléments nutritifs. Pour cela ils sont qualifiés d'oligotrophes. De plus, les **facteurs prépondérants de la différenciation des sols** se rapportent en premier à la **nature granulométrique** des sols et à la **fertilité** dans un deuxième temps, en particulier au taux de matière organique *s.l.*, à sa qualité (rapport C/N) et au taux d'azote. Cependant, la qualité des sols est indépendante du niveau de dégradation des systèmes écologiques (**Figure 7.1.**). Il semble donc difficile d'aller plus loin dans l'interprétation et de juger de la dégradation des sols grâce à leurs caractéristiques physico-chimiques.

L'ACP a cependant permis d'opposer deux grands types de sols :

* les **sous-ensembles A1 et A3**, caractérisés par des **sols pauvres à très pauvres en matière organique *s.l.* et en éléments minéraux.**

Ces sols présentent donc les caractères suivants (Soltner 1994) :

° la pauvreté en éléments organiques et minéraux permet de ranger ces sols parmi les plus oligotrophes du site d'étude ;

° les faibles taux d'azote leur confèrent une fertilité relativement faible.

* le **sous-ensemble A2**, constitué de **sols plus riches en matière organique *s.l.* et azote.**

Ces caractères confèrent à ces sols des propriétés qui leur sont propres (Soltner 1994) :

° la matière organique, augmente la fertilité du sol et améliore à la fois ses qualités physiques (elle régularise l'humidité en évacuant l'excès d'eau des sols argileux et en augmentant la capacité de rétention en eau des sols sableux), chimiques (l'humus agit sur les caractéristiques chimiques du sol et

sur la nutrition minérale des plantes) et biologiques (les matières organiques sont le support et l'aliment des êtres vivants du sol et participent à la nutrition des végétaux).

° l'azote constitue l'élément essentiel de la nutrition minérale des plantes.

Discussion

a. Production primaire et facteurs limitants secondaires : une fertilité carencée

Comme nous l'avons évoqué au § 7.1.2., la RUE intègre à la fois les capacités de production de la végétation et la capacité du sol à emmagasiner l'eau de pluie. Cependant, les observations en zone aride tunisienne montrent clairement qu'au delà d'un seuil pluviométrique (au dessus de 250 mm à 350 mm de pluie par an, respectivement pour les sols sableux et limoneux), la végétation est incapable de valoriser l'eau et la production primaire diminue (Floret & Pontanier 1982). Selon ces auteurs, des facteurs limitants secondaires apparaîtraient, liés en particulier à la nutrition azotée et phosphatée. Rambal (1985) reconnaît que la carence en azote est le facteur limitant qui se substitue au déficit hydrique lorsque l'alimentation en eau est satisfaisante et Le Houérou (1984) cite quelques exemples d'essais de fertilisation sous des régimes pluviométriques variés, mettant en évidence l'éventuelle indépendance entre la RUE et la pluviosité annuelle. Ainsi, les taux d'azote très faibles que nous avons observé constituent un facteur limitant de la croissance végétale et viennent une fois de plus appuyer les conclusions antérieures (Floret & Pontanier 1982).

Il ne faudrait pas oublier un deuxième facteur souvent limitant : le phosphore (P) dont les taux peuvent en partie ralentir la croissance végétale. Dans cette étude, nous n'avons pas déterminé les teneurs en P disponible, mais des données non-publiées (Visser, comm. écrite) de séquences similaires d'autres régions en Tunisie Présaharienne confirment qu'elle est généralement inférieure à 10 ppm en dehors des zones d'enrichissement (à proximité des habitats et des campements transhumants). En revanche, au sein des zones d'enrichissement, ces mêmes données révèlent des taux d'azote total et de P disponible d'un ordre de grandeur supérieur à ceux des steppes des environs. Mais en Tunisie Présaharienne, un milieu activement enrichi en minéraux est invariablement hautement perturbé : la végétation qui s'y maintient est avant tout inabîlé et à faible longévité (Jauffret & Visser, soumis). Ces très forts taux pourraient alors servir d'indicateur de dégradation.

b. La fertilité, un indicateur peu pertinent pour évaluer la dégradation des systèmes écologiques à Menzel Habib

Les faibles valeurs des paramètres de fertilité que nous avons étudiés ici, induisent probablement de fortes erreurs de mesure. En outre, Noy-Meir (1974) suggère que la croissance très

rapide des plantes durant les périodes pluvieuses peut « vider » les réserves en éléments nutritifs plus vite qu'elles ne se renouvellent. La variabilité inter-annuelle des réserves nutritives devrait être prise en compte lors de l'échantillonnage des sols. Des tailles d'échantillonnage importantes et des analyses de laboratoire à haute précision seraient nécessaires afin d'établir des différences significatives et d'observer des variations entre les stades peu dégradés et très dégradés. Dans l'immédiat, nous ne pouvons pas qualifier la dégradation à partir des paramètres de fertilité.

c. Niveaux critiques de matière organique pour le maintien des propriétés physiques des sols (Piéri 1991) en zone sahélienne

Piéri (1991) proposa des teneurs limites en matière organique en dessous desquelles les risques de dégradation physique (battance, déstructuration, tassement, lessivage, baisse de la porosité, érosion) deviennent importants, en particulier au Sahel. Le rapport « teneur en matière organique / teneur en argile + limon fin », fixe les différents niveaux de risques (Floret *et al.* 1993). Déjà appliqué par Delabre (1998), nous avons essayé par ce rapport d'évaluer la sensibilité de nos sols et leurs risques de dégradation.

La **Figure 7.3.** ci-dessous montre clairement la répartition des nos stations et permet de conclure sur leur dégradation déjà très avancée puisque la majorité des stations est située en deçà de la droite d'équation $MO/A+L \times 100 = 7$. Les risques de dégradation sont donc élevés pour quelques stations (AK77, RK22, AA61 et AR70) alors que les autres sont déjà physiquement dégradées.

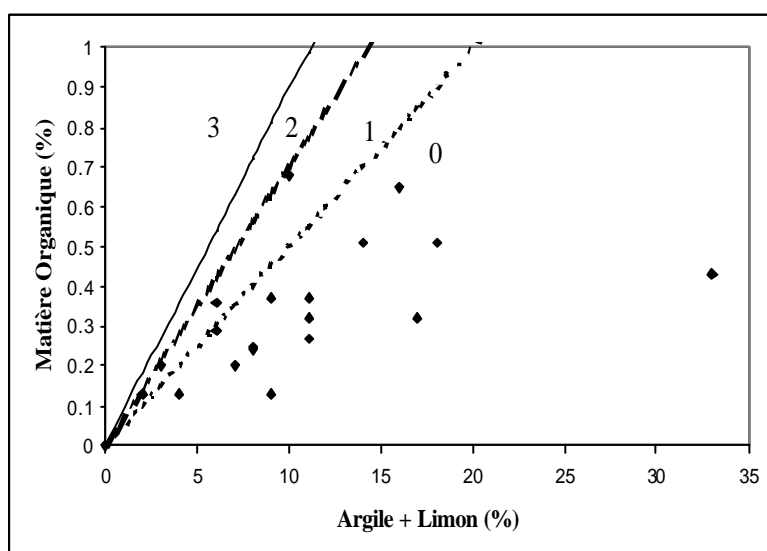


Figure 7.3. Position relative de nos mesures par rapport aux niveaux critiques de teneur en matière organique pour le maintien des propriétés physiques des sols (adapté de Piéri 1991).
Sols à risque de dégradation physique :
 ——— MO/A+L x 100 = 9
 - - - MO/A+L x 100 = 7
 - - - - MO/A+L x 100 = 5
 3 Sols suffisamment pourvus en matière organique
 2 Risque faible
 1 Risque élevé
 0 Sols physiquement dégradés
 ♦ Nos stations

Les stations moyennement dégradées et les stations très dégradées du point de vue du couvert végétal, présentent des caractéristiques édaphiques semblables et la sensibilité des sols à la

dégradation est très importante. La régression de la fertilité est apparemment indépendante de la diminution du couvert végétal mais nous pouvons supposer que la fertilité est altérée depuis très longtemps, suite à une utilisation séculaire des ressources par mise en culture, cueillette et surpâturage. Il y a donc une homogénéisation des caractéristiques chimiques des sols de la zone aride tunisienne. Les seuils de dégradation de Piéri pourraient donc servir d'indicateur d'alerte de la désertification.

Conclusion

Les attributs vitaux de l'écosystème relatifs à la fertilité des sols n'ont pas permis de discriminer les différents stades de dégradation puisque la texture, à elle seule, explique la répartition des stations d'étude le long de la toposéquence, caractéristique de la région de Menzel Habib. En effet, la différenciation des stations se fait selon les proportions de sable, limon et gypse, et à un moindre degré de la matière organique et de l'azote.

Cependant, les résultats des analyses édaphiques soulignent la pauvreté générale des sols en matière organique et en éléments minéraux : les sols peuvent être qualifiés d'oligotrophes. La nutrition minérale des végétaux est ici carencée en azote. En outre, un autre paramètre de la fertilité nous est apparu essentiel : le phosphore, dont la carence peut être limitante pour la croissance végétale et dont la prise en compte serait intéressante. Enfin, l'utilisation des seuils de dégradation de Piéri ont mis en évidence la fragilité de nos sols et la dégradation physique avancée de ces derniers.

Nous venons de mettre en évidence les conséquences des deux stress les plus reconnus en zone aride : le déficit hydrique (§ 7.1.2.) et la carence minérale (§ 7.1.3.). Nous verrons dans le § 9.3. comment les espèces s'adaptent à cet ensemble de stress et aux perturbations d'origine anthropique et comment les stratégies adaptatives de Grime peuvent expliquer la réponse des végétaux aux conditions abiotiques et biotiques du milieu. Les traits d'histoire de vie adoptés par les espèces seront abordés au travers des groupes fonctionnels (§ 9.4.).

7.4. Le stock de graines viables du sol

La banque de graines du sol (*soil seed bank*) est la réserve des graines viables présentes dans le sol et à sa surface (Pearson & Ison 1987). Il existe trois sources permettant de pourvoir la banque du sol en graines à savoir (1) la source directe, la plante mère *in situ*, (2) les semenciers à distance qui fournissent la banque de graines du sol grâce à des mécanismes de dispersion et (3) les semences propagées par l'homme afin d'atteindre des objectifs particuliers. L'expression du stock de graines viables est donc conditionnée par les conditions abiotiques du milieu, les propriétés intrinsèques liées

à la biologie des espèces (dormance, inhibition...et mortalité avant l'émergence des plantules (Elberse & Breman 1989) ainsi que par les activités anthropiques (facteurs biotiques) comme le montre la **Figure 7.4.** :

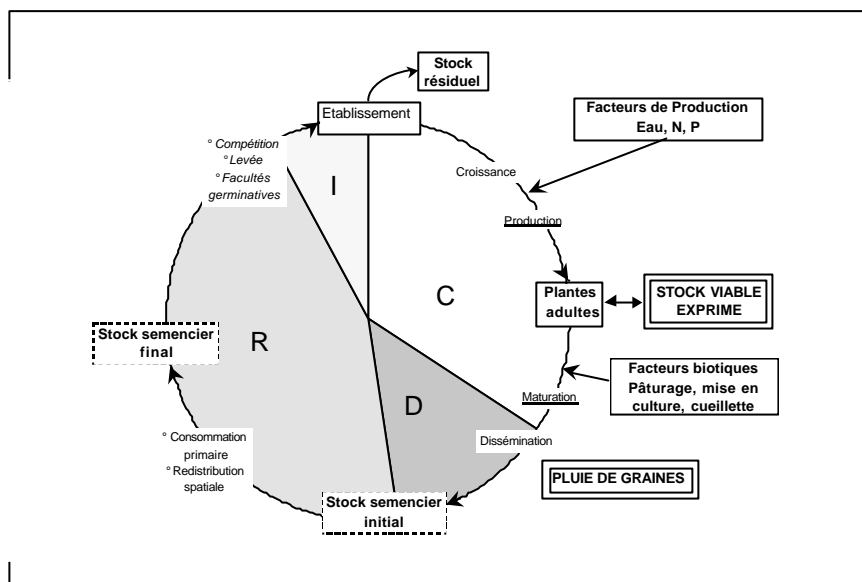


Figure 7.4. Modèle de la mise en place d'un peuplement (adapté de Grouzis 1992 et de Lecomte 1996). Légende :
I installation,
C croissance,
D dégénérescence
R repos.

Le potentiel de la banque de graine dans la succession de régénération (*sensu* van der Maarel 1988) des écosystèmes dégradés après une perturbation est bien reconnu et a été largement étudié (Egler 1954, Major & Pyott 1966, Connell & Slatyer 1977, Thompson & Grime 1979, Lavorel *et al.* 1991, Lavorel *et al.* 1993). Nous n'avons cependant pas étudié la banque de graines du sol et les graines viables dans le sol (compte tenu de l'échec de l'expérimentation de germination sous conditions contrôlées, cf. § 5.3.) mais l'expression du stock viable des graines du sol (stock viable exprimé) *in situ* de manière à répondre à l'hypothèse suivante :

La dégradation épuise le stock de graines viables du sol.

Par ailleurs, il est reconnu qu'une longue histoire de pâturage augmenterait la taille totale de la banque de graines (Major & Pyott 1966, Russi *et al.* 1992) en particulier du nombre de graines d'espèces annuelles (Allen *et al.* 1995). Qu'en est-il en Tunisie présaharienne ?

Matériel et méthodes

Le nombre de germination qui a été compté au printemps 1999 et au printemps 2000 (**Chapitre 5, § 5.3**) a permis d'effectuer des comparaisons de moyennes comme suit :

- le nombre moyen de germinations a été comparé entre les deux saisons de mesures sur chaque station (sous-échantillon de 10 stations),
- le nombre moyen de germinations a été comparé entre les stades peu dégradés ou dégradés et les stades très dégradés pour chaque séquence de végétation.

Résultats

Lors des deux campagnes de mesures, seules les germinations des espèces annuelles (thérophytes) et de quelques hémicryptophytes ont été observées. L'analyse de variance entre les nombres moyens de germinations de chaque station entre les deux années a montré une variabilité significative du nombre d'espèces germées. Ceci est sans doute en relation avec la variabilité des conditions climatiques en général et de la pluviométrie en particulier. Ces résultats confirment une fois de plus la grande variabilité de la germination, du recouvrement et de la richesse en espèces annuelles et hémicryptophytes au cours de l'année et entre deux saisons identiques.

Les résultats des différentes ANOVA pratiquées sur le nombre de germinations sont présentés à l'**Annexe 17**. Nous présentons ici un tableau récapitulatif (**Tableau 7.3.**) des analyses statistiques et des conclusions qui en découlent :

	Stock de graines Germination "in situ"	CONCLUSIONS
Séquence à <i>Rhanterium suaveolens</i> avr-99 avr-00	RK0>RK2 RK0>RK2	Le nombre de germinations (en relation avec la thérophytisation) augmente dans les stades TRDEG
Séquence à <i>Seriphidium herba-alba</i> avr-99 avr-00	AA0>AA1 AA0>AA1	Le nombre de germinations (en relation avec la thérophytisation) augmente dans les stades TRDEG
Séquence à <i>Stipagrostis pungens</i> avr-99 avr-00	AR0=AR1 AR0=AR1	La dégradation n'a pas d'effet sur le nombre de germinations in situ
Séquence à <i>Anarrhinum brevifolium</i> avr-99 avr-00	AZ0>AZ2 AZ0>AZ2	Le nombre de germinations (en relation avec la thérophytisation) augmente dans les stades TRDEG

Tableau 7.3. Tableau récapitulatif des résultats des différentes ANOVA portant sur le nombre de germinations des espèces *in situ*.

Légende : TRDEG = très dégradé

Force est de constater, que l'hypothèse émise au début de notre étude concernant l'appauvrissement du stock de graines viables du sol est en partie infirmée. En effet, les germinations d'espèces annuelles et d'hémicryptophytes sont significativement plus importantes dans les stades très dégradés des séquences de végétation étudiées, à l'exception de la séquence à *Stipagrostis pungens*. Cependant, nous n'avons pas observé la germination des espèces ligneuses dominantes de la zone d'étude et nous ne pouvons donc conclure en l'appauvrissement du stock des graines des chaméphytes dans le sol, ces graines n'ayant probablement pas trouvé de conditions favorables à leur recrutement.

Les germinations des espèces pérennes sont rares si l'on compare avec celles des éphémères comme l'ont montré AbdelRahman & Batanouny (non publié) en Egypte.

Discussion

a. Expression du stock de graines viables du sol

Lors de notre expérimentation *in situ*, nous avons observé une explosion du nombre de thérophytes germées, d'autant plus important que la dégradation était avancée. Ceci confirme nos observations précédentes concernant la généralisation du phénomène de thérophytisation (cf. § 6.2.1., § 6.2.2. et § 7.2.1.). Il se produit donc un enrichissement du stock semencier en espèces à cycle de vie court en particulier annuelles. Ceci est en accord avec les observations de Allen *et al.* (1995) et la longue histoire des pratiques agropastorales dans la région de Menzel Habib en est sûrement la cause.

Parmi les traits d'histoire de vie, la production de graines est l'un des plus déterminants du succès des plantes annuelles. La production de graines est déterminée par deux fonctions fondamentales : la capacité à acquérir des ressources de l'environnement et la fraction de ses ressources allouée aux graines. Si la réponse de la densité des plantes correspond à la réponse aux ressources disponibles, une augmentation de la densité des plantes favorise des génotypes adaptés aux environnements à faibles ressources et permet la coexistence de génotypes différents adaptés aux différents niveaux de nutriments disponibles (Sugiyama & Bazzaz 1997). Les espèces annuelles du domaine steppique tunisien présentent une forte densité (nombreuses germinations) et sont donc bien adaptées aux faibles ressources disponibles dans leur milieu à savoir :

- les faibles taux de fertilité que nous avons par ailleurs étudiés au § 7.1.3.
- les conditions climatiques annuelles en particulier la faible pluviométrie. Les évènements de recrutement sont fonction des ressources en eau disponibles comme nous le prouve la variabilité du nombre de germination entre deux années différentes. Les conséquences de la variabilité pluviométrique ont été observées sous tous les climats de type méditerranéen (Fuentes *et al.* 1988, Floret *et al.* 1989-1990). Les évènements de recrutement des plantes ne se produisent évidemment qu'aux périodes où les conditions de pluie et de température sont favorables (Johnston *et al.* 1991, Skoglund 1992, Lavorel & Lebreton 1992, Lavorel *et al.* 1993, AbdelRahman & Batanouny, non publié).

b. Implications pour la régénération et la restauration des steppes

Dans la plupart des habitats, des graines viables sont présentes dans le sol. Ces graines sont potentiellement utiles dans les travaux de restauration lorsque l'établissement d'une couverture végétale est désiré pour lutter contre l'érosion (Skoglund 1992).

En zone aride tunisienne, la dominance apparente de la banque de graines du sol par les espèces annuelles et la difficulté d'observer les événements de recrutement des espèces ligneuses pose un défi à la restauration de la végétation ligneuse comme le faisait remarquer Lyaruu (sous presse) dans la région du Kondoa Irangi (Tanzanie). Cependant, il serait nécessaire d'entreprendre des investigations de comptage des graines dans le sol afin de voir si la banque est carencée en graines d'espèces pérennes. Néanmoins, nous pensons que ces espèces favorisent plutôt un mode de reproduction alternatif : la multiplication végétative. La propagation végétative semble être la principale forme de croissance des ligneux (ex : *Rhanterium suaveolens*, *Astragalus armatus*, *Stipagrostis pungens*...) et il serait nécessaire d'identifier le type de comportement spatial de ces espèces. Les traits liés à ce mode de reproduction (capacité de multiplication végétative par bulbes, rhizomes ou stolons, rapport longueur des feuilles / largeur, saison et durée de croissance active, Altesor *et al.* 1999) pourraient servir d'indicateur de la dynamique végétale et permettrait de mieux comprendre les stratégies spatiales empruntées par les espèces pour survivre en milieu très contraint, en relation avec la densité (cf. § 6.2.4.) et le couvert des chaméphytes (cf. § 6.2.3.). La diminution du taux de reproduction végétative pourrait servir d'indicateur de dégradation.

Conclusion

La végétation naturelle est affectée par la variabilité pluviométrique dans sa composition floristique (cf. richesse spécifique § 6.2.1.), dans sa structure (cf. recouvrement végétaux § 6.2.3.), dans l'adaptation morphologique (cf. traits d'histoire de vie des espèces *sensu* Grime § 9.3. et types fonctionnels § 9.4.) et écophysiologicals (cf. § 7.2.1.) qui la composent. Les plantes à cycle court permettent de mieux faire face à cette variabilité (Le Houérou 1992). Le nombre de germinations au cours de l'année ne déroge pas à la règle et la densité des individus germés d'espèces annuelles a beaucoup varié entre les deux saisons de mesures en fonction de la pluviométrie annuelle. Le stock de graines qui s'exprime est donc fortement corrélé aux conditions favorables du milieu. Cependant, des tendances similaires ont été observées durant les deux années de mesures à savoir que le nombre d'individus germés est plus grand dans les stades de dégradation très avancée. A ce titre, l'augmentation des graines des espèces annuelles et leur capacité de germination peut servir d'indicateur de dégradation.

Par ailleurs, l'absence de germination d'espèces pérennes en particulier des espèces physionomiquement dominantes (les chaméphytes) du domaine steppique tunisien met une fois de plus en lumière les difficultés pour ces végétaux à se reproduire et à germer convenablement. Ces recrutements nécessitent des conditions climatiques particulièrement favorables ainsi qu'une chance de survie face à la prédation. Les végétaux investiraient donc plutôt dans la reproduction végétative

pour se propager. Des expériences devraient être menées pour vérifier nos propos sur quelques espèces (*Rhanterium suaveolens*, *Stipa lagascae*, *Astragalus armatus*, *Stipagrostis pungens*...)

Bien que chaque système écologique ne soit représenté que par un échantillon (constitué de 5 répétitions), notre étude avait pour objectif de démontrer qu'il existait des différences entre des milieux très contrastés. A valeur conceptuelle, ces premiers résultats ouvrent la piste à de nouvelles perspectives de recherche en particulier en ce qui concerne les stratégies spatiales utilisées par les différents types biologiques (en particulier chaméphytes) afin de se reproduire et se propager. En effet, il serait important de mettre en lumière l'avantage adaptatif supposé (installation et développement) des espèces qui rejettent de souches sur les espèces qui se régénèrent à partir de graines. Cette étude ne nous permet pas de juger correctement de l'épuisement ou de l'enrichissement de la banque de graines du sol avec l'augmentation de la dégradation. Des investigations supplémentaires et un échantillonnage adéquat devraient permettre de confirmer les résultats, témoins de la thérophytisation des zones très dégradées. Des comptages de la banque de graines seraient nécessaires dans la recherche des semences d'espèces ligneuses et des expériences de germination sous conditions contrôlées devraient être tentées à nouveau.

7.5. La faune du sol

Bien que nous n'ayons pu étudier cet attribut, sa prise en compte reste intéressante puisqu'il fournit un indice de la diversité biotique du sol, corrélé à l'efficacité des cycles des différents nutriments. En effet, les microarthropodes du sol sont impliqués dans les processus écologiques associés à la décomposition de la litière dans les déserts chauds (Santos & Whitford 1981). Les collemboles en particulier retiennent notre attention car ils ont la propriété singulière, pour pouvoir survivre, de se déshydrater aux périodes sèches et au froid. Ils semblent donc être de bons indicateurs écologiques pour juger de l'aridification du milieu. Malgré l'échec de notre expérimentation (§ 5.3.), nous avons pu nous rendre compte des problèmes de récolte liés à la nature sableuse du substrat. Ceci nous permet d'envisager d'autres méthodes de récolte : prélèvement d'échantillon de sol *in situ*, humidification et observation de la surface des échantillons récoltés sous une loupe binoculaire en laboratoire. Le prélèvement des échantillons devrait avoir lieu à la fin de l'hiver ou au début du printemps, période qui est marquée par le développement maximal des collemboles (plus forte densité) comme l'a montré l'étude de Stamou *et al.* (1993). Des prélèvements à différentes profondeurs pourraient être entrepris sous les touffes de végétation afin d'étudier l'effet de l'humidité sur la migration des collemboles dans le sol. Cette nouvelle expérience permettrait sans aucun doute de répondre à l'hypothèse suivante : *la dégradation exerce un effet sur la quantité (nombre d'individus) et la diversité (nombre d'espèces, de familles) des populations de collemboles, les espèces « aridophiles » devraient être dominantes (§ 3.1.3.)*. Les études similaires entreprises sur les microarthropodes dans les désert du Negev (Steinberger & Wallwork 1985) et du Chihuahua (Santos & Whitford 1981) pourraient servir de référence. Une attention particulière devra être portée aux

réponses journalières à la contrainte hydrique, aux réponses saisonnières à la sécheresse et à la variabilité interannuelle des précipitations (Ghabbour *et al.* 1988).

Chapitre 8 : Des indicateurs de dégradation hiérarchisés

Les **chapitres 6 et 7** nous ont permis d'identifier les indicateurs de la dégradation des systèmes écologiques pour les principales séquences de végétation de la région de Menzel Habib au travers des attributs vitaux de la structure et du fonctionnement de l'écosystème. Une question se pose à présent : comment traduire l'importance des phénomènes de dégradation à l'aide de ces attributs ?

Force est de constater, à l'issue de l'étude des attributs vitaux de l'écosystème, que la réponse de chaque séquence de végétation à la dégradation est unique et que les attributs vitaux pertinents (relatifs à la structure et au fonctionnement) diffèrent selon le milieu auquel on s'adresse. Il s'avère donc difficile de généraliser les indicateurs comme fiables et pertinents indépendamment du milieu considéré. En outre, les seuils de dégradation semblent difficiles à identifier, d'autant plus que notre échantillonnage était réduit. Néanmoins, les tendances observées nous permettent de retenir une liste d'indicateurs potentiellement fiables pour chaque séquence de végétation. L'idée de hiérarchiser les paramètres témoins de la dégradation nous est apparue essentielle pour approfondir notre diagnostic. Nous avons ainsi tenté de classer les indicateurs de dégradation pour chaque séquence de végétation du plus au moins discriminant.

Matériel et méthodes

C'est au printemps 1999 que la plus grande richesse floristique est apparue et que les contrastes les plus grands ont été observés (en relation avec la pluviométrie annuelle). Nous avons donc utilisé les résultats des nombreuses analyses de variance concernant les attributs vitaux de l'écosystème et leur variation au cours de l'évolution régressive des systèmes écologiques afin d'identifier les indicateurs pertinents de la dégradation pour chaque séquence de végétation.

Les indicateurs identifiés comme pertinents sont :

- les recouvrements de sable, de pellicule de battance, de chaméphytes et de thérophytes et la densité des espèces pérennes pour la séquence à *Rhanterium suaveolens* ;
- les recouvrements de sable, de gypse, de chaméphytes, de géophytes et de thérophytes, le nombre de chaméphytes et le nombre de thérophytes ainsi que la densité des espèces pérennes pour la séquence à *Anarrhinum brevifolium* ;
- les recouvrements de pellicule de battance, de chaméphytes, d'hémicryptophytes, de géophytes et de thérophytes, le nombre total d'espèces ainsi que le nombre de chaméphytes et le nombre de thérophytes pour la séquence à *Seriphidium herba-alba* ;

- les recouvrements d'hémicryptophytes et de géophytes pour la séquence à *Stipagrostis pungens*.

Une analyse de variance multivariée a alors porté sur les tableaux de contingence des quatre séquences de végétation présentant chacun les relevés en lignes (groupés suivant leur stade de dégradation) et les caractéristiques de chaque attribut vital pertinent en colonne. Nous avons obtenu la hiérarchisation des attributs vitaux selon leur degré de discrimination pour chaque séquence végétale.

Analyse de Variance Multivariée

Le programme ADVMULT a été mis au point par M. Roux (non publié) pour réaliser une analyse de variance multivariée dans laquelle le test habituel, basé sur le Lambda de Wilks, est remplacé par un test de permutations (Manly, 1991). La première étape du programme consiste à standardiser les variables pour éliminer l'influence du système d'unités. Ensuite une statistique globale est évaluée selon la formule :

$$S_0 = \sum_j SCE_j$$

Où SCE_j signifie «Somme des carrés des écarts inter-groupes pour la variable j», la somme étant étendue à toutes les variables. Le programme inscrit ces SCE, comme résultats intermédiaires, à l'écran ou dans le fichier des résultats selon l'option choisie.

La dernière étape est celle du test de permutations. Un ensemble de N permutations est tiré au hasard et appliqué à la seule variable indiquant le groupe d'appartenance des observations. Pour chaque permutation la statistique S est recalculée et comparée à S_0 . Soit K le nombre de fois où $S > S_0$: alors la proportion $p = K/N$ des permutations donnant lieu à une statistique S supérieure ou égale à S_0 est comparée au seuil de signification habituel de 5%. Si p est inférieur à 5% alors le test est dit significatif, c'est à dire qu'il y a certainement une différence entre les vecteurs moyens associés à chaque population. En fait le jeu de données réelles est adjoint aux données simulées par permutation, de sorte qu'on tire au hasard seulement N-1 permutations. Une valeur couramment utilisée pour le choix de N est 400.

Résultats

Les résultats de l'analyse de variance multivariée sont consignés dans le **Tableau 8.1**.

	Séquence RK	Séquence AA	Séquence AR	Séquence AZ
Probabilité	0,0000 ***	0,0000 ***	0,02 *	0,0000 ***
SCE				
Recouvrement				
Sable	5,122			16,502
Pellicule de battance	9,184	4,907		
Gypse				18,815
Chaméphytes	10,756	8,042		27,092
Hémicryptophytes		7,226	4,137	
Géophytes		4,314	4,844	10,383
Thérophytes	1,133	7,440		5,224
Nombre d'espèces				
Total		11,605		
Chaméphytes		8,114		27,639
Thérophytes		0,572		6,680
Densité	2,662			38,641

Tableau 8.1. Résultats de l'analyse de variance multivariée. Probabilité et Somme des Carrées des Ecartés (SCE) pour chaque attribut vital dans chaque séquence végétale.

a. Séquence à *Rhanterium suaveolens* RK

La probabilité très inférieure à 0,05 indique qu'il y a des différences très significatives entre les trois stades de dégradation. La variable « recouvrement de chaméphytes », dont la SCE est la plus élevée, est donc la plus discriminante. Elle permet surtout de discriminer le stade moyennement dégradé, qui a pour cette variable une valeur moyenne très supérieure à la moyenne générale. Les stades « moyennement dégradé » et « très dégradé » s'opposent nettement.

L'ordination des indicateurs témoignant de la dégradation du plus au moins discriminant est :

1. Recouvrement de chaméphytes
2. Recouvrement de la pellicule de battance
3. Recouvrement du sable
4. Densité des espèces pérennes
5. Recouvrement de thérophytes.

La dégradation de la steppe à *Rhanterium suaveolens* peut donc être détectée en premier lieu par une diminution du recouvrement des chaméphytes, puis par une augmentation des surfaces de pellicule de battance corrélativement à une diminution du voile éolien. La densité des espèces pérennes et le recouvrement de thérophytes sont bien moins discriminants, même si des variations significatives ont été observées.

b. Séquence à *Seriphidium herba-alba* AA

La probabilité égale à 0,000 témoigne de l'existence de différences significatives entre les stades dégradés et très dégradés de la steppe à Armoise. La variable « nombre total d'espèces » est la plus discriminante puisqu'elle présente la plus forte SCE. A un moindre degré le nombre de chaméphytes et leur recouvrement diminuent de manière significative entre les stades dégradés et très dégradés. La dégradation affecte enfin, l'ensemble des espèces puisque les couverts de thérophytes, d'hémicryptophytes et de géophytes diminuent corrélativement à l'augmentation des surfaces battantes. Finalement, même le nombre de thérophytes est affecté. Quelle que soit la variable prise en compte, nous constatons que les moyennes par groupe s'opposent diamétralement entre les stades dégradés et très dégradés. Les indicateurs de dégradation de la séquence à *Seriphidium herba-alba* sont hiérarchisés comme suit :

1. Nombre total d'espèces
2. Nombre de chaméphytes
3. Recouvrement de chaméphytes
4. Recouvrement de thérophytes
5. Recouvrement d'hémicryptophytes
6. Recouvrement de pellicule de battance
7. Recouvrement de géophytes
8. Nombre de thérophytes.

c. Séquence à *Stipagrostis pungens*

La probabilité bien qu'inférieure à 0,05 est bien moins significative que celles des analyses de variance multivariées appliquées aux autres séquences. Ceci est probablement en relation avec le peu de variables prise en compte. La variable « recouvrement de géophytes », dont la SCE est la plus forte, est donc plus discriminante que la variable « recouvrement d'hémicryptophytes ».

d. Séquence à *Anarrhinum brevifolium*

Là encore, la probabilité est très inférieure à 0,05 et les différences entre les trois stades de dégradation sont très significatives. La variable « densité » est la plus discriminante puisque la SCE est la plus élevée. Les résultats de l'analyse de variance multivariée permettent de hiérarchiser les attributs comme suit :

1. Densité
2. Nombre de chaméphytes
3. Recouvrement de chaméphytes

4. Recouvrement de gypse
5. Recouvrement de sable
6. Recouvrement de géophytes
7. Nombre de thérophytes
8. Recouvrement de thérophytes

Les trois indicateurs les plus pertinents pour juger de la dégradation sont la densité des espèces pérennes, le nombre et le recouvrement de chaméphytes.

Discussion

Les séquences de végétation de la région de Menzel Habib semblent répondre de manière différente et les indicateurs de la dégradation n'ont pas la même pertinence pour toutes les séquences étudiées. Les différences de sensibilité à la dégradation des sols (ex : la steppe à *Stipagrostis pungens* a toujours été dégradée à Menzel Habib) et les nombreux types d'utilisation du sol dont l'ancienneté diffère, expliquent probablement la variation de la réponse des séquences de végétation à la dégradation.

La diminution du recouvrement des chaméphytes indique clairement une dégradation des milieux de dunes fixées. Par contre, leur stabilisation progressive par *Stipagrostis pungens* (graminée pérenne) va entraîner une augmentation du couvert pérenne ligneux, caractéristique de la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Nous n'avons étudié que des systèmes écologiques homogènes et les zones d'interface (transition entre deux systèmes écologiques contigus) n'ont pas été prises en compte. Nous supposons donc que l'augmentation du couvert des chaméphytes témoignent de l'amélioration des conditions des zones dunaires stabilisées. La dégradation de la steppe à *Rhanterium suaveolens* et de la steppe à *Seriphidium herba-alba* peuvent toutes deux conduire à la mise en place de la séquence à *Anarrhinum brevifolium*. Parmi les trois premiers indicateurs de la dégradation des steppes à *Rhanterium suaveolens* et à *Seriphidium herba-alba* apparaît le recouvrement de chaméphytes. La dégradation des états de surface en particulier l'augmentation des surfaces battantes et enfin la mise à nu du substrat affleurant (gypse) favorise la formation de la steppe à *Anarrhinum brevifolium*. Cette séquence peut encore se dégrader et perdre son couvert végétal pérenne avec une diminution de la densité des espèces pérennes et de leur nombre.

La dégradation des steppes et les liens de contiguïté peuvent être représentés de la manière suivante (**Figure 8.1.**) :

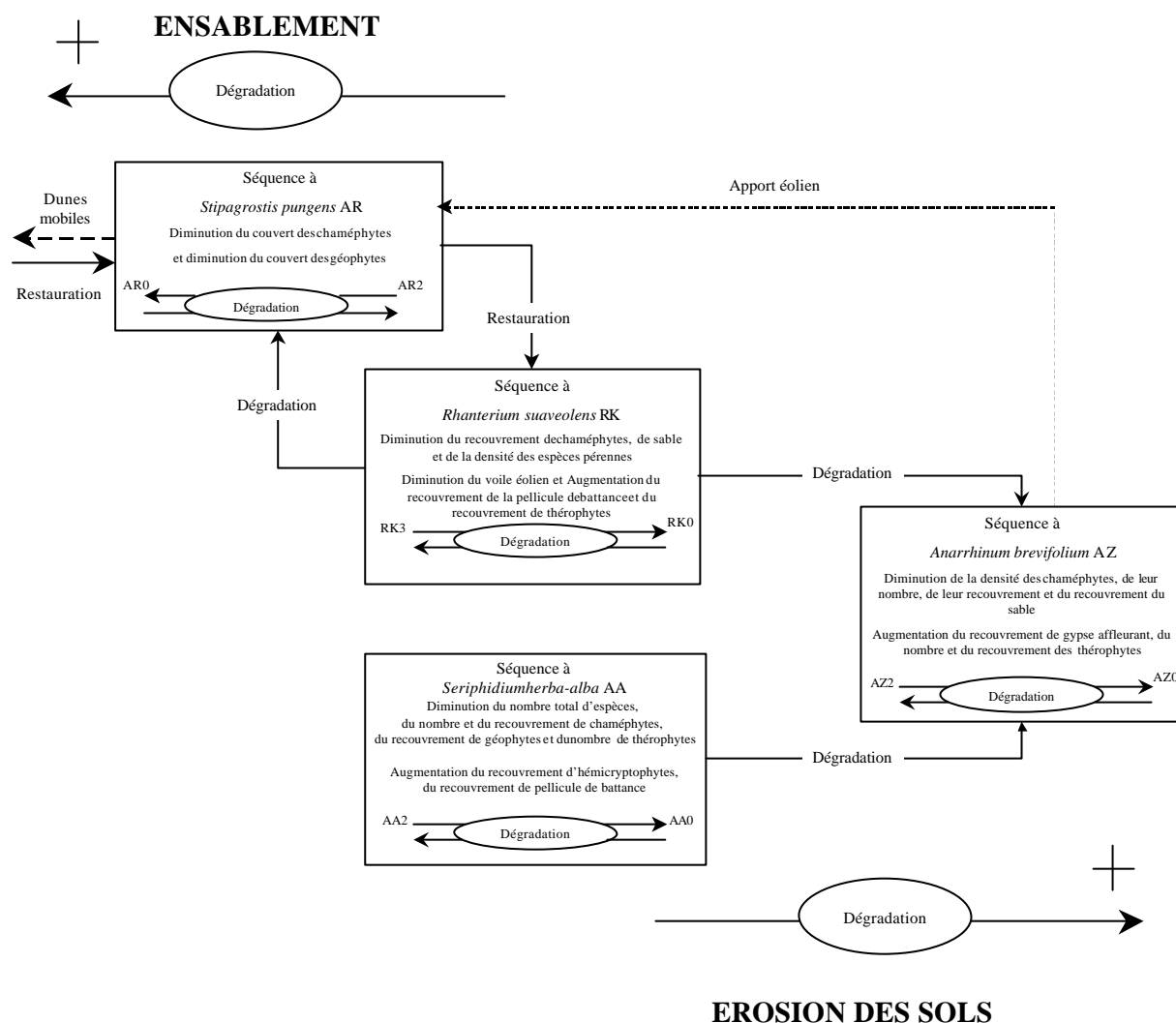


Figure 8.1. Liens de contiguïté des phénomènes dynamiques des séquences de végétation et indicateurs de leur dégradation

Le couvert de chaméphytes semble être un des indicateurs les plus pertinents puisqu'il est commun à l'ensemble des séquences de végétation (excepté la séquence à *Stipagrostis pungens*). L'indicateur le plus pertinent est donc le recouvrement des espèces structurantes (dominantes) des systèmes écologiques et les modifications des états de surface du sol viennent compléter le diagnostic.

Conclusion

L'analyse de variance multivariée est un traitement synthétique permettant d'identifier quelles variables (ici, les attributs vitaux de l'écosystème) sont les plus discriminantes pour expliquer le phénomène en cause : la dégradation. L'application de ce traitement a permis de hiérarchiser les indicateurs de dégradation. Il apparaît nettement que le premier indicateur de la dégradation se

rapporte au recouvrement des espèces dominantes (ligneux bas ou graminées pérennes) puis à leur densité et à leur nombre. Les modifications des états de surface du sol proprement dits sont aussi révélateurs des processus de dégradation.

Néanmoins, les attributs vitaux ne prennent pas en compte la qualité des espèces et les critères quantitatifs, bien que très informatifs, ne permettent pas d'établir un diagnostic complet des processus de dégradation et en particulier de la valeur pastorale des steppes. Les attributs vitaux de l'écosystème ne sont pas aisés à étudier. En outre, le nombre de répétition de notre étude étant relativement faible nous permet seulement d'avoir une idée des tendances générales des indicateurs de la désertification. Nous ne pouvons cependant en aucun cas valider avec certitude ces résultats qui demanderaient des expériences à grande échelle (grand nombre de répétitions) afin de les confirmer. En outre, la difficulté de généraliser les indicateurs aux différents milieux montre une fois de plus la difficulté de mettre en place une batterie d'indicateurs de la désertification. Les stratégies de Grime et les types fonctionnels, critères synthétiques qualitatifs, ouvrent de nouvelles piste de recherche et semblent donner de bons espoirs quant à la généralisation des résultats.

Chapitre 9 : Adaptations et réponses fonctionnelles des espèces au sein des systèmes écologiques steppiques

Excepté les modifications d'état de surface du sol, en particulier la réduction du recouvrement total des pérennes, la dégradation des terres arides nord-africaines s'avère d'une quantification difficile et la nécessité d'utiliser des indicateurs à la fois simples et intégrateurs se faisait sentir. Répondre à la question « comment s'adaptent les espèces à leur environnement ? » est cruciale. Pour cela, nous avons choisi d'étudier les espèces et leurs réponses aux perturbations et aux stress de différentes manières : au travers de leur forme de vie (type biologique), de leurs stratégies adaptatives et de leur traits de vie fonctionnels.

9.1. Formes de vie et réponses des espèces sous climat méditerranéen aride

La combinaison des types biologiques en un spectre biologique correspond à l'analyse de la structure verticale de la végétation à laquelle on ajoute un caractère biologique (le mode de protection des méristèmes auxquels il incombe d'assurer la reproduction de la plante dans l'année qui suit) (Godron 1971). La structure est d'ailleurs définie par Westhoff (1967) comme « *the spatial pattern based on the distinction of life forms* ». Le spectre biologique peut en outre être considéré comme une stratégie d'adaptation de la flore dans son ensemble aux conditions de milieu (Daget 1980, Box 1987) et plus particulièrement aux conditions climatiques (Daget 1980). Cet attribut vital est un indicateur de la structure des systèmes écologiques, mais aussi, de leur fonctionnement. Comme la diversité bêta, le rang des formes de vie dans un écosystème décroît habituellement avec la dégradation (Aronson & Le Floch 1993a) et nous tenterons de tester l'hypothèse suivante :

*L'importance relative des divers types biologiques de Raunkiaer change
avec la dégradation*

et d'expliquer quelles sont les raisons de cette modification.

Matériel et méthodes

L'étude des spectres biologiques vient compléter l'étude de la richesse spécifique. Elle est en fait une représentation graphique de la répartition des formes de vies en fonction de leur occurrence dans les peuplements végétaux. Ayant effectué une étude détaillée de la richesse spécifique pour chaque séquence de végétation et de leurs systèmes écologiques (§ 6.2.1.), nous présenterons ici uniquement les résultats graphiques des spectres biologiques des séquences de végétation.

Résultats

Les représentations graphiques des pourcentages du nombre d'espèces exprimés en fonction de leur type biologique (**Figure 9.1.**) donne une idée de la structure des séquences de végétation dans la région de Menzel Habib :

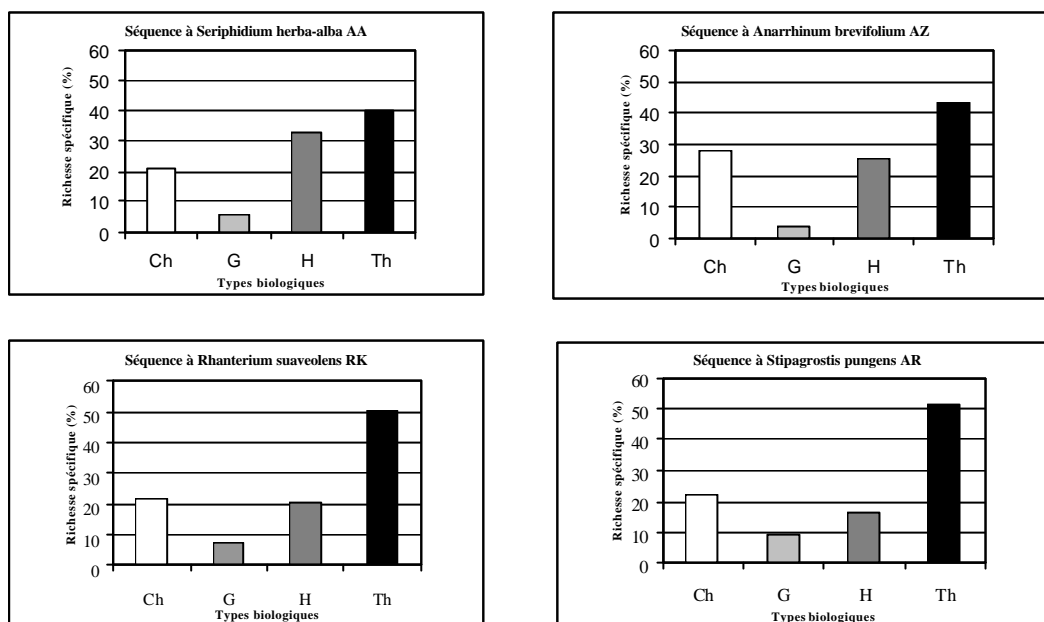


Figure 9.1. Spectres biologiques des principales séquences de végétation de la région de Menzel Habib
Légende : Ch : chaméphyte ; G : géophytes ; H : hémicryptophytes et Th : thérophyte

Bien que redondante, cette information permet de visualiser la structure verticale des séquences de végétation en zone aride tunisienne. Nous constatons que les ligneux bas (chaméphytes) constituent moins du tiers de la flore des peuplements végétaux steppiques (entre 21 et 28%). Les phanérophtes sont d'ailleurs absents de nos relevés dans les quatre principales séquences de végétation. La prépondérance des herbacées et en particulier des thérophytes dans l'ensemble des formations végétales ne fait aucun doute (entre 40 et 51%). Le taux de thérophytes est d'ailleurs plus élevé sur les sols sableux *s.l.* que sur les sols limoneux *s.l.* Les hémicryptophytes, non graminéennes, occupent une large part dans la structure des séquences sur sols limoneux (séquence AA avec 33% et séquence AZ avec 25%). Les géophytes quant à eux, ne représentent que 5% de la flore des peuplements végétaux étudiés.

Les variations des taux des différents types biologiques dans les systèmes écologiques caractéristiques des différents stades de dégradation nous ont permis de retenir les proportions de chaméphytes et de thérophytes comme indicateurs de dégradation (*cf.* § 6.2.1.).

Discussion

a. Un tableau synthétique des relations entre les caractéristiques morphologiques et le fonctionnement écophysiological des plantes

Box (1987) a synthétisé sous forme d'un tableau (**Tableau 9.1.**) les principales relations existant entre les caractéristiques morphologiques des plantes et leur fonctionnement écophysiological comme suit :

LAI = Indice de surface foliaire	GPP = production primaire brute	PT = transpiration potentielle
B = Biomasse de la plante	NPP = production primaire nette	AT = transpiration actuelle
		R = respiration

Relations générales entre les caractéristiques morphologiques

1. Le LAI augmente avec l'augmentation de la taille des plantes (B)
2. Les feuilles sempervirentes* ont un potentiel de croissance saisonnier plus long que celui des feuilles décidues**
3. Les feuilles sempervirentes sont habituellement « coriaces » au contraire des feuilles décidues qui sont « molles »***

Relations entre paramètres climatiques et processus fonctionnels

1. La GPP augmente avec la transpiration AT
2. La respiration R augmente avec la température
3. La transpiration potentielle augmente avec la température et la sécheresse climatique

Principaux liens entre les caractéristiques morphologiques et les fonctions

1. La GPP (via une augmentation du LAI et du AT) augmente avec la taille des plantes
2. La GPP (via AT) est plus élevé pour les feuilles « molles »
3. Les feuilles « molles » ont habituellement une plus courte saison de croissance (le AT total annuel et le GPP peuvent être réduits)
4. La respiration R augmente avec l'augmentation de la biomasse B

En résumé, il apparaît que :

- il existe des configurations variées des caractères de forme qui possèdent différentes limites fonctionnelles et des optima et de ce fait, représentent différents types écologiques basiques ;
- ces configurations basiques ont différents avantages et inconvénients dans différentes situations ;
- l'existence de tel types « écophysionomiques » basiques explique l'écologie et la géographie des plantes.

Tableau 9.1. Principales relations entre caractéristiques des formes de vie et fonctionnement des plantes (d'après Box 1987).

* feuilles sempervirentes = à durée de vie > 1 an

** feuilles décidues = à durée de vie ≤ 1 an

*** feuilles molles = malacophylle

Ces relations écophysiological permettent d'expliquer en grande partie l'adaptation des espèces steppiques au climat méditerranéen aride. Il est donc aisé de comprendre pourquoi les ligneux bas et les herbacées dominent dans ces milieux. Plus la taille des végétaux est petite, plus l'indice de surface foliaire LAI est petit et plus la production primaire brute GPP sont faibles. Par contre, les herbacées à feuilles molles ont une production primaire relativement élevée dans un temps réduit (saison de croissance courte). Parmi les espèces persistantes, les chaméphytes sont supposés être mieux adaptés à la sécheresse estivale que les phanérophytes, puisqu'ils réduisent en partie leurs organes de transpiration et d'assimilation en été (Orshan 1964 *in* Danin & Orshan 1990). Parmi les

éphémères, les thérophytes sont plus résistants à la sécheresse estivale que les hémicryptophytes et les géophytes puisqu'ils passent l'été sous forme de graines alors que les autres restent sous la forme d'organes végétatifs. La flore des régions arides tunisiennes se conforme à ce schéma et la prédominance des thérophytes est donc logique. Nous nous attarderons donc sur la thérophytie, en tant que caractéristique des peuplements en zone aride.

b. La thérophytie, comme stratégie d'adaptation en région aride

Volkens (1887 *in* Daget 1980) a le premier mis en évidence l'extrême richesse en thérophytes de la flore des territoires soumis à des climats désertiques. Les forts pourcentages de thérophytes ont depuis longtemps fait l'objet d'observation dans les régions méditerranéennes (Raunkiaer 1934). La thérophytie est un moyen adopté par les plantes pour passer les périodes défavorables du cycle biologique dans un état de résistance : la graine, qui assure protection et survie. Les thérophytes possèdent donc un comportement qualifié de *drought escaping* (Shantz 1927) ou *drought-evaders* (Small 1973). La floraison précoce, centrée autour des saisons pluvieuses, permet aux thérophytes de réaliser leur cycle de vie en quelques mois (novembre-décembre ou février-avril) voire en quelques semaines. Ces espèces sont alors qualifiées d'éphémérophytes. La thérophytie est donc reconnue comme étant une stratégie d'adaptation :

- aux conditions climatiques : les éphémérophytes en particulier sont sélectionnés en climats désertiques chauds ;
- aux conditions stationnelles : plus le degré d'ouverture est grand, plus la pérennité du peuplement et le degré d'humidité sont faibles, plus l'occurrence des thérophytes (%) est importante ;
- aux conditions annuelles : il existe une liaison logarithmique entre le taux de thérophytes et les précipitations printanières (en zone de climat méditerranéen). Migahid (1953 *in* Daget 1980) et AbdelRahman (1953 *in* Daget 1980) ont observé qu'après les pluies, le taux de thérophytes retombe à zéro en moins de trois mois, ce qui correspond à l'assèchement presque total de la zone d'enracinement de ces espèces (AbdelRahman & Batanouny 1959 *in* Daget 1980).

Dans ces conditions, Daget (1980) souligne que la thérophytie se situerait beaucoup mieux dans les stratégies de type S de Grime (1977), relatives aux contrastes mésologiques. Nous reviendrons ultérieurement sur les stratégies de Grime au § 7.2.3.

c. La thérophytie, un indice de sécheresse

En examinant la relation entre le taux de thérophytes et l'humidité ou la sécheresse Daget a montré une relation linéaire entre ces deux paramètres. Le taux de thérophytes et son augmentation dans le temps pourrait servir d'indicateur d'aridification des conditions climatiques et d'ouverture du milieu (*cf.* diminution du couvert des chaméphytes depuis 25 ans, § 6.1. et § 6.2.3.). Une étude comparative entre les taux des différents types biologiques observés en 1975 (*cf.* Edouard Le Floc'h,

données non publiées) et ceux observés pour l'actuel permettrait d'approfondir le diagnostic et d'envisager cette thérophytisation comme indice de désertification.

d. Des types « bio-morphologiques » pour décrire la structure des peuplements végétaux et comprendre leur fonctionnement

En 1975, Descoings proposa de décrire les peuplements végétaux en combinant les types morphologiques (définis à partir du nombre et de la disposition des axes, du mode de ramification, de la répartition du feuillage...) et les types biologiques. Les types « bio-morphologiques » obtenus traduisent de façon synthétique un ensemble de caractéristiques biologiques et morphologiques pour les plantes considérées. L'analyse peut être encore approfondie en étudiant l'ensemble des traits de vie des espèces en particulier les traits morphologiques, les traits de régénération, les traits liés au pâturage... tels que nous les décrivons au § 9.4.

En outre, il est possible de combiner les types biologiques et leur contribution au recouvrement total (cette représentation graphique complète l'analyse de variance effectuée sur les recouvrements végétaux, cf. § 6.2.3.).

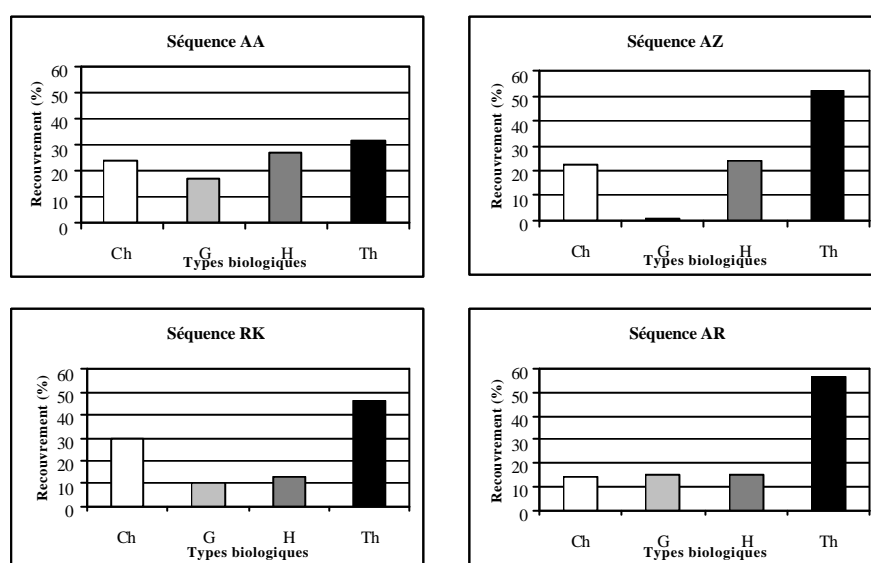


Figure 9.2. Types biologiques et contribution au recouvrement relatif (en %) dans les principales séquences de végétation de la région de Menzel Habib
Légende : Ch : chaméphyte ; G : géophytes ; H : hémicryptophytes et Th : thérophyte

Les résultats observés ici complètent les résultats précédents (cf. **Figure 9.1.**): le recouvrement des thérophytes (au printemps 1999) est nettement supérieur à celui des autres types biologiques dans l'ensemble des séquences de végétation, excepté pour la séquence à *Seriphidium herba-alba* où les hémicryptophytes herbacés (*Erodium glaucophyllum* en particulier) constituent une part importante du recouvrement. Le phénomène de thérophytisation est une fois de plus mis en

évidence. Enfin, seule la steppe à *Rhanterium suaveolens* semble maintenir des couverts relativement élevés en moyenne puisque la contribution des chaméphytes qui la compose s'élève à 30%.

Conclusion

L'étude des spectres biologiques est très instructive et nous permet de mieux appréhender le fonctionnement des peuplements steppiques au travers de leur structure. En effet, la thérophytie semble être un phénomène prépondérant de la dégradation des zones arides. Il se produit donc au niveau individuel une adaptation aux conditions habituelles de l'environnement. Le résultat de cette adaptation individuelle se retrouve d'abord au niveau de l'espèce ; puis à celui du « tri » des espèces par le milieu (sélection naturelle), du choix du milieu par les espèces et, enfin, dans l'adaptation sélective des espèces les unes aux autres dont le fruit est l'unité de végétation (Guinochet 1973). Les proportions des diverses stratégies (types biologiques) adoptées sont en relation étroite avec la nature du biotope et les spectres biologiques sont caractéristiques des conditions biotiques et abiotiques du milieu. Le taux de thérophytes témoigne donc d'un ajustement des individus à l'aridité globale et à l'apport radiatif net au sol. En outre, en zone aride tunisienne, la thérophytisation est aggravée par l'explosion d'espèces non ou peu palatables, qui sont majoritairement des hémicryptophytes et des chaméphytes (espèces épineuses telle que *Astragalus armatus* ou encore nitrophiles comme *Peganum harmala* dans notre région d'étude), de telles espèces sont en train de « ruiner » un grand nombre de pâturage maghrébins encore en place (Quézel 2000).

Cette modification de la qualité de la flore doit être utilisée comme indicateur de dégradation. Dans la flore d'un site un taux de thérophytes égal à 50% pourrait servir de seuil de dégradation. Cependant, le seuil d'irréversibilité serait marqué par une absence totale des ligneux et la quasi-absence des thérophytes (aucun végétal ne trouvant plus les conditions favorables à son installation et à son développement). Cette combinaison de paramètres pourrait servir d'indicateur d'urgence de la situation, proche de l'irréversibilité totale.

9.2. Espèces arido-actives et arido-passives : les types de Noy-Meir

Evenari *et al.* (1975) ont proposé une classification permettant d'attribuer un critère fonctionnel aux espèces en relation avec l'adaptation des espèces aux conditions climatiques sévères. En effet, ces auteurs suggèrent, comme l'avait évoqué Noy-Meir en 1973, de classer les espèces des zones arides en deux catégories : les espèces « arido-passives » qui ne présentent pas d'activité photosynthétique durant la période sèche et les espèces « arido-actives » qui entretiennent une telle

activité, même réduite, durant cette période. Les analyses statistiques entreprises (comparaison des pourcentages et analyse de variance) devaient nous permettre de répondre à l'hypothèse suivante :

La dégradation a un effet sur les proportions d'espèces arido-actives et arido-passives. Le nombre d'espèces arido-passives augmente en conditions de dégradation poussée.

Matériel et méthodes

Bien que la distinction entre les deux types ne soit pas aisée, les études précédentes et nos observations nous ont permis d'attribuer un type de Noy-Meir à chaque espèce présente dans les relevés d'avril 1999. Nous avons alors effectué deux types de traitements :

- le nombre d'espèces arido-actives et arido-passives a été compté dans chaque relevé et la moyenne par système écologique a été calculée. Les pourcentages entre les systèmes écologiques ont été comparés deux à deux grâce au test du χ^2 (Chi 2).

Test du χ^2 de Pearson

Ce test est réalisé à partir des effectifs et n'est valable que si les effectifs calculés sont supérieurs ou égaux à cinq dans le tableau de contingence de données. Les effectifs théoriques sont obtenus en multipliant le total d'une ligne au total d'une colonne puis en divisant par le total général. Le degré de liberté se calcule par le produit du nombre de ligne moins 1 par le nombre de colonne moins 1. Pour un degré de liberté de 1, lorsque le χ^2 calculé est inférieur au seuil critique α (0,05) = 3,841, les deux pourcentages ne sont pas significativement différents. Lorsque le χ^2 calculé est supérieur à α , les deux pourcentages sont significativement différents. Le test est d'autant plus significatif que le seuil critique α est plus petit ou que le χ^2 est plus grand (Falissard 1998).

- un produit matriciel a été effectué entre les deux matrices de variables suivantes :
 - la matrice disjonctée donnant les types de Noy-Meir pour chaque espèce (en avril 1999, saison la plus riche en espèces cf. § 6.2.1.)
 - la matrice des biovolumes de chaque espèce dans les 36 stations (le biovolume des pérennes variaient de 1 à 404 m³ / ha tandis que le biovolume des espèces annuelles a été codé par 1 pour marquer leur présence et montrer leur faible biovolume).

nous a permis d'étudier la variance de l'abondance des types de Noy-Meir en fonction du stade de dégradation dans l'ensemble des stations étudiées.

Résultats

a. Comparaison deux à deux des pourcentages des types de Noy-Meir entre les systèmes écologiques d'une même station

Les résultats du test du χ^2 sont les suivants :

- séquence à *Seriphidium herba-alba* : $\chi^2_{(3)} = 0,19$, $p < 3,84$ N.S
- séquence à *Stipagrostis pungens* : $\chi^2_{(1)} = 0,40$, $p < 3,84$ N.S
- séquence à *Anarrhinum brevifolium* : $\chi^2_{(5)} = 0,14$, $p < 3,84$ N.S (résultat du test entre AZ0 et AZ2)
- séquence à *Rhanterium suaveolens* : $\chi^2_{(5)} = 0,01$, $p < 3,84$ N.S (résultat du test entre RK0 et RK2)

Les tests portant sur les séquences à *Seriphidium herba-alba* et à *Stipagrostis pungens* sont non valables, les effectifs étant inférieurs à 5. Par contre, les pourcentages d'espèces arido-actives et d'espèces arido-passives sont identiques dans les différents stades de dégradation des séquences à *Rhanterium suaveolens* et à *Anarrhinum brevifolium*.

Le nombre d'espèces arido-passives n'augmente donc pas avec l'accentuation de la dégradation. L'analyse qualitative des types de Noy-Meir ne permet donc pas de juger de la dégradation.

b. Analyse de la variance de l'abondance des types de Noy-Meir en fonction du stade de dégradation

L'analyse de la variation du biovolume des espèces arido-actives d'une part et du biovolume des espèces arido-passives d'autre part, dans l'ensemble des stations étudiées (indépendamment de la séquence de végétation), montre une diminution très significative de l'abondance des espèces arido-actives entre les stades dégradés et très dégradés ($\chi^2_{(35)} = 3,05$, $p < 0,05^{**}$). Au contraire, les espèces arido-passives ne sont pas affectées par une diminution significative puisque le test est non significatif entre les stades moyennement dégradés et très dégradés ($\chi^2_{(35)} = 1,86$, $p > 0,05$ N.S).

Discussion

Tandis que les pourcentages des espèces arido-actives ne varient pas en fonction de la dégradation, leur biovolume est profondément affecté. Ce résultat corrobore les résultats déjà obtenus à partir de l'analyse de la richesse spécifique (§ 6.2.1.). Les espèces arido-actives, en particulier les chaméphytes sont très sensibles à la dégradation. Contrairement à ce que nous avons formulé comme hypothèse, le nombre et l'abondance des espèces arido-passives ne répondent pas à l'augmentation de la dégradation. Ceci n'est pas étonnant puisque nous avons vu que la richesse en espèces annuelles, en hémicryptophytes et en géophytes ne changeait pas.

Il faut noter en outre qu'un tiers seulement de la flore est composée d'espèces arido-actives (chaméphytes et graminées pérennes) contre 2/3 d'espèces arido-passives. Cet indicateur témoigne des conditions climatiques drastiques qui ont sélectionné une flore évitant la « mauvaise période climatique ». Une fois encore, les caractères éphémères (espèces arido-passives) et persistant (espèces arido-actives) représentent bien les deux stratégies majeures pour supporter la saison sèche (Evenari *et al.* 1975) en particulier par l'intermédiaire des thérophytes et des chaméphytes (*cf.* § 7.2.1.).

Conclusion

L'étude des pourcentages des espèces arido-actives et des espèces arido-passives n'a pas conduit à la mise en évidence de différences significatives au regard du degré de dégradation. Par contre, il est montré clairement que l'abondance des espèces arido-actives diminue fortement lorsque la dégradation augmente. Par contre les arido-passives sont abondantes à tous les stades de dégradation. Cette abondance d'espèces arido-passives évitant la période de sécheresse sous des formes de dormances diverses (Glatzle 1985) marque probablement une dégradation déjà très avancée du milieu (*cf.* schéma stade ultime de la désertification : la thérophytisation, Quézel 2000). La flore s'est donc adaptée au mieux aux conditions abiotiques.

Un diagnostic ne peut être correctement établi à partir de la seule liste des espèces et de leur présence ou absence. Il est évident qu'il est nécessaire de joindre un critère quantitatif à l'étude d'un indicateur qualitatif de la végétation lorsqu'il s'agit d'interpréter l'impact de la dégradation. *Vice versa* lorsque notre attention porte sur la quantité de végétation présente, les espèces peuvent être indicatrices de phénomènes plus complexes (succession, remplacement d'espèces... *cf.* § 9.3. et § 9.4.).

9.3. Les stratégies d'histoire de vie de Grime

Le concept de Grime est très séduisant quant il s'agit de décrire l'adaptation des espèces à leur environnement en particulier le long de gradient de stress et/ou de perturbation (*cf.* Chapitre 3, § 3.1.4.1.). L'attribution d'un type de stratégie de vie (compétitrice C, tolérante au stress S ou rudérale R) aux espèces steppiques nous est donc apparue comme une solution prometteuse en tant qu'indicateur du fonctionnement des systèmes écologiques soumis à de fortes contraintes (stress et perturbations multiples). Jauffret & Visser (soumis) rappellent que l'emploi des stratégies CSR, conçues en raisonnant sur la végétation herbacée de l'Europe tempérée, nécessitait au préalable une interprétation adaptée à la steppe nord-africaine, et aux lacunes de connaissances précises sur la majorité de ses espèces. En effet, Grime (1977) a développé une clé de détermination simplifiée, basée

sur les caractéristiques des espèces (phénologie, morphologie, reproduction, dispersion...), indépendamment de leurs milieux de croissance. Cependant, pour la plupart des espèces steppiques nord-africaines, des données comparatives et spécifiques à l'espèce sont très rares, et l'information des flores régionales (Cuénod *et al.* 1954, Quézel & Santa 1962 et 1963, Ozenda 1977, Pottier-Alapetite 1979 et 1981) est inadéquate par rapport au degré de précision requis. Par exemple, la décision d'attribuer une composante R à la stratégie d'une espèce donnée s'appuie sur la connaissance de la précocité et de l'importance de la production de semences, et sur le comportement germinatif des semences dans le temps (Grime 1988, développé par Médail 1996 et appliqué aux espèces steppiques par Jauffret & Errol 2000), aspects pour lesquels l'information est très fragmentaire (Jauffret et Visser, soumis). Nous avons donc combiné des résultats de travaux phyto-écologiques antérieurs et propres, des observations non-publiées sur le comportement de pâturage des petits ruminants (Waechter 1982), et des données circonstancielles pour attribuer respectivement des composantes C, S et R et créer une clé de détermination des stratégies CSR (Visser 2001, Jauffret & Visser, soumis, **Annexe 18**).

Cette clé a pour objectif de discriminer dans un premier temps les sites suivant leurs caractéristiques édaphiques (selon qu'ils sont enrichis ou appauvris en matière organique *s.l.*, suivant la disponibilité de l'eau) et dans un deuxième temps sur les stratégies des espèces à éviter, tolérer ou résister au pâturage. Les sites activement enrichis par les activités anthropiques sont donc perturbés et les espèces ont des stratégies comportant une composante rudérale « R » (deux ramifications à l'extrême gauche.). La ramification à l'extrême gauche comporte des annuelles nitrophiles appartenant à des familles telles que les Solanacées, les Urticacées, les Malvacées (rudérales pures). Mais les milieux extrêmement perturbés se caractérisent encore mieux par la présence de quelques pérennes typiques à stratégie CR en particulier *Astragalus armatus* et *Peganum harmala*. *A contrario*, les espèces se développant sur les milieux épuisés en minéraux (toutes les autres ramifications à droite), doivent faire face à des stress multiples et leurs stratégies comportent une composante tolérante au stress « S ». Dans l'espace appauvri, la faible disponibilité en eau des systèmes AA et AZ sert à attribuer la composante S « pure » aux espèces dominantes de ces séquences (ramification à l'extrême droite). Ces espèces tolérantes au stress ont aussi une faible valeur pastorale : *Seriphidium herba-alba*, *Zygophyllum album*, *Anarrhinum brevifolium*. Les espèces, sans lien apparent aux conditions édaphiques à micro-échelle, sont à caractère rudéral. Cette « rudéralité » omniprésente pourrait s'interpréter comme résultant des effets persistants d'une accumulation d'évènements de perturbation, dont l'échelle et la nature restent inconnues (voir aussi Westoby *et al.* 1989). Nous leur attribuons la stratégie RS. La stratégie RS est aussi adoptée par les annuelles qui tentent d'éviter le pâturage par un développement phénologique rapide, et des pérennes à faible longévité qui évitent le pâturage grâce à des mécanismes morphologiques et/ou biochimiques de défense. Les pluriannuelles de stratégies CRS survivent à des destructions partielles ou complètes des individus établis grâce à un renouvellement

rapide dû à l'apport massif de ressources. Ces espèces colonisent alors facilement les friches abandonnées pour dominer les premiers stades de la succession post-culturale. Elles produisent alors de grandes quantités de semences, pour persister en tant qu'élément secondaire aux stades plus avancés de la succession (Telahigue *et al.* 1987). Tous ces traits font partie d'un comportement opportuniste pour échapper à la destruction complète et / ou recruter rapidement par la suite (Chaïeb *et al.* 1991, Ameloot 2001). Enfin, les graminées tolérant le pâturage et les arbustes résistants au pâturage (persistant sous pâturage intense, mais nécessitant une levée temporaire de la pression pastorale et de la sécheresse pour récupérer, se reproduire et permettre le recrutement de nouvelles générations) sont qualifiés d'espèces CS (pour plus de détail voir Visser 2001, Jauffret & Visser, soumis). L'utilisation de cette clé nous a ainsi permis d'attribuer une stratégie à chaque espèce présente dans nos relevés (**Annexe 6**) et nous tenterons de tester l'hypothèse :

L'aggravation de la dégradation entraîne l'augmentation des espèces rudérales s.l. (R, CR et RS) et la diminution de l'abondance des espèces compétitrices C et tolérantes au stress S (CS et S).

Matériels et méthodes

Disposant de l'abondance de chaque espèce (biovolume, *cf.* § 5.3.), nous avons procédé à une analyse effectuée sur le résultat du produit matriciel (*cf.* § 6.2.3.) entre les deux matrices de variables suivantes :

- la matrice disjonctée donnant les stratégies de Grime pour chaque espèce ;
- la matrice des biovolumes de chaque espèce dans les 36 stations.

Cette analyse statistique nous a ainsi permis de répondre à notre hypothèse précédemment évoquée.

Résultats

Le calcul matriciel nous a permis d'obtenir les proportions des différentes stratégies de vie au cours de la dégradation de chaque séquence de végétation (**Figures 9.2.** et **9.3.**).

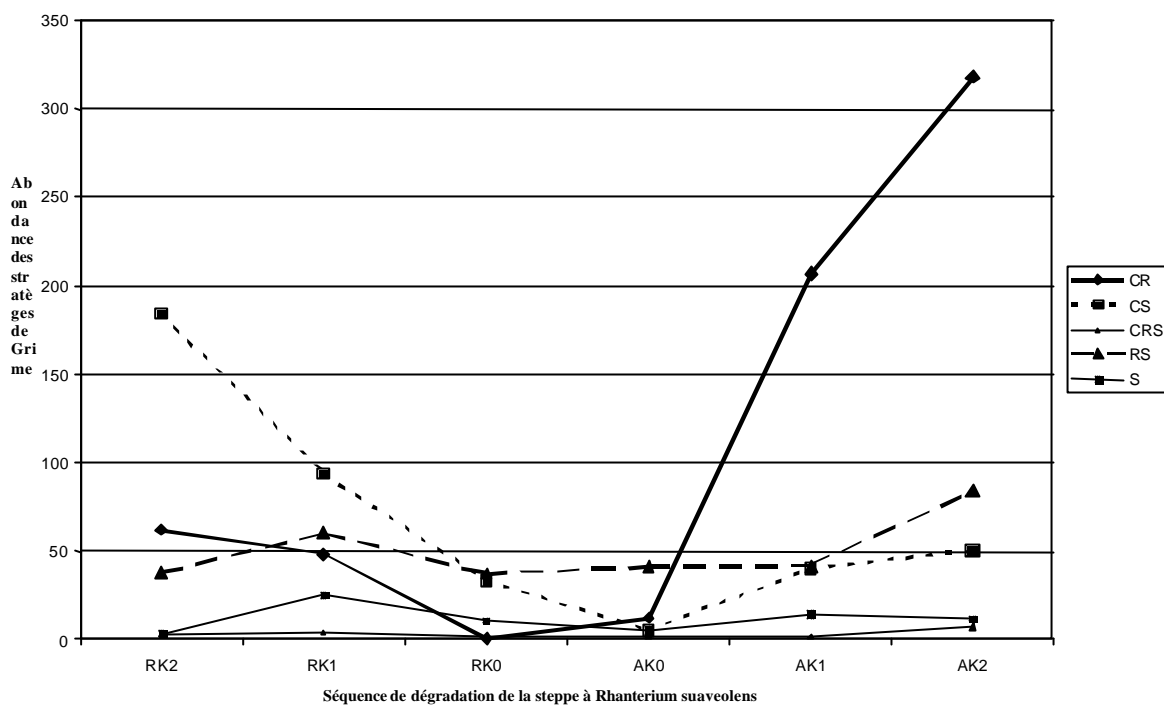


Figure 9.2. Modification de l'abondance des biovolumes (m^3/ha) des différentes stratégies d'histoire de vie au cours de la dégradation d'une séquence RK

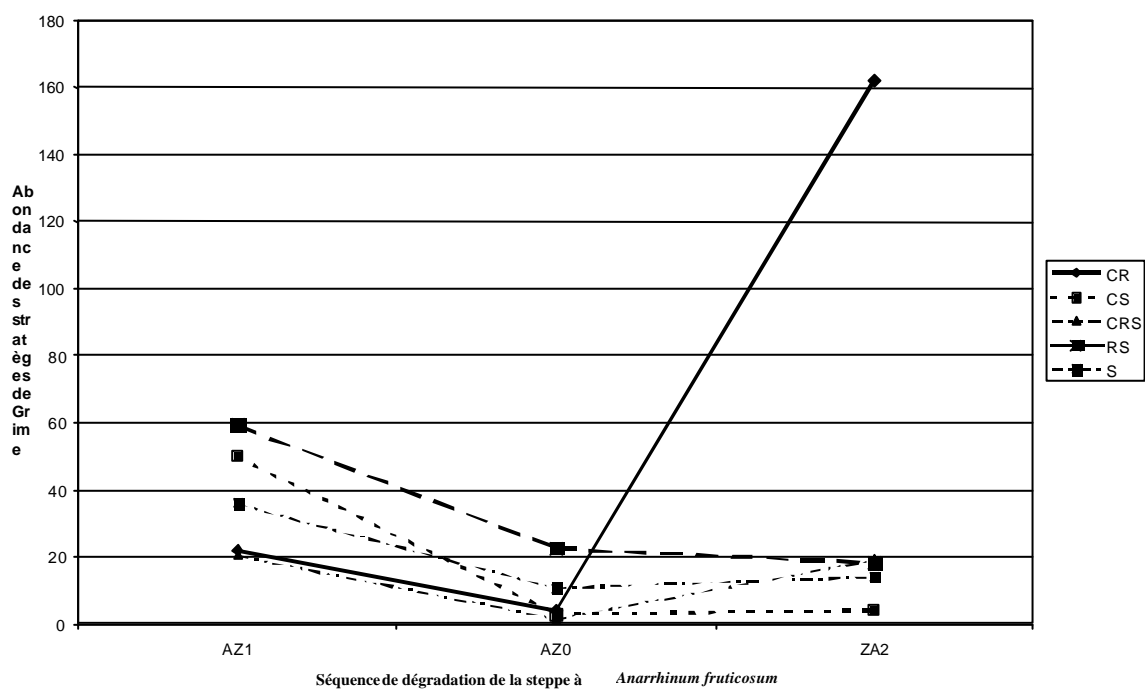


Figure 9.3. Modification de l'abondance des biovolumes (m^3/ha) des différentes stratégies d'histoire de vie au cours de la dégradation d'une séquence AZ

Les séquences à *Stipagrostis pungens* et à *Seriphidium herba-alba* n'étant représentées que par un très petit échantillon, nous présentons les résultats obtenus sous forme de tableau (Tableau 9.2.).

	Taille de l'échantillon	CR	CS	CRS	RS	S
AR1	1	10	13	1	25	18
AR0	1	13	94	1	23	0
AA1	3	21.3	5.0	2.3	146.7	4.0
AA0	1	0	1	0	10	0

Tableau 9.2. Modification des proportions biovolumiques des différentes stratégies d'histoire de vie au cours de la dégradation des séquences AR et AA (moyennes \pm écarts type).

L'ensemble des résultats présentés ici (**Figures 9.2.** et **9.3** et **Tableau 9.2.**) montre que, le long des gradients de dégradation des séquences RK et AZ :

- l'abondance des espèces CR augmente nettement ;
- l'abondance des espèces CS diminue fortement ;
- les espèces RS constituent une part non négligeable du biovolume végétal tout au long du gradient tandis que l'abondance des espèces CRS, RS et S reste constamment faible.

Nous n'avons cependant pas identifié de taxons rudéraux *s.s.* Ceci s'explique aisément car nous pensons que la plupart des espèces des zones arides qui occupent des milieux très xériques sont aussi tolérantes au stress. De nombreux résultats ont déjà évoqué ce phénomène auparavant lors de l'étude de pelouses à thérophytes de la région méditerranéenne française (Madon & Médail 1999 ; Daget 1980). En outre il existe un recouvrement entre traits de tolérance au stress et aux perturbations (en particulier au pâturage) (Skarpe 1986, Turner 1994, van de Koppel *et al.* 1997, van de Koppel *et al.* 2000,). De même, les taxons compétiteurs *s.s.* (C) sont absents dans nos relevés puisque ceux-ci sont inféodés à des milieux productifs.

Discussion

a. Le triangle CSR de Grime : évaluation des phénomènes de dégradation – un besoin de validation expérimentale

La théorie du triangle C-S-R a été largement utilisée par Grime et ses collaborateurs afin d'établir des bases pour la gestion et faire des recommandations pour la restauration, mais aussi de prédire la réponse de la végétation aux changements climatiques. Cette théorie a généralement été utilisée comme outil descriptif, en particulier pour caractériser les communautés végétales en terme de spectre C-S-R (Hill *et al.* 1994, Touffet & Clement 1990, Wilson & Lee 2000). C'est ce que nous avons tenté de faire ici même si les critiques concernant cette théorie sont nombreuses (Piggot 1980, Schulze 1982, Grubb 1985, Tilman 1987, Steneck & Dethier 1995, Westoby 1999). A l'heure actuelle, il n'existe pas de méthode universelle (i.e., une méthode commune applicable à l'ensemble des flores du globe terrestre) pour attribuer une stratégie CSR aux espèces et les placer dans le triangle de Grime. Nous avons donc tenté de construire une clé de détermination (Jauffret & Visser, soumis) afin d'attribuer dans un premier temps une stratégie et d'évaluer les modifications des proportions de ces espèces le long de gradient de dégradation. Cependant les incertitudes persistent et la nécessité de données complémentaires sur les stratégies d'histoire de vie des espèces steppiques se fait sentir. En l'état actuel des connaissances, et sachant que les données fiables sur la valeur pastorale, la longévité et les traits reproductifs des espèces sont rares, il est plus prudent de souligner que notre exercice de réflexion n'est qu'une première tentative de détermination qui se veut surtout stimulatrice de futures expériences de confirmation. Plus spécifiquement, nos suppositions autour de l'équivalence de valeur pastorale et de réactivité aux ressources, et notre spéculation quant au rôle de la disponibilité du phosphore (*cf.* § 7.1.3.) en combinaison avec la perturbation a besoin de confirmation expérimentale (Jauffret & Visser, soumis).

Il ressort finalement de cette étude, que **la corrélation entre les biovolumes spécifiques ou au moins, les recouvrements spécifiques, et les stratégies d'histoire de vie permettent à la fois de quantifier les ressources végétales et d'intégrer leur qualité**. Il nous est alors possible d'évaluer la dégradation des steppes Présahariennes de manière quantitative et qualitative.

b. Une aide à la compréhension de la dynamique des systèmes écologiques à Menzel Habib

Concernant les séquences AA et AR et compte tenu de la faiblesse de l'échantillon, nous ne pouvons aller dans le détail de l'interprétation mais quelques remarques peuvent être faites. D'après nos observations personnelles sur le terrain, la steppe AA ne semble pas être envahie par *Astragalus armatus* ; non pas qu'elle soit plus psammophile que limonophile comme cela a pu être écrit mais parce que les labours répétés de la steppe ne permettent pas son installation et sa propagation.

L'absence en abondance d'*Astragalus armatus* dans la steppe à *Seriphidium herba-alba* (où domine *Artemisia campestris*) suppose que le caractère allélopathique (Neffati 1984) de l'Armoise champêtre empêche l'envahissement de ces sols limoneux par l'Astragale. De même les accumulations sableuses des dunes fixées par *Stipagrostis pungens* ne semblent pas favorables à son développement. Cependant, en l'absence de semenciers de *Rhanterium suaveolens* à proximité, il est possible d'envisager une recolonisation par l'Astragale une fois les dunes stabilisées. Ceci serait à confirmer par l'étude d'un échantillon plus grand et des manipulations expérimentales.

Les systèmes écologiques étant souvent représentés par un nombre d'échantillons inférieur à 5 et ne disposant dans certains cas que d'un seul échantillon, nous n'avons pu effectuer de calculs statistiques (ANOVA) afin de valider les résultats et d'affirmer que les différences étaient significatives. Cependant, nous pensons qu'au titre d'un exercice, les résultats obtenus en étudiant la séquence RK permettent de valider en partie nos hypothèses de départ. En effet, la **Figure 9.4.** montre clairement une inversion de tendance dans les proportions des espèces CS et CR.

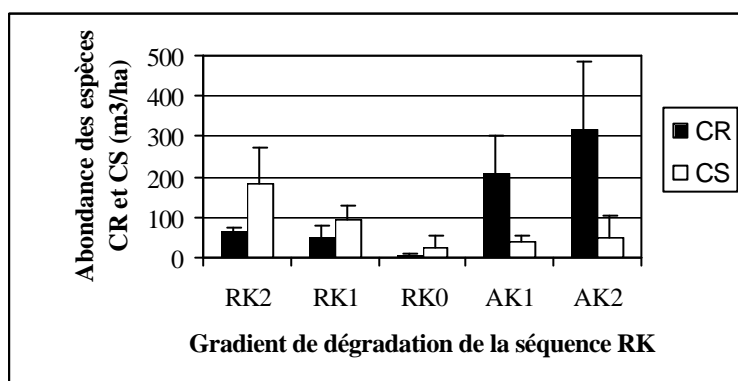


Figure 9.4. : Abondance (biovolume en m³/ha) des espèces CR et CS au cours de la dégradation de la steppe RK

Il est indéniable que lorsque la dégradation augmente, les taxons CS, compétiteurs et tolérants au stress qui tolèrent le pâturage diminuent fortement au profit de taxons compétiteurs CR qui évitent le pâturage. Ce phénomène de remplacement des espèces le long de gradient de dégradation est bien connu et a été étudié à de nombreuses reprises (Dyksterhuis 1949, Noy-Meir *et al.* 1989, Milchunas & Lauenroth 1993, Milton *et al.* 1994, Anderson & Briske 1995).

Enfin, les espèces rudérales et tolérantes au stress (RS) forment un pool commun d'espèces à l'ensemble des systèmes écologiques et dont l'abondance est relativement importante. Ces espèces sont représentées en particulier par les espèces annuelles. En zone aride, il n'est pas rare d'observer de tels phénomènes, souvent qualifiés de thérophytisation. Nous avons déjà observé ce processus lors d'une comparaison, sur les mêmes stations, entre des relevés floristiques datant de 1975 et les nôtres (Jauffret & Véla 2000). Ces taxons « stress-tolérants » et rudéraux sont donc bien adaptés aux stress et perturbations imposées à la fois par le climat et par l'Homme.

Finale­ment, d'une manière plus générale, la proportion des taxons rudéraux *s.l.* (CR et RS) qui était inférieure de moitié à la proportion des taxons tolérants au stress (CS et S) au stade RK2, est 7 fois plus importante au stade AK2.

c. Le remplacement d'espèces, un phénomène bien connu

Déjà en 1949, Dyksterhuis proposait un diagramme montrant l'évolution des espèces dans le temps et leur remplacement au cours de la succession en réponse au surpâturage. La dégradation qualitative des parcours se manifeste par le remplacement d'espèces « décroissantes » (*decreasers*) au profit d'espèces « croissantes » (*increasers*). Il se produit alors des vagues de croissance et de décroissance du couvert végétal des espèces comme suit : le couvert d'une espèce augmente tandis que celui d'une autre espèce diminue ; celle-ci avait pourtant connu une période de croissance auparavant, et ainsi de suite jusqu'à disparition des premières dominantes (**Figure 9.5.**).

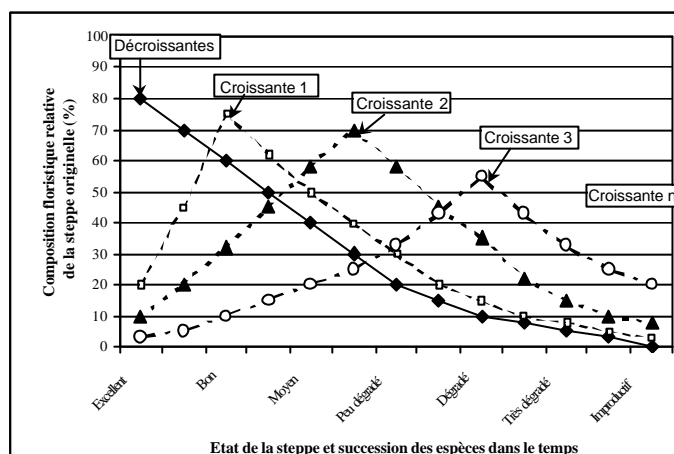


Figure 9.5. Remplacement des espèces steppiques au cours de la dégradation des ressources en sol et de la végétation (adapté de Dyksterhuis 1949).

Dans notre cas d'étude, nous pensons que les espèces CS, en particulier les graminées à bonne valeur pastorale et assez bien consommées (Waechter 1982) telles que *Cenchrus ciliaris* ou *Stipa lagascae*, ont d'abord été remplacées par des chaméphytes bas à valeur pastorale moyenne telle que *Rhanterium suaveolens* (espèce CS). D'après la **Figure 9.5.** ces deux premières espèces de graminées pérennes sont considérées comme décroissantes (elles se raréfient) et *Rhanterium suaveolens* pourrait être considéré comme l'espèce croissante 1. Par la suite, les parcours steppique ont subi une pression agropastorale toujours plus accrue et *Astragalus armatus*, en adoptant une stratégie d'histoire de vie différente (CR) a pu se développer. Cette espèce constituerait alors l'espèce croissante 2. Le phénomène peut ainsi se reproduire n fois. Sur le graphique, nous supposons que l'abondance des espèces croissantes qui se succèdent dans le temps diminue corrélativement à la

dégradation des sols, le potentiel édaphique étant érodé avec le temps la capacité des espèces, bien que croissante devrait diminuer. Ce n'est pas toujours le cas. En effet, les **Figures 9.2.** et **9.3.** montrent clairement que l'abondance des taxons CR (croissants) au stade très dégradé est bien supérieure à celle des taxons CS (décroissants) en situation peu dégradée. Cette capacité à croître et à se développer de l'Astragale est probablement due à sa capacité à enrichir, elle-même, les sols bien qu'ils soient très dégradés. Mais cette supposition serait à prouver par des expériences *in situ* de l'effet de l'Astragale sur les propriétés chimiques (fertilité en particulier) du sol.

Anderson & Briske (1995) rappellent que les prairies peuvent être vulnérables au développement d'espèces rudérales, herbacées et ligneuses pérennes, lorsqu'elles supportent une charge animale trop importante allant jusqu'à la diminution du potentiel de production (Milton *et al.* 1994). Leurs résultats suggèrent que le principal déterminant du remplacement des espèces est l'évitement du pâturage. Moretto & Distel (1999) ont expérimenté par la suite l'avantage compétitif des espèces non appréciées (en augmentant leur croissance et leur taille, en évitant le pâturage) par rapport aux espèces appréciées, soumises à une défoliation sélective. C'est ce qui se produit en Tunisie aride où les pratiques agropastorales favorisent le développement d'une flore de faible qualité pastorale. L'ensemble des études portant sur le remplacement de graminées palatables par des graminées non palatables a permis à de nombreux auteurs de conclure que :

- lorsqu'une graminée non appréciée atteint un haut niveau de dominance, il est extrêmement difficile de renverser le changement quand la pression pastorale se relâche ou est supprimée (Noy-Meir & Walker 1986, Westoby *et al.* 1989) ;
- ce comportement peut être partiellement relié à la pauvreté de la litière des graminées non palatables (Wedin 1995), qui ralentit le recyclage des nutriments et réduit leur disponibilité dans le sol (Archer & Smeins 1991, Berendse 1994, Jones *et al.* 1994, Aerts 1995, Wedin 1995). L'étude de Moretto & Distel montre que la disponibilité de l'azote et du phosphore était plus élevée, de 50% et 600% respectivement, dans les prairies dominées par les graminées appréciées que dans les prairies dominées par les graminées non appréciées. Lorsque la croissance est limitée par la quantité des nutriments, les espèces à faible productivité (les moins compétitives) produisent une biomasse plus élevée que les espèces les plus productives (les plus compétitives) (Aerst & Van der Peijl 1993) ;
- la forte accumulation de litière peut représenter une importante contrainte à l'établissement des plantules des graminées appréciées (Facelli & Pickett 1991). Ce n'est cependant pas toujours le cas puisque la litière peut, en contexte aride, avoir un effet de protection contre le dessèchement ;
- la raréfaction des espèces entraîne en outre la raréfaction voire la disparition des semenciers dans la banque de graines du sol.

Il paraît probable que l'ensemble de ces facteurs puisse expliquer en partie le remplacement des graminées pérennes (*Stipa tenacissima*, *Hypparhenia hirta*, *Cenchrus ciliaris*, *Stipa lagascae*) de la

zone aride inférieure tunisienne par des chaméphytes bas (*Rhanterium suaveolens*, *Seriphidium herba-alba*).

Cependant, le phénomène qui s'opère actuellement avec la domination progressive des steppes à *Rhanterium suaveolens* d'une part et à *Zygophyllum album* d'autre part par *Astragalus armatus* ne se conforme pas tout à fait ces observations. L'Astragale « armée » devient dominante dans les stades de dégradation avancée de la steppe en jouant alors le rôle de pionnière, elle peut au contraire améliorer les conditions de fertilité du sol (fixatrice d'azote) ainsi que le bilan hydrique en piégeant les particules de sable. Elle peut aussi favoriser sous son couvert la germination d'espèces à photosensibilité négative et en proie au brout des animaux domestiques. A condition que les semenciers d'autres espèces pérennes palatables soient présentes sur le site, cette espèce pourrait alors modifier les conditions du milieu à leur avantage et décroître de nouveau. L'installation d'une telle espèce « pionnière-croissante » est le signe d'une possible réversibilité du changement (nouvelle dynamique), ce mécanisme de facilitation a d'ailleurs été observé dans des milieux très contraints (Bertness & Callaway 1994).

d. Paramètres biologiques, susceptibles d'expliquer ce phénomène de remplacement des espèces ?

Au cours de l'évolution régressive des séquences de végétation, et en particulier de la steppe à *Rhanterium suaveolens*, les remplacements d'espèces se font non seulement parce que la pression de pâturage devient trop forte sur les espèces appréciées mais aussi parce que les espèces non appréciées possèdent des qualités biologiques supplémentaires favorables. Ces caractéristiques avantageuses se manifestent de manière encore plus marquée lorsque le système est « remis à zéro » c'est-à-dire en cas de labour. Lors de l'abandon des terres, les espèces qui coloniseront le milieu seront les plus aptes à germer, se développer et se reproduire en évitant le pâturage.

Pour des espèces associées à des perturbations récurrentes, il est utile de distinguer des espèces rejetant de souches (*resprouters*) et des espèces se régénérant par graines (*reseeders*), en raison de la corrélation négative entre l'allocation des ressources à la production de biomasse et à la reproduction (Bellingham & Sparrow 2000, Bond & Midgley 2001). Si la destruction est limitée à la biomasse aérienne, des espèces à longue durée de vie (CS) de la matrice steppique pourront persister grâce à leur capacité à rejeter après pâturage ou coupe de bois. Mais leurs événements de recrutement sont rares et exigent des conditions particulièrement favorables. Après une destruction totale, ces *resprouters* ne pourront pas se rétablir immédiatement, contrairement aux *reseeders* qui n'ont pas besoin de ces conditions particulièrement favorables (Jauffret & Visser, soumis). Au regard des caractéristiques des taxons CS, on remarque qu'ils ont bien souvent besoin du pâturage pour se

dispenser (ex : *Rhanterium suaveolens* est en partie disséminé par épizoochorie) ou pour limiter une trop grande production foliaire (ex : *Rhanterium suaveolens* ne possède pas de mécanismes internes régulant sa croissance et mourrait en été par excès d'évapotranspiration). Ils tolèrent donc les stress et perturbations multiples jusqu'à un certain degré. Par contre, ces taxons à longue durée de vie se régénèrent difficilement après destruction totale (les labours) ou très sévère (surpâturage). Ceci signifie qu'au-delà d'un certain seuil de dégradation de leur biomasse et du nombre d'individus présents, les espèces CS n'auront plus la possibilité de se régénérer et seront remplacées par des espèces capables de résister aux stress et perturbations et dont le pouvoir germinatif est plus important. Les espèces RS et en particulier les annuelles seront les premières à s'installer. Par la suite, certaines espèces ligneuses pourront coloniser les milieux. Il nous paraissait intéressant à ce stade de faire un bref rappel des connaissances concernant les capacités germinatives des pérennes ligneuses. Pour argumenter ces différences de capacité germinative, nous donnons ici un tableau récapitulatif (**Tableau 9.3.**) d'études anciennes concernant la réponse de *Rhanterium suaveolens* et d'*Astragalus armatus* à l'augmentation du potentiel hydrique:

Taux de germination %		
	<i>Rhanterium suaveolens</i>	<i>Astragalus armatus</i>
	0 bars	14
Potentiel hydrique	-10 bars	2
	16 bars	0
	-20 bars	0
		8

Tableau 9.3. Taux de germination de deux espèces steppiques et résistance à la sécheresse (adapté de Jlidi 1990)

Le *Rhanterium* ne supporte pas le déficit hydrique alors que l'Astragale peut s'accommoder d'une sécheresse intense et germer. Jlidi (1990) a en outre montré lors d'expériences *in situ* que *Astragalus armatus* a une capacité germinative douze fois supérieure à celle de *Rhanterium suaveolens*. Neffati (1994) confirme la sensibilité de *Rhanterium suaveolens* à l'abaissement du potentiel hydrique : le taux de germination est inférieur à 50 % du témoin à -3 bars, inférieur à 20% à -7 bars et au-delà de 10 bars *Rhanterium suaveolens* est incapable de germer. En outre, il a étudié le comportement germinatif de nombreuses semences et en particulier de *Rhanterium suaveolens*. Les semences de cette espèce possèdent des exigences spécifiques à savoir que :

- la température optimale de germination est supérieure à 20°C et dans ce cas la vitesse de germination est inférieure à 5 jours ;
- les semences ont une photosensibilité négative, leur capacité germinative et leur vitesse de germination augmentent avec l'obscurité ;

- le taux de germination de ses semences est favorisé par un ensemencement à 8 cm de profondeur ;
- la germination est entravée par la présence de substances inhibitrices tégumentaires qui nécessitent d'être lessivées par les pluies.

L'ensemble de ces caractères freine donc le recrutement des graines de *Rhanterium* et des conditions particulièrement favorables lui sont nécessaires pour germer. Ceci confère sans aucun doute un avantage à l'Astragale. De même, la présence de l'Astragale sur les glacis à encroûtement gypseux où dominait *Zygophyllum album* devrait pouvoir être expliquée par un désavantage germinatif de cette dernière espèce. Cependant les données concernant la capacité germinative des espèces en Tunisie Présaharienne restent très fragmentaires et des expériences seraient nécessaires pour confirmer cette dernière hypothèse.

Finalement, l'évolution progressive de la composition floristique provoque des phénomènes d'adaptation entre les espèces végétales et les animaux qui modifient leur comportement alimentaire et leur sélectivité en fonction des ressources disponibles. Les indices d'acceptabilité peuvent donc changer tout au long du gradient de dégradation, phénomène déjà observé par Waechter (1982). *Rhanterium suaveolens* est sélectivement pâturé et bien consommé à l'heure actuelle comme le signalait Waechter (1982) et son indice d'acceptabilité s'est amélioré depuis les premières observations de Le Houérou & Ionesco (1973) où il était classé comme peu apprécié. *Rhanterium* est donc sélectivement pâturée et a développé une stratégie de tolérance à celui-ci. Par contre, certaines espèces telles que *Astragalus armatus*, *Thymelaea hirsuta* investissent leur énergie dans l'évitement du pâturage et leur indice d'acceptabilité reste toujours faible. Les espèces développent donc des stratégies de défense (spinescence, substances allélopathiques) et des capacités de régénération en réponse aux pressions agropastorales et aux conditions climatiques drastiques de la région Présaharienne.

Conclusion

Devant la complexité de la perturbation et de l'anthropisation croissante des terres arides nord-africaines, l'évaluation de la dégradation et la réhabilitation des terres bénéficierait considérablement de la construction d'indicateurs aussi simples et intégrateurs que possible. La pertinence des indicateurs peut s'améliorer si l'on cherche à attribuer des qualités aux espèces. Une mesure simple et déjà très intégratrice comme le Recouvrement Total des espèces Pérennes nécessite donc une qualification en terme de valeur pastorale. Ceci revient à admettre que la **qualification de la dégradation doit aussi intégrer la notion de productivité secondaire**, donc d'utilité pour les usagers de l'espace (Jauffret & Visser, soumis), servant ainsi d'indicateur de service (cf. **Synthèse générale**, **Tableau 16.1.**).

Des applications importantes en terme de gestion de l'espace agropastoral peuvent être déduites de la compréhension des phénomènes de remplacement des espèces et de stratégies de vie adoptées par ces dernières pour survivre dans des milieux à forte pression anthropique. Des conseils de gestion (Moretto & Distel 1999) peuvent être donnés à partir des observations suivantes :

- si le pâturage sélectif est le principal déterminant dans les phénomènes de remplacement des espèces, un pâturage de faible fréquence et d'intensité élevée, en réduisant la sélectivité, peut permettre le maintien de la compétitivité et de la dominance des espèces palatables ;
- si le remplacement des espèces en réponse au pâturage est unidirectionnel (i.e., une fois que l'espèce non palatable a atteint un niveau élevé de dominance), la réduction de la pression pastorale ne permettra pas aisément la réversibilité du changement. Des stratégies pastorales devraient être développées afin de prévenir la dégradation des espèces palatables au-delà d'un seuil, où les espèces non palatables deviennent dominantes dans les communautés. En Tunisie Présaharienne, les caractéristiques particulières d'*Astragalus armatus* nous permettent d'avoir quelques espoirs quant au rétablissement d'espèces à bonne valeur pastorale si la pression cesse et si les semenciers sont à proximité (nous reviendrons sur cet aspect fonctionnel ultérieurement, § 9.4.) ;
- des travaux de restauration pourraient aussi être entrepris et le resemis de certaines parcelles (ex : des espèces à bonne valeur pastorale comme *Stipa lagascae*, cf. Visser 2001) serait envisageable.

Le changement de dominance entre espèces palatables et espèces non palatables dans les écosystèmes arides méditerranéens pourrait avoir des implications importantes sur la dynamique et le fonctionnement de la végétation mais aussi sur le fonctionnement hydrique et les propriétés physiques des sols. Nous verrons donc, dans le paragraphe suivant, s'il est possible d'identifier des groupes fonctionnels en réponse aux perturbations et aux stress et comment ceux-ci peuvent influencer le fonctionnement des écosystèmes.

9.4. Groupes fonctionnels et indicateurs de dégradation

Les groupes fonctionnels peuvent être définis de différentes manières (§ 3.1.4.2.) mais dans notre cas d'étude nous adoptons la définition de Lavorel *et al.* (1997) : « *Plant functional types can be defined as response groups containing species which respond in a similar way to selected environmental factor(s) based on shared biological traits* ». Notre recherche a été développée dans le cadre de la dégradation de la végétation permanente semi-naturelle (Le Houérou 1969, 1995) des steppes arides dans le sud tunisien et de la dégradation des sols qui en résulte (processus d'érosion).

Suivre et évaluer les processus de désertification au sud du Bassin Méditerranéen requiert (1) de comprendre la dynamique des changements de la végétation et les processus écologiques qui lui sont associés, et (2) d'identifier des indicateurs de désertification. Nous avons donc testé l'hypothèse selon laquelle les groupes fonctionnels (*Plant functional types* PFTs) pourraient être utilisés en tant qu'indicateurs de dégradation des terres en particulier de parcours. Les groupes fonctionnels permettraient de reconnaître des indicateurs de réponse (*indicator response type*) afin de suivre les changements de la composition floristique des communautés en réponse à une forte pression anthropique dans un contexte climatique très contraignant, en particulier la réponse au pâturage déjà bien étudiée en Méditerranée (Haddar *et al.* 1999, Sternberg *et al.* 2000)

En utilisant la méthode en 5 étapes de Lavorel & McIntyre (2001), nous tentons d'identifier les groupes fonctionnels en réponse aux stress et perturbations imposées en zone aride et de les relier à certains facteurs (sécheresse, faible fertilité, pâturage, mise en culture) qui pourraient affecter la structure de la végétation et son fonctionnement.

Matériel et méthodes

Les recouvrements spécifiques, la hauteur moyenne des espèces pérennes et leur biovolume associé, mesurés par la méthode des points quadrats (§ 5.3), ont été une fois de plus utilisés lors de la succession d'analyses décrite ci-dessous. Notre travail a d'abord consisté à établir une liste de traits de vie susceptibles d'être renseignés pour chaque espèce. *A priori* les traits permettant d'assurer à un végétal le meilleur niveau de survie en zone aride et sur des sols pauvres en nutriments sont nombreux : réduction de la taille des individus (Groom & Lamont 1997), port prostré ou en rosette, réduction de la stature (Small 1973), sélection d'espèces peu palatables en réponse à l'herbivorie (Westoby 1989), grand disperseur (graines petites et légères) (Westoby 1998), régénération par rejet (Bellingham & Sparrow 2000), fixateur d'azote... En outre, en zone aride, certains caractères physiologiques semblent importants dans les mécanismes d'adaptation des végétaux aux conditions drastiques de l'environnement : type biochimique de photosynthèse en particulier les plantes en C4 sont mieux adaptées aux conditions de sécheresse (Batanouny *et al.* 1988), taux de croissance ou RGR (*relative growth rate*)... Les végétaux devraient aussi présenter toutes les caractéristiques d'adaptation à la sécheresse telles que la sclérophylle, la persistance des feuilles et la xéromorphie (Small 1973, Seddon 1974, Groom & Lamont 1997). Certains traits associés à la sclérophylle le sont aussi à l'évitement de l'herbivorie (Dafni 1991). La sécheresse et l'infertilité du sol sont des forces sélectives ubiquistes nécessitant l'adaptation des plantes. Enfin et compte tenu de la longue histoire agropastorale de la région, l'indice d'acceptabilité moyen des espèces témoigne de l'adaptation des espèces en réponse au pâturage.

Sclérophyllie, persistance des végétaux et xéromorphie

A l'heure actuelle, la plupart des espèces steppiques ne possèdent pas ces caractéristiques. Nous pensons en fait que les trois grandes caractéristiques des peuplements méditerranéens *s.l.* ont du être observables quand les espèces forestières étaient encore présentes dans le sud. La sclérophyllie se manifeste surtout chez la phanérophytes (comme on le constate toujours dans les flores des régions méditerranéennes du bioclimat subhumide au semi-aride avec par exemple, les oliviers, les chênes, les filaires et autres pistachiers). La perte de sclérophyllie s'explique donc par la disparition et la raréfaction d'espèces sclérophylles par excellence. Finalement, peu d'espèces en Tunisie aride possèdent ces caractères, exception faite de *Thymelaea hirsuta* qui peut être qualifiée de sempervirente (adaptation qui réduit la perte de minéraux du système grâce à des feuilles vertes toute l'année, Monk 1966, Salleo 1997) et de *Anarrhinum brevifolium* qui présente un caractère semi-sclérophylle. Le coût de production des feuilles sclérophylles plus élevé que celui des feuilles décidues (Dafni 1991) pourrait expliquer l'avantage donné par les espèces steppiques à la production de ce dernier type de feuilles.

Les végétaux pérennes du domaine steppique actuel se sont donc adaptés à la sécheresse grâce à :

- la microphyllie, la plupart des espèces steppiques ont des feuilles très petites *Salsola vermiculata* ou petites *Rhanterium suaveolens*
- l'aphyllie ex: *Deverra tortuosa*
- l'enroulement des feuilles chez certaines graminées (*Lygeum spartum*, *Stipa lagascae*) (Small 1973)
- la position des stomates et leur nombre qui limitent l'évapotranspiration (Small 1973, Schwinning & Ehleringer 2001)
- l'abondance des poils qui diminue la déperdition d'eau ex: *Plantago albicans*, *Teucrium polium* (Small 1973)
- la transformation du rachis en épines ex: *Astragalus armatus*
- la succulence des feuilles ou du moins la semi-succulence ex: *Zygophyllum album*, *Gymnocarpus decander*
- le port des espèces est aussi très important : port en coussinet de *Teucrium polium*

Les végétaux temporaires (thérophytes, hémicryptophytes et géophytes) ont, quant à eux, choisi le mode le plus simple de survie en conditions drastiques : leur adaptation est d'ordre phénologique et ces espèces n'apparaissent qu'aux périodes favorables, tout en persistant respectivement sous forme de graine, rosettes de feuilles ou bulbes.

Enfin, en conditions de faibles teneurs en azote et en phosphore, les plantes en C4 peuvent perdre leur avantage compétitif sur les plantes en C3 (Lüttge 1997). En effet, certaines légumineuses développent une association symbiotique avec des bactéries du genre *Rhizobium*, fixatrice d'azote atmosphérique, et peuvent devenir plus compétitives que les plantes en C4 sur des sols particulièrement pauvres en azote, ce qui explique la raréfaction des espèces en C4 dans la région aride tunisienne.

Néanmoins l'ensemble de ces traits n'est pas aisé à renseigner. Seules les informations contenues dans les flores et quelques ouvrages concernant les graines étaient disponibles. Il nous a donc fallu choisir une liste de traits simples à étudier. Les études antérieures (Romane 1987, Toullec 1997, Médail *et al.* 1998, Lavorel *et al.* 1999a) en la matière nous ont permis de retenir un petit lot de traits, classés en catégories comme suit (**Tableau 9.4.**) :

- les traits morphologiques : hauteur potentielle des plantes, consistance et pilosité des feuilles ;
- les traits de régénération : période de floraison, mode de dissémination, mode de reproduction ;
- les traits liés au pâturage : indice d'acceptabilité moyen.

Le Tableau ci-dessous montre quels traits ont été renseignés (le détail des valeurs de traits pour chaque espèce est donné en **Annexe 6**) et utilisés pour l'analyse des correspondances multivariée :

	% de taxa par attributs		% de taxa par attributs
Traits morphologiques		Traits de régénération	
¹Hauteur potentielle		¹Période de Floraison	
Petite (30 cm)	36	Aut-Hiv-Prtps	18
Moyenne (50-80 cm)	45	Printemps	55
Grande (> 80 cm)	19	Prtps-Eté-Aut	18
		Toute l'année	9
¹Consistance des feuilles		²Mode de dissémination	
Malacophylle	86	Anémochore	36
Semi-succulente	14	Barochore	45
		Autre	19
¹Pilosité des feuilles		¹Mode de régénération	
Glabre	36	Semence	86
Ayant des poils	64	Semence + Végétatif	14
<hr/>			
Trait lié au pâturage			
³Indice d'acceptabilité moyen			
Espèces non ou rarement appréciées	28		
Espèces faiblement appréciées ou de façon variable	41		
Espèces moyennement à bien appréciées	31		

Tableau 9.4. Traits étudiés pour le type biologique dominant des formations steppiques du sud tunisien : les chaméphytes (16 taxa).

¹ Traits renseignés grâce aux données consignées dans les flores (Cuénod *et al.* 1954, Quézel & Santa 1962 & 1963, Ozenda 1977, Pottier-Alapetite 1979 & 1981)

² Le mode de dissémination des espèces surtout a été déduit :

(1) à l'étude des fruits des espèces avec l'aimable collaboration de M. Nefatti, Institut des Régions Arides, Médenine Tunisie

(2) à trois ouvrages :

Seed germination in desert plant. Adaptations of desert organisms. Y. Gutterman (ed.), 1993. Springer- Verlag.

Seeds. The ecology of regeneration in plant communities. Michael Fenner (ed.), 1993. CAB International.

La dissémination des espèces végétales. Molinier R & Muller P. Lesot A. (ed.), 1938.

(3) l'aimable collaboration de Jaime Kigel de l'Université de Jérusalem.

³ La classification des espèces suivant leur indices d'acceptabilité a été réalisée grâce aux travaux de Waechter 1982.

Analyse des données

a. Abondance relative des groupes biologiques et richesse spécifique

L'abondance des types biologiques dans chaque station a été calculée grâce au produit des deux matrices (produit matriciel, *cf.* § 6.2.3.) suivantes :

- matrice espèces (biovolume) x stations,
- matrice espèces x type biologique.

L'abondance de chaque type biologique entre les différents niveaux de dégradation a ensuite été soumise à une analyse de variance.

b. Caractérisation des groupes fonctionnels : une méthode d'analyse en 5 étapes

Trois jeux de données ont été utilisés pour identifier les groupes fonctionnels :

- une table de la composition floristique et de l'abondance des espèces dans les 36 stations d'étude. De cette table a été extrait un sous-tableau composé par l'abondance des espèces de chaméphytes dans chaque station ;
- une table de variables du milieu relatives à la position dans le paysage (PT) et au niveau de dégradation (ND) pour chacune des 36 stations. Les variables environnementales ont été codées en catégories : 3 catégories pour la dégradation (moyennement dégradé, dégradé et très dégradé) et 4 catégories pour la position «écologique» (glacis gypseux, plaine limoneuse, plaine sableuse et dunes de sable fixées) ;
- Sept tables présentant les traits biologiques des chaméphytes (**Annexe 6**) suivant leur morphologie, leur mode de régénération et leur indice d'acceptabilité.

Une analyse hiérarchique (McIntyre *et al.* 1999, Landsberg *et al.* 1999, Pillar 1999) a été employée à plusieurs reprises lors de l'identification des groupes fonctionnels. Cette analyse des données procède suivant une méthode en 5 étapes (Lavorel & McIntyre 2001) comme suit :

Etape 1. Identifier les groupes de réponses des espèces (AFCVI)

En premier lieu, nous examinons comment la composition des chaméphytes change en réponse à l'effet combiné de leur position topographique et du niveau de dégradation. Trois AFCVI nous ont permis d'identifier quel facteur ou ensemble de variables environnementales permettent d'expliquer le mieux la variance de la composition en chaméphytes (position topographique PT, le niveau de dégradation ND ou l'effet combiné des deux facteurs explicatifs PT*ND). Les espèces dont la contribution était inférieure à 5% ont été exclues des traitements.

Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI)

L'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales ou Analyse Canoniques des Correspondances ACC consiste à mettre en corrélation un ensemble de descripteurs (variables explicatives dites instrumentales) avec un groupe de variables à expliquer (tableau de contingence) (Ter Braak 1986 et 1987, Lebreton *et al.* 1988b). Il s'agit, par exemple, de coupler un tableau de contingence espèces x relevés avec un tableau espèces x variables (les variables peuvent être quantitatives ou qualitatives). Dans le cas de variables qualitatives, le tableau espèces x variables sera disjoncté en plusieurs modalités (Lebreton *et al.* 1988b). L'AFCVI a pour but de trouver la corrélation maximale entre les combinaisons linéaires (variables canoniques) de deux groupes de descripteurs (Ter Braak 1986 et 1987, Lebreton *et al.* 1988b). Elle permet de reconnaître la part de variance du tableau de contingence expliqué par le tableau de variables disjonctées (Lebreton *et al.* 1988b).

La proportion de la variance expliquée par ces trois groupes de variables est calculée comme le rapport de la somme des valeurs propres de chaque AFCVI sur l'inertie de l'AFC portant sur la table de la composition en chaméphytes. Plus ce rapport est élevé, plus les variables qualitatives choisies influencent les variations de la composition floristique (Lebreton *et al.* 1988a). Ce rapport de corrélation multivariée (RCM) est ensuite comparé à la valeur attendue sous l'hypothèse nulle d'indépendance entre la composition floristique et les variables environnementales, qui est calculée comme le rapport entre le nombre de variables explicatives et le nombre d'échantillons indépendants (Lebreton *et al.* 1991). Une analyse graphique nous a permis ensuite d'identifier les groupes d'espèces en relation avec les 3 groupes de variables explicatives. L'AFCVI expliquant le mieux la variance est le niveau de dégradation et pour la suite de notre analyse seule cette variable sera prise en compte dans l'analyse. De même que pour une AFC classique, la projection des espèces, des relevés et des variables explicatives sur les plans factoriels a été effectuée tandis qu'une classification ascendante hiérarchique du moment d'ordre 2 permettait de discriminer les différents groupes. Il est alors possible de caractériser des groupes de relevés par des groupes d'espèces auxquels sont associés des variables explicatives du milieu (niveau de dégradation ou position topographique).

Etape 2. Identifier les groupes émergents

Les groupes émergents résultent de la corrélation naturelle entre les traits de vie. Ces groupes ont été identifiés grâce à une Analyse Factorielle des Correspondances Multivariée AFCM couplée à une Classification Ascendante Hiérarchique du moment d'ordre 2 (CAH) autorisant l'ordination des traits et l'interprétation graphique de leur regroupement.

Analyse Factorielle des Correspondances Multivariée (AFCM)

Une Analyse Factorielle des Correspondances Multivariée consiste à faire une AFC sur un tableau de données qualitatives disjonctées en modalités. Dans notre cas, le tableau de contingence espèces x traits est disjoncté en autant de modalités qu'il y a de classes par trait de vie. Ex : le trait de vie Hauteur est constitué de 3 classes, il y a donc 3 modalités ; le trait Régénération possède 2 classes et par conséquent le nombre de modalités de cette variable s'élève à 2.

Etape 3. Identifier la réponse des traits (Analyse Univariée AU : Calcul matriciel et ANOVA)

Pour chaque trait, un produit matriciel entre la matrice station x biovolume des chaméphytes et la matrice chaméphytes x trait nous a permis d'obtenir l'abondance de chaque trait dans chaque station. Cette nouvelle table de données nous permettra d'effectuer des analyses de variance non paramétrique (ANOVA, *cf.* § 6.2.) de chaque trait (Lavorel *et al.* 1991) en fonction du niveau de dégradation. Si l'abondance du trait diminue significativement tandis que la dégradation augmente, le

trait est labellisé «*décroissant*». Dans le cas contraire, le trait sera indifférent. Nous avons ainsi pu identifier les listes de traits significativement associés à la dégradation.

Etape 4. Identifier les syndromes

Pour identifier les syndromes, il est nécessaire de mettre en correspondance les groupes de traits émergents (étape 2) et les jeux de traits significativement associés à la dégradation (étape 3). Nous utiliserons la terminologie de Noy-Meir *et al.* (1989) pour caractériser nos espèces. L'identification des syndromes a été effectuée espèce par espèce, en tenant compte de son association à la dégradation au regard des attributs qu'elle possède. Un trait associé à la dégradation et affecté par celle-ci est dit décroissant (*decreaser*). Au contraire, un trait associé à la dégradation mais résistant à celle-ci sera dit croissant (*increaser*). Une espèce sera labellisée décroissante si elle possède une majorité de traits associés à la dégradation liée au pâturage et si elle est affectée par celle-ci (ex : diminution de sa hauteur). Le syndrome des espèces ayant un nombre égal de labels « décroissant » ou « indifférent » seront qualifiées par le vocable : « indéterminé ». Enfin, une espèce non appétée, bien que possédant un ensemble de caractères « décroissant », sera dite croissante puisque le trait de faible acceptabilité confère aux espèces une résistance au pâturage. Celle-ci se traduit par le maintien de la hauteur des individus voire la croissance de ceux-ci.

Etape 5. Identifier les groupes fonctionnels

Cette dernière étape consiste à identifier (1) les groupes fonctionnels idéaux décroissants ou croissants qui réunissent une majorité de traits répondant de la même manière à la dégradation et (2) les groupes fonctionnels moins stricts qui présentent des sous-jeux de traits significatifs.

Résultats

a. Types biologiques et richesse spécifique : la réponse à une longue histoire d'utilisation des terres

La végétation steppique est fortement dominée par des chaméphytes bas et des thérophytes. Nous avons vu précédemment (§ 6.2.1) que la richesse spécifique totale ne varie pas significativement avec l'augmentation de la dégradation de la végétation et des sols qui lui sont associés. Cependant, l'effet de la dégradation peut être observé au travers du recouvrement des chaméphytes et de leur biovolume. Les hémicryptophytes, les géophytes et les thérophytes présentent des abondances relatives constantes le long du gradient de dégradation de la végétation et des sols. Au contraire,

l'abondance relative des chaméphytes diminue avec l'augmentation de la dégradation ($\chi^2_{(35)} = 19.19, p < 0.001$) (Figure 9.6.).

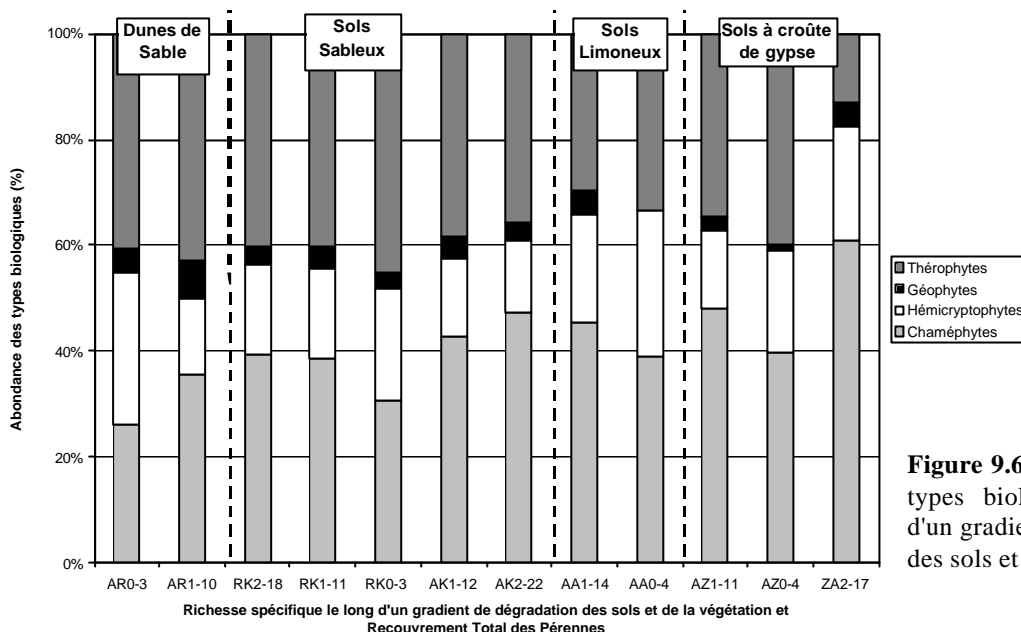


Figure 9.6. Pourcentage des types biologiques le long d'un gradient de dégradation des sols et de la végétation

Le nombre moyen d'espèces nous donne une information supplémentaire concernant la richesse spécifique de chaque type de milieu. Les sols sableux de la steppe à *Rhanterium suaveolens* favorisent une plus grande diversité que les sols limoneux s.s. (séquence AA) et les sols à croûte de gypse en général. Cependant, l'influence d'*Astragalus armatus* (systèmes AK1, AK2 et ZA2) est très importante car elle permet un maintien (dans la séquence RK) ou une augmentation (dans la séquence AZ) de la richesse spécifique (Figure 9.7.).

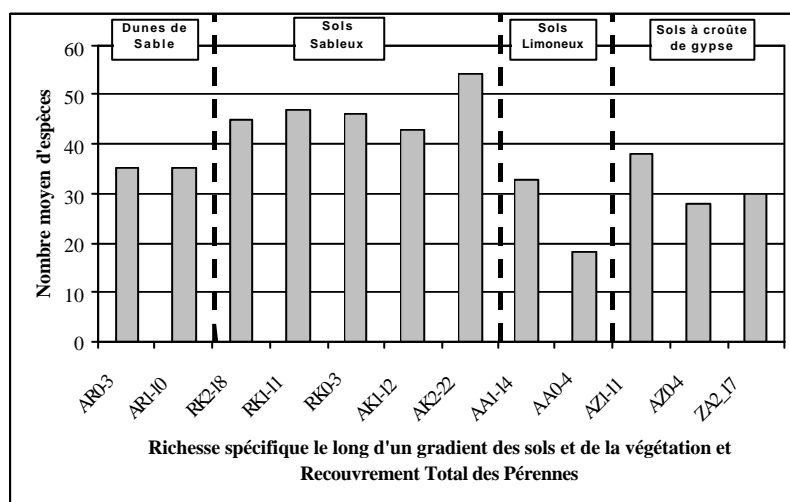


Figure 9.7. Nombre moyen d'espèces le long d'un gradient de dégradation des sols et de la végétation

Les groupes fonctionnels seront donc identifiés pour les chaméphytes, seul type biologique dont l'abondance diminue significativement avec la dégradation.

b. Caractérisation des groupes fonctionnels : une méthode d'analyse en 5 étapes

Etape 1. Identification des groupes de réponses des espèces : analyse de la composition en chaméphytes (AFCVI)

Les résultats des différentes analyses canoniques (**Tableau 9.5.**) montrent que l'effet combiné de la position topographique et du niveau de dégradation (PT*ND) explique 42% de la variance ; la valeur du Rapport de Corrélation Multivarié (RCM) est nettement plus élevée que la valeur attendue. Au regard des effets individuels de chaque variable, nous observons que la position topographique explique au mieux la distribution des chaméphytes : ce sont en fait les caractéristiques édaphiques (granulométrie) qui conditionnent la répartition des espèces.

Analyses	Chaméphytes		
	Inertie	Rapport de corrélation multivariée (%)	¹ Valeur attendue (%)
Analyse des Correspondances	1.69	100	
PT	0.35	20.7	11.1
ND	0.13	7.6	8.3
PT*ND	0.72	42.6	27.7

¹Calculée comme le rapport entre le nombre de variables explicatives et le nombre d'échantillon.

Tableau 9.5. Résultats des Analyses Canoniques des Correspondances (ACC) portant sur la composition en chaméphytes des 36 stations. Le rapport de corrélation multivariée (RCM) représente la proportion de la variance expliquée respectivement par la position dans le paysage, le niveau de dégradation et leur interaction.

Les résultats graphiques de l'AFCVI portant sur l'effet combiné de la position topographique et du niveau de dégradation (**Figure 9.8.**) montrent que deux espèces, *Zygophyllum album* (Zyal) et *Reaumuria vermiculata* (Reve), situées au pôle positif de l'axe 1 sont liées à la nature édaphique du substrat (glacis gypseux). De même, *Artemisia campestris* (Arca) marque le pôle négatif de l'axe 2 et permet de discriminer les sols limoneux. L'ensemble des 13 autres espèces est centré autour de l'origine des deux axes. Nous ne pouvons alors leur accorder de signification particulière (excepté que ce groupe réunit les espèces de la plaine sablo-limoneuse). Ces résultats ne sont pas surprenant puisque nous avons déjà observé que la distribution des végétaux est fonction des caractéristiques édaphiques (§ 6.1.). Cependant, l'interprétation graphique des axes 1/2 ne permet pas de discriminer des groupes d'espèces en réponse à la dégradation.

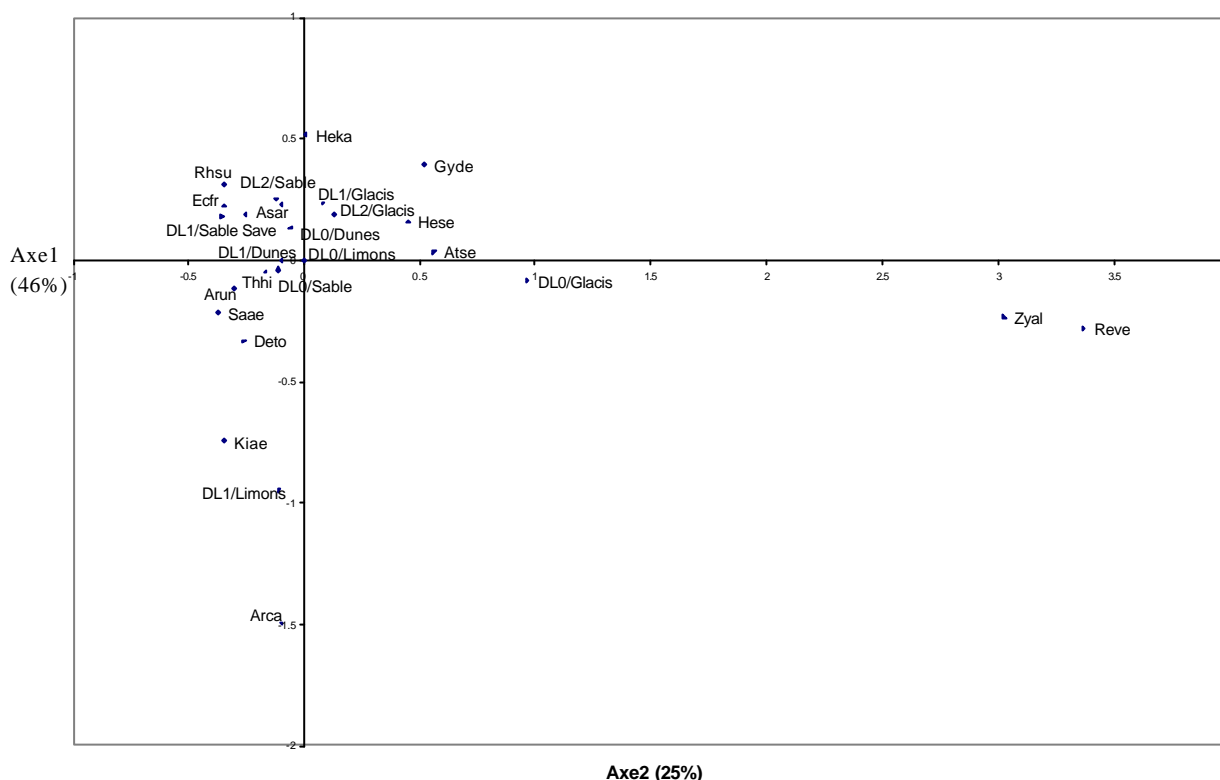


Figure 9.8. Ordination des espèces et des variables instrumentales dans le plan factoriel 1/2 de l'AFCVI portant sur l'effet combiné de la position topographique et du niveau de dégradation (PT*ND). Les axes 1 et 2 expliquent respectivement 46% et 25% de la variance.

L'abondance des chaméphytes ne varie pas significativement en réponse à la dégradation, induite en grande partie par les activités humaines. Ceci confirme nos hypothèses concernant l'homogénéisation de la flore. Les chaméphytes « survivantes » sont celles qui ont su s'adapter au mieux à de fortes perturbations et à des stress élevés. Ces espèces à large amplitude écologique sont dites ubiquistes.

Etape 2. Identification des groupes émergents (AFCM)

Trois groupes morphologiques ont été identifiés suivant la taille potentielle des plantes et la succulence des feuilles. La classification basée sur les traits de régénération présente des groupes définis suivant le syndrome de dispersion des graines et la période de floraison. Le trait de vie relatif au pâturage permet de séparer trois groupes d'espèces depuis les espèces à faible valeur pastorale (non pâturées) aux espèces à valeur pastorale élevée (peu à bien appréciées). Les résultats obtenus par la classification ascendante hiérarchique de l'AFCM sont consignés dans le **Tableau 9.6**.

a) Traits morphologiques				
Nom du groupe	Hauteur potentielle	Consistance des feuilles	Pilosité des feuilles	Nb. Taxa
Petite	<i>Petite</i>	Malacophylle ou semi-succulente	Poilues ou glabre	8
Moyenne	<i>Moyenne</i>	Malacophylle ou semi-succulente	Poilues ou glabre	11
Grande	<i>Grande</i>	Malacophylle	Poilues	3
b) Traits de régénération				
Nom du groupe	Dissémination	Floraison	Régénération	Nb. Taxa
Anémochore	<i>Anémochore</i>	Sept-Mai Fév-Oct Déc-Juin	Semence Semence / mixte Semence	8
Barochore	<i>Barochore</i>	Toute l'année Fév-Oct Déc-Juin	Semence Semence Semence / mixte	12
Autre printanière	<i>Autre</i>	Toute l'année Déc-Juin	Semence Semence / mixte	2
c) Trait lié au pâturage				
Nom du groupe	Indice d'acceptabilité			Nb. Taxa
Faible acceptabilité	<i>Non appétée</i>			6
Acceptabilité Moyenne	<i>Peu appétée</i>			9
Bonne acceptabilité	<i>Appétée</i>			7

Tableau 9.6. Identification des groupes émergents basée sur les corrélations naturelles entre traits a) morphologiques, b) de régénération et c) lié au pâturage. Les combinaisons naturelles entre traits ont été identifiées grâce à l'Analyse Factorielle des Correspondances Multivariée, permettant l'ordination des espèces. Les attributs que toutes les espèces possèdent dans le groupe ont été notés en italique et en gras.

Etape 3. Identification de la réponse des attributs : analyse de la réponse individuelle des traits des chaméphytes

Une série d'attributs varie significativement (**Tableau 9.7.**) avec le niveau de dégradation (Très dégradé TD, dégradé D et moyennement dégradé MD). La dégradation la plus intense est associée à la proportion la plus élevée de plantes de taille moyenne, malacophylles, fleurissant au printemps, n'ayant pas de mode particulier de dissémination des graines (barochores) et qui sont soit bien appétées soit pas du tout.

	Niveau de dégradation		Nb. d'espèces			Conclusions
	Chi2	p	TRDEG	DEG	MOYDEG	
Traits morphologiques						
Hauteur potentielle						
Petite	0.3503	0.8393 N.S	8	8	7	Indifférent
Moyenne	19.3990	0.0001 ***	8	10	10	Décroissant
Grande	0.8004	0.6702 N.S	4	7	2	Indifférent
Consistance des feuilles						
Malacophylle	17.7263	0.0001***	17	19	18	Décroissant
Semi-succulente	2.0288	0.3626 N.S	3	3	1	Indifférent
Pilosité des feuilles						
Glabres	16.7066	0.0002***	7	7	5	Décroissant
Velues	11.4109	0.0033**	13	15	14	Décroissant
Traits de régénération						
Floraison						
Hiver	0.6970	0.3553 N.S	3	4	3	Indifférent
Printemps	16.6899	0.0002***	12	12	10	Décroissant
Été	6.7785	0.0337*	4	4	4	Indéterminé
Toute l'année	2.7803	0.2490 N.S	2	2	2	Indifférent
Dissémination						
Anémochore	5.6127	0.0604 N.S	7	8	7	Indifférent
Barochore	16.3164	0.0003***	11	12	10	Décroissant
Autre	9.5941	0.0083**	2	2	2	Indéterminé
Mode de Régénération						
Semence	3.1130	0.2109 N.S	17	19	16	Indifférent
Mixte	14.2505	0.0008***	3	3	3	Indéterminé
Trait lié au pâturage						
Indice d'acceptabilité						
Faible acceptabilité	13.9316	0.0009***	5	6	4	Croissant
Acceptabilité moyenne	3.5721	0.1676 N.S	9	9	8	Indifférent
Bonne acceptabilité	8.1505	0.0170*	6	7	7	Décroissant

Tableau 9.7. Identification des groupes de réponses des attributs. Résultats de l'analyse univariée (calcul matriciel) couplée à une analyse de variance non paramétrique (ANOVA, test de Kruskal-Wallis)

De plus, une analyse univariée (AU : calcul matriciel + ANOVA) de la hauteur mesurée des espèces *in situ* montre la grande plasticité de certains chaméphytes (**Figure 9.9**). Ils peuvent résister à de fortes perturbations en réduisant leur hauteur. Leur grande capacité à rejeter leur permet de recoloniser le milieu quand les perturbations cessent.

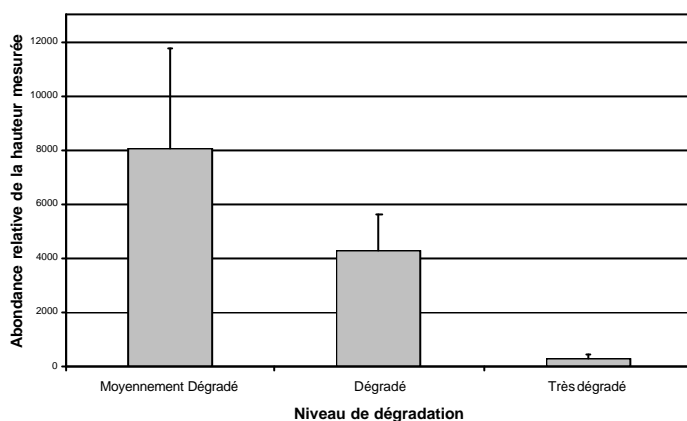


Figure 9.9. Variation de la hauteur mesurée des plantes *in situ* en fonction du niveau de dégradation.

$\chi^2_{(35)} = 24.14, p < 0.001$ ***

Etape 4. Identification des syndromes des chaméphytes (synthèse des analyses AFCVI et AU)

Nous avons tenté de relier notre liste d'attributs de réponse aux groupes émergents (**Tableau 9.8.**). La plupart des espèces steppiques ont une réponse neutre à la dégradation et pour cela elles sont dites neutres (*neutral species*). Une seule espèce, *Rhanterium suaveolens*, possède une majorité d'attributs significatifs (7/8) et peut être considérée comme un « type idéal » décroissant ou *decreaser*. Cette espèce est de taille moyenne, malacophylle, fleurissant au printemps, à dissémination des graines barochore et à valeur pastorale élevée. Au contraire, *Astragalus armatus*, qui est une espèce croissante ou *increaser* (comme nous l'avons vu précédemment § 9.3.) partage tous ces traits exceptée la qualité pastorale, puisqu'elle est complètement évitée par les ovins et peu pâturée par les caprins. Toutes les autres *decreasers* ont un jeu d'attributs propres, représentant toutes les combinaisons possibles d'attributs significatifs.

Espèces	Traits Morphologiques		Traits de Régénération		Trait lié au Pâturage		Conclusions AU
	AFCM	AU (Ha,Hame,Cf, Pf)	AFCM	AU (Flo, Diss, Rég)	AFCM	AU (IA)	
<i>Thymelea hirsuta</i>	Grande	Indiff./Indiff./Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Faible accept.	Cr.	Croissant
<i>Atractylis serratuloides</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Anémochore	Indiff./Indét./Indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Indéterminé
<i>Salsola vermiculata</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Anémochore	Indiff./Indét./Indét.	Accept. moy.	Indiff.	Indéterminé
<i>Artemisia campestris</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Anémochore	Indiff./Indiff./Indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Indéterminé
<i>Rhanterium suaveolens</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indét.	Bonne accept.	Dec	Décroissant
<i>Deverra tortuosa</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Barochore	Dec/Indét./indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Décroissant
<i>Helianthemum sessiliflorum</i>	Moyenne	Dec/Dec/Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Bonne accept.	Dec	Décroissant
<i>Astragalus armatus</i>	Moyenne	Dec/Indiff./Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Faible accept.	Cr.	Croissant (pionnier)
<i>Reaumuria vermiculata</i>	Moyenne	Dec/Indiff./Indiff./Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Indéterminé
<i>Kickxia aegyptiaca</i>	Petite	Indiff./Indiff./Dec/Dec	Barochore	Indiff./Dec/Indiff.	Bonne accept.	Dec	Indéterminé
<i>Argyrolobium uniflorum</i>	Petite	Indiff./Indiff./Dec/Dec	Endozoochore (= autre)	Dec/Dec/Indiff.	Bonne accept.	Dec	Décroissant
<i>Echiochilon fruticosum</i>	Petite	Indiff./Indiff./Dec/Dec	Barochore	Dec/Indiff./Indiff.	Bonne accept.	Dec	Indéterminé
<i>Salvia aegyptiaca</i>	Petite	Indiff./Indiff./Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Indéterminé
<i>Helianthemum kahiricum</i>	Petite	Indiff./Dec/Dec/Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Bonne accept.	Dec	Décroissant
<i>Gymnocarpus decander</i>	Petite	Indiff./Dec/Indiff./Dec	Anémochore	Indiff./Dec/Indiff.	Accept. moy.	Indiff.	Indifférent
<i>Zygophyllum album</i>	Petite	Indiff./Indiff./Indiff./Dec	Barochore	Dec/Dec/Indiff.	Faible accept.	Cr.	Indéterminé

Tableau 9.8. Identification des syndromes. Résumé des résultats de l'analyse univariée (AU), de l'analyse factorielle des correspondances multivariée (AFCM) qui ont été utilisés pour examiner la réponse des chaméphytes.

Il existe finalement 6 groupes fonctionnels (**Tableau 9.9.**) dont quatre groupes décroissants et deux groupes croissants tel que :

Groupe fonctionnel	Traits	Espèces
Décroissant	Moyenne malacophylle, barochore printanière, bonne acceptabilité	<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Helianthemum sessiliflorum</i>
	Moyenne malacophylle, barochore printanière, acceptabilité moyenne	<i>Deverra tortuosa</i>
	Petite malocophylle, barochore printanière, bonne acceptabilité	<i>Argyrolobium uniflorum</i>
	Petite malocophylle, endozoochore printanière, bonne acceptabilité	<i>Helianthemum kahiricum</i>
Croissant	Moyenne malacophylle, barochore printanière, faible acceptabilité	<i>Astragalus armatus</i>
	Grande à feuillage persistant, barochore printanière, faible acceptabilité	<i>Thymelaea hirsuta</i>

Tableau 9.9. Caractérisation des groupes fonctionnels par les valeurs de traits des espèces caractéristiques

Etape 5. Chaméphytes et groupes fonctionnels

Dans notre cas d'étude (*cf.* Etape 1, résultat de l'AFCVI), toutes les espèces ont une large amplitude écologique. Elles ne sont pas inféodées à un état de dégradation mais leur répartition varie en fonction de leur situation topographique et de leur préférences édaphiques. Elles font alors preuve d'une grande plasticité pour s'ajuster aux conditions du milieu. Il n'est donc pas facile de reconnaître clairement des groupes fonctionnels de plantes en réponse à une longue histoire d'utilisation agropastorale des terres en utilisant des valeurs de traits «standards» de la littérature plutôt que des valeurs de traits mesurés *in situ*. En utilisant les syndromes identifiés plutôt que les espèces, nous pouvons expliquer la dynamique des phénomènes de remplacement entre quelques espèces décroissantes, en particulier *Rhanterium suaveolens*, par une espèce croissante, *Astragalus armatus*. La **Figure 9.10.** illustre les résultats de l'analyse univariée. Avec l'augmentation de la dégradation, une espèce décroissante disparaît et est graduellement remplacée par une espèce croissante. *Astragalus armatus* est en premier une espèce pionnière et elle devient par la suite croissante. Nous remarquons que l'espèce croissante atteint un niveau de développement plus élevé que l'espèce décroissante. Ce résultat semble paradoxal au regard de la courbe de succession des espèces dans le temps présentée au § 9.3. (**Figure 9.5.**). L'abondance d'*Astragalus armatus* peut alors être utilisée comme indicateur de dégradation de la qualité des terres.

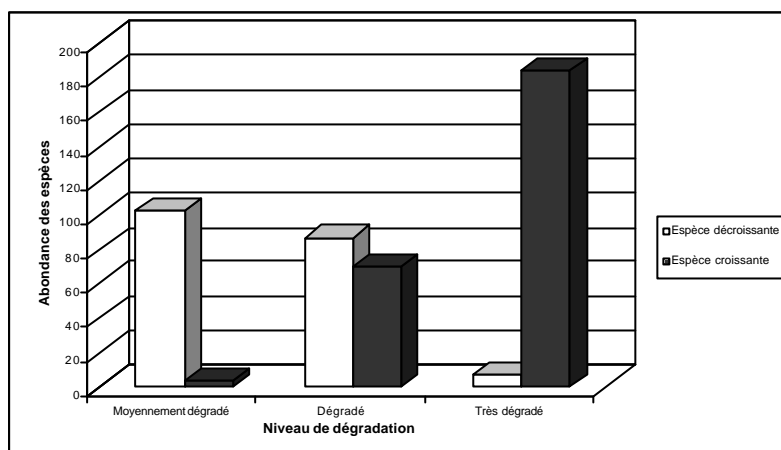


Figure 9.10. Variations d'abondance du syndrome *decreaser*

$$\chi^2_{(35)} = 18.39, p < 0.001^{***}$$

et du syndrome *increaser* (*Astragalus armatus*)

$$\chi^2_{(35)} = 16.51, p < 0.001^{***}$$

Discussion

a. Réponse de la végétation steppique à la dégradation

Aux plus faibles pressions anthropiques, le site d'étude représente une steppe typique dont la couverture pérenne dominée par des chaméphytes de taille moyenne excède rarement 20%. La pression s'accroît à proximité des habitations et la végétation peut être fortement affectée (labour dans les zones cultivées et surpâturage à proximité des lieux de vie). Les conditions de sécheresse qui affectent l'ensemble du site, limitent la croissance des plantes et peuvent contribuer à accentuer l'effet des perturbations. L'impact de ces dernières peut s'observer au travers de la diminution, en abondance relative, des chaméphytes (seule forme de vie qui est affectée de manière significative). Habituellement dans les systèmes tempérés, méditerranéens et semi-arides, les espèces dont l'abondance diminue en premier sont les graminées pérennes (Friedel *et al.* 1988, Noy-Meir *et al.* 1989 ; Trémont 1994 ; Lavorel *et al.* 1997). Ici, nous pensons que ces espèces ont déjà disparu et se sont raréfiées ; il n'est plus possible d'observer la variation de leur abondance. Dans certains systèmes où le pâturage est récent, la dégradation des parcours entraîne une augmentation du couvert des ligneux (ex : zone semi-aride en Australie, Sud Ouest du Texas aux USA, désert du Chihuahua au Nouveau Mexique, USA (Schlesinger *et al.* 1996), désert du Mojave (Vasek 1980) certains milieux en Afrique australe, Les géophytes, représentés par seulement 5 taxons, ne permettent pas de caractériser un niveau de dégradation. Enfin, les thérophytes occupent l'ensemble du site et leur abondance est très importante à tous les stades de la succession et sur tous les types de sol. Malgré les différences écologiques (liées à la position topographique), la majorité des espèces de chaméphytes peuvent se développer sur les différents types de sols, mais leur abondance varie.

Comme nous l'avons observé précédemment (§ 9.3.), **les groupes fonctionnels et les stratégies de Grime permettent d'observer les mêmes phénomènes dynamiques.** Le fonctionnement des écosystèmes est dans un premier temps affecté par la dégradation du couvert

végétal palatable. La dégradation des sols (troncature de l'horizon sablo-limoneux et disparition du voile sableux) est associée à la réduction des espèces CS, CSR, S qui sont décroissantes. Il s'ensuit une phase de colonisation des sols très dégradés par une espèce pionnière (*Astragalus armatus*) qui devient croissante, à stratégie CR et croît jusqu'à atteindre un couvert égal sinon plus important que les formations steppiques de référence. De même, *Thymelaea hirsuta* (RS) peut coloniser des steppes sablo-limoneuses à *Rhanterium* et former de vrai faciès, sans cependant avoir le caractère « infestant » de l'Astragale. Le rôle de cette dernière est d'abord de coloniser le milieu et d'améliorer les conditions du milieu après une forte dégradation. Bien qu'indicatrice de la dégradation de la qualité des parcours, le discours doit être tempéré par le fait que *Astragalus armatus* permet la reconstitution d'un voile éolien au pied des touffes favorisant ainsi la germination des espèces et leur protection (cf. richesse spécifique élevée) et améliorant le bilan hydrique des sols. Cette légumineuse pérenne enrichit probablement les sols en azote et améliore ainsi leur fertilité, l'intensité de la fixation par les rhizobiums ayant été démontrée (Jedder *et al.* 1997).

Les groupes fonctionnels peuvent ainsi être caractérisés par les stratégies de Grime précédemment identifiés : les valeurs de traits des groupes fonctionnels sont mis en correspondance avec les traits caractérisant les stratégies de Grime (**Tableau 9.10.**).

Stratégies de Grime	Traits de Grime	Traits des espèces	Groupe fonctionnel
CR	Pluri-annuelle, à durée de vie courte, sans valeur pastorale	Moyenne malacophylle ou grande à feuillage	CROISSANT
		persistant, barochore printanière, faible acceptabilité	
CS	Pérenne, à durée de vie longue, bonne valeur pastorale	Moyenne malacophylle, barochore printanière, moyenne ou bonne acceptabilité	DECROISSANT
CSR	Pluri-annuelle, à durée de vie courte, bonne valeur pastorale	Ou	
RS	Pluri-annuelle, à durée de vie courte, faible à bonne valeur pastorale	Petite malacophylle, barochore ou	
S	Pérenne, à durée de vie longue, sans valeur pastorale	endozoochore printanière, bonne acceptabilité	

Tableau 9.10. Correspondances entre les groupes fonctionnels et les valeurs des traits qui les caractérisent et les stratégies de Grime et leur traits associés

b. Biodiversité et résilience des systèmes écologiques

La richesse spécifique (§ 6.2.1.) ne varie pas significativement avec l'augmentation de la dégradation. Un « filtre local » a dû exister tout au long de la longue histoire d'utilisation des terres et beaucoup d'espèces sensibles ont été éliminées. Ces résultats ont été observés à plusieurs reprises (McIntyre *et al.* 1995, Lavorel *et al.* 1999b, Lavorel & McIntyre 2001). Les espèces qui se développent dans les steppes du sud tunisien sont donc les plus résistantes. Plus la pression augmente, plus leur résistance et leur sensibilité sont mises à l'épreuve. Il se produit alors des remplacements d'espèces. Les groupes fonctionnels idéaux sont représentés par des espèces de taille moyenne, malacophylles, fleurissant au printemps, à dissémination des graines barochore et à valeur pastorale élevée ou au contraire très faible. Leur grande plasticité est, en outre, un de leur caractère adaptatif et elle est significativement associée à la perturbation comme l'ont montré Diaz *et al.* (1999), Lavorel *et al.* (1999b). En théorie, la résilience des communautés végétales aux perturbations locales augmente avec le nombre de groupes fonctionnels et avec la richesse spécifique à l'intérieur des groupes (Walker 1992). Il existe dans notre cas 5 espèces décroissantes et 2 espèces croissantes, chaque espèce constituant un type fonctionnel. Nous avons donc 7 groupes fonctionnels de plantes dont un tend à devenir dominant (ex : *Astragalus armatus*). Ce dernier évite le pâturage grâce à des mécanismes de défense (spinescence). **Le nombre élevé de groupes fonctionnels permet donc de juger de la grande capacité de résilience des systèmes écologiques en zone aride tunisienne.** Leur capacité devait être plus importante lorsque les graminées pérennes étaient plus abondantes et variées.

c. Nécessité d'améliorer la connaissance des traits de vie des espèces steppiques

La pertinence potentielle des groupes fonctionnels en tant qu'indicateurs de dégradation nécessite d'être discutée et les recherches méritent d'être approfondies afin de confirmer nos assertions. L'expérimentation *in situ* serait nécessaire afin d'améliorer notre connaissance des traits biologiques adoptés par les espèces en réponse aux stress et aux perturbations. Etablir une liste commune de traits est apparue nécessaire afin de permettre la comparaison entre sites d'étude différents (McIntyre *et al.* 1999, Weiher *et al.* 1999). Certains auteurs (Diaz *et al.* 1999, Garnier *et al.* 2001, sous presse) ont en outre souligné la nécessité de mesurer tous les traits *in situ*, en particulier ceux qui sont plastiques comme la hauteur ou les traits foliaires. Enfin, le choix des traits à mesurer doit être dicté par la prise en compte des facteurs contraignants locaux : les traits devraient être liés aux conditions abiotiques du milieu aride en particulier la sécheresse et l'infertilité, ainsi qu'aux facteurs anthropiques (pâturage, cueillette, mise en culture). Il faudrait donc envisager **la mesure de traits biologiques *in situ*** tels que :

- le SLA (*Specific Leaf Area* : la surface foliaire spécifique = surface foliaire / poids sec foliaire). Ce paramètre peut servir d'indicateur de la réduction de la fertilité des sols puisque le SLA et les concentrations d'azote et de phosphore sont étroitement corrélés (Turner 1994). Il peut aussi

montrer une réduction du taux de croissance relative (RGR *Relative Growth Rate*) (Westoby 1998) ;

- le LDMC (*Leaf Dry Matter Content*: la proportion de matière sèche foliaire = poids sec foliaire/poids frais) (Diaz *et al.* 1999, Garnier *et al.* 1997, 2000 sous presse) qui est très important chez les xérophytes (Small 1973) ;
- la hauteur des individus, une petite taille indiquant l'adaptation aux conditions xériques du milieu (Small 1973) ;
- la taille, la consistance, la couleur et la pilosité des feuilles... (Keshet *et al.* 1990) qui caractérisent plus particulièrement l'adaptation à résister aux conditions de sécheresse ;
- la taille et le poids des graines qui expriment les chances du succès de la dispersion et de son établissement (Westoby 1998) ;
- la densité des tiges, la capacité à rejeter... (Weiher *et al.* 1999) : indicateurs de la capacité à s'installer et à se régénérer après perturbation.

La mesure de ces traits doit être la plus exhaustive possible et doit concerner toutes les espèces [du ou des types biologiques majeurs (ex : les chaméphytes en Tunisie aride)]. Enfin, étudier les traits de vie des espèces *in situ* nécessite d'homogénéiser les méthodes de mesures et d'utiliser des protocoles expérimentaux similaires (Garnier *et al.* 2001, sous presse).

Conclusions

Les formations steppiques de notre site d'étude pourraient, en situation de pression anthropique faible, présenter un Recouvrement Total des espèces Pérennes élevé (> 20 %) et une valeur pastorale élevée. Cependant, le pâturage, les labours et la coupe ont considérablement augmenté depuis les années 50 et ces pratiques ont affecté la dynamique de la végétation et sa réponse aux perturbations. Les espèces non appréciées tendent à devenir dominantes et l'ensemble des espèces sont devenues polyvalentes. Là encore, les résultats confirment la réduction de la diversité floristique et l'homogénéisation de la flore à l'échelle du paysage (*cf.* **Quatrième partie, Chapitres 10 et 11**) même si les situations écologiques sont contrastées (gradient édaphique). De plus, les conditions de sécheresse limitent la croissance des plantes, la germination des graines et facilitent l'installation de plantes bien adaptées aux conditions biotiques et abiotiques de stress et de perturbations.

En s'attachant à l'analyse de la composition floristique, il n'est pas aisé, à cause du grand nombre d'espèces ubiquistes et de l'utilisation de valeurs de traits de la littérature et non du terrain, de reconnaître des groupes de réponses des plantes en réponse aux stress et aux perturbations. Néanmoins, les syndromes des plantes ont été identifiés. Ils nous fournissent ainsi un outil prometteur pour le suivi des processus de désertification et pour la compréhension de la dynamique végétale sous forte pression humaine.

Le manque de données concernant la biologie des espèces a limité notre analyse de traits. De nouvelles études sur les traits de vie des espèces tels que la hauteur des espèces *in situ* la taille des graines, le poids des graines et les propriétés des feuilles seraient souhaitables. En outre, une partie de nos futurs travaux consistera à appliquer la méthode d'analyse en 5 étapes à des données écologiques antérieures, collectées en 1975 (*cf.* Edouard Le Floch, données non publiées disponibles). Deux analyses pourraient être entreprises en utilisant les traits issus de la littérature : une première analyse concernant uniquement la composition floristique et les traits associés aux espèces en 1975 et une deuxième analyse portant sur l'étude de la variation des traits entre 1975 et 1999-2000, qui permettrait de prendre en compte le temps et d'observer les variations temporelles de la dégradation. Ceci nous permettrait de chercher les groupes fonctionnels de plantes qui existaient à cette période et qui ont disparus progressivement avec l'augmentation des stress et des perturbations. Cette comparaison à moyen terme nous permettra d'établir un vrai diagnostic des processus de désertification dans le sud tunisien durant les 3 dernières décennies.

9.5. Le concept d'espèces clés de voûte : est-il pertinent en zone aride tunisienne ?

a. Etat de la science et *keystone species*

Les écologues ont, très tôt, soulevé et argumenté l'hypothèse selon laquelle certaines espèces dites « espèces clés de voûte » [ou *keystone species* (Paine 1969)] ont un rôle plus important que les autres dans les communautés qu'elles contrôlent. Roughgarden (1983) définit une espèce clé comme *a species whose removal leads to a still further loss of species from the community*. Il faut noter que cette définition inclut les espèces clés prédatrices et compétitrices. Tous les auteurs s'accordent à dire que la disparition des espèces clés de voûte peut gravement altérer la structure et la dynamique des systèmes écologiques (Brown & Heske 1990, Power *et al.* 1996). Il existe en fait différents types d'organismes et d'interactions entre les espèces clés de voûte et les autres espèces de la communauté. Il est possible de distinguer les espèces clés prédatrices (*Keystone predator*), les espèces clés proies (*Keystone prey*), les espèces clés hôtes (*Keystone hosts*) et les espèces modificateurs du milieu [*Keystone modifiers* (Mills *et al.* 1993)]. Les études ont été jusqu'alors focalisées sur l'étude des animaux. Qu'en est-il pour les végétaux ?

Généralement, les espèces végétales qui retiennent en premier l'attention sont les espèces physionomiquement dominantes. Il est bien concevable que les espèces pérennes les plus abondantes pourraient jouer un rôle majeur dans le contrôle des trajectoires de beaucoup de communautés et dans

les processus dynamiques des écosystèmes. Ces espèces sont souvent cruciales dans le maintien de leurs communautés puisqu'elles assurent les principaux flux d'énergie et la structure tridimensionnelle qui supporte et soutient les autres organismes (Power *et al.* 1996). Le débat reste ouvert et pour ces auteurs, les espèces clés de voûte ne sont pas nécessairement les espèces dominantes, certains travaux montrant même que les espèces rares peuvent avoir un impact plus important que les espèces communes (Tanner *et al.* 1994). Power *et al.* (1996) considèrent une espèce clé de voûte comme une espèce dont l'impact dans une communauté ou un écosystème est large, et disproportionné en regard de son abondance. En outre, une espèce n'est pas clé de voûte à toutes les échelles d'espace et de temps et son rôle varie tout au long de la succession végétale. Ceci signifie qu'une espèce est clé de voûte uniquement sous certaines conditions, par exemple pour un stade de succession donné, et que son rôle suit les processus dynamiques.

Le problème résulte, en réalité, de la difficulté d'identifier les espèces clés de voûte (Bond 1993), et plus globalement de déterminer et quantifier le rôle d'une espèce dans une communauté donnée. Une voie d'expérimentation envisagée et utilisée est la manipulation de la densité des individus d'un taxon dans une communauté et d'observer ce qui se passe durant une longue période. Des expériences de déplacements complets (*removal experiments*) de guildes de rongeurs (Brown & Heske 1990) ont été entreprises en 1977 dans le désert du Chihuahua (sud-est de l'Arizona). L'observation à long terme de l'impact de ces déplacements et donc le rôle de ces rongeurs a montré des changements de la structure et de la physionomie de la végétation : un paysage de chaméphytes et phanérophytes (*shrubland*) à laisser place à des prairies de graminées pérennes (*grassland*). Dans le même axe de réflexion, nous pouvons aisément percevoir le rôle d'espèces clés de voûte de l'animal domestique au pâturage mais son retrait ne renseigne pas plus sur la détection des espèces végétales clés de voûte dans leur communauté.

En théorie les espèces clés de voûte peuvent être détectées à travers une variété, ou mieux, une combinaison d'approches qui incluent les observations de l'histoire naturelle des écosystèmes, les reconstructions historiques, les études comparatives, les manipulations expérimentales *in situ*... Le moyen le plus efficace de mettre en évidence l'existence d'espèces clés, les expériences de déplacement ou destruction totale (*removal experiments*), est aussi le plus difficile à mettre en place.

Aronson & Le Floch (com. perso.) évoquent également plusieurs autres méthodes, connues de la littérature, de mesures expérimentales *in situ* :

- mesurer l'effet d'une espèce présumée clé de voûte par l'observation des variations éventuelles de la composition floristique (richesse et fréquence spécifique) au fur et à mesure que l'on s'éloigne de cette espèce clé de voûte ;
- utiliser des méthodes constructives qui visent à reconstruire un écosystème simplifié à partir des espèces clés de voûte présumées. Il faut alors observer sur le long terme l'évolution de cet

écosystème : est –il capable de se complexifier et d’acquérir le fonctionnement et la structure des écosystèmes complexes de référence ?

En outre, ces expériences ne peuvent être effectuées que sur des surfaces limitées ce qui pose éventuellement le problème de la généralisation.

La volonté de développer et d’appliquer ce concept dans les régions arides du sud tunisien génère plusieurs questions :

*Peut-on envisager l’existence d’espèces clés de voûte ? Quelles sont-elles ?
Comment expérimenter nos hypothèses ? Quel rôle jouent-elles en zone aride tunisienne ? Sont-elles indicatrices du bon fonctionnement des écosystèmes ou au contraire de son dysfonctionnement ?*

b. Espèces clés de voûte en Tunisie Présaharienne

Pour Aronson & Le Floch (1993a) une espèce clé de voûte est : « *a species critical to ecosystem structure and functioning* ». Ces auteurs ont déjà envisagé d’identifier ces espèces afin de réorienter la trajectoire d’écosystèmes perturbés et dégradés comme le suggérait Simberloff (1990) par réintroduction minutieuse et augmentation de la densité des espèces clés de voûte. Les espèces clés de voûte seraient logiquement les premières candidates pour la réintroduction expérimentale d’espèces dans les écosystèmes dégradés. Une fois un seuil d’irréversibilité franchit, la réintroduction des espèces présumées clés de voûte serait la méthode la plus simple de redémarrage vers un état plus favorable Aronson & Le Floch (1993b). Cependant, ces réintroductions doivent concerner des espèces autochtones, dont le rôle majeur et bénéfique pour les écosystèmes a été reconnu. Il faut prendre garde à la réintroduction d’espèces allochtones qui pourraient avoir un impact dramatique (*invaders species*).

La raréfaction, dans les steppes de la zone aride de Tunisie, des espèces (graminées pérennes à bonne valeur pastorale) est le fruit d’une longue histoire d’utilisation des terres et leur remplacement par des chaméphytes bas (*Rhanterium suaveolens*, dont l’acceptabilité croît avec la raréfaction des graminées pérennes) résulte de phénomènes de co-évolution avec les animaux domestiques dans un scénario de pression pastorale « trop » forte. Ovins et caprins jouent un rôle important dans le fonctionnement et la structure des écosystèmes. Que se passerait-il si on les éliminait ? Se produirait-il un changement de la composition floristique des steppes comme l’ont montré Brown & Heske (1990) avec les rongeurs dans le désert du Chihuahua ? Retrouverait-on les formations herbacées à graminées pérennes d’antan ? Les ovins et caprins peuvent-ils être considérés comme clés de voûte prédatrices des systèmes pastoraux tels qu’on les connaît ? « Reconstruire » des steppes graminéennes pose le problème de savoir si le potentiel de la banque de graines du sol est suffisant pour reconstituer des

peuplements entiers ou s'il est nécessaire de réintroduire des espèces et de les aider à se développer, comme le préconise Visser (2001) grâce à des fertilisations du sol (azote et phosphore). La restauration semble la meilleure solution mais doit souvent être accompagnée dans un premier temps d'un lourd effort d'amélioration des conditions abiotiques du milieu (en particulier édaphique). Néanmoins, dans certains cas, des mise en défens suffisent, permettant la reconstitution d'un couvert graminéen pérenne (ex : Observatoire ROSELT, Maroc, Ouaskioud 1999).

Enfin, il est admis qu'une espèce clé de voûte ne l'est pas obligatoirement tout au long de son existence et son rôle dépend essentiellement du stade de la succession. Par exemple, *Astragalus armatus*, en tant que pionnière, peut être considérée comme espèce clé de la recolonisation des écosystèmes très dégradés. Par ses capacités à fixer de l'azote, elle améliore les conditions de fertilité du sol, protège les plantules des espèces palatables au milieu de ses touffes, piège le sable et améliore le bilan hydrique... Cependant, ce stade ne devrait être que transitoire et *Rhanterium suaveolens* devrait lui succéder (si la banque de graines du sol le permet et si la pression pastorale lui laisse le temps de se réinstaller et de se développer).

Conclusion

Voilà 30 ans que le concept d'espèces clés de voûte est né et de nombreuses espèces clés ont été identifiées dans différents groupes taxonomiques et différents types d'habitats. Cependant, il est nécessaire de développer un schéma conceptuel général qui permettrait de prédire quelle sorte d'organismes joue le rôle d'espèce clé dans différents types d'écosystèmes (Brown & Heske 1990) et quelles sont celles qui œuvreraient en faveur d'une restauration des terres dégradées.

Identifier les espèces clés de voûte dans le cadre de la restauration des steppes arides tunisiennes revient à identifier en premier les besoins de l'homme en ressources végétales palatables et quel stade de la succession est considéré comme favorable au bon fonctionnement de l'écosystème tout en conciliant les besoins de la gestion pastorale.

Ce concept, bien qu'intellectuellement satisfaisant, semble difficile à mettre en œuvre. Le temps d'observation nécessaire à l'identification des espèces clés de voûte (25 ans) n'est pas en adéquation avec les besoins d'indicateurs faciles à suivre dans le cadre de système d'alerte et de prévention des phénomènes de dégradation. Les espèces clés de voûte, dont l'identification est encore à faire, ne peuvent être dès maintenant retenues comme indicateurs pertinents de la désertification. Cependant, il est possible d'observer le statut, à chaque étape de la dégradation, des espèces qui seraient dominantes dans l'écosystème en bon état (écosystème de référence) et d'avoir ainsi une idée du fonctionnement des systèmes écologiques. Ainsi, il est envisageable d'infléchir ce concept et de

retenir d'évaluer pour une séquence donnée l'importance (couvert, densité, etc.) des espèces végétales dominantes et qui vont à la fois assurer la structuration et le fonctionnement des écosystèmes dans leur meilleur « état de santé ».

QUATRIEME PARTIE :

**un Système d'Information Géographique
pour évaluer la dynamique des systèmes écologiques
et des paysages sur le long terme**

Une vision régionale de la dégradation

Préambule

La **Troisième partie** de notre étude a permis d'identifier un certain nombre d'indicateurs d'état à l'échelle des systèmes écologiques, des parcours steppiques du sud tunisien. D'une part, les attributs vitaux de l'écosystème nous ont permis d'appréhender la structure de la végétation à l'échelle de la station et d'envisager les patrons de réponses des systèmes écologiques aux stress et aux perturbations multiples qu'ils subissent : modifications de la physionomie, de la structure, de la richesse et de la diversité... Les patrons d'organisation horizontale de la végétation nous ont enfin permis de compléter notre diagnostic concernant la répartition des végétaux dans l'espace et l'influence de la forte micro-hétérogénéité des états de surface du sol sur le fonctionnement des systèmes écologiques. D'autre part, les attributs vitaux de l'écosystème relatifs au fonctionnement nous ont aidé à analyser l'impact des états de surface du sol *s.s.*, de la fertilité, de la capacité de rétention en eau des sols sur la production primaire, la sensibilité des sols à l'érosion, la thérophytisation... Finalement, même si les seuils de dégradation n'ont pu être clairement définis, les tendances obtenues constituent une base de référence pour de futurs travaux de recherches. Il est important de garder à l'esprit que chaque séquence de végétation répond de façon unique à la dégradation et qu'un indicateur de dégradation d'un système écologique ne l'est pas forcément pour un autre système écologique. La généralisation des indicateurs de dégradation ne doit pas être faite automatiquement.

L'étude des adaptations spécifiques a constitué une autre piste de recherche lors de nos travaux. La réponse des espèces elles-mêmes aux stress et aux perturbations (forces directrices) nous ont permis d'avoir une vision synthétique des processus qu'elles mettent en place pour résister à l'ensemble des forces directrices ou *driving forces* qu'elles subissent. Bien que des travaux de recherches et des expérimentations *in situ* soient nécessaires pour améliorer nos déterminations des stratégies d'histoire de vie de Grime et des groupes fonctionnels, nous pensons que la prise en compte des caractéristiques qualitatives des espèces est au moins aussi importante (mais plus délicate) que la prise en compte des caractéristiques quantitatives telles que le recouvrement total des espèces pérennes.

Cette approche multi-niveaux de l'espèce aux systèmes écologiques se devait d'être complétée par une vision plus globale des processus de dégradation. Hanafi (2000) a alors étudié en détail l'évolution des séquences de végétation pour juger de la dégradation supposée des milieux entre 1975 et 2000 sur la base d'une étude diachronique rendue possible grâce à l'actualisation de la carte des systèmes écologiques (Hanafi *et al.* 2001). Nous avons ainsi pu comparer :

(1) l'évolution des systèmes écologiques (attributs vitaux de l'écosystème : recouvrement, espèces dominantes, type de sol) et des types d'utilisation des terres à partir des 60 stations d'étude (parcours et culture) (**Chapitre 10**)

(2) l'évolution des séquences de végétation (Hanafi 2000) dans un premier temps, et des systèmes écologiques dans un deuxième temps (Hanafi *et al.* 2001), à l'échelle de la zone d'étude toute entière (petite région naturelle *sensu* Floret *et al.* 1978) (**Chapitre 11**).

En outre, une analyse des attributs vitaux du paysage nous a permis d'appréhender les changements suivants trois critères : la nature et la proportion des types d'utilisation des terres, les niveaux de transformation anthropique des paysages (anthropisation, artificialisation...) et l'étendue et le régime des perturbations (**Chapitre 11**).

Enfin, le schéma de la dynamique de la végétation sera réactualisé (**Chapitre 12**) et nous tenterons de fournir pour chaque séquence de végétation les indicateurs qui ont été jugés pertinents en **Troisième partie** (AVE).

Chapitre 10 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle de la station. De 1975 à nos jours

Un travail de cartographie des systèmes écologiques a été mené à Menzel Habib en 1999-2000 par Hanafi (2000) dans le cadre du projet CAMELEO et avec notre collaboration. Il en est résulté une actualisation des cartes des séquences de végétation et des systèmes écologiques établies en 1975 (travaux menés en 1975 et publiés en 1978, Floret *et al.* 1978). La spatialisation des données grâce à un Système d'Information Géographique (SIG), en particulier de l'ensemble des documents cartographiques de 1975 et de 2000, autorisent les comparaisons diachroniques et permettent de suivre l'évolution des séquences de végétation à l'échelle du paysage et des systèmes écologiques au niveau de la station. Il ne s'agit pas ici de suivre l'évolution de l'ensemble des attributs vitaux de l'écosystème, étudiés dans la Troisième partie mais de faire un bilan de l'évolution diachronique des couverts végétaux, du type de sol sur lequel ils se développent ainsi que des espèces dominantes qui y sont présentes. Les modifications d'utilisation du sol seront prises en compte afin de mieux appréhender la dynamique des systèmes écologiques.

Matériel et méthodes

Un Système d'Information Géographique (logiciel *Arc View*) a permis de superposer les données spatialisées de 1975 avec celles de 1999 et de suivre l'évolution des systèmes écologiques entre ces deux dates (la méthode d'obtention des cartes a été exposée au Chapitre 5, § 5.4., Figure 5.1.). Pour chaque station étudiée en 1999-2000 (soit 60 stations avec 36 stations sur des parcours steppiques + 24 stations sur des champs cultivés en 1999) et repérée géographiquement par GPS, une correspondance a été établie entre le système écologique auquel elles correspondaient en 1975 (caractérisé par le taux de couvert pérenne, les espèces dominantes, le type de sol et le type d'utilisation du sol, *cf.* typologie de Floret *et al.* 1978), et celui qu'elles représentent aujourd'hui (valeurs mesurées et observations *in situ* en 1999 et 2000 : taux de couverture pérenne, les trois ou quatre espèces dominantes, le type de sol et son utilisation). En comparant, les relevés actuels aux données issues de la cartographie de 1975, nous avons ainsi pu juger de la dégradation, de la restauration ou de la stabilité des systèmes écologiques au travers des attributs suivants : couverts végétaux, type de sol et espèces dominantes. La dégradation est vue sous deux angles : perte de couvert végétal pérenne par mise en culture régulière ou dégradation du couvert végétal pérenne des domaines steppiques. Cette évolution par mise en culture ou surpâturage est dite régressive. La restauration comprend à la fois la remontée biologique des parcours et la formation de stades post-

cultureux après l'abandon de la mise en culture. Cette restauration ou évolution progressive se manifeste par un retour à la steppe originelle (en théorie) ou a des stades intermédiaires. Enfin, la stabilité témoigne de l'invariance des couverts végétaux pérennes steppiques ou de l'incessante mise en culture depuis 1975.

Résultats

Les **Tableaux 10.1.** et **10.2.** ci-dessous illustrent l'évolution des stations écologiques entre 1975 et 1999 pour chaque séquence de végétation étudiée :

	Séquence AA	Séquence AR	Séquence AZ (Pas de culture)	Séquence RK
Dégradation ¹⁸	36% dont 21% mis en culture	100%	67%	58% dont 26% mis en culture
Restauration ¹⁹	43% dont 43% d'anciennes cultures	0%	11%	11% dont 11% d'anciennes cultures
Stabilité ²⁰	21% dont 14% de culture	0%	22%	31% dont 17% d'anciennes cultures

Tableau 10.1. Evolution des stations entre 1975 et 2000.

	%1975	%2000		%1975	%2000
aa	13,33	8,33	LK3	1,67	0,00
AA2	1,67	0,00	lk	0,00	1,67
AA1	8,33	11,67	RK3	16,67	0,00
AA0	0,00	1,67	RK2	8,33	3,33
AR1	1,67	1,67	RK1	13,33	18,33
AR0	0,00	1,67	RK0	0,00	5,00
AZ2	1,67	0,00	rk	20,00	23,33
AZ1	13,33	5,00	AK1	0,00	5,00
AZ0	0,00	8,33	AK2	0,00	3,33
ZA2	0,00	1,67			

Tableau 10.2. Evolution (en %) à Menzel Habib de 18 systèmes écologiques entre 1975 et 2000 sur 60 stations étudiées.

Nous pouvons commenter ces résultats séquence après séquence (le détail des résultats station par station est donné en **Annexe 19**).

¹⁸ Dégradation = diminution (pâturage) voire disparition totale (labour) du couvert végétal pérenne

¹⁹ Restauration = augmentation du couvert végétal pérenne

²⁰ Stabilité = couvert végétal pérenne inchangé

a. La steppe à *Seriphidium herba-alba* AA

Les sols de la séquence à Armoise blanche n'ont pas changé dans la majorité des cas. Les systèmes écologiques cultivés de la séquence AA présentaient les espèces dominantes suivantes : *Diploaxis harra*, *Launaea nudicaulis*, *Stipa capensis* et *Plantago ovata*. A l'heure actuelle, la dominance de *Cynodon dactylon*, *Kickxia aegyptiaca* et *Peganum harmala* d'une part ou de *Diploaxis harra*, *Deverra tortuosa* et d'*Artemisia campestris* d'autre part, témoignent de l'évolution de la flore des champs et de la colonisation possible des stades post-culturels par *Artemisia campestris*, *Deverra tortuosa* et *Kickxia aegyptiaca*.

De même les zones de mises en défens anciennes se sont restaurées et présentent une dominance des espèces suivantes : *Artemisia campestris*, *Deverra tortuosa*, *Kickxia aegyptiaca*, *Astragalus armatus* et *Erodium glaucophyllum*. Ces observations montrent donc clairement que la flore actuelle des cultures ne diffère guère de celle des stades post-culturels, qui semblent bloqués à un stade de la succession (cf. Telahigue *et al.* 1987). L'absence de *Seriphidium herba-alba* évoque la perte de diversité de cette steppe, qui est remplacée par une steppe à Armoise champêtre. La présence de *Kickxia aegyptiaca* marque la présence de croûte à proximité de la surface (ceci n'est pas pour étonner puisque nous avons vu grâce aux prélèvements pédologiques, que la croûte de gypse était à 40-50 cm de profondeur, cf. § 7.1.1.). *Peganum harmala*, espèce nitrophile, témoigne quant à elle, de la proximité des habitats et de la surexploitation des milieux par l'homme, en particulier les herbivores domestiques.

Enfin, une station présente à l'heure actuelle des affleurements gypseux qui témoignent de phénomène d'érosion de la surface des sols. Il s'ensuit le développement d'un nouveau système écologique : le faciès à *Astragalus armatus* de la séquence à *Anarrhinum brevifolium* hérité de AA.

Dans l'ensemble, le bilan est mitigé. La dégradation est surtout marquée par la disparition du stade moyennement dégradé (AA2) et de l'apparition d'un stade très dégradé (AA0). Cependant, en pourcentage, il y a eu moins de dégradation que de restauration (bien que les couverts atteints n'excèdent pas 15%), ceci est en relation avec le ralentissement du rythme de mise en culture dans la steppe à Armoise blanche.

b. La séquence à *Stipagrostis pungens* AR

Les champs de dunes qui existaient en 1975 ont persisté depuis, cependant dans certains cas le couvert végétal dominé par *Stipagrostis pungens* a diminué (AR0 avec recouvrement total des pérennes < 5%). Bien que très dégradées, ces formations dunaires présentent une relative stabilité.

c. La séquence à *Anarrhinum brevifolium* AZ

Dans l'ensemble, les sols des glacis à croûte de gypse affleurante n'ont pas évolué. Par contre, la végétation qu'ils portaient a changé : *Anarrhinum brevifolium* a disparu des parcours sur glacis de la région de Menzel Habib pour laisser place à des formations à base de : *Zygophyllum album*, *Atractylis serratuloides*, *Helianthemum kahiricum*, *Deverra tortuosa* et d'*Astragalus armatus* par endroit (faciès de dégradation ZA2).

Une station s'est restaurée durant cette période et présente un voile éolien, portant une végétation dominée par *Atractylis serratuloides*, *Gymnocarpos decander*, *Astragalus armatus* et *Rhanterium suaveolens*. Nous attribuons cette restauration à un phénomène d'ensablement de la zone où se trouve la station étudiée. La présence de brise vent en amont de la station témoigne d'anciens phénomènes de déflation. La croûte de gypse a alors été recouverte d'un voile éolien permettant l'installation d'espèces plus psammophiles (*Rhanterium suaveolens*).

Dans l'ensemble, les parcours des zones de glacis se sont dégradés et le couvert végétal pérenne, en plus de s'être modifié, a régressé (disparition de AZ2 et apparition des stades très dégradés AZ0 dont le couvert est inférieur à 5% et ZA2 dominé par *Astragalus armatus*). La valeur pastorale des espèces qui s'y développent encore, diminue.

d. La séquence à *Rhanterium suaveolens* RK

Les sols n'ont apparemment pas beaucoup évolué et les siérozems sablo-limoneux caractéristiques de la plaine de Menzel Habib dominant, même si des troncations du sol ont eu lieu par endroits. Les steppes à *Rhanterium suaveolens* et *Stipa lagascae* présentent à l'heure actuelle des formations dominées par *Rhanterium suaveolens*, *Salsola vermiculata*, *Atractylis serratuloides*, *Deverra tortuosa* et *Kickxia aegyptiaca*. *Stipa lagascae*, bien que présente, voit son couvert diminuer fortement. La présence d'espèces post-culturelles comme *Deverra tortuosa* et *Kickxia aegyptiaca* témoigne d'une ancienne mise en culture, intermittente entre les deux périodes d'étude. L'effet cumulé des activités anthropiques (culture et surpâturage) a donc provoqué la raréfaction des espèces pastorales de bonne qualité.

En outre, on peut remarquer que les formations caractéristiques de la steppe à *Rhanterium* en « bon état » RK3 ont disparu et les steppes RK2 ont fortement régressé au profit des stades dégradés RK1 et très dégradés RK0. Un nouveau faciès de dégradation de la steppe à *Rhanterium suaveolens* est d'ailleurs apparu : le faciès à *Astragalus armatus* (les systèmes écologiques AK1 et AK2 représentent plus de 8%). Les mises en culture de cette steppe ont elles aussi augmenté passant de 20 à 25% depuis 1975.

Enfin, une station a été dégradée par ensablement et une steppe à *Stipagrostis pungens* s'y est développée, le sierozem sableux laissant place à des dunes de sable.

Parmi les différentes séquences de végétation, ce sont les steppes à *Rhanterium suaveolens* et à *Anarrhinum brevifolium* qui ont connues la plus forte dégradation de leurs couverts végétaux pérennes et de la qualité de leurs parcours. La steppe à *Rhanterium suaveolens* est en outre morcelée par les cultures, qui ne cessent de s'étendre.

Discussion - Conclusion

Globalement, 55% des stations étudiées ont été dégradées depuis 1975. Parmi les stations dégradées (perte de couvert végétal pérenne, modification des états de surface du sol en particulier phénomène de battance, modification de l'abondance des espèces dominantes), 36% ont été mises en culture dont 27% dans la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Peu à peu la bonne steppe de la plaine centrale est morcelée (fragmentée) par la mise en culture, augmentant d'autant plus la pression pastorale sur les parcours restants. La steppe à Armoise champêtre, qui s'étend en particulier sur le plateau d'Hamilet El Babouch semble être moins encline à la dégradation. En effet, les stations restaurées (18%) sont constituées par 10% de stations de la séquence AA après abandon (culture puis mise en défens). Ceci est en fait un biais induit par notre propre échantillonnage puisque la majorité des stations a été étudiée dans une zone de mise de défens. Enfin, 27% des stations n'ont pas évolué depuis 1975.

Il est évident que la dégradation n'affecte pas de la même manière les différentes séquences de végétation. Les zones réputées sensibles à l'érosion (steppe à *Rhanterium suaveolens*) ont été dégradées en partie par la mise en culture, fragmentant le domaine steppique, favorisant ainsi l'augmentation de la pression pastorale sur la steppe restante. Cette fragmentation n'est pas sans rappeler l'effet de rupture des échanges et des flux de matière entre les systèmes écologiques (nous reviendrons sur ces aspects fonctionnels dans la **Cinquième partie, Chapitre 13**) en particulier sur l'effet de la fragmentation à l'échelle du paysage. De même, les zones de glacis à croûte de gypse affleurante, déjà très érodées en 1975, se sont encore dégradées. Cette dégradation est probablement due à l'effet cumulé des activités anthropiques (cueillette et pâturage) et de la situation topographique favorisant l'érosion hydrique (pente). Par contre, les milieux anciennement cultivés sur le plateau d'Hamilet El Babouch (séquence à *Seriphidium herba-alba*) semblent s'être restaurés depuis leur mise en défens. Cependant, cette zone a fait l'objet d'une mise en défens particulière et notre échantillonnage ne prend pas suffisamment en compte ces formations en dehors du plateau.

L'apparition d'espèces dominantes à large amplitude écologique (*Atractylis serratuloides*, *Deverra tortuosa* ou *Kickxia aegyptiaca*), présentes dans les différentes séquences de végétation, témoigne une fois de plus de l'homogénéisation de la flore dans la région de Menzel Habib (cf. **Première partie, § 6.1.**). En outre, 14 % la steppe à *Rhanterium suaveolens* est occupée par le faciès à *Astragalus armatus*. Ceci montre l'installation progressive de l'Astragale dans les parcours les plus dégradés. Elle est d'ailleurs aussi présente sur les glacis gypseux.

D'une façon générale, il n'était pas possible de généraliser nos observations au niveau de la station à l'ensemble de la région à partir de notre échantillon d'étude mais des tendances à la dégradation sur le long terme ont été observées et doivent être confirmées. Pour cela, la comparaison diachronique des cartes de végétation *s.l.* établies pour 1975 et 2000 nous permettra d'approfondir le diagnostic.

Chapitre 11 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle du paysage
Comparaison diachronique des cartes des systèmes écologiques
de 1975 à nos jours
Etude diachronique de données bibliographiques de 1948 à 2000

L'accélération progressive de la pression anthropique depuis les années 50 et de la dégradation des écosystèmes qui y est associée constitue un problème majeur pour les écologues : la quantification des processus de dégradation à l'échelle du paysage. Les mécanismes de la dégradation des milieux ont largement été étudiés au niveau de la station (à l'échelle locale) (*cf. Troisième partie*) mais l'étude de la répartition spatiale de ces phénomènes, à l'échelle régionale, est plus difficile.

La compréhension des phénomènes dynamiques à l'échelle du paysage est nécessaire afin d'établir un diagnostic global des processus de dégradation ou de restauration de la région de Menzel Habib. Le présent chapitre a consisté à étudier les changements survenus dans l'utilisation du sol et dans la «qualité» des milieux (en relation avec la valeur pastorale des steppes) dans la région de Menzel Habib de 1948 à 2000 grâce à des travaux antérieurs et récents menés par différents auteurs. Les données antérieures ont été synthétisées par Floret *et al.* (1992). Par ailleurs, évaluer l'état actuel de la végétation dans la région de Menzel Habib était une priorité affectée au travail de Hanafi (2000), sous notre direction. L'utilisation d'un SIG lui a permis de superposer les cartes des séquences de végétation, et d'autre part les cartes des systèmes écologiques de 1975 et de 2000. Nous rappellerons d'abord les résultats obtenus par cet auteur pour l'actuel et nous approfondirons son diagnostic en s'attachant à l'étude de l'évolution des systèmes écologiques, quantitativement et qualitativement. Dans un deuxième temps, nous utiliserons trois attributs vitaux du paysage, afin d'obtenir des indicateurs quantitatifs des niveaux de dégradation du paysage ou, comme se plaisent à dire les écologues en parlant de paysage, de sa fragmentation (Aronson & Le Floch 1996) depuis 1948.

Matériel et Méthodes

La cartographie des séquences de végétation et des systèmes écologiques, effectuée par Hanafi (2000) (*cf. méthode de cartographie Chapitre 5, § 5.4., Figure 5.1.*), a permis d'attribuer à chaque polygone (zone homogène délimitée sur les documents cartographiques disponibles : image Landsat TM de mars 1999) un pourcentage d'occupation du sol par les différents systèmes écologiques. Floret *et al.* (1978) avaient procédé de la même manière à partir de photos aériennes. La numérisation et la spatialisation des données cartographiées dans un SIG, nous a alors permis

d'obtenir la représentation cartographique des différentes cartes souhaitées et la légende (couleur des séquences de végétation) a été conservée afin de bien comparer les résultats. Comme précédemment (cf. **Chapitre 10**), les données spatialisées ont été superposées grâce au logiciel *Arc View*. Les pourcentages d'occupation des terres dans chaque polygone nous permettent d'acquérir une information sur les superficies occupées par les différentes séquences de végétation voire les différents systèmes écologiques dans chaque polygone. Sur l'ensemble de la zone d'étude, il est alors possible de calculer la superficie totale occupée par chaque séquence de végétation et chaque système écologique. Ces superficies sont ensuite converties en pourcentage de la superficie totale de la zone d'étude.

En outre, disposant de données anciennes sur les proportions d'utilisation des terres et de données actuelles spatialisées, il a été possible de suivre l'évolution des trois attributs vitaux du paysage suivants :

- (1) d'identifier la nature et la proportion des types d'utilisation des terres en particulier les pourcentages de l'espace occupés par la steppe et les cultures ;
- (2) de calculer les niveaux de transformation anthropique des paysages (anthropisation, artificialisation...);
- (3) de décrire l'étendue des perturbations, en particulier par l'observation des cartes de végétation (représentation spatiale des systèmes écologiques). Le régime des perturbations est, quant à lui, plus ardu à définir mais nous tenterons d'apporter quelques réflexions en regard des scénarios d'évolution envisagés en 1978.

Résultats

a. Comparaison des séquences de végétation : rappel des résultats obtenus par Hanafi (2000)

Le travail de Hanafi a consisté dans un premier temps à évaluer les évolutions (diminution ou augmentation) de la superficie de chaque séquence de végétation. Les **Cartes 11.1.** et **11.2.** rendent compte des changements qui se sont opérés entre 1975 et 2000. Le **Tableau 11.1.** permet d'observer avec précision la diminution sensible de la superficie totale des steppes dans la région de Menzel Habib soit 9,58% au profit des cultures. Le taux de recul annuel de la steppe s'élève à 0,5% environ.

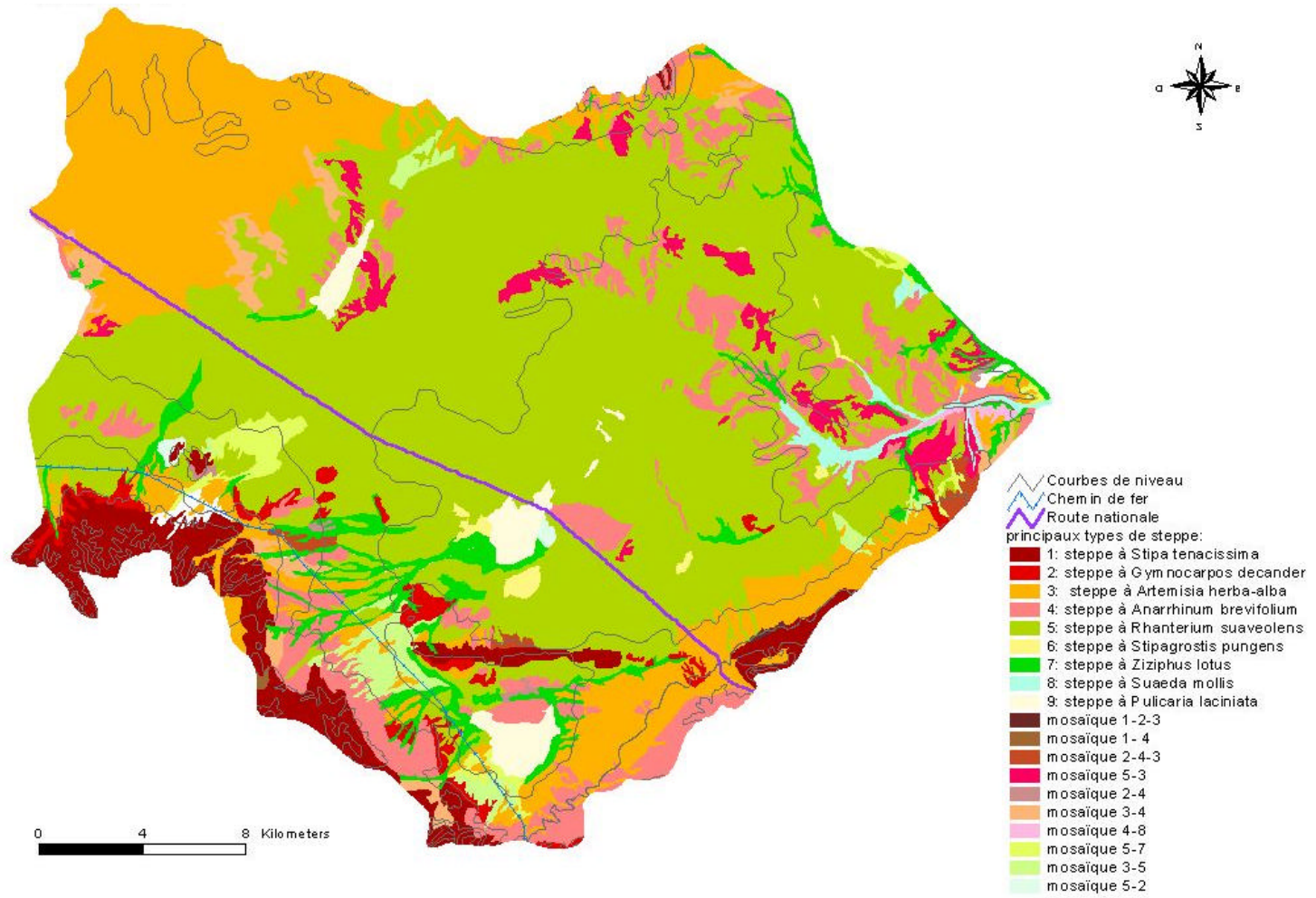
	1975	2000
Steppe pâturée	62,08	52,41
Terres cultivées	37,92	47,59

Tableau 11.1. Evolution des superficies (%) d'occupation des terres entre 1975 et 2000 dans la région de Menzel Habib (d'après Hanafi 2000).

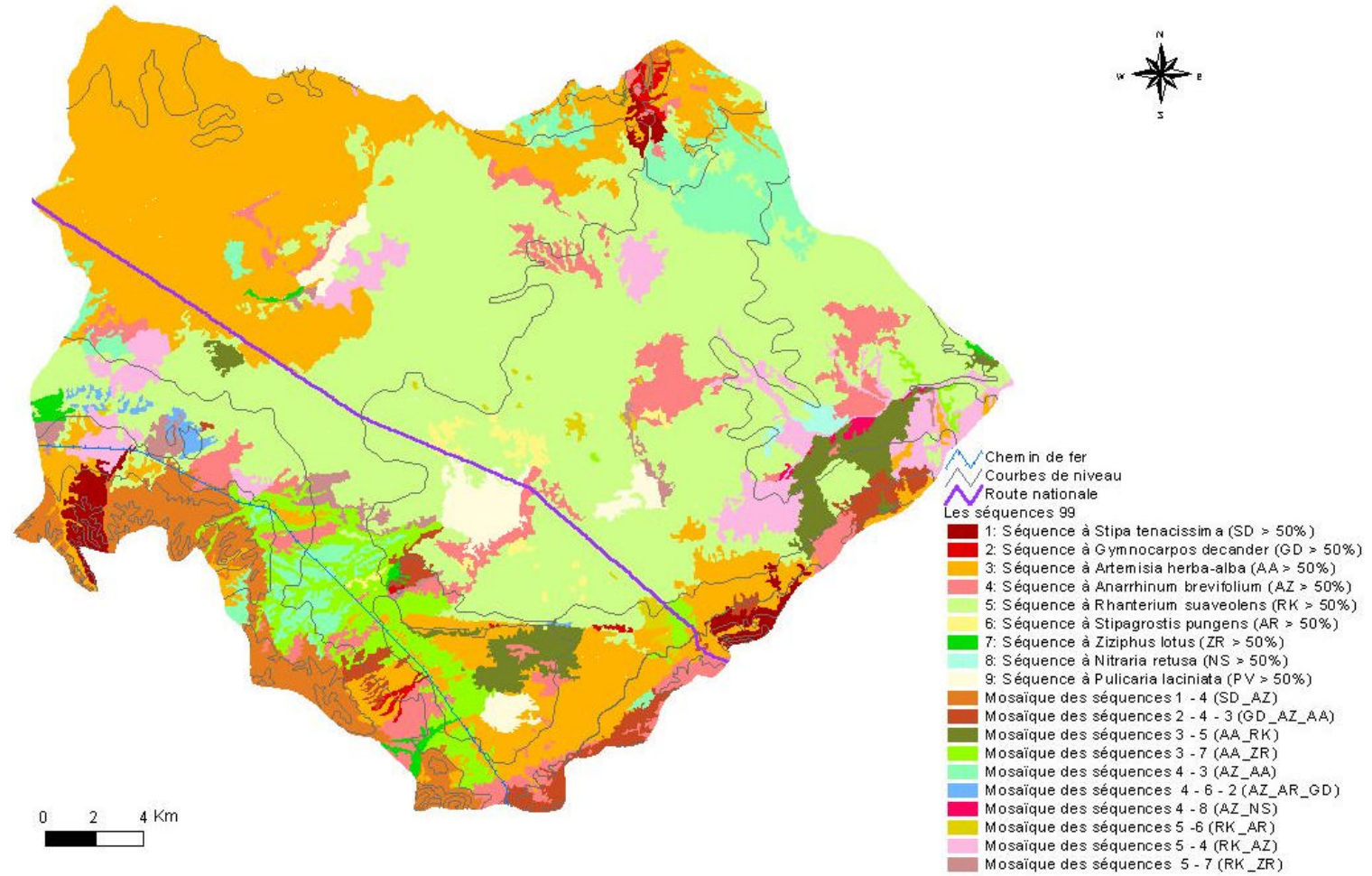
En outre, Hanafi a approfondi son diagnostic en étudiant les modifications de la superficie de chaque séquence de végétation (**Tableau 11.2.**). Même si RK, rk et LK font partie de la séquence à *Rhanterium suaveolens* nous avons préféré détailler les résultats de manière à rendre compte des modifications des types d'occupation des terres (les majuscules sont utilisés pour distinguer les parcours des cultures, notées en minuscules) et des taux de transformations, il en est de même pour ZR et zr, PV et pv.

Séquence de Végétation	% de la superficie en 1975	% de la superficie en 2000	Taux de transformation (%)
RK	29,27	18,32	-10,95
zr	5,87	4,35	-1,51
SD	4,06	2,85	-1,21
AZ	12,09	11,89	-0,19
ZR	0,54	0,38	-0,16
NS	0,73	0,58	-0,15
PV	0	0	0
GD	2,57	2,91	0,34
LK	2,07	2,45	0,38
pv	1,59	2,21	0,62
AR	0,33	1,21	0,89
AA	10,43	11,82	1,38
rk	20,91	23,85	2,94
aa	9,55	17,18	7,63

Tableau 11.2. Dégradation de la steppe par séquence de végétation dans la région de Menzel Habib (d'après Hanafi 2000)



Carte 11.1. Carte des séquences de végétation de la région de Menzel Habib en 1975 (d'après Floret *et al.* 1978)



Carte 11.2. Carte des séquences de végétation de la région de Menzel Habib en 2000 (d'après Hanafi 2000)

Une dégradation importante (10,95 %) de la steppe à *Rhanterium suaveolens* est observée. Cette diminution est aussi sensible pour la steppe à *Stipa tenacissima* dont la superficie a diminué de 1,21 %. Par contre, une augmentation des zones mises en cultures est notable (+ 10,57 %). La diminution de la superficie des parcours au profit des zones cultivées n'est qu'un aspect de la dégradation. La diminution générale des couverts végétaux, et plus particulièrement du couvert des pérennes, constitue un deuxième indicateur de dégradation des terres de parcours. Le **Tableau 11.3.** illustre nos propos.

Recouvrement Total Pérenne (RTP)	Taux de représentation en 1975	Taux de représentation en 2000
Classe 0 : < 5 %	0	52,7
Classe 1 : 5-15 %	52,6	26,2
Classe 2 : 16-25 %	26	5,3
Classe 3 : > 25 %	6,6	0,3
Sans classe (aa, zr, pv)	14,8	15,5

Tableau 11.3. Diminution des taux de recouvrement végétal (en %) dans la région de Menzel Habib entre 1975 et 2000 (d'après Hanafi 2000)

Une forte diminution du couvert végétal total entre 1975 et 2000 est observée. Les classes de recouvrement se sont décalées les unes par rapport aux autres vers une dégradation avancée de la région. La classe 3 (RTP > 25 %) a pratiquement disparu et son taux de recul est d'environ 95 %. Il est probable que la steppe en bon état se soit dégradée vers un stade moyennement dégradé (classe 2). La steppe moyennement couvrante (classe 2, RTP compris entre 15 et 25 %), quant à elle, a laissé place à une steppe dégradée (classe 1, RTP compris entre 5 et 15 %). Enfin, la steppe dégradée (classe 1) a subi une dégradation intense et la totalité de cette steppe présente maintenant des couverts inférieurs à 5 %. Comme le souligne Hanafi (2000), la région de Menzel Habib présente, en plus des mosaïques entre les systèmes écologiques, une mosaïque entre les classes de recouvrement. Cette mosaïque est marquée par la dominance, sinon la présence, de la classe 0 sur la majorité de la région. L'ensemble des travaux menés par Jauffret & Hanafi (en prép.) a ainsi permis l'actualisation de la typologie des systèmes écologiques (Hanafi *et al.* 2001) (**Annexe 7**).

b. Comparaison des systèmes écologiques

La comparaison de la superficie occupée par chaque système écologique fait apparaître nettement la répartition des classes de RTP au sein des séquences de végétation. En outre, nous observons l'apparition et le développement de nouveaux faciès de végétation (**Tableau 11.5.**).

La superficie des systèmes écologiques en bon état a considérablement diminué au profit des systèmes écologiques moyennement à très dégradés. A l'heure actuelle, les systèmes écologiques à très faible RTP (classe 0) caractérisent l'ensemble des séquences de végétation. Depuis 1975, la dégradation a donc touché les différents types de milieu, des sols sableux aux sols à croûte de gypse affleurant. De plus de nombreux faciès caractérisés par *Astragalus armatus* sont apparus sur les principaux types de sol de la région de Menzel Habib (plaine sableuse à *Rhanterium suaveolens*, plaine limoneuse battante à *Seriphidium herba-alba* et glacis gypseux à *Anarrhinum brevifolium*) ainsi qu'un faciès à *Deverra tortuosa* de la steppe à Armoise. Ces deux types de faciès témoignent de l'impact des deux principales pratiques anthropiques dans la région : *Astragalus armatus*, marque les stades de dégradation des parcours tandis que *Deverra tortuosa* caractérise les faciès post-cultureux. Il est indéniable que les pratiques agropastorales façonnent les milieux et contribuent activement à la dynamique de la végétation.

Système Ecologique	% 1975	% 2000	Système Ecologique	% 1975	% 2000
aa	9.55	17.18	rk0	-	23,85
AA0	-	4.43	rk1	4.82	-
AA1	9.93	0.73	rk2	16.09	-
AA2	0.51	0.00	AK0	-	1.70
PA0	-	0.43	AK1	-	2.05
PA1	-	4.48	AK2	-	1.05
SA0	-	1.04	AK3	-	0.14
SA1	-	0.71	LK0	-	1.02
AR0	-	0.64	LK1	-	1.08
AR1	0.11	0.35	LK2	-	0.32
AR2	0.22	0.23	LK3	2.07	0.03
AZ0	-	2.68	HK0	-	0.51
AZ1	9.62	1.26	HK1	-	1.46
AZ2	2.47	1.19	HK2	-	0.00
ZA0	-	4.59	SD0	-	0.87
ZA1	-	2.18	SD1	1.77	1.98
ZA2	-	+	SD2	2.29	-
GD0	-	2.66	ZR0	-	0.36
GD1	2.31	0.25	ZR1	0.54	0.02
GD2	0.26	-	zr	5.87	4.35
RK0	-	4.62	NS	0.73	0.58
RK1	16.58	3.97	PV	0.00	-
RK2	6.43	1.82	pv	1.59	2.21
RK3	6.26	0.99			

Tableau 11.5. Superficie des différents systèmes écologiques présents en 1975 et en 2000.

Par ailleurs, en plus de l'apparition de nouveaux faciès, les systèmes écologiques existants en 1975 et encore observés en 1999 ont vu leur cortège floristique se modifier partiellement comme l'a montré Hanafi (2000). La contribution des espèces autrefois dominantes a changé (**Tableau 11.6.**).

Système écologique	Espèces dominantes en 1975	Espèces dominantes en 2000
GD1	<i>Gymnocarpos decander</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Helianthemum sessiliflorum</i> <i>Rhanterium suaveolens</i>	<i>Gymnocarpos decander</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Helianthemum sessiliflorum</i> <i>Helianthemum kahiricum</i>
AZ2	<i>Lygeum spartum</i> <i>Kickxia aegyptiaca</i>	<i>Lygeum spartum</i> <i>Kickxia aegyptiaca</i> <i>Atractylis serratuloides</i>
AZ1	<i>Atractylis serratuloides</i> <i>Helianthemum kahiricum</i> <i>Gymnocarpos decander</i> <i>Anarrhinum brevifolium</i>	<i>Atractylis serratuloides</i> <i>Zygophyllum album</i> <i>Helianthemum kahiricum</i> <i>Gymnocarpos decander</i>
AA1	<i>Haloxylon scoparium</i> <i>Asteriscus pygmaeus</i> <i>Erodium glaucophyllum</i> <i>Stipa retorta</i>	<i>Artemisia campestris</i> <i>Haloxylon scoparium</i> <i>Erodium glaucophyllum</i> <i>Seriphidium herba-alba</i>
Aa	<i>Diplotaxis harra</i> <i>Launaea nudicaulis</i> <i>Stipa retorta</i> <i>Plantago ovata</i>	<i>Diplotaxis harra</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Deverra tortuosa</i> <i>Thymelaea hirsuta</i>
RK3 et RK2	<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Stipa lagascae</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Artemisia campestris</i>	<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Stipa lagascae</i> <i>Salsola vermiculata</i> <i>Astragalus armatus</i>
RK1	<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Stipa lagascae</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Artemisia campestris</i>	<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Astragalus armatus</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Stipa lagascae</i>
AR1	<i>Stipagrostis pungens</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Argyrolobium uniflorum</i> <i>Cutandia dichotoma</i>	<i>Stipagrostis pungens</i> <i>Cleomae amblyocarpa</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Argyrolobium uniflorum</i>
ZR	<i>Ziziphus lotus</i> <i>Polygonum equisetiforme</i> <i>Cynodon dactylon</i>	<i>Ziziphus lotus</i> <i>Cynodon dactylon</i> <i>Lavandula multifida</i> <i>Polygonum equisetiforme</i>

Tableau 11.6. Changement des espèces dominantes dans les systèmes écologiques de la région de Menzel Habib (d'après Hanafi 2000). La première espèce de chaque liste est l'espèce dominante, les espèces « en gras » montrent les profonds changements de la composition floristique.

La flore des séquences de végétation sur glaciaires à encroûtement n'a pas beaucoup évolué puisque les espèces dominantes de la séquence à *Gymnocarpos decander* sont identiques. La séquence à *Anarrhinum brevifolium*, outre la disparition de *Anarrhinum brevifolium* et son remplacement par *Zygophyllum album*, montre une dominance d'*Atractylis serratuloides* au sein de ses deux faciès. Cette dernière espèce est en outre présente dans plusieurs séquences de végétation, ce qui révèle sa grande amplitude écologique. *Artemisia campestris* est donc ubiquiste et domine largement les anciennes steppes à armoise blanche ainsi que les systèmes écologiques de culture de cette séquence, où elle est accompagnée par *Deverra tortuosa*. Enfin, *Astragalus armatus* apparaît nettement dans la steppe à *Rhanterium suaveolens* et peut s'y développer et dominer lorsque la dégradation est

accentuée. Les espèces à bonne valeur pastorale en particulier *Stipa lagascae* ont laissé place à des espèces non appréciées, contribuant à la régression de la qualité des parcours.

Certaines espèces semblent donc jouer un rôle important dans la colonisation des milieux steppique en réponse au pâturage (*Atractylis serratuloides* et *Astragalus armatus*, non ou peu appréciées par les ovins et caprins) et à la mise en culture (faciès post-cultureux à *Artemisia campestris*, qui bloque la succession par son effet allélopathique), leur procurant une valeur pastorale moindre.

c. Caractériser l'évolution du paysage depuis 1948 : les attributs vitaux du paysage

Des données anciennes nous permettent de caractériser sur le long terme l'évolution des paysages au travers des attributs vitaux du paysage.

Nature et proportion des types d'utilisation des terres (Tableau 11.7.) :

Entre 1948 et 2000 les surfaces défrichées ont plus que triplé (x 3,4). Comme nous l'avons vu précédemment la pression (et la dégradation) ne s'est pas manifestée de la même façon sur l'ensemble des systèmes écologiques. Les milieux alluviaux non salés, les mieux alimentés en eau à partir du ruissellement et qui présentent les meilleurs sols, étaient déjà cultivés en 1948 (et même en 1902). Avec la sédentarisation progressive, la mise en culture a d'abord gagné les zones où l'approvisionnement en eau était aisé puis les plaines sableuses (Floret *et al.* 1992). Cependant, il semblerait que la pression ralentisse depuis 1985 puisque la mise en culture n'a augmenté que de 6% en 14 ans. Ceci est sans doute en relation avec la nécessité de maintenir des zones de parcours pour une partie des besoins alimentaires des troupeaux qui constituent une part importante des revenus des agropasteurs.

	1948	1963	1975	1985	2000
Steppe	86,1	68,8	61,8	58,4	52,4
Terres cultivées²¹	13,9	31,2	38,2	41,6	47,6

Tableau 11.7. Evolution du pourcentage des terres défrichées et mises en culture à Menzel Habib entre 1948 et 2000 (d'après Floret *et al.* 1992)

²¹ Les terres cultivées comprennent à la fois les cultures de l'année et les friches récentes

Niveaux de transformation anthropique des paysages

Le paysage de la région de Menzel Habib a donc considérablement changé depuis les années 50. Suivant que l'on s'adresse aux différentes zones géomorphologiques de la région, nous observons une homogénéisation des pratiques ou au contraire une fragmentation du paysage par la création d'une mosaïque agricole/parcours. Comme nous le verrons au **Chapitre 13**, il existe en fait trois types d'utilisation des terres : agricole lâche, agricole dense et agricole/parcours. La région du plateau d'Hamilet El Babouch est maintenant complètement mise en culture (exceptée la zone de mise en défens) et les cultures s'étendent vers la plaine (*cf. Carte 11.2.*). Les zones de dépressions endoréiques et de recueil des eaux de ruissellement ont été cultivées sans cesse et peuvent être considérées comme totalement artificialisées depuis longtemps. Les zones des glacis (limoneux ou à croûte) et les montagnes, quant à elles, sont restées de tout temps des zones de passage des troupeaux, compte tenu de leur faible aptitude à la mise en culture. Enfin, la plaine centrale représente typiquement une mosaïque entre parcours et cultures, ces dernières occupant désormais une superficie supérieure à celle des parcours. D'une façon générale, si l'on considère la mise en culture comme une artificialisation des milieux naturels, nous pouvons dire que l'artificialisation touche la moitié de la région de Menzel Habib en particulier la plaine.

Etendue et régime des perturbations

A l'heure actuelle, près de la moitié de la région de Menzel Habib a été défrichée et en particulier au niveau des plaines sableuses. Les perturbations s'étendent donc sur de grandes superficies, entre la mise en culture et le pâturage l'ensemble de la région est touchée. Le régime des perturbations, par contre, est difficile à quantifier. Les pratiques agropastorales mériteraient d'être spatialisées. La difficulté de suivre le régime des perturbations réside en fait dans la difficulté d'obtenir des informations sur les pratiques des agropasteurs. Les mises en culture dépendent en grande partie de la pluviométrie annuelle et en particulier de la pluviométrie au début de la saison automnale. Les défrichements sont aussi fonction de l'appropriation des terres et ne correspondent pas réellement à une valorisation agricole du domaine steppique. Cet attribut, bien qu'intéressant, semble difficile à mettre en œuvre. Enfin, les pratiques agropastorales (charge animale, spatialisation des troupeaux dans le paysage, suivi des transhumances...) devraient être suivies durant une année entière pour avoir une idée de leur régime. La mise en œuvre de tels travaux n'est cependant pas aisée (en raison du manque de communication entre recherche et population).

Discussion

a. Dégradation des systèmes écologiques et activités anthropiques

Les défrichements, par le labour, sont en extension constante, dans la région de Menzel Habib au détriment de la steppe parcourue par les animaux domestiques. Tout d'abord confinés dans les bas-fonds les mieux alimentés en eau (par ruissellement) et ayant les meilleurs sols, les labours ont peu à peu gagné la plaine sableuse. Ils se sont rapidement développés et ont contribué à la fragmentation du paysage. La superficie des steppes a régressé et la pression pastorale s'est accrue sur les parcelles non soumises au régime agricole.

L'impact de l'accroissement des pratiques agropastorales dans la région de Menzel Habib a été étudié dès les années 70 et nous rappellerons les observations effectuées par Le Floch (1976) et Le Floch & Floret (1972) à cette époque.

Les labours, le surpâturage et l'éradication des ligneux sont reconnus comme étant les facteurs principaux de la dégradation des milieux dans les zones arides de la Tunisie. Le travail du sol par l'homme est la cause essentielle de la dégradation des milieux. En particulier, les labours effectués à la charrue à disque avaient pour première conséquence une destruction presque totale des espèces végétales de la steppe et tout particulièrement des espèces pérennes. Cette absence de couvert végétal, alliée à un remaniement des horizons supérieurs du sol, entraîne un accroissement considérable de l'érosion éolienne. Il y a donc conjointement, destruction de la végétation originelle et ablation des horizons du sol pour certains milieux (Le Floch & Floret 1972).

Le maintien d'une charge animale assez importante sur des parcours souvent peu productifs se traduit par :

- la réduction du couvert végétal des espèces pérennes RTP ;
- la raréfaction des espèces appréciées ;
- le piétinement et le tassement des sols ;
- et éventuellement par le développement et l'extension des espèces non appréciées.

Les méfaits du surpâturage, quoiqu'apparaissant plus lentement que ceux des labours, sont néanmoins nets et tendent à s'accroître à cause de l'extension des labours qui réduisent les superficies pâturées et accroissent ainsi la charge (Le Floch 1976). Les causes pouvant expliquer ces transformations d'utilisation des terres sont nombreuses. La sédentarisation de la population et sa croissance rapide (taux d'accroissement annuel de 0,8 % entre 1956 et 1994, Auclair *et al.* 1996), la politique de privatisation des terres collectives (passage des terres de statut privé de 10,7 % de la Surface Agricole Utile en 1970 à 67,5 % en 1996, Auclair *et al.* 1996), en plus de l'intégration progressive de la région dans l'économie nationale (Auclair & Picouet 1994), ont conduit à l'accentuation des défrichements

de la steppe et la mise en culture des terres. Cette extension rapide de la céréaliculture répond à un désir d'appropriation et de privatisation des terres (Le Floc'h 1976).

Enfin, l'éradication des ligneux à des fins d'usages domestiques explique en partie la régression de la superficie des steppes. Le Floc'h (1976) soulignait à ce sujet la gravité réelle de ce phénomène puisque le prélèvement des racines empêche la reconstitution des touffes buissonnantes les plus « productrices » de bois, ce qui oblige à « cueillir » des végétaux de plus en plus petits et de plus en plus éloignés.

Cette modification des proportions d'utilisation des terres peut servir d'indicateur de dégradation. En outre, la diminution générale des taux de couverts végétaux pérennes montre une dégradation avancée de la région. La réduction de la production végétale est liée à la fois aux pratiques agropastorales et à la détérioration des propriétés hydrodynamiques des sols de la région (fort ruissellement et pertes en eau plus importantes sur des sols tronqués avec pellicule de battance en surface, forte évaporation, réduction de la réserve utile, baisse de la fertilité, érosion hydro-éolienne...).

b. Variabilité climatique : régulateur des activités agricoles

La grande dynamique du milieu dans la région de Menzel Habib nous oblige à émettre quelques réserves quant à la réduction du domaine steppique. La variabilité climatique interannuelle pourrait conduire à une augmentation ou au contraire, un allègement de la pression humaine sur la végétation naturelle, en particulier de la superficie des terres cultivées qui est fonction de la disponibilité en eau des sols (Floret *et al.* 1992). C'est ce facteur qui explique la mobilité et même la fluctuation de l'effectif des habitants de la région : entre 1984 et 1994 Auclair *et al.* (1996) ont remarqué une certaine reprise démographique (+ 1,2 %), probablement en relation avec l'amélioration des conditions pluviométriques en 1990. D'une manière générale, une corrélation positive entre pluviométrie et taux d'accroissement de l'effectif de la population peut être mise en évidence. Elle suggère l'importance de l'agriculture et de l'élevage comme base de l'économie à Menzel Habib et montre la dépendance de ces activités vis-à-vis de l'aléa climatique, lequel conserve un effet régulateur important sur le peuplement (Auclair *et al.* 1996, 1999). Autrement dit la population, face à des conditions climatiques contraignantes, continue à répondre par la mobilité. L'héritage du nomadisme est toujours présent. Par conséquent, les terres peuvent rester en jachère pendant quelques années, ce qui favorise la reprise de la végétation naturelle (la dynamique reste lente en cas de défriche) et augmente ainsi la superficie de la steppe ou, au contraire, cultivées durant des années successives ce qui favorise même un défrichement au dépend de la steppe.

c. Que dire des scénarios d'évolution envisagés par Floret *et al.* 1978

Cinq scénarios d'évolution des pratiques agropastorales ont été testés par Floret *et al.* 1978. Le premier scénario «Maintien du système d'exploitation» retraçait l'évolution du passé récent (depuis 1948) et se proposait de projeter ces données dans l'avenir à partir de 1975 et pour les 25 ans à venir. «L'intensification des pratiques» a été envisagée dans un deuxième scénario pour évaluer l'impact d'une accentuation de la vitesse du défrichement des parcours restants. Un scénario, «Mise en défens» permettait d'étudier quelles seraient les conséquences sur la végétation naturelle, les sols et la production végétale, d'une protection totale de la région. Enfin, deux autres scénarios «Localisation optimale des cultures» et «Aménagement pastoral», étudiaient les conséquences, toujours sur 25 ans, de mesures qui pourraient être prises pour limiter ou stopper les phénomènes de dégradation des sols et de la végétation, tout en assurant une production agricole acceptable pour les populations.

Il semblerait que le scénario qui ait le mieux modélisé la réalité soit le scénario 1: «Maintien du système d'exploitation». Néanmoins, les taux de dégradation de la steppe ont atteint des taux plus élevés que ceux qui étaient prévus par le scénario 1. La steppe à *Rhanterium suaveolens* en bon état a presque disparu soit par mise en culture (et notamment par la troncature des sols des systèmes écologiques rk qui ont laissé place aux faciès de culture aa de la steppe à Armoise), soit par surpâturage, bien plus accentué avec l'apparition de faciès très dégradés RK0. La concentration des troupeaux sur les parcours restants a bien eu l'effet escompté : une forte régression des steppes encore en bon état (AA2, GD2, SD2 et AZ2) au profit de leur faciès de dégradation, même au delà. L'extension des faciès à *Astragalus armatus*, conférant aux parcours une valeur pastorale quasi-nulle n'a cependant pas été envisagée et l'ampleur du phénomène de colonisation sous estimé bien qu'observé (Floret 1981, Floret *et al.* 1992 où le faciès AK avait été nommé par RX). Cependant, la comparaison entre deux dates masquent en partie ce qui s'est réellement passé au cours des 25 ans. En effet, une phase «active» de dégradation s'est manifesté par un fort ensablement de la zone d'étude, une forte baisse du couvert végétal à la fin des années 80 (*cf.* Auclair *et al.* 1999, étude d'une série d'images satellitales Landsat MSS intermédiaires). Les travaux d'aménagement qui ont suivis ont permis une stabilisation partielle de l'érosion et probablement une remontée biologique au moins au niveau des friches cultivables. Il y a peut être eu des scénarios successifs divergents au moins pour la partie «cultivée». Une question vient alors à l'esprit : les actions de «corrections» alliées à la diversification des activités économiques des habitats (travail hors zone) ne sont-elles pas en train de créer une nouvelle dynamique ? Cette nouvelle dynamique serait en partie marquée par le remplacement d'espèce et la dominance d'*Astragalus armatus* dans la steppe à *Rhanterium suaveolens* et à *Seriphidium herba-alba* dans les friches post-culturelles. Les faibles taux de couvert des espèces pérennes seraient peut être momentanés sur certains milieux se régénérant plus lentement.

Conclusion

En 50 ans, nous avons assisté à la régression de moitié de la superficie des steppes, la fragmentation du paysage par la mise en culture (activité anthropique structurant le paysage dans la région de Menzel Habib) et à la diminution de la qualité pastorale des parcours. Un changement de la physionomie des steppes (remplacement d'espèces, diminution des couverts des espèces pérennes) s'est accompagné par une nette modification de la composition floristique, surtout depuis 1975. La disparition (ou raréfaction extrême) des bonnes espèces pastorales, une par une, et leur remplacement par des espèces à moindre valeur pastorale se poursuit. A l'heure actuelle, la pérennité de la steppe à *Rhanterium suaveolens* est réellement menacée. Il semblerait qu'une nouvelle dynamique soit enclenchée et le suivi de son évolution est essentielle à la compréhension des processus mis en jeu et leurs conséquences sur le milieu naturel (ex : l'envahissement des steppes par *Astragalus armatus* permet une amélioration des conditions édaphiques, hydriques mais contribue à la régression de la qualité pastorale des steppes ; transformations des activités anthropiques marquées par un déclin du pastoralisme au profit de l'agriculture : quel impact sur le milieu naturel ?).

L'ensemble de ces résultats à l'échelle du paysage confirme les tendances observées à l'échelle des stations et les indicateurs d'état à l'échelle locale permettent d'approfondir le diagnostic. Nous verrons dans le chapitre suivant (**Chapitre 12**) quels liens dynamiques unissent les systèmes écologiques de la région de Menzel Habib et quels indicateurs d'état peuvent les caractériser.

Chapitre 12 : Un schéma actualisé de la dynamique des systèmes écologiques

Des liens de contiguïté entre les principales séquences de végétation de la région de Menzel Habib existent comme cela a aussi été observé dans les hautes plaines algériennes (Aidoud & Aidoud-Lounis 1991) et la dynamique d'un système écologique est intimement liée à la dynamique du ou des autres systèmes écologiques contigus. Cette dynamique a été étudiée dès 1975 (Floret *et al.* 1978) et les relations entre les systèmes écologiques se présentent le long d'un continuum de dégradation de la végétation et des sols qui lui sont associées. Généralement, de nombreuses espèces peuvent vivre sur une large gamme de milieux et cette relative plasticité de la plupart des espèces est un handicap sérieux pour la cartographie et la définition d'indicateurs. Les systèmes écologiques se recouvrent et sont imbriqués «en écaille » (Godron 1967). De ce fait les liens étroits entre systèmes écologiques contigus permettent de suivre l'évolution des changements d'utilisation des sols et l'impact de ceux-ci sur la dynamique végétale à l'échelle du paysage. Nous observons actuellement un lot important d'espèces ubiquistes dans l'ensemble de nos systèmes écologiques, espèces témoins de l'imbrication des systèmes écologiques et des échanges de matière entre systèmes contigus. Par contre, le passage d'un système écologique à un autre témoigne d'importantes modifications de la biomasse et de la production pastorale, mais aussi des caractéristiques physico-hydrauliques des sols, qui se déstructurent, s'érodent et s'ensablent (Bendali *et al.* 1986).

Nous présentons ici uniquement le schéma actualisé (**Figure 12.1.**) de la dynamique des principaux systèmes écologiques de la région de Menzel Habib (4 séquences de végétation) qui permet de synthétiser à la fois les relations entre les sols et la végétation et les indicateurs de la dégradation du complexe sol - végétation. Parce que les liens avec les autres systèmes écologiques de la région étaient invariants et que les transformations au sein de ces systèmes étaient faibles, ces derniers ne figurent pas sur le schéma actualisé (*cf.* Floret *et al.* 1978). Chaque système écologique est caractérisé par les valeurs du couvert végétal des espèces pérennes et leur nombre (Ch : couvert moyen \pm écart type / nombre), de la richesse spécifique totale et du nombre de thérophytes (Th : couvert moyen \pm écart type / nombre), de la densité des espèces pérennes (D) et les indices de Jaccard (J)... indicateurs pertinents de la dégradation, quand cela est possible. Nous n'avons pas inventorié tous les systèmes écologiques et de ce fait nous ne pouvons pas affecter des caractéristiques à chacun d'eux puisque certains ont disparu (ou se sont raréfiés). Néanmoins, nous les faisons figurer afin d'établir un diagnostic de la dynamique dans sa globalité.

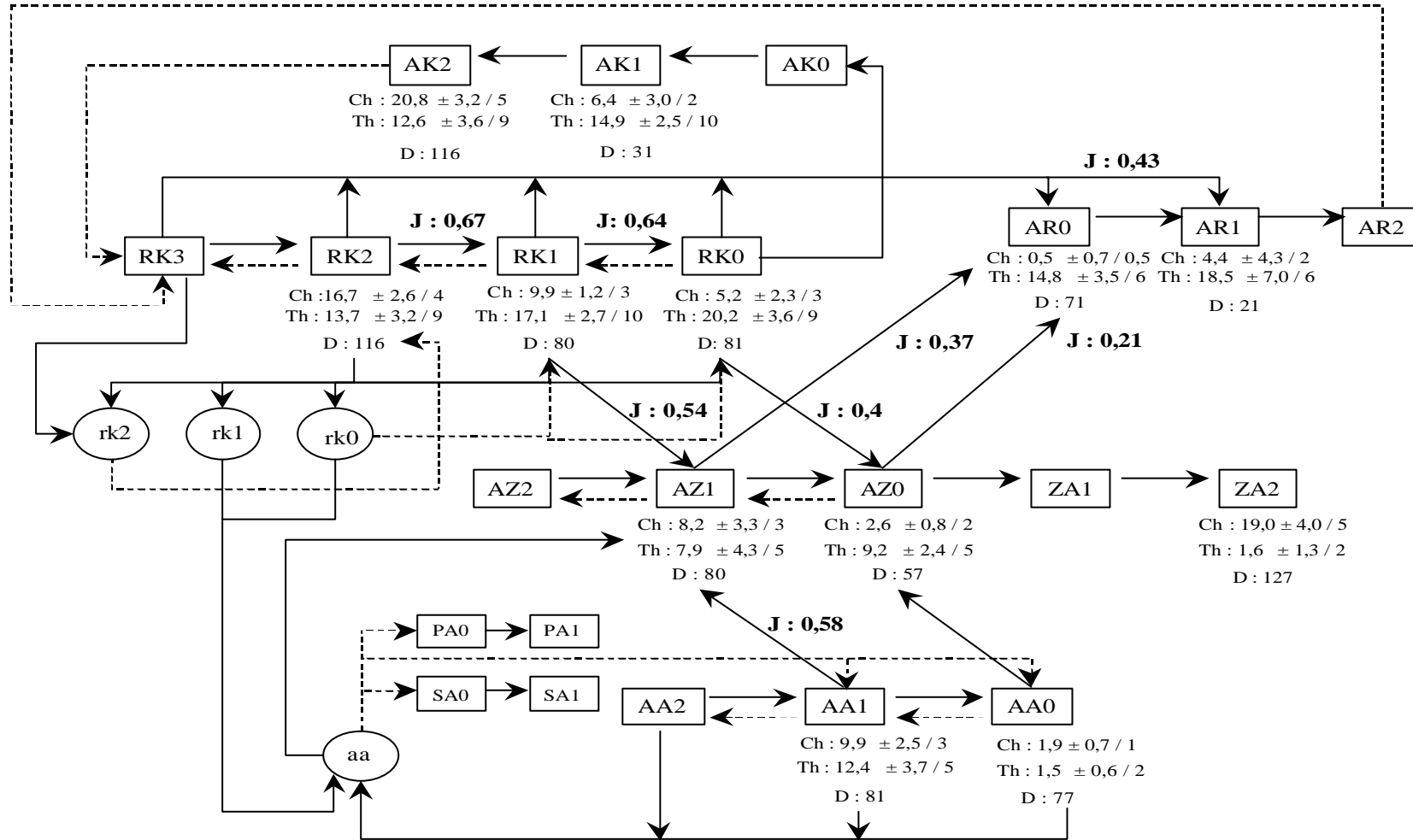


Figure 12.1. Relations dynamiques entre les systèmes écologiques des quatre principales séquences de végétation de la région de Menzel Habib.

Légende : Ch : Recouvrement moyen des chaméphytes ± écart type / Nombre des chaméphytes, Th : Recouvrement moyen des thérophytes ± écart type / Nombre de thérophytes, D : densité des espèces pérennes, J : indice de Jaccard.

CINQUIEME PARTIE :

**Un outil de détection des changements
écologiques à long terme : l'imagerie spatiale**

ou

La Terre vue du ciel

Préambule

Au terme de l'exposé des résultats de l'étude synchronique (attributs vitaux de l'écosystème, adaptation spécifique, hétérogénéité spatiale..., **Troisième partie**) et diachronique (cartes des systèmes écologiques et attributs vitaux du paysage, **Quatrième partie**) des indicateurs écologiques de la dégradation vus par le phyto-écologue, nous abordons l'échelle du paysage vue sous l'angle du « satellite ».

Dans notre quête d'indicateurs écologiques de la désertification, nous nous sommes penchés sur l'apport de l'imagerie satellitale et des indicateurs « images » dans la compréhension et dans la détection des changements écologiques à long terme. Nous nous proposons dans cette **cinquième partie** de présenter les résultats de notre approche spatiale et des différents traitements de télédétection entrepris. Les liens avec les données écologiques ou « vérité-terrain » ont été recherchés afin d'établir une dialectique terrain-imagerie satellitale et permettre un diagnostic spatialisé et répétitif de l'évolution des milieux.

Dans un premier temps, un indice d'hétérogénéité spatiale (**Chapitre 13**), emprunté à l'écologie du paysage, a été calculé sur une série d'image temporelle. L'explication des variations spatio-temporelle a été tentée grâce à une approche d'expertise. L'évolution des cartes d'hétérogénéité, liée aux phénomènes de fragmentation du paysage et de modification des états de surface du sol, nous a permis de tirer quelques conclusions concernant le fonctionnement des systèmes écologiques. De nouvelles perspectives de recherches ont alors été évoquées.

Dans un deuxième temps, deux types de traitements de télédétection ont été menés :

- Les corrélations entre données de terrain et NDVI ont été recherchées et une série de classifications supervisées sur les images (**Chapitre 14**) a été entreprise dans le but d'élaborer des cartes de changements des états de surface du sol (recouvrement total de végétation et sol s.s.) ;
- une série de déconvolutions spectrales (**Chapitre 15**) a été effectuée dans le but de quantifier les états de surface du sol.

Les résultats des méthodes ont été confrontés aux mesures écologiques effectuées *in situ*, permettant ainsi leur validation, tout au moins en partie.

La synthèse des différents types de traitement et la discussion sur l'apport de l'imagerie satellitale est abordée dans la synthèse générale (**Sixième partie**).

Chapitre 13 : Une mosaïque vue de l'espace

Un indice d'hétérogénéité spatiale comme indicateur de dégradation

L'écologie du paysage a ouvert la voie à de nouvelles recherches en particulier par la reconnaissance de l'hétérogénéité comme facteur d'organisation des systèmes écologiques. L'hétérogénéité perçue à un moment donné, en un endroit donné est la résultante à la fois de l'hétérogénéité spatio-temporelle, des contraintes environnementales, des processus écologiques et des perturbations anthropiques et naturelles (Burel & Baudry 1999). La démarche scientifique adoptée en écologie du paysage se résume comme suit : le paysage est la résultante dynamique du milieu et de la société qui s'y est développée. La structure, l'organisation, la dynamique du paysage sont en interaction constante avec les processus écologiques qui s'y déroulent. Le paysage se présente donc comme une mosaïque de taches interconnectées, ou non, par des corridors. La matrice est l'élément dominant et l'ensemble des taches, des corridors et de la matrice constitue le patron paysager. Nous n'avons pas ici la prétention d'identifier avec exactitude cette structure spatiale mais nous tenterons d'appréhender l'hétérogénéité induite par l'organisation spatiale de ce patron en zone aride. D'après des études précédentes (Bassisty 1998), il semblerait que :

L'hétérogénéité spatiale augmente avec la dégradation jusqu'à un maximum au-delà duquel on assiste à une homogénéisation des paysages.

Pour tenter de répondre à cette hypothèse, le calcul d'un indice d'hétérogénéité a été effectué et nous avons essayé d'identifier les facteurs explicatifs de la variation de l'hétérogénéité.

En zone aride tunisienne, les activités humaines agro-pastorales sont le principal facteur d'évolution des paysages. C'est dans ce cadre là que l'évaluation des phénomènes dynamique à travers l'observation des cartes d'hétérogénéité sera effectuée. Nous envisagerons par la suite quelles peuvent être les implications de tels phénomènes dans le fonctionnement des systèmes écologiques.

Matériel et méthodes

L'obtention de cartes d'hétérogénéité à partir des 7 images Landsat TM de printemps a nécessité plusieurs étapes de calculs :

1. Calcul de la brillance sur la série d'images préalablement corrigées radiométriquement (pour permettre la comparaison des dates) ;

2. Calcul de la variance (ou écart type) de la brillance entre les pixels dans un voisinage déterminé respectivement égal à 50, 500 et 2500 m de rayon sur l'ensemble de l'image afin d'obtenir des cartes d'hétérogénéité de la brillance à 3 échelles d'observations ;

3. Calcul de la moyenne de la variance dans chaque unité paysagère (*cf.* § 5.2.1., **Annexe 2**, 11 unités morpho-pédologiques ARZOTU, Long *et al.* 1978). Pour se faire, nous avons utilisé le logiciel *ArcView* et son module *Spatial Analyst*.

Le calcul de la moyenne de la variance dans chaque unité paysagère permet :

* d'observer les différences entre les 11 unités paysagères à une date donnée ;

* de comparer une même unité paysagère UP à différentes dates et donc son évolution dans le temps.

4. Afin d'affiner nos recherches, nous avons reclassé les images de la moyenne des écart-types de la brillance. L'hétérogénéité étant variable dans une même UP d'une date à l'autre et afin de permettre l'observation de cette distribution, les images d'écart-type de la brillance ont été reclassées en 64 classes.

Parallèlement nous avons croisé, à l'aide du logiciel *ArcView*, la carte des unités paysagères à celle de d'utilisation des terres de 1996²². Ceci nous permet d'avoir une idée du type d'utilisation dominant dans chaque unité paysagère.

Résultats

a. Les cartes d'hétérogénéité

Lors de l'interprétation, il est toujours nécessaire de confronter les images de brillance et les cartes d'hétérogénéité. En effet, l'observation d'une augmentation ou d'une diminution de l'hétérogénéité peut avoir une des deux significations :

- l'augmentation de l'hétérogénéité peut être due à la reconstitution du couvert végétal, aux labours ou aux effets de pente (brillance faible) ;
- la diminution de l'hétérogénéité peut être le signe d'une dégradation de la couverture végétale et de la mise à nu du substrat (brillance forte car forte réflectance des sols) ou au contraire à la présence d'un couvert végétal "dense" peu réfléchant, plus étendu.

L'observation des cartes d'hétérogénéité obtenues aux différentes échelles, nous a conduit à retenir l'échelle intermédiaire (500 m de rayon) lors de leur interprétation pour permettre une meilleure lisibilité (**Annexe 22**). Les échelles 50 m et 2500 m de rayon sont en effet respectivement trop précise ou trop grossière pour permettre une interprétation visuelle. Un gradient coloré nous permet d'observer

²² Carte d'occupation des sols, Eric Delaître, Mission IRD - Tunis. Extrait scène SPOT Menzel Habib 1996

l'évolution de l'hétérogénéité : plus le milieu est homogène plus la couleur est claire, plus il est hétérogène plus la couleur est foncée.

Nous assistons en 1986 et en particulier en 1989 à une homogénéisation de la brillance (forte réflectance des états de surface du sol) sur l'ensemble de la zone. Cela signifie que les états de surface du sol étaient identiques. Il faut avoir en mémoire que la fin des années 80 a été marquée par une période d'ensablement intense, ce qui a contribué à l'homogénéisation de la zone par accumulation sableuse généralisée.

Par la suite, l'hétérogénéité a progressivement augmenté (1991 et 1993) et l'observation des images de brillance nous permet de déduire la cause de cette augmentation. Le couvert végétal s'est peu à peu reconstitué (probablement grâce aux travaux de lutte contre la désertification : tabias, brises vents, mise en défens) et la brillance a diminué par endroit. Ceci a créé alors une mosaïque de taches plus sombres, ou plus brillantes, contribuant à l'augmentation de l'hétérogénéité des états de surface du sol. De plus, certaines zones sont cultivées ou non et l'alternance végétation verte / végétation moins verte des jachères (ou sol labouré) marque l'augmentation de l'hétérogénéité de la brillance. L'image de 1991 montre en outre une forte hétérogénéité au niveau de la garâa Hajri, nous pensons que cette forte hétérogénéité est due à la présence d'eau stagnante au fond de la dépression (brillance très sombre donc très différente du voisinage). De même, l'augmentation du couvert végétal dans les montagnes (Jbels au sud de la zone d'étude, UP1 et UP2) a contribué à l'augmentation des effets d'ombre portée (angle de prise de vue des satellites) et nous observons alors de forte valeur d'hétérogénéité.

En 1995, l'ensemble de la zone semble affectée par une homogénéisation de la brillance (donc de ces états de surface). Au regard des données pluviométriques (précipitations annuelles = 75 mm), nous pouvons émettre l'hypothèse que l'activité agricole a été stoppée et que la végétation très sèche des steppes, peu réfléchante, marque peu le signal. Il s'ensuit une prépondérance de la réflectance des sols et une augmentation générale de la brillance des états de surface du sol (homogénéisation), excepté au niveau des montagnes où l'hétérogénéité est très forte (ombre, végétation, sols rocheux forment une mosaïque hétérogène).

Les cartes d'hétérogénéité de 1997 et de 1999 voient augmenter à nouveau l'hétérogénéité. Il semblerait que les activités agricoles en alternance (culture / jachère / labour) et l'augmentation du couvert végétal dans certaines zones steppiques (diminution de la brillance) créent une hétérogénéité spatiale dans la distribution des états de surface du sol. Ceci contribue à l'augmentation de l'hétérogénéité. Cependant, certaines zones steppiques de la plaine centrale montrent une brillance faible semblable, témoin d'un couvert végétal assez dense.

L'observation globale de ces cartes d'hétérogénéité montre que les phénomènes de dégradation ne se produisent plus depuis la fin des années 80 et que l'hétérogénéité spatiale de la distribution des états de surface est plutôt lié au morcellement de la zone d'étude par les cultures ou aux effets des ombres portées au niveau des montagnes. Cependant, il n'est pas aisé d'établir un diagnostic par simple observation visuelle des cartes et d'identifier la cause de la variation de l'hétérogénéité dans chaque unité paysagère (UP). C'est ce que nous avons tenté de préciser par l'étude des histogrammes d'hétérogénéité (moyenne de l'indice d'hétérogénéité dans chaque unité paysage) de 1986 à 1999.

b. Les histogrammes d'hétérogénéité

Les courbes d'hétérogénéité (**Figure 13.1.**) nous permettent d'observer la variation générale de l'indice dans chaque UP au cours du temps.

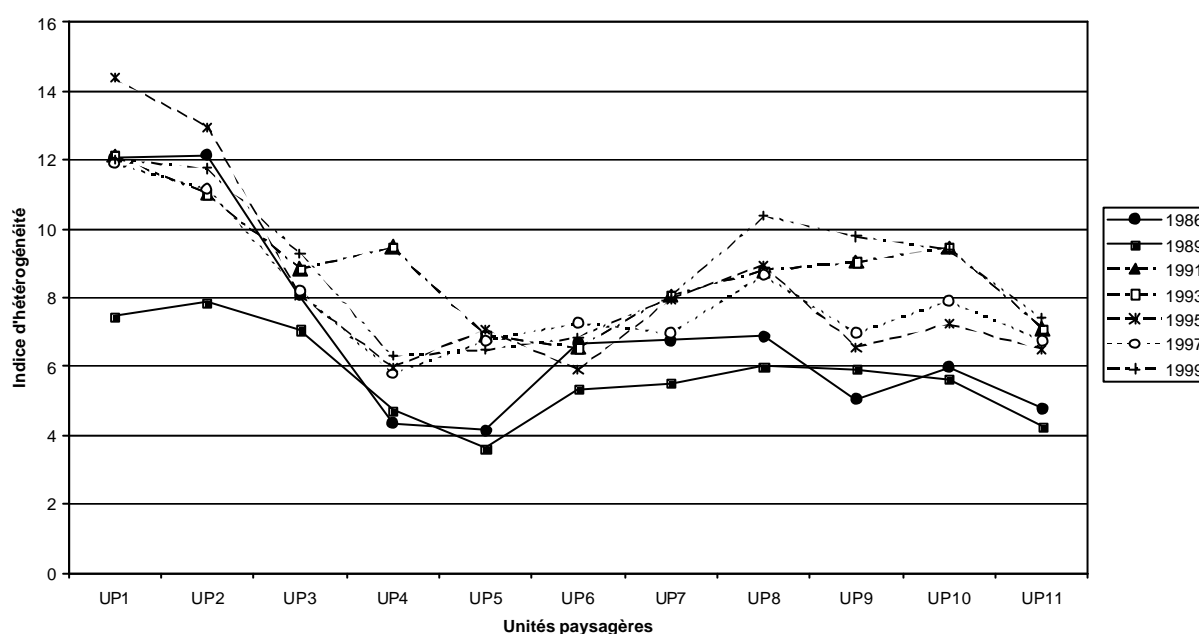


Figure 13.1. Evolution temporelle (1986-1999) de la moyenne de l'indice d'hétérogénéité dans chaque unité paysagère déterminée dans le programme ARZOTU (Long *et al.* 1978).

La **Figure 13.1.** montre la même tendance et la diminution ou l'augmentation d'hétérogénéité semble affecter chaque UP de la même manière. Dans l'ensemble, les UP4, 5 et 6 sont les moins hétérogènes. Par contre, l'UP 4 (garâa Hajri), en 1991 et en 1993, a dû se remplir d'eau créant ainsi une hétérogénéité supplémentaire. A l'autre extrême se trouvent les UP1 et 2, toutes deux caractérisées par la présence de reliefs plus ou moins marqués (effet d'ombre contribuant à l'augmentation de l'hétérogénéité). Les autres UP (3, 7, 8, 9, 10 et 11) englobant les garâas, la zone de faible relief (UP10) et les zones de parcours montrent une hétérogénéité intermédiaire. Comment expliquer ces différences ? Il est probable que ces zones où une seule activité (agricole ou pastorale) prédomine

soient plus homogènes (même activité, même état de surface donc même brillance). Les **Tableaux 13.1.** et **13.2.** illustrent une tentative d'expertise visant à expliquer les variations de l'hétérogénéité à l'aide de 4 facteurs qualitatifs auxquels sont affectés des indices (degré d'hétérogénéité de faible à très fort). L'addition de ces indices et ensuite la multiplication du total obtenu par 4 nous permet d'affecter une note d'hétérogénéité à chaque UP. Le facteur multiplicatif 4 a été utilisé pour montrer de façon plus évidente les variations.

		Pente	Type d'utilisation	Eau	Surface
Hétérogénéité	Indice				
Faible	1	Faible	Agricole	Pas d'eau stagnante	< 30 000 000 m ²
Moyenne	2	Moyenne	Mosaïque agricole - parcours	Présence d'eau stagnante en petite quantité	Entre 30 et 60 000 000 m ²
Forte	3	Forte	Non agricole	Accumulation abondante d'eau	> 60 000 000 m ²
Très forte	4	-	"Montagnes"	-	-

Tableau 13.1. Indices retenus pour l'évaluation de l'hétérogénéité suivant quatre facteurs qualitatifs.

	Pente	Type d'utilisation	Eau	Surface	Total	Note=Total x 4
UP1	3	4	1	2	10	40
UP2	3	4	1	1	9	36
UP3	2	1	2	2	7	28
UP4	1	2	2	1	6	24
UP5	1	1	1	3	6	24
UP6	2	2	1	1	6	24
UP7	1	2	1	3	7	28
UP8	1	2	3	1	7	28
UP9	1	1	3	2	7	28
UP10	2	2	3	2	9	36
UP11	1	2	1	3	7	28

Tableau 13.2. Expertise des phénomènes d'hétérogénéité spatiale - un tableau qualitatif des caractéristiques des unités paysagères

Une note égale à 24 correspond à une faible hétérogénéité tandis qu'un maximum d'hétérogénéité a été atteint par l'UP1 (note = 40). Ces résultats sont en accord avec l'observation graphique des histogrammes. Il semblerait que les facteurs proposés permettent d'expliquer en grande partie les variations des indices d'hétérogénéité entre les UP. Cette expertise pourrait être améliorée par la prise en compte d'autres facteurs. Cette évaluation permet de comprendre quels facteurs expliquent l'hétérogénéité apparente mais ne permet pas d'évaluer la dégradation. Il semble plus évident d'utiliser le critère d'homogénéisation couplée à une brillance élevée pour juger de la dégradation.

Discussion

a. Indice d'hétérogénéité et perspectives de recherches :

Notre tentative d'utiliser un indice d'hétérogénéité en tant qu'indicateur de dégradation semble prometteuse. Nous avons pu observer la diminution d'hétérogénéité lors de la phase d'ensablement intense et l'augmentation de l'hétérogénéité grâce à l'augmentation de la diversité des états de surface du sol. Il semblerait que les phénomènes de dégradation aient cessé et qu'une amélioration se soit produite. Cependant, afin d'approfondir le diagnostic nous proposons comme perspectives de recherches : le calcul des surfaces croisées entre UP et images des écart types reclassés. Nous obtiendrions ainsi des tableaux donnant la surface en m² de chaque classe d'écart type recodée de 0 à 64, moyennant un facteur 3, dans chaque UP. Des histogrammes seraient dessinés pour chaque UP et nous pourrions les comparer entre eux, à différentes dates pour une même UP. Cet exercice permettrait de suivre l'évolution des classes d'hétérogénéité et de leurs proportions.

b. Ecologie du paysage et fonctionnement des systèmes écologiques

En zone aride tunisienne, les pratiques agricoles (terres labourées et/ou mises en culture) se développent à une grande vitesse et nous avons vu auparavant que la surface agricole a augmenté de 10 % en 25 ans (**Chapitre 11, § 11.1.**). Il s'agit de savoir, même si les phénomènes de dégradation sont moins sévères, quelles ont été les conséquences de cette dégradation et de la fragmentation du paysage. La matrice constituée dans les années 70 par le domaine steppique, est de plus en plus morcellée par la présence croissante de champs cultivés ou en jachère ou labour. Les zones de steppes sont alors fragmentées et les échanges de flux et de matière sont interrompus ou modifiés : éloignement des semenciers, remplacement d'espèce, extinction, appauvrissement de la fertilité des sols, modification des niches écologiques (taille, isolement, disparition des habitats...), déplacements d'espèces réduits...

Une étude approfondie concernant les modifications des échanges d'espèces ou de nutriments devrait être entreprise pour comprendre le fonctionnement des systèmes écologiques au niveau du paysage et envisager l'évolution qualitative et quantitative des populations animales ou végétales à l'échelle régionale. Il s'agirait de vérifier les hypothèses existantes parmi lesquelles :

1. Plus les fragments de steppes (taches) sont petits et isolés, plus les populations sont petites et les extinctions nombreuses. En effet, la taille du fragment détermine les performances démographiques : la taille du fragment détermine la taille de la population et plus cette dernière est réduite, plus elle est vulnérable face à la stochasticité démographique (Hastings & Wolin 1989, Hanski 1989).

2. Plus les fragments sont isolés, plus la colonisation des taches est rendue difficile. La distance entre les taches détermine la probabilité d'arrivée de colonisateurs dans les taches. Fahrig & Merriam (1985) ont montré une réduction du taux de croissance des populations locales les plus isolées...

La taille et la distance entre les taches devraient faire l'objet d'étude approfondie afin d'identifier leur rôle respectif dans les processus de colonisation / extinction. Pour ce faire, il faudrait disposer d'une carte d'occupation des terres « parcellaire » où chaque tache (fragment de steppe ou champs cultivés) serait délimitée. Il faudrait également identifier le rôle des corridors en relation avec leur structure : ces éléments linéaires peuvent servir d'habitat (aux espèces à petit domaine vital, ex : bandes forestières), de conduit (en facilitant les mouvements des espèces, ex : tabias ou brise-vent), de barrière ou de filtre (en interrompant ou en filtrant les flux dans la matrice, ex : route). Le corridor peut donc servir de source ou de puits de propagules (Burel & Baudry 1999), agissant ainsi sur la dynamique des populations en réduisant les probabilités d'extinction et en favorisant les recolonisations.

Conclusion

Comme nous le supposions la diminution d'hétérogénéité peut être le signe d'une homogénéisation de l'état de surface et en particulier du sable qui marque la forte dégradation du milieu. L'augmentation d'hétérogénéité du milieu depuis la fin des années 80 témoigne d'une amélioration des conditions du milieu et d'une augmentation du couvert végétal. Cependant, la fragmentation du paysage, en particulier des zones de steppe, pourrait avoir des conséquences néfastes sur les écosystèmes et leur vitesse de récupération après perturbation (perte de semenciers, rupture des corridors, rupture des échanges de flux et de matière...). Les milieux les plus homogènes sont ceux où l'activité agricole est la plus dense. Par contre, les mosaïques que forment les parcours et les zones cultivées sont beaucoup plus hétérogènes. L'hétérogénéité est donc due à un morcellement de l'espace. Enfin, plus le milieu présente des reliefs plus il est hétérogène. En l'absence de connaissance des pratiques agropastorales, de la situation topographique... le degré d'hétérogénéité permet donc difficilement de juger des phénomènes de désertification. Le critère d'homogénéisation des états de surface des sols couplé à de fortes valeurs de la brillance serait plus pertinent.

Nos premiers résultats peuvent servir de référence et les calculs employés sur des images de brillance classique sont relativement simples et permettent d'avoir une idée de l'évolution qualitative des états de surface les uns par rapport aux autres. En utilisant notre série d'image comme référence et en appliquant nos méthodes de calculs à de futures images, il serait possible de voir si l'évolution tend vers l'homogénéisation rencontrée à la fin des années 80 ou plutôt si l'hétérogénéité persiste, croît et quels sont les facteurs explicatifs... et d'avoir ainsi un **premier outil de suivi par télédétection des**

phénomènes qui se produisent au sol. En outre, notre exploration n'est pas achevée et il serait intéressant d'approfondir la notion d'échelle. En particulier, il faudrait calculer la variance de la brillance entre les pixels dans différents voisinages (100 ou 200 m de rayon) sur l'ensemble de l'image. Ceci permettrait d'obtenir de nouvelles cartes d'hétérogénéité et de sélectionner le traitement permettant la meilleure observation du paysage et de sa fragmentation. Cependant, cet indice donne une vision simplifiée des processus dynamiques à partir de la connaissance des états de surface du sol et des types d'utilisation des sols. Nous ne pouvons pas à ce stade qualifier et quantifier la dégradation sur le plan fonctionnel. La compréhension approfondie du fonctionnement des systèmes écologiques nécessiterait des études plus précises sur les échanges de matière et d'êtres vivants entre les taches.

Le chapitre suivant (**Chapitre 14**) présente une méthode d'analyse classique des images satellitaires (classification supervisée et étude diachronique des changements des états de surface du sol) tandis que le **Chapitre 15** met en exergue une nouvelle méthode d'analyse des images satellitaires dans le souci de quantifier les états de surface du sol : la déconvolution spectrale. Les résultats des deux méthodes seront confrontés aux cartes écologiques (**Chapitre 11**) afin d'approfondir le diagnostic de l'évolution des paysages depuis 1975.

Chapitre 14 : Télédétection et "vérité-terrain"

La détection des changements en zone aride est l'un des défis relevé par les chercheurs en télédétection spatiale dans le but d'obtenir une information actualisée et répétée de l'évolution des états de surface du sol. Les techniques de classification supervisées, au point depuis de nombreuses années, permettent l'obtention de représentations cartographiques (cartogrammes, appelés ici «cartes») de changements (sol et/ou végétation) et fournissent ainsi un outil de compréhension de la dynamique des états de surface du sol. Cependant, comme nous l'avons remarqué précédemment, les diagnostics de la télédétection sont limités puisqu'il est impossible de différencier les divers couverts végétaux. L'imagerie spatiale ne donne en fait qu'une vue partielle des phénomènes de la dynamique végétale (perte ou gain de biomasse : quantification approximative de la végétation). Dans un souci de compléter cette approche, les cartes de végétation *s.l.*, élaborées par l'écologue, doivent fournir une vision plus globale des processus de désertification (en les qualifiant). Après avoir rappeler la méthodologie d'utilisation des indices de végétation d'une part et celle d'obtention des «cartes» de changements²³ issues des classification supervisées d'autre part, la confrontation des résultats issus de la télédétection aux cartes écologiques doit permettre de répondre à deux questions :

1. *quels types d'information peut-on espérer de l'interprétation des cartes des changements ?*
2. *est-il possible d'observer des changements qualitatifs (remplacement d'espèce, changement d'occupation du sol...)?*

14.1 - Test de l'approche « classification » sur les données de terrain

Nous avons d'abord testé l'approche classification afin de voir si des ES étaient identifiables de manière fiable à partir de leurs signatures spectrales. Nous avons souvent combiné à cette approche l'utilisation de l'indice NDVI pour tenter de quantifier le taux de recouvrement de la végétation au sein de chaque classe. Nous disposions pour cela de sites pour lesquels nous possédions à la fois une « vérité de terrain » sous forme de relevés écologiques de terrain (Reco), et d'informations radiométriques issues soit d'images satellitales corrigées (Rsat), soit de mesures spectrales de terrain (Rter). Nous avons choisi dans un premier temps de traiter les 36 sites de relevés pour lesquels nous disposions de mesures Rsat pour les deux dates de mars 1999 et septembre 1999. Nous avons ainsi l'avantage de disposer de plus de 72 sites (contre seulement 50 sites pour lesquels on a à la fois Rter et Reco). De plus, l'information spectrale de type Rsat est plus étendue spectralement (6 bandes TM, contre 4 bandes TM ou 3 bandes SPOT pour les mesures spectrales).

²³ Travail effectué par F. Tabarant, post-doctorante, Equipe CAMELEO, CESBIO, Toulouse

La classification supervisée donne la priorité à une typologie explicite d'un point de vue écologique. Pour différentes typologies, nous avons donc testé la qualité de la discrimination spectrale obtenue *a priori* sur la base des observations de terrain (Reco). Les classes d'ES ont été définies soit manuellement, soit par typologie automatique sur les données écologiques.

En première approche, une ACP (Analyse en Composantes Principales) permet de visualiser la répartition des ES dans l'espace spectral. Elle reste cependant descriptive. Pour tester concrètement l'efficacité d'une classification, on peut la réaliser sur les données test. Cette opération n'est pas simple à réaliser avec les logiciels courant à partir de tableaux de données, alors qu'elle se fait simplement sur les images.

Une solution de remplacement consiste à réaliser des AFD (Analyse Factorielle Discriminante), qui donnent une idée de la discrimination permise entre classes. Nous avons donc proposé différentes typologies simples des systèmes écologiques, puis pour chacune d'elle la discrimination spectrale attendue a été estimée par AFD. Le nombre relativement faible d'observations disponibles n'a pas permis de tester des typologies très détaillées. Cela ne signifie pas que des typologies très détaillées sont inutilisables, mais nous n'avons pas les moyens de les valider.

Compte tenu des données disponibles, les seules classes dont on a pu démontrer la « séparabilité » *a priori* sont les ES « sable dominant » d'une part, et les ES « pellicule et gypse » d'autre part. Contrairement à ce qui avait été constaté lors d'étude de la discrimination des ESE (Simonneaux, rapport CAMELEO 1999), les ES gypseux ne sont pas toujours aisément séparables des ES pellicule, notamment au printemps, ce qui s'explique par le fait que les ES qualifiés de « gypseux » n'ont pas toujours un fort taux de recouvrement en gypse (autour de 30%). Il faudrait cependant disposer de plus de données pour confirmer ce fait.

A l'intérieur de chacune des deux classes définies, on tente de quantifier le taux de recouvrement de la végétation par régression sur l'indice NDVI (**Figures 14.2.** et **14.3.**). L'estimation du recouvrement végétal pour les sols sableux est mauvaise pour les deux dates ($R^2 = 0.35$ et 0.39). Pour la classe « pellicule – gypse », les résultats sont corrects aussi bien en mars qu'en septembre ($R^2 = 0.80$ et 0.69). En septembre, seule la prise en compte de la végétation totale (y compris bois mort et litière), permet d'obtenir ce bon résultat : les corrélations entre NDVI et végétation vivante pour ces mêmes sites ne donne qu'un $R^2 = 0.2$. L'effet est d'autant plus sensible que les végétations mortes représentent des recouvrements importants en cette saison. On remarque que le NDVI donne de bons résultats en septembre malgré le fait que la végétation ne soit pas active. D'autre part, les estimateurs de mars et septembre sont différents, ce qui n'est pas un problème à condition de s'assurer de la stabilité de ces relations dans le temps.

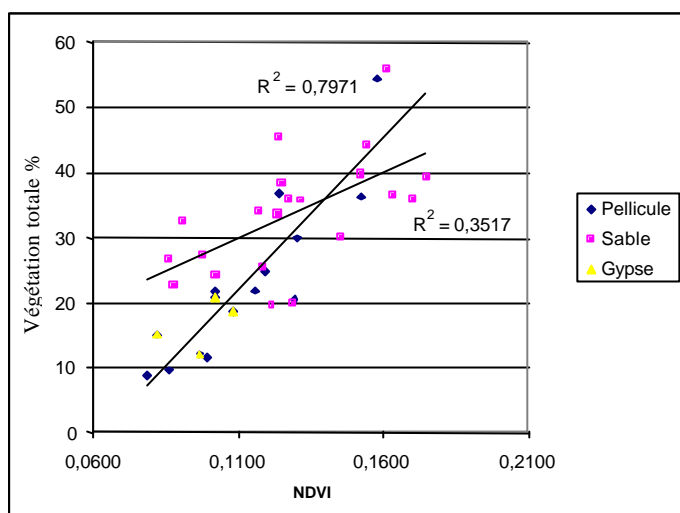


Figure 14.2. Relations entre recouvrement total de la végétation et NDVI en fonction de la texture du sol. Coefficients R2 des régressions de (pellicule + gypse) et sable – Mars 1999

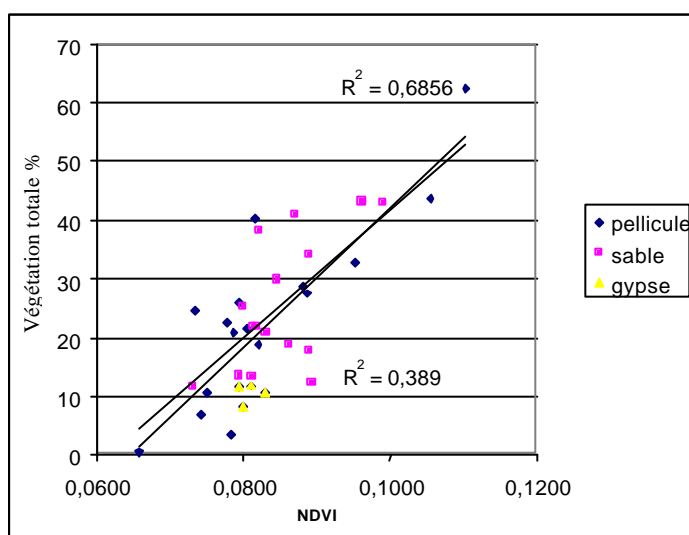


Figure 14.3. Relations entre recouvrement total de la végétation et NDVI en fonction de la texture du sol. Coefficients R2 des régressions de (pellicule + gypse) et sable – Septembre 1999

Afin de valider les relations observées entre radiométrie et recouvrement de la végétation sur les données détaillées, nous avons utilisé les 301 sites pour lesquels une évaluation du recouvrement végétal était disponible. L'information radiométrique est extraite selon le protocole décrit précédemment (Chapitre 5, § 5.5.1.), et confrontée aux recouvrements. On observe une très mauvaise corrélation entre les Rcar et le NDVI ou la régression sur les TM (R2 de l'ordre de 0.05). A comparer aux mêmes analyses sur les recouvrements de Reco qui donnaient tout de même des R2 de 0.6 – 0.7. Les sources d'erreurs possibles sont l'estimation du recouvrement, ou la faible validité des indices radiométriques en dehors des zones de steppes déjà étudiées. Plus de détails seront donnés dans le Chapitre 15 a propos des problèmes posés par la correspondance entre « Relevés écologiques qualitatifs pour la cartographie » Rcar et la radiométrie image.

Bien que ces résultats soient relativement limités, nous avons appliqué les typologies obtenues aux images satellitales. Nous n'avons pas repris les axes discriminants de l'AFD, mais simplement utilisé les signatures moyenne des ROI de chaque classe. Les résultats sont mauvais et instables selon la typologie adoptée cela confirme que le jeu de données est insuffisamment représentatif.

Pour réaliser la généralisation à l'image, nous renonçons donc à l'idée de nous baser sur le jeu de données terrain détaillées. Nous utilisons toujours des classifications supervisées, mais les données d'apprentissage sont des zones délimitées sur l'image sur lesquelles on a qu'une connaissance globale de l'occupation du sol, sans relevés détaillés. L'avantage est que cela étend considérablement la portée de la classification, en ne la limitant pas au zones de steppes. Par contre, la validation ne peut être également qu'approximative à défaut de relevés détaillés.

14.2 - Classification des images satellitales

Dans un premier temps, une série chronologique d'images a été sélectionnée parmi les 11 images Landsat disponibles corrigées radiométriquement (calibration et corrections atmosphériques grâce à un modèle de transfert radiatif) et géométriquement et déjà utilisées lors des traitements de déconvolution spectrale (**Chapitre 15**). Nous avons alors choisi d'utiliser les images dont la réponse spectrale était semblable à différentes dates (1989, 1994, 1995, 1997 et 1999).

Chaque image a fait l'objet d'une classification supervisée permettant l'obtention de 10 classes d'états de surface du sol par image. Ces classes jugées trop nombreuses et ne permettant pas une bonne lisibilité (dispersion importante), ont été regroupées en 3 grandes classes (sol, végétation plus dense, végétation peu dense). Dans un deuxième temps, il a été procédé à une analyse des changements entre les cinq dates grâce à une méthode de cartographie des changements entre dates (Tabarant & Escadafal 2001). La méthode procède suivant 4 étapes distinctes :

1. regroupement des classes de végétation d'une part (obtention de 3 classes d'accroissement de la végétation), et des états de surface du sol proprement dits d'autre part (obtention de 4 classes de sol) ;
2. multiplication de chaque image par un facteur de 1 à 10000 ;
3. addition des images entre elles où la valeur d'un pixel correspond à un nombre à cinq chiffres représentant un profil temporel. Ces variations ont alors permis l'obtention de « cartes » de changements à 5 classes pour cinq dates étalées entre 1989 et 1999 (« cartes » des changements des recouvrements totaux de végétation RTV et carte d'évolution des sols s.s.) ;
4. répartition des profils temporels en classes de changements (stabilité, restauration et dégradation).

(cf. détail de la méthode appliquée par Tabarant & Escadafal 2001). L'idée est que 3 classes sur 5 dates donne $3^5 = 243$ profils possibles. Chaque profil est affecté manuellement à une classe résultante après examen de la signification écologique de l'évolution représentée par ce profil.

La confrontation de ces résultats à différentes cartes écologiques (Hanafi 2000) a permis le suivi de l'évolution quantitative et qualitative de la végétation et des sols. Pour se faire, 5 parcelles d'entraînement ont été délimitées sur les différentes cartes (**Figures 14.4. à 14.7.**) qui ont été comparées visuellement. L'ensemble du protocole de traitement des images et la confrontation des données "télé-détectées" aux données terrain sont présentés par la **Figure 14.1.**

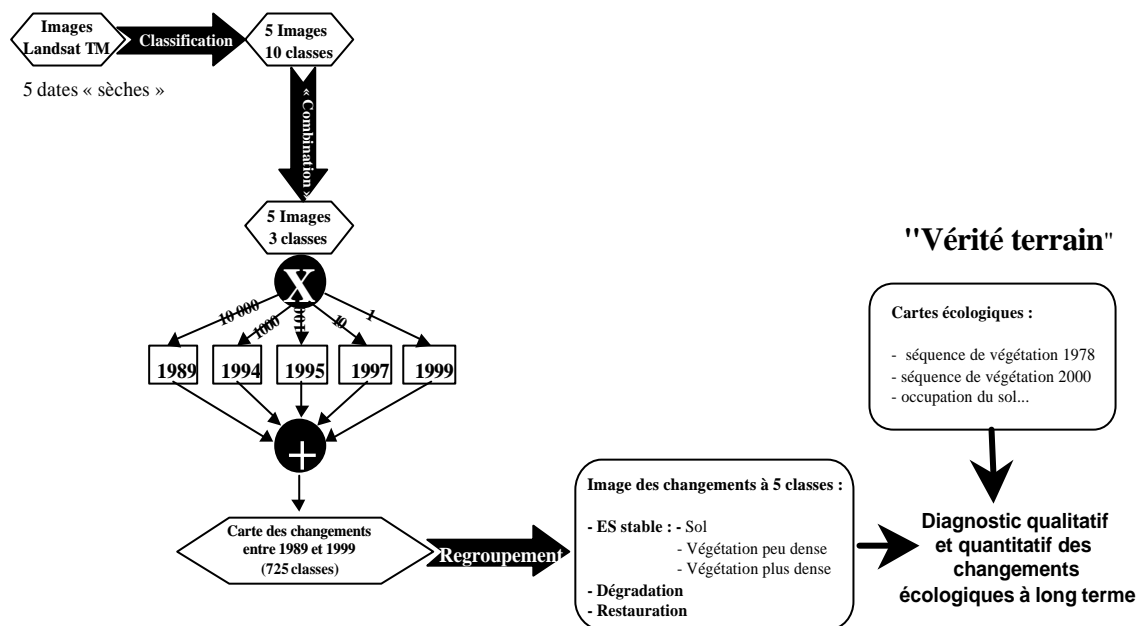


Figure 14.1. Diagramme des différentes étapes menant à la cartographie des changements des états de surface du sol (végétation et sols s.s.) (d'après Tabarant & Escadafal 2001)

Globalement, les «cartes» des changements (RTV et état de surface du sol) présentent toutes deux des zones invariantes (Figures 14.4. et 14.5.) que nous pouvons mettre en relation comme suit :

- Sols nus = sols sableux (dunes de sables fixées) et sol limoneux battants (frein au développement des plantules et à la germination) ;
- Steppe peu dense = elle s'observe principalement sur les sols dits "intermédiaires" (sols sablo-limoneux) et sur les sols gypseux ;
- Steppe moyennement dense et culture (végétation verte) = ces formations végétales relativement denses se développent dans la plaine centrale de Menzel Habib sur des sols relativement profonds, sablo-limoneux (steppe) ou dans zones d'épandage des eaux favorisant ainsi la mise en culture chaque année.

A contrario, il apparaît deux types d'évolution : restauration (évolution progressive avec augmentation du couvert végétal) ou dégradation (évolution régressive avec diminution du couvert végétal et érosion des sols).

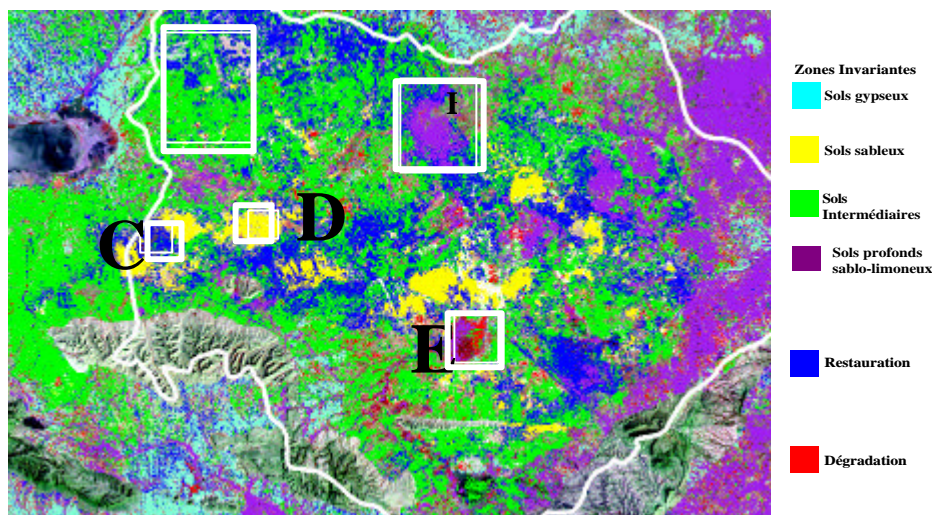


Figure 14.4. « Carte » d'évolution des états de surface du sol s.s. entre 1989 et 1999

En ce qui concerne les états de surface du sol proprement dits, seulement 3 % des superficies se sont dégradées en 10 ans tandis que 21 % se sont restaurées. Cette restauration est liée à l'installation de moyens de lutte contre l'ensablement (tabias, brises vent) et à la mise en défens de certaines zones. Les phénomènes de dégradation touchent généralement les zones cultivées. Ces zones de cultures « dégradées » peuvent être abandonnées et laissées en jachères, les sols peuvent y devenir très battants, ne laissant pas la végétation s'installer (sols limoneux nus vus comme dégradés). En outre, l'alternance de jachère et de culture provoque l'alternance entre zones labourées (sol nu sans végétation donc dégradé) et zones de végétation spontanée (stade post-cultureux à faible couvert végétal).

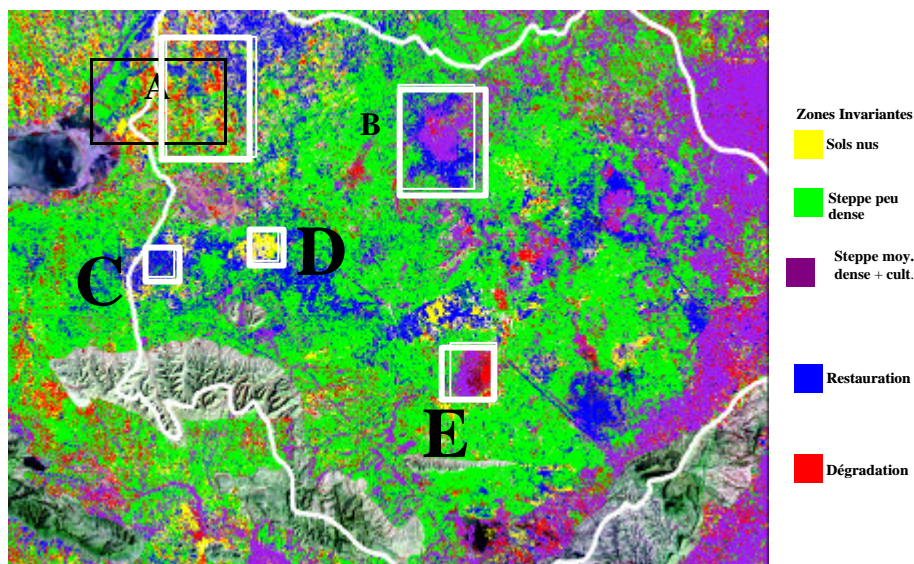


Figure 14.5. « Carte » des changements du RTV entre 1989 et 1999

Au regard de la carte des changements du RTV, il semblerait que depuis la fin des années 1980 la dynamique végétale ne soit pas très rapide et les changements ne s'observent qu'en quelques zones bien distinctes. Il n'y a pas à proprement parlé de dégradation (à peine 0.72 % de dégradation des terres par an, Tabarant & Escadafal 2001) ni d'amélioration quantitative importante de la végétation, puisque la majorité de la zone reste invariante quant aux couverts végétaux peu denses (10-30 %). Il semble que les cultures se maintiennent et que les parcours steppiques conservent le même taux de couvert végétal total (bien que faible). Cependant, les zones de dunes de sables (qui préoccupaient les autorités à la fin des années 80) se sont stabilisées et le couvert végétal s'y est considérablement amélioré : les zones mises en défens à cette époque font preuve d'une nette restauration (soit 0.9 % sur l'ensemble de la zone).

Pour finir, la comparaison des cartes de changements du RTV et des sols dans la zone d'Hamilet El Babouch montre que le sol, de type « intermédiaire », est stable depuis 1989 alors que les couverts végétaux varient fortement.

Il est manifeste que depuis la phase de "désertification" accentuée de la fin des années 80 (Auclair *et al.* 1996), les conditions de milieux s'améliorent ou en tout cas restent identiques quand aux couverts végétaux et à l'évolution des états de surface du sol. Nous ne pouvons pas faire un bilan des processus d'évolution depuis les années 1970 mais il serait intéressant de comparer ces résultats aux résultats que l'on pourrait avoir grâce à l'étude d'une série d'images Landsat MSS de la zone.

Afin d'approfondir notre diagnostic concernant l'évolution de la végétation dans la région, nous avons utilisé un jeu de 2 cartes écologiques (carte des séquence de végétation en 1975 et en 2000, **Figures 14.6.** et **14.7.**). L'information contenue dans ces deux cartes a été numérisée et est donc disponible dans un SIG. Il est possible en tout point de chacune des cartes de savoir quelles proportions d'occupation des sols et quel type de végétation sont présents. Nous comparerons l'évolution qualitative des cinq zones sélectionnées et reportées sur chaque carte.

Le **Tableau 14.1.** rend compte de l'évolution des 5 parcelles d'entraînement de 1975 à 2000 selon une double approche voulant prendre en compte à la fois les évolutions observées grâce aux cartes écologiques et celles détectées par satellites. Cet exercice est intéressant car il montre clairement que la dynamique des processus de désertification n'est pas linéaire. En effet,

d'une manière générale nous n'observons pas de grandes dégradations. Les évènements se sont donc succédés comme suit : la fin des années 80 est marquée par une phase de dégradation intense de la zone (certaines persistent comme le montre la zone D) tandis que la décennie 90 montre une phase de remontée biologique, de stabilisation des dunes et de recolonisation des parcours par les espèces steppiques. Par contre, cette recolonisation s'accompagne souvent d'un remplacement d'espèces de moindre valeur pastorale. Il se produit, malgré une restauration du couvert végétal, une dégradation de la valeur pastorale des parcours. Enfin, les cultures se sont maintenues dans les zones fortement cultivées à l'origine.

Description / Evolution

	Utilisation des Terres 1975	Utilisation des Terres 2000	Utilisation des Terres 75-00	Végétation 1975	Végétation 2000	Végétation 75-00	Chg Sol détectés 89-99	Chg Végét détectés 89-99	Conclusions
A	Zone cultivée Au 3/4	Zone cultivée Au 2/3	Diminution du taux de culture. Mise en défens = restauration partielle de la steppe AA	Séquence AA <i>Artemisia campestris</i> Bon état 20 %	Séquence AA <i>Artemisia campestris</i> Dégradée 5-10 %	Même végétation, faciès post-cultureux à <i>Artemisia campestris</i> Mais couvert moins dense (dégradation)	Sols intermédiaires invariants	Mosaïque Steppe 10-30% Dégradation (labour) Restauration (jachère)	Diminution du taux de culture en accord avec la restauration Dégradation du couvert de la steppe (résilience atténuée) Conservation des sols
B	Steppe Parcours dense 40 %	Steppe Parcours assez dense > 25 %	Conservation des parcours steppiques relativement denses	Séquence RK <i>Rhanterium suaveolens</i> Bon état 40 %	Séquence RK <i>Rhanterium suaveolens</i> + <i>Astragalus armatus</i> Bon état à moyen 15-30 %	Conservation de la steppe à <i>Rhanterium</i> mais apparition du faciès à <i>Astragalus armatus</i> (remplacement)	Sols sablo-limoneux Invariants	Steppe > 30% invariante Steppe 10-30 % invariante Restauration	Conservation de la steppe et des sols mais par endroits remplacement d'espèces : diminution de la valeur pastorale des parcours
C	Zone cultivée au 2/3	Steppe Mise en défens	Restauration de la steppe	Séquence RK <i>Rhanterium suaveolens</i> Dégradé 10-20 %	Séquence RK + <i>Astragalus armatus</i> 30% Et séquence AR à <i>Stipagrostis pungens</i> Etat moyen 15 %	Conservation d'une partie de la steppe RK mais faciès de dégradation à <i>Astragalus armatus</i> et formation de dunes stabilisées	Sols sableux avec restauration du couvert Végétal	Forte Restauration	Après une phase de dégradation intense et la mise en mouvement des sables, il y a à nouveau stabilisation et colonisation par la steppe RK et apparition d'un faciès à <i>Astragale</i>
D	Zone cultivée au 2/3	Steppe Parcours peu dense		Séquence RK <i>Rhanterium suaveolens</i> Bon état à moyen	Séquence RK <i>Rhanterium suaveolens</i> et AR à <i>Stipagrostis pungens</i> Etat moyen à dégradé 5-10 %	Dégradation de la steppe RK et apparition de dunes stabilisées	Sols sableux (dunes) invariants	Pas de végétation < 10% Invariant	Dégradation générale de la steppe RK et apparition de dunes de sables qui se maintiennent depuis la fin des années 80
E	Zone cultivée En totalité	Zone cultivée En totalité		Séquence ZR <i>Ziziphus lotus</i>	Séquence ZR <i>Ziziphus lotus</i> et PV <i>Pulicaria laciniata</i>	Même végétation	Sols sablo-limoneux Dégradation (labours)	Steppe > 30% (jachères) Labours (dégradation)	Zone stable, cultivée sans cesse depuis les années 70 Pas de dégradation notable

Tableau 14.1. Tableau synthétique présentant l'occupation des sols (Occ. Sol) entre 1975 et 2000 ainsi que la végétation dominante (étude des cartes écologiques) et les changements (Chg) observés par télédétection .

Zones sélectionnées : **A** : plateau de Hamilet El Babouch, zone présentant une mosaïque de culture, jachère et steppe mise en défens

B : steppe "tigrée", zone d'amélioration du couvert végétal avec formations de bandes de végétation

C : zones de dunes stabilisées et restaurées sous l'effet d'une mise en défens et de confection de brise vent (projet de lutte contre la désertification)

D : zones de dunes de sable fixées invariante

E : garâa Zougrata, zone cultivée (mosaïque culture / jachère).

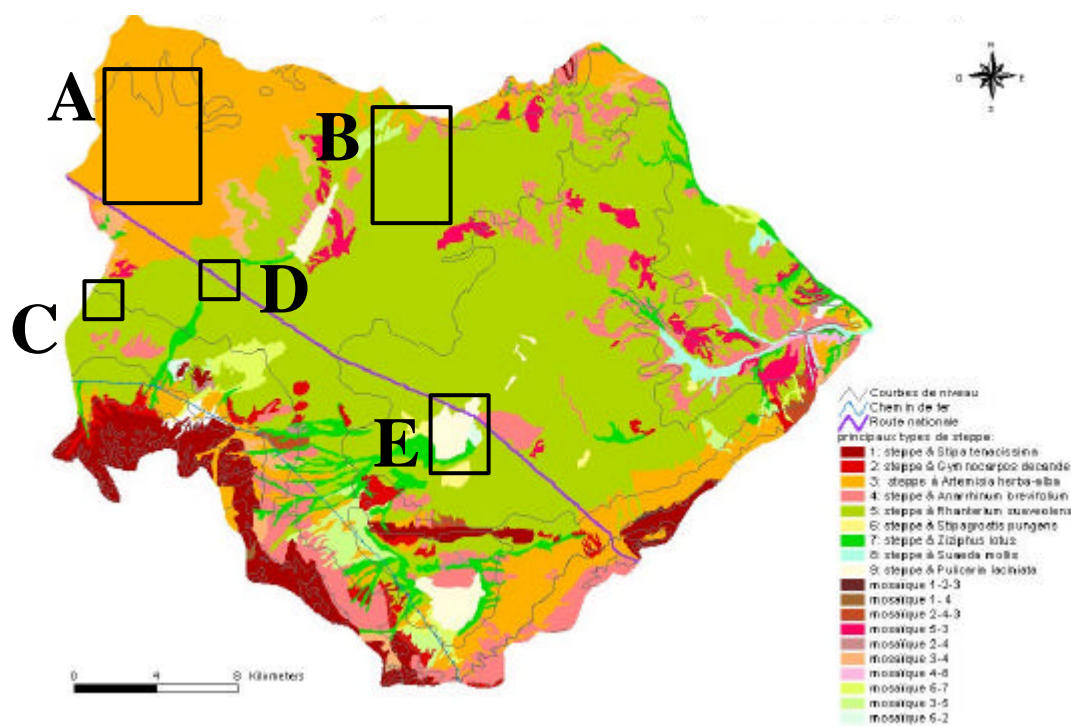


Figure 14.6. Carte des séquences de végétation de la région de Menzel Habib en 1975 (Floret *et al.* 1978)

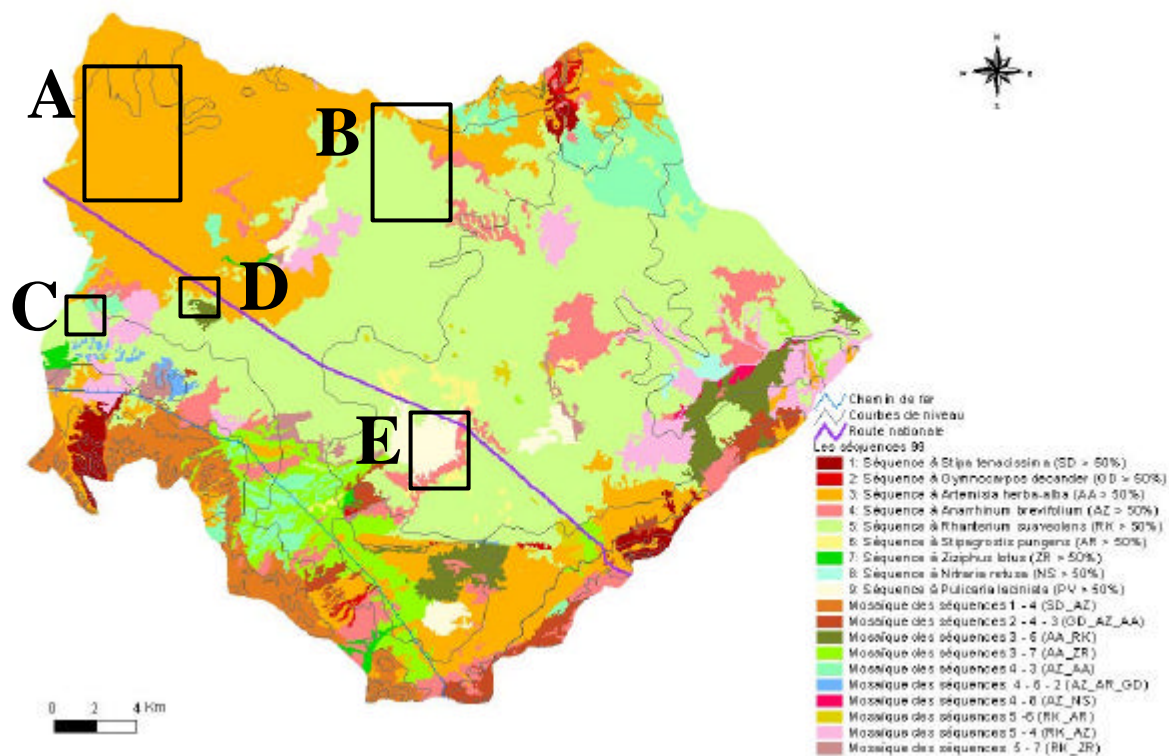


Figure 14.7. Carte des séquence de végétation dans la région de Menzel Habib en 2000 (Hanafi 2000)

Dans l'ensemble on peut conclure que la détection des changements quantitatifs observés par satellite est similaire à la vision de l'écologue de terrain. Par contre, les classes de végétation observées sont surestimées par rapport à la réalité. Les couverts végétaux ont diminué depuis 1975 bien qu'ils aient augmenté depuis la fin des années 80 (ensablement maximum entre 1986 et 1989). Nous pensons que la capacité de résilience des systèmes écologiques a régressé après la grande phase de désertification et qu'il est difficile de retrouver un niveau de production aussi élevé qu'en 1975. La capacité de résilience a été amoindrie et une solution de résistance aux perturbations est née par le jeu du remplacement d'espèces (*Astragalus armatus* devenant dominante par endroit, espèce pionnière - croissante), signe d'une nouvelle dynamique. Cette dynamique de reconstitution semble positive à conditions qu'elle permette à terme la reconstitution de la steppe de référence à *Rhanterium suaveolens* à bonne valeur pastorale.

Discussion - Conclusion

L'étude diachronique écologique, couplée à l'étude diachronique des changements télédéteçtés, nous permet d'avoir une vision synoptique des processus de dégradation voire de désertification dans la région de Menzel Habib. L'étude écologique permet de couvrir un continuum espace-temps plus large et la détection des changements grâce à l'imagerie spatiale nous permet d'entrevoir les prémices d'un suivi à long terme. Les changements écologiques quantitatifs observés, bien que surestimés lors du traitement des images satellitales, sont identiques à savoir que :

1. il n'y a pas de dégradation importante dans la zone d'étude excepté ponctuellement où la troncature des sols a conduit à la mise à nu du substratum gypseux ;
2. la dégradation apparente sur les images est souvent liée à la mise en culture et aux labours qui y sont associés (la mise à nu du sol est alors interprétée comme une dégradation); la connaissance de l'utilisation des terres permet de rectifier le diagnostic ;
3. les zones très dégradées (ensablées) à la fin des années 80 connaissent toutes une restauration (ou presque, exceptée la zone D) avec une augmentation notable du couvert végétal (en particulier *Rhanterium suaveolens* dans la plaine sableuse) grâce à des travaux de protection et de lutte contre la désertification (bandes forestières, mise en défens, confection de brise vents...) ;
4. les sols sablo-limoneux dits intermédiaires de la zone d'Hamilet El Babouch ont été conservés en l'état et la partie mise en défens voit son couvert augmenter (*Artemisia campestris*) mais les couverts restent très variables dans l'ensemble de la zone ;
5. les champs de dunes existants en 1975 ont persisté ;
6. quoiqu'ayant augmenté entre 1989 et 1999 jusqu'à dépasser 25 % par endroit dans la zone de la steppe tigrée (zone B), le couvert végétal total n'atteint pourtant pas son couvert de référence (steppe à *Rhanterium* en bon état avec 40 % de couvert en 1975) ;
7. les zones traditionnelles de culture (garâa, zones d'épandage des eaux de ruissellement) ont

toujours été cultivées et présentent des phénomènes de rotation jachère (restauration perçue par le satellite) / culture (labours « perçus » comme de la dégradation par le satellite) ;

8. le diagnostic écologique souligne des phénomènes dynamiques de remplacement d'espèces.

Finalement, la phase d'ensablement intense de la fin des années 80 ne semble pas avoir laissé de grande cicatrice dans le paysage de la région. Tandis que l'analyse de la série d'images (10 ans) témoigne d'une restauration du milieu (aussi bien du point de vu du couvert végétal que de la nature du sol), l'analyse écologique à plus long terme (25 ans) montre que le couvert pérenne a diminué et que les steppes sont aujourd'hui moins couvrantes qu'en 1975. Bien que les travaux de protection et de lutte contre l'ensablement aient été bénéfiques, la capacité de résilience des systèmes écologiques semble avoir diminuée (nous n'observons que rarement les couverts végétaux d'antan *in situ*) et il faudra encore plus de temps pour retrouver la situation des années 70 qui servent de référence (en conservant les mêmes conditions climatiques et d'utilisation des sols). En outre, certaines zones plus fragiles se sont dégradées. Celles-ci sont situées principalement dans la zone d'Hamilet El Babouch et correspondent aux zones de cultures abandonnées ou laissées en jachère. La nature limoneuse battante des sols est défavorable à la germination et à l'installation des plantules (Casenave & Valentin 1989) et il serait nécessaire de porter une plus grande attention à ces milieux et d'envisager des travaux de réhabilitation, la restauration demeurant improbable (Aronson *et al.* 1993ab, Le Floch *et al.* 1995).

Enfin, il est important de prêter attention à l'envahissement des parcours par *Astragalus armatus* dont la faible valeur pastorale confère bien peu d'attrait aux steppes. Le diagnostic qualitatif et quantitatif ne peut donc être fait qu'en utilisant les deux types de données cartographiques. L'avantage de l'imagerie spatiale est de pouvoir répéter les traitements en actualisant la base de données images et favorisant ainsi les diagnostics réguliers de l'état de dégradation du milieu et de son évolution spatio-temporelle. La cartographie écologique de terrain est fastidieuse et difficilement reproductible. Une grille de lecture des images et une bonne connaissance de terrain (acquise lors de multiples tournées d'observation) doivent permettre d'actualiser les cartes de changements détectés tout en tenant compte des données écologiques de base (couvert végétal estimé, espèce dominante...).

Les traitements conventionnels des images satellitales (classification et superposition d'images classées) permettent de suivre les changements écologiques à long terme sans pouvoir réellement quantifier la dégradation ou la restauration en terme de couvert végétal (approximation grossière des classes) mais donne une bonne idée de l'évolution des états de surface des sols proprement dits. **La télédétection est donc un outil prometteur et les diagnostics peuvent être améliorés grâce à une bonne connaissance de la « vérité-terrain ».**

Cependant, dans cette situation, le satellite perçoit la dégradation tandis que l'écologue de terrain dévoile que ceci masque des problèmes de désertification (diminution du couvert végétal pérenne,

diminution des bonnes espèces pastorales...). Une fois de plus, la dialectique terrain-imagerie satellitale est essentielle à la compréhension globale des phénomènes qui se déroulent et des processus engagés.

Nous verrons dans le **chapitre 15**, comment de nouvelles techniques de télédétection tentent de quantifier les différents états de surface élémentaires.

Chapitre 15 : La déconvolution spectrale

Un outil issu de la télédétection

Introduction

Zine (2000) a entrepris une étude (partie intégrante du projet CAMELEO) portant sur la déconvolution des signatures spectrales de séries d'images satellitales, permettant le suivi écologique des milieux arides. Ce premier travail de recherche a porté sur la zone de Menzel Habib. Sans entrer dans le détail méthodologique de son approche, rappelons que les données sont de fait les spectres mesurés *in situ* en mars 2000. Les spectres susceptibles de modéliser au mieux la réalité ont été sélectionnés et la combinaison retenue comprenait un spectre de chacun des types suivants : végétation, sol sableux, sol rocheux et ombre. La prise en compte de l'erreur moyenne quadratique RMSE permet d'estimer dans quelle mesure la variabilité spectrale a pu être expliquée par les *endmembers* choisis (noté EM dans la suite du texte). La combinaison finalement retenue était donc celle qui minimisait la RMSE ; elle était composée des spectres suivants :

- Végétation : *Thymelaea hirsuta* verte en fleur,
- Sol sableux : sable de butte ou « nebka »,
- Sol rocheux : sol caillouteux sur roche calcaire,
- Ombre : spectre de réflectance nulle dans toutes les bandes.

La validation a donc eu lieu sur la base d'un critère d'optimisation mathématique, et non sur la réalité observée sur le terrain.

Les résultats de la déconvolution spectrale linéaire (« *Spectral Linear Unmixing* ») peuvent être résumés comme suit : la présence de sable a été détectée sur la quasi-totalité de l'image, les roches calcaires sont abondantes dans les montagnes et les piémonts tandis que les plus forts taux de végétation sont localisés au niveau des périmètres irrigués au Nord-Est de la zone d'étude. Les plus fortes fractions d'ombre sont atteintes logiquement dans les zones de relief. D'autre part, des abondances négatives et supérieures à 1 ont été observées pour un certain nombre de pixels dans chacune des images de fraction ce qui est physiquement impossible à interpréter. Cependant, Zine a conservé ces valeurs qui une fois associées à l'étude de la RMSE, permettent de localiser les zones où d'autres composants que ceux qui ont été sélectionnés sont présents (par exemple le gypse).

Une autre méthode de déconvolution appelée VMESMA (*Variable Multiple Endmember Spectral Mixture Analysis*, Garcia – Haro *et al.* 2000) a été testée. Cette méthode permet de faire varier à la fois le nombre et la combinaison de EM pour un pixel donné, et de modéliser le pixel de manière optimale en utilisant le plus petit nombre de EM possible. En effet, plus on multiplie le nombre de EM, plus on réduit la RMSE sans améliorer forcément la justesse du résultat (syndrome de la régression avec trop de variables...).

Finalement, la détection des changements a été effectuée en procédant d'une part, au suivi temporel des sites de mesures (terrain); d'autre part, au rapport d'images consécutives. La méthode VMESMA fournit des résultats physiquement plus acceptables que la précédente compte tenu de la connaissance empirique de la zone, et permet de mettre en évidence la variabilité saisonnière et inter-annuelle de la couverture végétale.

Enfin, Zine (2000) soulignait la nécessité d'une véritable validation des résultats obtenus, notamment pour les abondances en estimant l'erreur introduite dans la modélisation de l'image par des sources diverses (sélection de composants inadaptés ou utilisation d'un composant ombre par exemple). A ce sujet, Garcia – Haro *et al.* (2000) proposent une alternative à cette dernière option : la normalisation de la réflectance (la réflectance dans les différentes bandes étant décrite comme un vecteur, pour obtenir le vecteur normalisé ou soustraire la moyenne à chaque composante en divisant par l'écart type) permet de ne pas utiliser la composante ombre.

Cette première étude a mis en exergue la nécessité de la validation grâce aux données mesurées *in situ* ou « vérité terrain » et c'est dans ce sens que nous avons tenté de poursuivre les travaux de recherche (Jauffret *et al.* 2001 et Simonneaux, rapport CAMELEO 2001, à paraître). D'autre part, le diagnostic du phyto-écologie est indispensable à la compréhension des processus dynamiques qui s'opèrent au niveau du sol.

Matériel et méthodes

Les classes identifiables globalement au niveau du pixel (les ES) sont des assemblages d'ESE en proportions variables mais en nombre relativement limité. Nous sommes donc dans une configuration favorable pour appliquer la technique de déconvolution spectrale.

En premier lieu et dans le but de quantifier les différents éléments simples de la surface des sols, de nombreuses déconvolutions spectrales linéaires ont été entreprises. La déconvolution spectrale a été testée à partir des :

- TRANSECTS : Il s'agit des mesures spectrales de terrain de type « Rter » décrites dans la partie 2. Nous n'avons conservé par la suite que les sites sur lesquels la correspondance transect - relevé était correcte soit 11, 12, 13 et 14 sites (au total 50). Ces bibliothèques spectrales ont été déconvoluées grâce au logiciel de traitement des images satellitaires, ENVI.
- Mesures radiométriques de type « Rsat », déterminées à partir de ROI (« *Region Of Interest* »), décrites également en partie 2. L'information spectrale est donc constituée cette fois des 6 bandes TM. On dispose dans ce cas de 36 sites de relevés écologiques pour 2 dates d'images (printemps et automne 1999), soit 72 sites en tout.

De la même manière que pour les classifications et les régressions sur indices, nous testons d'abord la validité de cette méthode *a priori* grâce aux relevés de terrain dont nous disposons. Si les résultats de la déconvolution spectrale sont satisfaisants, il est alors possible de traiter les images satellitaires pour établir des cartes thématiques (pour chaque élément simple) permettant le diagnostic écologique à différentes dates. Le suivi et la détection des changements qui se produisent au niveau des états de surface du sol sont donc envisageables à long terme. Dans notre cas d'étude, seules les zones de steppes ont été prises en compte et un suivi global devrait s'adresser aussi aux zones cultivées de la région de Menzel Habib. Ne disposant pas de relevés écologiques de terrain dans les zones de cultures, nous nous sommes attachés à l'étude des sites représentatifs des steppes sur différents substrats (sableux, limoneux ou à croûte de gypse).

➤ Problème des fractions négatives

Les résultats de la déconvolution spectrale doivent permettre l'obtention de l'abondance de chaque élément simple. Cependant, il est possible d'observer dans certains cas des abondances négatives ou supérieures à 1 pour un certain nombre de pixels dans chacune des images de fraction comme l'avait auparavant expérimenté Zine (2000). Les procédures standard de déconvolution du logiciel ENVI ne permettent pas d'imposer la contrainte de positivité des coefficients, mais simplement que la somme des coefficients soit égale à 1, que nous avons appliquée à chaque fois.

Les coefficients négatifs ne sont pas si gênants, car ils sont un indicateur d'inadéquation des EM et le signe qu'il faut rechercher un autre jeu de EM. D'autre part, lorsque les coefficients sont positifs, il est toujours possible de redresser les valeurs pour obtenir des pourcentages relatifs.

Plusieurs approches peuvent ainsi être adoptées :

- les fractions négatives sont mises à zéro et les positives sont normalisées de façon à ce que leur somme soit égale à 1 ;
- les fractions négatives sont conservées en l'état et considérées comme un indicateur de l'exactitude du modèle généré (Garcia – Haro *et al.* 2000). En effet, des valeurs non comprises dans l'intervalle [0 ; 1] sont le signe d'une inadaptation du modèle de mélange au terrain et impliquent la possibilité de présence de composants non pris en compte dans le jeu de EM sélectionnés, d'où les erreurs de modélisation (Gong *et al.* 1994).

➤ Evaluation de la justesse de la déconvolution

Pour juger de l'exactitude des fractions déconvoluées, nous calculons le coefficient de détermination (R²) de la régression entre les fractions « déconvoluées » et les recouvrements mesurés sur le terrain (relevés écologiques « Reco »). Nous n'avons pas calculé à chaque fois l'intervalle de confiance sur ces coefficients R² mais le nombre d'observations disponibles fait qu'il est à chaque fois faible (36 sites) et que la valeur indiquée est bien représentative. Ces recouvrements de végétation sont évalués de deux manières différentes :

- Soit à partir du recouvrement total de la végétation photosynthétique active : RTV
- Soit grâce à l'ensemble de la végétation « verte », de la litière et des arbustes morts (secs encore sur pied) : VEG_TOT = RTV + végétation morte (LIT+BOIS), importante en automne (donner un ordre de grandeur des %).

Nous trouverons en **Annexe 21** des tableaux donnant l'intervalle de confiance des coefficients de corrélation calculés, en fonction du nombre d'individus testés et pour différents niveaux de confiance.

➤ Les *endmembers* utilisés

- Deux jeux de EM ont été sélectionnés et utilisés lors des traitements de déconvolution spectrale :
- EMmh : *endmembers* issus des campagnes de mesures de terrain à Menzel Habib durant deux années (1998-2000), à l'aide d'un radiomètre ASD 370-1050 nm (pas de 0,005 nm, soit 141 bandes pour l'intervalle de mesure). Tous les spectres établis sur transects sont des mesures de ce type (type Rter). Pour les fractions sol (gypse, pellicule et sable), les EM utilisés sont des moyennes, des principaux états de surface élémentaires, obtenues sur plus de 10 spectres individuels. Ces spectres sols varient peu, et c'est surtout pour la végétation que la variété de spectres à tester est grande (**Figure 15.1.**).

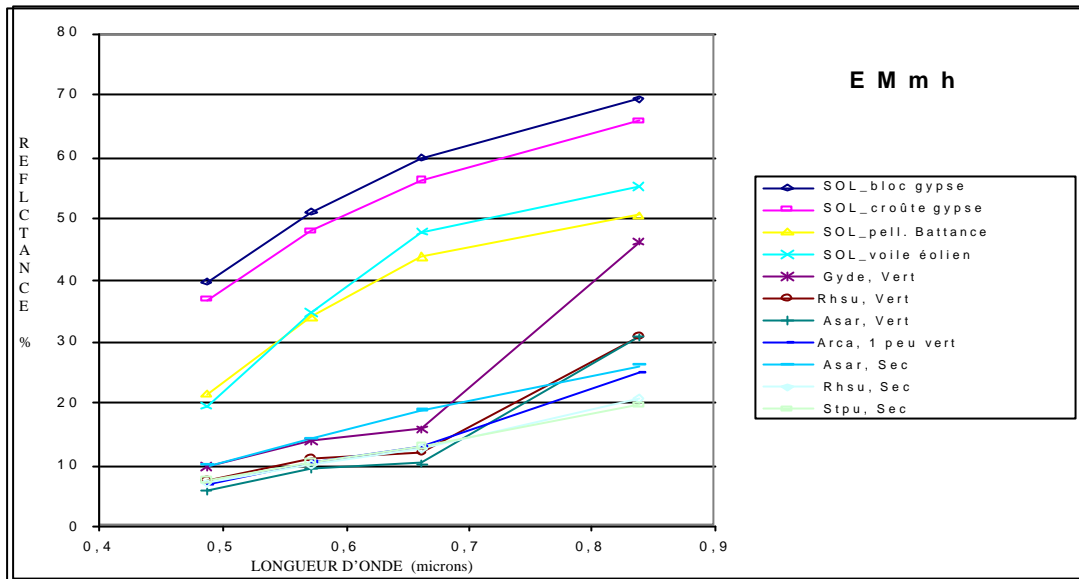


Figure 15.1. Spectres radiométriques établis sur transects des *endmembers* issus des campagnes de mesures de terrain à Menzel Habib.

- EMjrc : *endmembers* issus de la campagne de terrain de mars 2000, réalisés avec un spectromètre ASD 400-2500 nm (pas de 0.005 nm) du Joint Research Center (Ispra, Italie), autorisant de ce fait la simulation des 6 bandes TM du satellite Landsat Thematic Mapper (**Figure 15.2.**).

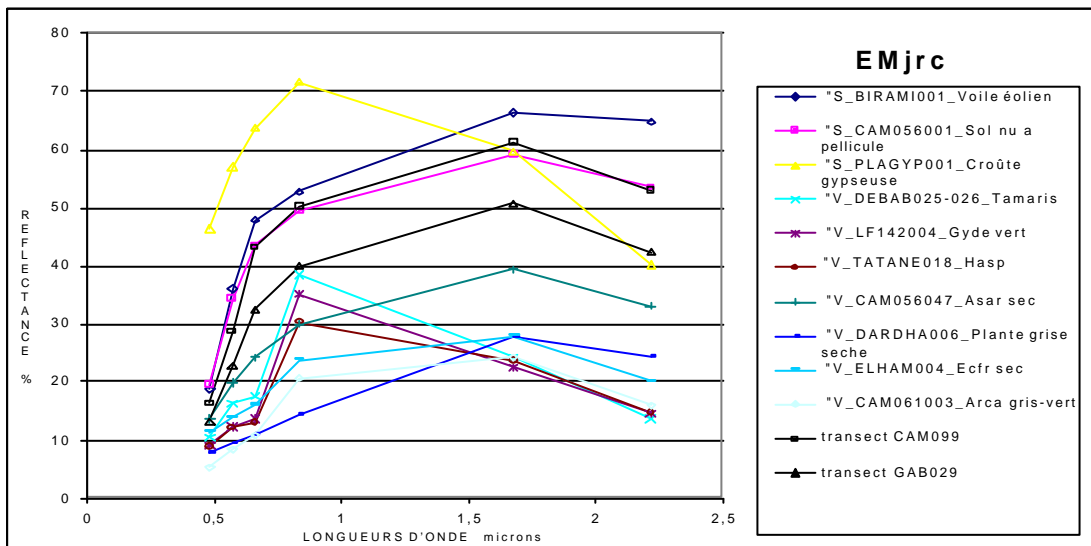


Figure 15.2. Spectres radiométriques établis sur transects des *endmembers* issus de la campagne de mesures de terrain à Menzel Habib en mars 2000.

Deux transects extrêmes ont été placés sur le graphique pour matérialiser la zone de variation des transects.

Qualité des EM

Des études préalables ont montré que les ESE rencontrés sont bien discriminés à partir de l'information spectrale disponible (Rapport CAMELEO 1999). Ceci ne fait que confirmer l'impression visuelle que l'on a en observant une image satellitale sur la zone d'étude. On y distingue clairement, même si elle ne représentent jamais des EM purs, les zones de steppes denses, les zones ensablées, les zones où la croûte gypseuse affleure partiellement.

➤ Codage des *endmembers* de végétation :

Dans la suite de notre exposé et pour faciliter la lecture des graphiques, la nomenclature suivante a été adoptée :

AA	<i>Astragalus armatus</i> (Asar)
AP	<i>Aristida pungens</i> (= <i>Stipagrostis pungens</i> Stpu)
RS	<i>Rhanterium suaveolens</i> (Rhsu)
GD	<i>Gymnocarpos decander</i> (Gyde)
TM	<i>Tamarix</i> sp.
AC	<i>Artemisia campestris</i> (Arca)
AS	<i>Arthrophytum scoparium</i> (= <i>Haloxylon scoparium</i> Hasp)
EC	<i>Echiochilon fruticosum</i> (Ecfr)
PG	« plante grise »
TL	<i>Thymelaea hirsuta</i> (Thhi)

Les résultats des différents traitements des images satellites confrontés aux données de terrain doivent nous permettre de répondre aux questions suivantes :

Est-il possible de valider la pertinence des images de fractions déconvoluées et peuvent-elles servir d'indicateurs des changements écologiques à long terme ?

15.1. Analyse de la spectrométrie de terrain à l'aide des « Transects »

15.1.1. Objectifs

L'utilisation de la spectrométrie de terrain avait deux objectifs principaux :

- Exploiter la correspondance (théoriquement bonne), entre les mesures spectrométriques de terrain et les données de recouvrements (% des différents éléments simples *in situ*), issues des relevés écologiques, afin de tester le principe de la déconvolution spectrale sur les zones de steppe.

- Exploiter la résolution spectrale des spectres « ASD »

Les caractéristiques des spectres utilisés sont les suivantes :

- S141 = spectres complets à 141 longueurs d'onde (0.375-1.050 nm) : non utilisés,
- S111 = spectres rééchantillonnés à 111 longueurs d'onde (0.375-0.925 nm, pas de 0.005 nm) afin de supprimer les parties bruitées (variations aléatoires et réflectances négatives),
- S99 = spectres rééchantillonnés à 99 longueurs d'onde (0.400-0.890 nm, pas de 0.005 nm),
- S23 = spectres rééchantillonnés à 23 longueurs d'onde ou « bandes » (0.375-0.925 nm, pas de 0.025 nm),
- TM14 = 4 bandes TM, de TM1 à TM4,
- TM17 = 6 bandes TM (TM6 exclue),
- TM25 = 4 bandes TM, grossièrement équivalentes aux bandes XS1 à 3 + MIR de SPOT4. Cela permet de d'évaluer l'aptitude de ce capteur pour nos déconvolutions.

L'*endmember* « ombre » permet de prendre en compte les variations d'illumination dues à l'angle d'incidence solaire ainsi que les ombres présentes à différentes échelles spatiales, et plus particulièrement à l'échelle sub-pixel. Il est possible ensuite de normaliser les fractions des EM après élimination de la partie ombre. La normalisation pouvant produire des abondances erronées (Smith *et al.* 1990), cette démarche n'a de sens que si tous les composants sont également affectés par l'ombre au niveau sub-pixel, ce qui n'est évidemment pas toujours le cas .

15.1.2. Déconvolution avec 6 *endmembers*

Dans un premier temps une déconvolution spectrale a été tentée en utilisant les 6 spectres suivants de type S23 et EMmh :

1. Ombre
2. SOL_gypse
3. SOL_pellicule de battance
4. SOL_voile éolien
5. Végétation sèche
6. Végétation verte

Aucune corrélation, même faible, n'a pu être observée entre les % de EM déconvolués et les recouvrements observés *in situ*. L'explication tient vraisemblablement du fait que les spectres, aussi bien les transects que les EM, sont souvent très semblables (« colinéaires »), autrement dit que la dimension réelle de nos données est bien inférieure aux 23 bandes utilisées (l'ACP sur ces 23 bandes montre

qu'approximativement 99% de l'information tient sur les 3 premières composantes principales). La déconvolution devient alors chaotique et très sensible aux petites différences de forme de spectre, thématiquement non significatives. Une solution est de réduire le nombre de EM.

15.1.3. Déconvolution avec 3 *endmembers*

Les différentes dates ont été traitées simultanément (2 en automne + 2 au printemps, soit 50 individus). En effet, il s'avère que les principales variations saisonnières concernent les fractions de EM présents sur un site (par exemple il y a plus de végétation verte après les pluies) et non les signatures de ces EM qui sont peu variables (il serait intéressant de confirmer cela par des analyses portant sur la spectrométrie de terrain réalisée par Delaître (IRD) et les équipes du Centre National de Télédétection (Tunis) impliquées dans le projet CAMELEO. Des combinaisons différentes comprenant pellicule ou sable, différentes espèces végétales sèches ou vertes, et toujours un EM « ombre » ont été testées. Les EM sont issus de EMmh (jeux 3a à 3h) et EMjrc (jeux c3a et c3b, en ignorant les bandes supérieures à 900 nm. Les résultats sont présentés à la **Figure 15.3**.

Nous avons essentiellement testé les spectres de type S23 pour comparer les jeux de EM, complétés par quelques tests utilisant d'autres résolutions. Le recouvrement total de végétation verte RTV est la seule variable utilisée car elle donne toujours des résultats sensiblement meilleurs que ceux de la végétation totale VEG_TOT. Les EM de végétation verte donnent toujours de meilleurs résultats que la végétation sèche (**Figure 15.3**). Toutefois, la différence est nettement plus prononcée pour les EM sable, dont les performances diminuent fortement avec les EM de végétation sèche. La robustesse est donc supérieure en utilisant le EM pellicule de battance.

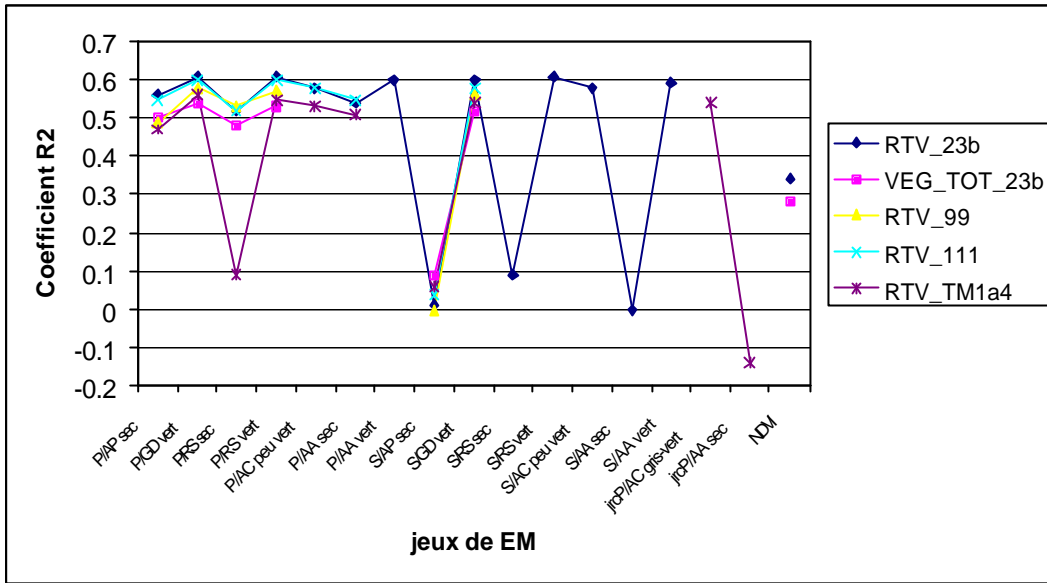


Figure 15.3. Corrélation entre les fractions de végétation déconvoluées à partir des transects et les valeurs mesurées *in situ*. Jeux de 3 EM.

Le graphique ci-dessus (**Figure 15.3.**) montre que la régression entre le NDVI et les différentes expression des recouvrements végétaux (à droite) donne des résultats nettement moins bons que les meilleures déconvolutions (pellicule de battance + *Gymnocarpus decander*, pellicule de battance + *Rhanterium suaveolens* vert...).

Les corrélations par saison sont moins bonnes que les valeurs globales, ces dernières bénéficiant de la variation plus importante des recouvrements, qui séparent deux nuages, printemps et automne (**Figure 15.4.**).

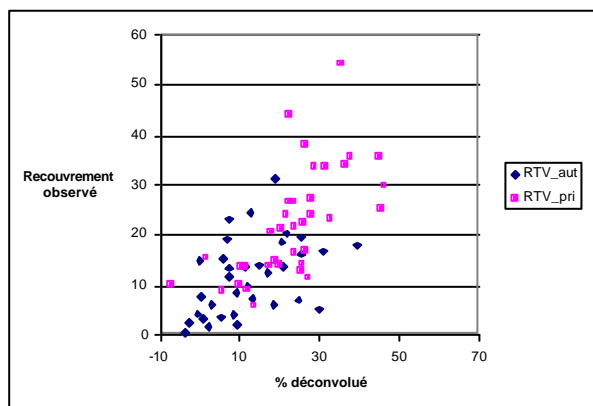


Figure 15.4. Effet saisonnier dans les résultats de la déconvolution

L'utilisation des spectres rééchantillonnés à 111 longueurs d'onde S111 donnent des résultats très voisins de ceux des spectres rééchantillonnés à 23 longueurs d'onde S23. La réduction à 23 bandes ne fait donc pas perdre d'information discriminante. Le rééchantillonnage à 99 bandes S99 donne des résultats légèrement moins bons. Les extrémités supprimées des spectres, soupçonnées au départ d'être bruitées (effet du spectromètre), comportent donc globalement de l'information utile. Par contre, les spectres TM14 donnent des résultats légèrement inférieurs à 23 bandes et plus, et très mauvais pour *Rhanterium suaveolens* sec.

Finalement, dans pratiquement tous les cas, l'estimation est biaisée, il faudra donc la corriger si nous souhaitons utiliser ces relations pour une cartographie. Pour cela, il est nécessaire d'utiliser la méthode de "l'estimateur de régression" (il est possible de redresser les % déconvolués par régression avec les % mesurés *in situ par simple analogie*). Généralement, on utilise «l'estimateur de régression» pour estimer des % de cultures à partir d'images satellitales lorsqu'on a les mêmes problèmes de décalage systématiques entre % calculé et % observé.

15.2. Analyse de la radiométrie image

15.2.1. Objectifs

C'est la situation opérationnelle de la déconvolution, utilisant comme information spectrale les 6 bandes de l'image satellitale TM, à partir desquelles il est possible de réaliser une cartographie des EM. Nous n'avons traité ici que les zones de steppes, seules occupations du sol pour lesquelles des données étaient disponibles et seulement pour le printemps et l'automne 1999. Les EM utilisés sont issus de EMjrc afin de profiter des bandes TM5 et TM7. Occasionnellement, les spectres EMmh permettront de réaliser des comparaisons avec les déconvolutions effectuées sur les transects.

Nous ne pouvions présenter tous les résultats des tests effectués avec des jeux de 3, 4 et 5 EM. Les jeux de 4 EM ont donné nettement les meilleurs résultats que nous décrivons ici.

15.2.2. Résultats

Les jeux de EM utilisés pour le traitement sont composés comme suit :

- 1 EM ombre,
- 2 EM sol (1ere lettre : 4a = sable pellicule, 4b = sable gypse, 4c = pellicule gypse),
- 1 EM végétation (2eme lettre) :

AC (c)	<i>Artemisia campestris</i> ,
GD (g)	<i>Gymnocarpos decander</i> ,
AS (s)	<i>Haloxylon scoparium</i> (= <i>Arthrophytum scoparium</i>),
AA (a)	<i>Astragalus armatus</i> ,
TM (t)	<i>Tamaris</i> sp.,
PG (p)	« plante grise »,
EC (e)	<i>Echiochilon fruticosum</i> .

15.2.2.1. Printemps 1999

Les meilleures performances observées sont très légèrement supérieures à celles obtenues avec 3 EM, et on observe parfois un coefficient de régression égal à 0.66 (**Figure 15.5.**). Cette qualité de la régression est pratiquement au niveau de performance de la régression multiple sur les 6 bandes TM (0.68), et nettement en dessus de celle obtenue par le NDVI (0.55).

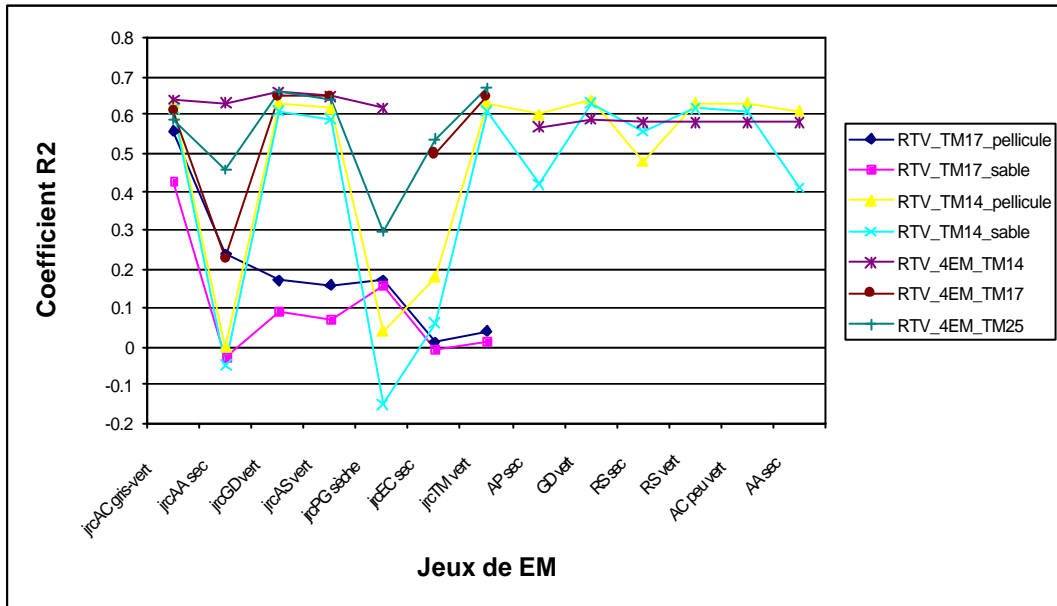


Figure 15.5. Corrélation entre les fractions végétation déconvoluées à partir des ROI et les valeurs mesurées *in situ*. Comparaison entre jeux de 3 et 4 EM. Printemps 1999.

TM17 et TM25 donne des résultats variables (**Figure 15.5.**), comme nous l’avons observé pour les tests à 3EM, mais avec tout de même des minima de meilleure qualité (le minimum étant égal à 0.23 contre 0 pour 3EM). TM14 montre une remarquable stabilité, il n’existe pas de mauvaises valeurs sur les 11 cas testés, bien que pour les spectres issus de EMmh, les performances soient légèrement inférieures à

et avec TM25 pour les spectres EMjrc. Si on se base uniquement sur les spectres EMjrc, il semble que les bandes TM25 donnent les meilleurs résultats en moyenne.

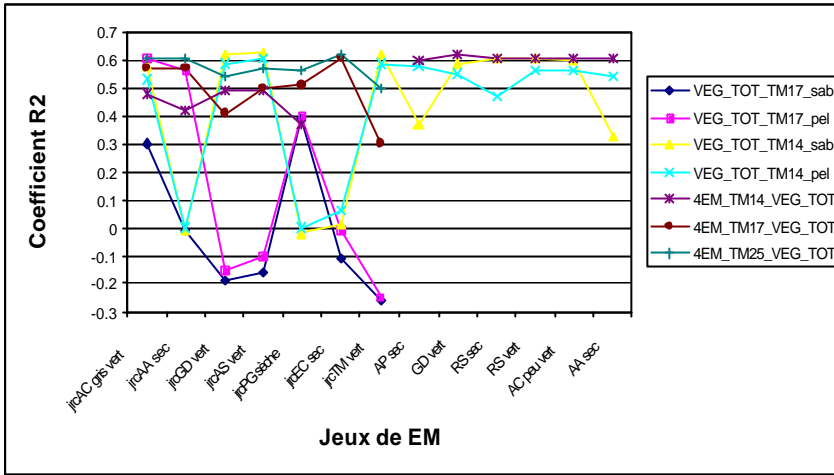


Figure 15.7. Corrélation entre les fractions végétation déconvoluées à partir des ROI et les valeurs mesurées *in situ*. Comparaison des Jeux de 3 et 4 EM. Automne 1999.

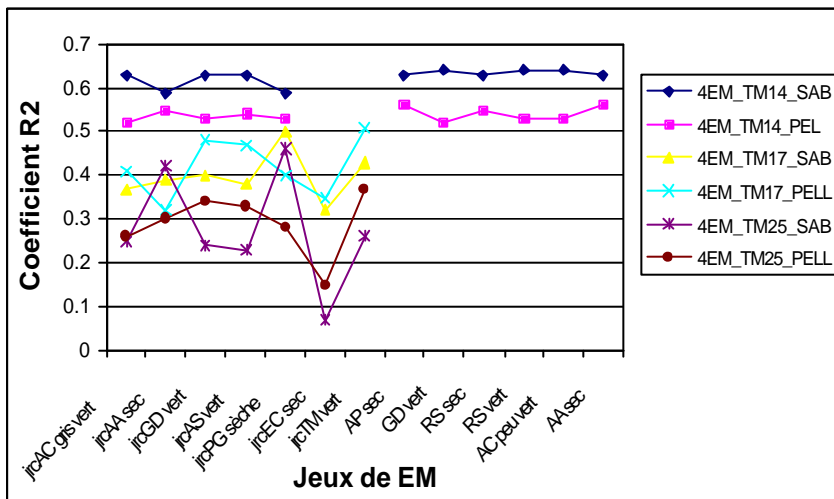


Figure 15.8. Corrélation entre les fractions sol déconvoluées à partir des ROI et les valeurs mesurées *in situ*. Jeux de 4 EM. Automne 1999.

Il n'existe plus ici de supériorité de EMjrc sur EMmh pour TM14. Dans tous les cas, aussi bien au printemps qu'en automne, nous observons une meilleure stabilité avec les spectres EMmh. Cette constatation renforce l'hypothèse selon laquelle les fractions sols sont mieux décrites pour EMmh, comme nous l'avons suggéré précédemment. Nous pourrions donc imaginer d'utiliser les spectres EMmh comme base pour les bandes TM de 1 à 4 et de les prolonger avec les bandes 5 et 7 issues de EMjrc pour créer des EM à 6 bandes TM. Enfin,

comme pour le printemps, les fractions sols sont nettement mieux estimées par les jeux de type TM14.

Test de 2 EM végétation et 1 EM sol

Un test supplémentaire a été effectué pour tenter d'estimer le couvert de la végétation verte à l'automne. Il s'agissait d'utiliser un jeu de EM composé d'un EM sol (sable) et de deux EM végétation. Quatre jeux de EMmh et quatre jeux de EMjrc ont été testés. Les résultats sont très mauvais, seul le sable est en général correctement estimé ($R^2 = 0.5 - 0.55$), et une fois la végétation (4c) à partir de la fraction sèche ($R^2 = 0.5$).

Déconvolution avec 5 EM

Pour ce dernier traitement, le jeu de *endmembers* utilisé est le suivant : ombre , sable , pellicule de battance , végétation verte et végétation sèche (veg_vert et veg_sec). Nous ne testons que l'automne en pensant résoudre le problème relatif à la confusion entre végétation verte et végétation sèche. Nous constatons que les coefficients de corrélations sont relativement faibles et que les fractions végétales ne sont pas bien déconvoluées. Seules les fractions de sol atteignent des maxima aux alentours de 0.6.

15.2.3. Bilan des tests

Au printemps, la sensibilité au EM végétation que l'on avait observée pour les jeux 3EM (seul *Artemisia campestris* AC fonctionne correctement) disparaît avec 4EM (sable + pellicule). Cette dernière combinaison de 4 EM donne systématiquement de bonnes corrélations pour des végétations vertes (robustesse améliorée). On constate que ce n'est pas l'espèce végétale la plus abondante sur le terrain qui donne les meilleurs résultats, mais il faut tempérer ce constat car les signatures utilisées pour la végétation ne sont pas des moyennes mais des échantillons uniques (peu de spectres sont disponibles sur 400-2500nm, réalisés en mars 2000). Les corrélations avec RTV et VEG_TOT sont semblables avec un très léger avantage pour RTV.

En automne, les régressions sont significativement meilleures avec VEG_TOT qu'avec RTV, ce qui est lié à l'importance de la végétation sèche en cette saison. Pour 3EM, les résultats étaient variables. 4EM apporte aussi une meilleure stabilité mais pas de performances maximales supérieures.

Pour les deux saisons, l'utilisation d'un jeu de 4 *endmembers* , comparée aux jeux de 3 et 5 EM, donne donc globalement des résultats plus satisfaisants par leur robustesse, mais surtout pas la possibilité d'obtenir de bonnes estimations des fractions sols avec TM14.

La diminution du nombre de bandes ne donne pas forcément de moins bons résultats. Les meilleurs jeux de EM de TM14 et de TM16, bien que différents, donnent approximativement les mêmes R2. TM14 est même en général plus robuste. Il faut cependant tempérer cette constatation par le fait que les EMMh utilisés dans des jeux de EM de type TM14 sont des valeurs moyenne sans doute plus représentatives des sites étudiés que les EM issus de EMjrc.

Les corrélations obtenues par déconvolution sont globalement meilleures ou équivalentes à celles obtenues par régressions sur le NDVI. Par contre, elles sont moins bonnes que celles obtenues sur les 6 TM. Cependant, il faut prendre en compte le fait que la régression sur les 6 TM est une optimisation statistique basée uniquement sur l'échantillon et que sa généralisation est sans doute moins bonne que pour le NDVI ou la déconvolution, basés sur des hypothèses physiques. Là encore, un test sur d'autres dates permettrait de vérifier cette hypothèse.

Nous n'avons pas testé statistiquement les différences entre traitements, mais cela pourra être envisagé ultérieurement pour les cas les plus représentatifs. Le but n'est pas de démontrer la supériorité absolue de tel ou tel traitement, car il apparaît rapidement que les résultats sont très dépendants de l'échantillon test. Il s'agit seulement de comprendre les grands traits du fonctionnement de la déconvolution et de juger de l'intérêt de cette nouvelle méthode de traitement des images satellites pour l'étude des changements écologiques à long terme.

Les RMS ne sont pas suffisantes dans l'absolu pour estimer la validité de la déconvolution. D'une part elle est globale et ne permet pas de connaître la validité pour chaque fraction, d'autre part, il est impossible de comparer des RMS de traitements différents, par exemple avec 3, 4 ou 5 *endmembers*. Par exemple, 5 EM donne toujours des RMS nulles (système à solution unique) alors que les résultats sont mauvais. La RMS ne peut être éventuellement interprétée que pour un traitement donné et différents jeux de EM, mais pas pour comparer des traitements différents (nombre et type de EM). Tout ce passe comme si on se heurtait aux limites de la discrimination permise par l'information spectrale disponible, par rapport au variables thématique recherchées.

* Le point de vue du phyto-écologue

Il s'agit d'établir un diagnostic précis de l'évolution des ressources en particulier végétales. Les techniques de télédétection montrent donc leur limite à ce stade puisqu'elles ne permettent pas la détection des espèces végétales elles-mêmes. Ni la mesure des indices de végétation (NDVI), ni les méthodes de

déconvolution spectrale ne permettent de distinguer les types de couverts (annuels ou pérennes) ou les espèces pérennes dominantes qui caractérisent les formations végétales de la Tunisie steppique.

Pourtant l'enjeu du suivi des processus de dégradation réside à la fois dans l'estimation du couvert végétal mais aussi dans la qualification de celui-ci. Par exemple, nous avons observé que le long de gradient de dégradation que des remplacements d'espèces se produisaient (*cf.* **Chapitre 9**, § **9.3** et **9.4**). Si l'on s'intéresse à la qualité pastorale des terres de parcours, le remplacement d'une espèce très palatable par une espèce totalement refusée par le bétail n'a pas la même signification. Les terres seront alors qualifiées de dégradées puisque ayant une valeur pastorale quasi nulle. En outre, si le satellite détecte la végétation verte, il lui est plus difficile d'identifier le type de végétaux présents au sol, car cela nécessite une étude diachronique (saison sèche - saison humide). Un fort couvert en espèces annuelles n'aura évidemment pas la même signification écologique que le couvert pérenne. En pratique, la ration alimentaire du bétail ne sera pas du tout la même en terme de biomasse. De plus, la végétation pérenne n'a pas le même rôle que la végétation annuelle. En effet, les végétaux pérennes (ligneux en particulier) protègent les sols contre l'érosion hydrique et/ou éolienne, piègent le sable à leur pied améliorant ainsi le bilan hydrique, favorisent la germination d'autres espèces en les protégeant de la dent de l'animal... Le risque d'établir des diagnostics à partir des images de printemps est donc bien celui-ci : Quelle végétation verte est détectée ? Pour répondre à cette question, il faudrait donc toujours envisager un diagnostic établi avec un couple d'images du printemps et de l'automne afin de distinguer les couverts pérennes des couverts annuels. Cependant, les résultats de la déconvolution sur les images d'automne ne sont guère comparables à ceux du printemps du fait de la prise en compte globale de la végétation vivante et de la litière.

Il est donc, dans l'état actuel des connaissances, plus prudent d'utiliser les cartographies écologiques classiques (prospection et parcours du terrain en utilisant l'image pour spatialiser les observations et pour évaluer les changements intervenus (Hanafi 2000) (*cf.* **Chapitres 11** et **12**). Pour avoir une autre vision sur cette technique, nous l'appliquons maintenant aux images entières, avec validation visuelle et sur données écologiques...

15.3. De la déconvolution spectrale des images... à la confrontation aux cartes écologiques

La déconvolution spectrale a été appliquée sur les images satellitales de mars 1999 et de septembre 1999 à partir des configurations qui donnaient les meilleurs résultats lors du test sur les 36 ROI des sites écologiques. Nous avons donc retenu :

- Mars 99 : Jeu de EM du JRC (ombre / voile éolien / pellicule / *Gymnocarpos decander* vert), avec seulement les bandes TM1 à TM4
- Octobre 99 : Même jeu de EM, mais issu de mesures spectrales CAMELEO.

Les meilleurs résultats en mars et octobre correspondent à des jeux de EM assez voisins. Il semble que la technique soit donc assez robuste et que les jeux de EM satisfaisant s'adaptent bien aux différentes dates. C'est assez compréhensible étant donné que l'on identifie des ESE et non des ES : les ES changent en terme de proportion des différents ESE, mais peu en terme de nature d'ESE. De ce point de vue, la déconvolution spectrale est donc une technique particulièrement bien adaptée aux milieux arides hétérogènes et de compositions variables.

L'aspect visuel des images de fractions (végétation, sable, pellicule, ombres) montre de bons résultats compte tenu de ce que l'on sait sur l'organisation de la zone (**Figures 15.9.** et **15.10.**) Pour les deux dates, malgré les variations importantes de la fraction végétation visibles sur l'image, les fractions déconvoluées de sable sont très voisines, confirmant la permanence relative des caractères sol. Nos EM étant peu nombreux et adaptés aux steppes en plaine, c'est la fraction pellicule qui domine dans les zones montagneuses, donc à dominante plutôt minérale. On observe que les fractions végétation traduisent à la fois la végétation active (céréales en « rouge ») et steppe « sèche » en « brun ».

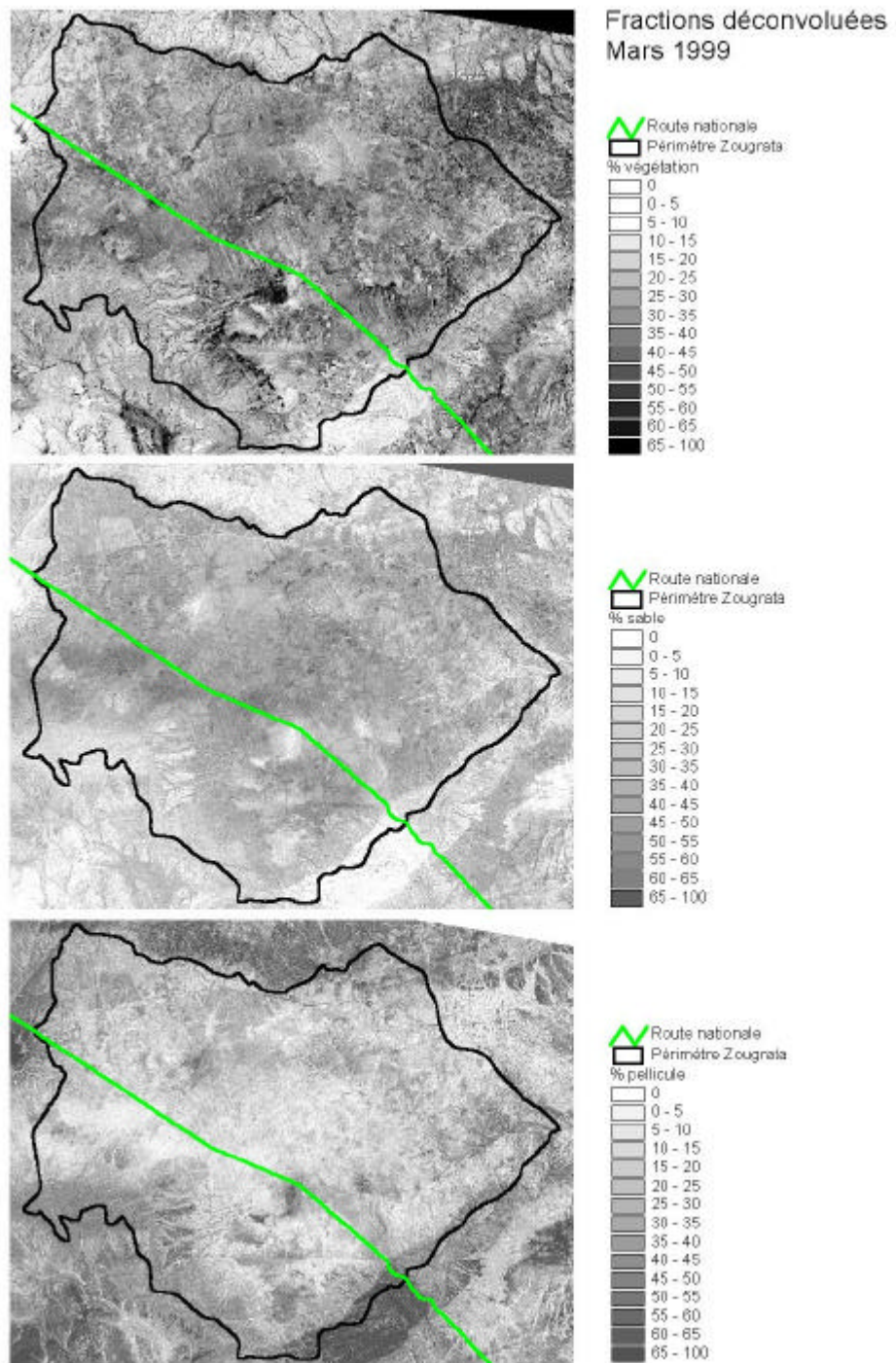


Figure 15.9. Cartes des fractions de végétation, sable et pellicule de battance déconvoluées (en %) dans la région de Menzel Habib - Mars 1999

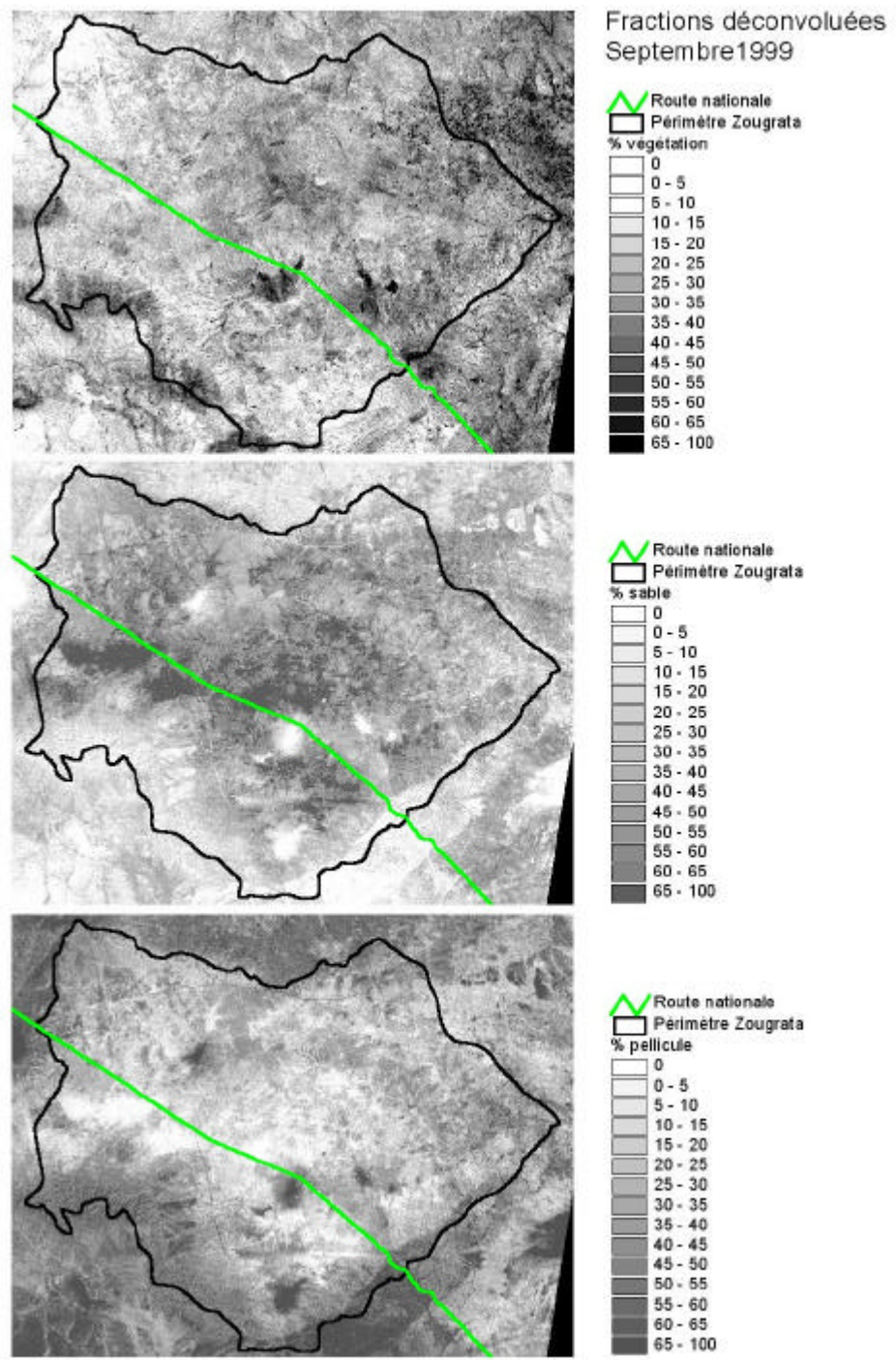


Figure 15.10. Cartes des fractions de végétation, sable et pellicule de battace déconvoluées (en %) dans le région de Menzel Habib – Septembre 1999

Afin de valider ces résultats, nous avons utilisé les relevés de terrain de type « Rcar », réalisés dans le cadre de la cartographie des systèmes écologiques (Hanafi 2000). Nous avons confronté ces données de terrain aux données issues de l'image de différentes manières :

1 – A partir des zones tampons associées à chaque point. Les recouvrements estimés pour ces points sont comparés à la moyenne des fractions déconvoluées calculée pour les pixels de la zone tampon.

2 – Evaluation plus «intégrative ». Pour chacun des polygones de la carte des systèmes écologiques, on calcule la moyenne des recouvrements des points terrain inclus (185 polygones contiennent au moins un des 301 points). Les recouvrements estimés pour ces polygones à partir des points sont comparés à la moyenne des fractions déconvoluées par polygone.

Dans les deux cas, les corrélations sont très mauvaises (inférieures à 0.1)

Des coefficients de corrélation aussi faibles ne sont pas recevables pour valider la déconvolution spectrale à l'échelle de la région, du paysage. En effet, il existe aussi certainement une erreur d'ampleur inconnue dans les données terrain.

Plusieurs raisons peuvent expliquer ces résultats :

- la déconvolution spectrale linéaire proposée n'est pas bien adaptée à notre zone d'étude, on ne peut pas généraliser ainsi (malgré les tests sur les 36 ROI + et la validation visuelle) ;
- la représentativité des relevés visuels doit être mise en question. En effet, la station inventoriée peut être très hétérogène et l'examen visuel n'est pas représentatif de celle-ci. De plus la localisation de l'observation au GPS comporte une erreur. Nous touchons du doigt un problème récurrent dans la mise en place de récolte des données du projet CAMELEO à savoir le manque de prise en compte de l'hétérogénéité spatiale à différentes échelles et de ses conséquences sur les stratégies d'échantillonnage ;
- Concernant la méthode basée sur les polygones de la carte écologique, on pense à la faible représentativité des quelques sites qu'ils contiennent. De plus, la présence de nombreuses cultures faussent les résultats, surtout en mars, car les relevés concernent essentiellement les zones de steppe.
- il y a un problème de décalage dans le temps entre les images satellitales et les relevés de terrain.

Finalement au regard de tous ces résultats, la validation visuelle pourrait être utilisée en première approximation dans le cadre du suivi de l'état de surface des sols *s.s.* (abondance du sable par exemple) mais des mesures de terrain sont obligatoires afin de valider les résultats. Le suivi du couvert végétal quant à lui et compte tenu de son hétérogénéité spatio-temporelle nécessiterait une validation à partir de mesures très précises *in situ*.

La validation des méthodes de déconvolutions spectrales nécessite donc de prendre beaucoup de précautions et les protocoles expérimentaux mériteraient d'être affinés afin d'améliorer la correspondance radiométrie – observation terrain.

15.4. Que retenir de la déconvolution spectrale

Les résultats de cette étude viennent compléter ceux obtenus par Zine (2000) dont nous avons rappelé les résultats en préambule. La différence majeure tient au fait que nous avons des données permettant de valider les résultats obtenus concernant les abondances des fractions végétation mais également sol. Les résultats sont souvent légèrement meilleurs grâce à la déconvolution qu'avec une régression sur le NDVI, mais moins bons qu'avec la régression multiple. Le succès de cette dernière méthode doit cependant être tempéré par son comportement « opportuniste » qui fait qu'elle s'adapte au mieux à un contexte précis. Il faudrait vérifier la validité des combinaisons linéaires qu'elle propose sur d'autres données. Globalement, on observe des performances en fonction des jeux de EM qui semblent plafonner à un maximum. Ce maximum est *grosso modo* du même ordre de grandeur que les performances atteintes par le NDVI ou la régression multiple. Il semble qu'on touche ici aux limites du pouvoir discriminant de l'information spectrale.

Indépendamment des problèmes possibles de correspondance entre ROI et relevés phytocologiques (problème de représentativité liée aux positionnements ou aux dates...), la déconvolution est une technique délicate et aléatoire. Il serait intéressant de valider les corrélations obtenues, et surtout les relations linéaires entre fractions déconvoluées et fractions mesurées *in situ*, pour des images d'autres dates. Si la stabilité de la relation n'est pas vérifiée, les résultats obtenus, bien qu'encourageants, sont d'une portée limitée car il faut pour chaque date retrouver le "jeu gagnant" de EM.

De nombreux problèmes doivent donc être résolus afin de valider la technique de déconvolution spectrale comme **outil fiable** du suivi des changements écologiques à long terme. Une marge d'erreur importante subsiste encore dans la détection et la quantification des états de surface du sol *s.l.*, et en particulier des couverts végétaux. Cependant, de bons espoirs sont donnés par le suivi des fractions déconvoluées des états de surface du sol proprement dit en particulier de sable.

Afin d'améliorer les relations entre fractions sol ou végétation déconvoluées et les valeurs mesurées *in situ*, une attention particulière devrait être portée à la prise en compte de l'hétérogénéité à tous les niveaux d'observations (spectrométrie de terrain, mesures écologiques, variabilité temporelle).

SIXIEME PARTIE :

Synthèse générale et conclusion

Introduction

La dégradation est un phénomène très ancien et répandu en région Méditerranéenne, particulièrement au sud et à l'est du bassin (Le Houérou 1990). Longtemps dévoluent à l'élevage, les zones arides méditerranéennes, ne sont sorties de l'économie autarcique que récemment. Malgré ce, la régression et la disparition d'espèces sont déjà anciennes, la fragilité assez générale des milieux et l'exploitation excessive des ressources végétales ayant entraîné la quasi disparition des arbres dans les formations végétales aujourd'hui steppique.

En Tunisie, la végétation « climacique » des basses plaines méridionales était sans aucun doute une steppe arborée à base de *Acacia tortilis* subsp. *raddiana*, *Pistacia atlantica* et *Stipa tenacissima* (Le Houérou 1959 et 1969, Floret *et al.* 1975 et 1978, Floret & Pontanier 1982), à laquelle s'est substituée une steppe à graminées pérennes (en particulier d'Alfa). Ces formations ont à leur tour laissé place à une steppe très xérophile à chaméphytes, caractéristique de la zone présaharienne actuelle. Au cours du siècle dernier, les pratiques et les usages ont beaucoup évolué et depuis les années 1950, l'intensification de l'usage des terres a conduit à une dégradation²⁴ accélérée de cette steppe. La dégradation est en plus accentuée par la variabilité des conditions climatiques, qui conduisent parfois, en zones arides, à une désertification des terres.

Dès 1977, Dregne donnait une vision locale des problèmes liés à la désertification qu'il définissait comme « *l'appauvrissement d'écosystèmes arides, semi-arides ou sub-humides sous les effets combinés des activités humaines et de la sécheresse. Le changement dans ces écosystèmes peut être mesuré en terme de baisse de la productivité des cultures, d'altération de la biomasse et du changement dans la diversité des espèces végétales et animales, d'une accélération de la dégradation des sols et de risques accrus pour l'existence des populations* ». Malgré l'intérêt que la communauté internationale portait à ce problème, il a fallu attendre 1992 [suite à la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (CNUED, Rio, 1992)] pour que soit décidée la mise en œuvre d'une Convention de Lutte contre la Désertification (CLD). Celle-ci est entrée en vigueur en décembre 1996 et l'article 1 de la CLD désigne la désertification comme « *la dégradation des terres dans les zones arides, semi-arides et sub-humides sèches par suite de divers facteurs, parmi lesquels les variations climatiques et les activités humaines* ».

Dans ce contexte global de lutte contre la dégradation des terres, la région méditerranéenne et en particulier les steppes arides nord-africaines tunisiennes, constituent un exemple typique des problèmes liés à la dégradation des terres. Les études se sont multipliées depuis les années 1970 et le Sud tunisien a fait l'objet de travaux et de cartographies à différents niveaux de précision (Le Houérou 1959,

²⁴ Dégradation : détérioration d'un écosystème par rapport à un état antérieur jugé « satisfaisant » en termes qualitatifs (composition floristique, qualité des sols) et quantitatifs (recouvrement, biomasse) (adaptée de Jauffret & Véla 2000).

Floret *et al.* 1978, Long *et al.* 1978, etc.). Le nombre et la qualité des travaux menés dans la région de Menzel Habib nous permettaient de disposer de documents de références et constituaient donc un contexte favorable à notre étude intitulée : Validation et comparaison de divers indicateurs des changements à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides. Application au suivi de la désertification dans le Sud tunisien.

Suivre et évaluer les changements dans les écosystèmes méditerranéens arides

De la dégradation ... à la désertification

Tandis que le terme désertification s'est vu octroyer de nombreuses définitions, le terme de dégradation a fait l'objet de bien moins d'attention. Pourtant, la désertification n'est de fait qu'un cas particulier de la dégradation des écosystèmes.

Nous définissons la dégradation comme étant « la détérioration d'un écosystème par rapport à un état antérieur jugé « satisfaisant » en termes qualitatifs (composition floristique, qualité des sols...) et quantitatifs (recouvrement, biomasse...) » (adaptée de Jauffret & Véla 2000). Evaluer et suivre les phénomènes de dégradation (voire de désertification), c'est d'abord comprendre les mécanismes mis en jeu dans les processus de dégradation des terres et les implications qui en découlent. Il s'avère, dans ce sens, indispensable d'étudier l'impact des perturbations (activités agro-pastorales, usages en général) et des stress (aridité climatique, aridité édaphique) sur les ressources physiques et biologiques dans les zones arides.

Les stress et les perturbations modifient ainsi la composition, la structure et le fonctionnement des phytocénoses. Par ailleurs, les modifications de la végétation ont une répercussion directe sur le fonctionnement et la structure des sols et *vice versa*. Il reste toutefois possible de dissocier thématiquement végétation et sol, même si les phénomènes sont totalement interpénétrés dans la nature. Le phénomène de dégradation peut être résumée par la séquence d'évènements suivants :

- la dégradation de la végétation se manifeste par une variation (souvent régression) de la biomasse, du couvert végétal en particulier pérenne et de la composition floristique de la végétation (régression des plantes palatables et développement des espèces moins palatables, remplacement des espèces de steppes par des espèces post-culturelles, ubiquistes, adventices à large amplitude écologique), une diminution de la diversité et de la productivité ainsi qu'une diminution de la capacité de croissance et de reproduction des espèces. Des processus identiques peuvent être discernés au niveau des populations animales *s.l.* (domestiques ou sauvages, terrestres ou aquatiques, terrioles ou non...);
- la dégradation des ressources en sol et par conséquent en eau se manifeste principalement par une diminution de la qualité des sols. On assiste en particulier à une modification des états de surface du

sol (formation de pellicule de battance, ensablement...), une dégradation du fonctionnement hydrique (diminution de la disponibilité en eau du sol et de son efficacité d'utilisation, diminution de l'infiltrabilité, ruissellement...) et une réduction de la fertilité (baisse des taux de matière organique et d'azote, diminution de la capacité d'échange cationique). La diminution de la stabilité structurale ainsi amorcée entraîne de fait des processus d'érosion hydrique et / ou éolienne et éventuellement de salinisation.

Les effets globaux de la dégradation peuvent aussi se faire sentir localement (perte de productivité et de la fertilité des terres, réduction de la production biologique et de résilience des écosystèmes) ou à distance (phénomènes d'ensablement des zones voisines, infrastructures des villes, problèmes de crues et d'inondations, problèmes de comblement des barrages, de transports d'aérosols à grande distance, problèmes de migrations).

Enfin, lorsque la dégradation est trop intense le franchissement de seuils conduit peu à peu à l'irréversibilité des phénomènes et donc à la désertification des terres.

Une nécessité : le suivi des phénomènes de dégradation

En zone présaharienne de Tunisie (*sensu* Floret & Pontanier 1982), la forte interdépendance entre environnement et développement durable a mis en exergue la nécessité de suivre et d'évaluer les phénomènes de dégradation. Il s'agit alors d'étudier l'impact des perturbations et des stress sur les peuplements végétaux, d'évaluer l'importance réelle des phénomènes de dégradation de la végétation et de l'érosion des sols et de décrire l'état du milieu et ses fluctuations dans l'espace et le temps. La prise en compte des conséquences du comportement des populations sur l'évolution du milieu (changement dans l'utilisation des terres notamment) est essentielle à la compréhension de la dynamique de ces phénomènes. Le besoin d'identifier et de valider des indicateurs de qualité s'est donc fait sentir.

Un besoin : des indicateurs de qualité

Traduisant de façon synthétique une action, une situation et leurs évolutions, les indicateurs sont traditionnellement employés dans l'évaluation, la surveillance (= *monitoring*) et la prévision. Cependant, afin d'être validé, un indicateur doit cumuler un ensemble de qualités parmi lesquelles l'utilité, la prédictibilité, la pertinence, la fiabilité ; il doit être de plus généralisable et / ou extrapolable.

Les analyses statistiques, outil de validation des indicateurs, imposent cependant quelques règles, les études devant porter sur un nombre suffisant d'échantillons (au minimum 5 stations par type de milieu), représentatifs de la zone d'étude.

Menzel Habib ou la Tunisie présaharienne en question

Un bref historique

Depuis le début du 20^{ème} siècle, les systèmes d'utilisation communautaire de l'espace ont de toute évidence régressé. Cette évolution une fois amorcée a rapidement progressé, au rythme de la pression démographique. Même les zones steppiques à usage surtout pastoral n'ont pas échappé à cette redéfinition de l'espace agricole et actuellement, on observe partout dans le paysage des mises en culture dans les zones les plus difficiles, au détriment des parcours collectifs ou domaniaux. Les stratégies d'appropriation sont multiples : installation de bergerie en dur avec cultures alentour afin de s'approprier l'espace en se réclamant de la coutume sur la «vivification» des terres, défrichements dispersés pour annexer un territoire pastoral. Les cultures servent à affirmer le droit exclusif à l'usage puis la propriété du sol. En Tunisie, les nouvelles procédures administratives redistribuent complètement le patrimoine car la privatisation du collectif s'accompagne non seulement d'une mise en culture mais aussi d'un afflux de transactions foncières (Bourbouze & Rubino 1992).

Cette dynamique qui remet en cause les bases du système pastoral collectif ancien s'accompagne d'une double transformation de la conduite des troupeaux :

- une diminution de la mobilité et un changement dans les modes de déplacement,
- et la transformation des systèmes alimentaires.

Tandis que la transhumance disparaît peu à peu, la motorisation progresse, autorisant ainsi le transport des gros troupeaux sur les zones de parcours. Le système alimentaire s'est progressivement transformé, les ressources de l'exploitation agricole (chaume, foin, jachères...) ainsi que les concentrés d'origine agro-industrielle complétant les ressources pastorales et s'y substituant parfois complètement (Bourbouze & Rubino 1992).

Les divers types de végétation et de sols ne présentent pas, pour une même utilisation par l'homme et/ou ses animaux, des résistances égales aux facteurs de la dégradation. Il est aussi possible de classer les types de végétation et de sol selon leur sensibilité intrinsèque à l'agressivité des perturbations telles que le surpâturage et la mise en culture. La capacité de régénération ou résilience n'est évidemment pas la même pour tous les milieux : certains se reconstituent rapidement tandis que d'autres ne se régénèrent plus ou que très lentement.

Enfin, l'attractivité de la végétation et des sols varie en fonction de la productivité intrinsèque espérée des milieux mais aussi de l'accessibilité aux engins mécaniques pour la mise en culture (labours), de la proximité des points d'eau et des voies de passage favorisant à la fois le parcours et l'installation des habitations ainsi que des lieux de contention des animaux.

Les variations et les fluctuations des types d'utilisation des terres, liées aux modifications du statut foncier, mais aussi et à la différence de sensibilité et d'attractivité des milieux naturels, ont peu à peu conduit à la dégradation de la végétation et des sols. Un début de diagnostic a été entrepris dès 1976

grâce à l'élaboration d'une carte de la sensibilité à la désertisation²⁵ dressée en 1977, permettant d'alerter les gestionnaires de l'environnement sur les processus de dégradation en cours des sols et de la végétation sur l'ensemble de la zone aride tunisienne (Floret *et al.* 1976). Par ailleurs, un diagnostic plus poussé présentant un modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement agropastoral des régions arides, a été élaboré dans la région de Menzel Habib (ancienne dénomination : région de Zougrata) en 1978 (Floret *et al.* 1978). Le travail a en particulier entraîné la reconnaissance et la caractérisation des séquences de végétation²⁶ ainsi que de leurs différents stades de dégradation (les systèmes écologiques). Notre étude a en fait porté sur les quatre séquences de végétation principales, parmi les neuf présentes à Menzel Habib. Ce sont les séquences à *Seriphidium herba-alba* (AA), *Stipagrostis pungens* (AR), *Anarrhinum brevifolium* (AZ) et *Rhanterium suaveolens* (RK).

Ainsi la forte pression anthropique exercée sur les systèmes écologiques en Tunisie aride, depuis les années 50, a entraîné leur dégradation qui, au sens de Floret *et al.* (1978), se manifeste par « une réduction de la couverture végétale, la disparition des bonnes espèces pastorales, l'érosion, la troncature du sol, la battance, la déflation éolienne, l'accumulation dunaire... liée à la mise en culture pour les milieux à sols profonds et au surpâturage pour les milieux sur sols squelettiques ». Par exemple, le pastoralisme contribue dans la steppe à *Rhanterium suaveolens* à la diminution de la biomasse végétale. Le piétinement des animaux provoque des modifications des états de surface du sol et en particulier la troncature du sierzem sablo-limoneux profond, la diminution du voile éolien au profit de la pellicule de battance. Parallèlement, on assiste à une modification des comportements alimentaires des animaux et de l'acceptabilité des espèces végétales. A l'heure actuelle, *Rhanterium suaveolens* est bien accepté alors que cette espèce était considérée comme moyennement appréciée d'après Waechter (1982). Le recrutement des espèces est alors modifié ainsi que la structure des peuplements (ex : colonisation par *Astragalus armatus* qui n'est pas apprécié par les ovins et les caprins). La mise en culture qui, avec le temps, est devenue une activité prépondérante dans la région (la superficie dévolue aux cultures en sec dépasse à l'heure actuelle celle des parcours) est à l'origine de l'apparition de faciès post-cultureux à *Artemisia campestris* et *Deverra tortuosa*.

Il y a déjà dans ce qui précède les termes les plus communs décrivant la perception que l'on a de la dégradation. Dès 1978 Floret *et al.* (1978) évoquaient la désertisation à Menzel Habib et proposaient des indicateurs permettant de juger de l'évolution du phénomène au travers de la baisse de productivité. La réduction de productivité des milieux peut être évaluée grâce à divers critères tels que la réserve en eau disponible maximum du sol pour la végétation (réserve utile), le coefficient de ruissellement

²⁵ Les auteurs considéraient « comme définitivement désertisées, pour une utilisation du sol donnée, les surfaces des systèmes écologiques qui resteraient probablement à leur faible niveau de productivité actuelle, malgré 25 ans (une génération humaine) d'aménagement ou de mise en défens »

²⁶ La séquence de végétation comprend les stades d'évolution dont la succession est prévisible, en fonction des principaux critères visibles, *in situ* (Godron & Poissonet 1972). Chaque séquence, liée en général à des grands types de milieu, comprend le groupement phyto-écologique correspondant en « bon état », ainsi que les faciès de dégradation distingués de ce groupement (les systèmes écologiques). Une séquence est constituée de plusieurs systèmes écologiques définis comme « unités » qui tiennent compte à la fois du climat, du sol, de la végétation et de l'utilisation du sol (Floret *et al.* 1978).

primaire du sol en année pluvieuse et la diminution relative de la production végétale naturelle en année pluvieuse. La démarche est intéressante et peut être poursuivie, systématisée et étendue (grâce aux outils de spatialisation et de télédétection).

Des indicateurs pour suivre la dégradation à Menzel Habib

Il est possible, pour la clarté de l'exposé de classer en trois catégories essentielles les indicateurs selon qu'ils se réfèrent à la composition, à la structure et au fonctionnement de l'écosystème (Franklin *et al.* 1981).

La composition comprend l'identité des taxons, inclue la liste des espèces ainsi que l'évaluation de leur diversité.

La structure est l'organisation physique d'un écosystème (en particulier phytocénoses), de l'habitat à l'échelle des communautés à l'organisation en tache de la mosaïque paysagère.

Le fonctionnement inclut les processus écologiques et d'évolution parmi lesquels le flux de gènes, les perturbations et les cycles des nutriments (Noss 1990).

Il est bien évident que les trois catégories d'attributs (indicateurs) ne sont pas indépendantes les unes des autres mais au contraire qu'elles sont interconnectées dans la nature. De même, les processus écologiques peuvent être observés à différents niveaux d'organisation : le paysage (« *regional landscape* » *sensu* Noss 1990), le système écologique (« *community-ecosystem* » *sensu* Noss 1990) ou l'espèce (« *population-species* » *sensu* Noss 1990) voire le gène (Noss 1990).

Dans notre situation expérimentale nous avons souhaité aborder les différents niveaux d'organisation du général au particulier (excepté le niveau génétique) et de les caractériser à l'aide de divers indicateurs (composition, structure et fonctionnement) et d'identifier les techniques d'inventaire et les outils du suivi.

Le paysage

La structure du paysage peut être inventoriée et suivie grâce aux photographies aériennes et aux images satellitaires, puis les données collectées organisées grâce à un Système d'Information Géographique (SIG). L'analyse des séries chronologiques de données télédéteçtées et les calculs d'indice s'avèrent être de puissantes techniques autorisant le suivi des changements et de leur modélisation. Par contre, l'identification de la composition du paysage requiert une grande connaissance de la «vérité-terrain» (ex : espèces dominantes des différents types de taches ou «*patch types*»). Enfin, le fonctionnement du paysage peut être approché en portant une attention particulière aux processus de 'perturbation - remontée biologique' et aux flux et échanges de matière (cycles biogéochimiques, hydrologiques...).

Le système écologique Sa composition comprend par exemple la richesse spécifique et la diversité, les types biologiques et leur proportions. La structure des systèmes écologiques inclut en particulier le recouvrement, la densité des espèces pérennes tandis que le fonctionnement se rapporte, ici, aux conditions biotiques et abiotiques du sol (fertilité, disponibilité en eau, stock de graines, faune...). Nous avons eu recours à des mesures écologiques *in situ*, couplées à l'utilisation d'outils de spatialisation (télédétection, SIG et modélisation), pour la récolte, l'organisation et la comparaison des données écologiques.

L'espèce

Les espèces sont particulièrement intéressantes puisqu'elles fournissent un indicateur de la structure des populations mais traduisent aussi biologiquement par leur réponse les effets des perturbations. Il est possible alors d'identifier des stratégies (type biologique, stratégies de Grime, groupes fonctionnels, espèces clés de voûte) en réponse aux conditions biotiques et abiotiques du milieu et à la pression anthropique qui s'y exerce. Là encore les mesures écologiques *in situ* sont indispensables et certaines données peuvent faire l'objet de spatialisation et de modélisation favorisant l'inventaire et le suivi et permettant d'établir des scénarios prospectifs.

Le **Tableau 16.1.** présente l'ensemble des attributs vitaux de l'écosystème (*sensu* Aronson & Le Floch 1993ab) étudiés. Nous avons, dans notre étude, groupé les attributs de la structure et de la composition. Les méthodes d'inventaire et les outils du suivi des changements à long terme y sont détaillés. Nous signalons également un quatrième type d'attribut : « **les services de l'écosystème** ». De notre part, il convenait, quoiqu'ils n'aient pas fait l'objet d'une étude approfondie, de les évoquer dans un schéma général de suivi des changements à long terme et de gestion des écosystèmes méditerranéens arides. N'oublions pas que l'altération de la composition, de la structure et du fonctionnement des écosystèmes peut influencer les services que ces derniers peuvent rendre (Chapin *et al.* 2000). Les services de l'écosystème varient avec les besoins de l'homme, en nourriture, bois de chauffage, air pur, diversité génétique, lieux de récréation ou encore de contemplation, etc. Ils varient également suivant les capacités techniques ou technologiques d'utilisation et de mise en œuvre. Les listes des services de l'écosystème sont aussi nombreuses et variées que les aspirations de leurs auteurs (Christensen *et al.* 1996, Costanza *et al.* 1997, Ehrenfeld 2000). Nous donnerons ici quelques exemples appropriés d'indicateurs des services de l'écosystèmes relatifs à notre cas d'étude et aux besoins que nous pourrions identifier.

Les Indicateurs			Les outils
Structure / Composition	Fonctionnement	Services (pour mémoire)	Inventaire et suivi
<p>Paysage</p> <ul style="list-style-type: none"> * Nature et proportion des types d'utilisation des terres <li style="text-align: center;">↓ <i>Fragmentation du paysage</i> 	<ul style="list-style-type: none"> * Niveaux de transformation anthropique * Etendue et régime des perturbations <li style="text-align: center;">↓ <i>Modification des échanges et des flux de matière entre les systèmes écologiques</i> 	<ul style="list-style-type: none"> * Aménagement du territoire * Suivi des impacts des aménagements * Protection contre l'érosion * Maintien des cycles hydrologiques * Biodiversité ... 	<p><i>Photographies aériennes et images satellitaires et Système d'Information Géographique (SIG) :</i></p> <p>Cartographie des systèmes écologiques et des séquences de végétation à différentes dates</p> <ul style="list-style-type: none"> * Indice d'hétérogénéité (indicateur de la structure spatiale) * Indicateurs qualitatifs : classification et cartes des changements (analyse de séries chronologiques) * Indicateurs quantitatifs et modélisation des états de surface (régression, déconvolution spectrale)
<p>Système écologique</p> <ul style="list-style-type: none"> * Richesse spécifique en espèces annuelles et pérennes * Diversité alpha (indice de Shannon et Weaver) et équitabilité * Diversité bêta (indice de similarité) * Recouvrement de la végétation (total et / ou par type biologique) * Biovolume * Densité des espèces pérennes * Hétérogénéité spatiale 	<ul style="list-style-type: none"> * Recouvrement des états de surface du sol * Disponibilité en eau du sol * Fertilité du sol * Stock de graines viables du sol * Faune du sol 	<ul style="list-style-type: none"> * Production alimentaire * Régulation des perturbations * Contrôle de la qualité des sols (fertilité) * Contrôle de l'érosion * Production de fibres, de bois * Maintien des cycles hydrologiques * Biodiversité ... 	<ul style="list-style-type: none"> * Mesures écologiques <i>in situ</i> (analyse de points quadrat, surface d'extension ou aire minimale) * Expérimentation (analyses édaphiques, germination, récolte d'animaux...) * Télédétection et Système d'Information Géographique (SIG) : cartographie des systèmes écologiques à différentes dates
<p>Espèces</p> <ul style="list-style-type: none"> * Spectres biologiques : proportions des formes de vie 	<ul style="list-style-type: none"> * Spectres biologiques * Types de Noy-Meir * Stratégies de Grime * Groupes fonctionnels * Espèces clés de voûte 	<ul style="list-style-type: none"> * Production alimentaire * Biodiversité * Production de fibres, de bois * Maintien des cycles hydrologiques ... 	<ul style="list-style-type: none"> * Télédétection et Système d'Information Géographique (SIG) : cartographie de la répartition de certaines espèces, suivi spatio-temporel * Mesures écologiques <i>in situ</i> (analyse de points quadrat, surface d'extension ou aire minimale) * Mesures des traits de vie des espèces * Expérimentation à très long terme (25 ans) afin d'identifier les espèces clés de voûte (reconstitution d'écosystèmes simplifiés, déplacement d'espèces)

Tableau 16.1. Inventorier, suivre et évaluer les changements à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides à l'aide de divers indicateurs à trois niveaux d'organisation (paysage, systèmes écologiques et espèces)

Evaluer les changements au travers d'indicateurs de la composition, de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques

Des indicateurs écologiques spatialisés pour étudier un paysage changeant

L'actualisation de la carte des séquences de végétation et des systèmes écologiques établie en 1975 (Floret *et al.* 1978) a été actualisée par Hanafi [Hanafi (2000), travaux dirigés par A. Gammar et S. Jauffret]. Utilisant l'image satellitale comme support cartographique, les systèmes écologiques ont pu être spatialisés et un Système d'Information Géographique a permis de superposer les cartes existantes (1975 et 2000) favorisant ainsi leur comparaison et permettant la mise en évidence de l'évolution des systèmes écologiques à l'échelle de la région (le paysage). En 50 ans, nous avons assisté à la régression de moitié de la superficie des steppes, la fragmentation du paysage par la mise en culture (activité anthropique structurant le paysage dans la région de Menzel Habib) et à la diminution de la qualité pastorale des parcours. Le changement de physionomie des steppes (remplacement d'espèces, diminution des couverts des espèces pérennes) s'est accompagné d'une nette modification de la composition floristique, surtout depuis 1975. La disparition (ou raréfaction extrême) des bonnes espèces pastorales, et leur remplacement par des espèces de moindre valeur pastorale (ex : *Astragalus armatus*) se poursuit. A l'heure actuelle, la pérennité de la steppe à *Rhanterium suaveolens* est réellement menacée.

Au niveau des systèmes écologiques (échantillon de 60 stations dont 36 dans les steppes), nous observons, entre les deux dates, la dégradation de 55% des stations étudiées. Parmi les stations dégradées (perte de couvert végétal pérenne), 36% ont été mises en culture dont 27% dans la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Peu à peu la steppe en « bon état » de la plaine centrale est morcelée (fragmentée) par la mise en culture, augmentant d'autant plus la pression pastorale sur les parcours restants. La steppe à Armoise champêtre (faciès de dégradation de la séquence à *Seriphidium herba-alba*), qui s'étend en particulier sur le plateau d'Hamilet El Babouch, milieux anciennement cultivés, semble être actuellement moins sujette à la dégradation puisque 10% de ces stations témoignent d'une remontée biologique (liée à leur mise en défens). Enfin, les zones de glacis à croûte de gypse affleurant, déjà très érodées en 1975, se sont encore dégradées. Cette dégradation est probablement due à l'effet cumulé des activités anthropiques (cueillette et pâturage) et de la situation topographique (pente) favorisant l'érosion hydrique.

La dégradation n'affecte donc pas de la même manière les différentes séquences de végétation. L'apparition d'espèces dominantes très ubiquistes (*Atractylis serratuloides*, *Deverra tortuosa* et *Kickxia aegyptiaca*), présentes dans les différentes séquences de végétation, témoigne une fois de plus de l'homogénéisation de la flore dans la région de Menzel Habib. Le remplacement des bonnes espèces

pastorales par des espèces à acceptabilité faible (*Astragalus armatus*) témoigne d'une dégradation avancée.

Par ailleurs il est possible de caractériser l'évolution du paysage grâce aux **attributs vitaux du paysage** (Aronson *et al.* 1993ab, Le Floc'h & Aronson 1995). Entre 1948 et 1999, les proportions de l'espace occupées par les différents types d'utilisation des terres ont été bouleversées et les surfaces défrichées ont été plus que triplées. La pression (et la dégradation) ne s'est pas manifestée de manière uniforme sur l'ensemble des systèmes écologiques. Les milieux alluviaux non salés, les mieux alimentés en eau à partir du ruissellement latéral et qui présentent les meilleurs sols, étaient déjà cultivés en 1948 (et même en 1902). Avec la sédentarisation progressive, la mise en culture a d'abord gagné les zones où l'approvisionnement en eau était aisé puis les plaines sableuses (Floret *et al.* 1992). Cependant, la pression semble ralentir depuis 1985 puisque la mise en culture n'a augmenté que de 6% en 14 ans (1985-1999). Ceci est sans doute en relation avec la nécessité de maintenir des zones de parcours pour une partie des besoins alimentaires des troupeaux qui constituent encore une part importante des revenus des agropasteurs.

Le paysage de la région de Menzel Habib a donc considérablement changé depuis les années 50. Suivant que l'on s'adresse aux différentes zones géomorphologiques de la région, nous observons une homogénéisation des pratiques ou au contraire une fragmentation du paysage par la création d'une mosaïque agricole/parcours. La région du plateau d'Hamilet El Babouch est maintenant complètement mise en culture (exceptée la zone de mise en défens) et les cultures s'étendent vers la plaine. Les zones de dépressions endoréiques et de recueil des eaux de ruissellement ont été cultivées sans cesse et peuvent être considérées comme totalement artificialisées depuis longtemps. Les zones des glacis (limoneux ou à croûte) et les montagnes sont, quant à elles, restées des zones de parcours compte tenu de leur faible aptitude à la mise en culture. Enfin, la plaine centrale présente typiquement une mosaïque entre parcours et cultures, ces dernières occupant désormais une superficie supérieure à celle des parcours. D'une façon générale, si l'on considère la mise en culture comme une artificialisation des milieux naturels, nous pouvons dire que l'artificialisation (niveau de transformation anthropique) touche la moitié de la région de Menzel Habib en particulier la plaine.

A l'heure actuelle, près de la moitié de la région de Menzel Habib a été défrichée et en particulier au niveau des plaines sableuses. Les perturbations s'étendent donc sur de grandes superficies, entre la mise en culture et le surpâturage l'ensemble de la région est touchée. Le régime des perturbations, par contre, est difficile à quantifier. Les pratiques agropastorales mériteraient d'être spatialisées. La difficulté de suivre le régime des perturbations réside en fait dans la difficulté d'obtenir des informations sur les pratiques des agropasteurs. Les mises en culture dépendent en grande partie de la pluviométrie annuelle et en particulier de la pluviométrie au début de la saison automnale. Les défrichements sont aussi fonction de l'appropriation des terres et ne correspondent pas réellement à une valorisation agricole du domaine steppique. Enfin, les actions éventuelles de lutte contre la désertification viennent encore «compliquer» cette évolution. Cet attribut que constitue le régime des

perturbations, bien qu'intéressant, semble difficile à mettre en œuvre. Enfin, les pratiques agropastorales (charge animale, spatialisation des troupeaux dans le paysage, suivi des transhumances...) devraient être suivies durant une année entière pour avoir une idée de leur régime. La mise en œuvre de tels travaux n'est cependant pas aisée.

L'ensemble de ces résultats a permis d'actualiser le schéma de la dynamique des systèmes écologiques (cf. Chapitre 12).

Des indicateurs écologiques pour évaluer les changements locaux

Des indicateurs analytiques et hiérarchisés dans un contexte de dégradation très avancée

Lorsque l'on s'intéresse à **la composition des systèmes écologiques** et en particulier à leur diversité, plusieurs indicateurs peuvent être retenus. Le nombre total d'espèces est couramment utilisé comme indicateur de diversité pour sa simplicité. Dans notre cas d'étude, nous n'avons pas pu identifier les seuils de dégradation à partir de la richesse spécifique totale. Par contre, le nombre de chaméphytes diminue fortement lorsque la dégradation augmente tandis que le nombre de thérophytes augmente. Il serait donc possible d'envisager qu'au-delà d'un premier seuil de dégradation, le nombre de chaméphytes diminue fortement tandis que l'on assiste à une thérophytisation des milieux. Une dégradation encore plus intense et avancée conduirait ensuite à la diminution du nombre des thérophytes. Par ailleurs, si l'on désire prendre en compte l'abondance des espèces pour étudier la diversité alpha, il est possible de calculer de nombreux indices parmi lesquels on trouve les indices de diversité de Shannon et Weaver et d'équitabilité. Ces deux indices n'ont pas permis de mettre en évidence des variations significatives entre les stades peu dégradés et les stades très dégradés des séquences de végétation et leur variabilité en réponse aux conditions pluviométriques annuelles (et saisonnières) ne sont pas favorables au suivi des changements écologiques. De ce fait, nous avons eu recours à l'indice de similitude de Jaccard entre les diverses séquences de végétation pour appréhender la diversité bêta. Cet indice a confirmé l'hypothèse selon laquelle la flore de la région de Menzel Habib s'homogénéise peu à peu avec la dégradation. Cet indice semble donc très pertinent au contraire des indices de Shannon et Weaver et d'équitabilité.

La **structure des systèmes écologiques** peut, quant à elle, être appréhendée à partir du couvert végétal (et / ou son biovolume) d'une part, et de la densité des espèces pérennes d'autre part. Notre étude a permis de valider le couvert des espèces structurantes et dominantes (espèces pérennes à longue durée de vie) en tant qu'indicateur de désertification fiable et pertinent. Il faut noter que les steppes de la région de Menzel Habib se sont fortement dégradées depuis les années 1970 et que la diminution du couvert total des pérennes est un indicateur de cette dégradation (les parcours en « bon état » ont considérablement diminué au profit de leur faciès de dégradation, considérée comme intense quand le

couvert végétal total régresse à moins de 5%). En outre, l'hypothèse selon laquelle la densité des espèces pérennes diminue lorsque la dégradation augmente a été en partie vérifiée pour deux des quatre séquences de végétation étudiées. Cependant, il est nécessaire de prendre en compte la capacité de croissance des individus en présence afin d'intégrer au mieux l'ensemble des conditions nécessaires à l'installation d'un peuplement. Le biovolume demeure un bon paramètre dans cette situation. La dégradation ne semble, par contre, pas avoir d'incidence sur la répartition des végétaux pérennes dont le patron d'organisation diffus et épars reste homogène.

Le **fonctionnement des systèmes écologiques** se manifeste au travers de divers indicateurs de « l'état de santé » du sol : états de surface, disponibilité en eau, fertilité, stock de graines viables et faune. Les états de surface du sol et en particulier l'apparition de croûte de battance et/ou de gypse affleurante constituent deux indicateurs de la dégradation des sols dans la région de Menzel Habib. Ces modifications peuvent être observées au travers de seuils marquant une dégradation intense suivant les différentes séquences de végétation : la steppe à *Rhanterium suaveolens* très dégradée est marquée par une diminution de moitié de la couverture sableuse, la steppe à *Seriphidium herba-alba* présente une augmentation de 30 % de l'extension de la pellicule de battance tandis que les affleurements gypseux atteignent 30% de la surface des sols des glacis à *Anarrhinum brevifolium*. La disponibilité en eau du sol, qui, dans cette étude, n'a pas fait l'objet d'une expérimentation, a été validée comme indicateur très pertinent puisque nous disposons de données bibliographiques antérieures montrant que sa diminution est proportionnelle à la dégradation des sols. Par contre, les données que nous avons collectées concernant les attributs vitaux de l'écosystème relatifs à la fertilité des sols n'ont pas permis de discriminer les différents stades de dégradation. Les résultats des analyses édaphiques permettent de souligner la pauvreté générale des sols en matière organique et en éléments minéraux : les sols peuvent être qualifiés d'oligotrophes. La nutrition minérale des végétaux est ici carencée en azote. En outre, un autre paramètre de la fertilité nous est apparu essentiel : le phosphore, dont la carence peut être limitante pour la croissance végétale et dont la prise en compte serait intéressante. Enfin, l'utilisation des seuils de dégradation de Piéri (1991) ont mis en évidence la fragilité de sols de Menzel Habib et leur dégradation physique avancée. Par ailleurs, le nombre de germination *in situ* (à défaut du stock de graines viables du sol que nous n'avons pas réussi à expérimenter) est fortement corrélé aux conditions plus ou moins favorables du milieu. Les mêmes tendances ont été observées durant les deux années de mesures à savoir que le nombre d'individus germés (espèces annuelles) croît avec la dégradation. A ce titre, l'augmentation de la germination des espèces annuelles peut servir d'indicateur de dégradation. Ceci confirme la nécessité d'une interprétation plus poussée de la flore « permanente » par rapport aux stratégies de Grime, etc.

Enfin, bien que pertinent en théorie la faune du sol n'a pu être étudiée dans nos conditions expérimentales.

Notre situation expérimentale présente un contexte particulier de dégradation très avancée. Dans ces milieux très dégradés, suivant la séquence à laquelle on s'adresse, le nombre de bons indicateurs est plus ou moins élevé. En effet, suite à l'effet homogénéisant et banalisant des perturbations, les différences sont moins perceptibles dans les milieux les plus dégradés (ex : steppe des dunes fixées à *Stipagrostis pungens* AR). En effet, les phénomènes de dégradation de la steppe à chaméphytes (en voie de thérophytisation) présentent une amplitude relative faible et la détection des seuils de dégradation est alors délicate. Ajoutons qu'il est difficile d'observer des tendances pour tous les indicateurs testés. On constate que certains indicateurs peuvent être généralisables à l'ensemble des séquences de végétation (ex : le couvert total en automne, la disponibilité en eau du sol) ou complètement inutilisables (ex : fertilité, indices de Shannon et Weaver et d'équitabilité) mais ce n'est pas une règle générale.

Il reste qu'à l'issue de notre étude, il est possible de hiérarchiser les indicateurs analytiques de la dégradation : le meilleur indicateur se rapporte au recouvrement des espèces dominantes (ligneux bas ou graminées pérennes), viennent ensuite la densité des espèces pérennes et leur nombre. Les modifications des états de surface du sol proprement dits sont aussi révélateurs des processus de dégradation. Le **Tableau 16.2.** présente une vision globale des indicateurs qui peuvent faire l'objet d'une validation suivant leur intérêt relatif.

Les attributs vitaux quantitatifs, bien que très informatifs, ne permettent pas d'établir un diagnostic complet des processus de dégradation et en particulier de la qualité pastorale des steppes, c'est pourquoi nous avons prolongé notre réflexion et nos interprétations en nous adressant également à des critères de type qualitatif synthétique.

	Séquence AR	Séquence RK	Séquence AA	Séquence AZ
Richesse spécifique				
Totale	*	*	*	*
Ch	*	*	**	***
H	**	*	*	*
G	*	*	*	*
Th	*	*	**	**
Pérennes	**	*	**	**
Annuelles	*	*	**	**
Diversité alpha :				
* Indice de Shannon et Weaver	*	*	*	*
* Equilabilité	*	*	*	*
Recouvrement (%)				
Total (au printemps)	*	*	*	*
Ch	*	***	***	***
H	**	*	**	*
G	**	*	**	*
Th	*	**	**	**
Total (à l'automne)	**	***	***	***
Voile éolien	*	***	*	**
Pellicule de battance	*	***	***	*
Croûte de gypse	-	-	-	***
Densité des pérennes	*	***	*	***
Nombre de germinations	*	***	**	**
Disponibilité en eau du sol	***	***	***	***
Fertilité	*	*	*	*
Stock de graines (nombre de germinations)	*	**	**	**
Faune du sol	***	***	***	***

Tableau 16.2. Validation d'indicateurs écologiques analytiques des changements à long terme dans les écosystèmes arides méditerranéens à Menzel Habib (Tunisie)

Légende : Intérêt relatif des indicateurs : * faible, ** bon, *** très bon

Ch : Chaméphytes, H : Hémicryptophytes, G : Géophytes, Th : Thérophytes

Séquence AR : steppe à *Stipagrostis pungens*

Séquence RK : steppe à *Rhanterium suaveolens*

Séquence AA : steppe à *Seriphidium herba-alba*

Séquence AZ : steppe à *Anarrhinum brevifolium*

Des indicateurs synthétiques relatifs à la flore

L'étude des types de Noy-Meir (1973) a montré que l'abondance des espèces arido-actives diminue fortement lorsque la dégradation augmente. Ce n'est pas le cas des espèces arido-passives, abondantes à tous les stades de dégradation. Cette abondance d'espèces arido-passives, évitant la période de sécheresse sous des formes de dormances diverses (Glatzle 1985), marque probablement une dégradation déjà très avancée du milieu et confirme la thèse d'une thérophytisation des milieux. La flore s'est donc adaptée au mieux aux conditions abiotiques. En outre, au regard de la proportion des types biologiques de Raunkiaer (1927) en zone aride tunisienne, on constate que la thérophytisation (précédemment révélée comme indicateur de dégradation) est aggravée par l'explosion d'espèces non ou peu palatables, qui sont majoritairement des hémicryptophytes et des chaméphytes (espèces épineuses telle que *Astragalus armatus* ou encore nitrophiles comme *Peganum harmala*). Cette modification de la qualité de la flore peut être utilisée comme indicateur de dégradation mais aussi comme indicateurs de « services ».

La pertinence des indicateurs précédemment évoqués peut être améliorée si l'on cherche à attribuer des comportements biologiques aux espèces. Une mesure simple et déjà très intégrative comme le couvert total des pérennes nécessite la prise en compte de comportements adaptatifs tel que la palatabilité. L'utilisation des stratégies de Grime (1977) a permis de mettre en exergue le remplacement des espèces à stratégies compétitrices et tolérantes au stress (CS) par des espèces à stratégies rudérales (CR et RS). Le changement de dominance entre espèces palatables et espèces non palatables, dans les écosystèmes arides méditerranéens, pourrait avoir des implications importantes sur la dynamique et le fonctionnement de la végétation mais aussi sur le fonctionnement hydrique et les propriétés physiques des sols.

Enfin, l'identification des groupes fonctionnels en zone aride tunisienne a été tentée. En situation de pression anthropique faible, les formations steppiques de notre site d'étude présentent un couvert total élevé (> 20 %) des espèces pérennes et une forte valeur pastorale. Cependant, le pâturage, les labours et la coupe ont affecté la dynamique de la végétation et sa réponse aux perturbations. Les espèces non appréciées tendent à devenir dominantes et l'ensemble des espèces possèdent une large amplitude écologique. Là encore, les résultats confirment la réduction de la diversité floristique et l'homogénéisation de la flore à l'échelle du paysage même si les situations écologiques sont contrastées (gradient édaphique). De plus, les conditions de sécheresse limitent la croissance des plantes, la production de graines et facilitent l'installation des plantes les mieux adaptées aux conditions biotiques et abiotiques de stress et de perturbations. Finalement, en s'attachant à l'analyse de la seule composition floristique, il n'est pas aisé, à cause du grand nombre d'espèces ubiquistes et de l'utilisation de valeurs de traits de la littérature et non du terrain, de reconnaître des groupes de réponses des plantes en réaction

aux stress et aux perturbations. Néanmoins, les syndromes des plantes ont été identifiés et ils nous fournissent ainsi un outil prometteur pour le suivi des processus de désertification et pour la compréhension de la dynamique végétale sous forte pression humaine.

Le **Tableau 16.3.** présente un résumé de l'intérêt relatif des caractéristiques importantes permettant le suivi des changements écologiques à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides au travers d'indicateurs synthétiques relatifs à la flore.

	Séquence AR	Séquence RK	Séquence AA	Séquence AZ
Réponse à la dégradation				
Types biologiques de Raunkiaer	***	***	***	***
Type de Noy-Meir	***	***	***	***
Stratégies de Grime	-	***	-	***
Groupes fonctionnels (1)	*** (A confirmer)	*** (A confirmer)	*** (A confirmer)	*** (A confirmer)
Espèces clés de voûte (2)	*	*	*	*

Tableau 16.3. Validation d'indicateurs écologiques synthétiques des changements à long terme dans les écosystèmes arides méditerranéens à Menzel Habib (Tunisie)

Légende : Intérêt relatif des indicateurs : * faible, ** bon, *** très bon

Séquence AR : steppe à *Stipagrostis pungens*

Séquence RK : steppe à *Rhanterium suaveolens*

Séquence AA : steppe à *Seriphidium herba-alba*

Séquence AZ : steppe à *Anarrhinum brevifolium*

(1) A ce niveau nous relevons un besoin d'études expérimentales afin de confirmer nos hypothèses sur la pertinence du recours aux groupes fonctionnels. Le manque de données, concernant la biologie des espèces, a limité notre analyse concernant les traits de vie. De nouvelles études sur des traits tels que la hauteur des espèces *in situ*, la taille des graines, le poids des graines et les propriétés des feuilles (la surface foliaire SLA ou le poids de matière sèche LDMC) seraient souhaitables. La mesure des traits de vie *in natura* est essentielle pour confirmer l'existence et la validité des groupes fonctionnels en zone aride très dégradée.

(2) Les espèces clés de voûte constituent certainement des indicateurs intéressants mais difficiles à suivre. L'identification de telles espèces nécessiterait des études à long terme (25 ans) et en ce sens leur utilité est remise en question dans le cadre du suivi des changements à court et à moyen terme. Des

études devraient être menées pour approfondir nos connaissances mais cet indicateur ne peut être utilisé qu'en tant qu'indicateur secondaire sur le long terme et en étudiant les conditions d'extrapolation des résultats.

Un modèle d'état et de transition (« State and transition model ») en zone steppique tunisienne

Modéliser l'impact des activités anthropiques n'est pas aisé car les modèles doivent intégrer à la fois les propriétés spécifiques des écosystèmes, les effets indirects et les interactions entre les herbivores et leurs écosystèmes (Skarpe 2000). De nombreux auteurs (Noy-Meir 1975, Archer *et al.* 1988, Rietkerk & van de Koppel 1997) ont déjà utilisé comme fondement de leur modèle explicatif du comportement des écosystèmes en réponse à l'herbivorie (changement de la physionomie de la végétation, de la composition spécifique et /ou de la productivité), la théorie des états alternatifs (« *alternative states theory* »). Plusieurs états alternatifs dépendant de l'intensité des pressions exercées sur les ressources (pâturage, mise en culture) peuvent exister.

Face à ces difficultés et pour répondre aux besoins des gestionnaires de l'environnement, les scientifiques se sont alors appliqués à faciliter l'interprétation des résultats, relatifs à « *la réponse des systèmes écologiques aux stress et perturbations qu'ils subissent* » en proposant des modèles d'état et de transition (« *state-and-transition models* »). Cette approche est actuellement utilisée pour organiser la recherche et la gestion dans de nombreuses régions agropastorales aride et semi-aride (Westoby *et al.* 1989, George *et al.* 1992, Walker 1993, Milton & Hoffman 1994, Brown 1994, Beeskow 1995, Milton *et al.* 1998). Les modèles d'état et de transition peuvent ainsi améliorer notre capacité à détecter des changements au niveau des systèmes écologiques et permettre leur suivi intégré²⁷.

²⁷ An integrated ecosystem assessment is an analysis of the capacity of an ecosystem to provide goods and services important for human development. The capacity to produce goods and services ranging from food to clean water is fundamentally important for meeting human needs and ultimately influences the development prospects of nations ». Définition du «Millenium Ecosystem Assessment », cf. <http://www.ma-secretariat.org/integrated/whatisit.html>

Dans notre cas d'étude, à Menzel Habib, nous proposons le modèle (**Figure 16.1.**) suivant :

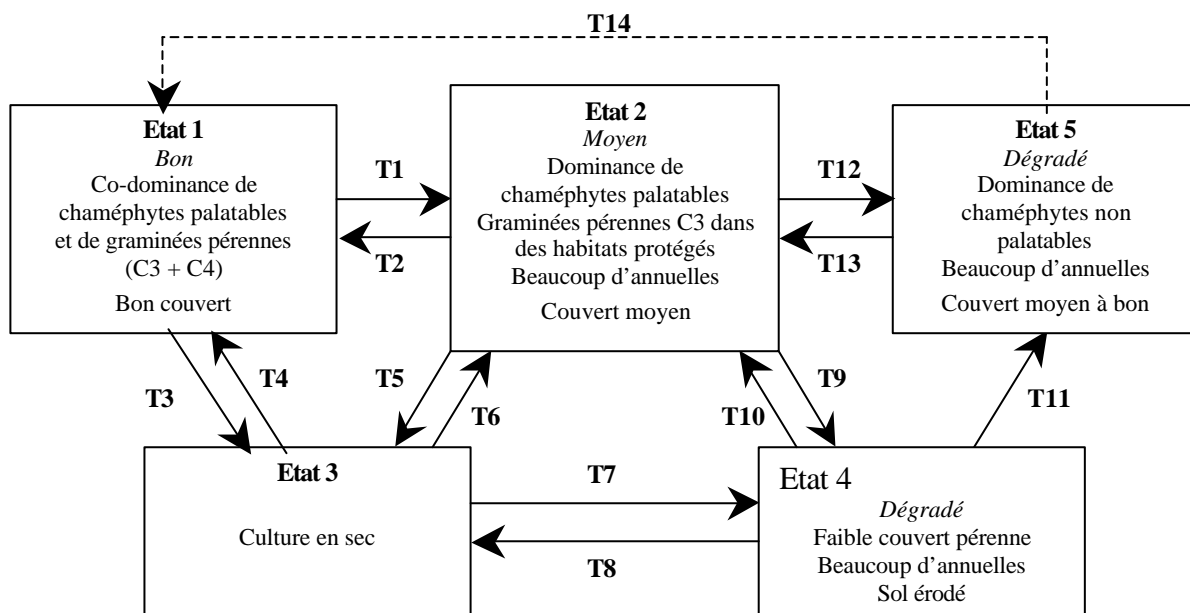


Figure 16.1. Modèle d'état et de transition pour les steppes à chaméphytes du Sud tunisien. Les états (cadres) et les transitions (T1 à T14) sont décrits au tableau synoptique **Tableau 16.4.**

ETATS	
0	Steppe arborée à <i>Acacia tortilis</i> subsp. <i>raddiana</i> et graminées pérennes en C4 (<i>Excellent état</i> , n'est plus observé à Menzel Habib)
1	Co-dominance de chaméphytes palatables et de graminées pérennes en C3 et C4
2	Dominance de chaméphytes palatables, graminées pérennes en C3 dans des habitats protégés, beaucoup d'annuelles
3	Mise en culture : culture en sec, blé dur, blé tendre et orge + espèces annuelles messicoles
4	Faible couvert végétal pérenne, érosion des sols, thérophytisation
5	Dominance de chaméphytes non palatables, graminées pérennes en C3 rares, thérophytisation
TRANSITIONS	
T1	Pâturage sélectif continu contribuant à la raréfaction des graminées pérennes palatables qui se réfugient au sein des touffes de chaméphytes (peu de germinations). Germination en nombre des thérophytes en relation avec les évènements pluviométriques annuels
T2	Baisse de la pression pastorale / mise en défens, augmentation de la capacité des plantes à s'établir, germination des graminées pérennes, augmentation de la valeur pastorale - Restauration
T3	Mise en culture et destruction totale du couvert pérenne
T4	Abandon ou mise en défens, installation des pionnières post-culturelles avec stock de graines dans le sol important et semenciers à proximité, recolonisation progressive par les chaméphytes et graminées pérennes C3 et C4 (phénomène de facilitation) - Restauration
T5	Mise en culture et destruction totale du couvert pérenne
T6	Abandon ou mise en défens, installation des pionnières mais stock de graines dans le sol appauvri et peu de semenciers, recolonisation progressive par les chaméphytes et graminées pérennes C3
T7	Abandon des cultures, difficulté de recolonisation du milieu par les chaméphytes (phénomène d'inhibition de la succession)
T8	Mise en culture d'un milieu trop dégradé pour le pastoralisme : réaffectation
T9	Surpâturage, piétinement, érosion des sols et du couvert végétal pérenne, seules les annuelles s'expriment (proportionnellement au évènements pluviométriques annuels)
T10	Mise en défens, baisse de la pression pastorale, évolution progressive, recolonisation par les chaméphytes palatables (germination + rejet de souche)
T11	Colonisation par des espèces pionnières (en particulier chaméphytes non palatables)
T12	Surpâturage sélectif facilitant l'installation et le développement des chaméphytes non palatables
T13	Baisse de la pression pastorale, facilitation, installation et développement des chaméphytes palatables
T14	Réhabilitation : éradication des espèces non palatables et ensemencement avec en particulier des graminées pérennes (les chaméphytes palatables étant éventuellement capables de rejeter et de germer)

Tableau 16.4. Synopsis des états et des transitions

Suivre les changements à l'échelle du paysage grâce à des outils de spatialisation

L'analyse des cartes d'hétérogénéité spatiale a permis d'identifier différentes périodes liées aux processus de dégradation ou, *a contrario*, de reconstitution du couvert végétal. Tandis que les années 80 ont été marquées par une homogénéisation de l'état de surface et, en particulier par l'ensablement de la région marquant la forte dégradation du milieu, on assiste au début des années 90 à un net accroissement du couvert végétal et un accroissement de l'hétérogénéité du milieu. La phase de dégradation intense qui est maintenant stoppée et les travaux de protection et de lutte contre la désertification entrepris (bandes forestières, mise en défens, confection de brise vents...) ont permis d'enrayer les processus d'érosion (déflation / ensablement). En l'absence de connaissance des pratiques agro-pastorales et de leur spatialisation, de la situation topographique... le degré d'hétérogénéité permet difficilement de juger des phénomènes de dégradation mais le critère d'homogénéisation des états de surface des sols couplé à de fortes valeurs de la brillance serait très pertinent en tant qu'indicateur de dégradation.

Nous disposons également de deux types de données qui peuvent se révéler complémentaires. Il s'agit d'une étude écologique diachronique [cartes des séquences de végétation et des systèmes écologiques établies en 1975 à partir de photographies aériennes et de relevés de terrain (Floret et al. 1978) et d'images satellitales en 1999 (Hanafi 2000)]. Cette étude, couplée à l'étude diachronique des changements télédéctés (cartes des changements issues des traitements des images satellitales en particulier des classifications supervisées), donne une vision synoptique des processus de dégradation, voire de désertification, dans la région de Menzel Habib. La détection des changements grâce à l'imagerie spatiale nous permet d'entrevoir les prémices d'un suivi à long terme. La phase d'ensablement intense de la fin des années 80 ne semble pas avoir laissé de grande cicatrice dans le paysage de la région. Tandis que l'analyse de la série d'images (5 images de 1989 à 1999) témoigne d'une restauration du milieu (aussi bien du point de vu du couvert végétal que des états de surface du sol), l'analyse écologique sur 25 ans montre que le couvert pérenne a globalement diminué et que les steppes sont aujourd'hui moins couvrantes qu'en 1975. Bien que les travaux de protection et de lutte contre l'ensablement aient été bénéfiques, la capacité de résilience des systèmes écologiques semble avoir diminuée et il faudra encore du temps pour retrouver la situation des années 70 qui sert de référence (considérant que l'on puisse retrouver les mêmes conditions climatiques et d'usage des sols). En outre, certaines zones plus fragiles, situées principalement à proximité de la zone d'Hamilet El Babouch et correspondant aux zones de cultures abandonnées ou laissées en jachère, se sont dégradées. La nature limoneuse battante des sols est défavorable à la germination et à l'installation des plantules et il serait nécessaire de porter une plus grande attention à ces milieux et d'envisager des travaux de réhabilitation, la restauration demeurant difficile (Aronson *et al.* 1993ab, Le Floc'h & Aronson 1995). Enfin, il est important de prêter attention à l'envahissement des parcours par *Astragalus armatus* dont la

faible valeur pastorale confère bien peu d'attrait aux steppes. Le diagnostic qualitatif et quantitatif ne peut donc être fait qu'en utilisant les deux types de données cartographiques. L'avantage de l'imagerie spatiale est de pouvoir répéter les traitements en actualisant la base de données images et favorisant ainsi les diagnostics réguliers de l'état de dégradation du milieu et de son évolution spatio-temporelle. La cartographie écologique de terrain est fastidieuse et difficilement reproductible. Une grille de lecture des images et une bonne connaissance de terrain (acquise lors de multiples tournées d'observation) doivent permettre d'actualiser les cartes de changements détectés tout en tenant compte des données écologiques de base (couvert végétal estimé, espèce dominante...).

Les traitements conventionnels des images satellitales (classification et superposition d'images classées) permettent de suivre les changements écologiques à long terme sans pouvoir réellement quantifier la dégradation ou la restauration en terme de couvert végétal (approximation grossière des classes) mais donne une bonne idée de l'évolution des états de surface des sols proprement dits. La télédétection, en particulier les classifications supervisées, constitue un outil très utile et les diagnostics peuvent être améliorés grâce à une bonne connaissance de la « vérité-terrain ».

Afin d'améliorer nos résultats, en particulier de quantifier les états de surface, nous avons utilisé une technique relativement nouvelle : la déconvolution spectrale. Les résultats observés sont très variables suivant le jeu de *endmembers* (état de surface élémentaire) utilisés et suivant la saison (les régressions entre pourcentages issus de la déconvolution et recouvrements mesurés, fournissent des coefficients de régression compris au mieux entre 0.60 et 0.64). Il semble qu'il faille porter plus d'attention à la correspondance entre relevés et données radiométriques (transect ou image), notamment dans le contexte de forte hétérogénéité du terrain qui est le nôtre. De nombreux problèmes doivent être résolus afin de valider la technique de déconvolution spectrale comme **outil fiable** du suivi des changements écologiques à long terme. Une marge d'erreur importante subsiste encore dans la détection et la quantification des états de surface du sol *s.l.*, et en particulier des couverts végétaux. Toutefois, on remarque que les performances atteintes par cette technique sont très voisines de celles fournies par les techniques plus classiques de régression sur indices et bandes spectrales. Tout ce passe comme si on se heurtait à une limite intrinsèque liée au pouvoir discriminant de l'information spectrale disponible. De bons espoirs sont donnés par le suivi des fractions déconvoluées des états de surface du sol proprement dit, notamment dans la perspective de l'utilisation de nouveaux capteurs plus riches spectralement, et d'une meilleure prise en compte du contexte des observations que doit permettre la mise en place d'un observatoire permanent.

Perspectives de recherche

Des traits de vie pour identifier des groupes fonctionnels

Les premiers résultats concernant l'étude des groupes fonctionnels en zone aride a conduit à l'identification des syndromes des espèces en réponse aux perturbations et aux stress mais n'a pas permis de déterminer avec exactitude des groupes fonctionnels. La pertinence potentielle des groupes fonctionnels en tant qu'indicateurs de dégradation nécessite donc d'être discutée et les recherches méritent d'être approfondies afin de confirmer nos assertions. L'expérimentation *in situ* serait nécessaire afin d'améliorer notre connaissance des traits biologiques adoptées par les espèces en réponse aux stress et aux perturbations. Dans notre contexte, il faudrait envisager **la mesure de traits biologiques *in situ*** tels que le SLA (*Specific Leaf Area* : la surface foliaire spécifique = surface foliaire / poids sec foliaire), le LDMC (*Leaf Dry Matter Content* : la proportion de matière sèche foliaire = poids sec foliaire/poids frais), la hauteur des individus, la taille, la consistance, la couleur et la pilosité des feuilles, la taille et le poids des graines, la densité des tiges, la capacité à rejeter... La mesure de ces traits doit être la plus exhaustive possible et doit concerner toutes les espèces, du ou, des types biologiques majeurs (ex : les chaméphytes en Tunisie aride). Enfin, étudier les traits de vie des espèces *in situ* nécessite d'homogénéiser les méthodes de mesures et d'utiliser des protocoles expérimentaux similaires (Garnier *et al.* 2001).

Des expérimentations pourraient donc être menées ultérieurement en Tunisie ou dans des contextes similaires (ex : Egypte, Maroc ...) en particulier en s'appuyant sur le Réseau d'Observatoires de Surveillance Ecologique à Long Terme (ROSELT) de l'Observatoire du Sahara et du Sahel (OSS).

L'identification des groupes fonctionnels est apparue indispensable dans la modélisation de la dynamique des paysages soumis à différents régimes de perturbations et de stress. En effet, les groupes fonctionnels sont les unités biologiques de bases des modèles actuels (modèle LAMOS Landscape Modelling Shell, Lavorel *et al.*, en cours) et ils pourraient nous permettre de modéliser et de simuler l'évolution et les changements survenants dans les écosystèmes méditerranéens arides.

Une approche interactive population humaine - environnement : une nécessité pour approfondir les diagnostics

Au travers des activités qu'il y pratique, l'homme influence profondément la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes et des paysages (Frost *et al.* 1986 ; Young & Solbrig 1993). En particulier, le modèle de Young & Solbrig (1993) montre que c'est l'ensemble des facteurs naturels (climat, géologie, flore, faune et leurs interrelations) et des facteurs socio-économiques (démographie, économie, culture et politique) qui modifient les composantes naturelles de l'écosystème (composition, structure et fonctionnement) et les ressources (quantité et

qualité). Ce modèle dynamique retient comme postulat que tout changement intervenant dans les relations homme-terre est réversible. Par exemple, toute baisse de production du milieu devrait engendrer une modification des technologies utilisées par les hommes afin d'y faire face. L'homme doit donc disposer de l'organisation, du savoir-faire, des ressources et des conditions institutionnelles suffisants afin de répondre à toute baisse de la productivité du milieu.

Il paraît donc indispensable dans un souci de suivi des changements écologiques à long terme de prendre en compte les systèmes sociaux (usages) et pas seulement les systèmes écologiques (ressources). Loireau (1998) propose une approche intégrée et un Système d'Information sur l'Environnement permettant de modéliser l'utilisation de l'espace et des ressources, disposant ainsi d'un outil de spatialisation et de simulation. La **Figure 16.2.** présente le schéma conceptuel de sa démarche :

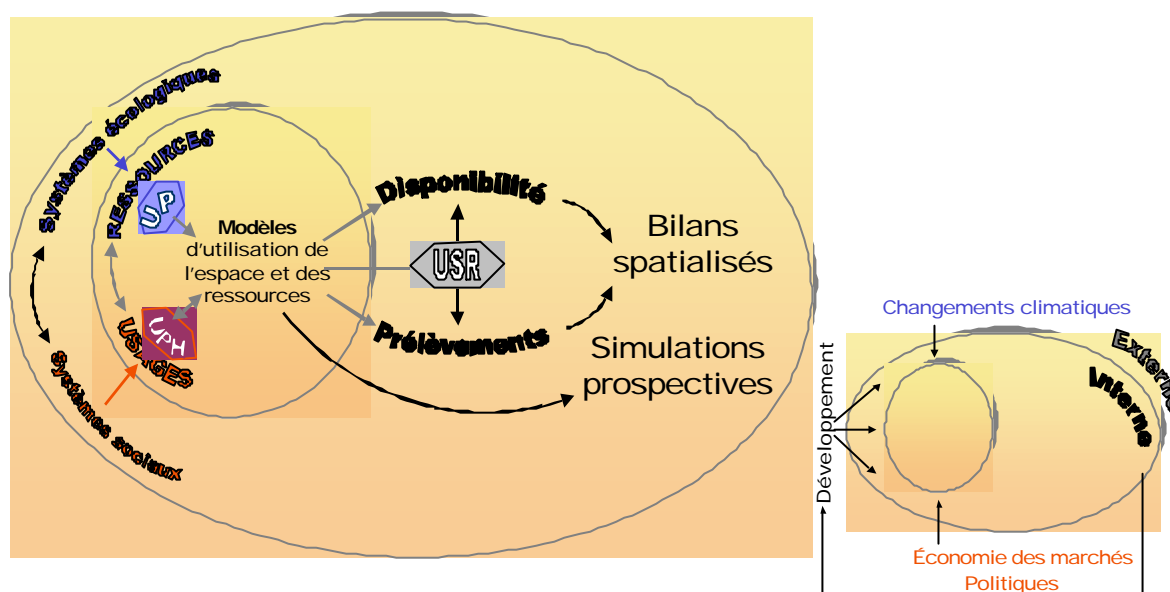


Figure 16.2. Modèle conceptuel du Système d'Information sur l'Environnement SIE (Loireau 1998)

Un travail de spatialisation des pratiques agro-pastorales dans la région de Menzel Habib associée à une analyse par télédétection permettrait d'approfondir notre diagnostic concernant les changements écologiques survenus depuis les années 70 et de comprendre comment les systèmes sociaux interagissent avec les systèmes écologiques (comprendre les effets des changements d'utilisation des terres sur les patrons paysagers) et *vice versa*.

Une aide à la gestion... des actions à entreprendre

Les indicateurs de dégradation constituent une aide à la gestion des milieux indispensables en servant d'indicateurs d'alerte voire d'alarme. Lorsque des seuils de dégradation sont franchis, il est possible d'envisager une intervention humaine pour restaurer ou réhabiliter les écosystèmes considérés

comme dégradés (Aronson *et al.* 1993ab et 1995), c'est le domaine de l'écologie de la restauration²⁸. Les objectifs respectifs de ces deux types d'intervention sont soit d'aider l'écosystème à retrouver sa trajectoire naturelle, soit de lui faire suivre une trajectoire imposée par les aménageurs et les utilisateurs. Notre étude sur les indicateurs des changements écologiques devrait être valorisée afin d'améliorer la gestion des ressources naturelles dans les zones arides méditerranéennes.

En conclusion

Dans le cadre du suivi des changements écologiques à long terme dans les écosystèmes méditerranéens arides (projet CAMELEO), notre recherche participait à l'étude de l'impact des perturbations et des stress sur les systèmes écologiques, devait permettre d'évaluer l'importance réelle des processus de dégradation ou de régénération des systèmes écologiques et de décrire «l'état de santé» d'une «petite région» toute entière. Pour ce faire, un grand nombre d'indicateurs ont été testés et des outils de spatialisation (télédétection, Système d'Information Géographique ou SIG) ont été utilisés.

A la question : «Est – il possible de suivre les phénomènes de dégradation et inversement de remontée biologique ? », nous pouvons répondre oui.

A l'échelle des systèmes écologiques et des espèces, les indicateurs de la dégradation identifiés et validés peuvent aussi servir d'indicateurs au suivi de la régénération, selon que l'on observe respectivement une évolution régressive ou progressive, d'un écosystème. Cependant, dans notre situation expérimentale, contexte de dégradation très avancée, tous les indicateurs ne présentent pas l'ensemble des qualités requises pour être validés. Ils ne sont pas tous généralisables. Certains cependant, comme le couvert des espèces pérennes, semblent des plus pertinents pour juger de la dégradation ou de la régénération de l'ensemble des systèmes écologiques étudiés. Des expérimentations au niveau d'autres observatoires ROSELT permettraient probablement de retrouver les indicateurs généraux ainsi que d'identifier des indicateurs propres, marquant leur réponse à un contexte bien particulier.

Enfin, la spatialisation, qu'autorisent la télédétection et le SIG, a permis d'évaluer les changements survenus à long terme dans la région de Menzel Habib et les traitements classiques des images satellitales ont une fois de plus donné de bons résultats (classification, indice de végétation, cartes des changements). La technique de déconvolution spectrale s'est avérée être d'une mise en œuvre délicate mais a finalement donné des résultats intéressants, équivalents à l'utilisation des indices de végétation. Cette technique devrait pouvoir être améliorée.

²⁸ « Ecological restoration is the process of assisting the establishment, recovery or enhancement of an ecosystem with respect to its biodiversity, ecological processes and structures, regional and historical context, and sustainable cultural practices ». Science and policy working group, Society of Ecological Restoration (SER), (décembre 2000).

Finalement, depuis près de 50 ans, la région de Menzel Habib a été en proie à une intensification des activités agropastorales et des phénomènes importants de désertification ont pu être observés à la fin des années 80. Des travaux de lutte contre la désertification entrepris alors ont stoppé la dégradation et facilité une remontée biologique de certains secteurs de la région et le bilan est à l'heure actuelle plutôt positif. Cependant, la capacité de certains milieux à se régénérer semble assez lente, le cortège floristique s'est homogénéisé et banalisé et il y a là les termes d'une dégradation de la végétation tandis que les sols semblent dans leur état actuel moins sensibles à l'érosion.

Par ailleurs, l'intensification des pratiques agricoles a profondément modifié les paysages, l'utilisation des ressources, les modes de vie et l'économie de la région. Il semblerait qu'une nouvelle dynamique (en relation avec la diversification des activités dans la région) soit impulsée et que l'homme ait orienté les écosystèmes sur de nouvelles trajectoires. La mise en valeur de la région de Menzel Habib passe actuellement par la céréaliculture, l'arboriculture (oliviers en particulier) et le maraîchage (périmètres irrigués). Si l'on peut parler de dégradation de la steppe (garante des activités pastorales), il s'avère plus délicat, en l'absence de mesures précises, de diagnostiquer l'évolution des milieux cultivés (milieux très artificialisés). Notre recherche a porté essentiellement sur l'évolution des steppes mais de nouvelles études pourraient être entreprises afin de mieux prendre en compte l'agriculture en redéfinissant la dynamique environnement-population et en identifiant des indicateurs de changements dans ce nouveau contexte.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDEL RAHMAN A.A. & BATANOUNY K.H. (non publié) – Germination of desert plants under different environmental conditions.
- AERTS R. 1995 – The advantages of being evergreen. *TREE*, **10** : 402-407.
- AERTS R. & VAN DER PEIJL M.J. 1993 – A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats. *Oikos*, **66** : 144-147.
- AGNEW A.D.Q 1997 – Switches, pulses and grazing in arid vegetation. *Journal of Arid Environments*, **37** : 607-619.
- AIDOUD A. & AIDOUD-LOUNIS F. 1991 - Evaluation et régression des ressources végétales steppiques des hautes plaines Algériennes. IV^{ème} Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, France, **1** : 307-309.
- AIDOUD-LOUNIS F. 1997 – Le complexe à alfa-armoise-sparte (*Stipa tenacissima* L., *Artemisia herba-alba* Asso., *Lygeum spartum* L.) des steppes arides s'Algérie, structure et dynamique des communautés végétales. Thèse Doct. Etat, Univ. d'Aix-Marseille III : 263 p.
- ALLEN R.B., WILSON J.B. & MASON C.R. 1995 – Vegetation change following exclusion of grazing animals in depleted grassland, Central Otago, New Zealand. *Journal of Vegetation Science*, **6** : 615-626.
- ALLISON G.W. 1999 – The implications of experimental design for biodiversity manipulations. *American Naturalist*, **153** (1) :26-45.
- ALTESOR A., PEZZANI F., GRUN S. & RODRIGUEZ C. 1999 – Relationship between spatial strategies and morphological attributes in a Uruguayan grassland : a functional approach. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 457-462.
- AMBOUTA J.-M. K., VALENTIN C. & LAVERDIERE M.R. 1996 – Jachères et croûtes d'érosion au Sahel. *Sécheresse*, **7** : 269-275.
- AMELOOT P. 2001 - Initiatie van zaadproductie van *Argyrolobium uniflorum* (Decne.) Jaub. & Spach in Presaharisch Tunesië: stikstoffixatiepotentieel en genetische diversiteit. Thèse de Master, Univ. de Gand, Belgique.
- ANDERSON V.J. & BRISKE D.D. 1995 – Herbivore-induced species replacement in grasslands : is it driven by herbivory tolerance or avoidance ? *Ecological Applications*, **5** (4) : 1014-1024.
- ARCHER S., SCIFRES C. & BASSHAM C.R. 1988 – Autogenic succession in a subtropical savanna : conversion of grassland to thorn woodland. *Ecological Monographs*, **58** : 111-127.
- ARCHER S. & SMEINS F.E. 1991 – Ecosystem-level processes. In : Heitschmidt R.K. & Stuth J.W. (Eds.), *Grazing management : An ecological perspective*, Portland, Timber press : 109-139.
- ARONSON J., FLORET C., E. LE FLOC'H E., OVALLE C. & PONTANIER R. 1993a – Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology*, **1** : 8-17.
- ARONSON J., FLORET C., E. LE FLOC'H E., OVALLE C. & PONTANIER R. 1993b – Restoration et rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II. Case studies in southern Tunisia, Central Chile and northern Cameroon. *Restoration ecology*, **1** (3): 168-187.
- ARONSON J., FLORET C., E. LE FLOC'H E., OVALLE C. & PONTANIER R. 1995 – Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts. In : R. Pontanier, A M'Hiri, N. Akrimi, J. Aronson et E. Le Floc'h (Eds), John Libbey Eurotext, Paris, 1995. *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?* : 11-29.
- ARONSON J. & LE FLOC'H E. 1996 – Vital landscape attributes : Missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology*, **4** (4) : 377-387.
- ARONSON J. & LE FLOC'H E. 1996 - Que faire de tant de notions du paysage ?. *Natures-Sciences-Sociétés*, **4** (3), 264-266.
- ATTENBOROUGH D. 1987 – The first Eden : the Mediterranean world and Man. London : Collins/BBC Books.
- AUBERT G. & GRARD M.C. 1978 – Vocabulaire bilingue de l'environnement pédologique tropical. A.C.C.T., 81 p.

- AUBREVILLE A. 1949 – Climat, forêts et désertification de l’Afrique tropicale. *Société d’Editions Géographiques Maritimes et Coloniales*, Paris. 255 p.
- AUCLAIR L. & PICOUET M. 1994 – Dynamique démographique et utilisation des ressources : le cas de la Tunisie rurale. *C.R. Acad. Agric. FR*, **8** : 133-148.
- AUCLAIR L., CHAIZE-AUCLAIR M., DELAITRE E. & SANDRON F. 1996 – Dynamique sociale et désertification : le cas de Menzel Habib dans le Sud Tunisien. Actes du Séminaire International : « *Acquis scientifiques et perspectives pour un développement durable des zones arides* ». Jerba, 5-6-7 décembre 1996. *Revue des Régions Arides*. Numéro spécial. Edité par l’Institut des Régions Arides, Médenine : 481-487.
- AUCLAIR L., CHAIZE-AUCLAIR M., DELAITRE E. & SIMONNEAUX V. 1999 – Mutations foncières et désertification dans le sud tunisien. Le cas de Menzel Habib. Symposium « *Jardin planétaire* », Chambéry, 14-18 mars 1999.
- AUERBACH S.I. 1981 – Ecosystems response to stress : a review of concepts and approaches. In : Barret G.W. et Rosenberg R. (Eds), *Stress effects on natural ecosystems* : 29-41.
- BAGNOLD R.A. 1973 – The physics of blown sand and desert dunes. Chapman and Hall, London, 288 p.
- BARBAULT R. 1995 – Ecologie des peuplements. Structure et dynamique de la biodiversité. 2^{ème} tirage, Masson. 273 p.
- BARBAULT R. & HOCHBERG M. 1992 – Population and community level approaches to studying biodiversity in international research programs. *Acta Oecologica*, **13** (1) : 137-146.
- BASSISTY E. 1998 – Apport de l’imagerie spatiale haute résolution (Spot XS, Landsat TM) à l’observation et au suivi des ressources naturelles renouvelables en zone steppique aride (Sud-Algérois). Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Aix-Marseille III, 275 p.
- BATANOUNY K.H., STICHLER W. & ZIEGLER H. 1988 – Photosynthetic pathways, distribution, and ecological characteristics of grass species in Egypt. *Oecologia*, **75** : 539-548.
- BAUDRY J. 1985 – Utilisation des concepts de Landscape Ecology pour l’analyse de l’espace rural. Utilisation du sol et bocages. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. de Rennes I, 497 p.
- BAUDRY J. 1986 - Approche écologique du paysage. *Lectures du paysage*, Fourcher, INRAP : 23-32.
- BAYNE B.L. 1975 – Aspects of physiological condition in *Mytilus edulis* L., with respect to the effects of oxygen tension and salinity. Actes du 9^{ème} symposium européen de biologie marine : 213-238.
- BAZZAZ F.A., 1983 - Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. In : Mooney H.A. & Godron M. (Eds), *Disturbance and Ecosystems : components of responses*, Springer Verlag, New-York : 12-28.
- BEEKSOW A.N., ELISSALDE N.O. & ROSTAGNO C.M. 1995 – Ecosystem changes associated with grazing intensity on the Punta Ninfas rangelands of Patagonia, Argentina. *Journal of Range Management* **48** : 517-522.
- BELLAN G. 1984 – Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bulletin d’Ecologie*, **15** (1) : 13-20.
- BELLINGHAM P.J. & SPARROW A.S. 2000 - Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89** : 409-416.
- BENDALI F., EL HAMROUNI A., FLORET C., LE FLOC’H E. & PONTANIER R. 1986 – Végétation et fixation des sables en zone aride. Actes du séminaire organisé dans le cadre du projet pilote de lutte contre la désertification dans le Sud tunisien. MAB – PNUE, IRA, Djerba, 24-29 novembre 1986, UNESCO FP/6201685603 : 49-114.
- BENZECRI J.P. 1964 – Sur l’analyse factorielle des proximités. *Pub. Inst. Statist. Univ. Paris*, **14** (1) : 165-180.
- BEREMBAUM 1983 – Couramins and caterpillars : a case for coevolution. *Evolution*, **37** : 163-179.
- BERENDSE F. 1994 – Litter decomposability – a neglected component of plant fitness. *Journal of Ecology*, **82** : 187-190.
- BERNUS E. 1980 – Les causes de la désertification : les thèses en présence. In : La sécheresse au Sahel. *Bulletin de la Société Languedocienne de Géographie*, **18** (3-4) : 159-165.
- BERNUS E., FAUCK R. & MARCHAL J-Y. 1984 – Le Sahel et ses problèmes : l’apport de la recherche. *Afrique contemporaine* **129**.

- BERTNESS M.D. & CALLAWAY R. 1994 – Positive interactions in communities. *TREE*, **9** (5) :191-193.
- BLONDEL J. 1979 – Biogéographie et écologie. Masson, Paris.
- BLONDEL J. 1995 – Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Collection Ecologie N° 27. Masson.
- BOND J.W. 1993 – Keystones species. In : Schulze E.D. & Mooney H.A. (Eds), *Biodiversity and ecosystem function*, Springer-Verlag, Heidelberg : 237-253.
- BOND W.J. & MDGLEY J.J. 2001 - Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TREE*, **16** : 45-51.
- BONIN G. 1978 – Contribution à la connaissance de la végétation de l'Apennin centro-méridional. Thèse d'Etat, Univ. Aix-Marseille III, 320 p. + annexes.
- BONIN G. & ROUX M. 1978 – Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytosociologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. *Acta Oecologia / Oecologia Plantarum*, **13** : 121-128.
- BONIN G. & TATONI T. 1990 – Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et leur environnement. *Ecologia Mediterranea*, **16** : 403-414.
- BONN F. 1998 – La spatialisation des modèles d'érosion des sols à l'aide de la télédétection et des SIG : possibilités, erreurs et limites. *Cahiers Sécheresse*, **9** (3) : 185-192 ; www.aupelf-uref.org/revues/sech/3.98/syn1.htm
- BOURBOUZE A. & RUBINO R. 1992 – Grandeur, décadence... et renouveau sur les terres utilisées en commun dans les pays de la Méditerranée (Présentation du dossier collectif). In : Bourbouze A. & Rubino R. (Eds), *Terres collectives en Méditerranée*. Réseau F.A.O. Ovins et Caprins, Réseau Parcours Euro-africain, Italie : 11-23.
- BOX E.O. 1987 – Plant life forms and mediterranean environments. *Annali di Botanica*, **15** (2) : 7-42.
- BRILLOUIN L. 1962 - Science and information theory. 2^{ème} édition, Acad. Press. New-York.
- BROWN J.H. & GIBSON A.C. 1983 - Biogeography. C.V. Mosby Comp., Saint Louis.
- BROWN J.H. & HESKE E.J. 1990 – Control of a desert-grassland transition by a keystone rodent guild. *Science*, **250** : 1705-1707.
- BROWN J.R. 1994 – State and transition models for rangelands. 2. Ecology as a basis for rangeland management : performance criteria of testing models. *Tropical Grasslands*, **28** : 206-213.
- BUREL F. & BAUDRY J. 1999 - Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. Tec & Doc, New York, Londres. 359 p.
- BURWELL R.E., ALLMARAS R.R. & AMEMIYA M. 1963 – A field measurement of total porosity and surface microrelief of soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **27** : 697-700.
- CASENAVE A. & VALENTIN C. 1989 – Les états de surface de la zone sahélienne. Influence sur l'infiltration. Orstom, Paris, 229 p.
- CEFE-CNRS (Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive – Centre National de la Recherche Scientifique) 1993 – Bioméco. Version locale 4.2., numéro de série 70417.
- CHAÏEB M. 1985 – Etude de l'amplitude écologique de quelques espèces pastorales pérennes du Sud tunisien en vue du resemis des parcours. DEA Ecologie terrestre, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier. 37 p. + bibliographie et annexes.
- CHAÏEB M. 1986 – Analyse de l'amplitude écologique de quelques espèces végétales d'intérêt pastoral pour le sud tunisien. Actes du Séminaire organisé dans le cadre du projet-pilote de lutte contre la désertification dans le sud-tunisien. MAB/PNUE, Jerba (Tunisie), 24-29 nov. 1986, Rapport final MAB/PNUE (FP 6201-85-03) : 173-186.
- CHAÏEB M. 1989 – Influences des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier. 292 p.
- CHAÏEB M, C FLORET, E LE FLOC'H & R PONTANIER 1991 - Life history strategies and water resource allocation in five pasture species of the Tunisian arid zone. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, **6** : 1-10.
- CHAPIN F.S., III, 1980 – The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11** : 233-260.

- CHAPIN III F.S., AUTUMN K. & PUGNAIRE F. 1993 – Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, **142** : S78-S92.
- CHAPIN III F.S., ZAVALETA E.S., EVINER V.T., NAYLOR R.L., VITOUSEK P.M., REYNOLDS H.L., HOOPER D.U., LAVOREL S., SALA O.E., HOBBIE S.E., MACK M.C. & DIAZ S. 2000 – Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405** : 234-242.
- CHEPIL W.S. & WOODRUFF N.P. 1963 – The physics of wind erosion and its control. *Advances in Agronomy*, **15** : 211-302.
- CHESSON P.L. & WARNER R.R. 1981 – Environmental variability promotes species coexistence in lottery competitive models. *American Naturalist*, **117** : 923-943.
- CHRISTENSEN N.L., BARTUSKA A.M., BROWN J.H., CARPENTER S., D'ANTONIO C., FRANCIS R., FRANKLIN J.F., MACMAHON J.A., NOSS R.F., PARSONS D.J., PETERSON C.H., TURNER M.G. & WOODMANSEE R.G. 1996 – The report of the Ecological Society of America Committee on the Scientific Basis for Ecosystem Management. *Ecological Applications*, **6** : 665-691.
- CLEMENT B. & TOUFFET J. 1990 – Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of Vegetation Science*, **1** : 195-202.
- CLEMENTS F.E. 1916 – Plant succession : on analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst., Washington Publications, **242** : 1-512.
- CNUD 1977 – Conférence des Nations Unies sur la Désertification ou UNCOD (United Nations Conference on Desertification). Round-up, Plan of Action and resolutions, New York, 1978, 43 p.
- CNUED 1992 – Rapport sur la Conférence des Nations unies sur l'Environnement et le Développement, Rio, Action 21, 344 p.
- CONNELL J.H. 1978 – Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199** : 1302-1310.
- CONNELL J.M. & SLAYTER R.O. 1977 – Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. *American Naturalist*, **111** : 1119-1144.
- Convention de Rio 1992 – Convention on Biological Diversity. UNCED, Rio de Janeiro, Brésil.
- CORDIER B. 1965 – Sur l'analyse factorielle des correspondances. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Rennes : 66 p.
- CORNET A., POUGET M., DELHOUME J.-P. & MONTANA C. 1988 – Ordination and classification of plant communities in the Chihuahuan Desert : the use of Spot data. Actes du troisième congrès international des terres de parcours, 7-11 novembre 1988, New Delhi, Inde : 30-35 + bibl. + ill.
- CORNET A. 1998 – Désertification : réflexions préliminaires sur le rôle et les priorités de la recherche – « Aménagement et nature, N°129. Regards interdisciplinaires sur l'environnement : La désertification ». Juin 1998 : 13-18.
- CORNET A. 2000 – La Désertification : un problème d'environnement, un Problème de développement. Conférence invitée, La Londe les Maures, 2000, France.
- COSTANZA R., d'ARGE R., de GROOT R., FARBER S., GRASSO M., HANNON B., LIMBURG K., NAEEM S., O'NEILL R.V., PARUELO J., RASKIN R.G., SUTTON P. & van delBELT M. 1997 – The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387** : 253-260.
- CUENOD A, G. POTTIER-ALAPETITE & A. LABBE 1953. Flore analytique et synoptique de la Tunisie : Cryptogames vasculaires, Gymnospermes et Monocotylédones. SEFAN, Tunis, 287 pp.
- DAFNI A. 1991 – Sclerophylly, chemical defense and the evolution of the Mediterranean maqui species. *Flora e Vegetatio Mundi*, **9** : 167-174.
- DAGET P. 1976 – Modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 170 p.
- DAGET P. 1980 – Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégies adaptatives (Cas des thérophytes). Actes du Colloque d'Ecologie théorique, E.N.S, Paris, mai 1978 : 89-114.
- DAGET P. & POISSONET J. 1971 - Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Annales d'Agronomie*, **22** : 5-41.
- DANIN A. & ORSHAN G. 1990 – The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *Journal of Vegetation Science*, **1** : 41-48.
- DELABRE E. 1998 – Caractérisation et évolution d'écosystèmes anthropisés sahéliens : les milieux post-culturels du sud-ouest nigérien. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Paris VI : 265 p.
- DELCROS P. 1993 – Ecologie du paysage et dynamique végétale post-culturelle. Thèse doct., Univ. Joseph Fourier, Grenoble I. CEMAGREF Eds., *Etudes Gestion des territoires*, 334 p.

- DESCOINGS H. 1975 – Les types morphologiques et biomorphologiques des espèces graminoides dans les formations herbeuses tropicales. *Naturalia monspeliensis*, **25** : 23-35.
- di CASTRI F. 1996 – La biodiversité. Rapport mondial sur la science. Unesco (Ed), Paris : 253-263.
- di CASTRI F. & YOUNES T. (Eds.) 1990 – Ecosystem function of diversity. Biol. International Issue 22, IUBS, Paris, France.
- DIAZ S. & CABIDO M. 1997 – Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8** : 463-474.
- DIAZ S., CABIDO M., ZAK M., MARTINEZ CARRETERO E. & ARANIBAR J. 1999 – Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 651-660.
- DONFACK P. 1993 – Etude de la dynamique de la végétation après abandon de la culture au Nord-Cameroun. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. de Yaoundé, Cameroun.
- DREGNE H.E. 1977 - La désertification aux Etat-Unis d'Amérique. *Nature et ressources*, **13** : 11-14.
- DUCHAUFOR P.H., 1970 – Précis de pédologie. Masson et cie, Paris. 418 p.
- DYKSTERHUIS E.J. 1949 - Condition and management of range land based on quantitative ecology. *Journal of Range Management*, **2** : 362-380.
- EGLER F.E. 1954 – Vegetation science concepts. 1. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio*, **4** : 412-417.
- EHRENFELD J.G. 2000 – Defining the limits of restoration : the need for realistic goals. *Restoration Ecology*, **8** (1) : 2-9.
- EHRlich P.R. & RAVEN P.H. 1964 – Butterflies and plants : a study in coevolution. *Evolution*, **18** : 586-608.
- EHRlich P.R. & EHRlich A.H. 1981 – Extinction. The causes and consequences of species disappearance. Random House, New York, USA.
- ELBERSE W.TH. & BREMAN H. 1989 – Germination and establishment of Sahelian rangeland species. I. Seed properties. *Oecologia*, **80** : 477-484.
- EMBERGER L. 1960 – Les relations Homme-Nature. Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles dans le canton d'Argovie : 31-43.
- ER RIHANI A.T. 1989 – Resource conservation and desertification control in the near east. Report of the international training course, 27 juillet – 24 août 1988 in Feldafing Federal Republic of Germany and Kingdom of Jordan by Dipl. Geogr. Dieter Rappenhöner. Bayreuth. 163 p.
- ESCADAFAL R. 1979 – Contribution à l'étude des ressources en sols de la plaine des Ababsas. Etude n° 542, Direction des sols, Tunis, 49 p. + annexes (19. p), 2 cartes h.t. couleur.
- ESCADAFAL R. 1989 – Caractérisation de la surface des sols arides par observations de terrain et pat télédétection. Applications : exemple de la région de Tataouine (Tunisie). Etudes et Thèses. Edition ORSTOM, Paris.
- ESCADAFAL R. 1994 – Soil spectral properties and their relations with environmental parameters – Examples from arid regions. In : Hill J. & Mégier J. (Eds), *Imaging spectrometry – a tool for environmental observations*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 71-87.
- ESCADAFAL R. & POUGET M. 1986 – Luminance spectrale et caractères de la surface des sols en région aride méditerranéenne (sud Tunisien). *ITC Journal*, **1** : 19-23.
- ESCADAFAL R. & POUGET M. 1989 – Comparaison des données Landsat MSS et TM pour la cartographie des formations superficielles en zone aride (Tunisie méridionale). Actes de l'atelier de travail «*Earthnet Pilot Project on Landsat Thematic Mapper Applications*», déc. 1987, Frascati, Italy : 301-307.
- ESCADAFAL R. & HUETE A.R. 1991 – Improvement in remote sensing of low vegetation cover in arid regions by correcting vegetation indices for soil 'noise'. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **312**, Série II : 1385-1391.
- ESCADAFAL R. & BACHA S. 1996 – Strategy for the dynamic study of desertification. In : Escadafal R., Mulders M.A. & Thiombiano L. (Eds). Actes du symposium international AISS, Ouagadougou, Burkina Faso, 6-10 février 1995. *Surveillance des sols dans l'environnement par télédétection et systèmes d'information géographiques*, Editions ORSTOM : 19-34.
- ESCADAFAL R. & BOHBOT H. 1996 – Intégration de traitements d'images satellitaires et de paramètres socio-économiques pour une surveillance globale de la désertification en zones arides

- méditerranéennes (Tunisie et Egypte), rapport final 1993-1996, Projet soutenu par l'initiative « AVICENNE », Contrat n° AVI*-CT92 0008, 91 p.
- ESCADAFAL R. & MÉGIER J. 1998 – CAMELEO : a concerted research effort to develop validated desertification monitoring techniques in Northern Africa. Actes du symposium international « Satellite-based observation : a tool for the study of the Mediterranean basin », CNES, Toulouse, France.
- EVENARI M., SCHULZE E.D., KAPPEN L., BUSCHBOM V. & LANGE O.L. 1975 – Adaptive mechanism in desert plants. In: Vernberg F.J. (Ed), *Physiological Adaptation to the Environments* : 111-129.
- FACELLI J.M. & PICKETT S.T.A. 1990 – Markovian chains and the role of history in succession. *TREE*, **5** : 27-30.
- FACELLI J.M. & PICKETT S.T.A. 1991 – Plant litter : its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review*, **57** : 1-32.
- FALISSARD B. 1998 – Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie. Collection Evaluation et Statistique. Masson (ed.), Paris, 332 p.
- FARHIG L. & MERRIAM H.G. 1985 – Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, **66** : 1762-1768.
- FEDOROFF N. & COURTY M.-A. 1989 – Indicateurs pédologiques d'aridification. Exemples du Sahara. *Bull. Soc. Géol. France*, **8**, t. V, n°1 : 43-53.
- FILY M. & BALENT G. 1991 – Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores : le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes. Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, **24** : 1-42.
- FLORET C. 1981. The effects of protection on steppe vegetation in the mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetatio* **46** : 117-129.
- FLORET C., LE FLOC'H E., PONTANIER R., ROMANE F. 1974 - Propositions pour l'élaboration de modèles en vue de la planification et de l'aménagement des parcours des zones arides, steppiques et subdésertiques de la région présaharienne. Séminaire sur « les processus d'élaboration des données brutes sur les herbages et les terrains de parcours » CEPE Montpellier, 10 p. ronéo.
- FLORET C. & LE FLOC'H E. 1975 - L'élévation de la production des parcours et de la sensibilité de la végétation naturelle, élément de l'aménagement rationnel des zones présahariennes de la Tunisie. *Options Méditerranéennes* **26** : 51-59.
- FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R. 1976 – Sols de Tunisie. I. Carte de la sensibilité à la désertisation. Tunisie Centrale et Méridionale (Processus de dégradation en cours des sols et de la végétation). Bulletin de la Division des Sols N°8. D.R.E.S.- Division des sols – Tunis. 90 p.
- FLORET C. & PONTANIER R. 1978 - Relations climat-sol-végétation dans quelques formations végétales spontanées du sud tunisien (production végétale et bilan hydrique des sols). Inst. Rég. Arides– Médenine, Dir. Ress. Eau et Sols Tunis, CEPE/CNRS Montpellier et ORSTOM – Paris, 96 p.
- FLORET C., LE FLOC'H E., PONTANIER R. & ROMANE F. 1978 - Modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement agro-pastoral des régions arides. Application à la région de Zougrata. Inst. Rég. Arides – Médenine, Dir. Ress. Eau et Sols Tunis, CEPE/CNRS Montpellier et ORSTOM - Paris, 74 p.
- FLORET C. & PONTANIER R. 1982 – L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. Travaux et documents de l'ORSTOM n°150, Paris. p. 544.
- FLORET C., LE FLOC'H E. & RAMBAL S. 1982 – Measurement and modelling of primary production and water use in a south tunisian steppe. *Journal of Arid Environments*, **5** : 77-90.
- FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R. 1983 – Phytomasse et production végétale en Tunisie présaharienne. *Acta Oecologica / Oecologia Plantarum*, **4** (18) : 133-152
- FLORET C., PONTANIER R. & SERPANTIE G. 1983 – La jachère en Afrique Tropicale. Dossier MAB numéro 16, publié par l'Organisation des Nations Unies pour l'éducation, la science et la culture, UNESCO (ed.), Paris, 86 p.

- FLORET C., MIMET A. & PONTANIER R. 1989-1990 – Régime hydrique et sensibilité à l'érosion de systèmes écologiques de la zone aride (Tunisie). *Cahier ORSTOM*, série Pédologie, XXV, 1-2 : 53-69.
- FLORET C., GALAN M.J., LE FLOC'H E. & ROMANE F. 1992 – Dynamics of holm oak (*Quercus ilex* L.) coppices after clearcutting in southern France. Flora and life cycles changes. *Vegetatio*, 99-100 : 97-105.
- FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R. 1992 – Perturbations anthropiques et aridification en zone présaharienne. L'aridité, une contrainte au développement. Editions ORSTOM, Paris : 449-463.
- FLORET C. & PONTANIER R. 1993 – La jachère en Afrique de l'ouest. Colloques et Séminaires, Editions Orstom, Paris.
- FORMAN R.T.T. & GODRON M. 1986 - Landscape ecology, New York, John Wiley & Sons.
- FRANK D.A. & McNAUGHTON S.J. 1991 – Stability increases with diversity in plant communities : empirical evidence from the 1988 Yellowstone drought. *Oikos*, 62 : 360-362.
- FRANKLIN J.F., CROMACK K., DENISON W. *et al.* 1981 – Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. USDA Forest Service General Technical Report PNW-118. Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon.
- FRIEDEL M.H. 1991 - Variability in space and time and the nature of vegetation change in arid rangelands. Actes du quatrième congrès international des terres de parcours, Montpellier, France 1 : 114-118.
- FRIEDEL M.H., BASTIN G.N. & GRIFFIN G.F. 1988 – Range assessment and monitoring in arid lands : the derivation of functional groups to simplify vegetation data. *Journal of Environmental Management*, 27 : 85-97.
- FROST P., MENAUT J.C., WALKER B., MEDINA E., SOLBRIG O. & SWIFT M. 1986 – Responses of Savannas to stresses and disturbances. A proposal for a collaborative program of research. Biology International Issue 10, IUBS, Paris.
- FUENTES E.R., ESPINOZA G.A. & HAJEK E.R. 1988 – Some consequences of rainfall variability for Mediterranean-Type Ecosystems in Chile. In : di Castri F., Floret Ch., Rambal S., Roy J. (Eds.), IUBS, Paris. Time scales and water stress, Actes de la 5^{ème} conférence internationale sur les écosystèmes méditerranéens : 347-360.
- GARCIA-HARO F.J., KEMPER T. & SOMMER S. 2000 – Variable multiple endmember spectral mixture analysis (VMESMA) : an operational implementation to retrieve ground parameters. *Remote Sensing Environment* (sous presse).
- GARDNER W. & STEINBERGER Y. 1989 – A proposed mechanism for the formation of 'Fertile Islands' in the desert ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 16 : 257-262.
- GARNIER E., CORDONNIER P., GUILLERM J.-L. & SONIÉ L. 1997 – Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia* 111 : 490-498.
- GARNIER E., SHIPLEY B., ROUMET C. & LAURENT G. 2001 – A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional ecology* (sous presse), 15 (5).
- GEORGE M.R., BROWN J.R. & CLAWSON W.J. 1992 – Application of non-equilibrium ecology to management of Mediterranean grassland. *Journal of Range Management*, 45 : 436-440.
- GHABBOUR S.I., MKHAIL W.Z.A. & RIZK M.A. 1988 – Réponses de la mésofaune du sol à la contrainte hydrique dans un écosystème xéro-méditerranéen : le cas des écosystèmes de Mariout, Egypte. In : di Castri F., Floret Ch., Rambal S., Roy J. (Eds), *Time scales and water stress*, Actes de la 5^{ème} conférence internationale sur les écosystèmes méditerranéens, IUBS, Paris : 675.
- GIRARD M.C., VIELLEFON J. *et coll.* 1980 – Glossaire pour la description des sols de Tunisie et de leur environnement. Ministère de l'Agriculture de Tunisie, ORSTOM, Informatique et Biosphère, 107 p.
- GIRAUD A., MANIERE R. & MONGET J.M. 1983.- Un système informatique d'aide à la gestion et à la décision appliqué à la gestion des milieux naturels : Mise en place et fonctionnement d'une banque de données cartographiques de l'environnement (projet Molières). *Ecologia mediterranea*, 9 (1) : 101-135.

- GITAY, H. & NOBLE, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them ? *In* : Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. (Eds), *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*, Cambridge Univ. Press, Cambridge : 3-19.
- GLATZLE A. 1985 – Actual and potential role of arid-adapted forage shrubs in Western Morocco. Communication, IV meeting of FAO subnetwork on Mediterranean Pastures, Avril 1985, Portugal,
- GODRON M. 1967 – Les groupes écologiques imbriqués «en écailles». *Oecologia Plantarum*, **2** : 217-226.
- GODRON M. 1970 – Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *In* : Gesellschaftsmorphologie, Verlag Dr. W. Junk, Den Haag : 31-38.
- GODRON M. 1971 – Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse Doct. Sci., Univ. Sc. et Techn. du Languedoc. 247 p.
- GODRON M., 1984. Ecologie de la végétation terrestre. Masson, Paris : 196 p.
- GODRON M., DAGET PH., EMBERGER L., LE FLOC'H E., LONG G., POISSONET J., SAUVAGE CH. & WACQUANT J.P. 1968 – Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu, CNRS, Paris 292 p.
- GODRON M. & POISSONET J. 1972 - Quatre thèmes complémentaires pour la cartographie de la végétation et du milieu (séquence de végétation, diversité du paysage, vitesse de cicatrisation, sensibilité de la végétation). *Bull. Soc. Languedocienne de Géographie*, Tome 6, fasc. 3 : 329-356.
- GODRON M. & FORMAN R.T.T. 1983 - Landscape modification and changing ecological characteristics. *In* : Mooney H.A. & Godron M. (Eds), *Disturbance and Ecosystems : components of responses*, Springer Verlag, New-York : 12-28.
- GOLDBERG D. & NOVOPLANSKY A. 1997 – On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, **85** : 409-418.
- GOMEZ-CAMPO C. 1985 – The conservation of Mediterranean plants : principles and problems. *In* : Gomez-Campo C. (Ed), *Plant conservation in the Mediterranean area*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht : 3-8.
- GONDARD H. 2001- Un facteur de la diversité végétale sous climat méditerranéen : l'exploitation forestière. Cas des peuplements de Pin d'Alep (*Pinus Halepensis*) du Sud de la France. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Aix-Marseille III, Marseille, avril 2001. 157 p.
- GONG P., MILLER J.R. & SPANNER M. 1994 – Forest canopy closure from classification and spectral unmixing of scene components – Multisensor evaluation of an open canopy. *IEEE Trans. Geosc. Remote Sensing*, **32** (5) : 1067-1079.
- GOUNOT M. 1956 – A propos de l'homogénéité et du choix des surfaces de relevé. *Bull. Serv. Carte phytogéog., Séri. B : Carte des Group. Vég. Au 1/20000, I (I) : 7-17, C.N.R.S., Paris.*
- GRIME J.P. 1974 – Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, **250** : 26-31.
- GRIME J.P. 1977 – Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, **111** : 1169-1194.
- GRIME J.P. 1979 – Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, New York, New York.
- GRIME J.P., HODGSON J.G. & HUNT R. 1988 – Comparative Plant Ecology. A functional approach to common British species. Allen et Unwin, London.
- GROOM P.K. & LAMONT B.B. 1997 – Xerophytic implications of increased sclerophylly : interactions with water and light in *Hakea psilorrhyncha* seedlings. *New Phytologist*, **136** : 231-237.
- GROUZIS M. 1982 – Méthodes d'étude des pâturages naturels. Documents ORSTOM, Ouagadougou.
- GROUZIS M. 1992 – Germination et établissement des plantes annuelles sahéliennes. *In* : L'aridité, une contrainte au développement. Editions ORSTOM, Paris : 267-282.
- GRUBB P.J. 1977 – The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of regeneration niche. *Biological Review*, **52** : 107-145.
- GRUBB P.J. 1985 – Plant populations and vegetation in relation to habitat, disturbance and competition : problems of generalization. *In* : White J (Ed), Junk, *The population structure of vegetation* : 595-621.
- GUELORGET O. & PERTHUISOT J.P. 1984 – Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paraliq. *Bulletin d'Ecologie*, **15** (1) : 67-76.

- GUINOCHET M. 1973 – La phytosociologie. Masson, Paris. 228 p.
- GUYOT L., BECKER Y., LEVEQUE L. BARRALIS G. & GRANJOUAN G. 1960 – Sur la présence dans les terres cultivées et incultes de semences dormantes des espèces adventices. *Bulletin Service Cartographique et Phytogéographique*, **5** : 197-254.
- HADDAR L, NOY-MEIR I. & PEREVOLOTSKY A. 1999 – The effect of shrub clearing and grazing on the composition of a Mediterranean plant community – functional groups versus species. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 673-682.
- HAMMOND A., ADRIAANSE A. *et al.* 1995 – Environmental indicators : a systematic approach to measuring and reporting on environmental policy performance in the context of sustainable development. Washington D.C., World Resources Institute.
- HANAFI A. 2000 – Cartographie des systèmes écologiques et étude de leur évolution depuis 1978 dans la région de Menzel Habib (Gabès). Mémoire DEA, Faculté des Sciences Humaines et Sociales de Tunis. 103 p. + annexes.
- HANAFI A., JAUFFRET S. & TBIB A. 2001 – La dynamique des systèmes dans les basses plaines méridionales de Tunisie – Cas de la région de Menzel Habib entre 1978 et 1999. Symposium International, *Les régions arides surveillées depuis l'espace, de l'observation à la modélisation pour la gestion durable*, 12-15 novembre 2001, Marrackech, Maroc.
- HANES T.L. 1971- Succession after fire in the chaparral in southern California. *Ecological Monography*, **41** : 27-52.
- HANES T.L. 1981 – California chaparral. In : *Mediterranean type shrublands*. In : di Castri F., Goodall D.W. & Spetch R.L. (Eds), Elsevier Sc. Pub. Co, Amsterdam, 643 p., *Ecosystems of the world*, **11** : 139-174.
- HANSKI I. 1989 – Metapopulation dynamics : does it help to have more the same. *TREE*, **4** : 113-114.
- HASTINGS A. & WOLIN C.L. 1989 – Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology*, **70** : 1261-1266.
- HEBRARD J.P. & LOISEL R. 1991 – Contribution à l'étude de l'effet du débroussaillage sur le peuplement muscinal au niveau de quelques formations arborescentes et arbustives, dans les Bouches-du-Rhône (France méridionale). *Cryptogamie, Bryologie, Lichenologie*, **12** (1) : 1-29.
- HILL J.M., MURPHY K.J., PULFORD I.D. & FLOWERS T.H. 1994 – A method for classifying European riverine wetland ecosystems using functional vegetation groups. *Functional Ecology*, **8** : 242-252.
- HILL M.O. 1973 – Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54** (2) : 427-432.
- HOBBS R.J. & MOONEY H.A. 1991 – Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology*, **72** : 59-68.
- HOBBS R.J., GROVES R., HOPPER S.D., LAMBECK R.J., LAMONT B.B., LAVOREL S., MAIN A.R., MAJER J.D., SAUNDERS D.A. 1995 – Function of biodiversity in mediterranean ecosystems in Australia. In : Davis G.W. & Richardson D.M. (Eds), *The function of biodiversity in mediterranean ecosystems* : 233-284. Springer Verlag.
- HOLLING C.S. 1973 – Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **41** : 1-23.
- HOLLING C.S. 1978 – Adaptive environmental and management. John Wiley, New York.
- HUBBELL S.P. & FOSTER R.B. 1986 – Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. In : Diamond J. & Case T.J. (Eds), *Community Ecology*, Harper and Row, New York : 314-329.
- HURLBERT S.H. 1971 – The nonconcept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52** (4) : 577-586.
- HUSTON M. 1979 – A general hypothesis of diversity. *American Naturalist*, **113** : 81-101.
- HUSTON M.A. 1997 – Hidden treatments in ecological experiments : re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, **110** : 449-460.
- IVANOVICI A. & WIEBE W.J. 1981 – Towards a working definition of stress : a review and critique. In : Barret G.W. & Rosenberg R. (Eds), *Stress effects on natural ecosystems* : 13-27.
- JACQUARD P. 1980 – Stratégies adaptatives chez les végétaux : aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). Recherches d'écologie théorique. Les stratégies

- adaptatives. In : Barbault R., Blandin P. & J.A. Meyer (Eds), actes du colloque d'écologie théorique, Ecole Nationale Supérieure de Paris, 18-20 mai 1978 : 159-191.
- JAUFFRET S. 1999 – Progress annual report. Rapport annuel CAMELEO, 1999. Escadafal R., Bohbot H. & Megier J. (Eds), JRC, Ispra, Italie.
- JAUFFRET S. & VELA E. 2000 – Passé, présent et devenir des paysages pastoraux au sud et au nord de la Méditerranée. L'exemple du Sud tunisien et du Sud-Est français. Actes du Séminaire International Mepenpop 2000 : *Population rurale et environnement en contexte bioclimatique méditerranéen*. 25-28/10/2000, Jerba, Tunisie.
- JAUFFRET S., HANAFI A., SIMONNEAUX V. & CORNET A. 2001 – Détection des changements écologiques à long terme dans les zones arides du Sud Tunisien : phytoécologie et télédétection, deux approches complémentaires. Symposium International, *Les régions arides surveillées depuis l'espace, de l'observation à la modélisation pour la gestion durable*, 12-15 novembre 2001, Marrackech, Maroc.
- JAUFFRET S. & VISSER M. (soumis) – Assigning life history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *Journal of Arid Environments*, Opulus Press.
- JAUFFRET S. & HANAFI A. (en prép.) – Monitoring vegetation dynamics on the long term : A view from landscape ecology. *Ecological Indicators*, Elsevier.
- JEDDER H. *et al.* 1997 – Analyse de la diversité des associations légumineuses/micro-organismes en Tunisie. Contribution IRA, Médenine. In : Grouzis M. (Ed), *Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement de formations pluristrates*. Contrat TS3*CT92-0047, IRA Tunisie, ISRA Sénégal, Université de Tuscia Italie, CEFE/CNRS France, ORSTOM Tunisie et Sénégal, Rapport final, Juin 1997 : 137-139.
- JLIDI A. 1990 – Contribution à l'étude de l'abondance d'*Astragalus armatus* ssp. *tragacanthoides* sur les steppes de la zone aride tunisienne (cas de la steppe à *Rhanterium suaveolens* de Menzel Habib – Gabès). Mémoire de fin d'études, Inst. Régions Arides, Médenine. 46 p.
- JONHSON C.B., MANNERING J.V. & MOLDENHAUER W.C. 1979 – Influence of surface roughness and clod size and stability on soil and water losses. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **43** (4) :772-777.
- JOHNSON K.H., VOGT K.A., CLARK HJ, SCHMITZ O.J. & VOGT D.J. 1996 – Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *TREE*, **11** : 372-377.
- JOHNSTON M., OLIVARES A. & FERNANDEZ G. 1991 – Soil seed bank of an annual mediterranean grassland. Actes du IV^{ème} Congrès International des Terres de Parcours, Montpellier, 1991 :276-278.
- JONES C.G., LAWTON J.H. & SHACKAK M. 1994 – Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69** : 373-386.
- JOUSSELIN E. 2001 - Evolution du mode de pollinisation dans le mutualisme Figuier/Agaonides. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Montpellier II, Montpellier. 108 p. + annexes.
- KARLEN D.L., EASH N.S. & UNGER P.W. 1992 – Soil and crop management effects on soil quality indicators. *American Journal of Alternative Agriculture*, **7** (1-2) : 48-55.
- KARLEN D.L., PARKIN T.B. & EASH N.S. 1996 – Use of soil quality indicators to evaluate conservation reserve program sites in Iowa. In : Methods for assessing soil quality, SSSA Special publication. *Soil Science Society of America*, **49** : 345-355.
- KARLEN D.L., MAUSBACH M.J., DORAN J.W., CLINE R.G., HARRIS R.F. & SCHUMAN G.E. 1997 – Soil quality : a concept, definition, and framework for evaluation (A guest editorial). *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **61** (1) : 4-10.
- KENNEDY P.J. 1989 – Monitoring the phenology of Tunisian grazing lands. *Int. J. Remote Sensing*, **10** (4-5) : 835-845.
- KESHET M., DANIN A. ET ORSHAN G. 1990 – Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel: 1. Renewal bud location and leaf attributes. *Ecologia Mediterranea*, Volume jubilaire du Professeur P. Quézel, **XVI** : 151-161.
- LACAZE B., CASELLES V., COLL C., HILL J., HOFF C., DE JONG S., MEHL W., NEGENDANK J.F.W., RIEZEBOS H., RUBIO E., SOMMER S., TEIXEIRA FILHO J. & VALOR E. 1996 – Integrated approaches to desertification mapping and monitoring in the Mediterranean basin, rapport final du projet Demon-1, EUR 16448, J.R.C. – Commission Européenne, Bruxelles, Luxembourg, 176 p.

- LANDSBERG J., LAVOREL S. & STOL J. 1999 – Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 683-696.
- LAVOREL S., LEBRETON J.D., DEBUSSCHE M. & LEPART J. 1991 – Nested spatial patterns in seed bank and vegetation of Mediterranean old-fields. *Journal of Vegetation Science*, **2** : 367-376.
- LAVOREL S. & LEBRETON J.D. 1992 – Field evidence for lottery establishment in Mediterranean old-fields. *Journal of Vegetation Science*, **3** : 91-100.
- LAVOREL S., DEBUSSCHE M., LEBRETON J.D. & LEPART J. 1993 - Seasonal patterns in the seed bank of Mediterranean old-fields. *Oikos*, **67** : 114-128.
- LAVOREL S., MCINTYRE S., LANDSBERG J. & FORBES T.D.A. 1997 – Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *TREE*, **12** : 474-478.
- LAVOREL S., ROCHETTE C. & LEBRETON J.-D. 1999a – Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos*, **84** : 480-498.
- LAVOREL S., MCINTYRE S. & GRIGULIS K. 1999b – Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland : How many functional groups ? *Journal of Vegetation Science*, **10** : 661-672.
- LAWTON J.H. & BROWN V.K. 1993 – Redundancy in ecosystems. In : Schulze E.D. & Mooney H.A. (Eds), *Biodiversity and ecosystem function*, Ecological Studies 99, Springer-Verlag : 255-270.
- LAYCOCK W.A. 1991 – Stable states and threshold s of range condition on North American rangelands : a viewpoint. *Journal of Range Management*, **44** : 427-433.
- LEBRETON J.-D., CHEssel D., PRODON R. & YOCCOZ N. 1988a – L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. – Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica* **9** (1) : 53-67.
- LEBRETON J.-D., CHEssel D., RICHARDOT-COULET M. & YOCCOZ N. 1988b – L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II. – Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica* **9** (2) : 137-151.
- LEBRETON J.D., SABATIER R., BANCO G. & BACOU A.M. 1991 – Principal component and correspondence analyses with respect to instrumental variables : an overview of their role in studies of structure – In : Devilliers J. & W. Karker (Eds), *Activity and species-environment relationships. Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies*, Kluwer, Dordrecht : 85-114.
- LEBRUN P. 1981 – L'usage des bioindicateurs dans le diagnostic sur la qualité du milieu de vie. In : Ecologie appliquée : indicateurs biologiques e techniques d'études, journées d'études, Grenoble, 13-14 novembre 1980, *Association Française des Ingénieurs Ecologues*, Mainvilliers, 175-202.
- LECOMTE N. 1996 – La banque de graines viables dans un paysage Méditerranéen, Domaine départemental du Mas de Cazarils (Hérault). Mémoire de DEA, Univ. Montpellier II. 27 p.
- LEFEUVRE J.C. 1983 - Avant-propos. In : Réflexions sur la notion d'indicateurs biologiques, Unité d'Ecodéveloppement, INRA-SAD, 1-3.
- LE FLOC'H E. 1976 – Evolution de l'utilisation du sol et de la dégradation des milieux en Tunisie meridionale. Cas de la zone test de Zougrata. Projet «Parcours du Sud », Institut National Recherche Agronomique de Tunis, CEPE/CNRS Montpellier. Document provisoire, 16p.
- LE FLOC'H E. 1996 – Desertification in the near east region perspectives, strategies and plan of action. IATF, Inter-Agency Task Force, conférence sur la désertification dans le Proche-Orient, 23-25 septembre 1996, Le Caïre, Egypte.
- LE FLOC'H E. 2001 – Biodiversité et gestion pastorale en zones arides et semi-arides méditerranéennes du Nord de l'Afrique. Actes du IX^{ème} colloque international Optima, 11-17 mai 1998, Paris, France. *Bocconea*, **13** : 223 – 237.
- LE FLOC'H E. & FLORET C. 1972 – Désertification, dégradation et régénération de la végétation pastorale dans la Tunisie Présaharienne. Symposium sur la Désertisation. Gabès, décembre 1972. . Projet «Parcours du Sud », Institut National Recherche Agronomique de Tunis, Tunisie. Document **6** CNRS/UNESCO, 11 p. ronéo.
- LE FLOC'H E. & ARONSON J. 1995 – Ecologie de la restauration. Définition de quelques concept de base. *Natures-Sciences-Sociétés*, Hors Série : 29-35.
- LE FLOC'H E. & BOULOS L. (en prép) - Catalogue synonymique commenté de la flore tunisienne.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P. 1984 – Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. Collection d'écologie 12, 2^{ème} édition, Masson, Paris. 260 p.

- LEGENDTRE L. & LEGENDRE P. 1984 – Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. Collection d'écologie 13, 2^{ème} édition, Masson, Paris. 260 p.
- LE HOUEROU H.-N. 1959 – Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Première partie : Les milieux naturels, la végétation. Université d'Alger, Institut de recherches sahariennes. 281 p.
- LE HOUEROU H.-N. 1959 – Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Seconde Partie : La flore. Université d'Alger, Institut de recherches sahariennes. 225 p.
- LE HOUEROU H.-N. 1962 – Les pâturages naturels de la Tunisie aride et désertique. 110 p., 4 fig., 4 cartes, *Institut des Sciences Economiques Appliquées*, Paris-Tunis.
- LE HOUEROU H.-N. 1968 – La désertisation du Sahara septentrional et des steppes limitrophes. *Annales Algériennes de Géographie* **6** : 2-27.
- LE HOUEROU H.-N. 1969 – La végétation de la Tunisie steppique. *Ann. INRAT Tunis*, **42** (5) : 624 p. + annexes et carte au 1/500 000 en couleurs.
- LE HOUÉROU H.-N. 1977 – Biological recovery versus desertization. In : D.L. Johnson (Ed). *The Human Face of Desertification*. In : *Economic Geography* **53** (4) : 413-420.
- LE HOUÉROU H.-N. 1984 – Rain use efficiency : a unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, **7** : 213-247.
- LE HOUÉROU H.-N. 1990 – Agroforestry and sylvopastoralism to combat land degradation in the Mediterranean Basin : old approaches to new problems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **33** : 99-109.
- LE HOUEROU H.-N. 1992 – Relations entre variabilité des précipitations et celle des productions primaire et secondaire en zone aride. L'aridité, une contrainte au développement. Editions ORSTOM, Paris : 197-220.
- LE HOUEROU H.-N. 1995 – Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertisation. *CIHEAM Options Méditerranéennes*, Série B, N°10, Montpellier, France, 396 p.
- LE HOUEROU H.N. & IONESCO T. 1973 - Appétabilité des espèces végétales de la Tunisie steppique. Tunis, FAO, Projets TUN:71/525 et TUN/69/001, 68 p., ronéo.
- LEPART J. & ESCARRE J. 1983 – La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bulletin d'Ecologie*, **14** (3) : 133-178.
- LOIREAU M. 1998 – Espaces-Ressources-Usages : Spatialisation des interactions dynamiques entre les systèmes sociaux et les systèmes écologiques au Sahel nigérien. Thèse Doct. Univ. Montpellier III – Paul Valéry, Département de Géographie. 393 p.
- LONG G. 1974 - Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. Tome premier : principes généraux et méthodes. Masson et C^{ie}, Paris, 232 p.
- LONG G., LE FLOC'H E., PONTANIER R., DEBUSSCHE G. & LACAZE B. 1978 - Contribution à l'analyse écologique des zones arides de Tunisie avec l'aide des données de la télédétection spatiale. Expérience ARZOTU, rapport final 1975-1978. CEPE/CNRS Montpellier, CNES, INRAT Tunis et ORSTOM – Paris, 222 p.
- LUBCHENCO J., OLSON A.M., BRUTAKER L.B., CARPENTER S.R., HOLLAND M.M., HUBBELL S.P., LEVIN S.A., MACMAHON J.A., MATSON P.A., MELILLO J.M., MOONEY H.A., PETERSON J.H., PULLIAM H.R., REAL L.A., REGAL P.J. & RISSER P.G. 1991 – The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda. *Ecology*, **72** (2) : 371-412.
- LÜTTGE U. 1997 – Physiological ecology of tropical plants. Springer – Verlag, Berlin. 383 p.
- LYARUU H.V. (soumis) – Soil seed bank and regeneration potential of degraded hillslopes of the Kondoa Irangi Hills, central Tanzania.
- MACARTHUR R.H. 1955 – Fluctuations of animal populations and measure of community stability. *Ecology*, **36** : 533-36.
- MACARTHUR R.H. & WILSON E.O. 1967 – *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- MADON O. & MÉDAIL F. 1997 – The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mt Ventoux, France). *Plant Ecology*, **129** : 189-199.
- MAGURRAN A.E. 1988 – Ecological diversity and its measurements. Croom Helm, London, 179 p.

- MAIGNIEN R. 1969 – Manuel de prospection pédologique. Initiations-Documentations techniques n°11. ORSTOM, Paris, 132 p.
- MAIGNIEN R. 1980 – Manuel pour la description des sols sur le terrain. ORSTOM, Paris, 112 p.
- MAINGUET M. 1994 – Désertification : Quels sont les vrais problèmes? *L'information géographique*, **58** : 58-62.
- MAJOR J. & PYOTT W.T. 1966 – Buried, viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a Flora. *Vegetatio*, **13** :253-282.
- MANIERE R. 1987 - Télédétection spatiale et aéroportée et systèmes d'informations géocodées sur l'environnement. Principe de base et étude de quelques domaines d'application. Thèse Doct. es Sc., Univ. Aix-Marseille III, 1 vol. multigr., 260 p.
- MANIERE R. 1989 – Télédétection et désertification : réflexions générales. Séminaire «Télédétection et désertification ». 13-24 nov. 1989, Tunis, Tunisie.
- MANIERE R. & CHAMIGNON C. 1985 - Cartographie de l'occupation des terres en zone aride par télédétection spatiale (Méchéria au 1/ 200 000°, Hts Plateaux sud oranais). *Ecologia Mediterranea*, **12** (1-2) : 159-185.
- MANIERE R., GIRAUD A. & CLAUDIN J. 1984 - Application of satellite remote sensing and geographic information systems to management of natural resources. 1. Actes du huitième symposium international « *Remote Sensing of Environment* », Paris, october 1-5, 1984, Environmental Institute of Michigan, Ann Arbor, Michigan : 1659-1669.
- MANIERE R., COURBOULES J., CHAMIGNON C., CELLES J.C., BOUZENOUNE A., DJEBAILI S., MELZI S. & KERMAD M. 1989.- Cartographie à moyenne échelle en zone aride: évaluation de l'apport des données MSS de LANDSAT. Photo-Interprétation . *Images aériennes et Spatiales*, **89-3** et **4** (3) : 17-30.
- MANLY B.F.J. 1991 - Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman and Hall. London. 281p
- MARGALEF R. 1974 – Ecologia. Ed. Omega, Barcelone. 951 p.
- McINTYRE S. & LAVOREL S. 1994 – Predicting richness of native, rare and exotic plants in response to habitat and disturbance variables across a variegated landscape. *Conservation Biology*, **8** : 521-531.
- McINTYRE S., LAVOREL S. & TREMONT M. 1995 – Plant life-history attributes : their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, **83** : 31-44.
- McINTYRE S., LAVOREL S., LANDSBERG J. & FORBES T.D.A. 1999 – Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 621-630.
- McINTYRE S. & LAVOREL S. 2001 – Livestock grazing in sub-tropical pastures : steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, **89** :209-226.
- MECKELEIN W., 1980 - Le problème de la désertification à l'intérieur des déserts. Une introduction et quelques conclusions. In : Meckelein W. (Ed), *Desertification in extremely arid environments*, Stuttgart : 17-22.
- MEDAIL F. 1996 – Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Aix-Marseille III : 290 p. + annexes.
- MEDAIL F, ROCHE P. & TATONI T. 1998 – Functional groups in phytoecology : an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. *Acta Oecologica*, **19** (3) : 263(274).
- MEDALUS 1996 - Brandt C. J. & Thornes J. B. (Eds). *Mediterranean Desertification and Land Use*. John Wiley and Sons, Chichester. 554 p.
- MILCHUNAS D.G, SALA O.E. & LAUENROTH W.K. 1988 – A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist*, **132** : 87-106.
- MILCHUNAS D.G. & LAUENROTH W.K. 1993 - Quantitative effects of grazing on vegetation:and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, **63** : 327-366.
- MILLS L.S., SOULE M.E. & DOAK D.F. 1993 – The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience*, **43** (4) : 219-224.

- MILTON S.J. & HOFFMAN M.T. 1994 – The application of state-and-transition models to rangeland research and management in arid succulent and semi-arid grassy Karoo, South Africa. *Af. Journal Range For Science* **11** (1) :18-26.
- MILTON S.J., DEAN W.R.J., du PLESSIS M.A. & SIEGFRIED W.R. 1994 – A conceptual model of arid rangeland degradation. The escalating cost of declining productivity. *Bioscience*, **44** (2) : 70-76.
- MILTON S.J., DEAN W.R.J. & ELLIS R.P. 1998 – Rangeland health assessment : a practical guide for ranchers in arid Karoo shrublands. *Journal of Arid Environments*, **39** : 253-265.
- MOLFETAS S. & BLANDIN P. 1981 – Quelques éléments de réflexions sur la notion d'indicateur biologique. In : *Ecologie appliquée : indicateurs biologiques e techniques d'études, journées d'études*, Grenoble, 13-14 novembre 1980, Association Française des Ingénieurs Ecologues, Mainvilliers, 167-173.
- MOLINIER R. & MULLER P. 1938 – La dissémination des espèces végétales. Lesot A., Paris, vol. 64, 178 p.
- MONK C.D. 1966 – An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, **47** : 504-505.
- MONTALVO J., CASADA M.A., LEVASSOR C. & PINEDA F.D. 1993 – Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **4** (2) : 213-222.
- MOONEY H.A., LUBCHENCO J., DIRZO R. & SALA O.E. 1995 – Biodiversity and ecosystem functioning : Ecosystem analyses. In : Heywood V.H. & Watson R.T. (Eds), *Global Biodiversity Assessment*, UNEP, Cambridge University Press : 333-452.
- MORETTO A.S. & DISTEL R.A. 1999 – Effects of selective defoliation on the competitive interaction between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Journal of Arid Environments*, **42** : 167-175.
- MÜLLER-HOHENSTEIN K. 1989 – Resource conservation and desertification control in the near east. Report of the international training course, July 27 – August 24, 1988 in Feldafing Federal Republic of Germany and Kingdom of Jordan by Dipl. Geogr. Dieter Rappenhöner. Bayreuth : 164 p.
- NAEEM S. 1998 – Species redundancy and ecosystem reliability. *Conservation Biology*, **12** : 39-45.
- NEFFATI M. 1984 – Comportement allélopathique d'*Artemisia campestris* L. dans le parcours de la Djefara tunisienne. Mémoire de fin d'études, Inst. Natl. Rech. Agron. Tunis : 113 p.
- NEFFATI M. 1994 – Caractérisation morpho-biologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implications pour l'amélioration pastorale. Thèse Doct. Sci., Université de Gent, Belgique : 264 p. + annexes.
- NOBLE I.R. & SLAYTER R.O. 1980 – The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43** : 5-21.
- NOSS R.F. 1990 – Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. *Conservation Biology*, **4** (4) : 353-364.
- NOY-MEIR I. 1973 – Desert ecosystems : environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4** : 25-51.
- NOY-MEIR I. 1974 – Desert ecosystems : higher trophic level *Annual Review of Ecology and Systematics*, **5** : 195-211.
- NOY-MEIR I. 1974b – Stability in arid ecosystems and the effects of man on it. In : Cove A.J. (Eds), *Structure, functioning and management of ecosystems*. Actes du premier congrès international d'Ecologie, Wageningen Pudoc : 220-225.
- NOY-MEIR I. 1975 – Stability of grazing systems : an application of predator-prey graphs. *Journal of Ecology*, **63** : 459-481.
- NOY-MEIR I. & WALKER B.H. 1986 – Stability and resilience in rangelands. In : Joss P.J, Lkunch P.W. & Williams O.B. (Eds), *Rangelands : A resource under siege*, Canberra, Australian Academic of Science, 651 p. : 21-25.
- NOY-MEIR I., GUTMAN M. & KAPLAN Y. 1989 - Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, **77** : 299-310.
- ODUM E.P. 1969 – The strategy of ecosystem development. *Science*, **164** : 262-270.
- OCDE, Organisation de Coopération et Développement Economiques, 1994 – Indicateurs d'environnement. 159 p.

- ORSHAN G. 1964 – Seasonal dimorphism of desert and Mediterranean Chamaephytes and their significance as a factor in their water economy. The water relations of plants. Oxford Blackwell Sci. Publ. : 206-222.
- OUASKIOUD D. 1999 – Contribution à l'étude de la dynamique de la végétation steppique après une mise en défens de longue durée : cas de la station d'amélioration pastorale Anbad Boulmane Dades (Ouarzazate). Mémoire de 3^{ème} cycle, Inst. Agron. et Veter. Hassan II, Maroc : 78 p. + bibl. + annexes.
- OZENDA P. 1977 - Flore du Sahara. Deuxième édition, CNRS, Paris, France, 622 pp.
- PAINE R.T. 1969 – A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist*, **103** : 91-93.
- PAINE R.T. 1969 – The *Pisaster-Tegula* interactions, prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology*, **50** : 950-961.
- PEARSON C.J. & SON R.L. 1987 – Agronomy of grassland systems. Cambridge University Press, Cambridge. 169 p.
- PETERSON G., ALLEN C.R. & HOLLING C.S. 1998 – Ecological resilience, biodiversity and scale. *Ecosystems*, **1** : 6-18.
- PETRAITIS P.S., LATHAM R.E. & NIESEMBAUM R.A. 1989 – The maintenance of species diversity by disturbance. *Quart. Rev. Biol.* **64** : 393-418.
- PICKETT S.T.A. & WHITE P. (Eds) 1985 – *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*. Academic Press, New York, USA.
- PICKUP G. 1991 – Spatial models for identifying land degradation. Actes du quatrième congrès international des terres de parcours, 22-26 avril 1991, Montpellier, France, Vol. 1 : 50-53.
- PIELOU R.H. 1975 – Ecological diversity. A Wiley-Interscience Publication, New York, 165 p.
- PIERI C. 1991 – Les bases agronomiques de l'amélioration et du maintien de la fertilité des terres de savannes au sud du Sahara. *Savanes d'Afrique, terres fertiles ?*. Actes des Rencontres Internationales, Montpellier (France), 10-14 décembre 1990. Ministère de la Coopération, Paris : 43-74.
- PIGGOT C.D. 1980 – Review of Grime (1979), Plant strategies and vegetation processes. *Journal of Ecology*, **68** : 704-706.
- PIGNATTI S. 1983 – Human impact on the Mediterranean Basin. In : Holzner W. et al. (Eds), *Man's impact on vegetation*, Dr W. Junk Publishers, The Hague : 151-162.
- PILLAR V.D. 1999 – On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 631-640.
- PIMM S.L. 1991 – The balance of nature ? University of Chicago Press, Chicago, USA.
- PNUD, 1991 – Programme des Nations Unies pour le Développement. Etude de l'impact des actions de développement et de la lutte contre la désertification. Rapport final du projet TUN/88/004. Ministère de l'Agriculture de Tunisie (Direction des Sols), juin 1991.
- PNUE 1991 – Programme des Nations Unies pour l'Environnement ou UNEP United Nations Environment Program (UNEP). Status of desertification and implementation of the united nations plan of action to combat desertification. Report of the executive director, Nairobi : 192 p.
- POINSOT-BALAGUER N. 1976 – Dynamique des communautés de Collemboles en milieu xérique méditerranéen. *Pedobiologia*, **16** : 1-17.
- POINSOT-BALAGUER N. 1990 – Des insectes résistants à la sécheresse. *Sécheresse*, **4** (1) : 265-271.
- POTTIER-ALAPETITE G. 1979 - Flore de la Tunisie. Tome I: Angiospermes-dicotylédones. Apétales-Dialypétales. Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, Ministère de l'Agriculture, Tunis, Tunisie, 1-651 pp.
- POTTIER-ALAPETITE G. 1979 - Flore de la Tunisie. Tome II : Angiospermes-dicotylédones. Gamopétales. Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, Ministère de l'Agriculture, Tunis, Tunisie, 651-1190 pp.
- POUGET M., 1980 – Les relations sol-végétation dans les steppes sud algéroises. Mémoire de Thèse. Travaux et documents de l'ORSTOM n°116. p. 555.

- POWER M.E., TILMAN D., ESTES J.A., MENGE B.A., BOND W.J., MILLS L.S., DAILY G., CASTILLA J.C., LUBCHENCO J. & PAINE R.T. 1996 – Challenges in the quest of keystones. *BioScience*, **46** : 609-620.
- PRADO C. 1988 – Un modèle de succession végétale : rôle des traits biologiques des espèces et des contraintes spatiales. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Paris VI, Paris. 212 p.
- PRINCE S.D., BROWN DE COLSTOUN E. & KRAVITZ L.L. 1998 – Evidence from rain-use efficiencies does not indicate extensive Sahelian desertification. *Global change biology*, **4** : 359-374.
- QUEZEL P. 2000 – Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au maghreb méditerranéen. Ibis Press, Paris. 117 p.
- QUEZEL P. & SANTA S. 1962-1963 - Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome I & II, CNRS, Paris, France: 1-1165.
- RAMBAL S. 1985 – Modélisation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale en zones arides et semi-arides. Les besoins en eau des cultures. Conférence internationale, Paris, 11-14 septembre 1984, INRA, Paris : 421-427.
- RAUNKIAER C. 1934 – The life-forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford.
- RIETKERK M. & van de KOPPEL J. 1997 – Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos* **79** : 69-76.
- ROCHE P. 1994 – Structuration de la végétation et organisation du paysage en Provence calcaire. Approche spatiale et hiérarchique. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. de Provence, Aix-Marseille I. 216 p. + annexes.
- ROLSTON H. 1985 – Duties to endangered species. *BioScience*, **35** : 718-726.
- ROMANE F. 1987 – Efficacité de la distribution des formes de croissance des végétaux pour l'analyse de la végétation à l'échelle régionale. Cas de quelques taillis du chêne vert du Languedoc. Thèse Doct. Sci., Univ. d'Aix-Marseille III. 153 p.
- ROSELT 2000 – Annual report Year 2000. Vegetation and biodiversity. El Omayed observatory program, Univ. d'Alexandrie, Egypte. 41 p.
- ROSELT 2001 – Rapport d'étape pour la deuxième campagne de surveillance écologique (2000-2001) dans l'observatoire ROSELT / OSS d'Oued Mird. Janvier 2001. 81 p.
- ROUGHGARDEN J. 1979 – Theory of population genetics and evolutionary ecology : an introduction. MacMillan, New York, New York, USA.
- ROUSE J.W., HAAS R.H., SCHELL J.A. & DEERING D.W. 1973 – Monitoring vegetation systems in the great plains with ERTS. 3^{ème} ERTS Symp., N.A.S.A S.P. 351, décembre 1973 : 309-317.
- ROUX M. (non publié) – Analyse de Variance Multivariée.
- ROUX G & ROUX M. 1967 – A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. *Revue de statistique appliquée*, **15** (2) : 59-72.
- RUSSI L., COCKS P.S. & ROBERTS E.H. 1992 – Seed bank dynamics in a Mediterranean grassland. *Journal of Applied Ecology*, **29** : 763-771.
- SALLEO S., NARDINI A. & LO GULLO M.A. 1997 – Is sclerophylly of Mediterranean evergreens an adaptation to drought ? *New Phytologist*, **135** : 603-612.
- SANDRON F. 1996 - Données socio-économiques sur Menzel Habib. Document de travail pour le programme VSD, 7 p.
- SANTOS P.F. & WHITFORD W.G. 1981 – The effects of microarthropods on litter decomposition in a Chihuahuan desert ecosystem. *Ecology*, **62** : 654-663.
- SCHLESINGER W.H., REYNOLDS J.F., CUNNINGHAM G.L., HUENNEKE L.F., JARRELL W.M., VIRGINIA R.A. & WHITFORD W.G. 1990 – Biological feedbacks in global desertification. *Science*, **247** : 1043-1048.
- SCHLESINGER W.H., RAIKES J.A., HARTLEY A.E. & CROSS A.F. 1996 – On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, **77** (2) : 364-374.
- SCHOENENBERGER A. 1986 – Projet d'aménagement et d'exploitation des ressources naturelles du Parc National du Bou Hedma et de sa région. Coop. Techn. Tuniso-Allemande, Projet GTZ n°82. 2045. 1-01. 100 : 44 p.
- SCHOENENBERGER A. 1987 – Rapport phyto-écologique sur le Parc National du Bou Hedma, l'identification de parcs nationaux sahariens, l'amélioration des parcours naturels des zones

- sahariennes, la création d'un Parc National dans la zone d'El Feidja, les espèces algéro-marocaines susceptibles d'être introduites en Tunisie. Coop. Techn. Tuniso-Allemande, Projet GTZ n°82. 2045. 1-01. 100 : 26 p.
- SCHULTZE E.D. 1982 – Plant life form and their carbon, water and nutrient relations. In : *Physiological plant ecology II : water relations and carbon assimilation*. Laange O.L., Nobel P.S., Osmond C.B. & Ziegler H. (Eds), Springer-Verlag : 615-676.
- SCHULTZE E.D. & MOONEY H.A. 1993 – Ecosystem function of biodiversity : a summary. In : *Biodiversity and ecosystem function* (E.D. Schulze et H.A. Mooney, Eds), Ecological Studies 99, Springer-Verlag : 497-510.
- SCHWINNING S. & EHLERINGER J.R. 2001 – Water-use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, **89** : 464-480.
- SEDDON G. 1974 – Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls : the history of some concepts in ecology. *Biology Journal of Linnean Society*, **6** : 65-87.
- SHANNON C.E. & WEAVER W. 1949 - The mathematical theory of communication. Urbana, Chicago Ill., Univ. Illinois Press, 125 p.
- SHANTZ H.L. 1927 – Drought resistance and soil moisture. *Ecology*, **8** : 145.
- SIMBERLOFF D. 1990 – Reconstituting the ambiguous – can island be restored? In : Towns D., Dougherty C.H. & Atkinson I.A.E. (Eds), *Ecological restoration of New Zealand islands*, New Zealand Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- SIMONNEAUX V. 1999 – Progress annual report. Rapport annuel CAMELEO, 1999. Escadafal R., Bohbot H. & Megier J. (Eds), JRC, Ispra, Italie.
- SIMONNEAUX V. 2000 – Progress annual report. Rapport annuel CAMELEO, 2000. Escadafal R., Bohbot H. & Megier J. (Eds), JRC, Ispra, Italie.
- SIMPSON E.H. 1949 - Measurement of diversity. *Nature*, **163** : 688.
- SKARPE C. 1986 – Plant community structure in relation to grazing and environmental changes along a north-south transect in the western Kalahari. *Vegetation*, **68** : 3-18.
- SKARPE C. 2000 – Desertification, no-change or alternative states : can we trust simple models on livestock impact in dry rangelands ? *Applied Vegetation Science*, **3** : 261-268.
- SKIDMORE E.L., FISHER P.S. & WOODRUFF N.P. 1970 – Wind erosion equation. Computer solution and application. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **34** : 931-935.
- SKOGLUND J. 1992 – The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **3** : 357-360.
- SMALL E. 1973 – Xeromorphy in plants as a possible basis for migration between arid and nutritionally-deficient environments. *Bot. Notiser*, **126** : 33-38.
- SMITH M.O., USTIN S.L., ADAMS J.B. & GILLESPIE A.R. 1990 – Vegetation in deserts : I. A regional measure of abundance from multispectral images. *Remote Sensing of Environment*, **31** : 1-26.
- SOLBRIG O.T. 1993. Plant traits and adaptative strategies : their role in ecosystem function. In : Schulze E.D. & Mooney H.A. (Eds), *Biodiversity and ecosystem function*, Ecological Studies, vol. 99. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg and New York : 97-116.
- SOLBRIG O., MEDINA E. & SILVA JF. 1996 – Biodiversity and tropical savanna properties : a global view. In : Mooney H.A., Cushman J.F., Medina E., Sala O.E. & Schultze E.D. (Eds), SCOPE : 185-207.
- SOLTNER D. 1994 – Les bases de la production végétale. Tome 1 – Le Sol. 20^{ème} édition Coll. Sciences et Techniques agricoles.
- STAMOU G.P., ASIKIDIS M.D., ARGYROPOULOU M.D. & SGARDELIS S.P. 1993 – Ecological time versus standard clock time : the asymmetry of phenologies and the life history strategies of some soil arthropods from Mediterranean ecosystems. *Oikos*, **66** : 27-35.
- STATISTIX 1990 – Statistix 3.1., an interactive statistical analysis program for microcomputers. Analytical Software, 1-280.
- STEFFEN W.L., WALKER B.H., INGRAM J.S.I. & KOCK G.W. 1992 – Global Change and Terrestrial Ecosystems : the operational plan. IGBP report n°21.
- STEINBERGER Y. & WALLWORK J.A. 1985 – Composition and vertical distribution patterns of the microarthropod fauna in a Negev desert soil. *Journal of Zoology*, **206** : 329-339.
- STENECK R.S & DETHIER M.N. 1995 – Are functional classifications different for marine vs terrestrial plants ? A reply to Grime. *Oikos*, **73** : 122-124.

- STERNBERG M., GUTMAN M., PEREVOLOTSKY A., UNGAR E.D. & KIGEL J. 2000 – Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community : a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, **37** : 224-237.
- SUGIYAMA S. & BAZZAZ F.A. 1997 – Plasticity of seed output in response to soil nutrients and density in *Abutilon theophrasti* : implications for maintenance of genetic variation. *Oecologia*, **112** : 35-41.
- SYMSTAD A.J., TILMAN D., WILLSON J., KNOPS J.M.H. 1998 – Species loss and ecosystem functioning : effect of species identity and community composition. *Oikos*, **81** : 389-397.
- TABARANT F. & ESCADAFAL R. 2001 – Multitemporal classification of Landsat TM imagery for long term land surface changes : case study of the Menzel Habib test site (Tunisia). Symposium International, *Les régions arides surveillées depuis l'espace, de l'observation à la modélisation pour la gestion durable*, 12-15 novembre 2001, Marrackech, Maroc.
- TANNER J.E., HUGHES T.P. & CONNELL J.H. 1994 – Species coexistence, keystone species, and succession : a sensitivity analysis. *Ecology*, **75** (8) : 2204-2219.
- TATONI Th. 1992 – Evolution post-culturale des agrosystèmes de terrasses en Provence calcaire. Phytoécologie et impact humain. Thèse Doct. Sci., Univ. de Provence, Aix-Marseille I. 157 p. + annexes.
- TBIB A. 1998 – Conséquences de l'utilisation des ressources naturelles sur l'équilibre écologique en milieu aride tunisien. «Cas de Menzel Habib ». Mémoire DEA, Univ. Sci. Sfax, Tunisie. 89 p. + annexes.
- TELAHIGUE T., FLORET C. & LE FLOC'H E. 1987 – Succession post-culturale en zone aride de Tunisie. *Oecologia Plantarum*, **8** (22) : 45-58.
- ter BRAAK C.J.F. 1986 – Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67** (5) : 1167-1179.
- ter BRAAK C.J.F. 1987 – The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondance analysis. *Vegetatio*, **69** : 69-77.
- TESSIER D. 1994 – Rôle de l'eau sur les propriétés physiques des sols. *Sécheresse*, **3** (5) : 143-150.
- THOMPSON K. & GRIME J.P. 1979 – Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **67** : 893-921.
- TILMAN D. 1987 – On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, **1** : 304-315.
- TILMAN D. 1988 – Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- TILMAN D. 1996 – Biodiversity : population versus ecosystem stability. *Ecology* **77** (2) : 350-363.
- TONGWAY D.J. & LUDWIG J.A. 1994 – Small-scale resource heterogeneity in semi-arid landscapes. *Pacific Conservation Biology*, **1** : 201-208.
- TOULLEC H. 1997 - Dynamique des systèmes perturbés : dégradation, restauration et gestion des landes piétinées. Thèse Doct. Sci. (PhD), Université de Rennes I. 132 p.
- TRABAUT L. 1970 – Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc. (Premiers résultats). *Naturalia monspeliensia*, sér. Bot., Fasc. **21** : 231-242.
- TRABAUT L. 1980 – Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. Thèse d'état, Univ. Montpellier. 228 p.
- TRÉMONT R.M. 1994 – Life history attributes of plants in grazed and ungrazed grasslands on the northern tablelands of New South Wales. *Australian Journal of Botany*, **42** : 511-530.
- TUCKER C.J., TOWNSHEND J.R.G. & GOFF T.E. 1985 – African land cover classification using satellite data. *Science*, **227** : 369-375.
- TURNER I.M. 1994 – A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. *Journal of Biogeography*, **21** : 413-419.
- TURNER I.M. 1994 – Sclerophylly : primarily protective ? *Functional Ecology*, **8** : 669-675.
- TURNER M.G. 1989 – Landscape ecology : the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20** : 171-197.
- VALLES V., VALLES A.-M. & DOSSO M. 1982 – Méthodes actuelles d'étude des problèmes de salinité liés à l'irrigation. ORSTOM, Tunis. 75 p.

- van de KOPPEL J., RIETKERK M. & WEISSING F.J. 1997 – Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *TREE*, **12** (9) : 352-356.
- van de KOPPEL J. & RIETKERK M. 2000 – Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems. *Oikos*, **90** : 253-260.
- van der MAAREL E. 1988 – Vegetation dynamics : patterns in time and space. *Vegetatio*, **77** : 7-19.
- VASEK F.C. 1980 – Creosote bush : long-lived clones in the Mojave desert. *American Journal of Botany*, **67** : 246-255.
- VEZZA A. 1990 – La déprise rurale dans les pays du Ventoux : dynamique de la végétation en relation avec les sols. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. Aix-Marseille III : 143 p. + annexes.
- VIDAL P. 1982 – Les pelouses de la Drôme : caractéristiques floristiques, relations avec les facteurs géopédologiques et physiographiques, essai de zonage en vue de leur aménagement. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Aix-Marseille III : 78 p. + annexes.
- VISSER M. 2001 – Produire des semences autochtones pour réhabiliter des terres dégradées : le cas de *Stipa lagascae* R. & Sch. en Tunisie Présaharienne. Thèse Doct. Sci. (PhD), Univ. de Gand, Belgique. 374 p.
- WAECHTER P. 1982. Etude des relations entre les animaux domestiques et la végétation dans les steppes du sud de la Tunisie. Implications pastorales. Thèse Doct. Sci., Univ. de Montpellier II, France. 293 p.
- WALKER B.H. 1980 – Ecology and management of savanna ecosystems in South-Central Africa. In : Harris D.R. (Ed), *Human ecology in savanna environments*, Academic press, New York : 339-352.
- WALKER B.H. 1992 – Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation. Biology*, **6** : 18-23.
- WALKER B.H. 1993 – Rangeland ecology : understanding and managing change. *Ambio*, **22** : 80-87.
- WALKER B.H. 1995 – Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation. Biology*, **9** : 747-752.
- WALKER B.H. & NOY-MEIR I. 1982 – Aspects of the stability and resilience of savannaecosystems. In : Huntley B.H. & Walker B.H. (Eds), *Ecology of tropical savannas*, Springer-Verlag, Berlin, Allemagne : 556-590.
- WEDIN D.A. 1995 – Species, nitrogen, and grassland dynamics : the constraints of stuff. In : *Linking species and ecosystems*. Jones C.G. & Lawton J.H. (Eds), New York, Chapman & Hall, 374 p. : 253-262.
- WEIHER E., VAN DER WERF A., THOMPSON K., RODERICK M., GARNIER E. & ERIKSSON O. 1999 – Challenging Theophrastus : a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10** : 609-620.
- WESTHOFF V. 1967 – Problems and use of structure in the classification of vegetation. The diagnostic evaluation of structure in the Braun-Blanquet system. *Acta Botanica Neerlandica*, **15** : 495-511.
- WESTMAN W.E. 1978 – Measuring the inertia and resilience of ecosystems. *Bioscience*, **28** : 705-710.
- WESTMAN W.E. 1986 – Resilience : concepts and measures. In : Dell B., Hopkins A.J.M & Lamont B.B. (Eds), *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands : 5-19.
- WESTOBY M. 1989 – Selective forces exerted by vertebrate herbivores on plants. *TREE*, **4** (4) : 115-117.
- WESTOBY M. 1998 – A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199** : 213-227.
- WESTOBY M. 1999 – Generalization in functional plant ecology : the species sampling problem, plant ecology strategy schemes, and phylogeny. In : Pugnaire F.I. & Valladares F. (Eds), *Handbook of functional plant ecology*, Marcel Dekker : 847-872.
- WESTOBY M., WALKER B. & NOY-MEIR I. 1989 – Opportunistic management for rangeland not at equilibrium. *Journal of Range Management*, **42** : 266-274.
- WHITE P.S. 1979 – Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, **45** : 229-299.
- WHITE P.S. & PICKETT S.T.A. 1985 – Natural disturbance and patch dynamics : an introduction. In : Pickett S.T.A. & White P.S. (Eds), *The ecology of natural disturbances and patch dynamics*, Academic Press, New York : 3-13.
- WHITTAKER R.H. 1972 – Evolution and measurements of species diversity. *Taxon*, **21** : 213-251.

- WHITTAKER R.H. 1975 – Communities and ecosystems. 2nd édition, MacMillan, 385 p.
- WILSON E.O. 1988 – *Biodiversity*. National Academy Press, Washington, D.C., USA.
- WILSON J.B. & LEE W.G. 2000 – C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos*, **91** : 77-96.
- WISSEL C. 1984 – A universal law of the characteristic return time near thresholds. *Oecologia*, **65** : 101-107.
- YAKOVCHENKO V., SKORA L.J. & KAUFMAN D.D. 1996 – A biologically based indicators of soil quality. *Biol. Fert. Soils*, **21** : 245-251.
- YOUNG M.D. & SOLBRIG O. 1993 – The world's savannas. Economic driving forces, ecological constraints and policy options for sustainable land use. Man and the Biosphere Series, vol. 12.
- YOUNG M.M 1992 – Sustainable investment and resource use. Equity, environmental integrity and economic efficiency – MAB, vol. **9**, UNESCO, Paris : 176 p.
- ZINE S. 2000 – Déconvolution des signatures spectrales de séries d'images satellitales : application à la surveillance écologique de milieux arides. Mémoire de DEA, Univ. de Marne La Vallée. 41 p. + annexes.

TABLE DES MATIERES

RESUME.....	2
SOMMAIRE.....	4
INTRODUCTION GENERALE - PROBLEMATIQUE GLOBALE.....	6
PREMIERE PARTIE : COMPRENDRE LA DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS VEGETAUX POUR EVALUER LES PHENOMENES DE DEGRADATION DES TERRES ARIDES	12
PREAMBULE	13
CHAPITRE 1 : Dynamique des systèmes écologiques et dégradation.....	14
1.1. Perturbations et stress : moteur de la dynamique végétale	14
1.1.1. Les pressions de sélection: quel rôle dans la structuration des populations?.....	14
1.1.2. A propos des perturbations et des stress.....	15
1.1.3. Conséquences biologiques des perturbations et des stress sur la dynamique végétale	17
1.1.3.1. Les théories en question.....	17
1.1.3.2. A l'origine de la succession végétale.....	19
1.1.3.3. La réponse des écosystèmes : la vitesse de récupération ou résilience	22
1.1.3.4. Mécanisme clé de la dynamique de la biodiversité.....	23
1.2. Vers une compréhension des relations structure/fonction des écosystèmes en zone aride : application à la dégradation des écosystèmes	25
1.3. La désertification à l'ordre du jour.....	27
1.3.1. La désertification et ses définitions. Notion de dégradation.....	28
1.3.2. Participer à la stratégie de développement.....	30
1.3.3. Schéma conceptuel de la désertification.....	31
1.4. Les indicateurs ou comment estimer les phénomènes de dégradation.....	33
1.4.1. Qu'est ce qu'un indicateur ?	33
1.4.2. Qualités requises des indicateurs	34
1.4.3. Le concept d'indicateurs de la désertification.....	35
1.4.4. Echelle et représentativité des indicateurs	35
1.4.5. Notion de seuils	36
CHAPITRE 2 : Problematique et hypothèses.....	37
CHAPITRE 3 : Démarche méthodologique - Quels indicateurs pour la compréhension des phénomènes de dégradation?	39
3.1. Les indicateurs écologiques: indicateurs d'état et donc de changement d'état.....	39
3.1.1. Quelques définitions.....	39
3.1.2. Les indicateurs des milieux biophysiques	40
3.1.3. Les attributs vitaux de l'écosystème : indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques.....	41
3.1.3.1. AVEs décrivant la structure des systèmes écologiques et hypothèses à tester.....	41
3.1.3.2. AVEs décrivant le fonctionnement des systèmes écologiques et hypothèses à tester.....	41
3.1.3.3. AVEs décrivant l'adaptation des espèces et leur fonctionnement au sein des systèmes écologiques - hypothèses à tester.....	45
3.2. Apport de l'écologie du paysage à la compréhension de la dynamique des écosystèmes en zone aride: une mosaïque paysagère vue de l'espace.....	51
3.2.1. De l'écologie des systèmes écologiques à l'écologie des paysages : patron d'organisation de la végétation steppique, un AVE décrivant la structure de l'écosystème	51
3.2.2. Indicateurs des changements à long terme : AVEs et Attributs Vitaux du Paysage AVP.....	52
3.3. Changements écologiques et indicateurs "images".....	54

DEUXIEME PARTIE : CADRE GEOGRAPHIQUE ET METHODOLOGIQUE.....	60
PREAMBULE	61
CHAPITRE 4 : Des zones arides nord-africaines à Menzel Habib.....	62
4.1. Une longue histoire d'évolution	62
4.1.1. De l'origine des peuplements nord-africains... ..	62
4.1.2. ...A nos jours	62
4.2. La Tunisie présaharienne.....	63
4.2.1. Introduction.....	63
4.2.2. Où se trouve Menzel Habib ?	64
4.2.3. Elaboration des paysages	65
4.2.4. Les facteurs abiotiques limitants.....	65
4.2.5. L'homme et les ressources	66
4.3. Sensibilité à la désertification	69
4.4. Les études et projets menés à Menzel Habib	70
CHAPITRE 5 : Mesures et méthodes.....	73
5.1. Stratégie d'échantillonnage des milieux.....	73
5.1.1. Différents niveaux de perception.....	73
5.1.2. Caractérisation de chaque niveau par les observations de terrain	74
5.2. Choix des stations	75
5.2.1. Délimitation des unités paysagères (zones paysagères ZP)	75
5.2.2. Description des séquences de végétation et de leurs systèmes écologiques respectifs	76
5.3. Les observations et mesures écologiques de terrain : indicateurs de la structure et du fonctionnement des systèmes écologiques (AVE)	79
5.4. Utilisation d'un Système d'Information Géographique en vue de l'étude diachronique des changements à long terme	87
5.5. Changements écologiques et télédétection.....	89
5.5.1. Matériel.....	89
5.5.2. Méthodes d'exploitation des images satellitales pour obtenir des indicateurs écologiques.....	92
5.5.2.1. Les classifications.....	92
5.5.2.2. Reconnaissance et quantification d'objets élémentaires (ESE) : une nouvelle méthode, "la déconvolution spectrale"	92
5.5.2.3. Les indicateurs basés sur les valeurs radiométriques	93
5.5.2.4. Un indicateur "image" emprunté à l'écologie du paysage : un indice d'hétérogénéité spatiale	95
TROISIEME PARTIE : STRUCTURE ET FONCTIONNEMENT DES SYTEMES ECOLOGIQUES DANS LA REGION DE MENZEL HABIB : INDICATEURS D'ETAT A L'ECHELLE DE LA STATION	98
PREAMBULE	99
CHAPITRE 6 : Structure des systèmes écologiques en zone aride tunisienne	101
6.1. Structuration des peuplements végétaux steppiques de la zone d'étude.....	101
6.2. Structure des systèmes écologiques et attributs vitaux de l'écosystème (AVE).....	110
6.2.1. Richesse spécifique en espèces pérennes et annuelles.....	110
6.2.2. Diversité alpha et bêta	117
6.2.3. Couvert végétal total et biovolume	122
6.2.4. Densité des espèces pérennes	127
6.3. Structure spatiale et patron d'organisation de la végétation steppique.....	130
CHAPITRE 7 : Fonctionnement des systèmes écologiques en zone aride tunisienne.....	135
7.1. Les états de surface du sol.....	135
7.2. La disponibilité en eau des sols	141
7.3. La fertilité des sols	143
7.4. Le stock de graines viables du sol.....	152
7.5. La faune du sol.....	157
CHAPITRE 8 : Des indicateurs de dégradation hiérarchisés	159

CHAPITRE 9 : Adaptations et réponses fonctionnelles des espèces au sein des systèmes écologiques steppiques	166
9.1. Formes de vie et réponses des espèces sous climat méditerranéen aride	166
9.2. Espèces arido-actives et arido-passives : les types de Noy-Meir.....	171
9.3. Les stratégies adaptatives de Grime	174
9.4. Types fonctionnels et indicateurs de dégradation.....	186
9.5. Le concept d'espèces clés de voûte : est-il pertinent en zone aride tunisienne ?.....	205
QUATRIEME PARTIE : UNSYSTEME D'INFORMATION GEOGRAPHIQUE POUR EVALUER LA DYNAMIQUE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES ET DES PAYSAGESUR LE LONG TERME - UNE VISION REGIONALE DE LA DEGRADATION	210
PREAMBULE	211
CHAPITRE 10 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle de la station. De 1975 à nos jours	213
CHAPITRE 11 : Dynamique des systèmes écologiques à l'échelle du paysage - Comparaison diachronique des cartes des systèmes écologiques de 1975 à nos jours - Etude diachronique de données bibliographiques de 1948 à 2000	219
CHAPITRE 12 : Un schéma actualisé de la dynamique des systèmes écologiques	233
CINQUIEME PARTIE : UN OUTIL DE DETECTION DES CHANGEMENTS ECOLOGIQUES A LONG TERME : L'IMAGERIE SPATIALE OU LA TERRE VUE DU CIEL	235
PREAMBULE	236
CHAPITRE 13 : Une mosaïque vue de l'espace - Un indice d'hétérogénéité spatiale comme indicateur de dégradation	237
CHAPITRE 14 : Télédétection et "vérité-terrain"	245
14.1. Test de l'approche "classification" sur les données terrain	245
14.2. Classifications des images satellitales	248
CHAPITRE 15 : La déconvolution spectrale - Un outil issu de la télédétection.....	258
15.1. Analyse de la spectrométrie de terrain à l'aide des "transects"	263
15.1.1. Objectifs.....	263
15.1.2. Déconvolution avec 6 <i>endmembers</i>	264
15.1.3. Déconvolution avec 3 <i>endmembers</i>	265
15.2. Analyse de la radiométrie image.....	267
15.2.1. Objectifs.....	267
15.2.2. Résultats.....	267
15.2.2.1. Printemps 1999.....	268
15.2.2.2. Automne 1999	270
15.2.3. Bilan des tests	271
15.3. De la déconvolution spectrale des images... à la confrontation aux cartes écologiques.....	274
15.4. Que retenir de la déconvolution spectrale	278
SIXIEME PARTIE: SYN THESE GENERALE ET CONCLUSION.....	280
BIBLIOGRAPHIE.....	306
TABLE DES MATIERES	326
ANNEXES	329

ANNEXES

- Annexe 1** : Historique des études écologiques en Tunisie aride (plus spécialement à Menzel Habib)
- Annexe 2** : Carte des zones paysagères de la zone-test de Menzel Habib (Long *et al.* 1978)
- Annexe 3** : Fiche descriptive des systèmes écologiques prospectés
- Annexe 4** : Correspondance entre les sigles des stations présélectionnées et leur sigle en terme de système écologique d'après la typologie de Jauffret & Hanafi (en prép.).
- Annexe 5** : Comparaison des moyennes obtenues en utilisant 5 ou 10 lignes pour l'analyse linéaire de point-quadrats. Résultats du Test de Fisher (Test F)
- Annexe 6** : Liste floristique exhaustive et caractéristiques biologiques des espèces
- Annexe 7** : Légende de la carte des systèmes écologiques de la région de Menzel Habib 2000
- Annexe 8** : Valeurs des indicateurs analytiques caractérisant la structure des systèmes écologiques (stade de dégradation) de chaque séquence de végétation étudiée
- Annexe 9** : Valeurs des indicateurs analytiques caractérisant le fonctionnement des systèmes écologiques (stade de dégradation) de chaque séquence de végétation étudiée
- Annexe 10** : Résultats des analyses de variance sur la richesse spécifique totale et par type biologique
- Annexe 11** : Résultats des analyses de variance sur les indices de Shannon-Weaver et d'équitabilité
- Annexe 12** : Résultats des calculs de l'indice de Jaccard entre les systèmes écologiques et les séquences de végétation
- Annexe 13** : Résultats des analyses de variance sur les recouvrements végétaux
- Annexe 14** : Résultats des analyses de variance concernant la densité
- Annexe 15** : Résultats des analyses de variance sur les états de surface du sol
- Annexe 16** : Résultats des analyses édaphiques
- Annexe 17** : Résultats des analyses de variance concernant le nombre de germination
- Annexe 18** : Clé de détermination des stratégies d'histoire de vie selon la terminologie de Grime (1977) et répartition schématique des milieux correspondants dans l'espace agropastoral de la Tunisie présaharienne (Visser 2001, Jauffret & Visser, soumis)
- Annexe 19** : Comparaison diachronique des 60 stations tests – Evolution des systèmes écologiques entre deux dates 1975 et 2000
- Annexe 20** : « Cartes » d'hétérogénéité du paysage. Etude diachronique de l'hétérogénéité spatiale de 1986 à 1999
- Annexe 21** : Intervalles de confiance sur R2 et R

**Annexe 1 : Historique des études écologiques en Tunisie aride
(plus spécialement à Menzel Habib)**

Cette annexe reprend en très grande partie les informations d'un document existant, rédigé en 1998 par E. Le Floch. Les identités de chercheurs sont rapportées ici car ils sont également les auteurs, ou co-auteurs, de travaux qui pour leur grande majorité intéressent, même s'ils ne la concernent pas étroitement, notre zone d'étude et son destin en Tunisie aride.

Sans remonter aux prospections botaniques des siècles précédents, il faut noter que les travaux phytosociologiques et écologiques dans le Sud tunisien ont déjà une longue histoire. C'est ainsi que dès 1930 Braun-Blanquet entreprenait des prospections dont les résultats scientifiques concernant le sud de la Tunisie ne furent publiés qu'en 1949. Au cours d'une mission, effectuée en 1948, Guinochet étudia et cartographia les groupements végétaux d'un certain nombre de périmètres irrigués de la région des oasis. Ces travaux sont, hélas, restés à l'état de minutes non publiées.

A la demande du Gouvernement de la Tunisie, le Professeur Emberger, Directeur du Service de la Carte des Groupements Végétaux (CGV) établit en Tunisie une mission nord-africaine de son Service. En Tunisie le relais du Professeur Emberger était assuré par G. Long et les travaux durèrent de septembre 1952 à juillet 1957, axés essentiellement sur la prospection phytosociologique. Pour le Sud, concerné ici, Novikoff étudia les groupements végétaux hygrophiles et halophiles et Le Houérou les groupements végétaux steppiques. Ce travail donna lieu à de nombreuses publications et à l'établissement d'un nombre imposant de cartes qui pour la plupart ne furent jamais publiées. Quelques documents connurent cependant un meilleur sort parmi lesquels pour le Centre et le Sud :

- la Carte schématique des Groupements Végétaux de Tunisie, feuille de Sbeitla dressée par Long.
- La feuille de Gabès-Sidi Chemmak de la Carte des Groupements Végétaux de Tunisie dressée par Le Houérou avec la collaboration de Novikoff et Lebrun.

Il faut également porté au crédit de cette équipe (Long, Gounot, Le Houérou, Novikoff, Schoenenberger, Serres, Thiault), la participation à la réalisation de la feuille de Tunis-Sfax de la Carte Internationale du Tapis Végétal au 1/1000 000 publiée sous la direction de Gausson et Vernet. Elle couvre la Tunisie (sauf l'extrême Sud) et la partie orientale de l'Algérie jusqu'au 32° parallèle.

Dans ce cadre il faut aussi citer, concernant le sud de la Tunisie, la publication en 1967 de la Carte Phyto-Ecologique de la Tunisie Centrale et Méridionale. La carte publiée en deux feuilles au 1/500 000 a été dressée par Le Houérou avec la collaboration directe ou indirecte (emprunts faits à leurs travaux) de Bigot, Froment, Long, Van Swinderen et Schwaar.

De juin 1963 à janvier 1967, dans le cadre d'un projet de Planification Rural Intégrée de la Tunisie Centrale, sous l'égide des Nations-Unies (PNUD-FAO) des travaux de cartographie ont été menés à par Froment et Van Swinderen. Ces auteurs ont levé des cartes dans la partie occidentale de la Tunisie Centrale (Gouvernorats de Kairouan, Kasserine et la partie Nord du Gouvernorat de Gafsa). Les cartes définitives intitulées «Carte Physionomique des Groupements Végétaux» ont été éditées en tirage ozalid jointes aux notices publiées par les soins de la FAO.

En septembre 1968, le Gouvernement tunisien élaborait un programme devenu opérationnel en 1970 sous l'intitulé «Projet de Recherche et Développement Intégré des Régions Présahariennes de la Tunisie». Les travaux écologiques de ce programme se sont échelonnés de 1970 à 1981 et ont été conduits par des scientifiques tunisiens (Gaddès, Tèlahigue, Zemzemi) et français (Floret, D'herbes, Joffre R. & L.M., Le Floc'h, Pontanier, Waechter). La région de Zougrata (80 000 ha), actuellement dite de Menzel Habib, fut plus particulièrement étudiée car servant de modèle aux travaux et aux propositions qui en découlaient. Les principaux résultats des études écologiques entreprises sont rapportés dans Floret *et al.* 1978 ainsi que dans le rapport final du projet (FAO, 1979). Le premier de ces documents contenait en particulier la cartographie des sols, des séquences de végétation et de l'utilisation des sols au 1/200 000, ainsi que des systèmes écologiques 1/50 000. Y était également présenté un modèle écologique régional de l'évolution possible des superficies et des productions des différents systèmes écologiques. Plusieurs publications ont suivi dans les années de la décennies 1980-1990. Elles ont concerné la dynamique, la productivité, la sensibilité des unités à la désertification, *etc.*

Les scientifiques et techniciens de diverses disciplines sont encore au travail en Tunisie aride. Certains travaux, intéressants pour tout ou partie des zones arides de Tunisie, sont initiés en prolongation ou en dehors des structures de financement. Il faut ainsi dans ce sens signaler les études publiées sous la responsabilité de Nabli dans le cadre du Programme Flore et Végétation tunisiennes ; les travaux signés de Boukhris et Henchi, ainsi que l'imposant travail de El Hamrouni intitulé «Végétation forestière et préforestière de la Tunisie».

Dans le cadre de projets, touchant à l'évaluation des ressources, à la désertification et à ses conséquences, se trouvent réunis à la fois des écologues, des pédologues, des socio-économistes. Progressivement les travaux relatifs à la restauration et à la réhabilitation des terres dégradés ont vu le jour en Tunisie et ont concerné en tout premier lieu, sans toutefois y être confinés, la région de Menzel Habib. Trois projets bénéficiant de financements de la CCE se sont ainsi succédés avec de brèves interruptions de 1983 à 1997. A nouveau de nombreux écologues ont simultanément où successivement joint leurs efforts tant du côté tunisien (Akrimi, Chaieb, El Hamrouni, Ferchichi, Jedder, Loumirem, M'Charek, Neffati, Zaafour, Zemzemi) que des intervenants extérieurs impliqués venant d'autres pays [France (Bendali, Berger, Floret, Le Floc'h, Monroy Ata, Ourcival, Pontanier,

Rambal, Sayol) , Italie (Cacciari, Grego)]. Les synthèses des résultats acquis sont rassemblées dans les rapports finaux des contrats n°TSD. A.238F (TT) et TSD 0.414 TN de 1988 ; n° TS2*-0090-F (SP) de 1993 et n° TS3*CT92-0047 de 1997.

Une équipe belge de l'Université de Gand (Behaeghe, Reheul, Visser) mène depuis plusieurs années des travaux qui tout en étant surtout expérimentaux ont une grande portée sur l'avenir de toutes les terres dégradées de Tunisie aride.

Un projet «Suivi de l'impact des actions de développement et de la lutte contre la désertification» a bénéficié dans sa première phase d'un financement du PNUD (Projet TUN/88/004). L'objectif majeur de ce projet visait à concevoir et à mettre en place les premiers éléments d'un dispositif chargé, à partir des zones test convenablement choisies, d'évaluer sous ses principaux aspects (physique, écologique, socio-économique, etc.) l'impact des actions de développement et de lutte contre la désertification entreprises dans les régions prédésertiques de Tunisie. Les zones test, qui constituent de fait de véritables observatoires, sont choisies à la fois pour leur représentativité et pour l'avantage que présentent certaines d'entre-elles d'avoir fait l'objet d'études et de suivi sur de longues périodes. C'est ainsi que la région de Zougrata constituée l'une de ces zones test (Observatoire de Menzel Habib) où sur un certain nombre de stations ont été suivi des paramètres relatifs à l'évolution de la végétation, de la mobilité du sable, du bilan hydrique, de l'érodabilité des sols. L'ensemble de l'Observatoire fait également l'objet d'un suivi socio-économique. La remise en 1991 du rapport final de la partie de ce projet soutenue par le PNUD n'a pas signifiée la fin des travaux.

Enfin un projet intitulé «Population et Environnement» s'est attaché à l'étude des relations entre : croissance de la population - activités humaines et dégradation de la couverture végétale et des sols. Trois zones d'étude ont été choisies le long d'un gradient nord-sud. Deux de ces zones sont sises en zone aride : le site d'El Faouar et celui de Menzel Habib.

Depuis maintenant un demi-siècle les études se sont succédées dans la région et ceci a amplement justifié le choix de labelliser Menzel Habib en tant qu'Observatoire ROSELT (Réseau d'Observatoire et de Surveillance Ecologique à Long Terme; de l'Observatoire du Sahara et du Sahel) sous la responsabilité de l'IRA. Les instituts tunisiens [IRA (Jedder, Ouled Belgacem, Zaafour) et le département de Biologie de la Faculté des Sciences de Sfax [(Boukhris, Chaieb)] y effectuent de nombreux suivis écologiques sur cet observatoire.

Le nombre et la qualité des études conduites dans la région nous ont donc permis de disposer de documents de référence indispensables à l'identification et la validation d'indicateurs des changements écologiques à long terme dans le cadre du projet CAMELEO.

**Annexe 2 : Carte des zones paysagères de la zone-test
de Menzel Habib (Long *et al.* 1978)**



Échelle : 1/200 000

Légende :

- Zone paysagère 1 :** Secteur montagneux des Djebels El Haïra, Es Smaïa et Haïdoudi à forte dominance de lithosols sur roche calcaire dure et de régosols sur matériaux à nodules calcaires ; cette zone est utilisée comme terrain de parcours ; elle est occupée pour l'essentiel par des steppes à *Stipa tenacissima* (Alfa)
- Zone paysagère 2 :** Secteurs montagneux du Djebel Zemlet Beïda à sols régosoliques sur marnes avec des croûtes et encroûtements gypseux ; occupés par des steppes à ligneux bas ces terrains sont régulièrement pâturés.
- Zone paysagère 3 :** Zone de séguis englobant les glacis au nord du Djebel Zemlet El Beïda, à régosols sur limons à nodules calcaires ; zone traditionnellement cultivée, avec de nombreuses parcelles en friches et parcourues, malgré le faible couvert de la végétation pastorale.
- Zone paysagère 4 :** Secteur de la garaâ El Hajri ; il s'agit d'une zone englobant un système endoréique ainsi que les surfaces gypseuses dénudées avoisinantes ; la partie basse parfois inondée est favorable aux cultures vivrières en sec (piments, pastèques) lors de la décrue et de la céréaliculture en période normale. Les croûtes voisines constituent de fait l'impluvium et sont occupées par des steppes rases de végétation gypsophile. C'est un secteur à forte densité d'installation humaine.
- Zone paysagère 5 :** Secteur dit de Hamilet El Babouch : prédominance de régosols hérités des sols iso-humiques tronqués jusqu'au matériau à nodules calcaires ; zones sans intérêt pastoral ; la céréaliculture est largement pratiquée en année à pluviosité favorable ; en année sèche le sol reste totalement nu.
- Zone paysagère 6 :** Secteur des « koudiats », reliefs de croûtes et encroûtements gypseux sur Moipliocène gypseux, à marnes gypseuses du Weald ; la seule utilisation possible est le parcours.
- Zone paysagère 7 :** Bassin versant des oueds R'mel et Melah : il s'agit d'un secteur très hétérogène sur le plan des sols et de la végétation ; les nombreux talwegs, plus favorables du point de vue sols et bilan hydrique, sont plantés (Oliviers) ; les interfluves sont parcourus par des troupeaux ovins et caprins.
- Zone paysagère 8 :** Système semi-endoréique de la Garaâ Fatnassa avec un bas-fond inondable favorable aux cultures de décrue ; les croûtes gypseuses avoisinantes sont dénudées à la suite du pâturage.
- Zone paysagère 9 :** Système de la Garaâ Zougrata incluant tout le bassin versant ; la garaâ submergée temporairement est cultivée lors des décrues et lors des années à pluviosité faible à moyenne ; les talwegs (Oued Zitoun, Oued Betoum) en amont sont propices aux plantations arboricoles particulièrement abondantes dans cette région ; les interfluves sont parfois cultivés en céréales ; les lithosols sur croûtes calcaires ou gypseuses sont assez peu étendus et constituent de maigres parcours pour cette zone densément peuplée.
- Zone paysagère 10 :** Secteur de la Garaâ Fedjedj : il s'agit également d'un bas-fond à inondation temporaire partiellement cultivé, bordé de croûtes gypseuses et d'une petite zone de ségui constituée par les glacis des Djebels Es Smaïa et Haïdoudi ; ces glacis sont en général cultivés quand les précipitations le permettent.
- Zone paysagère 11 :** Vaste secteur ; constituant la plaine centrale de Menzel Habib, et caractérisé par des sierozems profonds, sablo-limoneux, tronqués par place ; cette zone est occupée par des steppes, physionomiquement dominées par *Rhanterium suaveolens*, présentant différents degrés de dégradation ; l'extension de la céréaliculture est particulièrement forte ici, ce secteur étant d'ailleurs très attractif pour l'ensemble des activités agricoles.

Annexe 3 : Fiche descriptive des systèmes écologiques prospectés

A - Caractères permanents**NOTE : / 5**

Date de l'enquête sur le terrain :

Observateurs :

Désignation de la zone paysagère concernée : ZP

Désignation de la zone écographique concernée : ZE

Numéro du système écologique : SE

Sigle du système écologique :

Lieu - dit :

Localisation

Coordonnées GPS :

Situation topographique

Pente (%) : Exposition : Altitude :

Géomorphologie :

Système écologique**1. Végétation**

Degré d'homogénéité du milieu :

Physionomie de la végétation :

Espèces dominantes :

Etat du couvert végétal : bon état état moyen très dégradé

2. Caractères du substrat

Roche affleurante (nature) :

Croûte affleurante (nature) :

Type de sol :

Texture de l'horizon de surface :

Erosion hydrique :

Erosion éolienne :

3. Utilisation des te Nature :

céréale :

arboriculture :

jachère :

mise en défens :

labours :

terrains de parcours :

éradication :

B - Caractères temporaires

Date/heure de l'enquête :

Observateurs :

ZP :

ZE :

SE :

Sigle du système écologique :

Lieu - dit :

1. Caractères du substrat

Aspect de la surface du sol : * voile éolien (%)

* pellicule de battance (%)

* micro-nebkas (%)

* éléments grossiers (%)

* dunes mobiles (%)

* pellicule saline (%)

Couleur du sol :

Radiométrie : O/N...Fich n°:.....

Rugosité de la surface :

2. Végétation - Utilisation des terres

Céréaliculture : nature

degré d'intensification :

état phénologique

couvert total (%) :

couvert céréale seule (%)

couvert des adventices (%) :

Arboriculture : nature

façons culturales

état phénologique

recouvrement total (%)

couvert des arbres seuls

couvert des herbacés (%)

Jachères : couvert de la végétation

Labours : ancien ou récent

état phénologique

rugosité de la surface

Eradication des ligneux : espèce végétale

Terrain de parcours : nature

phénologie des pérennes :

couvert des pérennes :

phénologie des herbacées :

couvert des herbacées :

liste des herbacées dominantes ou co-dominantes :

Mise en défens : date

couvert de la végétation :

clotûrée ou non clotûrée

phénologie de la végétation :

Plantation forestière :

Brise vent :

Périmètres irrigués :

3. Photos

Propriétaire de la pellicule :

N° de la pellicule :

Photo du Sol n° :

Photo de la Végétation n° :

Photo du Site n° :

Direction :

**Annexe 4 : Correspondance entre les sigles des stations présélectionnées
et leur sigle en terme de système écologique
d'après la typologie de Jauffret & Hanafi (en prép.).**

Zone de parcours sur steppe					
Stations présélectionnées	Sigles des SE	Coordonnées GPS	Stations présélectionnées	Sigles des SE	Coordonnées GPS
AA50	AA1	34,28207 ; 9,69287	RK23	AK1	34,19054 ; 9,66964
AA61	AA1	34,27524 ; 9,58679	RK29	RK0	34,13427 ; 9,81625
AA81	AP1	34,27284 ; 9,60905	RK32	RK1	34,12553 ; 9,79079
AA141	AA0	34,25176 ; 9,56170	RK33	RK1	34,15512 ; 9,75271
AR11	AR1	34,20401 ; 9,64543	RK34	RK1	34,18169 ; 9,68077
AR70	AR0	34,12881 ; 9,76050	RK37	RK2	34,16402 ; 9,68702
AZ4	ZA2	34,29177 ; 9,80170	RK41	RK2	34,17711 ; 9,71906
AZ6	AZ0	34,05552 ; 9,78444	RK44	RK1	34,19760 ; 9,67802
AZ11	AZ0	34,11932 ; 9,67489	RK47	RK0	34,22642 ; 9,66412
AZ19	AZ1	34,05618 ; 9,73216	RK51	AK1	34,28147 ; 9,71449
AZ20	AZ0	34,04269 ; 9,75078	RK56	RK1	34,22958 ; 9,76810
AZ25	AZ0	34,25951 ; 9,52939	RK77	AK1	34,19787 ; 9,59353
AZ76	AZ1	34,18934 ; 9,57564	RK86	AK2	34,22171 ; 9,73985
AZ98	AZ0	34,04246 ; 9,75210	RK95	RK1	34,15043 ; 9,80877
AZ142	AZ1	34,26473 ; 9,54135	RK97	RK0	34,15085 ; 9,82582
RK16	RK1	34,21925 ; 9,78096	RK99	AK1	34,20493 ; 9,60883
RK20	RK0	34,19865 ; 9,56721	RK101	AK2	34,27350 ; 9,76595
RK22	RK1	34,17323 ; 9,77533	RK184	RK0	34,12409 ; 9,80495
Champs cultivés					
aa1	aa	34,30216 ; 9,60256	rk28	rk	34,11191 ; 9,75349
aa10	aa	34,12535 ; 9,65442	rk32	rk	34,12629 ; 9,80439
aa19	aa	34,05618 ; 9,73216	rk39	rk	34,14555 ; 9,69204
aa62	aa - AA	34,28431 ; 9,58943	rk42	rk	34,15934 ; 9,76131
aa63	aa - AA	34,29734 ; 9,58861	rk45	rk	34,20944 ; 9,67753
aa65	aa - AA	34,29932 ; 9,59870	rk48	rk	34,24989 ; 9,67065
aa66	aa - AA	34,28205 ; 9,60179	rk53	rk	34,24379 ; 9,75177
aa82	aa	34,17584 ; 9,68605	rk55	rk	34,23866 ; 9,75706
aa201	aa	34,27151 ; 9,60790	rk79	rk	34,26910 ; 9,57541
rk9	rk	34,17512 ; 9,72175	rk93	rk	34,19556 ; 9,57333
rk13	rk	34,16895 ; 9,68421	rk100	rk	34,20489 ; 9,60867
rk15	rk	34,19415 ; 9,78017	rk182	rk	34,25389 ; 9,56139

**Annexe 5 : Comparaison des moyennes obtenues en utilisant
5 ou 10 lignes pour l'analyse linéaire de point-quadrats.**

Résultats du Test de Fisher (Test F)

Station	p*	Station	p*	Station	p*	Station	p*
AA50	1,00 NS	AZ19	0,74 NS	RK23	0,95 NS	RK51	0,98 NS
AA61	0,92 NS	AZ20	0,99 NS	RK29	0,75 NS	RK55	0,84 NS
AA81	0,87 NS	AZ25	0,99 NS	RK32	0,65 NS	RK77	0,88 NS
AA141	0,91 NS	AZ76	0,96 NS	RK33	0,91 NS	RK86	0,96 NS
AR11	0,93 NS	AZ98	0,98 NS	RK34	0,92 NS	RK95	0,95 NS
AR70	0,97 NS	AZ142	0,99 NS	RK37	0,99 NS	RK97	0,85 NS
AZ4	0,68 NS	RK16	0,99 NS	RK41	0,93 NS	RK99	0,86 NS
AZ6	0,95 NS	RK20	0,66 NS	RK44	0,83 NS	RK101	1,00 NS
AZ11	0,98 NS	RK22	0,80 NS	RK47	0,99 NS	RK184	0,96 NS

*Si la probabilité p est supérieure à 0,05, les différences ne sont pas significatives NS.

Dans tous les cas, le test est non significatif.

Annexe 6 : Liste floristique exhaustive et caractéristiques biologiques des espèces

Espèces	Code	Famille	Type biogéographique	Type biologique	Type de Noy-Meir	C.S.R.	Traits de vie						
							Hauteur (en cm)	Consistance des feuilles	Pilosité des feuilles	Type de dissémination	Période de floraison	Type de régénération	Acceptabilité
<i>Anarrhinum brevifolium</i> Desf.	Anbr	Scrophulariaceae	End.tun.	Ch	1	S	Moyenne	Semi-sclérophylle	Glabre	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Bonne
<i>Argyrolobium uniflorum</i> (Decne.) Jaub. & Spach	Arun	Fabaceae	Sah.-sind.	Ch	1	CRS	Petite	Malacophylle	Poilue	Endozoochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Artemisia campestris</i> L.	Arca	Asteraceae	Méd.	Ch	2	RS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Moyenne
<i>Astragalus armatus</i> Willd. subsp. <i>armatus</i>	Asar	Fabaceae	N.A.	Ch	2	CR	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Atractylis serratuloides</i> sieber ex Cass.	Atse	Asteraceae	Sah.-sind.	Ch	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Moyenne
<i>Deverra denudata</i> (Viv.) Pfiester & Podlech	Dede	Apiaceae	N.A.	Ch	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Sept-Mai	Semence	Moyenne
<i>Deverra tortuosa</i> (Desf.) DC.	Deto	Apiaceae	Trip.-Cyrén.-Egypte	Ch	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Moyenne
<i>Echiochilon fruticosum</i> Desf.	Ecfv	Boraginaceae	Sah.	Ch	2	CS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Toute l'année	Semence	Bonne
<i>Farsetia aegyptiaca</i> Turra	Faae	Brassicaceae	Sah.-sind.	Ch	2	CS	Moyenne	Semi-sclérophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Gymnocarpus decander</i> Forssk.	Gyde	Caryophyllaceae	Méd.-Sah.	Ch	2	S	Petite	Semi-succulente	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Haloxylon schmittianum</i> Pomel	Hasc	Chenopodiaceae	Sah.	Ch	2	S	Grande	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Faible
<i>Haloxylon scoparium</i> Pomel	Hasp	Chenopodiaceae	Méd.-Sah.	Ch	2	S	Grande	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Faible
<i>Helianthemum kahircicum</i> Delile	Heka	Cistaceae	Sah.-sind.	Ch	2	S	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Helianthemum lippii</i> (L.) Dum. Cours.	Heli	Cistaceae	Sah.-sind.	Ch	1	CR	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Helianthemum sessiliflorum</i> (Desf.)	Hese	Cistaceae	Sah.-sind.	Ch	1	CRS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Kickxia aegyptiaca</i> (L.) Nabelek	Kiae	Scrophulariaceae	Sah.	Ch	1	S	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Toute l'année	Semence	Moyenne
<i>Marrubium deserti</i> (De Noé) Cass.	Made	Lamiaceae	Sah.	Ch	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Moyenne
<i>Moricandia suffruticosa</i> (Desf.) Coss & Durieu	Mosu	Brassicaceae	Méd.-Sah.-sind.	Ch	2	RS	Grande	Semi-succulente	Glabre	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Nitraria retusa</i> (Forsk.) Asch.	Nire	Zygophyllaceae	Sah.-sind.	Ch	2	S	Grande	Succulente	Glabre	Zoochore ?	Printps - Eté - Aut	Semence	Moyenne
<i>Ononis natrix</i> L.	Onna	Fabaceae	Méd.	Ch	2	RS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Reaumuria vermiculata</i> L.	Reve	Tamariaceae	E. Méd.	Ch	2	RS	Moyenne	Semi-succulente	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Rhanterium suaveolens</i> Desf.	Rhsu	Asteraceae	N.A.	Ch	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Epizoochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Salsola vermiculata</i> L.	Save	Chenopodiaceae	Méd.-Sah.	Ch	2	S	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Mixte	Moyenne
<i>Salvia aegyptiaca</i> L.	Saae	Lamiaceae	Sah.-sind.	Ch	2	CR	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Seriphidium herba-alba</i> (Asso) J. Sojak	Seha	Asteraceae	Méd.-Sah.-sind.	Ch	2	S	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Faible
<i>Teucrium polium</i> L. subsp. <i>polium</i>	Tepo	Lamiaceae	Eur. Méd.	Ch	2	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.	Thhi	Thymelaceae	Méd.	Ch	2	RS	Grande	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Zygophyllum album</i> L.	Zyal	Zygophyllaceae	Sah.-sind.	Ch	2	S	Petite	Semi-succulente	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Allium roseum</i> L.	Alro	Liliaceae	Méd.	G	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Asphodelus refractus</i> Boiss.	Asre	Liliaceae	Sah.	G	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav.	Aste	Liliaceae	Macar.-Méd.	G	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Dipcadi serotinum</i> (L.) Medik.	Dise	Liliaceae	Méd.	G	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Scilla villosa</i> Desf.	Scvi	Liliaceae	Madère, W. Méd.	G	1	S	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Scorzonera undulata</i> Vahl.	Scun	Asteraceae	Méd.	G	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Mixte	Bonne
<i>Aeluropus littoralis</i> (Gouan) Parl.	Aeli	Poaceae	Circumméd.	H	2	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Astragalus algerianus</i> E. Sheld.	Asal	Fabaceae	Ibéro.-Maur.	H	1	CR	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Astragalus caprinus</i> L.	Asca	Fabaceae	Méd.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Atractylis cardius</i> (Forsk.) C. Chr.	Atca	Asteraceae	Méd.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Cardopatum corymbosum</i> (L.) Pers.	Caco	Asteraceae	Alg. Tun.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	Ceci	Poaceae	Trop.-Méd	H	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Cynodon dactylon</i> L.	Cyda	Poaceae	Cosm.	H	2	CR	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	printemps	Mixte	Bonne
<i>Diplotaxis harra</i> (Forsk.) Boiss.	Diha	Brassicaceae	Méd.-Iran-Tour.	H	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Echium humile</i> Desf. subsp. <i>pyncnantum</i> (Pomel) Greuter & Burdet	Echu	Boraginaceae	N.A.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Erodium glaucophyllum</i> (L.) L'Hér. in Aiton	Ergl	Geraniaceae	Méd.-Sah.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Haplophyllum tuberculatum</i> (Forsk.) Juss.	Haut	Rutaceae	Sah.-sind.	H	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Herniaria fontanesii</i> J. Gay subsp. <i>fontanesii</i>	Hefo	Caryophyllaceae	End. N.A.	H	2	CS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Mixte	Moyenne
<i>Launaea mucronata</i> (Forsk.) Muschl.	Lamu	Asteraceae	Méd.	H	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Lotus creticus</i> L.	Locr	Fabaceae	Méd.	H	1	CR	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Lygeum spartum</i> Loefl. Ex. L.	Lysp	Poaceae	Méd.	H	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Moyenne
<i>Peganum harmala</i> L.	Peha	Zygophyllaceae	Cosm.	H	1	CR	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Plantago albicans</i> L.	Plal	Plantaginaceae	Méd.	H	1	CRS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Polygonum equisetiforme</i> Sm.	Poeq	Polygonaceae	Méd.	H	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Stipa lagascae</i> Roem. & Schult.	Ssla	Poaceae	Méd.	H	2	CS	Moyenne	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Bonne
<i>Stipagrostis ciliata</i> (Desf.) de Winter	Stci	Poaceae	N.A.et S. Trop.	H	2	CS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne

Espèces	Code	Famille	Type biogéographique	Type biologique	Type de Noy-Meir	C.S.R.	Traits de vie						
							Hauteur (en cm)	Consistance des feuilles	Pilosité des feuilles	Type de disémination	Période de floraison	Type de régénération	Acceptabilité
<i>Stipagrostis plumosa</i> (L.) Munro	Stpl	Poaceae	Sah.-sind.	H	2	CS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Stipagrostis pungens</i> (Desf.) de Winter	Stpu	Poaceae	Sah.-Afr. S.	H	1	RS	Grande	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Moyenne
<i>Cistanche</i> sp.	Cisp	Orobanchaceae	N.A.	Parasite	1	RS	Petite	Ecailles	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Cuscuta</i> sp.	Cusp	Convolvulaceae	Cosm.	Parasite	1	R	Petite	absence	absence	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Orobanche</i> sp.	Orsp	Orobanchaceae	-	Parasite	1	RS	Petite	Ecailles	Glabre	Anémochore	Printemps	Mixte	Faible
<i>Adonis microcarpa</i> DC.	Admi	Renonculaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Anacyclus cyrtolepidioides</i> Pomel.	Ancy	Asteraceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Anagallis arvensis</i> L.	Anar	Primulaceae	Sub. cosmo.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Anchusa hispida</i> Forssk.	Anhi	Boraginaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Epizoochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Moyenne
<i>Arnebia decumbens</i> (Vent.) Coss. & Kralik.	Arde	Boraginaceae	End. Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Asteriscus hierochunticus</i> (Michon) Wiklund	Ashi	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Sclérophylle	Glabre	Ombrohydrochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Astragalus corrugatus</i> Bertol.	Asco	Fabaceae	Méd.-Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Astragalus haurensis</i> Boiss.	Asha	Fabaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Atractylis proliфера</i> Boiss.	Atrp	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Bassia muricata</i> (L.) Asch.	Bamu	Chenopodiaceae	Sah.	Th	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Epizoochore	Toute l'année	Semence	Faible
<i>Brassica tounefortii</i> Gouan	Brto	Brassicaceae	Méd.	Th	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Calendula aegyptiaca</i> L.	Caee	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Carduus genulus</i> Pomel	Cage	Asteraceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Carduus</i> sp.	Casp	Asteraceae	-	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Centaurea furfuracea</i> Coss. & Durieu	Cefu	Asteraceae	Sah.-sind	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Chrysanthemum coronarium</i> L.	Chco	Asteraceae	Méd.	Th	1	RS	Grande	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Citrullus cotocynthis</i> (L.) Schrad.	Cico	Cucurbitaceae	Trop.-Méd	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Faible
<i>Cleome ambyocarpa</i> Barrate & Murb.	Clam	Capparidaceae	Sah.-sind	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Cutandia dichotoma</i> (Forssk.) Trab.	Cudi	Poaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Daucus syriacus</i> Murb.	Dasy	Apiaceae	End. Lybico-Tun.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Diplotaxis simplex</i> (Viv.) Spreng.	Disi	Brassicaceae	Alg.-Tun.-Lyb.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Emex spinosa</i> (L.) Campd.	Emsp	Polygonaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Enarthrocarpus clavatus</i> Godr.	Encl	Brassicaceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Erodium laciniatum</i> (Cav.) Willd.	Erlo	Geraniaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Erica sativa</i> Mill. subsp. <i>longirostris</i> (Uechtr.) Jahand. et Maire	Ersa	Brassicaceae	Méd.	Th	1	RS	Moyenne	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Eryngium ilicifolium</i> Lam.	Eril	Asteraceae	Ibéro.-Maur.	Th	1	RS	Petite	Semi-sclérophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Euphorbia retusa</i> Forssk.	Eure	Euphorbiaceae	End. Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Euphorbia terracina</i> L.	Eute	Euphorbiaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Faible
<i>Fagonia glutinosa</i> Delile	Fagl	Zygophyllaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Filago argentea</i> (Pomel) Chrtek & Holub.	Fiar	Asteraceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Filago pyramidalis</i> L.	Fipy	Asteraceae	Eur. Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Hedysarum spinosissimum</i> L.	Hesp	Fabaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Hippocrepis areolata</i> Desv.	Hiar	Fabaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Hordeum murinum</i> L.	Homu	Poaceae	Cosm.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Iffoga spicata</i> (Forssk.) Sch. Bip.	Ifsp	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Koelpinia linearis</i> Pall.	Koli	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Bonne
<i>Lactuca</i> sp.	Lasp	Asteraceae	ind	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printps - Eté - Aut	Semence	Moyenne
<i>Lappula spinocarpos</i> (Forssk.) Ash ex Kunze	Lasp	Boraginaceae	Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Lathyrus</i> sp.	Lasp	Fabaceae	ind	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Launaea capitata</i> (Spreng.) Dandy	Laca	Asteraceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Linaria laxiflora</i> Desf.	Lila	Scrophulariaceae	Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Lobularia lybica</i> (Viv.) Meissn.	Loly	Brassicaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Aut - Hiv - Printps	Semence	Moyenne
<i>Lolium temulentum</i> L.	Lote	Poaceae	Subcosm.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Malcolmia nana</i> (DC.) Boiss.	Mana	Brassicaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Malva aegyptiaca</i> L.	Maee	Malvaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Matricaria aurea</i> (Loefl.) Sch. Bip.	Maau	Asteraceae	W. As. N.A. Esp.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Mathiola longipetala</i> (Vent.) DC.	Malo	Brassicaceae	Méd.-Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Medicago laciniata</i> (L.) Mill.	Mela	Fabaceae	Méd.-Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Medicago minima</i> (L.) L.	Memi	Fabaceae	Eur.-Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Metr	Fabaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Bonne

Annexe 6

Espèces	Code	Famille	Type			C.S.R.	Traits de vie						
			biogéographique	biologique	Noy-Meir		Hauteur (en cm)	Consistance des feuilles	Pilosité des feuilles	Type de dissémination	Période de floraison	Type de régénération	Acceptabilité
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	Meer	Aizoaceae	Méd.-Aust.	Th	1	RS	Petite	Succulente	Glabre	Ombrohydrochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Muricaria prostrata</i> (Desf.) Desv.	Mupr	Brassicaceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Onopordum arenarium</i> (Desf.) Pomel	Onar	Asteraceae	N.A.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Onopordum espiniae</i> Coss. & Bonnet	Ones	Asteraceae	End. Tun.-Lyb.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Paronichia arabica</i> (L.) DC.	Paar	Caryophyllaceae	Sah.-sind.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Picris asplenoides</i> L.	Pias	Asteraceae	Méd.-Sah.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Poilue	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Plantago coronopus</i> L.	Plal	Plantaginaceae	Euras.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Ombrohydrochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Reseda decursiva</i> Forssk.	Rede	Resedaceae	S. Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Rostraria salzmannii</i> (Boiss. & Reut.) Holub	Rosa	Poaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Schismus barbatus</i> (L.) P. Beauv.	Scba	Poaceae	Macar.-Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Bonne
<i>Senecio glaucus</i> subsp. <i>coronopifolius</i> (Maire) C. Alexander	Segl	Asteraceae	Macar.-Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Silene arenarioides</i> Desf.	Siar	Caryophyllaceae	Sah. Sept.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Anémochore/Anémochore/	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Stipa capensis</i> Thunb.	Stca	Poaceae	Circumméd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Epizoochore	Printemps	Semence	Moyenne
<i>Thesium humile</i> Vahl.	Thhu	Santalaceae	Méd.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Barochore	Printemps	Semence	Faible
<i>Trigonella stellata</i> Forssk.	Trst	Fabaceae	Sah.-Iran.-Tour.	Th	1	RS	Petite	Malacophylle	Glabre	Ombrohydrochore	Printemps	Semence	Moyenne

Légende :

Type biologique

Ch Chaméphytes

G Géophytes

H Hémicryptophytes

Th Thérophytes

Type de Noy-Meir

1 Arido-passives

2 Arido-actives

Annexe 7 : Légende de la carte des systèmes écologiques de la région de Menzel Habib 2000

Sigles des systèmes		SD1	SD0	GD1	GD0	AZ2	AZ1	AZ0	ZA1	ZA0	AA1	AA0	aa	PA1	PA0	SA1	SA0				
BIOCLIMAT		Précipitation moyenne annuelle : 170mm				Températures moyennes annuelles : 21°C				Etage bioclimatique méditerranéen aride inférieur à hivern doux											
HYPOMETRIE		150-290m		100-150m		85-120 m				80-100m											
GEOMORPHOLOGIE		Montagnes calcaires à reliefs disséqués		Glacis à encroûtement calcaire et buttes-témoins de l'ancienne surface villafranchienne à croûte calcaire		Glacis d'érosion et terrasses à croûte et encroûtement gypseux				Glacis d'érosion à croûte et encroûtement gypseux démantelés et à léger voile sableux		Glacis d'érosion sur matériau à nodules calcaires			Glacis d'érosion sur matériau à nodules calcaires et à pellicule de battance		Glacis d'érosion sur matériau à nodules calcaires couvert d'un voile sableux (1-15 cm)				
VEGETATION		HERBACEES ET LIGNEUX BAS		LIGNEUX BAS		LIGNEUX BAS															
Espèces dominantes		<i>Stipa tenacissima</i> <i>Anemisia herba-alba</i> <i>Gymnocarpus decander</i> <i>Hammada scoparia</i>		<i>Gymnocarpus decander</i> <i>Atractylis serratoloides</i> <i>Helianthemum lippii</i> var. <i>sessiliflorum</i> <i>Helianthemum kahircum</i> <i>Helianthemum kahircum</i>		<i>Lygeum spartum</i> <i>Kickxia aegyptiaca</i> <i>Atractylis serratoloides</i> <i>Gymnocarpus decander</i>	<i>Atractylis serratoloides</i> <i>Zygophyllum album</i> <i>Helianthemum kahircum</i> <i>Gymnocarpus decander</i>	<i>Atractylis serratoloides</i> <i>Zygophyllum album</i> <i>Helianthemum kahircum</i> <i>Gymnocarpus decander</i>	<i>Astragalus armatus</i> <i>Atractylis serratoloides</i> <i>Linaria aegyptiaca</i> <i>Helianthemum kahircum</i>	<i>Haloxylon scoparium</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Erodium glaucophyllum</i> <i>Seriphidium herba-alba</i>	<i>Artemisia campestris</i> <i>Pituranthos tortuosus</i> <i>Erodium glaucophyllum</i> <i>Kickxia aegyptiaca</i>	<i>Diploptis harra</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Deverra tortuosa</i> <i>Thymelaea hirsuta</i>	<i>Pituranthos tortuosus</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Thymelaea hirsuta</i> <i>Erodium glaucophyllum</i>	<i>Astragalus armatus</i> <i>Thymelaea hirsuta</i> <i>Atractylis serratoloides</i> <i>Kickxia aegyptiaca</i>							
Etat de couvert végétal		Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Peu dégradé	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé				
% Recouvrement		6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	16-25 %	6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %				
SOLS		Type pédogénétique		Bruts d'érosion Lithosols		Régosols sur croûte calcaire démantelée		Sols à accumulation gypseuse (croûte ou encroûtement) Présence éventuelle d'un recouvrement sableux éolien				Sols isohumiques bruns subtropicaux tronqués ou régosols sur limons à nodules calcaires Présence éventuelle d'un encroûtement calcaire ou gypseux et d'un voile sableux			Présence éventuelle d'un encroûtement calcaire ou gypseux et d'un voile sableux par endroit						
Erosion		Forte érosion hydrique : vallons et ravins		Forte érosion hydrique : ravins et ravineaux		Erosion hydro-éolienne moyenne à forte : ravins, voile sableux par endroit, déflation...		Erosion hydro-éolienne moyenne à forte : ravins, voile sableux par endroit, déflation...				Erosion hydro-éolienne moyenne à faible : rigoles, léger voile éolien			Erosion hydro-éolienne moyenne à faible : pellicule de battance, déflation...		Erosion hydro-éolienne moyenne à faible : voile sableux, pellicule...				
POPULATION		Habitat		Habitat dispersé avec constructions en dur				Habitat dispersé avec constructions en dur		Habitat plus ou moins concentré avec constructions en dur						Habitat plus ou moins concentré avec constructions en dur					
HUMAINE		Points d'eau Citernes de ruissellement - puits, citernes métalliques...																			
Activités humaines : animaux domestiques, cultures,...		Utilisation des parcours par les ovins et les caprins durant toute l'année, Arboriculture derrière jessours et tabias (oliviers, amandiers, figuiers...)				Utilisation intensive des parcours durant toute l'année par les ovins et les caprins				Utilisation intensive des parcours durant toute l'année par les ovins et les caprins				Eradication des ligneux <i>Artemisia herba-alba</i>		<i>Hammada scoparia</i> , Aménagement des glacis (jessours, tabias,...) ; arboriculture (oliviers, grenadiers,...) et céréaliculture, parcours sur chaume et sur jachère		Cueillette de <i>Pituranthos tortuosus</i> , <i>Thymelaea hirsuta</i> , <i>Hammada schmittiana</i> ,... pour usage domestique ; céréaliculture épisodique; parcours sur chaume et sur jachère		Cueillette de <i>Deverra tortuosa</i> , <i>Thymelaea hirsuta</i> , <i>Haloxylon schmittianum</i> à usage domestique; céréaliculture épisodique; parcours sur chaume et sur jachère	
AMENAGEMENT		Pistes, jessours, tabias,...				Clôtures pour le parage des troupeaux, pistes, utilisation de l'énergie solaire (panneaux solaires)				Clôtures pour le parage des troupeaux, pistes, utilisation de l'énergie solaire (panneaux solaires)				Pistes, tabias, jessours, clôtures, électricité,.... Mise en défens,....							

Annexe 7

Sigles des systèmes		LK3	LK2	LK1	RK3	RK2	RK1	RK0	rk1	rk0	AK3	AK2	AK1	AK0		
BIOCLIMAT		Q : 15-20 m : 5°C M : 32°C														
HYSOMETRIE		60-90m														
GEOMORPHOLOGIE		Plaines à légères accumulations sableuses et à croûte et encroûtement gypseux au pied des glaciers			Plaines à accumulations sableuses au pied des glaciers			Plaines à accumulations sableuses au pied des glaciers								
VEGETATION	Type phytosociologique (formations)	HERBACEES ET LIGNEUX BAS					HERBACEES ET LIGNEUX BAS		HERBACEES (CHAUME, JACHERE)		LIGNEUX BAS					
	Espèces dominantes	<i>Lygeum spartum</i> <i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Crotalaria dichotoma</i>			<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Sida lagascae</i> <i>Salsola vermiculata</i> <i>Astragalus armatus</i>			<i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Astragalus armatus</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Sida lagascae</i>		<i>Deverra tortuosa</i> <i>Crotalaria dichotoma</i> <i>Cynodon dactylon</i> <i>Artemisia campestris</i>		<i>Astragalus armatus</i> <i>Rhanterium suaveolens</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Salsola vermiculata</i>		<i>Astragalus armatus</i> <i>Atractylis serratuloides</i> <i>Salsola vermiculata</i> <i>Rhanterium suaveolens</i>		
	Etat de couvert végétal	Bon état	Peu dégradé	Dégradé	Bon état	Peu dégradé	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Bon état	Peu dégradé	Dégradé	Très dégradé		
% Recouvrement		>25 %	16-25 %	6-15 %	>25 %	16-25 %	6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	>25 %	16-25 %	6-15 %	0-5 %		
SOLS	Type pédogénétique	Sierozems sableux ou peu évolués d'apports steppeisés pouvant enterrer un sol brun subtropical ou un encroûtement gypseux					Sierozems pouvant être tronqués jusqu'au matériau à nodules calcaires (régosols)			Sierozems sableux steppeisés pouvant enterrer un sol brun subtropical ou un encroûtement gypseux						
	Erosion	Erosion hydro-éolienne moyenne à faible : léger voile sableux, pellicule par endroit,...			Erosion éolienne moyenne à forte : accumulation de sable par endroit (formation de micro-dunes de 30 cm de haut sur 1m de large en moyenne)			Erosion éolienne moyenne à forte : accumulation de sable par endroit (formation de micro-dunes de 30 cm de haut sur 1m de large en moyenne)								
POPULATION HUMAINE	Habitat	Habitat plus ou moins dispersé avec constructions en dur et quelques rares tentes et abris pour éleveurs														
	Points d'eau	Utilisation des citernes métalliques							Forages et puits de surface		Pas de points d'eau, utilisation des citernes métalliques					
AMENAGEMENT	Activités humaines : animaux domestiques, cultures,...	Cueillette de bois pour usage domestique (<i>Rhanterium suaveolens</i> , <i>Lygeum spartum</i> ,...) Extension de l'arboriculture (oliviers)								Arboriculture et céréaliculture, parcours sur chaume et sur jachère		Utilisation des parcours par les caprins et les ovins toute l'année et par les camélins au printemps et en été				
	AMENAGEMENT	Routes goudronnées, pistes, clôtures pour mise en défens (plaques de ciment, branches d'arbres,...) ; plantations sylvo-pastorales, pépinière,...										Routes, brise-vent, puits, tabias, électricité,...		Pistes, brise-vents, tabias,...		

Annexe 7

Sigles des systèmes		HK1	HK0	AR1	AR0	ZR1	zr	NS	pv	
BIOCLIMAT										
HYPOMETRIE										
GEOMORPHOLOGIE		plaines anciennement cultivées à pellicule de battance sur matériau à nodules calcaires au pied des glacis	plaines anciennement cultivées à pellicule de battance sur matériau à nodules calcaires au pied des glacis	Relief dunaire plus ou moins fixé		Zones d'épandage des oueds avec la présence de dunes fixées (nebkhas)			Dépressions	
VEGETATION	Type physionomique (formations)			HERBACEES		LIGNEUX HAUTS, LIGNEUX BAS, HERBACEES	HERBACEES (CHAUME, JACHERE)	LIGNEUX BAS ET HERBACEES	HERBACEES (CHAUME, JACHERE)	
	Espèces dominantes	<i>Thymelaea hirsuta</i> <i>Astragalus armatus</i> <i>Deverra tortuosa</i> <i>Polygonum equisetiforme</i>	<i>Stipagrostis pungens</i> <i>Cleome ambyocarpa</i> <i>Plantago albicans</i> <i>Argyrobolium uniflorum</i>	<i>Ziziphus lotus</i> <i>Cynodon dactylon</i> <i>Lavandula multifida</i> <i>Polygonum equisetiforme</i>	<i>Cynodon dactylon</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Deverra tortuosa</i> <i>Ziziphus lotus</i>	<i>Suaeda mollis</i> <i>Aeluropus litoralis</i> <i>Arthrocnemum macrostachyum</i> <i>Nitraria retusa</i>	<i>Cynodon dactylon</i> <i>Artemisia campestris</i> <i>Polygonum equisetiforme</i> <i>Malva aegyptiaca</i>			
	Etat de couvert végétal	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Dégradé	Très dégradé	Très dégradé	Très dégradé	
		% Recouvrement		6-15 %	0-5 %	6-15 %	0-5 %	16-25 %	0-5 %	
SOLS	Type pédogénétique	Idem RK avec démantèlement de la croûte et mise en place d'une pellicule de battance et d'un reg caillouteux par endroit		Sols bruts d'apports éoliens plus ou moins fixés		Sols peu évolués alluviaux profonds à texture sablo-limoneuse, éventuellement sables en profondeur			Sols halomorphes salins plus ou moins salés sur encroûtement gypseux de nappe	Sols peu évolués alluviaux ou hydromorphes, légèrement salés à NP peu profonde, Croûte gypseuse de nappe
	Erosion	Fable érosion hydro-éolienne: pellicule de battance, reg caillouteux		Érosion éolienne moyenne : accumulations de sable en dunes semi- fixées		Zones d'infiltration et d'accumulation inondables temporairement			Zones d'infiltration et d'accumulation submergées temporairement	
POPULATION	Habitat	Habitat dispersé avec constructions en dur		Pas d'habitat		Habitat concentré sur les périphéries				
	Points d'eau					Puits de surface				
HUMAINE	Activités humaines : animaux domestiques, cultures,...	Cueillette de <i>Thymelaea hirsuta</i> pour usage domestique, Céréaliculture épisodique		Utilisation des parcours toute l'année par les ovins et les caprins à l'exception de l'été		Cueillette du bois Utilisation des parcours toute l'année	Céréaliculture Arboriculture Culture vivrière Parcours sur chaume et sur jachère	Parcours pour ovins et caprins, Culture sous serres Céréaliculture et Arboriculture	Céréaliculture, culture vivrière de décur, Arboriculture	
AMENAGEMENT										
Plantations sylvo-pastorales pour fixation des dunes Pistes, tabias, puits de surface, plantation d'arbres, brise-vents, électricité,...										

Annexe 8 : Valeurs des indicateurs analytiques caractérisant la structure des systèmes écologiques (stade de dégradation) de chaque séquence de végétation étudiée

	Séquence AR		Séquence RK		
Richesse spécifique					
Totale	1,1 < AR0 < 12,4	2,4 < AR1 < 5,8	1,7 < RK0 < 17,2	3,6 < RK1 < 18,1	3,7 < RK2 < 17,5
Ch	0,1 < AR0 < 0,9	2,1 < AR1 < 3,1	1,5 < RK0 < 4,0	3,3 < RK1 < 3,6	3,2 < RK2 < 4,9
H	0 < AR0 < 0,9	0 < AR1 < 3,1	0 < RK0 < 2,9	0 < RK1 < 2,9	0 < RK2 < 2,8
G	0 < AR0 < 1,6	0 < AR1 < 1,6	0 < RK0 < 1,2	0 < RK1 < 1,2	0 < RK2 < 0,7
Th	0 < AR0 < 7,7	0 < AR1 < 8,2	0 < RK0 < 10,2	0 < RK1 < 10,9	0 < RK2 < 9,8
Pérennes	0,1 < AR0 < 1,8	2,1 < AR1 < 6,2	1,5 < RK0 < 6,9	3,3 < RK1 < 6,5	3,2 < RK2 < 7,7
Annuelles	0 < AR0 < 9,3	0 < AR1 < 9,8	0 < RK0 < 11,4	0 < RK1 < 12,1	0 < RK2 < 10,5
Diversité alpha :					
* Indice de Shannon-Weaver	0,3 < AR0 < 2,9	0 < AR1 < 2,9	0,1 < RK0 < 3,4	0,9 < RK1 < 3,5	0,8 < RK2 < 3,4
* Equilibrabilité	0,2 < AR0 < 0,84	0 < AR1 < 0,77	0,1 < RK0 < 0,85	0,5 < RK1 < 0,85	0,4 < RK2 < 0,82
Recouvrement (%)					
Total	0 < AR0 < 25,0	0,1 < AR1 < 49,1	2,9 < RK0 < 44,8	8,7 < RK1 < 40,5	14,1 < RK2 < 42,4
Ch	0 < AR0 < 1,2	0,1 < AR1 < 8,5	2,9 < RK0 < 7,5	8,7 < RK1 < 11,1	14,1 < RK2 < 19,3
H	0 < AR0 < 1,2	0 < AR1 < 6,9	0 < RK0 < 11,1	0 < RK1 < 5,0	0 < RK2 < 3,8
G	0 < AR0 < 4,3	0 < AR1 < 8,2	0 < RK0 < 2,4	0 < RK1 < 4,6	0 < RK2 < 2,3
Th	0 < AR0 < 18,3	0 < AR1 < 25,5	0 < RK0 < 23,8	0 < RK1 < 19,8	0 < RK2 < 17,0
Densité des pérennes	7,4 < AR0 < 112,3	16,2 < AR1 < 64,6	53,8 < RK0 < 102,4	62,4 < RK1 < 86,3	83,6 < RK2 < 126,7

	Séquence AA		Séquence AZ		
Richesse spécifique					
Totale	0 < AA0 < 5,6	2,3 < AA1 < 12,9	1,9 < AZ0 < 10,1	3,7 < AZ1 < 12,3	6,1 < AZ2 < 11,0
Ch	0 < AA0 < 1,9	2,1 < AA1 < 3,9	1,9 < AZ0 < 2,1	2,4 < AZ1 < 3,5	4,4 < AZ2 < 5,9
H	0 < AA0 < 2,2	0 < AA1 < 3,0	0 < AZ0 < 2,3	0 < AZ1 < 2,0	0 < AZ2 < 2,2
G	AA0 = 0	AA1 = 1	0 < AZ0 < 10,1	0 < AZ1 < 12,3	0 < AZ2 < 11,0
Th	0 < AA0 < 2,6	0 < AA1 < 6,1	0 < AZ0 < 4,3	0 < AZ1 < 6,8	0 < AZ2 < 3,5
Pérennes	0 < AA0 < 4,1	2,1 < AA1 < 6,9	1,9 < AZ0 < 4,4	2,4 < AZ1 < 5,5	4,4 < AZ2 < 8,1
Annuelles	0 < AA0 < 2,6	0 < AA1 < 6,1	0 < AZ0 < 14,4	0 < AZ1 < 19,1	0 < AZ2 < 14,5
Diversité alpha :					
* Indice de Shannon-Weaver	0 < AA0 < 2,1	0,3 < AA1 < 2,9	0,6 < AZ0 < 2,7	0,5 < AZ1 < 2,9	0,9 < AZ2 < 2,7
* Equilabilité	0 < AA0 < 0,76	0,2 < AA1 < 0,81	0,5 < AZ0 < 0,85	0,4 < AZ1 < 0,85	0,4 < AZ2 < 0,85
Recouvrement (%)					
Total	1,2 < AA0 < 13,1	7,4 < AA1 < 44,4	1,8 < AZ0 < 17,4	4,9 < AZ1 < 29,2	14,9 < AZ2 < 28,0
Ch	1,2 < AA0 < 2,6	7,4 < AA1 < 12,4	1,8 < AZ0 < 3,4	4,9 < AZ1 < 11,5	14,9 < AZ2 < 23,1
H	0 < AA0 < 8,4	0 < AA1 < 3,6	0 < AZ0 < 2,3	0 < AZ1 < 4,8	0 < AZ2 < 2,0
G	AA0 = 0	0 < AA1 < 12,3	0 < AZ0 < 0,1	0 < AZ1 < 0,6	AZ2 = 0
Th	0 < AA0 < 2,1	0 < AA1 < 16,1	0 < AZ0 < 11,6	0 < AZ1 < 12,3	0 < AZ2 < 2,9
Densité des pérennes	6,6 < AA0 < 104,8	58,3 < AA1 < 96,4	51,9 < AZ0 < 71,5	53,8 < AZ1 < 88,3	104,6 < AZ2 < 142,4

**Annexe 9: Valeurs des indicateurs analytiques caractérisant le
fonctionnement des systèmes écologiques (stade de dégradation)
de chaque séquence de végétation étudiée**

	Séquence AR		Séquence RK		
Recouvrement (%)					
Voile éolien	77,6 < AR0 < 87,4	85,9 < AR1 < 92,3	22,1 < RK0 < 44,7	53,4 < RK1 < 64,0	55,7 < RK2 < 78,3
Pellicule de battance	AR0 = 0	0 < AR1 < 1,5	25,8 < RK0 < 39,2	8,9 < RK1 < 17,7	17,2 < RK2 < 39,6
Croûte de gypse	AR0 = 0	AR1 = 0	RK0 = 0	RK1 = 0	RK2 = 0
Disponibilité en eau du sol	-	-	-	-	-
Fertilité MO N CEC	-	-	-	-	-
Stock de graines (nombre de germinations)	0 < AR0 < 94,3	2,7 < AR1 < 32,4	23,6 < RK0 < 92,3	-	0,5 < RK2 < 24,2
Faune du sol	-	-	-	-	-

	Séquence AA		Séquence AZ		
Recouvrement (%)					
Voile éolien	5,1 < AA0 < 22,5	18,6 < AA1 < 52,6	1,2 < AZ0 < 4,6	2,6 < AZ1 < 11,8	13,9 < AZ2 < 22,3
Pellicule de battance	69,0 < AA0 < 83,2	19,3 < AA1 < 54,9	45,9 < AZ0 < 63,3	57,9 < AZ1 < 72,1	43,0 < AZ2 < 59,4
Croûte de gypse	AA0 = 0	AA1 = 0	21,9 < AZ0 < 38,7	1,6 < AZ1 < 7,2	AZ2 = 0
Disponibilité en eau du sol	-	-	-	-	-
Fertilité MO N CEC	-	-	-	-	-
Stock de graines (nombre de germinations)	10,8 < AA0 < 44,0	11,9 < AA1 < 39,0	11,1 < AZ0 < 29,4	-	0 < AZ2 < 5,7
Faune du sol	-	-	-	-	-

Annexe 10 : Résultats des analyses de variance sur la richesse spécifique totale et par type biologique

AVRIL 1999

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Richesse spécifique totale	15,8 ± 1,4	17,1 ± 1,0	16,0 ± 1,5	9,8 ± 2,6	3,1 ± 2,7	5,2 ± 0,4	11,5 ± 1,4	9,0 ± 1,1	10,3 ± 2,0	9,0 ± 2,0
TRDEG	KW = 3,6424			MW = 3,23		MW = 3,230		KW = 1,8841		
DEG	p = 0,1618 NS			p = 1,0000 NS		p = 0,0012 **		p = 0,3898 NS		
MOYDEG										
Richesse en Chaméphytes	3,2 ± 0,8	3,3 ± 0,3	4,1 ± 0,8	0,4 ± 0,5	2,0 ± 1,1	1,4 ± 0,5	3,3 ± 0,6	1,8 ± 0,3	2,9 ± 0,6	5,4 ± 0,5
TRDEG	KW = 2,4461			MW = 1,776		MW = 2,968		MW = 2,961		
DEG	p = 0,2943 NS			p = 0,0758 NS		p = 0,0030 **		p = 0,0031 **		MW = 2,880
MOYDEG								MW = 3,450	p = 0,0040 **	
	p = 0,0006 ***									
Richesse en Hémicryptophytes	2,5 ± 0,4	2,6 ± 0,3	2,3 ± 0,5	2,6 ± 1,5	0,6 ± 0,5	1,8 ± 0,4	2,3 ± 0,7	1,9 ± 0,4	1,4 ± 0,6	1,4 ± 0,8
TRDEG	KW = 0,8688			MW = 1,880		MW = 0,524		KW = 2,6619		
DEG	p = 0,6476 NS			p = 0,0601 NS		p = 0,6005 NS		p = 0,2642 NS		
MOYDEG										
Richesse en Géophytes	0,9 ± 0,3	1,0 ± 1,0	0,5 ± 0,2	1,0 ± 0,6	1,2 ± 0,4	0	1	0,08 ± 0,1	0,5 ± 0,3	0,2 ± 0,4
TRDEG	MW = 0,470			MW = 0,313		Pas de signification		MW = 2,361		
DEG	p = 0,6380 NS			p = 0,7540 NS		écologique		p = 0,0182 *		
MOYDEG	MW = 1,953					NS		MW = 0,390		
	p = 0,0508 NS							p = 0,6969 NS		
	MW = 3,155							MW = 1,049		
	p = 0,0016 **							p = 0,2949 NS		
Richesse en Thérophytes	9,2 ± 1,0	10,1 ± 0,8	8,9 ± 0,9	5,8 ± 1,9	6,0 ± 2,2	2,0 ± 0,6	4,9 ± 1,2	5,3 ± 1,0	5,4 ± 1,4	2,0 ± 1,5
TRDEG	KW = 3,9218			MW = 0,000		MW = 2,182		MW = 0,112		
DEG	p = 0,1407 NS			p = 1,0000 NS		p = 0,0291 *		p = 0,9110 NS		
MOYDEG								MW = 2,504		
								p = 0,0123 *		
								MW = 2,313		
								p = 0,0207 *		

OCTOBRE 1999

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Richesse spécifique totale	2,2 ± 0,5	3,9 ± 0,3	4,3 ± 0,6	2,4 ± 1,3	4,0 ± 1,6	0,4 ± 0,8	2,7 ± 0,4	2,2 ± 0,3	3,1 ± 0,6	5,6 ± 0,5
TRDEG				MW = 1,358 p = 0,1745 NS		MW = 2,924 p = 0,0035 **				
DEG	MW = 4,243 p = 0,0000***							MW = 2,067 p = 0,0387*		
MOYDEG	MW = 3,963 p = 0,0001***	MW = 1,145 p = 0,2523 NS						MW = 3,450 P = 0,0006***	MW = 2,968 p = 0,0030**	
Richesse en Chaméphytes	2,0 ± 0,5	3,6 ± 0,3	3,6 ± 0,4	0,6 ± 0,5	2,8 ± 0,7	0,2 ± 0,4	2,5 ± 0,4	2,2 ± 0,3	3,0 ± 0,6	5,0 ± 0,6
TRDEG				MW = 1,776 p = 0,0758 NS		MW = 2,968 p = 0,0030 **				
DEG	MW = 4,491 p = 0,0000***							MW = 1,900 p = 0,0575 NS		
MOYDEG	MW = 3,773 p = 0,0002***	MW = 0,269 p = 0,7876 NS						MW = 3,422 p = 0,0006***	MW = 2,531 p = 0,0114*	

COMPARAISON ENTRE AVRIL ET OCTOBRE 1999

		AVRIL 1999							
		AZ0	AZ1	AZ2			RK0	RK1	RK2
OCTOBRE 1999	Richesse en Chaméphytes	1,8 ± 0,3	2,9 ± 0,6	5,4 ± 0,5	Richesse en Chaméphytes	3,2 ± 0,8	3,3 ± 0,3	4,1 ± 0,8	
	AZ0 2,2 ± 0,3	MW = 2,047 p = 0,0407*			RK0 2,0 ± 0,5	MW = 1,717 p = 0,0860 NS			
	AZ1 3,0 ± 0,6		MW = 0,249 p = 0,8035 NS		RK1 3,6 ± 0,3		MW = 1,257 p = 0,2087 NS		
	AZ2 5,0 ± 0,6			MW = 0,731 p = 0,4647 NS	RK2 3,6 ± 0,4				MW = 0,037 p = 0,9709 NS

		AVRIL 1999				
		AA0	AA1		AR0	AR1
OCTOBRE 1999	Richesse en Chaméphytes	1,4 ± 0,2	3,3 ± 0,6	Richesse en Chaméphytes	0,4 ± 0,5	2,0 ± 1,1
	AA0 0,2 ± 0,2	MW = 2,193 p = 0,0283*		AR0 0,6 ± 0,5	MW = 0,418 p = 0,6761 NS	
	AA1 2,5 ± 0,4		MW = 1,763 p = 0,0779 NS	AR1 0,8 ± 0,7		MW = 0,836 p = 0,4034 NS

Annexe 11 : Résultats des analyses de variance sur les indices de Shannon-Weaver et d'équitabilité

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Indice de Shannon Avril 1999	3,2 ± 0,2	3,4 ± 0,1	3,2 ± 0,2	2,6 ± 0,3	2,4 ± 0,5	1,8 ± 0,3	2,7 ± 0,2	2,5 ± 0,2	2,6 ± 0,3	2,5 ± 0,2
TRDEG	KW = 5,6058			MW = 0,627		MW = 2,968		KW = 1,7565		
DEG	p = 0,0606 NS			p = 0,5309 NS		p = 0,0030 **		p = 0,4155 NS		
MOYDEG										
Equitabilité Avril 1999	0,82 ± 0,03	0,83 ± 0,02	0,80 ± 0,02	0,8 ± 0,04	0,7 ± 0,07	0,75 ± 0,1	0,78 ± 0,03	0,80 ± 0,05	0,82 ± 0,03	0,80 ± 0,05
TRDEG				MW = 1,462		MW = 0,698		KW = 0,8071		
DEG	MW = 0,979 p = 0,3276 NS			p = 0,1437 NS		p = 0,4850 NS		p = 0,6679 NS		
MOYDEG	MW = 0,987 p = 0,3235 NS	MW = 2,357 p = 0,0184*								
Indice de Shannon Octobre 1999	0,3 ± 0,2	1,0 ± 0,1	1,0 ± 0,2	0,9 ± 0,6	0,4 ± 0,5	0,2 ± 0,3	0,5 ± 0,2	0,7 ± 0,1	0,8 ± 0,3	1,3 ± 0,4
TRDEG				MW = 1,462		MW = 2,095		MW = 0,433		
DEG	p = 0,0000***			p = 0,1437 NS		p = 0,0362 *		p = 0,6650 NS		
MOYDEG	MW = 3,909 p = 0,0001***	MW = 0,347 p = 0,7285 N.S.						MW = 3,283 p = 0,0010**	MW = 1,833 p = 0,0668 NS	
Equitabilité Octobre 1999	0,2 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1
TRDEG				MW = 1,462		MW = 1,833		MW = 1,1870		
DEG	MW = 4,310 p = 0,0000***			p = 0,1437 NS		p = 0,0668 NS		p = 0,5524 NS		
MOYDEG	MW = 3,097 p = 0,0020**	MW = 0,870 p = 0,3842 NS								

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Indice de Shannon Avril 2000	2,3 ± 0,4	2,2 ± 0,1	2,0 ± 0,2	0,9 ± 0,6	0,4 ± 0,5	1,0 ± 0,3	2,0 ± 0,2	1,9 ± 0,2	1,7 ± 0,2	1,8 ± 0,3
TRDEG	KW = 2,3194 p = 0,3136			MW = 1,462 p = 0,1437 NS		MW = 2,968 p = 0,0030 **		KW = 0,8486 p = 0,6542		
DEG										
MOYDEG										
Equitabilité Avril 2000	0,78 ± 0,08	0,75 ± 0,03	0,67 ± 0,06	0,7 ± 0,1	0,3 ± 0,3	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,1	0,76 ± 0,06	0,73 ± 0,05	0,86 ± 0,03
TRDEG	MW = 1,601 p = 0,1095 N.S.			MW = 1,671 p = 0,0947 NS		MW = 0,349 p = 0,7270 NS		MW = 1,117 p = 0,2638 NS		
DEG										
MOYDEG										

Annexe 12 : Résultats des calculs de l'indice de Jaccard entre les systèmes écologiques et les séquences de végétation

	AR0	AR1	RK0	RK1	RK2	AZ0	AZ1	AZ2	AA0	AA1
AR0	-									
AR1	0,64	-								
RK0	0,09	0,43	-							
RK1	0,33	0,32	0,64	-						
RK2	0,36	0,33	0,44	0,67	-					
AZ0	0,23	0,21	0,40	0,44	0,42	-				
AZ1	0,37	0,34	0,53	0,54	0,62	0,44	-			
AZ2	0,29	0,22	0,27	0,27	0,34	0,13	0,28	-		
AA0	0,09	0,06	0,15	0,13	0,15	0,19	0,19	0,15	-	
AA1	0,36	0,32	0,51	0,49	0,54	0,37	0,58	0,32	0,40	-

	AA	AZ	AR	RK
AA	-			
AZ	0,54	-		
AR	0,40	0,35	-	
RK	0,48	0,64	0,36	-

Annexe 13 : Résultats des analyses de variance sur les recouvrements végétaux

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Recouvrement des Chaméphytes	5,2 ± 2,3	9,9 ± 1,2	16,7 ± 2,6	0,5 ± 0,7	4,3 ± 4,2	1,9 ± 0,7	9,9 ± 2,5	2,6 ± 0,8	8,2 ± 3,3	19,0 ± 4,1
TRDEG				MW = 1,358 p = 0,1745 NS		MW = 3,099 p = 0,0019 **				
DEG	MW = 3,854 p = 0,0001***							MW = 3,227 p = 0,0013***		
MOYDEG	MW = 4,680 p = 0,0000***	MW = 4,211 p = 0,0000***							MW = 3,450 p = 0,0006***	MW = 2,444 p = 0,0145*
Recouvrement des Thérophytes	20,2 ± 3,6	17,1 ± 2,7	13,7 ± 3,3	14,8 ± 3,5	18,5 ± 7,0	1,5 ± 0,6	12,4 ± 3,7	9,2 ± 2,4	8,0 ± 4,3	1,6 ± 1,3
TRDEG				MW = 0,522 p = 0,6015 NS		MW = 3,230 p = 0,0012 **				
DEG	MW = 1,943 p = 0,0521 NS							MW = 1,243 p = 0,2138 NS		
MOYDEG	MW = 2,583 p = 0,0098**	MW = 1,176 p = 0,2396 NS							MW = 2,755 p = 0,0059**	MW = 2,008 p = 0,0447*
Recouvrement des Hémicryptophytes	7,0 ± 4,1	4,2 ± 0,8	2,8 ± 1,0	0,6 ± 0,6	4,1 ± 2,8	6,1 ± 2,3	2,7 ± 0,9	1,8 ± 0,5	2,8 ± 2,0	1,2 ± 0,8
TRDEG	KW = 3,5096 p = 0,1729 NS			MW = 2,193 p = 0,0283*		MW = 2,357 p = 0,0184*		KW = 0,9367 p = 0,6260 NS		
DEG										
MOYDEG										
Recouvrement des Géophytes	1,5 ± 0,9	3,6 ± 1,0	1,2 ± 1,1	2,3 ± 2,0	6,7 ± 1,5	0	8,2 ± 4,1	0,06 ± 0,06	0,36 ± 0,22	0
TRDEG				MW = 2,089 p = 0,0367*		Pas de signification NS				
DEG	MW = 2,357 p = 0,0184*							MW = 2,235 p = 0,0254*		
MOYDEG	MW = 1,420 p = 0,1556 NS	MW = 3,595 p = 0,0003***							Pas de signification	Pas de signification

Annexe 14 : Résultats des analyses de variance concernant la densité

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ		
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2
Densité Avril 1998	80,8 ± 21,6	79,5 ± 6,8	116,0 ± 10,7	71,5 ± 40,8	20,9 ± 4,7	77,2 ± 27,6	81,0 ± 15,4	56,7 ± 4,8	79,8 ± 8,5	126,8 ± 15,6
TRDEG				MW = 1,625 p = 0,1045 NS		MW = 0,187 p = 0,8513 NS				
DEG	MW = 1,100 p = 0,2712 NS							MW = 4,060 p = 0,0000***		
MOYDEG	MW = 3,969 p = 0,0001***	MW = 4,822 p = 0,0000***							MW = 4,949 p = 0,0000***	MW = 3,873 p = 0,0001***
Densité Avril 1999	72,1 ± 18,3	69,7 ± 7,3	95,0 ± 11,4	10,6 ± 3,2	47,4 ± 17,2	43,6 ± 37,0	79,2 ± 20,9	64,5 ± 7,0	72,4 ± 18,6	114,4 ± 9,8
TRDEG				MW = 2,507 p = 0,0122*		MW = 2,095 p = 0,0362 *				
DEG	MW = 0,264 p = 0,7916 NS							MW = 0,599 p = 0,5763 NS		
MOYDEG	MW = 1,650 p = 0,0989 NS	MW = 3,326 p = 0,0009***							MW = 3,450 p = 0,0006***	MW = 2,095 p = 0,0362 NS

Annexe 15 : Résultats des analyses de variance sur les états de surface du sol

	Séquence RK			Séquence AR		Séquence AA		Séquence AZ			
	RK0	RK1	RK2	AR0	AR1	AA0	AA1	AZ0	AZ1	AZ2	
Recouvrement du Voile éolien	33,4 ± 11,3	58,7 ± 5,3	67,0 ± 11,3	82,5 ± 4,9	89,1 ± 3,2	13,8 ± 8,7	35,6 ± 17,0	2,9 ± 1,7	7,2 ± 4,6	18,0 ± 4,3	
TRDEG				MW = 1,671 p = 0,0947 NS		MW = 0,349 p = 0,7270 NS					
DEG	MW = 3,756 p = 0,0002***							MW = 1,383 p = 0,1667 NS			
MOYDEG	MW = 3,354 p = 0,008***	MW = 1,725 p = 0,0845 NS							MW = 3,283 p = 0,0010**	MW = 1,833 p = 0,0668 NS	
Recouvrement de la pellicule de battance	32,5 ± 6,7	13,3 ± 4,4	28,4 ± 11,2	0	0,5 ± 1,0	76,1 ± 7,1	37,1 ± 17,8	54,6 ± 8,7	65,0 ± 7,1	51,2 ± 8,2	
TRDEG				Pas de signification NS		MW = 2,139 p = 0,0325*		KW = 3,8258 P = 0,1476 NS			
DEG	MW = 4,097 p = 0,0000***										
MOYDEG	MW = 0,852 p = 0,3942 NS	MW = 2,626 p = 0,0086**									
Recouvrement de la croûte de gypse								30,3 ± 8,4	4,4 ± 2,8	0	
TRDEG											
DEG								MW = 3,981 0,0001***			
MOYDEG								Pas de signification	Pas de signification		

Annexe 16 : Résultats des analyses édaphiques

	Arg	Lif	Lig	Saf	Sag	C	MO	N	C/N	CaCO3	Gyp	Ca2+	Mg2+	K+	Na+	S	T	V	Na/T	pH	pF4,2	pF2,5
aa100	5,00	1,00	5,00	85,00	2,00	0,17	0,29	0,03	5,67	11,00	2,00	1,00	10,42	0,18	0,27	11,87	12,00	98,92	0,02	8,59	2,00	2,84
AA50	8,00	10,00	11,00	66,00	5,00	0,30	0,51	0,05	6,00	14,00	2,00	1,80	12,20	0,19	0,56	14,75	14,80	99,66	0,04	8,35	3,66	7,12
AA61	4,00	2,00	7,00	81,00	3,00	0,21	0,36	0,04	5,25	8,00	1,00	1,24	5,62	0,24	0,56	7,66	7,80	98,21	0,07	8,36	2,08	3,99
AA141	12,00	21,00	7,00	56,00	2,00	0,25	0,43	0,05	5,00	23,00	2,00	1,08	17,69	0,46	0,22	19,45	20,00	97,25	0,01	8,38	5,59	9,45
AR11	5,00	4,00	2,00	85,00	4,00	0,08	0,13	0,00	0,00	10,00	1,00	0,18	7,75	0,20	0,31	8,44	9,80	86,12	0,03	8,49	1,74	2,43
AR70	4,00	6,00	5,00	72,00	11,00	0,40	0,68	0,09	4,44	12,00	1,00	1,60	7,65	0,16	0,47	9,88	10,00	98,80	0,05	8,44	2,59	4,47
AZ4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,27	0,00	0,00	4,00	45,00	2,79	18,59	0,12	0,41	21,91	22,00	99,59	0,02	8,30	2,67	6,21
AZ6	9,00	9,00	12,00	62,00	4,00	0,39	0,67	0,07	5,57	11,00	8,00	1,14	10,52	0,21	0,66	12,53	13,40	93,51	0,05	8,25	3,35	7,59
AZ19	9,00	8,00	12,00	68,00	3,00	0,19	0,32	0,03	6,33	14,00	1,00	1,32	10,32	0,26	0,28	12,18	12,20	99,84	0,02	8,34	3,83	6,47
AZ20	7,00	7,00	7,00	72,00	6,00	0,30	0,51	0,05	6,00	18,00	1,00	1,29	10,10	0,16	0,40	11,95	12,00	99,58	0,03	8,54	2,76	10,12
AZ142	8,00	8,00	14,00	61,00	8,00	0,38	0,65	0,08	4,75	16,00	3,00	1,75	16,03	0,27	0,27	18,32	19,00	96,42	0,01	8,18	3,84	6,81
RK16	6,00	1,00	1,00	80,00	12,00	0,12	0,20	0,00	0,00	10,00	1,00	0,51	10,25	0,16	0,27	11,19	11,40	98,16	0,02	8,65	1,61	2,45
RK20	4,00	0,00	3,00	86,00	5,00	0,08	0,13	0,00	0,00	12,00	1,00	0,26	13,43	0,11	0,17	13,97	14,00	99,79	0,01	8,38	1,39	1,69
RK22	3,00	0,00	5,00	86,00	5,00	0,12	0,20	0,00	0,00	17,00	3,00	2,36	11,91	0,24	0,47	14,98	15,00	99,87	0,03	8,56	1,42	1,86
RK33	7,00	4,00	8,00	70,00	9,00	0,19	0,32	0,03	6,33	16,00	4,00	0,47	12,10	0,28	0,27	13,12	13,20	99,39	0,02	8,63	2,46	3,83
RK37	8,00	3,00	8,00	70,00	9,00	0,16	0,27	0,00	0,00	17,00	4,00	0,93	13,10	0,27	0,47	14,77	15,00	98,47	0,03	8,44	2,63	4,25
RK47	4,00	4,00	6,00	83,00	3,00	0,15	0,25	0,04	3,75	8,00	1,00	1,39	14,10	0,05	0,22	15,76	16,00	98,50	0,01	8,53	2,08	3,65
RK56	6,00	6,00	8,00	73,00	6,00	0,19	0,32	0,04	4,75	10,00	2,00	1,20	12,22	0,18	0,57	14,17	14,20	99,79	0,04	8,60	2,48	4,56
RK77	1,00	1,00	2,00	93,00	2,00	0,08	0,13	0,00	0,00	9,00	2,00	1,68	6,70	0,10	0,46	8,94	9,20	97,17	0,05	8,55	2,33	3,93
RK86	5,00	6,00	7,00	76,00	4,00	0,22	0,37	0,03	7,33	11,00	1,00	2,38	14,77	0,13	0,46	17,74	17,80	99,66	0,03	8,61	2,53	4,49
RK95	4,00	5,00	8,00	74,00	7,00	0,22	0,37	0,04	5,50	16,00	2,00	1,78	9,21	0,20	0,46	11,65	11,80	98,73	0,04	8,69	2,71	4,99
RK99	4,00	4,00	6,00	83,00	3,00	0,14	0,24	0,03	4,67	10,00	1,00	1,47	7,95	0,22	0,16	9,80	10,00	98,00	0,02	8,29	1,87	3,38

Légende :**Granulométrie**

Arg : argile en % de la terre fine

Lif : limons fins en % de la terre fine

Lig : limons grossiers en % de la terre fine

Saf : sables fins en % de la terre fine

Sag : sables grossiers en % de la terre fine

Matières organiques

C : carbone en %

MO : matière organique en %

N : azote total en %

C/N : rapport carbone total / azote total

Réserve minérale

CaCO3 : carbonates total en %

Gyp : gypse en %

Complexe absorbant

Ca2+ : ion calcium en meq. / 100 g

Mg2+ : ion magnésium en meq. / 100 g

K+ : ion potassium en meq. / 100 g

Na+ : ion sodium en meq. / 100 g

S : somme des cations échangeables en meq. / 100 g

T : capacité totale d'échange en meq. / 100 g

V : taux de saturation en %

Na/T : rapport azote total / capacité totale d'échange

Solution du sol

pH : pH

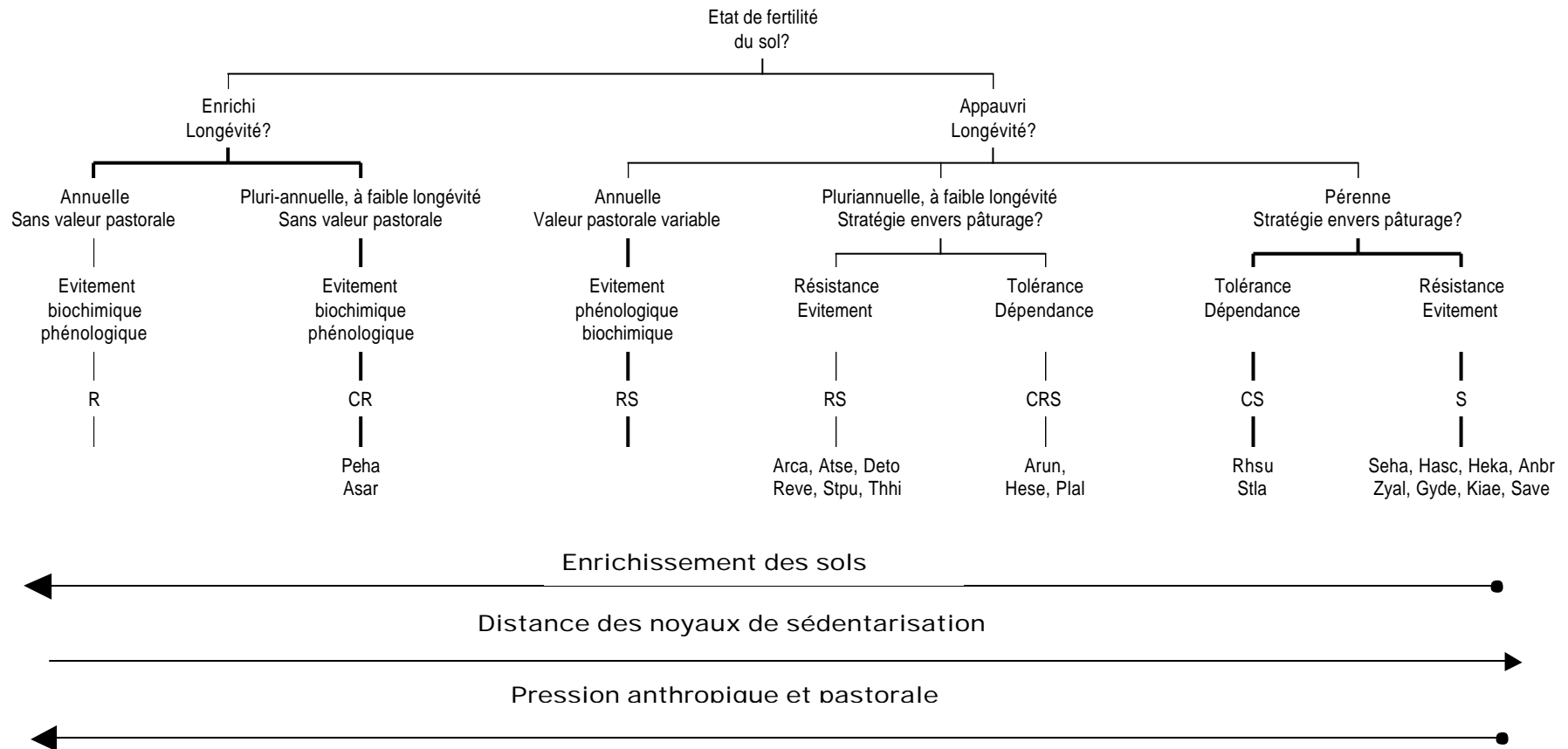
pF4,2 : point de flétrissement, -16 bars

pF2,5 : saturation au champ, -0,5 bars

Annexe 17 : Résultat des analyses de variance concernant le nombre de germination

Avril 1999		Avril 2000	
	RK2		RK2
	18,7 ± 5,5		4,2 ± 3,7
RK0	MW = 2,306	RK0	MW = 2,507
29,1 ± 5,5	p = 0,0211*	67,4 ± 24,9	p = 0,0122*
	AA1		AA1
	31,1 ± 7,9		20,6 ± 8,7
AA0	MW = 2,759	AA0	MW = 1,044
15,4 ± 4,6	p = 0,0058*	30,6 ± 13,4	p = 0,2963 NS
	AR1		AR1
	7,3 ± 4,6		22,4 ± 10,0
AR0	MW = 1,928	AR0	MW = 0,418
23,5 ± 14,2	p = 0,0539 NS	44,8 ± 49,5	p = 0,6761 NS
	AZ2		AZ2
	3,3 ± 2,4		0
AZ0	MW = 3,062	AZ0	MW = 2,507
16,8 ± 5,7	p = 0,0022**	22,4 ± 7,0	p = 0,0122*

Annexe 18 : Clé de détermination des stratégies d’histoire de vie selon la terminologie de Grime (1977) et répartition schématique des milieux correspondants dans l’espace agropastoral de la Tunisie présaharienne (Visser 2001, Jauffret & Visser, soumis)



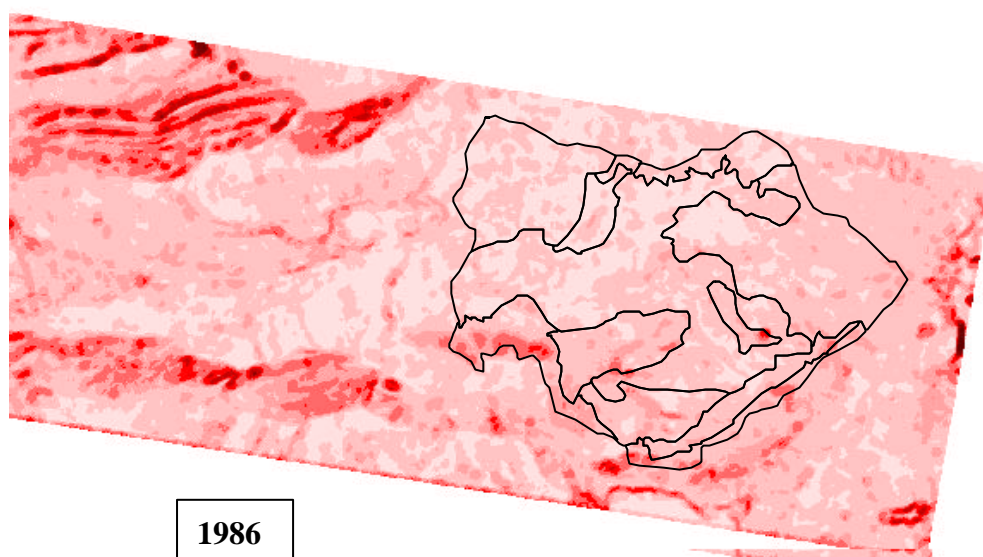
**Annexe 19 : Comparaison diachronique des 60 stations tests -
Evolution des systèmes écologiques entre deux dates 1975 et 2000**

Stations	1975	2000	Diagnostic	Stations	1975	2000	Diagnostic
aa1	AA1	aa	dégradation	rk42	LK3	lk	dégradation
aa10	AA1	aa	dégradation	rk45	RK1	rk	dégradation
aa19	AA2	aa	dégradation	rk48	RK1	rk	dégradation
aa82	aa	aa	stable	rk53	RK2	rk	dégradation
aa201	aa	aa	stable	rk55	rk	rk	stable
AA50	AA1	AA1	stable	rk79	rk	rk	stable
AA61	aa	AA1	restauration	rk93	rk	rk	stable
AA62	aa	AA1	restauration	rk100	rk	rk	stable
AA63	aa	AA1	restauration	rk182	rk	rk	stable
AA65	aa	AA1	restauration	RK16	RK1	RK1	stable
AA66	aa	AA1	restauration	RK20	RK3	RK1	dégradation
AA81	aa	AA1	restauration	RK22	RK1	RK1	stable
AA141	AA1	AA0	dégradation	RK23	RK1	AK1	dégradation
AR11	RK2	AR1	dégradation	RK29	RK1	RK1	stable
AR70	AR1	AR0	dégradation	RK32	RK2	RK1	dégradation
AZ4	AA1	ZA2	dégradation	RK33	RK1	RK1	stable
AZ6	AZ1	AZ0	dégradation	RK34	RK3	RK1	dégradation
AZ11	AZ1	AZ0	dégradation	RK37	RK3	RK2	dégradation
AZ19	AZ1	AZ1	stable	RK41	RK2	RK2	stable
AZ20	AZ1	AZ0	dégradation	RK44	RK3	RK1	dégradation
AZ25	AZ1	AZ0	dégradation	RK47	AZ1	RK0	restauration
AZ76	AZ1	AZ1	stable	RK51	RK3	RK1	dégradation
AZ98	AZ1	AZ0	dégradation	RK56	rk	RK1	restauration
AZ142	AZ2	AZ1	dégradation	RK77	RK3	AK1	dégradation
rk9	RK3	rk	dégradation	RK86	RK3	AK2	dégradation
rk13	RK3	rk	dégradation	RK95	rk	RK1	restauration
rk15	RK2	rk	dégradation	RK97	rk	RK0	restauration
rk28	RK3	rk	dégradation	RK99	rk	AK1	dégradation
rk32	RK1	rk	dégradation	RK101	rk	AK2	dégradation
rk39	rk	rk	stable	RK184	rk	RK0	restauration

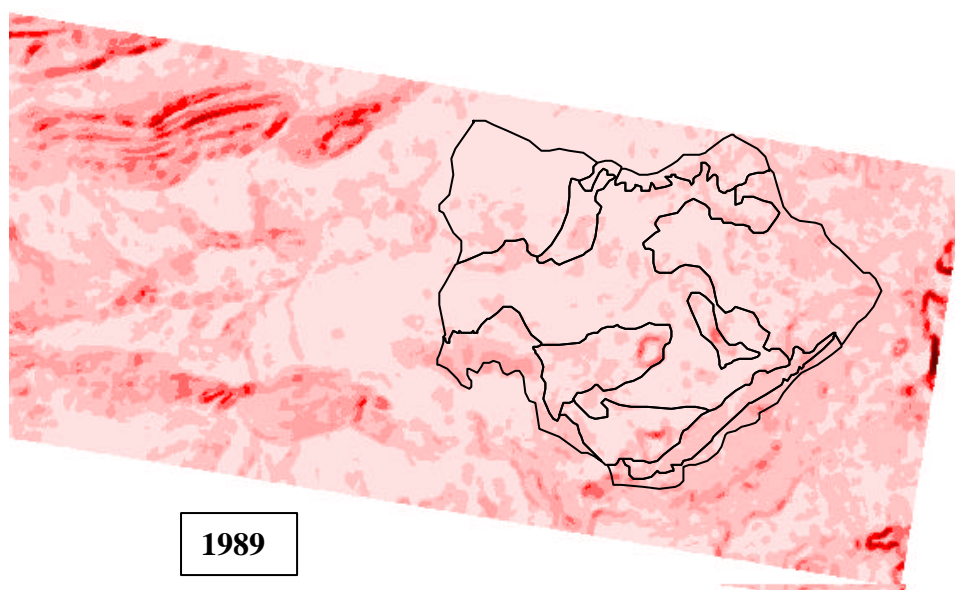
Annexe 20 : Cartes d'hétérogénéité du paysage

Etude diachronique de l'hétérogénéité spatiale

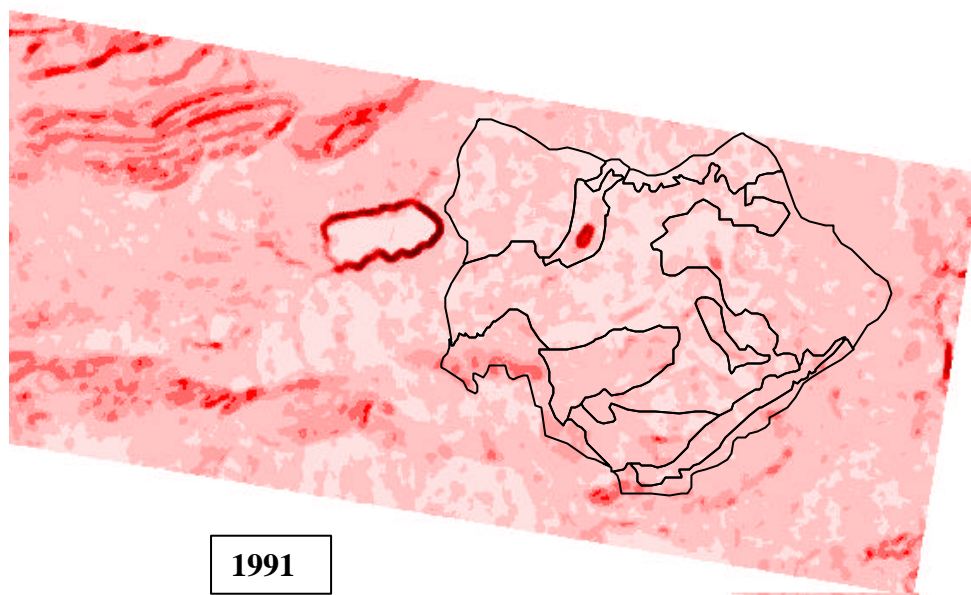
De 1986 à 1999



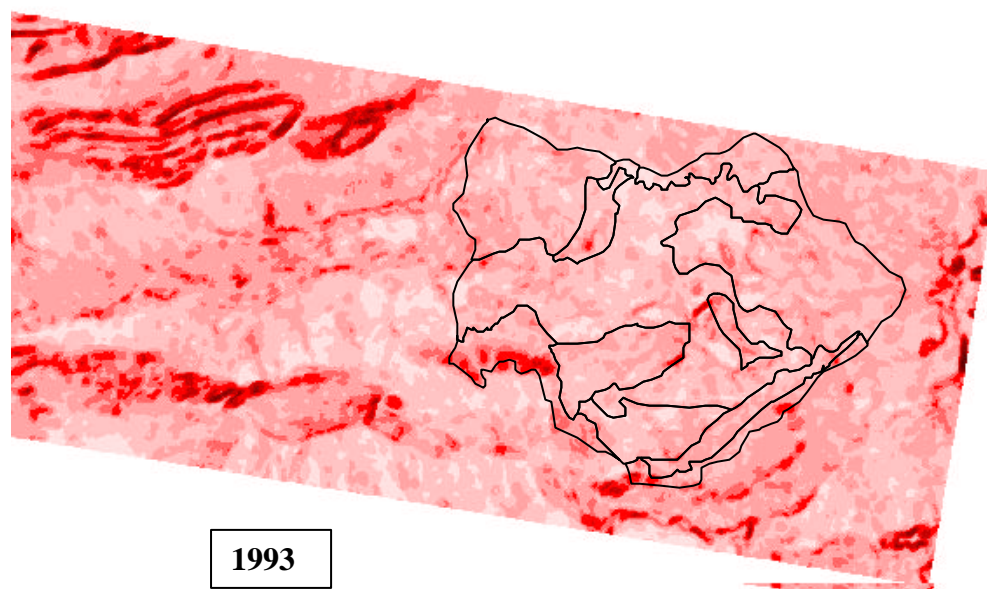
1986



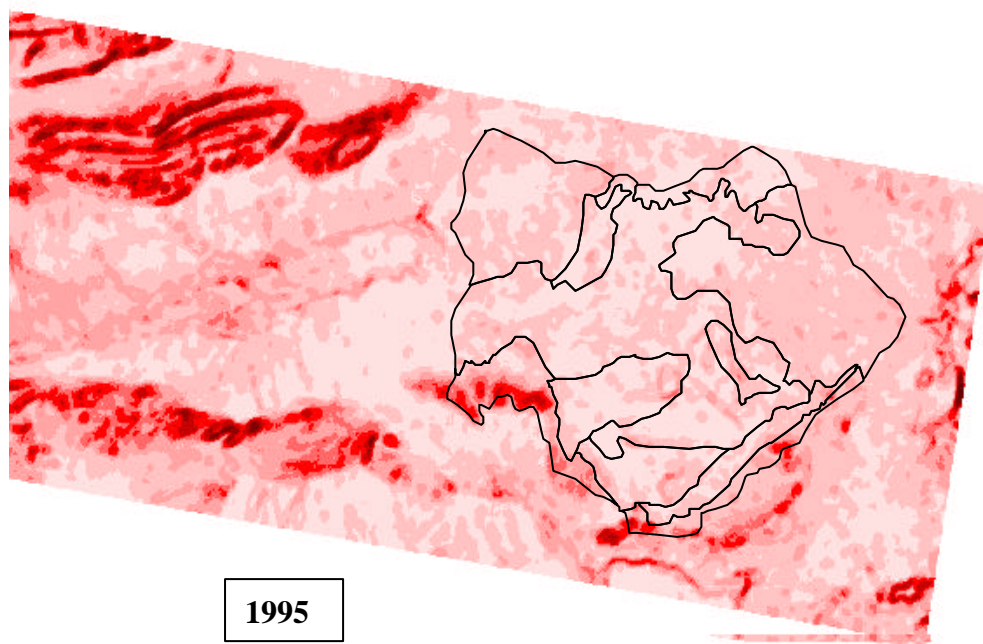
1989



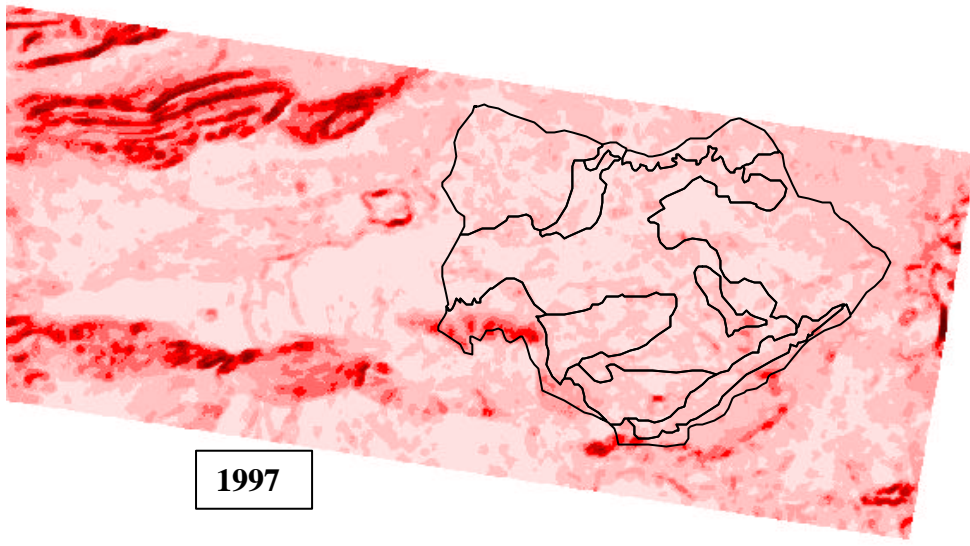
1991



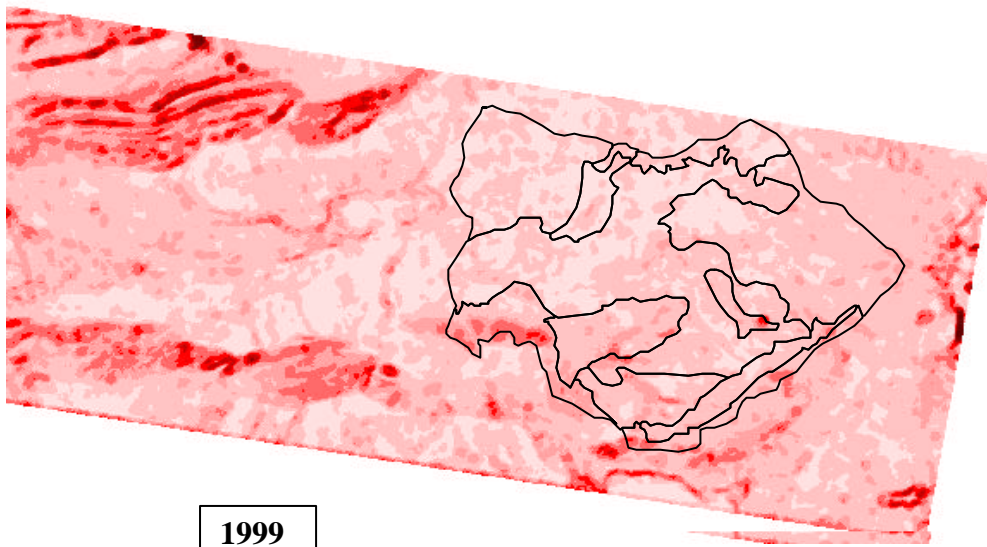
1993



1995



1997



1999

Annexe 21 : Intervalles de confiance sur R2 et R

		Seuils unilatéraux							
		inf_1	sup_1	inf_2,5	sup_2,5	inf_5	sup_5	inf_10	sup_10
Coeff R		0,893	0,978	0,905	0,975	0,915	0,972	0,924	0,968
		0,888	0,977	0,901	0,974	0,911	0,971	0,921	0,967
		0,777	0,952	0,801	0,945	0,820	0,939	0,840	0,931
		0,667	0,924	0,701	0,914	0,728	0,904	0,756	0,892
		0,556	0,893	0,598	0,879	0,632	0,866	0,669	0,850
		0,443	0,858	0,493	0,840	0,533	0,824	0,577	0,802
		0,328	0,818	0,384	0,796	0,429	0,775	0,479	0,748
Coeff R2		0,798	0,956	0,820	0,950	0,837	0,945	0,855	0,938
		0,789	0,954	0,812	0,948	0,830	0,942	0,848	0,935
		0,604	0,906	0,642	0,893	0,673	0,882	0,705	0,867
		0,445	0,854	0,491	0,835	0,529	0,818	0,572	0,796
		0,309	0,797	0,358	0,773	0,400	0,750	0,447	0,722
		0,197	0,736	0,243	0,706	0,285	0,678	0,333	0,643
		0,108	0,669	0,147	0,633	0,184	0,600	0,230	0,560