

Publication de
l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences
d'Aix-Marseille

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME IX-1983

FASCICULE 3/4

Directeur de la publication :

P. QUEZEL, Professeur Faculté des Sciences et Techniques Marseille St-Jérôme.

Secrétariat général :

G. BONIN, Maître-Assistant Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Marseille St-Jérôme, assisté de Mmes C. ROLANDO et M. DOUGNY.

Comité de rédaction :

M. BARBERO, Professeur Marseille St-Jérôme.

M. BIGOT, Maître de recherches au C.N.R.S. Marseille St-Jérôme.

M. GIUDICELLI, Professeur Marseille St-Jérôme.

COMITE DE LECTURE

BOURLIERE, F., Professeur de Physiologie, Faculté de Médecine, rue des St-Pères, 75006 PARIS.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C., Professeur Laboratoire d'Ecologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, Avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.

DRACH, P., Professeur Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER.

FERRE, Y. (de), Professeur Laboratoire de Botanique, Université de Toulouse, Allées Jules-Guesde, 31000 TOULOUSE.

GUINOCHET, M., Professeur Laboratoire de Biologie Végétale, Université PARIS XI, 91006 ORSAY.

HOLLANDE, A., Professeur Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Boulevard Raspail, 75006 PARIS.

JOLY, P., Professeur Faculté des Sciences, 67000 STRASBOURG.

LAMOTTE, M., Professeur Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, rue d'Ulm, 75005 PARIS.

LEMEE, G., Professeur Laboratoire d'Ecologie Université PARIS XI, 91000 ORSAY.

LOISEL, R., Maître-Assistant Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté St-Jérôme 13397 Marseille Cedex 13.

LOSSAINT, P., Directeur de Recherches au C.N.R.S. C.E.P.E. Louis Emberger, B.P. 5051, 34033 MONTPELLIER.

OZENDA, P., Professeur Laboratoire de Botanique, Université de Grenoble, 38000 SAINT-MARTIN-D'HERES.

RIOUX, J.-A., Professeur Laboratoire d'Ecologie Médicale, Faculté de Médecine, rue Auguste-Broussonet, 34000 MONTPELLIER.

VAN CAMPO, Professeur de Palynologie, Faculté des Sciences, 34000 MONTPELLIER.

VAN DER MAAREL, E., Växtbiologiska Institutionen Box 559, S-751 22 UPPSALA 1 - Sweden.

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

Population density and biomass of terrestrial Isopods (Oniscoids) in the xero-mediterranean agro-ecosystems of Mariut region, Egypt

S.I. GHABBOUR[★]

SUMMARY - Isopods were sampled from six dry-farmed (R) and three irrigated (I) agro-ecosystems in the xero-mediterranean Mariut region, west of Alexandria, Egypt. They were absent from one only of the (R) farms. Population density (PD) ranged from 0.4 to 29.5/m² in (R) farms and from 0.4 to 8.5/m² in (I) farms. Biomass (BM) ranged from 0.8 to 104.5 mg/m² in (R) farms and from 1.6 to 106.0 mg/m² in (I) farms. Although soil moisture and soil organic matter (OM) contents did not differ greatly in (R) and (I) farms, nor did PD and BM of isopods, communities of isopods exhibited differences in growth patterns and in their reactions towards soil hydrature (SH) and OM. Communities in (R) farms have an asymptotic growth curve and are highly sensitive to SH with an optimum at 25-30 %, and a positive linear relationship with OM. In contrast, communities in (I) farms had a linear growth pattern and were only slightly affected by SH and almost unaffected by OM. Some other factors affecting these communities in these systems, such as agronomic practises, land-use, physical and biotic mortality factors, are discussed.

RESUME - Les cloportes (Crustacea, Isopoda) de six agro-systèmes d'aridoculture et trois irrigués, de la région xéro-méditerranéenne de Mariout, à l'ouest d'Alexandrie, Egypte, ont été échantillonnés du printemps 1977 à l'automne 1978. Les cloportes n'étaient absents que d'un seul agro-système, un verger d'oliviers d'aridoculture dont le sol est durci et consolidé. La densité des peuplements dans les autres aridocultures allait de 0,4 à 29,5/m² et de 0,4 à 8,5/m² dans les cultures irriguées. La biomasse (des spécimens préservés en alcool) allait de 0,8 à 104,5 mg/m² pour les aridocultures, et de 1,6 à 106,0 mg/m² pour les cultures irriguées. Malgré le chevauchement des fourchettes des données sur l'humidité du sol et son taux de matière organique, aussi bien que celles sur la densité et la biomasse des peuplements dans les deux types d'agro-systèmes, on peut distinguer des différences frappantes entre les façons de développement et les réactions des peuplements des cloportes dans les deux types de culture à l'égard de l'état hydrique et du taux de matière organique du sol. Les peuplements des aridocultures ont un type de développement asymptotique, et sont sensibles à l'état hydrique du sol exprimé par son "hydrature" :

$$\frac{\text{taux d'humidité \%}}{\text{saturation du sol \%}} \times 100$$

Il existe un optimum dans la fourchette 25-30 % de cette hydrature. Le rapport avec la matière organique est, par contre, linéaire. Pour les peuplements des cultures irriguées, l'état hydrique du sol a peu d'effets, tandis que l'effet du taux de matière organique est nul. Certains autres facteurs de l'environnement susceptibles d'influencer les peuplements des cloportes dans ces agro-systèmes, tels que les pratiques agronomiques, l'aménagement du territoire, et les facteurs physiques et biotiques de mortalité, sont discutés.

KEY-WORDS : Isopoda, Population density, Biomass, Agro-ecosystems, Xero-mediterranean, Mariut, Soil hydrature, Soil organic matter, Dry-farmed, Irrigated.

[★]With technical collaboration by M. Safwat H. SHAKIR

Dept. of Natural Resources, Inst. of African Research and Studies, Cairo University
12613 - GIZA (Cairo), Egypt.

INTRODUCTION

Some species of woodlice (*Crustacea, Isopoda*) are common in the hot deserts of North Africa, the Middle East and Central Asia. Their relative importance as components of ecosystems in these deserts may vary greatly, however (WALLWORK, 1982). Although they may be superficially absent for long periods, up to 200/m² were recorded in the littoral sand dunes of the Mariut region, at Gharbaniat, 53 km west of Alexandria, by GHABBOUR et al. (1977 a), and in the littoral ridges at Burg El-Arab, 48 km west of Alexandria by KHEIRALLAH (1980).

Isopods are apparently able to consume plant litter rich in phenolics and other aromatic compounds (about 66 % dry weight) and very poor in nitrogen (generally less than 1 %), according to HARTENSTEIN (1973). Moreover, phenolic content of leaves does not affect their palatability to isopods (NEUHAUSER and HARTENSTEIN, 1978). Isopods have also rather high consumption rates as well as high assimilation efficiencies, with higher rates for xeric than for temperate species, in addition to high digestion rates of cellulose (KOZLOVSKAYA and STRIGANOVA, 1977). WIESER (1978) concluded that isopods are efficient digesters but usually inefficient assimilators. But since they re-ingest and re-digest their faeces (coprophagy), they seem to be one of the most useful groups of detritivores in litter breakdown (GHABBOUR and RIZK, in preparation). It is highly probable that micro-organisms play an important role in their digestive processes (WEISER, 1978). Together with their habits of ingesting soil and of burrowing, they may be one of the important agents in soil fertility in deserts (CRAWFORD, 1982).

Given these characteristics, it was deemed necessary to study population densities and biomass of isopod desert guilds when the desert environment is manipulated for agriculture. The Mariut region (Fig. 1), an attenuated xero-mediterranean bioclimatic province of Egypt (AYYAD et al., 1983), has two types of agro-ecosystems : an older and traditional dry-farming of barley and tree-crops (figs and olives), and a more recent and modernized irrigated agriculture of field crops (maize/clover rotation) and vineyards. The latter started in about 1960 by land-levelling operations followed by initial cropping of alfalfa (*Medicago sativa*) for several years in order to improve soil structure and fertility. Thus, rain-fed farms more or less retain their xeric characteristics while soils of the irrigated farms rather approach mesic characteristics of the nearby Nile Delta soils (GHABBOUR and SHAKIR, 1982 a ; GHABBOUR et al., 1983 a). Isopods inhabiting unmanipulated areas in the region are a mixture of xeric and mesic species which vary in relative abundance according to site and season (KHEIRALLAH, 1980). Therefore, spatial and temporal environmental variations in the xero-mediterranean agro-ecosystems of Mariut can provide a unique opportunity to study the effect of these variations along a gradient of diversity from more xeric to more mesic habitats, thereby allowing an understanding of the reaction of isopod communities to these variations, and to determine their relative importance in these ecosystems.

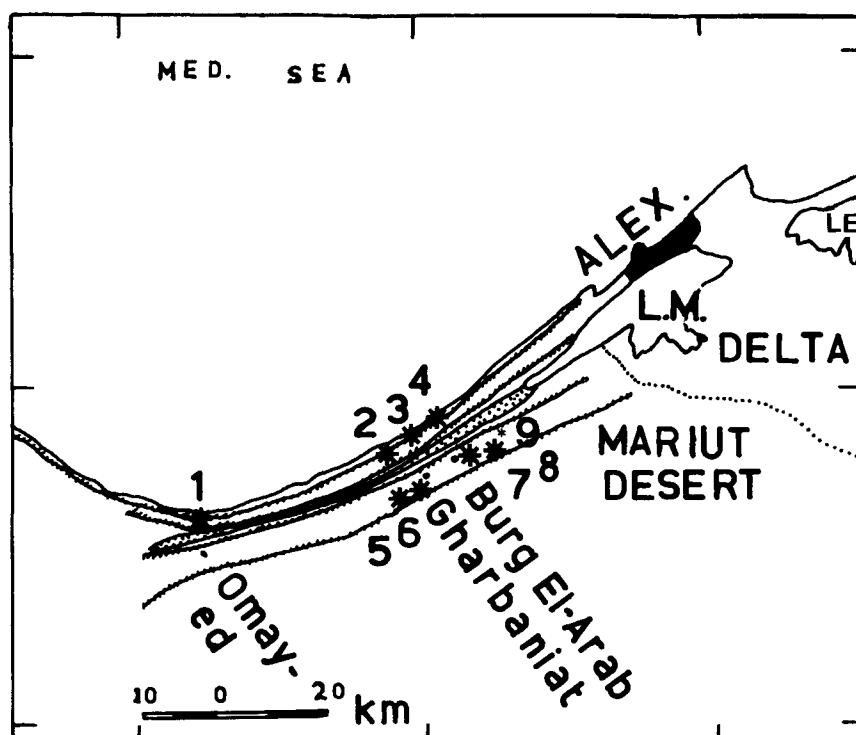


Fig. 1 - Map of the Mariut region showing sampling sites. Rain-fed agro-ecosystems : 1, fig at Omayed ; 2, 3 and 4, barley, fig and almond at Gharbaniat south of the First Ridge (the littoral sand dune) ; 7, olive "Rest House" at Burg El-Arab, in depression between Third and Fourth Ridges. Irrigated farms : 5 and 6, "young" and "old" vineyards at Gharbaniat South, in depression between 3rd and 4th Ridges ; 8, field crops farm of maize/clover rotation, and formerly dry-farmed olive orchard, at Burg El-Arab, also between 3rd and 4th Ridges ; 9, dry-farmed olive farm where isopods were not found (small star). Two ridges are located between the seashore and the Mariut Salt Marsh (dotted area) and two south of the Salt Marsh, comprising a series of parallel depressions between them. LM, Lake Mariut, LE, Lake Edku.

MATERIAL AND METHODS

Site description

The Mariut region extends for about 100-150 km west of Alexandria, along the Mediterranean coast, with a depth of about 30 or 50 to 80 km inland, according to various definitions. It constitutes part of the Mediterranean coastal land of Egypt, with a winter rainfall of about 180 mm/year, which may vary from 50 to 300. A detailed description of the Mariut region was given by AYYAD and GHABBOUR (1977). Rain-fed barley cultivation is some centuries old, but fig cultivation started in 1918, olive cultivation started in 1935, while almond cultivation started in about 1948. These cultivations are practised in favoured slopes or in depressions between ridges, or in the fertile "karm" soils (artificial ridges of the Graeco-Roman period, KASSAS, 1972). Irrigated farms, on the other hand, lie all south of the Mariut Salt Marsh (see map). Nine farms were investigated in the present study : 6 rain-fed and 3 irrigated (GHABBOUR and SHAKIR, 1981). Isopods were found in 5 of the rain-fed and in all 3 of the irrigated farms. The rain-fed farms were : fig on the littoral sand dune at Omayed (1, Fig. 1), barley (2), fig (3), and almond (4) at Gharbaniat, all these south of the littoral sand dune, i.e. in the depression between the first and second ridges, and finally olive at Burg El-Arab town near the "Rest House" (7) established in about 1936 as a pilot farm by the Horticultural Dept., but now rather neglected, and lying

in the depression between the third and fourth ridges. The irrigated farms were : "young" vineyard (5), established in about 1971, both at Gharbaniat South, and a field crops farm at Burg El-Arab (8), of maize and clover rotation (*Trifolium alexandrinum*, berseem). The latter was originally a rain-fed olive farm but was converted when irrigation was introduced, which caused the deterioration of olive trees. These were eventually removed in 1979. A detailed description of the soils of these farms was given by GOMAA et al. (1978 and 1979). Some of the essential characteristics of these soils are given in Table I.

Farms	1	2	3	4	5	6	7	8
TG&S	96.5	75.7	75.7	75.7	52.6	52.6	35.4	52.8
Sat. %	16.2	33.2	33.2	33.2	33.7	33.7	44.3	33.0
Bulk den.	1.62	1.28	1.28	1.28	1.28	1.28	1.21	1.52
CaCO ₃	88.7	38.1	38.1	43.8	35.8	35.8	48.4	42.4

TG&S, total-gravel-and-sand ; Sta. %, saturation percentage ; Bulk den., bulk density ; CaCO₃, calcium carbonate %.

Table I - Some characteristics of the uppermost soil layers in the eight agro-systems in the xero-mediterranean region of Mariut, west of Alexandria, Egypt, after GOMAA et al. (1978 and 1979). Numbers of agro-ecosystems (1-8) refer to their numbers in Fig. 1.

Sampling, analysis and data treatment

Sampling was continued from spring 1977 till autumn 1978 so that each farm was sampled in five seasons during this period. According to earlier studies (GHABBOUR and MIKHAIL, 1977), seasons of the Mariut region are more adequately classified as such : winter (Dec. to March), summer (June to Sept.), transitional (April, May, Oct. and Nov.). This consideration was corroborated by KHEIRALLAH and GHAZALY (unpublished) who found it particularly suitable in their studies on isopods in the unmanipulated soils at Burg El-Arab. Samples were taken from every farm at each season in 10 quadrats, 50 x 50 cm, 60 cm deep, selected along a random line within the center of the farm, between trees and shrubs, to avoid damaging the roots. Admittedly, soil between tree roots could yield somewhat different results, but the cost of sampling would be too high. This was compensated for by a larger number of samples. The soil fauna was extracted from the soil core brought out by digging these quadrats, and were sorted either by hand-picking or by sieving through a 1 mm mesh sieve, where the soil was friable. After sieving or hand-picking, the animals and litter were brought back to the laboratory and animals were carefully sorted out under a binocular microscope (x 100) and preserved in 70 % ethanol. The weights given here as biomass refer to ethanol-preserved specimens, which for practical purposes are considered equivalent to fresh weights.

Soil samples were taken from the quadrats and analysed for water and organic matter contents in the usual way (JACKSON, 1977). Soil hydrature* (% SH) was calculated from the saturation percent data given by GOMAA et al. (1978) as :

$$\frac{\% \text{ soil moisture}}{\% \text{ saturation}} \times 100$$

* This is a particularly useful measure of soil moisture as it affects soil animals sensitive to this factor (see GHABBOUR and SHAKIR, 1982 a).

Another soil humidity parameter, water-content/ total-gravel-and-sand (WC/TG&S), was calculated according to KHALAF EL-DUWEINI and GHABBOUR (1965).

Data of population density (PD), as individuals/m², biomass (BM), as mg/m², and absolute frequency (AF), as %, were synthesized into an Absolute Importance Value (AIV) index, which is $\log (PD \times BM \times AF)$. The Relative Importance Value (RIV) index was calculated as $\% PD + \% BM + \% RF$ (relative frequency) referred to the total PD, BM, and frequencies of the whole mesofaunal community (see GHABBOUR and SHAKIR, 1980). Mathematical treatment of the data (simple and multiple regressions) were performed on a TI 58.

RESULTS

Table II gives results of soil analysis of the uppermost (5 cm) layer where isopods are normally active. Table III gives results of the PD, BM, AF, AIV and RIV of isopods as means of the results of 10 quadrats, in the seasons in which they appeared in the agro-ecosystems under study. Table IV gives the seasonal means of these appearances. It is to be noted that isopods were absent from one farm only, the rain-fed "Haj Ali" olive farm at Burg El-Arab, established in about 1948, and occupying an old "karm" site, with hard and consolidated soil, in which isopods cannot burrow, but occupied by wild bees and cicadas.

Farms		1	2	3	4	5	6	7	8
Sp 77	SW	2.00	1.45	5.33	2.54	-	-	8.85	-
	OM	0.17	0.51	0.39	0.37	-	-	3.33	-
Su 77	SW	-	-	-	-	12.56	19.18	4.68	-
	OM	-	-	-	-	0.65	0.81	1.59	-
Au 77	SW	1.31	1.32	1.96	0.78	-	-	11.23	10.82
	OM	0.17	0.43	0.93	0.29	-	-	2.06	1.10
Wi 78	SW	2.88	2.77	4.61	4.02	4.78	13.28	18.77	12.16
	OM	0.13	0.32	0.85	0.37	0.73	0.87	1.02	1.42
Sp 78	SW	2.76	1.92	3.27	1.36	4.23	23.51	5.69	14.07
	OM	0.15	0.53	0.29	0.19	0.94	1.20	1.59	1.40
Su 78	SW	1.57	1.05	0.90	0.97	2.43	3.77	-	10.19
	OM	0.14	0.34	0.34	0.54	0.91	0.93	-	1.06
Au 78	SW	-	-	-	-	6.55	12.51	-	17.27
	OM	-	-	-	-	0.78	1.11	-	1.12
Ann. av.	SW	2.10	1.62	3.20	1.93	6.11	14.45	8.84	12.90
	OM	0.15	0.43	0.56	0.34	0.80	0.98	1.91	1.22

Table II - Results of analysis of soil for water content (SW) as % and organic matter content (OM) also as %, in the uppermost layers (5 cm depth) in which isopods are normally active, in the 8 xero-mediterranean agro-ecosystems of the Mariut region, in the 5 sampling seasons for each system. Numbering of farms (1-8) as in Fig. 1. Sp, Su, Au, Wi = spring, summer, autumn and winter ; Ann. av. = annual average.

Farm Seas.		PD	BM	AF	AIV	RIV
1	Su 77	2.00	23.00	33.3	3.19	23.34
	Au 77	0.80	8.40	20.0	2.13	14.53
	Wi 78	11.56	97.33	66.7	4.88	47.88
	Sp 78	7.60	73.20	70.0	4.60	64.30
	Su 78	6.80	70.80	50.0	4.38	46.55
	Ann. av.	5.75	54.55	48.0	4.18	37.93
2	Sp 77	0.80	2.80	20.0	1.65	12.60
	Wi 78 (*)	0.50	26.00	12.5	2.21	13.60
	Ann. av.	0.26	5.76	6.5	0.99	6.47
3	Sp 77	1.60	18.80	20.0	2.78	35.60
	Sp 78	0.40	0.80	10.0	0.50	10.20
	Ann. av.	0.40	3.92	6.0	0.97	7.43
4	Au 77	0.80	7.20	10.0	1.76	4.18
	Wi 78	4.80	32.40	50.0	3.89	18.31
	Sp 78	0.80	11.20	20.0	1.25	5.09
	Su 78	1.20	7.20	10.0	1.94	6.42
	Ann. av.	1.52	11.60	18.0	2.50	7.25
5	Wi 78	8.50	106.00	50.0	4.65	49.24
	Sp 78	7.27	43.64	45.5	4.16	29.44
	Su 78	0.40	1.60	10.0	0.81	7.74
	Au 78	0.80	8.80	20.0	2.15	35.20
	Ann. av.	3.39	32.01	25.1	3.43	21.50

Farm Seas.		PD	BM	AF	AIV	RIV
6	Su 77	0.40	2.40	10.0	0.98	19.00
	Wi 78	0.80	4.00	10.0	1.51	7.64
	Sp 78	1.00	33.00	12.5	2.62	7.62
	Su 78	0.80	3.60	10.0	1.46	7.89
	Au 78	0.67	5.33	16.7	1.77	7.45
	Ann. av.	0.73	9.67	11.8	1.92	8.07
7	Sp 77	29.50	104.50	25.0	4.89	125.25
	Su 77	2.00	9.20	20.0	2.57	24.81
	Au 77	20.50	61.00	62.5	4.89	94.13
	Wi 78	1.20	48.00	20.0	3.06	41.78
	Sp 78	5.50	44.00	50.0	4.03	41.41
	Ann. av.	11.74	53.34	35.5	4.35	71.37
8	Sp 78	1.50	10.00	25.0	2.57	7.47
	Su 78	0.40	42.00	10.0	2.23	12.29
	Au 78	1.20	44.80	10.0	2.73	16.10
	Ann. av.	0.62	19.36	9.0	2.03	6.20

(*) actually collected on 25 March						
Symbols for seasons as in Table 2.						

Table III - Results of isopod sampling : population density PD/m², biomass BM mg/m², absolute frequency AF, absolute importance value AIV, and relative importance value RIV, in the 8 xero-mediterranean agro-ecosystems in which isopods appeared. Each figure is the mean of 10 samples. Numbering of agro-ecosystems (1-8) as in Fig. 1.

From Table I, it is clear that there is a wide variation in TG&S content in the uppermost soil layers in the farms under study. The lowest value is 35 % in the "Rest House" olive farm, situated in a favourable site in the depression, no doubt chosen from the start for its high soil quality. The highest TG&S (96 %) is in the Omayed fig farm (1). Calcium carbonate content is highest nearer to the seashore (89 % in Omayed farm), and decreases in the depressions to 38-48 %. Saturation percentage is lowest in the littoral sand dunes (16 % at Omayed farm), is almost constant at 33-34 % in the other farms, and highest in the "Rest House" farm (44 %). Bulk density follows almost the same pattern : 1.62 at Omayed, 1.21-1.28 in other farms, but highest (1.52) in the irrigated field crops farm (8).

Table II indicates that, as a general rule, rain-fed agro-ecosystems have lower soil moisture (SM) than irrigated ones. The lowest record is 0.8 % in the almond orchard (4) in autumn 1977 (actually taken on 30 sept.), and the highest from the "Rest House" olive orchard (7) in winter 1978 (18.8 % on 28 Jan.). For irrigated systems, the lowest record is 2.4 % in the "young" vineyard in summer 1978 (on 31 Aug.) and the highest is 23.5 % in the "old" vineyard in spring 1978 (on 15 Apr.). As a whole, the average for rain-fed farms is 3.5 % and for irrigated ones 11.2 % (2.2 times higher).

Organic matter content is also generally higher in irrigated systems than in rain-fed ones. In the latter, the range is from 0.13 % in the Omayed fig farm, recorded in winter 1978 (on 23 Feb.), to 3.33 % in the favoured "Rest House" olive orchard in spring 1977 (actually on 30 March). For irrigated systems, the range is from 0.65 % in the "young" vineyard (5) in summer 1977 (on 7 jul.) to 1.42 % in the field crops farm (8) in winter 1978 (on 24 March). In both these records, however, isopods were not present in the samples. For OM, the average in rain-fed farms is 0.68 % and for irrigated ones 1.00 % (about 50 % higher).

Tables III and IV indicate that the lowest PD of isopods and also the lowest BM and AIV as well were recorded in the neighbouring barley and fig farms at Gharbaniat (2 and 3), while the highest were recorded in the Omayed fig farm (1) and the "Rest House" olive orchard at Burg El-Arab (7). The PD range for rain-fed farms is 0.4-29.5/m² (the maximum was 152.0/m²), with an annual average of 3.3/m². For irrigated systems the PD range was 0.4-8.5/m² (maximum 56.0/m²), with an annual average of 1.6/m². The BM range in rain-fed farms was 0.8-104.5 mg/m² (maximum 580.0 mg/m²), with an annual average of 31.5 mg/m². For irrigated systems the BM range was 1.6-106.0 mg/m² (maximum 448.0 mg/m²), with an annual average of 20.5 mg/m². The AIV was 0.97-4.35 in rain-fed farms and 1.92-3.43 in irrigated ones. The RIV was 6.5-71.4 in rain-fed farms and 6.2-21.5 in irrigated ones. Lowest PD's, BM's and AIV's more or less coincided in summer in both types of farms, and highest BM's and AIV's coincided in winter, but highest PD's were in spring and autumn in rain-fed farms and in winter in irrigated ones. RIV figures for isopods compared with those of other soil mesofauna groups indicate that isopods occupy importance positions ranging from second (in farm 7) to eighth (in farm 3), in rain-fed farms, and from fifth (in 5) to eighth also (in farm 8), in irrigated agro-ecosystems.

These results indicate that for SM and OM, as well as for PD, BM and AIV (both environmental and population variables), the two types of farms may not be sharply distinguishable. However, the relationship between PD and BM shown in Fig. 2 shows that the communities of isopods in the two types of farms are distinct from each other. While the relationship is asymptotic for communities of rain-fed farms, it is simply linear for irrigated ones.

Farms	Seas.	PD	BM	AF	AIV
R	Wi	4.52	50.93	37.3	3.93
	Sp	6.60	36.47	30.7	3.87
	Su	3.00	27.55	28.3	3.37
	Au	7.37	25.53	30.8	3.76
	Ann. av.	3.28	31.53	20.1	4.35
I	Wi	4.65	55.00	30.0	3.88
	Sp	3.26	28.88	27.7	3.42
	Su	0.50	12.40	10.0	1.79
	Au	0.89	19.64	15.6	2.43
	Ann. av.	1.58	20.35	12.7	3.43

R = rain-fed farms ; I = irrigated farms

RIV for rain-fed farms 71.31 and for irrigated farms 21.50

Table IV - General seasonal and annual variation in PD, BM, AF and AIV of isopods in the 8 agro-ecosystems in which they made their appearance, to compare rain-fed with irrigated agro-ecosystems. Symbols as in Table II and III.

In order to equalize and facilitate comparison of the effects of soil moisture on isopod populations in agro-ecosystems with varying TG&S and saturation %, population variables are correlated with WC/TG&S and with % SH. For isopod populations of rain-fed farms, the best fit was obtained with AIV versus % SH (Fig. 3), while for irrigated farms the best fit was obtained with PD versus % SH too (Fig. 4). The relationship of BM with % SH is shown in Fig. 5 while Figs. 6 and 7 show the relationships of PD and BM respectively with % OM.

Figs. 3-7 further demonstrate the distinctiveness of the isopod communities in rain-fed and in irrigated agro-ecosystems, although the ranges of their PD's and BM's are more or less overlapping, as are those of soil characteristics. While the isopod community in rain-fed systems are highly sensitive to changes in SH and OM (more so to SH than to OM), communities in irrigated systems are almost insensitive to changes in these two otherwise important environmental factors (but again SH is more effective than DM). The quadratic effect of SH on isopods in rain-fed systems shows that there is an optimum range of 25-30 %, beyond which SH is harmful and reduces both PD and BM. This is not the case for isopods in irrigated systems. The effect of OM is linear and clear for isopods in rain-fed systems but almost nil or even negative (though not significantly so) for isopods of irrigated systems (Figs. 6 and 7). Figs. 3 and 4 also show the combined effects of SH and OM on isopod communities within the observed OM ranges, according to a mathematical model that could be used to predict the population variables (AIV or PD) of these communities in the Mariut agro-ecosystems.

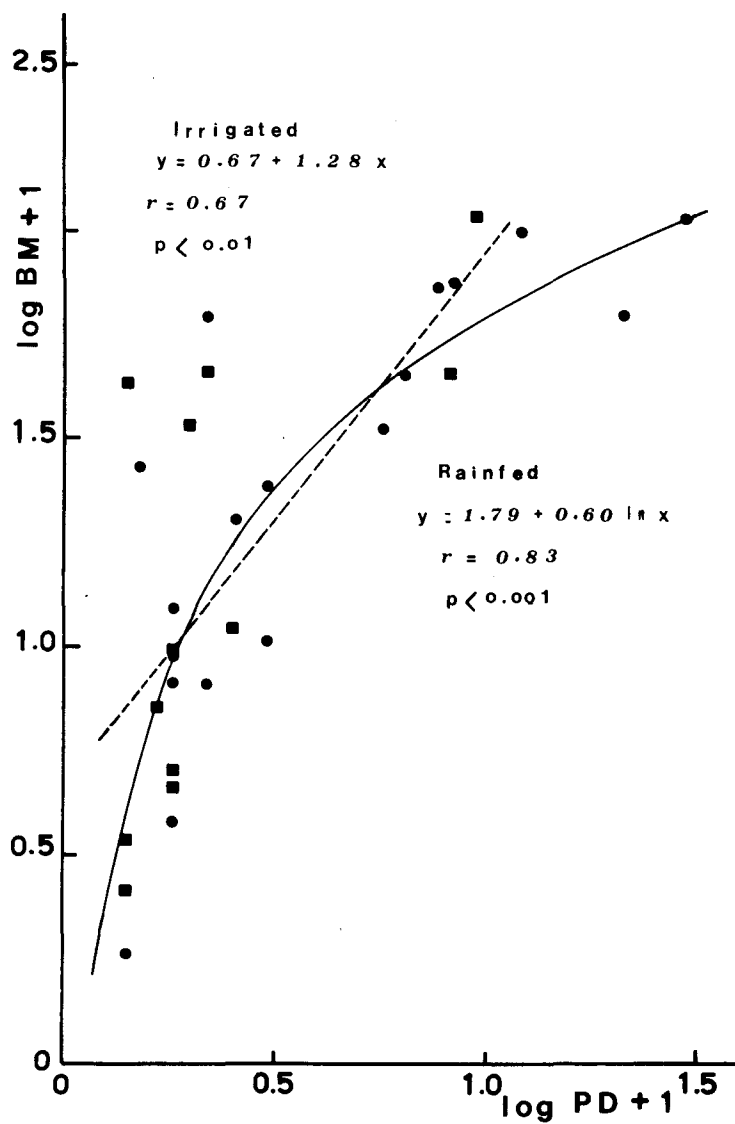


Fig. 2 - Relationship between population density (PD) and biomass (BM) of isopods in rain-fed (circles and solid line) and in irrigated agro-systems (squares and dashed line). PD and BM values are represented as $\log PD + 1$ and $\log BM + 1$ respectively, with the unity added to avoid negative logarithms. Each dot represents the mean of 10 samples.

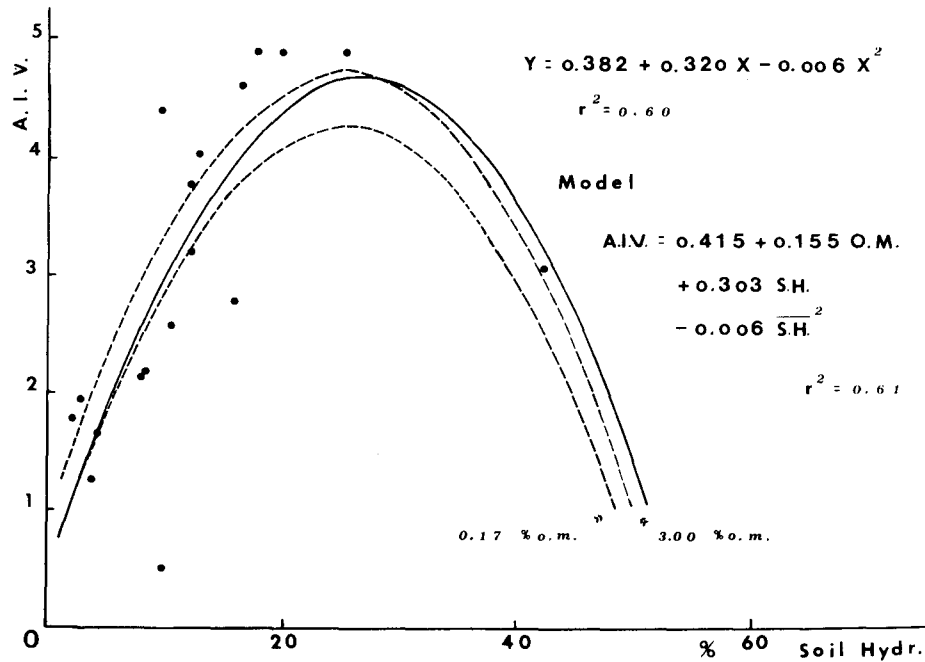


Fig. 3 - Relationship between absolute importance value (AIV) of isopod populations in rain-fed agro-ecosystems and % soil hydrature (SH) (solid line), and mathematical model of its change with both % SH and % organic matter (OM) within the range of OM in which isopods were found (dashed lines).

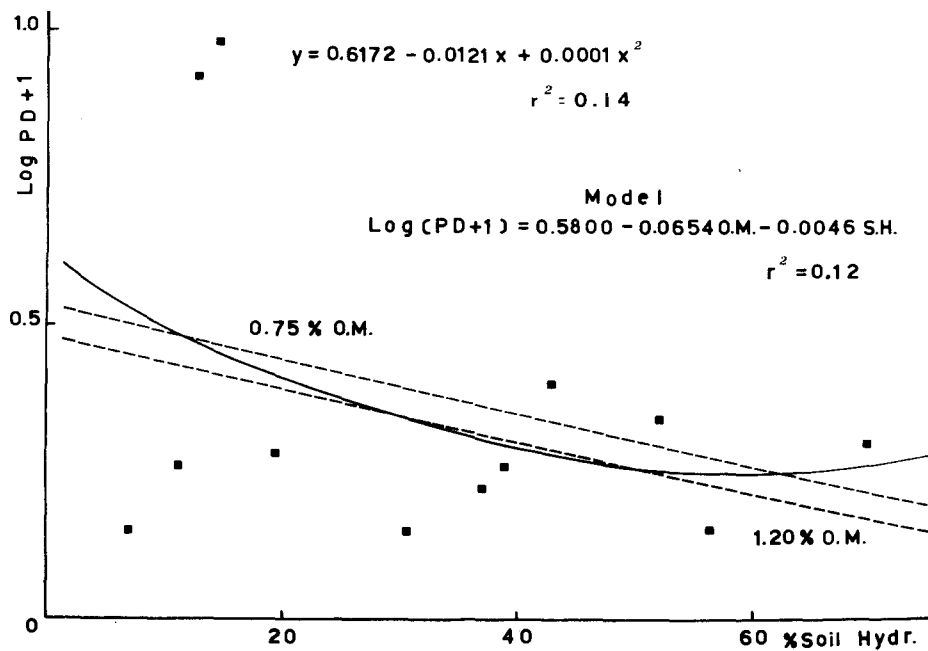


Fig. 4 - Relationship between PD (as log PD + 1) of isopod populations in irrigated agro-ecosystems and % SH (solid line) and mathematical model of its change with both % SH and % OM within the OM range in which isopods were found (dashed lines).

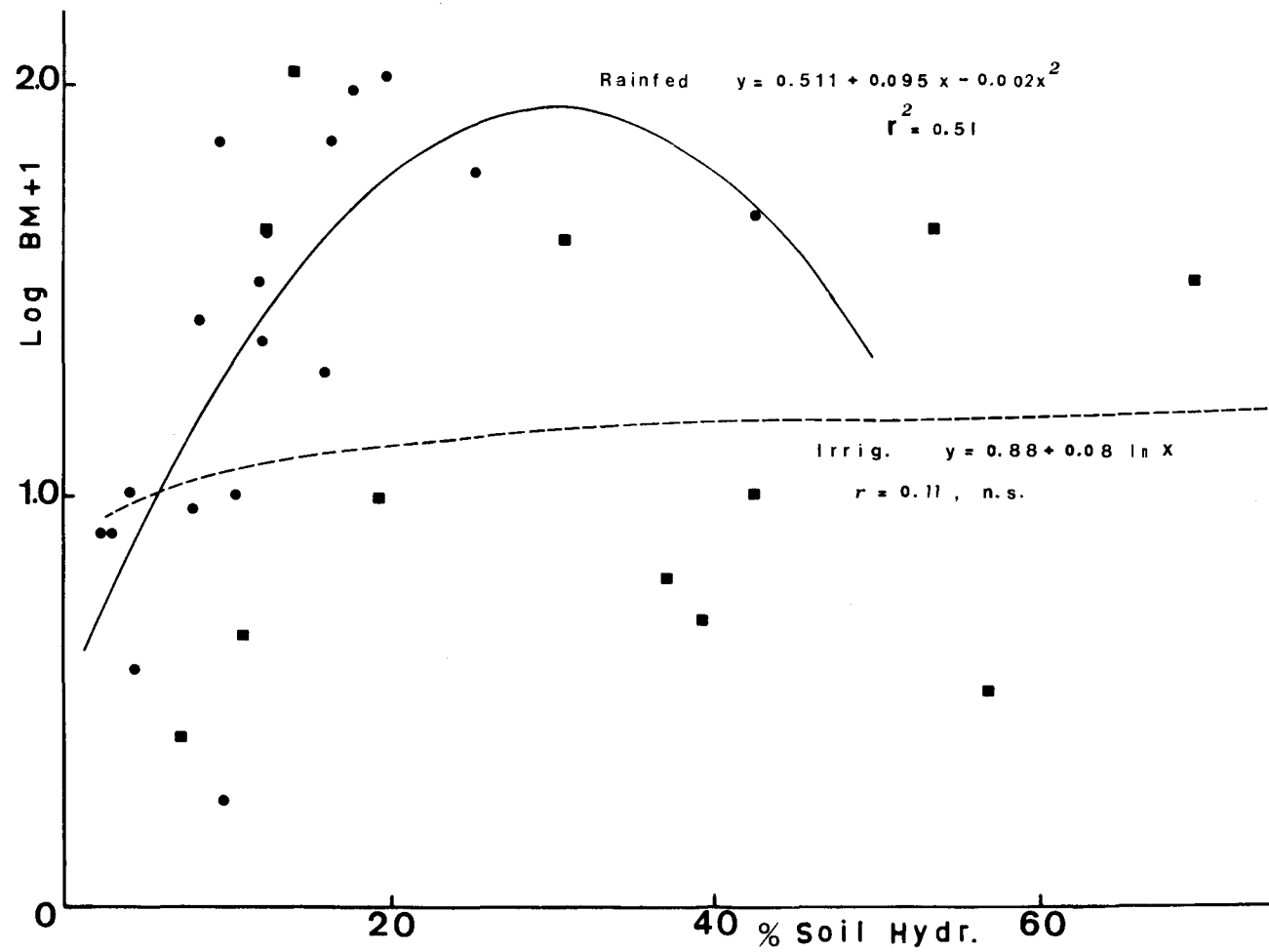


Fig. 5 - Relationship between BM (as log BM + 1) of isopods in rain-fed and irrigated agro-ecosystems and % SH (symbols as in Fig. 2).

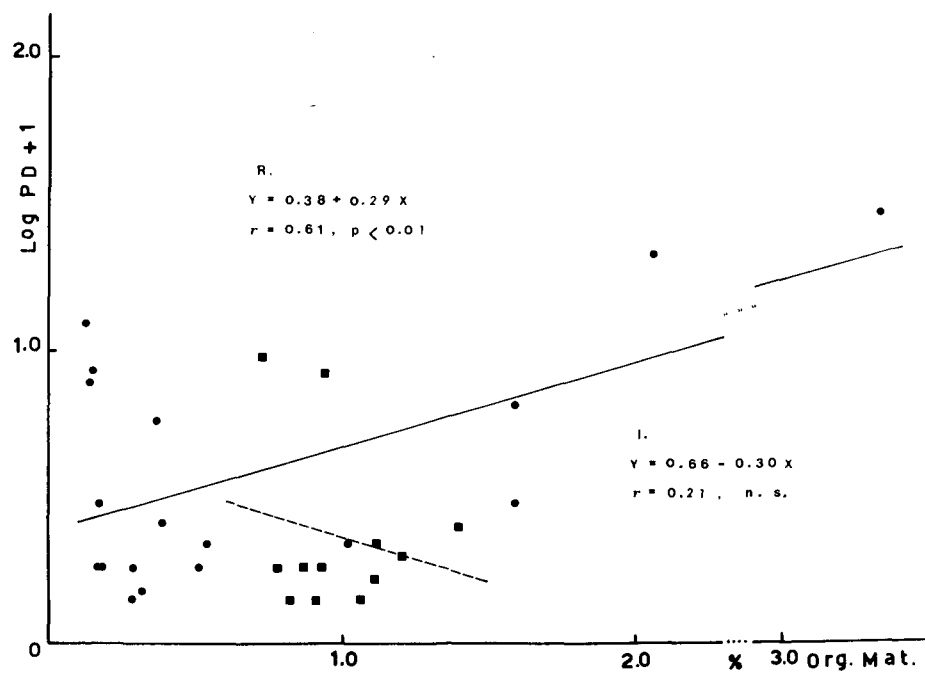


Fig. 6 - Relationship between PD (as $\log PD + 1$) of isopods in rain-fed and irrigated agro-ecosystems and % OM (symbols as in Fig. 2).

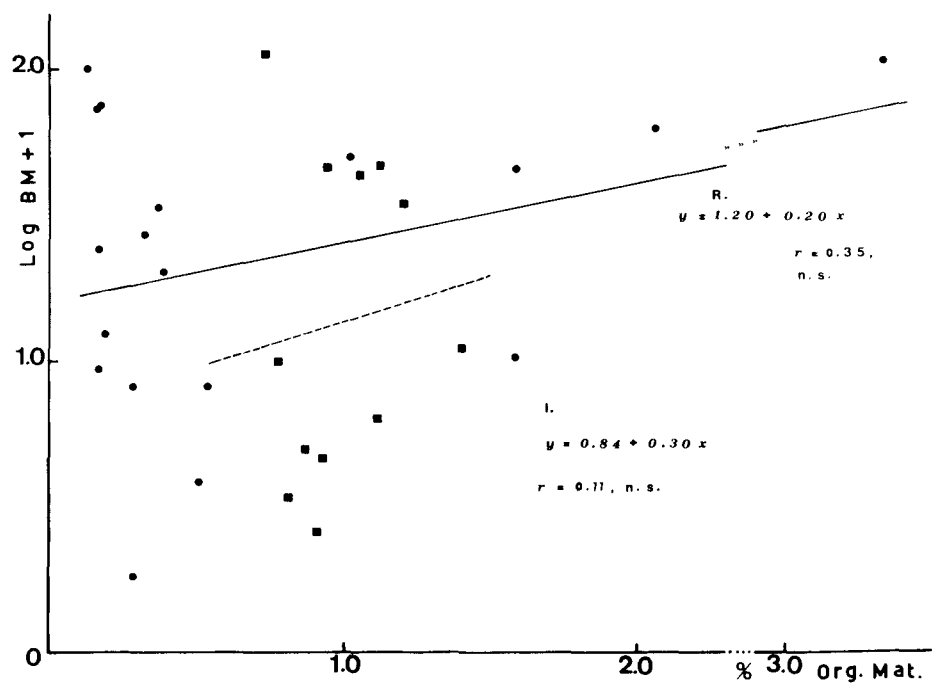


Fig. 7 - Relationship between BM (as $\log BM + 1$) of isopods in rain-fed and irrigated agro-ecosystems and % OM (symbols as in Fig. 2).

DISCUSSION

Differences in the reaction of isopod communities to environmental conditions in the spectrum provided by the Mariut agro-ecosystems of the present study is in no doubt due to the specific heterogeneity of the isopod communities themselves. The species known to inhabit the littoral sand dunes and inland depressions are *Agabiiformius lentus* (B.L.) and *Porcellio albinus* (B.L.) (GHABBOUR et al., 1977 b and 1983 b), as well as *Hemilepistus reaumuri* (Aud.) (GHABBOUR and RIZK, 1979). Species inhabiting the littoral ridges are *Armadillo* sp., *Porcellio olivieri* (Aud.-Sav.), *H. reaumuri*, *Philoscia* sp., *Porcellionides pruinosus* (Brandt) and *Leptotrichus panzeri* (Aud.-Sav.) (KHEIRALLAH, 1980). WALLWORK (1982) considers *H. reaumuri* an extremely common isopod in North African and Middle Eastern deserts, and *Armadillo officinalis* and *A. albomarginatus* less common in these deserts. *H. reaumuri* was found to be abundant in farms and gardens of the Mariut region (GHABBOUR and RIZK, 1979). When irrigation is introduced, the soil is inhabited by such species as *L. panzeri* (in Alexandria, KHEIRALLAH, 1971) and *Porcellionides pruinosus* as well as *Porcellio laevis* (Latr.) (in Cairo, GHABBOUR and RIZK, 1979). Thus the isopod community in agro-ecosystems of Mariut could be composed of a guild of at least 8 species (*Porcellionides* was made a synonym to *Metoponorthus* by VANDEL in 1962).

Naturally, the relative composition of these communities would change with spatial and temporal variations. In the littoral ridge at Burg El-Arab, KHEIRALLAH (1980) found that *L. panzeri* and *Philoscia* sp. were present in sites with 1.5 times higher water content, while *P. olivieri* and *Porcellionides pruinosus* were also more abundant on this site. *H. reaumuri* showed a reverse behaviour, while *Armadillo* sp. seemed to be indifferent in its reaction towards soil moisture. This is an example of how the same factor will differently affect species of the same guild, favouring some and disfavouring others, and neutral to still others. But even among mesic species, for instance, reaction towards moisture is not uniform. Water balance studies (GHABBOUR and RIZK, unpublished) indicate that *Porcellionides pruinosus* is more resistant to dessication than the seemingly truly mesic *Porcellio laevis*.

But as KHEIRALLAH (1980) stated, factors other than moisture affect the distribution of isopod species. Among these he pointed out : calcium carbonate, salinity and pH, as effective to some extent. But in agro-ecosystems, agronomic manipulations, varying from slight to drastic, must be considered. In the barley fields (2), found poor in isopod fauna, present only in spring, ploughing in autumn, plucking of the whole culms in late spring, and introduction of livestock afterwards to graze the stubble and weeds, could largely account for this impoverishment. On the contrary, the field is least disturbed in spring and has its maximum plant cover. Similar drastic disturbance of the soil surface in the neighbouring fig orchard (3) would also account for the similar impoverishment of the isopod fauna (ploughing for crust dislocation and clean-tilling of weeds). Both farms, however, seasonally acquire their isopods from the relatively stable nearby almond orchard (4). Leaves of barley were found to be highly nutritious for *Porcellio olivieri*, which was also found aggregating on barley in the field (KHEIRALLAH and GHAZALY, unpublished), and should therefore attract isopods whenever they can. The almond orchard, in turn, is not so rich in isopods, perhaps because of its low SH and OM.

Besides physical, chemical and land-use factors, natural biotic factors also come into play, since the spider *Dysdera* cf. *flavipennis*, especially adapted to capture isopods, is abundant in these three neighbouring sites, and its abundance

follows that of isopods, both related to rain-fall (GHABBOUR et al., 1977 b). The Omayed fig farm (1), although with unfavourable physical soil characteristics, has a considerable isopod community with an AIV second after the "Rest House" olive orchard which is especially favoured in many ways. As a matter of fact, the Omayed fig orchard is not subjected to drastic ploughing, because crust formation is not such a problem there. The soil mesofauna here merges imperceptibly with the fauna of the unmanipulated littoral sand dune (GHABBOUR and SHAKIR, 1982 b ; GHABBOUR et al., 1983 a). The richness of the isopod community in the "Rest House" olive orchard can be explained by the fact that it has not been given full agronomic attention for a long time, so that it has a dense weedy vegetation, favouring weed-associated taxa such as isopods.

In irrigated agro-ecosystems, SH and OM are no longer limiting factors. Here, agronomic practises such as ploughing, manuring and irrigation frequency become more important. Drowning is harmful to isopods (KHEIRALLAH and GHAZALY, unpublished). Invasion by other soil animals from mesic habitats, including competitors and predators, such as earthworms and mole-crickets, among others, complicates the picture (GHABBOUR and SHAKIR, 1982 c and In press). In the rain-fed systems as a whole, isopods occupied fourth rank in the RIV scale (71), after Hemiptera (114), Coleoptera (106) and Dictyoptera (88). In the irrigated systems, they occupied sixth rank (21), after Hymenoptera, mostly ants (109), earth-worms (65), Orthoptera (62), Coleoptera (51) and spiders (28). In fact, isopods occupy a central position among mesofauna in the characterization of their communities (GHABBOUR et al., 1983 a). The seasonal variation of population variables of isopod communities (Table IV) is interesting for the effect of seasonality. Most isopods are capable of burrowing to escape intensive heat and drought. In fact, ability to burrow in the xeric *H. reaumuri* for example, is regarded as a survival tactic replacing ability to conglobate, as in *Armadillo* (WALLWORK, 1982). KHEIRALLAH and GHAZALY (unpublished) found that individuals of *P. olivieri* at Burg El-Arab retreat to a depth of 10 to 25 cm in summer and autumn. During and after rain they rarely burrow and remain underneath boulders. Desiccation and drowning are therefore major mortality factors. If such behaviour is common to other species of isopods of the Mariut region, it could explain the low densities observed in summer and autumn in irrigated systems when irrigation is heavily applied to counterbalance the harsh climate.

The high PD coupled with low BM of isopods in rain-fed systems in autumn indicates a reproductive phase. GHABBOUR and RIZK (1979) found that *Porcellio laevis* and *Porcellionides pruinosus* have a reproductive phase in spring. Later studies (GHABBOUR and RIZK, unpublished) demonstrate another period in autumn. *Porcellio olivieri* also has a second generation in late summer/early autumn (KHEIRALLAH and AWADALLAH, in press). Individuals with large BM (adults) were more common in winter. This is reflected in Table IV where a lower PD and a higher BM coincide in winter. Finally, the interrupted seasonal appearance of isopods in some agro-ecosystems may be due to a short life-span (less than one year) of many species. WALLWORK (1982) states that short life-spans are probably the rule rather than the exception among woodlice of arid and semi-arid regions, and that xeric populations may have a smaller clutch size than mesic populations of the same species. Such an interaction of environmental conditions and behavioural responses of different species of the isopod guild are thus responsible for the types of reaction observed in this study.

REFERENCES

- AYYAD M., ABDEL-RAZIK M., MEHANNA A. (1983). Climatic and vegetational gradients in the Mediterranean desert of Egypt.
Pré-rapport du Colloque de Bioclimatologie Méditerranéenne, CEPE/CNRS, Montpellier, 18-20 mai 1983, III 2 : 14 p.
- AYYAD M., GHABBOUR S.I. (1977). Systems analysis of Mediterranean desert ecosystems of northern Egypt (SAMDENE).
Environ. Conserv., 4, 91-101.
- CRAWFORD C.S. (1982). Microbial gut symbionts and desert detritivores.
Sci. Rev. Arid. Zone Res., 1, 37-52.
- GHABBOUR S.I., CANCELA DA FONSECA J., SHAKIR S.H. (1983 a). Characteristics of soil mesofauna in agro-ecosystems of the Mariut region, Egypt.
IXth Int. Congress of Mathematical Biology, Paris, 8-10 sept. 1983
17 p (typescript).
- GHABBOUR S.I., CANCELA DA FONSECA J., MIKHAIL W. (1983 b). The characterization of soil mesofauna at the Omayed biotopes, the Mariut area, Egypt.
Pré-Rapport du Colloque de Bioclimatologie Méditerranéenne, CEPE/CNRS, Montpellier, 18-20 mai 1983, IV 5 : 11 p.
- GHABBOUR S.I., MIKHAIL W.Z.A. (1977). Variations in chemical composition of *Heterogamia syriaca* Sauss. (Polyphagidae, Dictyoptera), a major component of the soil fauna in the Mediterranean coastal desert of Egypt.
Rev. Biol. Ecol. Médit., 3, 89-104.
- GHABBOUR S.I., MIKHAIL W.Z.A., RIZK M.A. (1977 a). Ecology of soil fauna of Mediterranean desert ecosystems in Egypt. I. Summer populations of soil mesofauna associated with major shrubs in the littoral sand dunes.
Rev. Ecol. Biol. Sol, 14, 429-459.
- GHABBOUR S.I., MIKHAIL W.Z.A., RIZK M.A., HASHISH M.H.A. (1977 b). Invertebrates : soil fauna. SAMDENE Project, Univ. of Alexandria.
Progress Report N° 3, I (8), 58 p.
- GHABBOUR S.I., RIZK M.A. (1979). Patterns of growth and body water content in xeric and mesic isopods.
Pedobiologia, 19, 18-25.
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (1980). Ecology of soil fauna of Mediterranean desert ecosystems in Egypt. III. Analysis of Thymeleae mesofauna populations in the Mariut frontal plain.
Rev. Ecol. Biol. Sol, 17, 327-352.
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (1981). Some features of important taxa of soil mesofauna in an Afro-Mediterranean coastal desert. I. General considerations of soil mesofauna in agro-ecosystems.
Cairo Univ. Agr. Stud. Rev., 10, (in press).
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (1982 a). Population density and biomass of earthworms in agro-ecosystems of the Mariut coastal desert region in Egypt.
Pedobiologia, 23, 189-198.
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (1982 b). Population parameters of soil mesofauna in agro-ecosystems of the Mariut region, Egypt. II. Communities under dry-farmed fig (*Ficus carica*).
Rev. Ecol. Biol. Sol, 19, 383-401.
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (1982 c). Some features of important taxa of soil mesofauna in an Afro-Mediterranean coastal desert. II. Soil mesofauna in irrigated vineyards.
Cairo Univ. Agr. Stud. Rev., 11, in press.
- GHABBOUR S.I., SHAKIR S.H. (In press). Seasonal variation in a community of soil mesofauna under annual field crops in the Mariut desert of Egypt.
Sci. Rev. Arid Zone Res., in press.

- GOMAA A.M., FATHI A.M., EL-ZAHABY E.M., MOUKABEL M., NAGIB M. (1978). Morphological, chemical and hydrophysical characteristics. SAMDENE Project, Univ. of Alexandria.
Progress Report N° 4, III(5), 52 p.
- GOMAA A.M., FATHI A.M., EL-ZAHABY E.M., MOUKABEL M., NAGIB M. (1979). Pedochemical and physical properties. SAMDENE Project, Univ. of Alexandria.
Progress Report n° 5, III (5), 16 p.
- HARTENSTEIN R. (1973). Several physioecological aspects of terrestrial isopods.
In : *Proc. 1st. Soil Microcommunities Conf.*, Ed. D.L. Dindal, U.S. Atomic Energy Commission, Washington DC, 128-137.
- JACKSON M.L. (1977). *Soil Chemical Analysis*. Prentice-Hall of India Private, New-Delhi, 270 p.
- KASSAS M. (1972). A brief history of land-use in Mareotis region, Egypt.
Minerva Biol., 1, 167-174.
- KHALAF EL-DUWEINI A., GHABBOUR S.I. (1965). Population density and biomass of earthworms in different types of Egyptian soils.
J. appl. Ecol., 2, 271-287.
- KHEIRALLAH A.M. (1971). Food and feeding habits of *Leptotrichus panzeri* (Isopoda : Oniscoidea).
Bull. Fac. Sci. Alexandria Univ., 11, 267-273.
- KHEIRALLAH A.M. (1980). Aspects of the distribution and community structure of isopods in the Mediterranean coastal desert of Egypt.
J. Arid Environ., 3, 69-74.
- KHEIRALLAH A.M., AWADALLAH A. (In press). The life history of the isopod *Porcellio olivieri* (Aud.) in the Mediterranean coastal desert of Egypt.
Pedobiologia, in press.
- KOZLOVSKAYA L.S., STRIGANOVA B.R. (1977). Food, digestion and assimilation in desert woodlice and their relations to the soil microflora.
In : *Soil Organisms as Components of Ecosystems*, Ed. U. Lohm and T. Persson, *Ecol. Bull.*, Stockholm, 240-245.
- NEUHAUSER E.F., HARTENSTEIN R. (1978). Phenolic content and palatability of leaves and wood to soil isopods and diplopods.
Pedobiologia, 18, 99-109.
- WALLWORK J.A. (1982). *Desert Soil Fauna*, Praeger Publ., New-York, 296 p.
- WIESER W. (1978). Consumer strategies of terrestrial gastropods and isopods.
Oecologia, 36, 191-201.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are gratefully due to Prof. M. AYYAD, Director of SAMDENE Project (University of Alexandria), the US/EPA and the Ford Fondation (Grants PR-3-54-1 and 740-0478) for kindly supporting the Project, within the framework of which this work was performed. Thanks are also due to an anonymous referee for reviewing the MS.

Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)

I. Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques

J. L. DE BEAULIEU[★]
M. REILLE[★]

RESUME - 365 nouveaux spectres polliniques ordonnés en trois diagrammes, assortis de 16 datages ¹⁴C, provenant de l'analyse de trois nouvelles séquences obtenues par carottage dans les sites de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes) sont confrontés à ceux obtenus par BEAULIEU (1977) dans les mêmes sites. Une attention particulière est portée à la période allant de la fin du Pléniglaciaire au début de l'Holocène.

La base des séquences, postérieure au retrait des glaces würmiennes, atteste de la présence régionale de *Juniperus*, *Hippophae* et des Poacées.

Attribuées au tout premier réchauffement, l'extension des *Artemisia* et *Chénopodiacées* et la chute conjointe des fréquences de *Pinus* sont situées aux environs de 16 000 B.P. La présence du pollen de *Matthiola* dans les spectres de cette époque rend bien compte du caractère steppique et non arctico-alpin de la végétation.

Sur le site de Siguret, l'âge de l'extension anté-Bølling de *Juniperus* n'a malheureusement pas pu être daté. Le Bølling correspond à l'optimum de *Juniperus* avec apport régional de *Quercus ilex* et *Quercus* à feuillage caduc qui signe l'extension de ces taxons hors de leurs refuges würmiens.

Il n'y a pas de manifestation botanique de l'existence d'un éventuel *Dryas* moyen (*Dryas* ancien supérieur).

SUMMARY - The analysis of three new pollen sequences from the sites of Pelléautier and Siguret (Hautes-Alpes) has provided 365 pollen spectra represented in three diagrams and supported by 16 radiocarbon dates. These spectra are compared to those recorded by BEAULIEU (1977) at the same sites. Particular attention is paid to the period from the end of the Würmian Pleniglacial to the beginning of the Holocene.

The basis of the sequences, posterior to the retreat of the Würmian glaciers, shows the presence of *Juniperus*, *Hippophae* and *Poaceae* in the region.

The expansion of *Artemisia* and *Chenopodiaceae* attributed to a first warming, and the simultaneous decrease in *Pinus* values are dated at about 16 000 B.P. The occurrence of *Matthiola* pollen in the spectra from this period points to a steppe vegetation rather than to an arctico-alpine one.

At the site of Siguret, the ante-Bølling expansion of *Juniperus* unfortunately could not be dated.

The Bølling corresponds to an optimum of *Juniperus* accompanied with regional occurrences of *Quercus ilex* and deciduous *Quercus* indicating the expansion of both taxa from their Würmian refuges.

No botanical evidence is found for the presence of an older *Dryas*.

MOTS CLES : Analyse pollinique, Hautes-Alpes, Würm, Tardiglaciaire, Holocène.

INTRODUCTION

Les résultats des premières analyses polliniques des sites de Siguret et Pelléautier (Hautes-Alpes) (BEAULIEU, 1977) avaient en particulier révélé l'existence de séries sédimentaires tardiglaciaires épaisses et complexes.

Les nouvelles recherches entreprises en collaboration avec M. REILLE, qui veulent surtout éclairer la chronologie et la paléocologie de la période tardiglaciaire, ont été menées dans le cadre de l'A.S.P. du C.N.R.S. "Evolution des climats".

En outre, ces deux marais ont été proposés comme sites de référence du projet PICG 158 b. A ce double titre s'imposait un bilan global associant diagrammes nouveaux et résultats anciens.

I - PELLEAUTIER (44°31'2" nord, 6°11' est, 975 m)

1 - Le site

Les glaciers quaternaires de la Durance, étranglés au niveau du dôme de calcaires

★ Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, ERA CNRS n°404, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme, Rue Henri-Poincaré, 13397 MARSEILLE CEDEX 13.

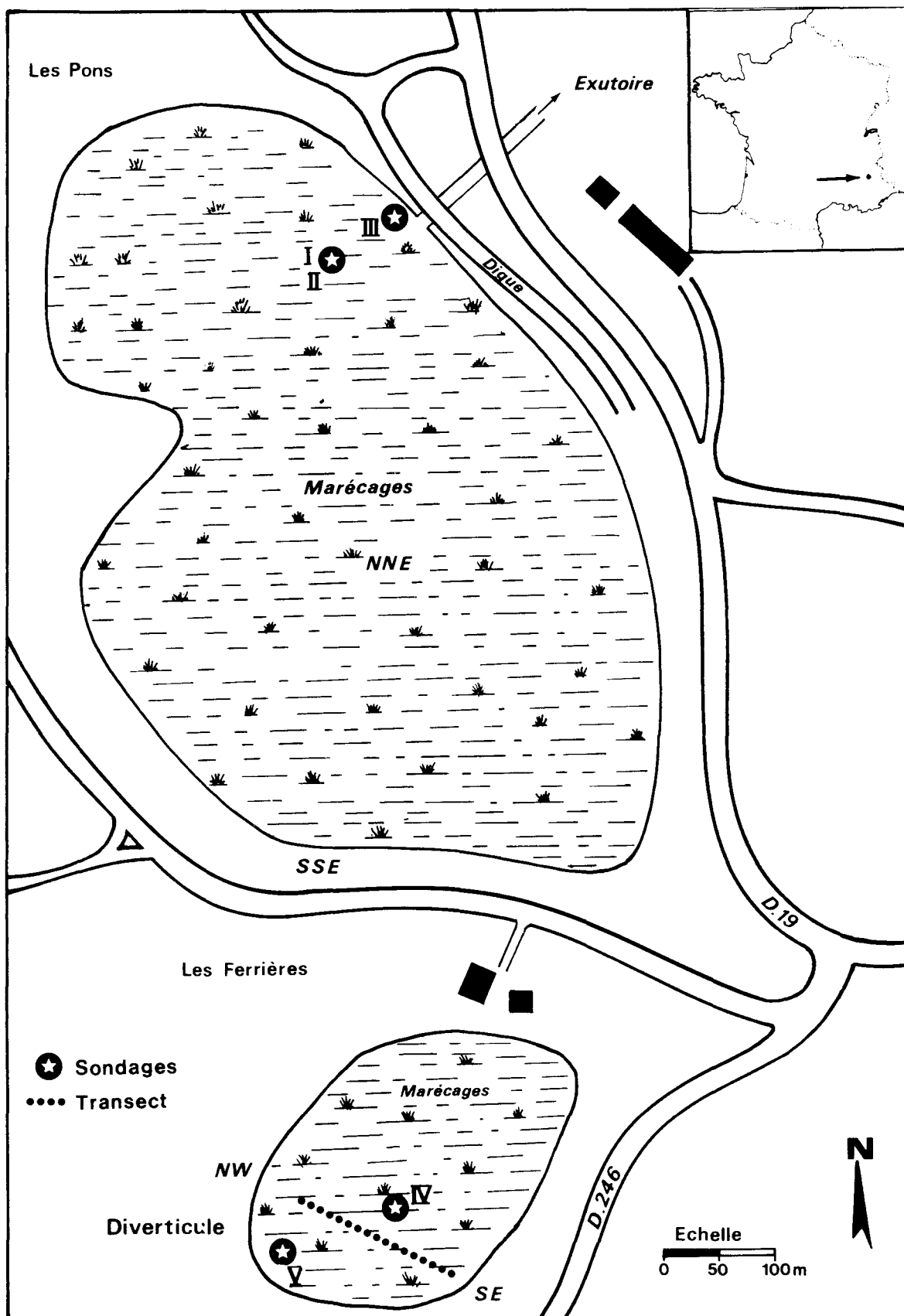


Figure 1 - Plan du marais de Pelléautier. Répartition des sondages.

jurassiques de Serre-Ponçon, ont contourné celui-ci par le nord, creusant la vaste dépression de Gap. Lors de maximums, ils débordaient par delà le seuil de la Freissinouse pour diffuser dans le bassin du Buech.

Le lac de Pelléautier est situé en bord d'auge creusée dans les marnes jurassiques sur le replat du seuil de Freissinouse au pied des falaises tithoniques de la montagne de Céüse (2016 m).

Des pulsations glaciaires y ont abandonné une série de moraines latérales parallèles orientée grossièrement N-S.

GIDON et MONJUVENT (1969) ont présenté une analyse morphologique détaillée de ces formations morainiques proposant sept stades würmiens. Ces dépôts morainiques déterminent la dépression endoréïque où se situe le lac de la Motte-qui-Tremble. Le site est constitué de deux dépressions juxtaposées : au nord un vaste marais transformé en 1972 en lac artificiel, au sud une petite roselière restée hors d'eau, nommée dans les pages suivantes "diverticule sud" (fig. 1).

Le replat de Pelléautier, bien exposé, est très habité. Le paysage comporte principalement des parcelles de prairies et de vergers. D'après OZENDA (1966) la végétation naturelle est celle de la "série sub-méditerranéenne du Chêne pubescent". Les rares lambeaux de la chênaie sont souvent imbriqués avec de petites hêtraies de l'étage montagnard qui occupent les pentes les plus basses de la montagne de Céüse, principalement dans les expositions nord et nord-est.

Le premier ensemble de sondages a fourni une séquence complète du nord du marais principal (sondages I et II) où l'Holocène est très épais ainsi qu'une séquence dans le diverticule (sondage IV). Ultérieurement, deux sondages à proximité du point V ont fourni le diagramme Vb et Vc. Un transect de sondages (fig. 2) précise la stratigraphie du diverticule.

2 - Les diagrammes polliniques

Les spectres représentent la somme de tous les grains de pollen et spores de végétaux vasculaires; les comptages portent sur des nombres très voisins et légèrement supérieurs à la moyenne générale qui est de 310 grains de pollen et spores par spectre, sauf en Vb où, dans les niveaux inférieurs à 480 cm, les comptages sont limités à 200 en moyenne.

A - Zonation locale

La pratique d'une zonation locale, conseillée par le guide du projet PIGC 158 b, exige évidemment que soit faite la synthèse entre les diagrammes provenant de différents points du site.

Ici, le diagramme Vb^{*}, globalement le plus complet, a été divisé en 15 zones locales dont les équivalents dans les autres diagrammes ont été affectés des mêmes numéros. Chaque fois que l'examen des autres diagrammes a montré l'existence d'une zone pollinique non ou incomplètement représentée en Vb, celle-ci a été considérée, par définition, comme une sous-zone de la zone immédiatement sous-jacente et dont la corrélation avec Vb était possible.

La justification des zones telles qu'elles sont proposées dans les diagrammes - au demeurant fastidieuse - ne s'impose pas puisque le contenu sporopollinique de chacune de ces zones est exploité en détails dans la relation de l'histoire de la végétation. Seule la solution des difficultés de corrélation d'un diagramme à l'autre qu'elles laissent subsister doit être immédiatement exposée.

La comparaison des diagrammes Vb et Vc, pourtant distants de quelques décimètres à peine, fait apparaître les deux plus sérieuses de ces difficultés.

La première résulte du fait que, dans la zone Pe3, les taux de *Juniperus* sont en Vc plus faibles qu'en Vb (moyennes avoisinant 15 au lieu de 25) et vont de pair avec des taux plus faibles d'*Artemisia*, c'est-à-dire du taxon dont les taux, sur l'ensemble de la zone, sont les plus voisins de ceux de *Juniperus*.

* Dans la suite du texte les diagrammes seront directement appelés par leur chiffre romain.

Figure 2

Une différence dans le mode de traitement des sédiments correspondant à l'un et l'autre diagrammes suffit pour rendre compte de cette anomalie : en Vb une méthode d'enrichissement classique n'a fourni que des préparations médiocres et pauvres en pollen, alors qu'en Vc une méthode plus efficace (GOEURY et BEAULIEU 1979) a abouti à des préparations plus riches en pollen, beaucoup plus faciles à observer, si bien que des sommes polliniques habituelles ont pu être atteintes.

Au compte de cette différence de traitement peut être aussi versée la manifestation en Vb, au sommet de la même zone Pe3, d'un maximum de Graminées qui n'apparaît pas en Vc.

La deuxième difficulté de corrélation en Vb et Vc réside dans le fait que la partie inférieure de la courbe de *Pinus* enregistre une seule chute significative en Vb, à -700 cm, alors qu'elle en manifeste deux, à -747 et -690 cm, en Vc. Deux explications antagonistes peuvent être fournies de cette différence :

- le niveau 700 de Vb correspond au niveau 747 de Vc d'où il résulte que le maximum transitoire de *Pinus* compris entre 700 et 690 en Vc est absent en Vb;
- le niveau 700 en Vb correspond au niveau 690 de Vc; dans ce cas, soit l'équivalent des niveaux sous-jacents à 700 en Vc n'existe pas en Vb, soit les tranches 700-780 de Vb et 690-780 de Vc s'équivalent, le maximum de *Pinus* de 690-700 cm correspondant au maximum 720-730 cm de Vb.

Compte tenu de la différence d'échelle des hauteurs utilisée dans l'un et l'autre diagrammes, c'est la dernière interprétation, la plus vraisemblable, qui a été choisie.

Au demeurant, un élément de repère sûr est constitué par un ensemble d'événements qui se situent entre 640 et 625 cm en Vb et entre 655 et 640 cm en Vc : fin de la courbe des Caryophyllacées type *Paronichia*, accroissement des taux de *Plantago*, début de la réduction des taux de Chénopodiacées, fin d'une lente croissance des taux moyens d'*Artemisia*.

Au niveau de la corrélation entre les diagrammes IV et I-II d'une part et les diagrammes Vb et Vc d'autres part, ces difficultés n'affectent pas un accord général satisfaisant :

- En IV, les zones Pe2 et Pe3 n'apparaissent pas, tandis que la zone Pe11b est mieux développée qu'en V; en IV, à la charnière entre les zones Pe10 et Pe11, une série de spectres caractérisés par de faibles pourcentages de *Corylus* et d'*Ulmus* associés à un maximum de *Betula* est sans équivalent en V, ce qui a entraîné la création d'une zone Pe10b. Ces spectres correspondent à des niveaux de craie blanche immédiatement sous-jacents à la tourbe : il est donc nécessaire d'envisager en V un hiatus immédiatement sous la tourbe dont la base correspond à des cotes souvent très voisines dans les deux sondages.

- En I-II, dans le marais principal, la zonation du Tardiglaciaire final est très délicate du fait de la faible épaisseur des sédiments correspondants (le diagramme constitue la synthèse simplifiée de trois diagrammes antérieurs (BEAULIEU, 1977).

- En I-II, les quelques grains de pollen d'*Abies* dénombrés au-dessous de 480 cm sont imputables à des contaminations liées à la sonde de Hiller (BEAULIEU et REILLE, 1978), ce qui justifie la limite adoptée entre 11a et 11b; les zones 11 et 13 sont déployées sur plus de 3 m de craies et de tourbes, ce qui fournit beaucoup plus d'informations qu'en V. Les zones 14 et 15 correspondent au contraire à un remplissage argileux moins épais qui témoigne d'un moindre atterrissement dans ce secteur du grand marais.

Enfin, il faut noter que la séquence obtenue au point de sondage III (BEAULIEU, 1977), tout à fait en bordure du grand marais, apporte surtout des renseignements relatifs à l'histoire du comblement du grand marais : elle montre d'une part qu'avait lieu une abondante sédimentation de craie argileuse au cours des phases correspondant aux zones polliniques Pe 7-8-9, alors que dans le même temps, à seulement 100 m, en eau plus profonde, c'est une très mince couche de gyttja qui s'est déposée. D'autre part, il existe un très important hiatus entre la craie (Pe 7-8-9) et la tourbe susjacente (Pe12) signalant sans doute de bas niveaux lacustres pendant cet intervalle.

Grâce aux datages 14C et aux informations régionales, les zones polliniques locales peuvent être replacées dans le cadre de la chronologie européenne dite de BLYTT (1876) et SERNANDER (1890) conçue comme suit : début du Subatlantique : 2600 B.P.; début du Subboréal : 4700 B.P.; début de l'Atlantique : 8000 B.P.; début du Boréal : 9000 B.P.; début du Préboréal : 10 300 B.P.; début du Dryas récent : 10 700 B.P.; début de l'Allerød : 12 000 B.P.; début du Bølling : 13 000 B.P.

20 dates 14C ont été obtenues pour l'ensemble des sondages de Pelléautier. La zone pollinique Pe1, correspondant à des sédiments totalement inorganiques, n'a pu être datée.

En Vb, au-dessus d'environ 7 m, les argiles contiennent de fines radicules constituant un matériel susceptible d'être daté.

Entre 670 et 708 cm (maximum des Chénopodiacées, début de Pe2), trois datages très imprécis posent problème : les deux âges $19\ 600 \pm 2720$ B.P. et $23\ 730 \pm 1900$ B.P. se recoupent vers 22 000 B.P., alors que le datage $15\ 920 \pm 700$ B.P. recoupe aussi celui de $19\ 960 \pm 2720$ B.P. dans la marge comprise entre 15 530 et 16 620 B.P. Ceci amène à rejeter complètement au moins une des trois dates et à accepter pour la zone Pe2 un âge correspondant à un de ces deux recoupements. Compte tenu que dans des sédiments de moins en moins organiques vers le bas de la séquence les risques de vieillissement par des carbonates anciens (OLSSON, 1979) s'accroissent, l'âge avoisinant 16 000 B.P. est le plus probable.

Par contre, l'ensemble des trois dates obtenues entre 640 et 600 cm est très cohérent et permet de définir dans l'intervalle de 14 700 - 15 000 B.P. la limite entre Pe2 et Pe3.

Le datage Ly 1342 est aberrant.

L'ultime et plus important maximum de *Juniperus* est daté de $13\ 200 \pm 50$ B.P. (Ly 1776).

En IV, le même âge ($13\ 210 \pm 410$ B.P.) a été obtenu pour le maximum de *Betula* (Pe5). Compte tenu des autres datages du maximum de *Juniperus* dans la région (BEAULIEU, 1977), la date Ly 1776 peut être considérée comme très correcte et situe donc le début du Bølling aux alentours de 13 200. L'extension de *Betula* intervient peu après.

En Vb, la courbe ascendante de *Pinus* est datée de $12\ 810 \pm 360$ B.P. Cet âge s'accorde avec celui de $12\ 520 \pm 360$ B.P. (Ly 963) obtenu au lac de St-Léger (BEAULIEU, 1977) pour le début du maximum de *Pinus* : les étapes de l'évolution forestière paraissent donc rapides.

Compte tenu de l'inconstance du maximum transitoire de Graminées précédant immédiatement l'extension de *Pinus* (visible en Vb mais non décelé en IV) et de l'absence d'accroissement simultané des taux de taxons steppiques, aucun indice consistant d'un Dryas ancien supérieur ne peut être décelé.

Pour les périodes plus récentes, ce sont les diagrammes IV et I-II qui fournissent des éléments de chronologie absolue. En IV pour la zone pollinique Pe7, la date $11\ 750 \pm 500$ B.P., bien qu'imprécise, confirme un âge Allerød. Par contre, la distinction entre Pe7 et Pe8 est très délicate alors qu'en Vb Pe8, très clairement individualisé par un net accroissement des taux de steppiques, peut être rapporté au Dryas récent.

En IV, la base de la tourbe (début Pe11a) est datée de 9090 B.P. La montée de la courbe de *Corylus* peut indiquer le Boréal.

La transition entre Pe11b et Pe12 (fort accroissement des taux d'*Abies*) est datée de 7620 ± 230 . L'apparition d'*Abies* au début de la zone Pe11b se situerait un peu plus tôt (vers 8000 B.P.).

Précédemment, l'extension majeure d'*Abies* vers 7500 B.P. avait été adoptée comme caractérisant le début de l'Atlantique (BEAULIEU, 1977). Etant donné que cette extension a eu lieu avant 7500 B.P. en certaines localités des Alpes du sud (St-Etienne en Dévoluy, Lac Long Inférieur) et compte tenu du fait qu'ailleurs en Europe plusieurs Auteurs ont préféré situer le début de l'Atlantique vers 8000 B.P. (MANGERUD et al., 1974; BORTENSCHALGER, 1962; BEAULIEU, PONS et REILLE, 1982), il a été choisi d'attribuer la zone Pe11b à l'Atlantique.

En I, la zone Pe13 est caractérisée par l'apparition de *Fagus*, antérieurement à 4640 ± 190 B.P. Cette apparition constitue dans les Alpes méridionales un bon repère pour le début du Subboréal. Enfin, à défaut de datage du début du Subatlantique assimilé à celui de la zone Pe14, l'âge 660 ± 210 B.P.

correspond au début de la zone Pe13, caractérisée par de nombreux indices d'activité humaine, notamment la culture de *Juglans*, ce qui situe cette phase majeure de pression agricole à la fin du Moyen-âge.

3. Histoire de la végétation

Antérieurement au Bølling, la grande instabilité des fréquences relatives des divers taxons dans des spectres de niveaux voisins dans un même diagramme ou des spectres de niveaux supposés synchrones d'un diagramme à l'autre ne peut pas être dissociée de la très grande pauvreté en pollen des argiles. Celle-ci ne peut être imputée au taux de sédimentation - qui ne paraît pas particulièrement élevé (1,6 m pour 1500 ans environ entre 4,60 et 6,20 m en Vb) - ni à une altération du pollen - dont il n'existe aucun indice et que dément même la diversité taxinomique des spectres - mais exclusivement au caractère très clairsemé de la végétation régionale. Or c'est précisément ce caractère qui explique les variations aléatoires de la pluie pollinique : des apports régionaux très faibles ne parviennent pas à tamponner les effets instantanés de la proximité plus ou moins grande vis-à-vis du site de tel ou tel végétal à chaque moment.

Cette analyse montre en tout cas que seraient vaines les interprétations botaniques qui voudraient prendre en compte le détail des oscillations des courbes polliniques.

Puisque le site était englacé au Würm, il est probable que les niveaux argileux les plus profonds (Pe 11) correspondent à la première sédimentation en eau calme après la rétraction du glacier; c'est pourquoi les forts pourcentages de *Pinus* dans les spectres polliniques correspondants sont attribués à des apports lointains dans un paysage localement et régionalement sub-désertique.

Cependant, cette végétation est déjà caractérisée par la présence régionale de *Juniperus* et *Hippophae*. Parmi les taxons non arboréens, les Poacées dominent le cortège des steppiques : *Artemisia*, Chenopodiacees, *Ephedra* (*E. type dystachia* et *E. type fragilis* sont représentées) type *Thalictrum* (qui englobe sans doute des taxons comme *Thalictrum foetidum* qui caractérise actuellement les *Lavanduleto-Artemisetum albae* colonisant les côtes arides à l'amont d'Embrun) et les Caryophyllacées du type *Paronychia*, au pollen relativement abondant et rarement déterminé dans le Tardiglaciaire européen. Ce type pollinique recouvre les genres de la tribu des Paronychiées, qui sont adaptés aux sols nus, sables et rocaillies. Ici, il peut correspondre à *Herniaria incana* qui est actuellement une caractéristique du *Stipeto-Poetum Carniolicae*, association aride de Maurienne (BRAUN-BLANQUET, 1961). BRAUN-BLANQUET signale d'ailleurs la présence de ce taxon dans la région de Gap; il pourrait aussi s'agir de *Paronychia serpillifolia* qui est aussi présente dans des groupements arides des Alpes, ou de taxons aujourd'hui cantonnés à l'étage subalpin et qui auraient pu se rencontrer à plus basse altitude à la fin du Würm.

Enfin, cette période est caractérisée par des présences irrégulières (mais avec des taux allant jusqu'à 3%) de pollen de *Saxifraga type oppositifolia*, ce qui constitue un point de similitude avec les flores pionnières décrites par GAILLARD (1981) en Suisse Romande.

Le fugace maximum de *Pinus* enregistré en Vc peut difficilement être interprété de la même façon que celui de la base des séquences puisqu'il intervient alors que la végétation pionnière herbacée est déjà installée. Il peut donc s'agir d'un indice d'un réel accroissement du flux pollinique de *Pinus* traduisant une extension fugace de l'arbre dans la région ou sur ses marges. Cependant, comme le phénomène n'est repéré que dans un seul diagramme et que le cortège des herbacées n'est modifié qu'au niveau des taux des deux taxons les plus abondants, il est prématuré, sinon vain, de vouloir en tirer des indications précises sur quelque plan que ce soit.

L'étape suivante (Pe2) est marquée par les fréquences plus élevées d'*Artemisia* et Chenopodiacees surtout, ainsi que de l'ensemble des herbacées, d'où procède la réduction du taux des *Pinus*. Une diversification de la couverture végétale se fait jour puisque si les fréquences de certains taxons augmentent (Cichorioïdées, *Helianthemum*, Crucifères et surtout *Plantago*

type *alpina*) de nouveaux taxons apparaissent : *Gypsophila*, des Valérianacées et *Typha*, tandis que *Paronychia* et les Saxifragacées régressent fortement.

Parmi les Crucifères, le genre *Matthiola* est plus régulièrement présent. Ce type pollinique inaperturé réticulé ne semble pas avoir retenu l'attention dans les sédiments, alors que BOTTEMA et al. (1979) en ont fréquemment dénombré dans des échantillons de surface de steppes syriennes (où le genre est présent).

En Europe, le genre compte surtout des espèces littorales. Seule *M. fruticosa* (L.) Maire (ex *M. tristis* R. Br.) pénètre à l'intérieur des terres; sa sous-espèce *M. valesiaca* (Gay) P.W. Ball existe, très localisée, dans les Alpes méridionales et aussi les Pyrénées, le nord et l'est de l'Espagne et même les Balkans, mais partout très rare et, semble-t-il, en voie de disparition (TUTIN, 1976). Il s'agit très vraisemblablement d'une relictue du taxon rencontré à Pelléautier au Tardiglaciaire.

Compte tenu de la faible dispersion du pollen des Crucifères, la représentation régulière de *Matthiola* signifie que ce genre y a alors joué un rôle non négligeable.

La confrontation de l'aire résiduelle actuelle de *Matthiola* et de son importance passée, tout au moins dans les Alpes méridionales, tend à démontrer l'unité des steppes qui ont peuplé l'ensemble du pourtour de la Méditerranée à la fin du Würm et dont l'image actuelle la moins appauvrie pourrait être observée au Moyen Orient.

De plus, le cas particulier de *Matthiola* ainsi d'ailleurs que le détail des spectres polliniques tardiglaciaires montrent bien que les associations steppiques relictuelles qui caractérisent les milieux les plus arides des vallées alpines internes descendent des groupements anté-holocènes mais n'en représentent qu'une faible partie par suite de considérables appauvrissements et sans doute de profondes modifications de structure.

En Europe moyenne, du fait que bien des genres déterminés dans le Tardiglaciaire recouvrent à la fois des espèces steppiques et des espèces arctico-alpines, si le climat glaciaire a favorisé une forte descente de l'étage alpin ou bien seulement une extension des steppiques, la nature précise de la végétation demeure ambiguë. Dans les Alpes méridionales, la primauté du cortège proprement steppique dans la végétation tardiglaciaire s'affirme bien avec *Matthiola* puisque ce taxon ne s'élève pas actuellement au-dessus de 1500 m.

La zone Pe4 correspondant au début du Bølling est marquée par l'apogée de *Juniperus* qui devait constituer un couvert dense au moins au voisinage du site et très probablement dans toute la région puisque toutes les séquences tardiglaciaires en témoignent.

A partir de cette période, l'histoire de la végétation locale a déjà été abondamment discutée (BEAULIEU, 1977) et il suffira ici d'insister sur les faits supplémentaires contenus dans le diagramme le plus récent (Vb).

La zone Pe5 voit l'extension de *Betula*; au niveau de la strate inférieure, la représentation de tous les taxons steppiques diminue fortement, par contre *Rumex* devient plus abondant, signalant sans doute une maturation des sols devenus plus riches en humus et peut-être un accroissement des précipitations.

La zone Pe6, qui correspond à la phase d'installation de *Pinus*, est individualisée en raison d'un maximum secondaire des Poacées en IV et V. Comme les datages placent cet événement antérieurement à 12 600 B.P., il n'y a pas synchronisme entre cet événement et un éventuel Dryas ancien supérieur qui devrait être plus récent. En outre, aucune récurrence des steppiques n'indique le retour à des conditions froides et sèches. En Suisse romande, GAILLARD (1981), qui a observé le même phénomène, a pu démontrer, grâce à la mise en oeuvre des fréquences absolues, qu'il n'y avait pas accroissement du nombre de grains de pollen de Graminées déposés alors, mais qu'il s'agissait plutôt, au niveau des fréquences relatives, d'un phénomène statistique lié au changement de taxons arboréens dominants.

Dès la zone Pe5, c'est-à-dire le Bølling (en IV et V), le pollen de *Quercus* cf. *pubescens* devient plus fréquent et celui de *Q. type ilex* apparaît. Il s'agit certainement d'une plus grande régularité des apports lointains. Cet événement est d'autant plus significatif que

l'augmentation des fréquences absolues traduit par ailleurs un bond en avant de la production pollinique locale et doit correspondre à un début d'extension à proximité des refuges collinaires würmiens.

La zone Pe7, qui recouvre la fin du Bølling et l'Allerød, évoque un boisement dense en *Pinus* à proximité du marais. Les taux de pollen de *Quercus* à feuillage caduc fréquemment supérieurs à 2% signalent vraisemblablement une présence régionale de petites populations pionnières.

Seuls les diagrammes II et Vb présentent un Dryas récent bien caractérisé par une récurrence de *Juniperus* et des herbacées (notamment *Artemisia*, Chénopodiacées et Caryophyllacées). Le faible abaissement des taux de *Pinus* et même de *Betula* indique que les formations forestières ne se sont pas éloignées mais ont seulement été éclaircies en conservant leur forte production pollinique ou, même, n'ont été affectées qu'au niveau de cette production.

Depuis le commencement du remplissage lacustre et tout au long du Tardiglaciaire et dans tous les sondages, les taxons aquatiques sont rares. Cette pauvreté s'oppose d'une manière saisissante à l'extraordinaire foisonnement de végétation aquatique enregistré aux mêmes latitudes et altitudes dans le Massif Central français (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1982) (les particularités - chimiques surtout - des eaux en sont sans doute responsables).

Le Préboréal est d'abord marqué seulement par une extension de *Pinus* sans autre changement, puis par une phase de développement de *Betula* très étalée en IV, réduite à quelques centimètres ailleurs. C'est pendant cette période que s'accroît l'immigration de *Quercus* dans la région et que *Corylus*, puis *Ulmus*, y font leur apparition.

Dans le diverticule sud, le début de la tourbification marque le passage au Boréal, tandis que dans le marais principal la sédimentation crayeuse se poursuit.

Les différences très nettes entre spectres contemporains provenant des deux types de sédiments s'expliquent par l'intervention de phénomènes d'altération différentielle du pollen; dans la tourbe, le pollen relativement rare porte les stigmates d'altérations (résultant sans doute de phases de déshydratation : WEGMÜLLER, 1977), tandis que dans la craie, plus profonde et toujours immergée, le pollen, très abondant, se trouve dans un parfait état de conservation.

Le Boréal est caractérisé par un optimum très modéré de *Corylus* typique des Alpes méridionales, la réduction de *Betula* et l'extension progressive de *Quercus* à feuillage caduc, sans doute *Q. pubescens*, dont les taux de 40% atteints à la fin de cette période traduisent la présence de la chênaie au voisinage du marais.

Les présences répétées de *Pistacia* et *Quercus* type *ilex* pendant cette période correspondent à des apports lointains témoignant de la prospérité des taxons méditerranéens vers l'aval du bassin durancien.

Au début de l'Atlantique (vers 8000 B.P.) *Abies* apparaît discrètement, alors que la chênaie est à son optimum. A partir de ce moment, dans le diverticule à peu près entièrement comblé par la tourbe, cette dernière s'édifie extrêmement lentement, ce qui explique que l'Atlantique et le Subboréal représentent seulement 25 à 40 cm de sédiment contre plus de 3 m dans le grand marais.

Abies prend pied dans les abords immédiats du site et supprime *Quercus*, sans doute refoulé légèrement en contrebas sur les pentes de la dépression de Gap, car les taux polliniques de cet arbre demeurent relativement élevés. En II est enregistré, autour de 300 cm de profondeur, un "landnam" néolithique caractérisé par l'apparition discrète de céréales, l'extension des herbacées (Graminées, *Plantago*, Composées) et de *Pteridium*, accompagné d'une dérive des héliophiles, *Corylus*, puis *Betula*.

En I, à la charnière entre l'Atlantique et le Subboréal caractérisé par l'apparition de *Fagus*, une concentration des présences du pollen de *Taxus baccata* signale un optimum discret de cette espèce, comme cela a lieu d'une façon beaucoup plus nette en Dauphiné septentrional (CLERC, sous presse).

L'apparition de *Fagus* se fait de façon extrêmement discrète au niveau des fréquences polliniques. Il est cependant très difficile de se faire une idée du recouvrement réel de *Fagus*.

En effet, les spectres polliniques provenant de prélèvements de mousses à l'intérieur des hêtraies de la région ou dans leur voisinage montrent une production incohérente (BEAULIEU, 1977). D'ailleurs, à la surface du marais lui-même il n'a pas été recensé de pollen de *Fagus*, alors que des lambeaux forestiers de cette essence existent à moins d'un km.

Il y a donc lieu de penser que *Fagus* jouait un rôle plus important qu'actuellement, mais qu'il n'est intervenu que comme un élément supplémentaire dans un paysage complexe où chênaie, pinède et sapinière se partageaient le terrain.

En I, une première réduction d'*Abies*, puis celle de *Quercus*, associées à une pointe de *Plantago* constituent des indices discrets de l'activité des hommes à l'âge du bronze qui s'accuse au début du Subatlantique.

Abies disparaît à peu près totalement vers la fin du Moyen-âge, période depuis laquelle *Juglans* et les céréales ont été activement cultivés sur le replat bien exposé de Pelléautier.

Dès le début du Subatlantique, les défrichements entraînent une reprise du comblement du diverticule sud par des argiles et limons colluviaux. Cette asphyxie n'atteindra le cœur du marais principal que vers le Moyen-âge. Elle entraîne un foisonnement des Cypéracées dont témoignent les spectres.

Des taux importants de Cichorioidées accompagnées de *Plantago*, et d'Urticacées notamment, signalent une phase d'exploitation en pâturage fermé des bordures du diverticule postérieure au Moyen-âge.

II - SIGURET (44° 47' 30" nord, 6° 33' est, 1066 m)

Le lac de Siguret se trouve perché sur un éperon qui domine la vallée de la Durance, sur sa rive gauche, une dizaine de km à l'amont d'Embrun et 45 km à l'est-nord-est Pelléautier.

Les premiers prélèvements effectués dans la phragmitaie que constitue la bordure méridionale du petit lac (70 m de diamètre environ) avaient montré l'existence d'un important maximum de *Juniperus* antérieur à celui du Bølling qui avait été daté de $13\,190 \pm 260$ B.P. (Lv 712) (BEAULIEU, 1977).

Le diagramme présenté ici correspond à un sondage voisin du précédent réalisé par carottier Smith, principalement dans le but d'obtenir un datage de l'extension ante-Bølling de *Juniperus*.

1 - Zonation et chronologie absolue

Tant par leur lithologie que par leurs spectres polliniques, les deux profils sont aisément corrélables, même si, dans la nouvelle séquence, le premier accroissement des taux de *Juniperus* est beaucoup moins marqué.

Les chronologies polliniques régionales, et notamment celle de Pelléautier, conduisent cependant à rejeter la plupart des datages 14C.

Les zones polliniques Si4, Si5, Si6, Si7 correspondent manifestement à l'ensemble Bølling-Allerød comme à Pelléautier et la zone Si8, marquée par la récurrence des steppiques, au Dryas récent.

La date Ly 2127 ($12\,950 \pm 380$ B.P.) est manifestement vieillie de plus de 2000 ans. La date Ly 2126 ($10\,810 \pm 820$ B.P.), très imprécise, oscille aussi autour d'un âge trop ancien.

L'âge $13\,540 \pm 350$ B.P. (Ly 2128) qui date la montée de la courbe de *Pinus* est aussi trop important de 500 à 1000 ans vis-à-vis des âges obtenus à Pelléautier ou au Lac de St-Léger (BEAULIEU, l.c.) : il y a d'ailleurs inversion avec le datage local Lv 712 ($13\,190 \pm 260$ B.P.), cité ci-dessus, du maximum de *Juniperus*.

La date Ly 2129 ($17\,800 \pm 400$ B.P.) paraît encore aussi très fortement vieillie pour un niveau immédiatement sous-jacent au Bølling, alors qu'il n'y a pas évidence de hiatus, malgré un changement de nature du sédiment; cette appréciation suscite évidemment une suspicion sur les dates sous-jacentes. Par contre s'impose la corrélation entre le premier accroissement des taux de *Juniperus* associé à l'affaîsissement de ceux d'*Artemisia* et des Chénopodiacées, avec les mêmes événements observés à Pelléautier, le niveau 485-490 cm de Siguret daterait alors de 14 700-15 000 B.P. et non de $17\,410 \pm 220$ B.P. Mais étant donné que Pelléautier se trouve beaucoup plus sur la marge du domaine englacé au Würm que Siguret, les toute premières étapes de la recolonisation végétale peuvent fort bien ne pas être synchrones.

Enfin, au-dessus du hiatus séparant le Tardiglaciaire de l'Holocène, la présence d'*Abies* dans les niveaux inférieurs conduit à placer ceux-ci dans l'Atlantique et à accepter la date Ly 2125 (7110 ± 420).

L'apparition de *Fagus* dans les premiers niveaux tourbeux à 320 cm signale le début du Subboréal. Le spectre 292 traduit un fort défrichement.

2 - Histoire de la végétation

Quelles que soient les incertitudes relatives au synchronisme des premières étapes colonisatrices à Pelléautier et Siguret, il apparaît que même si les listes floristiques sont assez voisines, la végétation du Dryas ancien de Siguret est moins complexe que celle de Pelléautier. Si l'on excepte l'accroissement du rôle de *Juniperus* et la réduction de celui d'*Artemisia*, une grande stabilité s'observe au niveau des taxons herbacés, vers 487 cm. Par contre, l'extension massive de *Juniperus* au Bølling est précédée par une phase de prospérité d'*Hippophae* sans équivalent à Pelléautier. Cette étape pionnière est classique dans des régions plus septentrionales. Du fait de la topographie tourmentée et de la proximité de vastes cônes de déjection torrentiels, de nombreux milieux favorables à ce taxon ont permis une expression locale particulièrement bien marquée de cette phase.

Betula ne connaît qu'une très modeste extension étouffée dès le départ par le succès de *Juniperus* puis par celui de *Pinus*. Cet avortement est un argument en faveur d'un remplacement très rapide des brousses à *Juniperus* par les pinèdes, ce qui est en accord avec les datages $14C$ de cet événement.

Les recensements des stomates de *Pinus* rencontrés dans les préparations microscopiques apportent un utile complément d'information : ces microrestes témoignent de la proximité immédiate de l'arbre.

Or, ces stomates n'apparaissent qu'à partir de 438 cm, niveau où les taux polliniques de *Pinus* ont atteint leur plus grande valeur avoisinant 80-85%. Ceci suppose que, au-dessous de telles fréquences, la présence locale de l'arbre ne peut être garantie et recoupe parfaitement les conclusions des études de pluies polliniques actuelles déposées dans les coussinets de mousses.

Cependant, au cours du Dryas récent, caractérisé comme à Pelléautier par une légère recurrence de *Juniperus*, *Artemisia*, Chénopodiacées et Graminées, les taux de *Pinus* s'abaissent pour osciller autour de 70%, alors que les stomates sont toujours présents. Ceci apporte la preuve que l'image de la végétation proposée à Pelléautier est exacte : *Pinus* demeure sur place, mais l'éclaircissement de ses forêts à l'échelle locale (ainsi que la réduction globale des populations régionales due à l'abaissement de la limite supérieure des forêts) et/ou la réduction de ses capacités de production pollinique limitent son apport au profit de celui des taxons steppiques.

La séquence de sédiments holocènes très lacunaires à Siguret (BEAULIEU, 1977) n'appelle qu'un bref commentaire : à l'Atlantique, la position des étages de végétation paraît

avoir été proche de l'actuelle; *Quercus*, dont les taux ne dépassent guère 10%, devait végéter immédiatement en contrebas du site, tandis que les pinèdes de *Pinus silvestris* occupaient les alentours immédiats. Au contraire de ce qui se passe à Pelléautier, et en dépit d'une altitude légèrement supérieure, *Abies* ne joue qu'un rôle modeste et tardif. Ceci est un trait propre aux Alpes duranciennes internes sèches où cet arbre (BEAULIEU, l.c.) n'a connu une certaine prospérité que dans une étroite bande de l'étage montagnard, sur ubac. Au cours du Subboréal (les apports de pollen de *Fagus* sont infimes), le paysage local n'a subi aucune modification importante. Il est difficile de préciser si le "landnam" enregistré dans le spectre supérieur (292 cm) prend place dans le Subboréal ou le Subatlantique. La présence régulière de grains de pollen de *Larix* témoigne de l'existence de l'arbre dans les parages, donc à la base de l'étage montagnard, dès l'Atlantique, donc bien avant son extension dans la région, qui est d'âge subatlantique et liée à l'intervention humaine.

CONCLUSION

De nouvelles recherches à Pelléautier et Siguret avaient pour principal objectif de préciser la chronologie et l'histoire de la végétation à la fin du Würm et au début du Tardiglaciaire dans les Alpes duranciennes.

Certaines incohérences des datages ^{14}C conduisent aux plus grandes réserves vis-à-vis de l'âge du début du remplissage des lacs de Pelléautier et Siguret, au tout cas certainement antérieur à 16 000 B.P.: aux alentours de cette date la végétation est caractérisée par une flore steppique très riche, avec dominance d'*Artemisia* et présence de *Juniperus*. Cette richesse est sans doute liée à la proximité du domaine provençal non englacé où, durant tout le Würm, ont pu prospérer des formations steppiques dont l'extension sur tout le pourtour de la Méditerranée orientale au moins est démontrée (VAN DER HAMMEN, 1979).

Un faisceau cohérent de dates situe aux alentours de 14 700 - 15 000 B.P. un premier seuil botanique réduisant certains taxons pionniers au profit de steppes claires plus riches en *Juniperus*.

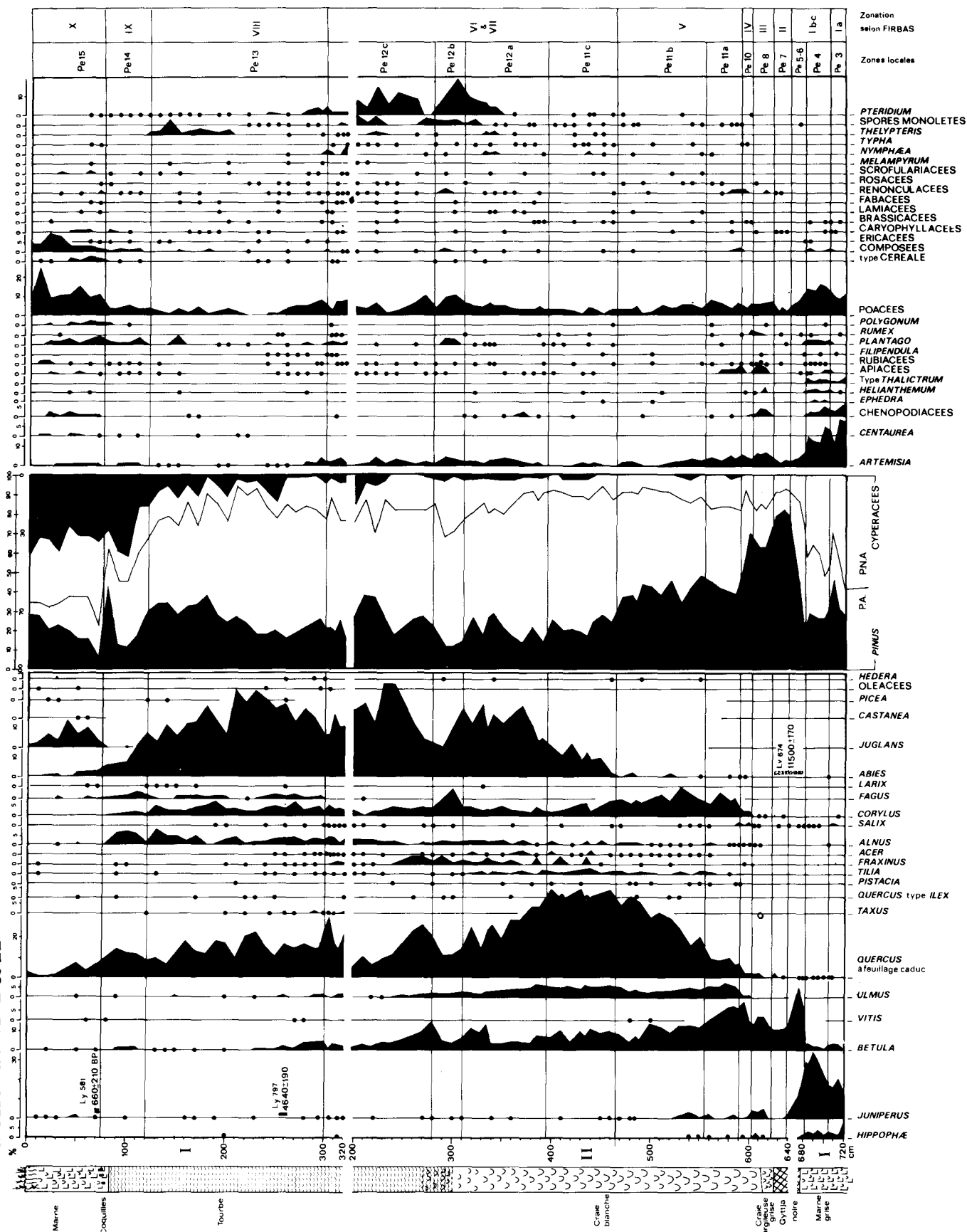
Le début du Bølling voit l'établissement de brousses denses à *Juniperus* et localement (en fonction de l'existence de substrats favorables) *Hippophae* réduire l'importance des herbacées steppiques. Dans la région concernée, la dynamique forestière marquée par la succession *Juniperus*-*Betula*-*Pinus* paraît avoir été très rapide, si bien qu'une forêt de *Pinus* a pu s'installer autour de 12 500 B.P., voire plus tôt, dans le haut bassin durancien. Ceci n'a rien de surprenant lorsque l'on sait que dans les Alpes Maritimes le succès de *Pinus* est acquis vers 13 000 B.P. (BEAULIEU, 1977) et qu'une pinède enfouie en place, datant de 14 000 B.P., a été mise au jour dans la moyenne vallée de la Durance, à seulement 40 km de Pelléautier (BEAULIEU et TIERCELIN, inédit).

Ce succès précoce de *Pinus* ne permet pas à un éventuel Dryas ancien supérieur de se manifester botaniquement. Une première apparition de *Quercus* (sans doute *Q. pubescens*) dans la région a lieu à l'Allerød. Une légère récurrence des steppiques et de *Juniperus* signale par contre le Dryas récent dont il est montré qu'il n'a pu qu'affecter le boisement en *Pinus* sans l'éloigner des sites étudiés. Quant au Postglaciaire, il est marqué, dans les Alpes duranciennes, par une discrète persistance des éléments steppiques, un rôle effacé de *Corylus* pendant le Boréal. La prospérité d'*Abies* à l'Atlantique à Pelléautier n'a connu qu'un médiocre équivalent à l'amont dans les zones internes sèches.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAULIEU J.-L. de (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 21 fig., 43 diagr.
- BEAULIEU J.-L. de et REILLE M. (1978). Quelques moyens de sondage en usage chez les pollen-analystes : étude comparative de diagrammes. *Ann. Mines Belgique, Bruxelles*, 6, 726-737, 5 fig.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1982). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation de la bordure nord du Massif du Cantal (Massif Central, France). *Pollen et Spores*, 24 (2), 257-300.
- BLYTT A. (1876). Essay on the immigration of the Norwegian flora during alternating rainy and dry periods. *Kristiana*, 89 p.
- BORTENSCHLAGER S. (1982). Chronostratigraphic subdivisions of the Holocene in the Alps. In : *Chronostratigraphic subdivisions of the Holocene*, MANGERUD J., BIRKS H.J.B. et JÄGER K.D. edit.). *Striae*, 16, 75-79.
- BOTTEMA S. et BARKOUDAH Y. (1979). Modern pollen precipitation in Syria and Lebanon and its relation to vegetation. *Pollen et Spores*, XXI (4), 427-480.
- BRAUN-BLANQUET J. (1961). Die inneralpine Trockenvegetation von der Provence bis zur Steiermark. Fischer edit., Stuttgart, 273 p.
- CLERC J. Première contribution à l'étude de la végétation tardiglaciaire et holocène du piémont dauphinois. *Documents de Cartographie écologique*. A paraître.
- GAILLARD M.-J. (1981). Etude palynologique de l'évolution tardi- et postglaciaire de la végétation du moyen Pays Romand (Suisse). Thèse, Université Lausanne, 517 p., 64 fig., 30 tabl.
- GIDON M. et MONJUVENT G. (1969). Essai de coordination des formations quaternaires de la moyenne Durance et du Haut Drac. *Bull. A.F.E.Q.*, 19, 145-161.
- GOEURY Cl. et BEAULIEU J.-L. de (1979). A propos de la concentration du pollen à l'aide de la liqueur de Thoulet dans les sédiments minéraux. *Pollen et Spores*, 21 (2), 239-251.
- HAMMEN T. van der (1979). Changes in life conditions on earth during the past one million years. *Det. Kongelige Danske Videnskabernes Selstab Biologiske Skrifter*, 22 (6), 1-32.
- MANGERUD J., ANDERSEN S. Th., BERGLUND B.E. et DONNER J.J. (1974). Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. *Boreas*, 3, 109-127.
- OLSSON I. (1979). A warning against radiocarbon dating of samples containing little carbon. *Boreas*, 8, 203-207.
- OZENDA P. (1966). Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du sud. *Doc. Carte Végét. Alpes*, 4, 198 p.
- SERNANDER R. (1890). On förekomsten of subfossila stubbar på svenska insjöars lotten. *Bot. Notiser*, 10-20.
- TUTIN T.G. et al. (edit) (1964, 1968, 1972 et 1976). *Flora Europaea*, vol. 1 à 4.
- WEGMÜLLER S. (1977). Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen. Haupt edit. Bern, 185 p., 10 diag.

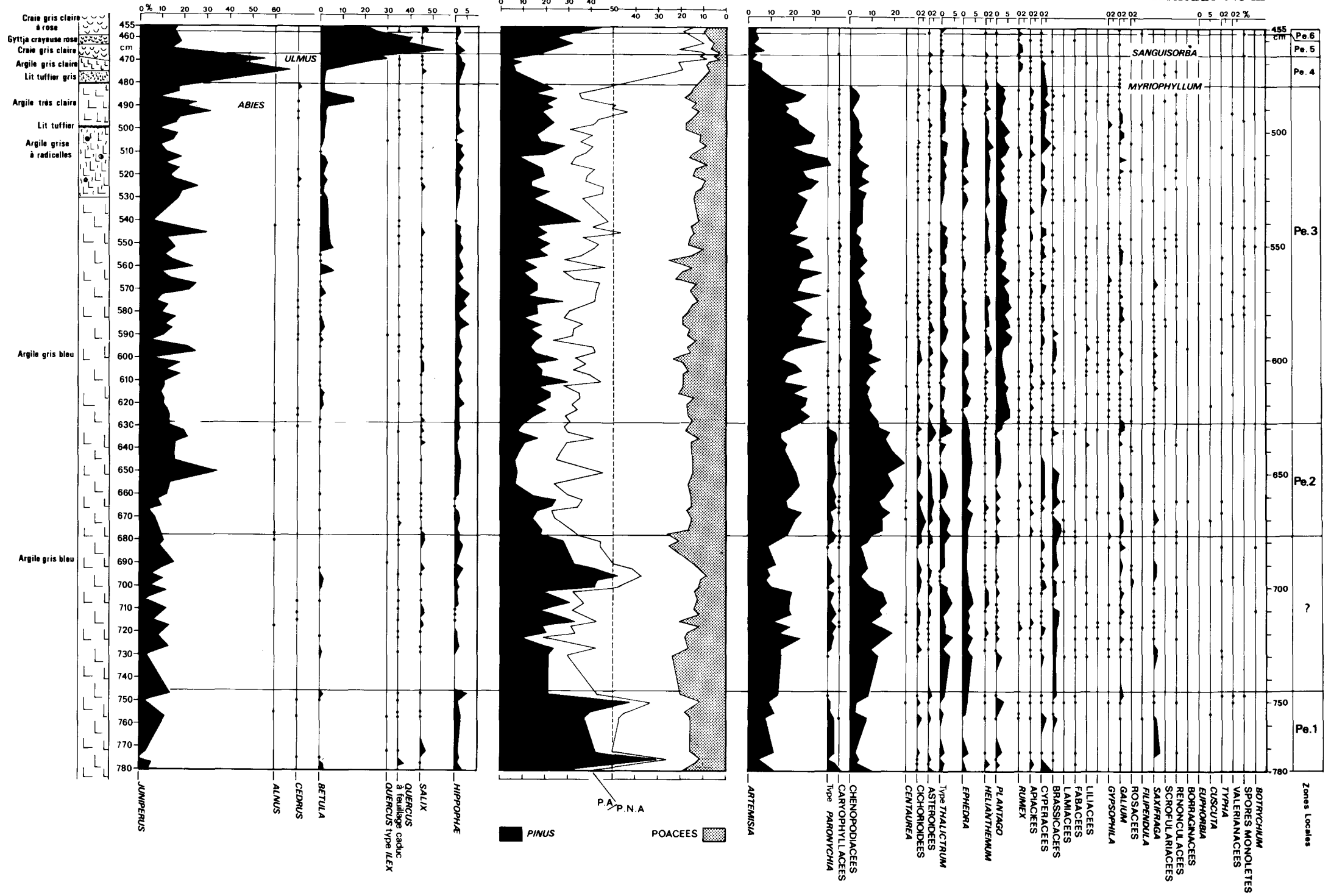
Pelléautier I & II

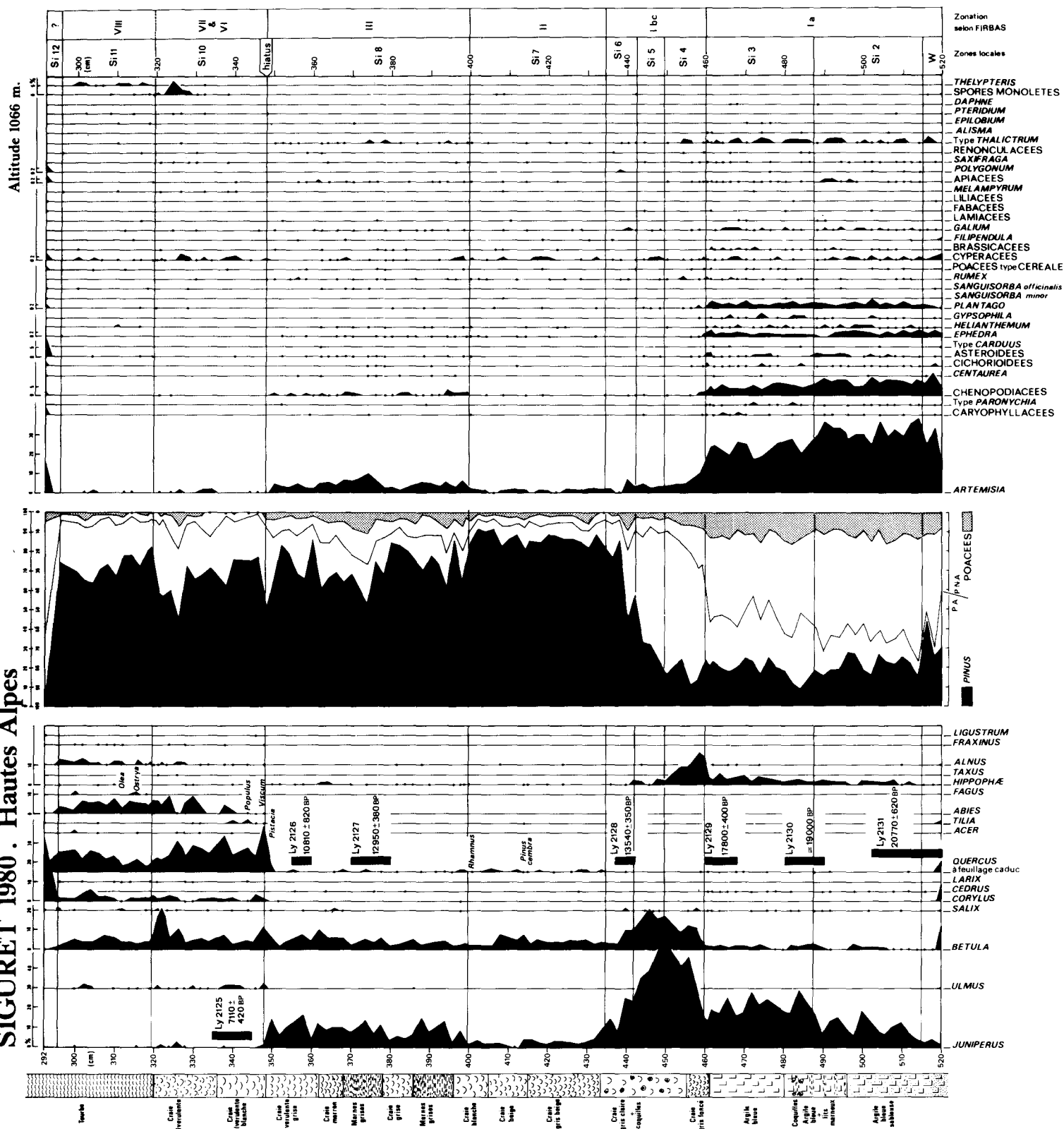


PELLEAUTIER Vc

Hautes Alpes

Altitude 975 m





Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)

II. Les macrorestes

F. DAMBLON[★]

RESUME - Les macrorestes végétaux observés dans les horizons inférieurs (Tardiglaciaire, Préboréal) du sondage V b à Pelléautier révèlent l'existence d'un milieu lacustre méso- à eutrophe et calcaire, riche en Chara et ceinturé par une roselière à Phragmites. Les marges lacustres devaient abriter certaines communautés acidoclines de bas marais.

SUMMARY - The plant macrofossils observed in the lateglacial and preboreal layers of the core V b at Pelléautier are typical of a meso- eutrophic, calcareous lake rich in Chara and surrounded with a reedswamp belt. The margins of the lake probably included some acidocline mire communities.

MOTS CLES : Environnement lacustre , macrorestes végétaux, Tardiglaciaire, Holocène Hautes-Alpes.

INTRODUCTION

Dans le présent travail, les analyses de macrorestes végétaux ont pour but une meilleure connaissance des communautés végétales qui furent à l'origine de la colonisation du lac de Pelléautier.

A la demande des palynologues, les analyses furent concentrées sur les couches inférieures non tourbeuses du sondage le plus profond (DVb) afin de pouvoir interpréter les diagrammes polliniques avec plus de précision.

EXTRACTION ET ANALYSE DES MACRORESTES

Les échantillons d'argile, de marne et de craie ont été préalablement dispersés dans l'eau puis filtrés sur tamis fin. Le reliquat organique filtré fut ensuite chauffé jusqu'à 100° dans KOH 5%, puis relavé à l'eau et tamisé de nouveau. Les restes végétaux, conservés dans l'eau furent enfin analysés à l'aide d'une loupe binoculaire.

[★]Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Département d'Ecologie végétale et Pastoralisme, B.P.704, Rabat, Maroc.

PRESENTATION DES RESULTATS

Les résultats d'analyse sont présentés sous forme d'un tableau mixte (tableau I) qui fait apparaître les taxons identifiés par des restes tissulaires avec ou sans graines (coefficients-chiffres) et les taxons uniquement représentés par leurs fruits ou leurs graines (coefficients-lettres). Pour les fruits et les graines, les lettres r, m, f et F correspondent à : 1-2, 3-5, 6-14 et plus de 15 pièces présentes dans l'échantillon. Pour les restes tissulaires, l'échelle suivante : +, 1, 2, 3, 4, 5, indique que les restes sont : très rares, ou atteignent jusqu'à 3%, 9%, 24%, 49% et plus de 50% de la masse organique, avec ou sans graines; (pour la justification détaillée de ces échelles, voir par exemple GROSSE-BRAUCKMANN & DIERSSEN, 1973). La seconde partie du tableau donne les types de macrorestes en pourcentages de la masse totale des macrorestes extraits de l'échantillon.

PELLEAUTIER V.b.

Zones locales Pe.	2		3				4	5		7			8		9
Phases macrorestes	a							b							
Profondeurs (cm)	665	615	605 610	575 580	540 535	490 495	457 464	430 435	400 405	375 380	365 370	345 350	335 340	295 300	
<i>Chara</i> sp. (oogones)	.	.	.	.	.	.	.	F	.	.	r	r	F	.	
<i>Scirpus</i> cf. <i>lacustris</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Phragmites communis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	1	2	2	1	2	3	
<i>Cladium mariscus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	
<i>Calliargon giganteum</i>	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex rostrata</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Comarum palustre</i>	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>Carex</i> sp.	+	.	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	
<i>Betula</i> sp.	.	.	.	.	.	.	.	f	r	f	f	+	r	r	
<i>Pinus</i> sp.	+	.	.	.	.	.	.	r	1	1	.	+	+	+	
<i>Betula</i> ?/ <i>Salix</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	
Bois + écorces %	3	.	.	+	5	5	5	11	5	+	2	10	10	7	
Radicelles	97	80	80	85	70	90	85	20	85	90	90	85	85	2	
Autres restes tissul.	.	10	20	10	20	.	5	60	9	+	+	5	+	90	
Fruits + graines	+	.	.	.	.	.	.	1	1	5	5	+	5	+	
Mousses	.	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	
Coquilles	.	10	.	5	5	5	5	+	+	5	3	.	1	1	
Sédiments	argiles						marnes		craies						

TABEAU I : Analyse des macrorestes à la base du profil v.b. à Pelléautier.

RESULTATS DES ANALYSES DE MACRORESTES

Dix taxons seulement ont été identifiés à partir de quatorze échantillons répartis sur 3,65 m d'épaisseur (de 665 cm à 295 cm). La nature argileuse à crayeuse du sédiment explique en partie cette pauvreté en macrorestes. De plus, l'extrême fragmentation des débris végétaux et leur faible proportion pondérale dans la matrice minérale suggèrent que ces restes ont une origine allochtone. Cette impression est encore renforcée par le mélange à certains niveaux de taxons ayant une origine écologique différente.

Parmi les dix taxons reconnus (tableau I), les sept premiers sont susceptibles d'avoir appartenu à trois unités socioécologiques distinctes. En effet, dans la nature actuelle, les *Chara* sont des algues typiques des zones sublittorales (*Charion asperae* W. Kraus 69); *Scirpus lacustris*, *Phragmites communis* et *Cladium mariscus* sont des héliophytes littoraux formant des roselières lacustres (*Phragmition*), tandis que *Calliergon giganteum*, *Carex rostrata* et *Comarum palustre* ont une amplitude plus large et peuvent être rencontrés dans des roselières comme dans des magnocariçaies ou des parvocariçaies (*Magnocaricion*, *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*). Les cinq premières plantes forment un ensemble nettement calcitrope alors que les deux autres se rencontrent sur des sols pauvres en bases ou acides. Enfin, du point de vue de la richesse du milieu en nutriments, nous obtenons un ensemble indicateur d'un lac mésotrophe à eutrophe.

Le tableau d'analyse met en évidence deux phases locales d'évolution de la végétation lacustre et de ses bords.

Dans la première phase (a : 665 - 457 cm), les espèces de bas marais acidifiés (*Comarum*, *Carex*) sont observées alors qu'elles disparaissent par la suite. A première vue, il paraît surprenant de trouver dans un lac méso-eutrophe et calcaire des espèces qui abondent aujourd'hui dans les bas marais plutôt acides (*Comarum palustre*, *Carex rostrata*). En fait, ce phénomène n'est pas exceptionnel car les analyses de macrorestes provenant de nombreux dépôts tardiglaciaires européens ont montré que souvent certaines espèces de groupements apparentés aux *Scheuchzerio-Caricetea fuscae* existaient en mélange à la base des formations lacustres ou marécageuses (GROSSE-BRAUCKMANN & DIERSSEN, 1973; GROSSE-BRAUCKMANN, 1979; RYBNICEK, 1973; RYBNICKOVA, RYBNICEK & JANKOVSKA, 1975; JANKOVSKA, 1980). Au début du Tardiglaciaire, il pouvait donc exister une certaine diversité de biotopes disposés en mosaïque et favorisée par la topographie des dépôts morainiques. Dans les zones humides et légèrement acidifiées, par exemple autour des sources, des groupements de bas marais du type parvocariçaie auraient pu se développer. Il est possible aussi qu'ils aient occupé directement les marges lacustres. De toutes façons, il faut expliquer la présence des espèces des *Scheuchzerio-Caricetea* dans les couches argileuses par le transport et le dépôt de leurs restes, d'ailleurs peu abondants, sur le fond lacustre. Il est clair que les rares débris de bois sont également d'origine extralocale.

Dans la seconde phase (b : 435-295 cm), *Phragmites* est représenté par des restes plus nombreux et se trouve accompagné par *Cladium* et *Scirpus*. De plus, les *Chara* font leur apparition, parfois en quantités très importantes.

Ainsi, la phase b est plus représentative à la fois de la zone sublittorale à plantes aquatiques et de la zone littorale avec les héliophytes. Cet assemblage plus calcitrope semble indiquer un milieu modérément riche en nutriments. Quant aux oogones de *Chara*, leur abondance peut s'expliquer par le développement d'un tapis d'algues (apparenté au *Charion asperae* ?) sur la pente sublittorale ou bien par l'intrusion des *Chara* à l'intérieur de la roselière.

Dans ce contexte, il est délicat d'attribuer une signification précise aux restes de bois dans la phase b. Il s'agit évidemment d'un transport des débris, tous très petits, dans le lac à partir des marges littorales plus ou moins peuplées en pins et bouleaux. D'ailleurs, l'existence des fruits et des graines accompagnant les débris ligneux enrobés dans la marne et la craie démontre l'origine extralocale de ces restes contemporains du dépôt.

CONCLUSIONS

L'analyse des macrorestes végétaux conservés dans les horizons inférieurs du sondage V.b. à Pelléautier nous donne l'image d'un lac méso- à eutrophe et calcaire, riche en *Chara* et ceinturé par une roselière à *Phragmites*, *Cladium* et *Scirpus*. Dans le diagramme pollinique (BEAULIEU et REILLE, 1983), les végétaux aquatiques étaient représentés par *Potamogeton* et sans doute les Renonculacées, et les hélophytes par *Sparganium* et partiellement par les Cypéracées. Sur ce point, pollen et macrorestes sont parfaitement complémentaires.

Certains macrorestes suggèrent encore que la végétation des bords du lac devait être complexe et comprendre des communautés acidoclines de bas marais dans les zones humides déjà décalcifiées ou sur la frange externe exondée du lac.

REFERENCES

- BEAULIEU J.-L. de et REILLE M. (1983). Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques. In *Paleoenvironnement des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)*. *Ecologia Mediterranea*, IX (3/4).
- GROSSE-BRAUCKMANN G. (1979). Sukzessionen bei einigen torfbildenden Pflanzengesellschaften (nach Ergebnissen von Grossrest-Untersuchungen an Torfen). *Ber. Int. Symp. Int. Verein. f. Vegetationsk., Vaduz*, 393-412.
- GROSSE-BRAUCKMANN G., DIERSEN K. (1973). Zur historischen und aktuellen Vegetation im Poggenpohlsmoor bei Dötlingen (Oldenburg). *Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgem.*, N.F. 15-16, 109-145.
- JANKOVSKA V. (1960). Paläogeobotanische Rekonstruktion des Vegetationsentwicklung im Becken Trebonska panev während des Spätglazials und Holozäns. *Academia*, Verl. Tchechosl. Akad. Wissensch. Praha, 151 p.
- RYBNICEK K. (1973). A comparison of the present and past mire communities of Central Europe. In : H.J.B. BIRKS & R.G. WEST (eds), *Quaternary Plant Ecology*, 14th Symp. Brit. Ecol. Soc., Oxford, Blackwell, 237-261.
- RYBNICKOVA E., RYBNICEK K., JANKOVSKA V. (1975). Palaeoecological investigations of buried peat profiles from the Zbudovska blata marshes, Southern Bohemia. *Fol. Geobot. Phytotax.*, Praha, 10, 157-178.

Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)

III. Les faunes malacologiques de Pelléautier et de Siguret (Alpes Duranciennes, France)

L. CHAIX★

RESUME - L'étude des malacofaunes de Pelléautier et Siguret a été rendue difficile par l'insuffisance du matériel disponible. A Pelléautier l'espèce dominante est constamment *Valvata cristata*, alors qu'à Siguret celle-ci est absente et que les *Pisidium* sont les plus abondants, indiquant des eaux plus fraîches et moins de végétation aquatique.

Il est délicat de tirer des indications climatiques des variations qualitatives et quantitatives des faunules : à Pelléautier, *Pisidium lilljeborgi*, présent à 6,15 m, est un indicateur de conditions plus sévères qu'actuellement, et le maximum du nombre d'individus entre 400 et 405 cm peut traduire une amélioration climatique sensible au niveau de la flore; par contre, à Siguret le maximum d'abondance est atteint au cours d'une phase régressive.

SUMMARY - The study of Molluscs from Pelléautier and Siguret was made difficult because there was no sufficient material available. At Pelléautier, the dominant constant species is *Valvata cristata*, whereas it has not been found at Siguret, where the most abundant taxon is *Pisidium*, which indicates colder waters and a sparser aquatic vegetation.

One should be prudent in inferring climatic conclusions from qualitative and quantitative variations of fauna : at Pelléautier, the presence of *Pisidium lilljeborgi* at 6,15 m indicates more severe conditions than the present ones; the greatest amount of individuals between 400 and 405 cm may point out to a climatic improvement; however, at Siguret the species is most abundant during a phase of climatic deterioration.

MOTS CLES : Environnement lacustre, malacofaunes, Tardiglaciaire, Holocene.

INTRODUCTION

L'étude des mollusques de ces deux sites des Alpes Duranciennes a été effectuée sur des échantillons prélevés sur les carottes des sondages palynologiques.

On peut remarquer ici que les quantités disponibles pour l'analyse malacologique n'ont pas toujours été suffisantes pour obtenir une population statistiquement valable. D'autre part, dans certains cas, les volumes prélevés sont variables et ont nécessité une correction théorique pour l'établissement du diagramme quantitatif. Ces deux faits limitent donc quelque peu notre étude et nous incitent à une certaine prudence dans l'interprétation des résultats.

En guise de préambule nous voudrions faire remarquer les difficultés certaines que rencontre le malacologue dans l'interprétation de faunes dulcicoles et surtout dans l'étude de leur évolution diachronique. Le milieu aquatique, en effet, joue un rôle de tampon qui atténue les variations climatiques et peut même occulter des changements mineurs.

D'autre part, il semble que, dans des masses d'eau importantes, les variations climatiques manifestent leur influence sur les populations de mollusques avec un certain retard. Ce retard est fort difficile à évaluer.

Le problème est encore rendu plus complexe par l'apparition d'autres facteurs pouvant influencer sur le peuplement malacologique. Parmi ceux-ci nous pouvons citer le rôle très important de la végétation aquatique, la teneur de l'eau en matières organiques et les ressources en carbonates dissous.

Hélas! tous ces paramètres et leur relation avec le mollusque sont encore fort mal connus et rendent nos observations difficiles à interpréter (CHAIX et al., 1982b).

★ Département d'Archéozoologie, Muséum d'Histoire Naturelle, GENEVE.

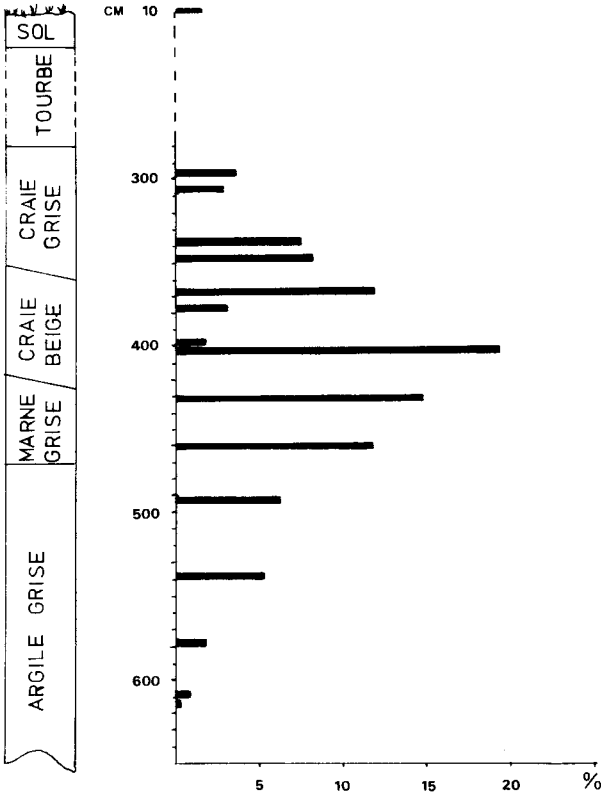


Figure 1

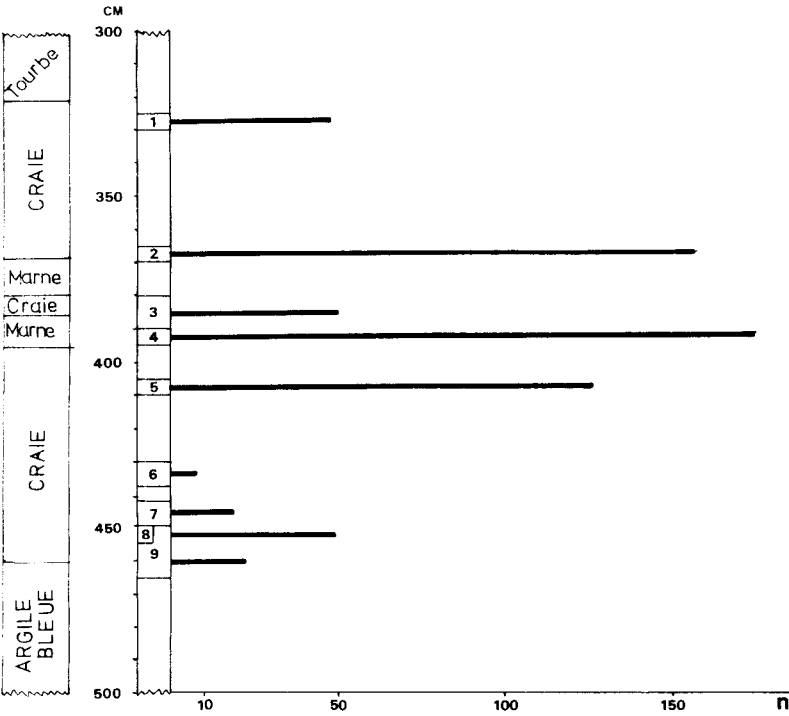


Figure 2

LE SITE DE PELLEAUTIER

Le petit lac de Pelléautier est situé à une altitude de 975 m sur un substrat marneux. On trouvera la description détaillée de ce site dans la thèse de BEAULIEU (1977).

Nous avons étudié 16 échantillons provenant du sondage Vb. Ces divers prélèvements sont reportés sur le tableau suivant (tabl. 1).

Echantillon	Profondeur (en cm)	Echantillon	Profondeur (en cm)
1	10	9	400-405
2	295-300	10	430-435
3	305-310	11	457-464
4	335-340	12	490-495
5	345-350	13	535-540
6	365-370	14	575-580
7	375-380	15	605-610
8	395-400	16	610

Tableau 1

La liste des espèces figure sur le tableau 2.

On notera immédiatement une assez grande variété de mollusques parmi lesquels domine le petit gastéropode prosobranche *Valvata cristata* Müll. Cette espèce montre des pourcentages par échantillon allant de 63,6% à 98,4%. Elle domine donc très largement tous les autres groupes. Cette espèce est essentiellement composée d'individus rattachables à la variété *minor* (GERMAIN, 1931) qui peuple principalement les milieux aquatiques riches en végétation et dont les eaux sont faiblement chargées en matières organiques (8,5 mg/l) (YACINE-KASSAB, 1979).

A part cette espèce dominante, on observe surtout des *Pisidium*, petits pélécy-podes parmi lesquels domine *P. nitidum* Jen. Les Planorbes sont également présents.

LES VARIATIONS QUANTITATIVES

Nous avons montré ailleurs (CHAIX, 1970) l'intérêt que peut présenter l'étude des variations quantitatives d'une population de mollusques. On peut montrer en effet que des périodes défavorables, froides essentiellement, ont une influence néfaste sur le développement des faunes malacologiques, ceci dans le domaine géographique qui nous intéresse. On observe l'inverse pour des périodes chaudes. Hélas, comme nous l'avons vu plus haut, d'autres facteurs interfèrent et seules de fortes variations climatiques pourront être mises en évidence. Nous pensons donc qu'il est indispensable de mener parallèlement une étude isotopique sur ces faunes de mollusques.

La courbe des variations quantitatives (figure 1) montre un net maximum entre 4,00 et 4,05 m. Il semble correspondre assez bien à l'augmentation nette de *Pinus* dans le diagramme palynologique et serait à placer au début de l'Allerød (BEAULIEU et REILLE, 1983).

Cependant, lorsque l'on regarde la lithologie, on s'aperçoit que cette augmentation nette du nombre des mollusques se produit durant le passage des marnes aux craies. Les craies, on le sait, représentent un milieu fossile qui a permis le développement optimum des malacofaunes, ceci très probablement à cause de conditions thermiques favorables, mais aussi lié au développement d'espèces végétales comme les Characées par exemple.

Vers la base du sondage, les échantillons montrent une faune de mollusques pauvre et peu développée. On peut noter ici la présence à 6,15 m de *Pisidium lilljeborgi* Cless., espèce actuellement reléguée au nord de l'Europe ou dans les étendues d'eau de haute altitude.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Valvata cristata</i> Müll	35	77	63	171	207	274	74	43	516	389	318	165	129	32	7	1
<i>Planorbis carinatus</i> Müll	2	9	11	14	3	6		1	2	5	2					
<i>Hippeutis complanatus</i> L.	1		1	2		1										
<i>Armiger crista</i> L.				2												1
<i>Radix ovata</i> Drap.		2		5	6	19	3	1	5	2						
<i>Galba truncatula</i> Müll.				2									1			
<i>Limnaea</i> sp.													6	2		
<i>Acroloxus lacustris</i> L.		2	1			1										
<i>Sphaerium corneum</i> L.								1	1							
<i>Pisidium nitidum</i> Jen.	1	5	1	9	3	15	4	1	1	2	2	3	4	1	1	1
<i>Pisidium pulchellum</i> Jen.	1			1												
<i>Pisidium casertanum</i> (Poli)							1									
<i>Pisidium personatum</i> Malm.														1	1	
<i>Pisidium lilljeborgi</i> Cless.															1	
<i>Pisidium milium</i> Held.		1		2	1											
<i>Pisidium</i> sp.		1	1			9				3	1		1	12	1	
TOTAL	40	97	78	208	220	325	82	49	525	402	323	168	141	48	11	3

Tableau 2

Les échantillons situés vers 3,00 m montrent aussi une faune appauvrie qui annonce peut-être la formation de la tourbe qui débute vers 2,80 m. D'une manière générale, les résultats sont décevants. Tout au plus peut-on noter le fort développement des faunes en liaison avec le début de l'Allerød.

Le type de sédiment semble également à mettre en relation avec les variations observées, sans qu'il soit cependant possible de montrer l'importance de ce facteur.

LE LAC DE SIGURET

Ce petit lac est situé à 1066 m d'altitude, dans une dépression formée par des dépôts morainiques et fluvioglaciaires (BEAULIEU, 1977).

Les échantillons étudiés, au nombre de 9, proviennent également d'un sondage palynologique. Les volumes de sédiment, inégaux au départ, ont été ramenés, pour l'estimation des variations quantitatives, à une valeur moyenne de 200 cc.

Le tableau suivant (tableau 3) montre les divers échantillons en fonction de la profondeur.

Echantillon	Profondeur
1	3,20 - 3,30 m
2	3,65 - 3,70
3	3,80 - 3,90
4	3,90 - 3,95
5	4,04 - 4,10
6	4,30 - 4,37
7	4,42 - 4,52
8	4,50 - 4,55
9	4,50 - 4,65

Tableau 3

La composition générale de la faune est résumée dans le tableau 4.

Espèces \ Echantillon	9	8	7	6	5	4	3	2	1
<i>Hippeutis complanatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	4
<i>Gyraulus laevis</i> Ald.	-	-	-	-	4	-	-	-	-
<i>Radix ovata</i> Drap.	6	2	3	-	-	-	-	-	-
<i>Limnaea</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Pisidium nitidum</i> Jen.	70	58	39	12	141	217	116	157	50
<i>Pisidium subtruncatum</i> Malm.	-	-	-	1	-	-	10	25	4
<i>Pisidium milium</i> Held.	3	-	-	-	-	2	-	-	-
<i>Pisidium hibernicum</i> Westerl.	-	-	5	-	14	-	-	-	-
<i>Pisidium</i> sp.	48	25	60	4	104	46	25	18	4

Tableau 4

On peut tout de suite remarquer sa grande pauvreté, tant en espèces qu'en individus.

Par opposition à Pelléautier, ce sont ici les *Pisidium* qui sont dominants avec des pourcentages allant de 90,6% à 100%.

On peut noter aussi l'absence totale de *Valvata cristata* Mill. Nous avons donc deux malacofaunes très différentes. La faune du lac de Siguret se rapproche beaucoup de celle des lacs alpins actuels (CHAIX et al., 1982b) où les *Pisidium* sont toujours dominants. Les espèces de ce genre semblent en effet fort bien adaptées à des conditions climatiques sévères et à des eaux pauvres en ressources nutritives.

Les *Pisidium* sont dominés par *P. nitidum* Jen., espèce très répandue dans le domaine alpin et qui a peuplé très tôt les milieux abandonnés par les glaces.

LES VARIATIONS QUANTITATIVES

Avant de commenter la figure 2, qui résume les variations de nombre au cours du temps, une remarque est nécessaire : nous n'avons pu hélas! disposer d'une série continue d'échantillons, certains ayant été entièrement utilisés pour la datation au radiocarbone. D'autres sont absents. Il ne nous est donc pas possible d'obtenir une courbe des variations diachroniques.

On peut néanmoins observer une faible développement des faunes entre 4,50 m et 4,30 m, zone qui correspond à un maximum des espèces pionnières *Juniperus* et *Betula*. On peut noter en outre la présence, dans ces niveaux, de *Radix ovata* Drap. Cette limnée est, avec les *Pisidium*, l'une des espèces pionnières des milieux aquatiques dès le retrait glaciaire.

La figure montre un autre maximum situé entre 4,10 m et 3,70 m. Cette observation serait à interpréter comme une indication de l'amélioration des conditions climatiques. Or, les résultats obtenus par l'analyse des isotopes de l'oxygène (EICHER et SIGENTHALER, 1983) montrent un résultat contraire. On observe en effet une augmentation très nette des valeurs négative du δ^{18} à partir de 4,10 m. Nous n'avons actuellement pas de réponse à ce phénomène.

L'échantillon supérieur, enfin, montre des valeurs assez faibles. Peut-être faut-il y voir une influence des processus d'atterrissement, avant la formation de la tourbière.

CONCLUSION

Pour conclure, nous pouvons remarquer que les résultats obtenus par la seule étude malacologique sont décevants. On peut y voir plusieurs causes :

- Du point de vue méthodologique, il est souhaitable que les analyses soient faites, sur la même carotte ou sur des carottes contiguës, par les divers spécialistes. On peut aussi évoquer la quantité de volume à prélever qui doit être suffisante pour obtenir un nombre de mollusques interprétable statistiquement. Il serait enfin nécessaire que les prélèvements soient faits en continu, ce qui permettrait peut-être de mettre en évidence le rôle de la lithologie.
- Les quelques résultats obtenus devront être augmentés de beaucoup d'autres et confrontés à ceux des autres méthodes, ceci dans tous les cas. De plus, il est indispensable que des travaux soient entrepris sur la biologie des espèces actuelles et sur leurs réactions vis-à-vis des changements des paramètres du milieu (CHAIX et OLIVE, 1980; CHAIX et al., 1982a).

BIBLIOGRAPHIE

- BEAULIEU J.-L. de (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 21 fig., 43 diagr.
- BEAULIEU J.-L. de et REILLE M. (1983). Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques. In *Paleoenvironnement des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)*. *Ecologia Mediterranea*, IX (3/4).
- CHAIX L. (1970). Essai de corrélation entre palynologie et malacologie dans les sédiments post-glaciaires du sud du Bassin lémanique. *C.R. séance SPHN, Genève, NS*, 5, 1, 74-87.
- CHAIX L. et OLIVE Ph. (1980). Paléoclimatologie continentale et mollusques dulcicoles. *8e Réunion ann. Sciences de la Terre, Marseille, Soc. géol. France*, 90.
- CHAIX L., CHASSAING B., OLIVE Ph. (1982a). Premiers résultats sur les teneurs en ^{18}O et en ^{13}C des coquilles de mollusques dulcicoles nord-alpins. *9e Réunion ann. Sciences de la Terre, Paris*, 128.
- CHAIX L., CHASSAING B., OLIVE Ph. (1982b). Premières données sur la composition isotopique du test de mollusques actuels de quelques plans d'eau nord-alpins. *Arch. Sciences, Genève*, 35, 1, 3-22.
- EICHER U., SIEGENTHALER U. (1983). Stable isotopes of oxygen and carbon in the carbonate sédiments of lac de Siguret (Hautes-Alpes, France). In *Paleoenvironnement des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)*. *Ecologia Mediterranea*, IX (3/4).
- GERMAIN L. (1931). Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France*, 22 (2), Lechevalier ed. Paris.
- YACINE-KASSAB M (1979). Etude écologique des mollusques gastéropodes d'eau douce de quelques milieux aquatiques peu profonds de la vallée du Rhône en amont de Lyon. Thèse ès Sciences, Université de Grenoble.

Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des
lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)
IV. Stable isotopes of oxygen and carbon in the carbo-
nate sediments of lac de Siguret (Hautes-Alpes, France)

U. EICHER★
U. SIEGENTHALER★

RESUME - Grâce aux variations du $\delta^{18}\text{O}$, les Auteurs identifient l'amélioration climatique de l'interstade Bølling-Allerød ainsi que le refroidissement du Dryas récent; par contre ni les variations au cours de l'Holocène, ni celles du $\delta^{13}\text{C}$ ne peuvent être expliquées simplement en termes climatiques.

SUMMARY - Thanks to the $\delta^{18}\text{O}$ variations, the Authors identify the Bølling-Allerød interstadial climatic amelioration as well as the younger Dryas cooling but neither the variations during the Holocene nor those of the $\delta^{13}\text{C}$ can be explained in climatic terms.

MOTS CLES : Environnement lacustre, isotopes stables, Tardiglaciaire, Holocène.

INTRODUCTION

The application of stable isotopes in lake sediments for paleoclimatic studies is based on the observation that under favourable conditions, the isotope ratios $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ of carbonates precipitated in a lake contain climate-related information. In the following we shortly mention some causes of isotopic variations in lake marl; for a detailed discussion the reader is referred to Eicher et al. (1976, 1981, 1982).

Lake marl is a carbonate sediment precipitated in the lake, in general by the action of plants which withdraw CO_2 from the water for photosynthesis by which the carbonate equilibria in the water are shifted such that there is a supersaturation with respect to calcite. The formation of lake marl is therefore tied to the biological productivity, and the carbonate content of a lake sediment is partly a measure for this productivity.

Stable isotope ratios are indicated as relative deviations from the isotope ratio of a standard, as $\delta^{18}\text{O}$ or $\delta^{13}\text{C}$ in permil. For carbonates, the generally used scale refers to the standard PDB (CRAIG, 1957).

$\delta^{18}\text{O}$ in lake marl reflects the ^{18}O concentration of the water from which it was precipitated, and at the same time it is influenced by the temperature of the water. It is found that the isotopic composition of the lake water, which in turn is governed by the composition of meteoric precipitation, is the main factor of influence. $\delta^{18}\text{O}$ of precipitation water varies parallel to air temperature, so that finally, the oxygen isotope ratio in lake carbonate reflects variations of temperature, higher temperature leading to higher $\delta^{18}\text{O}$. In addition there are, however, several processes which influence the composition of lake water and of carbonate, for instance evaporation (more precisely, the ratio of evaporation to discharge of the inlet streams) and the season when carbonate precipitation occurs, and it has not been possible to interpret the observed variations in terms of climate in a quantitative way.

$\delta^{13}\text{C}$ is determined by other factors than $\delta^{18}\text{O}$ and reflects climatic variations only indirectly. $\delta^{13}\text{C}$ of bicarbonate in the water from the drainage basin is determined

★ Physics Institute, University of Bern, Switzerland.

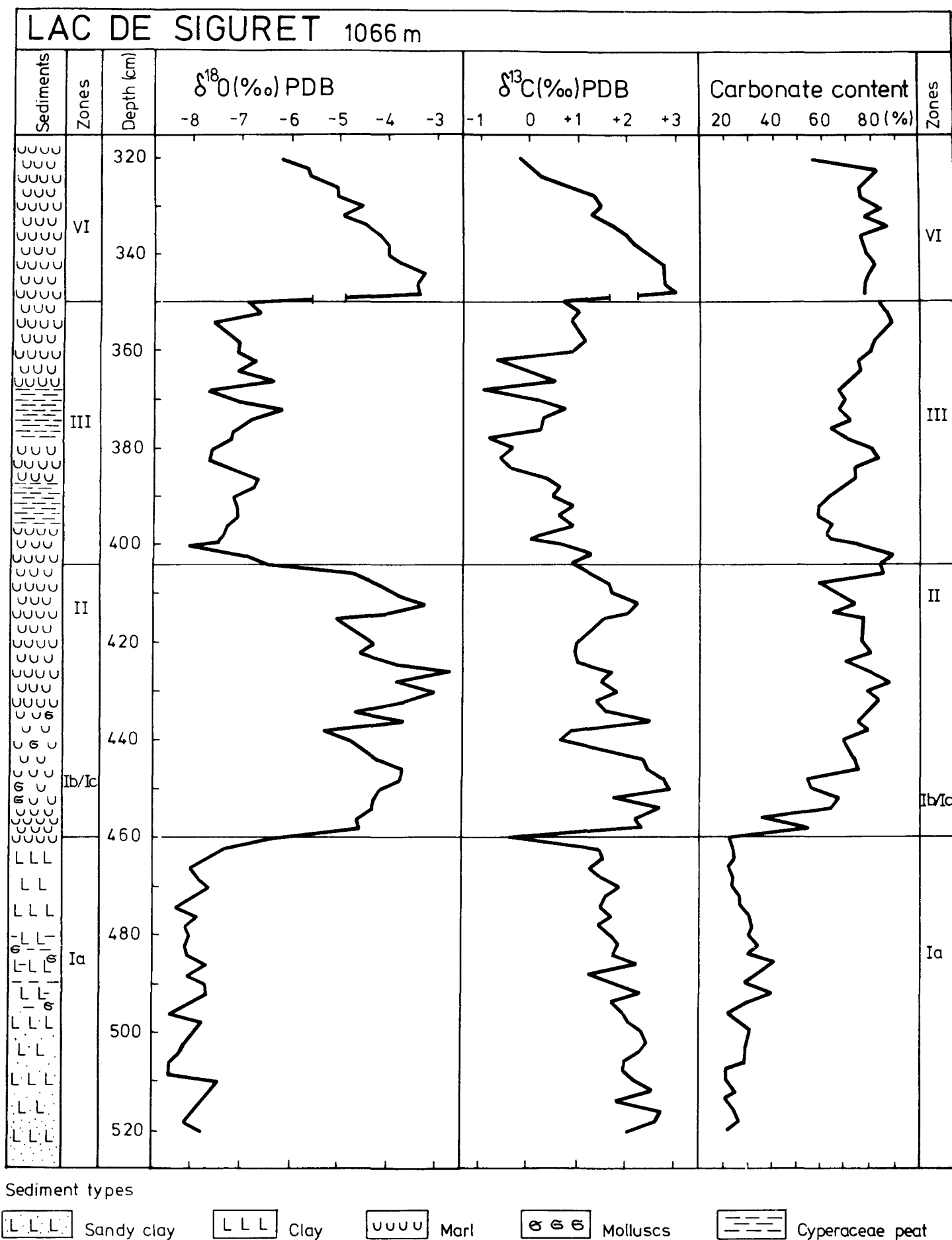


Figure 1

essentially by soil composition and probably remains relatively constant for long times in a given region. Typical values for groundwater are -10 to -14 ‰. In a lake, $\delta^{13}\text{C}$ can be modified by different processes. By photosynthetic activity of submerged aquatic plants, the light isotope ^{12}C is preferentially withdrawn from the water, so that the remaining bicarbonate is enriched in ^{13}C . The degree of this enrichment depends on the biological productivity (STILLER and HUTCHINSON, 1980). Another process important for $\delta^{13}\text{C}$ is exchange between the dissolved bicarbonate and atmospheric CO_2 . If the water stays long enough in the lake, it will finally reach isotopic equilibrium with the atmosphere; the corresponding value of $\delta^{13}\text{C}$ in the water is about + 2 ‰, depending somewhat on temperature and on pH. Besides, $\delta^{13}\text{C}$ is influenced by other, generally local processes, for instance lake stratification (STILLER and HUTCHINSON, 1980), and it is often difficult, if not impossible, to interpret the observed variations in a reliable way.

RESULTS FOR $\delta^{18}\text{O}$

In the profile of Lac de Siguret we analysed the isotope ratios between 520 cm and 320 cm depth (Figure 1). A general description of the site and the profile is given by BEAULIEU (1977) and BEAULIEU and REILLE (1983). Between 520 cm (deepest sample) and 466 cm, $\delta^{18}\text{O}$ is relatively low and is nearly constant. The clayey sediment still has a low carbonate content (Figure 1) which reflects a rather low level of biological productivity. Presumably a cold, oligotrophic lake was formed in this late stage of Ice Age. Since marine-derived carbonates generally have $\delta^{18}\text{O}$ near 0‰, there was probably little allochthonous carbonate in the sediment already in this period. Between 466 cm and 458 cm, $\delta^{18}\text{O}$ increases from -8.0 to -4.7‰. This strong increase must have been caused by a dramatic climatic change. The warming is also indicated by a subsequent rise of the carbonate content of the sediment. The isotopic increase starts slightly before the ascent of pollen percentages of *Juniperus* and *Hippophaë*, and $\delta^{18}\text{O}$ reaches a maximum at the same time as the pollen percentage of *Betula*.

From 458 cm to 406 cm, $\delta^{18}\text{O}$ is relatively high, with a mean value of -4.1 ‰, indicating elevated temperatures. This section corresponds to the last Late-Glacial interstadial (Bølling-Allerød). The values fluctuate, which may be due to a not very constant climate during that phase. Thus, the maximum is -2.8 ‰ (at 426 cm), the minimum -5.5 ‰ (at 438 cm).

A rapid decrease is observed between 412 cm and 400 cm depth. Above that level a section with constantly low $\delta^{18}\text{O}$ follows, with a mean value of -7.1 ‰, only a little higher (0.8 ‰) than in the oldest part of the profile (below 462 cm). This section can be identified with the final cold phase of the Late Glacial, the Younger Dryas period.

There is an abrupt jump in $\delta^{18}\text{O}$ and in $\delta^{13}\text{C}$ from 350 cm to 348 cm. Pollen profile and ^{14}C dates (BEAULIEU et REILLE, 1983) indicate that there is a hiatus at this depth, so that sediments from the Early Atlantic period (zone VI) directly follow after those of the Younger Dryas period (zone III).

Directly after the hiatus, high $\delta^{18}\text{O}$ is observed pointing to a warm climate. Then the values continuously decrease until the end of our profile at 320 cm. It is not clear whether this reflects a climatic development (for which no evidence can be found in the pollen spectra) or whether the reason for the decrease is rather some local effect, for instance disturbed sedimentation when the site of the profile got in a near-shore shallow water zone.

RESULTS FOR $\delta^{13}\text{C}$

$\delta^{13}\text{C}$ results are also given in Fig. 1. In the lowest section, between 520 cm and 460 cm depth, the mean value is 1.9 ‰. This may reflect that exchange with atmospheric CO_2 was important and the carbon isotope ratio in the lake was approximately equilibrated with that of air- CO_2 . Photosynthetic activity, which might have led to the relatively high $\delta^{13}\text{C}$ values observed, was still restricted in this period.

Above 460 cm, the $\delta^{13}\text{C}$ curve varies on the average more or less parallel to $\delta^{18}\text{O}$, although the abrupt changes occurring in $\delta^{18}\text{O}$ are less marked for $\delta^{13}\text{C}$. A reasonable interpretation is that the variations of $\delta^{13}\text{C}$ mainly reflect bioproductivity, more positive values corresponding to higher productivity and therefore to more favourable climatic conditions than more negative values. However, the relatively high $\delta^{13}\text{C}$ values observed in the oldest cold period clearly indicate that $\delta^{13}\text{C}$ is determined also by factors other than bioproductivity, for instance water hardness or residence time of the water in the lake, so that our interpretation is only tentative.

CONCLUSIONS

From the isotopic results the profile can be divided into four sections. In the oldest section, corresponding to a cold phase (zone Ia, Oldest Dryas period) there was little biological productivity in the lake, judging from the low carbonate content of the sediment. The second section with relatively high $\delta^{18}\text{O}$ and increasing carbonate content, corresponding to the Late Glacial interstadial Bølling-Allerød, is followed by a section with again low $\delta^{18}\text{O}$ (Younger Dryas period). After a hiatus in the sediment, $\delta^{18}\text{O}$ points towards a warm climate again, but the results in this youngest part cannot be interpreted in detail.

The $\delta^{18}\text{O}$ pattern observed in the Late-Glacial sections of the profile of Lac de Siguret is similar in many respects to what we have found at other sites in regions north and west of the Alps (e.g. EICHER et al., 1976, 1981, 1982) : relatively low values in the early and in the last cold phases of the Late-Glacial, in between a period with relatively high $\delta^{18}\text{O}$ values, isotopically more or less uniform but with some fluctuations. The transitions between the different isotopic zones occur within short distances in sediment, indicating rapid climatic changes. In several other lake marl profiles, $\delta^{18}\text{O}$ exhibits a decreasing trend in the second, warm zone; this is not observed at Lac de Siguret (section from 458 cm to 406 cm). The fact that $\delta^{18}\text{O}$ profiles of lake sediments exhibit the same major features at different sites in Central Europe indicates that these variations must reflect climatic changes of a continental scale, not local events. Their direct cause must have been large scale changes of $\delta^{18}\text{O}$ in precipitation, due to major climatic variations. With high probability the abrupt changes between the different more or less uniform periods occurred simultaneously over a large region, since the major weather patterns are governed by the large scale atmospheric circulation. Therefore, in our opinion the rapid $\delta^{18}\text{O}$ changes can be used for synchronizing profiles from different regions. The mechanism which led to the dramatic climatic variations in the Late Glacial can be traced, thanks to the results of CLIMAP, to changes in the direction of the North Atlantic drift which at present carries anomalously warm water to the coasts of north-western Europe, but which before 13,000 BP and from 11,000 to 10,000 BP flowed straight from east to west, while cold polar water advanced far to the south (RUDDIMAN and McINTYRE, 1981).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study results from a cooperation with J.-L. de BEAULIEU and M. REILLE from whom we kindly obtained the sediment samples. Thanks are due to Mr. K. HÄNNI who carried out the mass-spectrometric analyses. This work was financially supported by the Swiss National Science Foundation.

BIBLIOGRAPHIE

- BEAULIEU J.-L. de (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p., 21 fig., 43 diagr.
- BEAULIEU J.-L. de et REILLE M. (1983). Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques. In *Paleoenvironnement des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France)*. *Ecologia Mediterranea*, IX (3/4).
- CRAIG H. (1957). Isotopic standard for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 12, 133-149.
- EICHER U., SIEGENTHALER U. (1976). Palynological and oxygen isotope investigations on Late-Glacial sediment cores from Swiss lakes. *Boreas*, 5, 109-117.
- EICHER U., SIEGENTHALER U., WEGMÜLLER S. (1981). Pollen and oxygen isotope analyses on Late- and Post-Glacial sediments of the Tourbière de Chirens (Dauphiné, France). *Quat. Res.*, 15, 160-170.
- EICHER U., SIEGENTHALER U., OESCHGER H. (1982). Pollenanalyse und Isotopenmessungen und Seekreiden. To appear in : *Klimageschichte der beiden letzten Interglaziale*. Symposium Mainz, 13-15.11.1980. Ed. B. Frenzel.
- FIRBAS F. (1949). Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichter Mitteleuropas nördlich der Alpen. Fischer, Jena.
- RUDDIMAN W.F., McINTYRE A. (1981). The North Atlantic Ocean during the last deglaciation. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 35, 145-214.
- STILLER M., HUTCHINSON G.E. (1980). The waters of Merom : a study of Lake Huleh. *Arch. Hydrobiol.*, 89, 275-302.

Croissance de la jacinthe d'eau en eau résiduaire urbaine et effet épuratoire de la culture (1^{ère} partie)

F. SAUZE*

RESUME - Une série d'expériences a été entreprise pour la culture d'*EICHHORNIA crassipes*, avec le double objectif de la production de biomasse et de l'épuration des eaux résiduaires.

Quatre bassins extérieurs, avec une surface de culture totale de 53 m², ont été utilisés, chaque bassin étant alimenté avec un milieu et un système de culture différent. Trois milieux ont été essayés comparativement : effluent brut, utilisé tel quel, effluent brut dilué (50 %) et effluent après lagunage dans le bassin primaire d'une Station. Le quatrième bassin a reçu seulement l'effluent brut, sans culture de jacinthe, comme témoin avec lagunage ordinaire. Tous les traitements ont été appliqués avec un temps de rétention identique, égal à 14 jours.

Une influence significative de la croissance des jacinthes et du type de milieu a été observée sur la biomasse produite, sur la composition chimique des végétaux récoltés, et sur l'efficacité d'épuration des principaux polluants.

Des recherches plus poussées sont prévues, dans le but d'optimiser le système de culture.

SUMMARY - A sequence of experiences was started about growing of *EICHHORNIA crassipes*, with double object in view of biomass production and wastewater purification.

Four outside basins with total cultivated surface of 53 m² was used, each basin being feeded with different medium and culture systems. Three media was tested comparatively: raw effluent, employed as it was; raw effluent diluted (50 p. cent); and effluent after lagooning, in primary pond of lagoons system. A fourth basin has received only raw effluent, without jacinth, as control in ordinary lagooning. All treatments was applied with equal retention time, that was 14 days.

A significant effect of jacinth culture and of kind of medium has been observed on biomass production, on chemical composition of harvested plants, and on cleaning efficiency of main pollutants.

Further researches are projected, in view to optimization of cultural system.

MOTS CLES - BIOMASSE - EAUX RESIDUAIRES - EPURATION - JACINTHE D'EAU.

PREMIERE PARTIE

ESSAIS PRELIMINAIRES D'ADAPTATION DE LA JACINTHE D'EAU

A DIVERS MILIEUX ISSUS D'EFFLUENTS DOMESTIQUES

Collaborateurs : C. Le FUR, A.M. DERNE, E. DOMMERGUE.

A. OBJECTIFS.

Le comportement de l'espèce aquatique *E. Crassipes* en milieu eutrophe a été étudié avec l'objectif essentiel, du moins dans les débuts, de freiner son développement explosif dans les étangs et les estuaires sous climat tropical.

La double idée de réaliser des cultures d'*Eichhornia* dans les eaux polluées responsables de l'eutrophisation, et d'exploiter la biomasse très abondante ainsi produite, est apparue vers 1970 et a été à la base de recherches effectuées dans plusieurs pays confrontés au problème de son contrôle : Etats-Unis, Afrique, Inde.

*Institut National de la Recherche Agronomique Station d'Oenologie et de Technologie Végétale Laboratoire Bioconversion 11104 NARBONNE CEDEX

Après une série de travaux américains sur l'épuration en milieu nutritif artificiel, des essais de culture en eaux résiduaires urbaines ont été entrepris (CORNWELL, 1977 ; WOLVERTON et Mc DONALD, 1978, 1979 ; BONNETTI et al., 1979).

Des cultures de macrophytes ont été réalisées en tant que traitement tertiaire des effluents urbains, c'est à dire alimentées par les eaux ayant déjà subi une épuration assez avancée. Il s'agissait en général d'effluents de lagunage ordinaire, à population microphytique, et dont la pollution résiduelle a pu être presque totalement éliminée.

Outre la nécessité de transposer ces résultats aux conditions climatiques des zones tempérées, le besoin apparaît aujourd'hui d'une exploration systématique des possibilités qu'offrent ces macrophytes pour la dépollution. En particulier, différentes formules paraissent envisageables pour leur introduction dans les systèmes épuratoires actuellement en usage, et à la limite la question peut même se poser de savoir si un rôle épurateur intégral peut leur être assigné, la culture remplaçant dès lors tout procédé de traitement des eaux de type conventionnel.

En ce qui concerne le rôle possible de la plante dans l'épuration tertiaire, des essais sont en cours de réalisation par d'autres organismes sur le système Station à boues activées + culture d'Eichhornia. C'est pour cette raison que le programme d'expérimentation de l'I.N.R.A. de NARBONNE a été orienté sur les formules non encore étudiées : lagunage + culture d'Eichhornia, et culture d'Eichhornia seule, sur effluents bruts. Les systèmes à jacinthes doivent être également comparés au lagunage ordinaire, à microphytes, actuellement en usage.

Plus précisément, les idées directrices de l'expérience ont été celles déjà exposées dans des rapports antérieurs sur les cultures de macrophytes aquatiques (cf. Chap D. DISCUSSION) : en priorité, déterminer le pouvoir épurateur du système, ensuite évaluer la productivité en biomasse, en vue de valorisations diverses.

B. MATERIEL ET METHODES.

L'expérimentation a été effectuée à l'aide du dispositif installé sur la Station de lagunage du SIVOM (1) de VINASSAN à SALLES d'Aude, dont les caractéristiques ont été décrites dans une publication antérieure (SAUZE, 1982).

Trois milieux de culture des jacinthes d'eau ont été utilisés simultanément en comparaison, dans les bassins de 20 m² d'ouverture (17,5 m² de surface utile, occupée par l'eau et la culture,

- BASSIN B1 : partiellement laguné, dans le bassin primaire de la Station de lagunage (le lagunage complet s'effectuant dans les trois bassins fonctionnant en série).

- BASSIN B2 : effluent brut, issu du réseau d'égout, avec simple décantation grossière, et dilué avec volume égal d'eau pure de la Commune.

- BASSIN B3 : effluent brut, non dilué.

Un quatrième bassin B4 figurant le lagunage ordinaire, c'est à dire la passage de l'effluent dans un bassin dit de stabilisation où croît normalement le seul phyto-plancton, a été alimenté en effluent brut sans jacinthe d'eau. La durée de séjour du milieu dans tous les bassins a été fixée uniformément à 14 jours, son optimisation ne pouvant être incluse dans ce programme d'essais préliminaires. Il s'agit d'une durée moyenne et

(1) Syndicat Intercommunal à Vocation Multiple.

théorique, le renouvellement du milieu ne pouvant s'effectuer de façon continue comme dans le lagunage réel, mais en réalimentant les bassins après évacuation d'une partie du contenu en eau : en l'occurrence chaque semaine la moitié du volume d'eau, qui était de 6,30 m³ par bassin. (Des mesures de contrôle effectuées à divers moments de la semaine nous ont permis de suivre l'évolution du milieu. Les résultats globaux obtenus avec cette méthode sont peu différents de ceux d'une alimentation continue réelle). Ce volume, compte tenu de la durée du séjour, correspondait à un débit continu de 450 l par jour, soit environ le débit d'eau usée émis par 3 équivalents-habitants dans les petites communes.

Les trois bassins à culture de macrophytes ont été ensemencés en plants de jacinthes provenant de l'expérience réalisée sous serre par la Station de Bioclimatologie de l'I.N.R.A. à VERSAILLES-ST CYR (Allirand et De Parcevaux, 1983), avec des souches originaires d'Amérique du Sud. Une dizaine de plants avaient été tout d'abord mis au début du mois de juin en cuvette, puis dans l'un des bassins de culture fin juin. Compte tenu du délai de multiplication à cette époque de l'année (doublement en 12 à 15 jours) l'ensemble des trois bassins n'a pu être ensemencé qu'avec un apport complémentaire.

La densité moyenne adoptée pour le départ de l'expérience a été de l'ordre de 6 Kg par m² en poids humide, mesuré après égouttage libre durant cinq minutes. Toutefois, en vue d'optimiser ce paramètre, un essai a été réalisé en divisant en quatre compartiments le bassin alimenté en eau prélagunée (B1 a,b,c,d)... L'influence de la densité de biomasse, maintenue à quatre valeurs différents en jouant sur le taux de récolte, compte tenu du coefficient de croissance, a pu être ainsi déterminée.

La hauteur d'eau dans tous les bassins était en moyenne de 30 cm. Le remplissage s'effectuait jusqu'à une hauteur dépassant de 5 à 6 cm cette moyenne, pour tenir compte de la baisse de niveau due à l'évapotranspiration entre deux alimentations. Du fait que cette compensation s'effectuait avec de l'eau résiduaire et non de l'eau pure, les concentrations finales de polluants dans le milieu de culture, mesurées avant alimentation, étaient augmentées de 15 à 20 %. Cette erreur par excès, qui pénalise globalement les performances en épuration, n'influe pratiquement pas sur la valeur comparative des résultats entre les différents bassins.

Les prélèvements d'eau pour analyses ont été effectués deux fois par semaine, juste avant le renouvellement d'eau : un échantillon des milieux alimentaires (effluent brut, eau de la lagune primaire), et un échantillon des milieux résultant des divers traitements et considérés comme sortant des bassins. Ils ont été soumis aux analyses essentielles classiques, exécutées selon les méthodes normalisées (mesures chimiques au spectrophotomètre HACH.DREL 4).

Les récoltes de jacinthes d'eau ont été opérées une fois par semaine, en adoptant comme seul variant le poids prélevé en fonction de la biomasse présente. Ce poids était déterminé en tenant compte du taux de croissance constaté à partir de la précédente récolte, et évalué par sondages sur quelques carrés de 1 m de côté dans chaque bassin.

C. RESULTATS.

0 - CONDITIONS EXPERIMENTALES

0 - 1. FACTEURS ATMOSPHERIQUES

Les conditions au cours de l'expérience ont été les suivantes :

- E.S. : Energie solaire reçue.

Moyennes mensuelles fournies par la Station O.N.M. de MONTPELLIER-FREJORGUES,

située sous le climat le plus semblable à celui du site de l'expérience (en joule. cm^{-2} jour $^{-1}$)

- D. : durée d'ensoleillement, en heures par mois.

	<u>E.S.</u>	<u>D.</u>
JUIN.....	2.413	298
JUILLET.....	2.293	311
AOUT.....	2.045	294
SEPTEMBRE.....	1.571	234
OCTOBRE.....	1.094	187

(cf. Graphique 2)

La température de l'air a varié entre 12°C (minimum journalier relevé le 14 juin) et 38°C (maximum journalier relevé le 7 juillet).

La température de l'eau a été légèrement différente entre les quatre bassins, selon le taux de couverture végétale dont l'accroissement tend à réduire la température par l'occultation du rayonnement solaire. Valeurs extrêmes durant la campagne : 10,5°C et 27°C, les variations étant visibles sur la courbe de moyennes hebdomadaires (graphique 2).

Evaporation (Bassin B4) : 3 à 9 mm/j.

Evapo-transpiration (B. à jacinthes) 10 à 15 mm/j $^{-1}$ (ordres de grandeur).

0 - 2. COMPOSITION MOYENNE DES TROIS MILIEUX UTILISES

L'eau résiduaire brute provenait du réseau d'égout aboutissant à la Station de lagunage.

L'eau pré-lagunée provenait du bassin primaire de cette Station, où l'effluent séjourne durant 8 à 10 jours à cette saison (12 à 15 jours en hiver).

Le débit d'effluent admis dans les bassins de culture de 17,5 m² était de 0,45 m³ d'eau par jour, correspondant à un temps de séjour de 14 jours.

Les concentrations en éléments polluants essentiels des trois milieux de culture utilisés sont portées sur le tableau I (moyennes en mg l $^{-1}$ sur l'ensemble de la période de culture).

- TABLEAU I -
=====

: Nature du Milieu.	: BASSIN	: DCO	: MEST.	: MESO	: NK	: NO ₃	: PO ₄	:
:	: N°	:	:	:	:	:	:	:
: Effluent	:	:	:	:	:	:	:	:
: prélaguné	: B1	: 295,5	: 197	: 175	: 3,70	: 3,74	: 35,7	:
: Effluent brut	:	:	:	:	:	:	:	:
: dilué 50 %	: B2	: 197	: 215,5	: 140,5	: 3,65	: 4,20	: 24,6	:
: Effluent brut pur	: B3 + B4	: 394,5	: 431	: 281	: 7,30	: 8,30	: 49,3	:
:	:	:	:	:	:	:	:	:

DCO : demande chimique d'oxygène.

MEST : matières en suspension totales.

MESO : matières en suspension organiques.

N_K : azote total organique Kjeldahl.

NO₃ : nitrates.

PO₄ : orthophosphates.

Les effluents ont été relativement peu chargés -la DCO atteignant en année moyenne 400 à 600 mg l⁻¹-, sauf en phosphates dont les concentrations ont été anormalement élevées. La charge de l'effluent brut dilué est est général intermédiaire entre le brut pur et le pré-laguné. On peut noter en passant, le pouvoir épurateur du lagunage de la Station, en comparant les effluents alimentant les Bassins B1 et B3 (ou B4) : les taux d'élimination de polluants varient de 30 à 50 %.

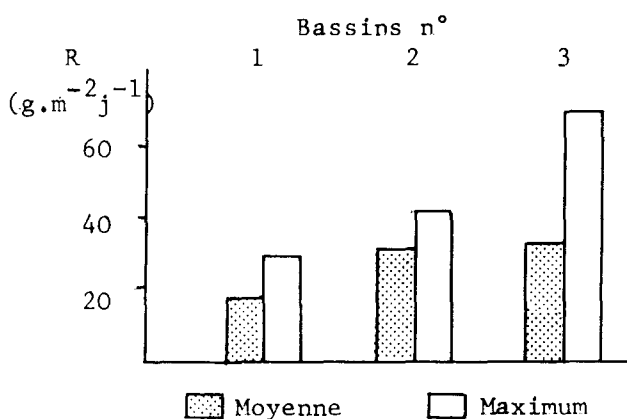
I - INFLUENCE DE LA CHARGE POLLUANTE DES MILIEUX NUTRITIFS

I - I. PRODUCTION DE BIOMASSE

I - I.1. Rendements moyens et maximaux (Tableau 2, graphique 1)

Le taux de récolte par rapport à la biomasse présente ayant dû être modifié en cours de culture, pour l'ajuster au taux de croissance, on a considéré deux périodes successives : celle de plein rendement, jusqu'au 15 août (récolte à 50 % par semaine) et celle de moindre rendement de mi-août à fin septembre (25 %).

GRAPHIQUE 1 PRODUCTION DE BIOMASSE (matière sèche macrophytes)



- TABLEAU 2 -

=====

RENDEMENTS EN BIOMASSE MACROPHYTIQUE

en g⁻² .m⁻² .j⁻¹ (taux de matière sèche : 6,75 % du poids humide)

BASSIN N°	Milieu	1ère période		2ème période		Ensemble période de culture	
		Moy.	Max.	Moy.	Max.	Moy.	Max.
B1	Eau pré-lagunée	21,4	25,0	16,4	28,6	17,5	28,6
B2	Eau brute diluée 50 %	34,0	41,2	29,4	41,2	31,1	41,2
B3	Eau brute pure	22,7	34,5	36,8	68,2	31,5	68,2

Dans cette production la biomasse microphytique n'est pas prise en compte, et sera évoquée plus loin (cf. DISCUSSION). On constate que l'alimentation avec eau brute diluée a été plus favorable, durant la période la plus chaude, que l'alimentation avec eau brute telle quelle, alors que ce fut l'inverse pour la seconde période ; la production moyenne sur l'ensemble de la période de culture a été légèrement supérieure avec le brut tel quel.

Le bassin alimenté en eau pré-lagunée a toujours fourni un rendement inférieur au deux autres.

I - I.2. Evolution du rendement au cours de la culture

Les variations du rendement en fonction du temps sont visibles sur le graphique 2, qui indique également celles de la température de l'eau et de l'énergie incidente reçue (moyennes mensuelles). Effluents bruts : en éliminant quelques pointes ou chutes très momentanées (pointillé de la courbe B3) on voit que le rendement a mis un certain temps à atteindre son maximum - délai nécessaire pour une adaptation des plantes au milieu et une couverture totale de la surface liquide -, et que la décroissance a commencé au cours du mois de SEPTEMBRE.

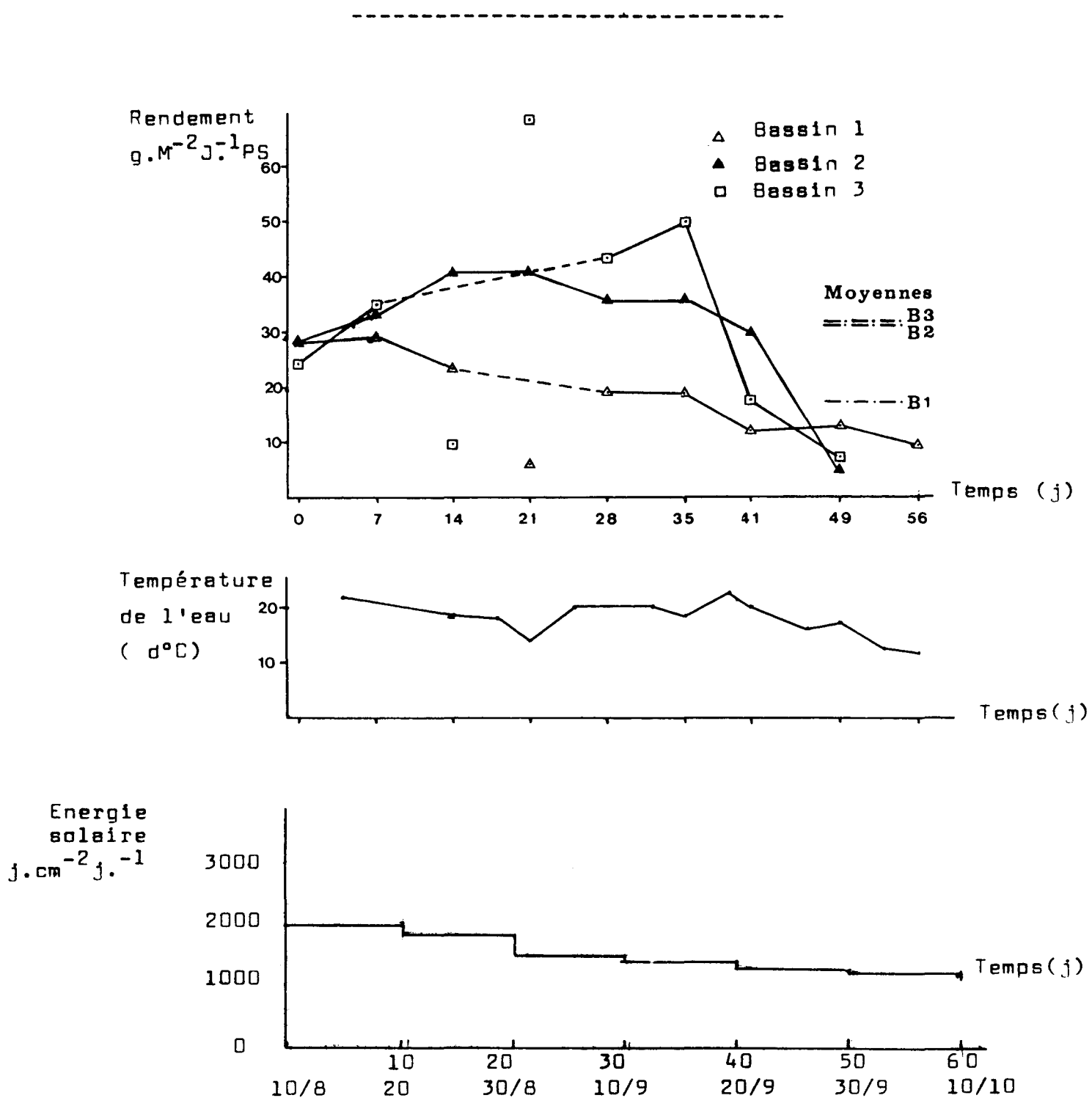
Les pointes ne correspondent pas à celles de la température ; celle-ci n'a commencé à diminuer que vers fin SEPTEMBRE, après le début de la baisse de rendement. L'énergie reçue a décru lentement, sauf vers mi-août où une chute plus importante a été observée.

Dans l'eau pré-lagunée, la décroissance a commencé plus tôt, dès la fin août, mais a été plus lente et le rendement s'est trouvé finalement début octobre un peu plus élevé que dans les effluents bruts.

I - I.3. Composition chimique de la biomasse

I - I.3.1 Principaux éléments (% du poids sec)

- GRAPHIQUE 2 - Variation des rendements de biomasse,
de la température, de l'énergie reçue.



- TABLEAU 3 -
=====

Bassin	N _K	P	K	C	S
B1	3,65	0,69	3,01	32,7	0,32
B2	4,34	0,93	2,45	27,2	0,37
B3	5,14	0,74	2,54	31,1	0,49

Les milieux à base d'effluent brut fournissent des végétaux plus riches en N, P et S que l'effluent pré-laguné, alors que c'est plutôt l'inverse pour K et C.

I - I.3.2 Protéines

Le tableau 4 indique les teneurs en protéines exprimées par le total des 18 acides aminés, ainsi que le pourcentage, par rapport à ce total, des acides aminés essentiels pour la nutrition (acide glutamique, cystine, méthionine, isoleucine, leucine, lysine). A titre de comparaison sont données les teneurs observées chez Enteromorpha intestinalis et Lemma minor, à la suite d'essais de culture dans des conditions similaires (SAUZE, 1981) ainsi que celles d'un modèle de référence (FAO).

- TABLEAU 4 -
=====

	Bassin	Protéines (% p.s.)	Ac. am. essent. (% prot.)
Jacinthe d'eau	B1	17,4	30,7
"	B2	20,8	30,2
"	B3	22,5	32,1
Enteromorpha Lemma		25-35 25-30	31,2 32,3
Modèle FAO		35,6	14,0 *

On voit tout d'abord que la richesse en protéines totales, de même que celles en azote total et en phosphore, augmente avec la charge polluante du milieu. Les teneurs en acides aminés utiles à la nutrition sont sensiblement les mêmes avec les trois milieux, un peu meilleures cependant dans le cas de l'effluent brut pur. Cette richesse est du même ordre que celles obtenues chez Enteromorpha et Lemma, soit près du tiers des protéines totales.

* L'acide glutamique n'est pas pris en compte dans ce modèle. Sa teneur dans les jacinthes issues de l'expérience est de 13 à 18 % du p.s. des protéines.

I - I.3.3 Fibres, Sucres

- TABLEAU 5 -
=====

(% du P.S.)

	Cellulose	Hémicell.	Lignine	Fructose	Glucose
B1	13,4	23,8	6,1	2,9	0,8
B2	11,2	21	6,7	3,9	1,0
B3	5,8	16,9	2,9	2,8	0,8

Les polymères ligno-cellulosiques sont, en gros, d'autant moins abondants que le milieu nutritif est plus riche. Le sens de variation est donc ici l'inverse de ce que l'on observe pour les matières azotées et la matière organique totale.

I - I.3.4 Matières minérales, cations principaux (% p.s.)

	Cendres	Ca + Ng + Na	Fe *
B1	16,1	4,13	359
B2	16,1	3,72	393
B3	13,6	2,82	241

* en ppm/poids sec.

Les plantes alimentées avec effluents bruts purs, plus riches en matières organiques dissoutes, renferment moins de matières minérales que celles obtenues avec les effluents moins pollués, dont les teneurs diffèrent peu entre elles. Ceci est particulièrement net pour le fer.

I - 2. DE POLLUTION DU MILIEU

Le bassin B4 alimenté en effluent brut et fonctionnant en lagunage ordinaire permettait une comparaison de ce traitement avec la culture de jacinthe d'eau dans B3.

I - 2.1. Efficacité d'élimination des principaux polluants

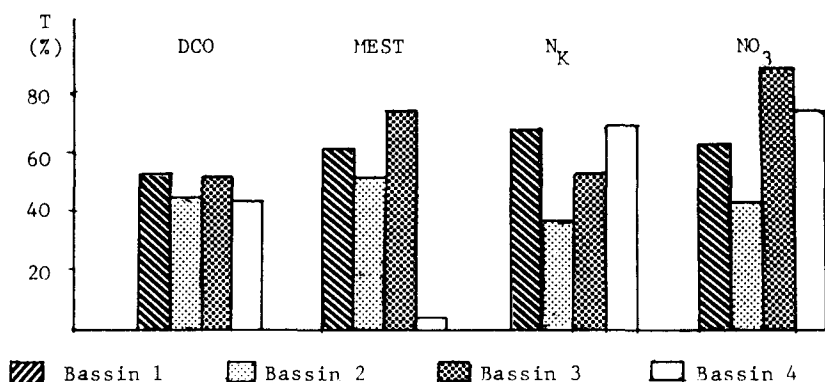
Le tableau n° 6 donne les moyennes des concentrations en polluants solubles et en MES dans le milieu alimentaire (In, influent) et dans les milieux de chaque bassin (Ef, effluent) ainsi que les taux T d'élimination $\% = 100 \times \frac{In - Ef}{In}$.

L'histogramme correspondant visualise ces résultats (graphique 3).

- TABLEAU 6 -
=====

BASSIN N°	D C O			MEST			M E S O			N _K			N O 3			P O 4		
	In	Ef	T	In	Ef	T	I	E	T	I	E	T	I	E	T	I	E	T
B1	295	142	52	197	73,5	60	175	71	59	37	12,1	67	3,2	1,2	61	29,7	22,4	24,5
B2	197	111	43,7	215	105	51	140	101	28	36	23	36	4,2	2,5	41	24,6	36,8	49,6
B3	395	193	51	431	112	74	281	113	59,8	73	35	52	8,3	1,2	86,3	49,3	68,3	38,5
B4	395	226	42,7	431	412	4	281	312	11	73	23	68	8,3	2,3	72	49,3	49,3	0

GRAPHIQUE 3 TAUX D'EPURATION



I - 2.1.1. Pollution soluble

A l'égard de la quasi-totalité des polluants le lagunage ordinaire présente un taux de réduction inférieur à l'une au moins des cultures de jacinthe d'eau. Seul l'azote organique et les nitrates sont aussi bien ou mieux éliminés dans le bassin à microphytes, du moins si l'on ne considère que le taux de réduction.

La DCO est éliminée jusqu'à plus de la moitié dans les bassins à jacinthes, un peu moins dans le brut dilué et l'effluent simplement laguné. Un classement global des trois milieux de culture peut être établi comme suit : brut tel quel (50 à 85 %) ; effluent pré-laguné (50 à 60 %) enfin brut dilué (35 à 45%).

Le classement selon les teneurs résiduelles dans le milieu sortant, qui déterminent la qualité d'eau après traitement, est inversé : le brut dilué passe en tête, puis le pré-laguné, enfin l'effluent brut.

Il est à noter que les teneurs en phosphates sont peu ou pas réduites, voire accrues dans les effluents sortants ; seul le milieu pré-laguné est épuré, pour un quart environ. (Les mesures ont habituellement porté sur les phosphates minéraux uniquement. Les concentrations en phosphates des eaux brutes ont été anormalement élevées au cours de l'expérience).

Les concentrations résiduelles de la plupart des éléments sont plus faibles dans les cultures de jacinthes que dans le lagunage ordinaire.

I - 2.1.2. Matières en suspension

Dans les cultures de jacinthes les meilleurs taux de réduction s'observent avec l'alimentation au brut tel quel ou à l'effluent pré-laguné, bien que les différences soient faibles pour les matières en suspension.

Les matières en suspension résiduelles sont nettement moins abondantes après pré-lagunage, à peu près identiques avec brut, tel quel avec brut dilué.

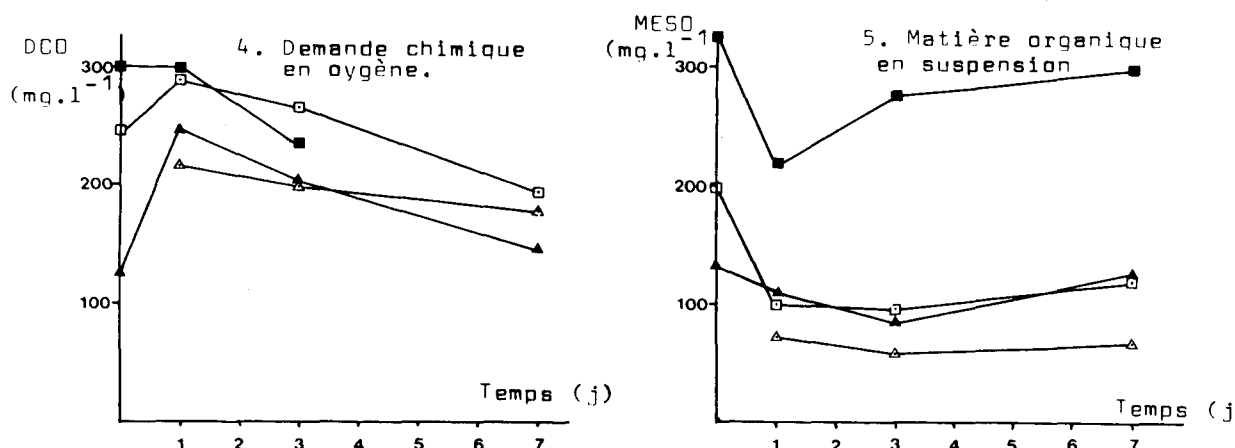
Le bassin B4 à lagunage ordinaire fournit un milieu à forte concentration en MESO, ainsi qu'en cellules planctoniques vivantes. Toutefois les cellules sont plus abondantes encore dans la culture de jacinthes alimentées en effluent sortant de la lagune, très riche en plancton, alors qu'elles le sont moins dans les cultures avec brut.

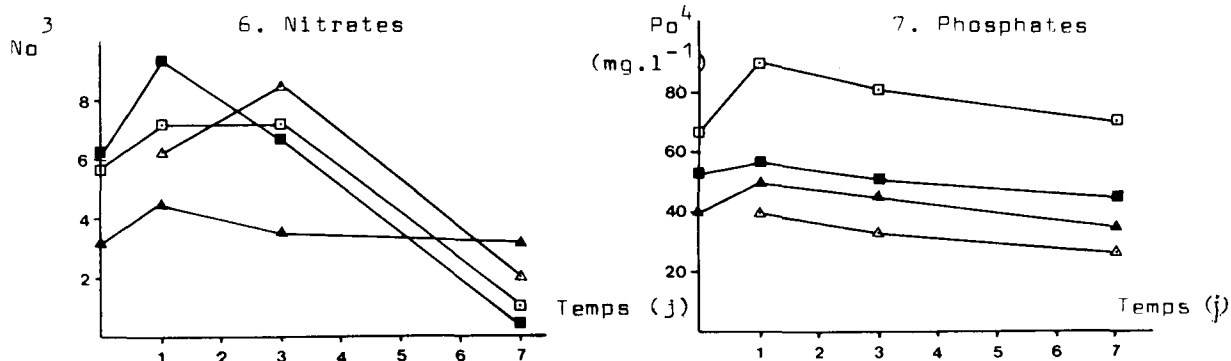
Les teneurs en MESO sont très faibles dans tous les bassins à jacinthes.

I - 2.2. Analyse du processus épuratoire

I - 2.2.1. Courbes de réduction

En vue de saisir la variation progressive des charges polluantes entre deux opérations de renouvellement, plusieurs séries de prélèvements plus fréquents -trois dans la semaine ont été effectuées et ont fourni les résultats portés sur les graphiques 4,5,6 et 7.





Graphiques 4 à 7. Courbes d'évolution des charges dans les milieux de culture, consécutive à une alimentation en eau.
 Δ Bassin 1 ▲ Bassin 2 □ Bassin 3 ■ Bassin 4

Le départ de la biodégradation est visible sur les courbes relatives à la pollution dissoute : la plupart sont croissantes durant la première journée consécutive à l'alimentation, traduisant la minéralisation et l'oxydation rapides de la nouvelle charge introduite. Les concentrations diminuent ensuite, de façon souvent exponentielle, sous l'influence de l'assimilation des nutriments par la biomasse végétale.

Les vitesses de réduction varient peu dans l'ensemble avec les différents milieux et avec les polluants. Seule celle des nitrates est relativement rapide, si l'on excepte les milieux alimentés en brut dilué, où elle reste lente. Les phosphates minéraux ne sont réduits que dans le cas de l'effluent pré-laguné. Partout ailleurs le milieu en contient davantage que l'eau résiduaire d'alimentation, l'assimilation par la biomasse étant trop faible pour compenser la minéralisation des matières organiques phosphorées.

Les courbes de réduction des MES totales et organiques accusent une phase de croissance rapide dans la première journée, ensuite une certaine remontée due au développement de plancton.

Celle-ci se manifeste surtout dans les milieux à effluent brut, la concentration finale étant sensiblement la même dans le brut tel quel et dans le dilué, et d'un tiers plus faible dans l'eau pré-lagunée. Le phénomène est le même dans le brut en lagunage simple à microphytes, mais à un niveau de concentration beaucoup plus élevé.

I - 2.2.2. Taux d'assimilation des éléments, localisation dans le végétal

Le tableau 7 fournit les quantités d'éléments solubles absorbés dans la synthèse de la biomasse par les macrophytes en regard de l'élimination globale de ces éléments dans les milieux de chaque type, lorsqu'elle est positive.

Le poids métabolisé est obtenu en faisant la produit de la biomasse récoltée par la teneur en élément (% p.s.).

- TABLEAU 7 -

=====

Pi = poids introduit. Pe = poids éliminé.

Pm = poids métabolisé ; Unité : $\text{g.m}^{-2} \text{ j}^{-1}$

	Nk			NO ₃			PO ₄		
	Pi	Pe	Pm	Pi	Pe	Pm	Pi	Pe	Pm
B1	1,58	1,07	0,64	0,14	0,08	2,82	2,4	0,65	0,36
B2	1,56	0,58	1,35	0,18	0,08	5,93	2,3	0	0,87
B3	3,12	1,63	1,45	0,35	0,31	7,12	4,7	0	0,70

Pour l'azote organique, l'assimilation par les jacinthes représente 55 % de la quantité totale éliminée dans la culture en effluent brut. Pour les nitrates, en général absorbés presque au fur et à mesure de leur formation, l'assimilation est très supérieure aux quantités présentes dans le milieu. Les phosphates ne sont épurés que dans le premier cas (B1), l'assimilation représentant 55 % de la quantité éliminée.

La localisation des éléments dans les différentes parties de la plante peut être établie à partir du poids relatif de ces dernières par rapport à celui du végétal entier :

- feuilles : 35 %
- pétioles (I) 28 %
- racines et stolons : 37 %.

Le tableau 8 donne à titre d'exemple la répartition % des protéines (calculées en $N_K \times 6,25$ et en acides aminés totaux A.A.) par rapport à la teneur globale du végétal en % du poids sec, portée dans la première colonne.

- TABLEAU 8 -

=====

	Feuilles		Pétiole		Racine+Stolons		Végétal entier (% p.s.)	
	Nx6,25	A.A.	Nx6,25	A.A.	Nx6,25	A.A.	Nx6,25	A.A.
B1	42	47	22	19	36	34	22,8	17,4
B2	40	44	24	21	36	35	27,1	20,8
B3	37	40	24	21	39	39	32,1	22,5

La localisation varie assez peu avec le milieu alimentaire utilisé si ce n'est que l'azote se stocke plutôt dans les racines dans le cas de l'effluent brut pur, et plutôt dans les feuilles dans le cas de l'effluent pré-laguné.

(I) organe occupant un certain volume du fait de son renflement à la base de la feuille, et qui joue le rôle de flotteur.

(2) Une étude portant sur l'ensemble des éléments dosés sera publiée ultérieurement.

II - INFLUENCE DE LA DENSITE DE BIOMASSE

Dans les quatre compartiments du bassin B1 alimentés en effluent pré-laguné des densités de biomasse différentes ont été maintenues en pratiquant des récoltes qui représentaient au départ 20, 30, 40 et 50 % de cette biomasse.

Le taux de 50 % s'étant avéré en fin de période chaude supérieur au coefficient de croissance, qui tombait à 3 - 4 % par jour, a été réduit dès lors à 25 %.

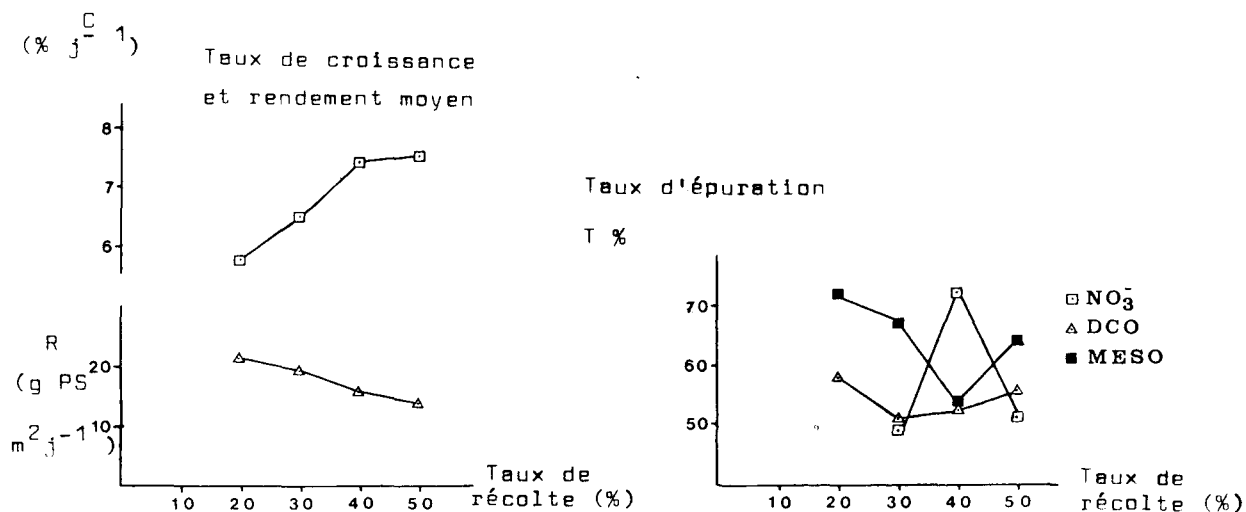
II - 1. COEFFICIENT DE CROISSANCE

L'effet à suivre étant la variation de la croissance et non celle de la production totale, puisque les pourcentages de récolte différaient, le graphique 8 montre que le coefficient C est proportionnel à celui de la récolte -donc varie en raison inverse de la densité-, bien qu'au delà de 40 % de la biomasse présente son accroissement devienne faible.

Cependant le rendement, résultant à la fois du coefficient de croissance et de la biomasse présente après récolte, tend au contraire à diminuer légèrement lorsque le taux de récolte augmente et tombe à $15 \text{ g.m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour un taux de 40 %. Celui de 50 % pratiqué au début dans les bassins de $17,5 \text{ m}^2$ durant la phase de forte production, était sans doute trop élevé, ce qui a pu accélérer la diminution de rendement. Il correspondait pour la biomasse laissée en place à une densité d'environ 4 kgs de poids humide au m^2 , abaissée progressivement à 3 kgs, alors qu'en n'exportant que 20 % on maintenait en moyenne 6,5 à 7 kgs de façon très stable.

Cette densité pourrait donc constituer le minimum souhaitable mais l'optimum pourrait être plus élevé car il varie vraisemblablement avec la souche d'EICHHORNIA cultivée et les conditions abiotiques de l'expérience, notamment les facteurs atmosphériques.

- GRAPHIQUES 8 & 9 - INFLUENCE de la DENSITE DE BIOMASSE -



II - 2. EFFICACITE D'EPURATION

Le graphique 9 montre que la variation des réductions en polluants sous l'influence de la densité est assez irrégulière.

La DCO change peu ; la variation la plus significative est celle de la réduction de MESO, qui diminue lorsque la biomasse présente est moins grande.

Selon ces deux critères essentiels, la densité affecterait donc moins l'épuration que le rendement en biomasse.

D. DISCUSSION

L'effet des paramètres étudiés : type d'effluent, charge polluante et densité des macrophytes, se manifeste à la fois sur la production et sur l'épuration du milieu.

I - PRODUCTION DE BIOMASSE

I - I. MACROPHYTES

Il faut distinguer ici l'influence sur les rendements en biomasse et l'influence sur la composition chimique du végétal.

Dans la production totale de la biomasse constituée à la fois de macrophytes et de phytoplancton, la seconde fraction n'est réellement importante en poids que dans le système du lagunage habituel, pratiqué dans le bassin 4. Dans les bassins à EICHHORNIA la biomasse particulière, évaluée par les mesures de MESO et recoupée par l'évaluation du plancton, est très faible vis à vis de la biomasse des macrophytes .

Rendements moyens

Bien que la campagne de mesures n'ait pu commencer qu'en milieu d'été, la végétation a pu être suivie de mi-juin à mi-septembre, période la plus favorable à son développement.

L'expérience à l'air libre s'est poursuivie jusqu'à la réduction quasi-totale de la croissance en fin de NOVEMBRE, date à laquelle deux bassins ont été recouverts d'une serre en vue de conserver les plants durant l'hiver.

Cette expérience peut donc donner une idée de la potentialité en biomasse au cours de la phase productive du cycle annuel : on peut l'estimer à $30 \text{ g.m.}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ environ pendant 200 jours sous le climat du Languedoc. Cette valeur constitue probablement un minimum, en année moyenne, car selon les données statistiques fournies par la Station météorologique de Montpellier l'ensoleillement de l'été 1982 a été plutôt inférieur à la normale.

L'influence de la dilution du milieu constitué par l'effluent brut a été négligeable, ce qui suggère que le potentiel nutritif constitué par les eaux d'égout est surabondant par rapport aux besoins de la plante, même en tenant compte de la consommation par les micro-organismes et notamment le phytoplancton.

Il est cependant à noter que les jacinthes d'eau assimilent et croissent sensiblement moins dans le milieu où préexiste une plus grande densité de microphytes, tel que l'effluent pré-laguné où leur rendement a été inférieur de 45 % à celui obtenu avec l'effluent brut. On observe également que c'est avec ce milieu brut et sans dilution qu'a été obtenue la pointe de production journalière, durant les semaines très chaudes.

La charge polluante du milieu est donc un facteur primordial de la croissance.

Les courbes d'évolution du rendement au cours de l'expérience marquent une relative continuité, les différences d'une semaine à l'autre étant faibles excepté dans la période finale du 15 au 30 septembre où s'est manifesté un déclin rapide de la croissance.

La température et l'énergie reçue n'ayant décru que lentement pendant le même temps, il semble que ces deux facteurs physiques exercent une influence déterminante au dessous d'un seuil bien défini (15 à 18°C et $1600 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

Pour les valeurs supérieures l'action sur la croissance est positive, mais moins forte.

Dans le cas de la culture alimentée en eau brute le taux de croissance exprimé en % par jour a varié de 6 à 11 %, ce qui correspond à un doublement de poids en 6,7 à 10,6 jours tandis que le rendement en $\text{g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ variait de 8 à 68.

Un tel niveau de productivité, observé en zone tempérée, est certes inférieur à ceux issus d'expériences réalisées sous climats chauds, tel que celui du MISSISSIPI (Wolverton et Mc Donald, 1979 : $73 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), et plus élevé que ceux obtenus sous climat plus froid et en milieu artificiel (Allirand et De Parcevaux, Versailles, 1983 : max. 17).

Il est par ailleurs normal que ces cultures pratiquées soit sur effluent brut, soit même après lagunage de courte durée, se révèlent un peu plus productives que celles alimentées en effluents de station d'épuration conventionnelle à boues activées, dont la charge polluante est sensiblement moins élevée (maxima observés 21 à $22 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, CHASSANY de CASABIANCA, 1983, MOUGIN et MUSTIN, 1983).

Comparés à ceux d'autres hydrophytes flottants précédemment étudiés sur la Station dans des conditions climatiques sensiblement identiques, en particulier de Lemma et macro-algues de la famille des Ulvacées (CHASSANY de CASABIANCA et SAUZE 1980 ; CHASSANY de CASABIANCA 1982, SAUZE 1982), les rendements obtenus avec EICHHORNIA sont de 1,5 à 5 fois plus élevés.

- TABLEAU 9 -
=====

Espèce	Surface de culture	Milieu de culture	Rendement $\text{g.p.s.m}^{-2} \text{ j}^{-1}$
Lemma minor	0,20	Eau pré-lagunée	5-12
	16	" " "	4-16
Enteromorpha intestinalis	0,20	" " "	6,7-17,5
	16	" " "	4-5
Ulva lactuca	0,20	" " "	6-10
Eichhornia	17,5	" " "	7-29
	17,5	Eau brute	8-68

Il est à remarquer en outre que le mode de multiplication et de culture d'EICHHORNIA, qui explique sa grande vitesse de croissance, permet d'obtenir cette production en utilisant une biomasse initiale relativement peu dense. Ceci n'est pas le cas des macro-algues par exemple, dont on ne peut utiliser que le grossissement des thalles, d'où l'obligation d'ensemencer avec une forte biomasse.

L'expérience où l'on a fait varier la biomasse laissée en place après la récolte hebdomadaire (B1) a montré qu'il n'était guère possible, en dehors de la période de forte température et éclaircissement intense (août et début septembre), de pratiquer un taux de récolte

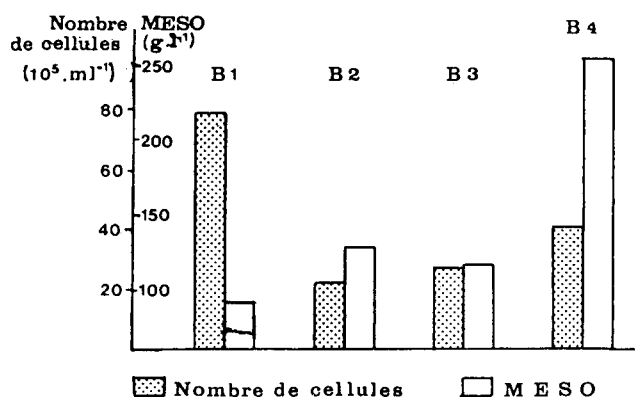
de 40 à 50 % pendant une période assez longue ; il est possible que ce prélèvement ait été excessif et ait accéléré quelque peu la diminution du rendement moyen. Il correspond à une croissance définie par le doublement de la biomasse en 10,5 jours environ.

La densité de biomasse laissée après récolte a varié entre 3 et 7 kgs de poids humide au m², et il semble que ces valeurs soient un peu faibles pour assurer le rendement maximum, sauf peut être durant les périodes de pointe de la croissance.

I - 2. PRODUCTION DE PHYTOPLANKTON-COMPETITION AVEC LES MACROPHYTES

Des essais d'estimation de la biomasse phytoplanctonique ont été effectués, par la confrontation des teneurs en MESO et en cellules algales (graphique 10). Une assez bonne corrélation existe dans le cas des cultures avec effluent brut, tandis qu'elle est faible dans les eaux lagunées où la population algale est sans doute différente. On peut admettre cependant que du point de vue de l'épuration aussi bien que de celui de la biomasse le critère MESO est plus intéressant, puisque représentant la totalité de la biomasse particulaire, seule mesure pondérale absolue.

- GRAPHIQUE 10 -



Or les concentrations observées dans les cultures de jacinthes d'eau sont très inférieures à celles du milieu simplement laguné, surtout dans celles pratiquées après pré-lagunage (rapport de 1 à 4,4).

Toutefois les cellules algales restent nombreuses dans le milieu de cette dernière, ce qui suggère que la forte production planctonique dans les lagunes d'épuration réelles -pouvant être supérieure à celle d'un bassin expérimental tel que le bassin témoin B4 où le temps de séjour est court- ne peut être totalement éliminée par la culture de macrophytes; il est possible que l'adoption d'un pré-lagunage plus court, ne dépassant pas quelques jours à une semaine, soit plus satisfaisant de ce point de vue. On sera toutefois limité dans cette réduction de durée par l'effet épurateur, auquel contribue largement le plancton dans ce système particulier.

La biomasse en suspension (MESO) a fourni respectivement 2,4 et 6,5 g m⁻² j⁻¹ dans la culture alimentée en effluent brut, et dans le lagunage ordinaire. Ceci montre que dans la culture de macrophytes cette fraction de biomasse est presque négligeable.

Ceci ôte beaucoup d'intérêt pratique à toute idée de récolte du phytoplancton, dans l'objectif d'une épuration intégrale. Dans le cas du lagunage à macrophytes au

contraire, cette idée peut être à considérer.

L'expérience où la variable était la densité de biomasse résultant de taux de récolte différents tend à conforter la notion d'une vive concurrence par les jacinthes d'eau et leur pouvoir de rétention des particules. En effet la couleur progressivement plus verte du milieu en allant des bassins à faible récolte vers ceux à forte récolte, ainsi que le nombre de cellules et les teneurs en MESO observées, prouvent de façon évidente l'influence positive de la densité des macrophytes sur la réduction du phytoplancton.

L'idée majeure qui se dégage de ces observations est que l'introduction de macrophytes tels qu'EICHHORNIA dans le système épuratoire du type lagunage peut apporter une solution au problème de la pollution résiduelle constituée par le plancton présent dans l'effluent rejeté. Si cette culture est alimentée directement en effluent brut, c'est-à-dire remplace totalement le lagunage, le développement de la végétation semble assez intense pour que le plancton soit éliminé de façon quasi-totale, même en tenant compte des périodes d'éclaircissement consécutives aux récoltes. Si la culture est pratiquée à l'aval d'un lagunage, les cellules planctoniques introduites de ce fait dans la culture sont nombreuses et incomplètement éliminées, du fait d'un développement corrélatif plus faible des macrophytes ; mais les MESO totales n'en sont pas moins très faibles, les espèces prédominantes dans les lagunes étant souvent de très petite dimension (Chlorella notamment).

II - EFFICACITE EPURATOIRE

II - I. POUVOIR GLOBAL DES SYSTEMES

Les considérations qui précèdent renseignent déjà sur les pouvoirs épuratoires des différents systèmes à l'égard de la fraction particulaire en suspension. Seuls les systèmes à macrophytes assurent véritablement son élimination du milieu liquide, le simple lagunage ne déterminant qu'une conversion des particules organiques inertes en cellules vivantes. Cette élimination est imputable à plusieurs phénomènes : sédimentation, solubilisation par minéralisation, et filtration - adsorption superficielle par les racines d'EICHHORNIA -, dont les deux premiers interviennent également dans le lagunage mais sont dans ce cas compensés partiellement par la prolifération phytoplanctonique.

En ce qui concerne les polluants solubles, les performances des divers systèmes sont variables avec l'élément considéré, mais on peut essayer de classer ces systèmes d'un point de vue global.

L'examen des données du tableau 6 fait apparaître une légère supériorité des cultures de macrophytes par rapport à un lagunage d'égale superficie. Encore cet avantage, qui est faible pour la DCO et l'azote, serait-il plus marqué si une correction tenant compte des pertes d'eau par évapotranspiration - très supérieures à celles de l'évaporation dans le lagunage - était effectuée sur les concentrations des milieux sortant.

Entre les trois systèmes à jacinthe d'eau, un léger avantage revient à l'alimentation avec effluent pré-laguné, qui permet une très bonne élimination de l'azote et qui est seule à avoir épuré une partie des phosphates (25 % environ, 42 % avec correction pour l'évapotranspiration), alors que le bassin témoin en lagunage n'a lui-même fourni qu'une réduction nulle en moyenne. En fait la charge en phosphates minéraux des eaux utilisées est restée très élevée pendant presque toute l'expérience, de l'ordre de 5 à 8 fois celle d'un effluent domestique normal qui renferme surtout du phosphore organique. (Cet excès, dont la cause peut résider dans l'emploi de détergents très riches en polyphosphates dans les communes desservies, ne s'était pas produit lors des expériences effectuées sur les algues au cours des années précédentes).

Néanmoins l'importance des teneurs résiduelles en PO₄ dans l'effluent sortant des cultures, qui entraîne des taux d'épuration faibles ou même nuls ou négatifs, implique un relargage de phosphore minéralisé, probablement au niveau des sédiments où son stockage est un phénomène habituel.

Notons enfin que l'absorption de métaux lourds et autres toxiques par EICHHORNIA n'a pas été abordée dans cette expérience. Des mesures effectuées antérieurement dans la Station de lagunage, qui ne dessert que de petites communes rurales, n'ont révélé la présence d'aucun métal lourd en quantité appréciable, dans l'effluent brut. Il peut en aller différemment dans des collectivités plus importantes ou des centres industriels, ce qui pourrait aller jusqu'à rendre impossible toute culture sur effluent brut.

II - 2. IMPORTANCE DU RÔLE DE L'ASSIMILATION MACROPHYTIQUE

Le rôle joué dans l'épuration par les jacinthes d'eau, outre certains facteurs non mesurés tels que la rétention de particules ou cellules en suspension, ou la production d'oxygène dans le milieu, peut être apprécié à l'aide des valeurs trouvées pour l'assimilation de nutriments, notamment des matières azotées. Il est largement prépondérant si les plantes sont alimentées directement en eau brute, et intervient pour plus de la moitié dans le cas de l'eau pré-lagunée.

Par rapport aux charges en azote organique normalement admises en tête d'un lagunage, soit de 0,3 à 1 g m⁻² j⁻¹, l'exportation représentée par la récolte des jacinthes est notablement supérieure dans le cas précité (1,4 à 1,5), et selon ce critère une surface inférieure couverte par cette culture suffirait théoriquement à assurer la même épuration que le lagunage. Ce bilan de l'azote doit être toutefois considéré avec prudence, car pour le confirmer il faudrait être certain qu'aucune fixation d'azote atmosphérique ne peut être effectuée par les parties aériennes du végétal.

Le facteur limitant serait plutôt le phosphore, que les jacinthes assimilent relativement peu (0,2 à 0,3 g m⁻² j⁻¹) en regard de la charge introduite (0,4 à 1).

Une élimination intégrale de plancton entraînerait donc vraisemblablement une épuration insuffisante en certains éléments par les macrophytes, tout au moins si les surfaces et durées de séjour sont celles adoptées dans l'expérience.

En effet les microphytes n'interviennent pas seulement par leur métabolisme, mais aussi par l'oxygène qu'ils cèdent aux bactéries assurant la biodégradation.

On peut voir là une explication possible des bons rendements d'épuration obtenus avec des macro-algues, notamment Enteromorpha intestinalis, qui ont fourni une production de biomasse bien inférieure à celle d'EICHHORNIA, mais des taux de réduction de nutriments généralement plus élevés. Ces végétaux moins couvrants sont moins concurrentiels vis à vis des macrophytes.

III - POTENTIALITES DES CULTURES EN COMPOSES CHIMIQUES

Plusieurs auteurs ont constaté les hautes teneurs en divers composés, notamment azotés, des tissus d'EICHHORNIA cultivée sur des effluents urbains (Wolverton et Mc Donald, 1978).

Leur richesse est sensiblement plus élevée que celle des plantes issues du milieu naturel.

L'alimentation avec l'effluent brut de SALLES d'AUDE dont la charge en azote est pourtant un peu inférieure à la moyenne de celles relevées dans les communes, a permis

à la fois en rendement en biomasse et une teneur maximum en protéines approchant 26 % (le calcul à partir de la teneur en azote pur $N \times 6,25$ % donne 31 % environ dans les feuilles et 23 % pour l'ensemble de la plante, ce qui correspond en gros aux résultats obtenus par les auteurs précités). Les teneurs un peu moins élevées obtenues par culture sur effluent dilué et surtout sur pré-laguné attestent une influence de la charge en azote du milieu sur celle du végétal.

Sur la base de cette teneur, et dans l'hypothèse d'un rendement à l'ha du même ordre que celui de l'échelle expérimentale, la productivité en azote à escompter serait d'environ 2 tonnes par ha et par an.

Une comparaison du potentiel en azote de diverses plantes cultivées, et notamment de deux hydrophytes précédemment cultivés à SALLES d'AUDE (cf ci-dessus I - I.2.), a été donnée dans une publication antérieure (SAUZE, 1981). Le tableau 10 récapitule les valeurs citées par divers auteurs, MASTERSON (1977) pour la luzerne et COUPRON (1975) pour le soja, SAUZE (1981, 1982) pour les espèces aquatiques dans les mêmes hypothèses que ci-dessus.

- TABLEAU 10 -
=====

ESPECE	BIOMASSE (t/ha/an)	AZOTE
Luzerne	12,8 (p.h)	0,481
Soja	3,4 (P.h)	0,232
Lemna minor	10-15 (p.s)	0,528 - 0,792
Enteromorpha intestinalis	10-15 (p.s)	0,450 - 0,800
Eichhornia	55-60	1,850 - 2,160

Les richesses des espèces aquatiques en acides aminés essentiels sont peu différentes entre elles, comme de celles des deux légumineuses.

La richesse en glucides -due à une teneur élevée en fibres- est également importante. Mais la richesse en matières grasses, égale à 1,4 % pour les plantes récoltées à SALLES d'AUDE et pouvant atteindre 3,4 selon certains auteurs, est plus intéressante encore, le chiffre ci-dessus correspondant à un rendement théorique de 2 tonnes/hectare, soit le double environ des bons oléagineux terrestres.

Cette richesse potentielle n'est actuellement dépassée que par celles d'espèces phyto-planctoniques, et de certaines macro-algues telles que les ulvacées.

- C O N C L U S I O N S -

=====

La synthèse de données issues d'essais préliminaires et encore fragmentaires, menés durant cette première campagne, ne peut être faite qu'avec une certaine prudence ; elle devra être confirmée par une expérimentation ultérieure.

Celle-ci portera sur un cycle complet de végétation productive, soit au minimum de mai à octobre inclus (1).

Néanmoins l'état actuel des données permet d'affirmer la possibilité de faire vivre et croître EICHHORNIA crassipes en eau résiduaire urbaine, sous le climat considéré et durant la saison chaude.

La culture directe sur effluent brut tel que sortant du réseau paraît possible, sous réserve d'une absence de toxiques dans ce milieu, et d'une durée de séjour optimale qui reste à préciser, dépendant sans doute de la charge polluante.

Dans le cas de l'expérience la durée de 14 jours est apparue plutôt insuffisante si l'on se réfère aux taux d'épuration selon certains critères : la DCO, dont la teneur résiduelle dépasse la limite de 90 mg légalement imposée pour le rejet en milieu naturel, ainsi que les phosphates.

C'est surtout la DCO qu'il convient de s'attacher à réduire, du fait que les phosphates ne peuvent provoquer l'eutrophisation que dans les milieux naturels très enrichis en azote, relativement rares, et que les concentrations en P. généralement observées dans les réseaux communaux sont inférieures à ceux de l'effluent utilisé dans l'expérience.

Il est vraisemblable qu'une durée de contact avec la plante supérieure à 14 jours permettra de substituer durant la saison chaude une culture de jacinthes d'eau à un lagunage ordinaire, dont la durée est généralement double ou triple.

La surface de bassins requise, malgré une hauteur d'eau plus faible dans les bassins à macrophytes (en général de l'ordre de 0,50 m) pourrait être en théorie inférieure à celle des lagunes.

Il faut noter cependant que dans un tel système les bassins devront en hiver fonctionner en lagunage à microphytes, ce qui imposera de les dimensionner pour cette fonction. La capacité estivale d'épuration dépassera alors celle de l'hiver, ce qui constituerait un système rationnel compte tenu des fortes charges souvent observées en été.

La culture sur effluent pré-laguné, qui a fourni une épuration dans l'ensemble meilleure que le système précédent, ne peut assurer par contre une production maximale de macrophytes.

Il ne paraît donc guère possible de concevoir une formule assurant l'optimisation simultanée de ces deux paramètres.

Un choix étant nécessaire, c'est le système lagunage + bassin à EICHHORNIA qui paraît souhaitable dans les cas où une épuration efficace est prioritaire.

Notons toutefois que dans l'un et l'autre système une meilleure optimisation peut venir accroître les performances.

Elle devra concerner notamment les durées de séjour, avec l'essai de valeurs inférieures et supérieures à 10 jours, ainsi que les hauteurs d'eau et la densité végétale à maintenir dans les cultures.

(1) Les jacinthes placées sous serre ont pu végéter sans mortalité, mais la croissance n'a pas dépassé $2 \text{ à } 3 \text{ g m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ jusqu'en avril inclus.

Un dernier système, consistant dans une culture suivie d'un post-lagunage, a peu de chances d'être compétitif en raison de la repousse probable des microphytes dans ce dernier bassin, ce qui ferait ressurgir le handicap classique du lagunage.

Le système de bassins en série devra, à tout le moins, se terminer par un bassin à macrophytes.

Dans les deux premiers systèmes, au contraire, l'élimination de la biomasse particulaire en suspension, constituée essentiellement des algues et d'une certaine masse bactérienne, est nettement plus poussée que dans un lagunage ordinaire, ce qui sera spécialement avantageux en été où la croissance microphytique est forte.

Toutes ces conclusions seraient bien entendu remises en cause si l'on parvenait à récolter économiquement le phytoplancton.

Les données recueillies à la suite de cette expérience sont encourageantes pour les filières issues de la jacinthe d'eau : production de biomasse nettement supérieure à celle des autres hydrophytes flottants, et pouvoir épurateur plutôt meilleur dans l'ensemble que celui des systèmes habituels d'épuration extensive.

Remerciements

Nous remercions l'Agence Française pour la Maîtrise de l'Energie, qui contribue au financement de cette recherche (contrat programme AFME-INRA), l'Ecole Nationale d'Agriculture de Montpellier (Pr. GRIGNAC), le GERDAT, et la Sté Hydro-M, pour leur aide apportée à l'expérience.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLIRAND J.M et De PARCEVAUX S. (1983). Détermination des potentialités de production de la jacinthe d'eau. Rapp. Journée d'Echange sur la jacinthe d'eau. EDF-DER, Chatou.
- BONETTI M. *et al.* (1979). Impiego del hiacinto acquatico per l'utilizzazione produttiva di effluenti termici ed organici. *Suinicoltura* XX, 7.
- CHASSANY DE CASABIANCA M.L. et SAUZE F. (1980). First experiments of production of macrophytes with. Waste water an methanization of biomass. Rapp. Ière conférence "Energy from biomass", Brighton, 672-677. Appl. Sc. Publish., London.
- CHASSANY DE CASABIANCA M.L. (1983). Données préliminaires sur la production d'Eichhornia crassipes sur eaux résiduaires. Rapp. journée d'Echange sur la jacinthe d'eau. EDF-DER, Chatou.
- CORNWELL D.A. *et al.* (1977). Nutritional removal by water hyacinths. *J. Wat. Poll. Control.*, 49, 57-65.
- DINGES R. (1978). Upgrading stabilization pond effluent by water hyacinth culture. *Journ. Wat. Poll. Control. Fed.*, mai, 833-845.
- MUSTIN M. et MOUGIN E. (1983). Utilisation des végétaux aquatiques flottants dans l'épuration tertiaire des eaux usées domestiques. Coll. VALVA, (Valorisation des Végétaux aquatiques) Univ. P. et M. Curie, Paris.
- SAUZE F. *et al.* (1980). Exploitation de la végétation aquatique en vue de la production d'énergie. Utilisation des eaux résiduaires pour la culture des plantes aquatiques. Possibilités de méthanisation de la biomasse. *La tech. de l'eau et de l'Assain.*, n° 398, 27-43.
- SAUZE F. (1981). Potentiel énergétique et chimique de la biomasse aquatique. Premiers résultats de recherches en méthanisation. *La technique de l'eau et de l'assainissement*, n° 413, 7-23.
- SAUZE F. (1982). Production de biomasse macrophytique flottante et épuration des eaux résiduaires Cultures en alimentation sub-continue, influence de certains paramètres. *La technique de l'eau et de l'assainissement*, n° 422, 27-39.
- SAUZE F. (1983). Cultures expérimentales de jacinthes d'eau en vue de la production de biomasse et la dépollution. Coll. VALVA, (Valorisation des Végétaux Aquatiques).
- WOLVERTON B.C. et Mc DONALD R.C. (1978) Nutritional composition of water hyacinths grown on domestic sewage. *Economic Botany*, 32, n° 4, oct-déc., 363-370.
- WOLVERTON B.C. et Mc DONALD R.C. (1979) Upgrading facultative wastewater lagoons with vascular aquatic plants. *Journ. Wat. Poll. Control.*, 51, n° 2, 305-313.

Les cycles de floraison des syntaxons du sud-est méditerranéen français : approches statistique et modélisée

1) Recherche de corrélations entre variables

R. LOISEL[★]
P. VIGNES^{★★}

RESUME - Les cycles floraux de 124 phytocénoses développées dans les limites de l'étage méditerranéen du sud-est continental français sont étudiés.

Les auteurs, s'appuyant sur un traitement statistique et une modélisation informatisée analysent les variations intra-annuelles des rythmes floraux et les corrélations souvent étroites existant entre diverses variables biologiques: types biologiques, types biogéographiques, variables florales statistiques, paramètres floraux expérimentaux ou modélisés. L'incidence des types biologiques et biogéographiques dominants, sur les cycles floraux est mise en évidence.

La seconde partie est consacrée à un essai de différenciation, sur des bases florales, des syntaxons ou des groupes de syntaxons. Les affinités existant entre la synsystématique et la typologie florale sont soulignées.

SUMMARY - The flowering time cycles of 124 phytocoenosis that grow within the limits of the French continental south-eastern mediterranean level, are studied.

The authors, leaning on statistical data and a model processed by the computer, analyse the intra-annual variations of the flowering time rhythms and the often sharp correlations between different biological variables: biological and biogeographical types, statistical floral variables, experimental or model floral parameters. The incidence of the outstanding biological and biogeographical types on the flowering time cycles, is shown on.

In the second part, the authors propose to characterize the plant-communities or the groups of plant-communities by founding upon floral data. The affinities between phytosociological classifying and floral typology are pointed out.

MOTS-CLES - Cycles floraux des phytocénoses, modélisation, variation, France méridionale.

Les précédentes études se rapportant aux cycles de floraison des groupements végétaux (notamment VIGNES,1975; GALANGAU et VIGNES,1979; LAVAGNE et VIGNES,1981)avaient pour objet principal la recherche méthodologique et pour support des ensembles variés allant des formations méditerranéennes aux groupements alpins.

La présente analyse tend encore au perfectionnement de la méthodologie (modèle dicyclique, réalisation de graphiques polaires modélisés); elle répond également à des préoccupations pratiques et particulièrement à la recherche des possibilités offertes par cette approche originale pour caractériser ou différencier des groupements végétaux développés dans une même région.

SUPPORT DE L'ETUDE

L'étude a porté sur les phytocénoses réunies dans un mémoire publié par l'un de nous (LOISEL,1976); nous avons ainsi pu travailler sur une masse importante de données ne présentant pas l'inconvénient déjà connu (TAUZER,1979; VEDRENNE,1982) d'être récoltées

[★]Ecologie méditerranéenne - Faculté des Sciences - St-Jérôme 13397 MARSEILLE CEDEX 13

^{★★}Lycée Dumont d'Urville - 83000 TOULON

par différents auteurs, ce qui peut avoir pour corollaire une certaine imperfection de l'échantillon en relation avec les différences sensibles pouvant exister dans l'application des méthodes de collecte des inventaires floristiques sur le terrain.

A cette unité d'origine, nous avons allié l'unité géographique : tous les groupements végétaux pris en compte se développent dans les limites de l'étage méditerranéen du sud-est continental français. La liste des phytocénoses est quasiment exhaustive puisque ne manquent que celles qui sont plus particulièrement liées aux activités humaines et certaines à déterminisme strictement édaphique (milieux salés et zones humides permanentes). Des formations végétales non typiquement méditerranéennes sont également retenues; il s'agit de groupements présents dans les limites de l'étage méditerranéen et se différenciant nettement de leurs homologues développés hors des limites de cet étage, ce qui exclut par exemple les associations végétales participant aux séquences dynamiques de la Hêtraie thermophile et de la Chênaie pubescente supraméditerranéenne.

La liste des phytocénoses faisant l'objet de la présente étude figure en annexe. Leur composition floristique a été déterminée par l'application de la méthode sigmatiste; il n'y a pas lieu d'entrer ici dans le détail de la méthode mais il convient d'en rappeler certaines caractéristiques.

La méthode s'appuie sur la réalisation de relevés phytosociologiques qui ont pour objectif de dresser la liste complète des espèces végétales présentes sur une surface floristiquement homogène; les relevés ayant servi à décrire les phytocénoses ont été effectués à trois époques différentes de l'année (début du printemps, mois de mai et juin, automne) afin de noter la totalité des espèces des inventaires floristiques.

L'association végétale constitue l'unité de base du classement phytosociologique. Elle est caractérisée par l'ensemble spécifique normal c'est-à-dire l'ensemble des taxons présents dans les relevés phytosociologiques qui servent à la définir (GUINOCHET, 1973). Afin de ne pas alourdir les textes phytosociologiques, la convention veut qu'une association soit nommée à partir d'une ou deux espèces de l'ensemble spécifique normal : le radical du nom de genre (ou le radical d'un des noms de genre quand deux espèces sont utilisées) est suivi du suffixe *etum*, le nom ou l'adjectif latin qui précise l'espèce étant mis au génitif. Ainsi par exemple, une association à *Alnus glutinosa* et *Tilia cordata* sera nommée *Alno (glutinosae)-Tilietum cordatae*.

Précisons enfin que, de même que les espèces sont regroupées en genres, les genres en familles, etc, les associations végétales sont réunies en alliances (le suffixe *ion* sert à les nommer), les alliances en ordre (*etalia*), les ordres en classes (*etea*). Ces différents syntaxons peuvent admettre des subdivisions; les sous-associations, par exemple, seront désignées par une ou deux espèces, en utilisant le suffixe *etosum*. Des facies et des variantes sont encore individualisés au sein des associations et des sous-associations.

Les dates de floraison de la très grande majorité des espèces ont été extraites du " Catalogue des Plantes vasculaires du Département du Var " d'ALBERT et JAHAN-DIEZ (1908). Cette régionalisation de la source des dates de floraison, par rapport aux travaux antérieurs, paraît justifiée car elle correspond à un souci de précision que n'offrent pas les Flores classiques (FOURNIER et COSTE par exemple) qui se basent sur un comportement plus diffus des espèces. En effet, la sélection écologique qui aboutit à telle ou telle association végétale dépend de leurs aptitudes globales et valorise la notion de préadaptation. Si l'on prend pour source un recueil de données régionales, on se fonde sur un comportement postadapté des espèces au niveau de leur phénologie; on met donc plutôt l'accent sur la notion d'accommodation au climat.

Pour les très rares espèces non mentionnées dans le Catalogue du Var, nous avons fait appel à nos informations personnelles et plus exceptionnellement encore à la Flore de FOURNIER.

METHODOLOGIE : GENESE DU MODELE ELLIPTIQUE DES BIORYTHMES

I - NOTION DE MODELE

Une bonne part de la présente étude repose sur une modélisation mathématique. Le concept de modèle est à ce point délicat qu'il convient de l'apprécier scrupuleusement. Le "Larousse de la Langue Française, LEXIS 1977" propose diverses définitions du vocable modèle dont deux méritent d'être rapportées ici. Au sens le plus banal, un modèle est "ce qui sert d'objet d'imitation" Au sens le plus particulier, c'est " toute structure logique ou mathématique formalisée, utilisée pour rendre compte d'un ensemble de phénomènes qui, bien que n'ayant pas de causalité univoque, possèdent entre eux certaines relations ". L'interrogation rebondit avec l'épithète "univoque" signifiant en philosophie "qui conserve le même sens dans des emplois différents" et en mathématique "se dit d'une correspondance entre deux ensembles qui, d'un élément du premier, conduit à un élément et à un seul du second". Indépendamment de cette très officieuse référence au LEXIS, le terme de modèle a des acceptions nuancées consacrées par l'usage dans les milieux scientifiques et dont nous pouvons tenter de tracer l'enveloppe. Quelques exemples suffisent à cerner le problème : les échiquiers de croisement (MENDEL), la mosaïque fluide membranaire (SINGER-NICOLSON) et la pyramide alimentaire (ODUM). Ils illustrent les définitions du LEXIS, non sans inciter à les amender un peu.

. Imitation: il n'y a pas de modèle scientifique applicable à un seul cas particulier. La répétitivité est implicite. Un bon modèle prétend à la généralisation dans certaines limites d'emploi convenues à l'avance. S'il se heurte à des résistances imprévues, c'est qu'il est à remplacer. Pour notre part, nous avons pris en compte tous les cas disponibles, ceux-ci ne faisant même pas l'objet d'une présélection. Aucun cas n'a été discrètement écarté pour défaut supposé de normalité; nous puisons là une forte présomption d'universalité de la loi établie. Par ailleurs la démonstration de la validité d'un modèle passe par la présentation d'un nombre significatif d'applications dont l'aspect étroitement apparenté ne peut inspirer qu'une pénible impression de monotonie. Plus qu'inévitable, c'est positivement nécessaire car, même s'il est crédité de bonne foi, il ne suffit pas au scientifique d'affirmer pour être cru.

. Structure logique: un modèle n'est pas forcément mathématique et, si oui, il n'est pas nécessairement quantitatif. N'oublions pas l'apport qualitatif considérable de la mathématique moderne à la logique. Bien entendu, avec ou sans mathématique, la logique demeure la clé de voûte de tout modèle scientifique.

Dans le cas présent, nous utiliserons un modèle mathématique quantitatif empruntant à l'algèbre, la géométrie et la trigonométrie traditionnelles. Cependant, l'intrusion des mathématiques dans un thème biologique ne signifie nullement que la vie leur serait subordonnée. Au contraire, c'est vraisemblablement la nature qui - avec plus ou moins de distanciation - leur fournit une source d'inspiration inépuisable. Aucun modèle n'est investi d'ailleurs d'un don sacramentel; les faits n'ont pas à s'en accommoder, comme on pourrait le faire d'un costume mal taillé qu'on s'obligerait à porter en en dissimulant les défauts. Tant qu'il est admis, le modèle constitue une sorte de toise commune, un instrument de référence qui permet d'évaluer avec prudence le degré de normalité présumée de chaque cas. Inversement, chaque cas amène à tester la validité du modèle. La mise à l'épreuve se place sous le signe de la réciprocité.

. Formalisation: la formalisation est l'action de poser explicitement les règles, ce qui sera systématique tout au long de l'exposé. Mais la symbolisation la précède obligatoirement, ce qui soulève le problème de la forme d'expression. Un modèle peut se manifester, exclusivement ou simultanément, par les moyens du langage ou de la

figuration, d'une manière concrète ou abstraite (mots, formule, graphique ou croquis figuratif). Les trois premiers moyens seront méthodiquement associés dans la suite.

. Ensemble de phénomènes : toute modélisation de données travaille sur un ensemble de n éléments. Mais elle doit répondre à un authentique besoin de synthèse, non au syncrétisme. La juxtaposition conduit à la fois à une simplification et à une extension. D'une part il y a intégration de n entités en une entité globale. D'autre part il y a émergence de nouvelles certitudes ou hypothèses, gain à mettre à l'actif du principe conceptuel du modèle qui est fécond. Un bon modèle est l'expression d'une démarche ensembliste nécessairement porteuse de progrès. Au minimum il optimise des acquis antérieurs. Mais bien souvent, en outre, il jette un pont du connu vers l'inconnu, trace une voie et incite à poursuivre; il devient alors outil de recherche.

. Causalité : la définition du LEXIS est sans doute trop abrupte sur ce point. A la proposition " bien que n'ayant pas de causalité univoque ", nous préférons " même s'ils n'ont pas de causalité univoque ". Ceci étant précisé, nous convenons volontiers que la notion de modèle ne doit pas être subordonnée à celle de causalité. Nous nous sommes attachés à la découverte de structures temporelles dont la reconnaissance de facto n'oblige pas à une interprétation immédiate et complète, si souhaitable soit-elle. Dans la démarche scientifique, même pour les déterministes les plus lucides, le constat des faits précède toujours l'explication et, si ce constat s'avère solide et fiable, point n'est besoin d'hésiter ou d'attendre pour en donner acte. Ce serait - dans certains cas - censurer des traits majeurs de l'organisation de la vie au détriment de l'enseignement et de la gestion de l'environnement.

. Relations : si l'on diffère très provisoirement - la prise en compte des relations de causalité, la notion de relation se fonde au moins sur la certitude d'une coïncidence remarquable ne pouvant être attribuée au seul hasard. Des causes de même nature mais d'abord mal cernées, entraînent des effets dont la parenté logique est flagrante. La corrélation analogique entre n effets indépendants prépare donc la mise en lumière ultérieure de la corrélation déterministe entre causes et effets. Cette corrélation analogique s'appuie globalement sur le coefficient d'adéquation entre la réalité et le modèle mathématique; pour des sous-ensembles de cas, les affinités sont mises en relief à partir d'autres critères tels que les paramètres de l'équation modélisante.

II - SOURCE DE MODELES DE BIORYTHMES : LES REPRESENTATIONS EXPERIMENTALES

Le choix d'un modèle comporte une part indiscutable de subjectivité, non qu'il serve nécessairement la démonstration d'une idée préconçue, mais parce que - d'une manière légitime et avouée - il privilégie certains aspects de la représentation expérimentale des phénomènes.

La figure 1 propose huit représentations expérimentales de biorythmes, dont 4 en coordonnées cartésiennes en repères orthogonaux[★] (à gauche) et 4 en coordonnées polaires (à droite). Les graphiques 1 et 2 (histogrammes à bâtons) et plus encore les graphiques 3 et 4 (histogrammes à rectangles ou triangles) soulignent opportunément la discontinuité des données traitées. On sait que l'histogramme, en règle générale, convient bien à la représentation de phénomènes à variation discontinue, mais aussi à celle de phénomènes à variation continue quand les valeurs de X sont regroupées en un petit nombre de classes. Les deux cas se rencontrent en génétique à propos de la variation des espèces. Seul le second nous concernera dans l'étude des rythmes collectifs de floraison. En effet

[★] Par souci d'allègement, dans la suite, nous réduirons au seul adjectif " cartésien ", l'expression " cartésien en repères orthogonaux ".

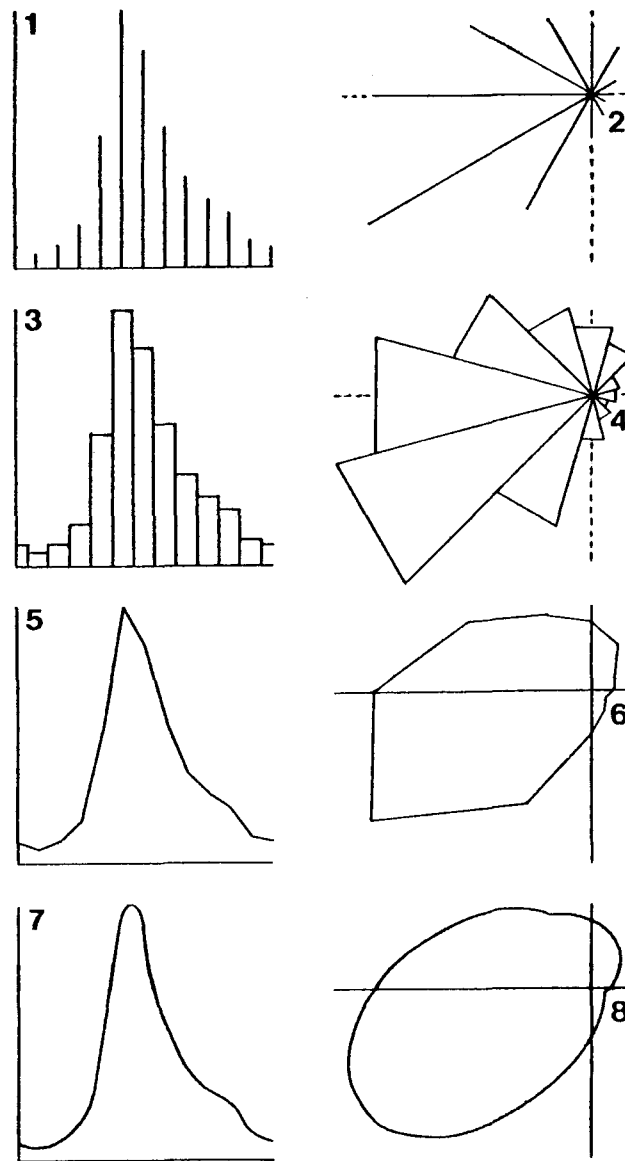


Fig. 1 - Représentations expérimentales de biorythmes

il ne fait aucun doute que le taux de floraison, dans une phytocénose donnée, s'élève, stagne ou s'abaisse sans hiatus. Mais les données dont nous disposons constituent des sortes de forfaits mensuels.

Soit un peuplement dans lequel 55 espèces (représentant fortuitement 73,3 % de l'inventaire total) fleurissent en mai, mois-record. Un certain nombre de ces 55 espèces commencent à fleurir avant mai et finissent après mai; elles sont donc en fleurs durant tout ce mois. Mais d'autres entament ou achèvent leur floraison courant mai. Il est hautement probable qu'au 1er mai comme au 31 mai l'effectif des espèces fleuries tombe au-dessous de 55. Même à la mi-mai où - selon une approche probabiliste et non déterministe - la floraison devrait culminer, il n'est pas sûr que les 55 espèces fleurissent simultanément. C'est tout le mérite des histogrammes que de traduire, de manière presque caricaturale, le caractère conventionnellement indivisible des lots mensuels. Dans d'autres études de biorythmes, ils peuvent perdre cette justification.

Les graphiques 5 et 6 ne supportent pas de véritables courbes, mais des polygones de fréquence c'est-à-dire les enveloppes des histogrammes en bâtons qui illustrent les fréquences mensuelles de floraison. Sur ces figures, seuls les sommets des angles déter-

minés par deux segments successifs sont significatifs. Malgré cette restriction, de tels polygones sont d'un emploi habituel, car ils soulignent certains aspects mal perçus des histogrammes. Par exemple, s'il est vrai que la dissymétrie de l'histogramme 1 est flagrante, l'accident automnal à droite y est moins bien perçu que sur le polygone 5.

A partir des polygones, on passe aux courbes lissées des graphiques 7 et 8. Le lissage empirique précède le lissage à l'aide d'un modèle mathématique, tout en donnant des résultats très voisins comme l'expérience le prouve. Il peut être opéré au choix :

- . à l'estime, soit à main levée, soit avec un pistolet de dessinateur;
- . avec un appareil de traçage utilisant un ruban élastique et résistant;

en effet, les contraintes géométriques du lissage sont comparées par les mathématiciens aux contraintes physiques d'une lame de ressort qui serait au contact des n points positionnant le phénomène sur un graphique expérimental de base.

Le lissage est admis comme l'expression idéale d'une tendance, même dans les cas de phénomènes à variation continue. En génétique, notamment, le lissage d'un polygone de fréquence préfigure la courbe de GAUSS. A fortiori, dans la voie explorée présentement le lissage consacre la continuité objective du phénomène étudié. Si le lissage est correct, tous les points des courbes obtenues sont porteurs de signification. Mais les valeurs d'ordonnées doivent être relativisées. L'échelle initiale des ordonnées n'est plus absolument fiable; elle appellerait le plus souvent une légère modération. Ainsi dans l'exemple choisi plus haut où le taux record de floraison se situe en mai avec 73 % de l'inventaire, le lissage fait apparaître un record apparemment supérieur et, de surcroît, postérieur au 15 mai. Ceci se comprend si l'on admet que le taux de floraison, dans ce peuplement, est plus élevé à la fin qu'au milieu du mois de mai et si l'on se souvient que, dans les constructions initiales, le record avait été placé le 15 mai en première approximation.

Dans les 124 groupements étudiés, le rapport entre record expérimental et record modélisé prend les valeurs suivantes :

2 fois	0,98	
4 fois	0,99	
47 fois	1,00	
25 fois	1,01	
15 fois	1,02	soit une moyenne de 1,014 et un écart-type 0,018
13 fois	1,03	
9 fois	1,04	
5 fois	1,05	
1 fois	1,06	
3 fois	1,07	

L'artefact moyen de 1,4% n'est pas très important. En outre tout semble indiquer que les rapports de longueur entre rayons-vecteurs différents d'une même courbe lissée sont significatifs, de même qu'entre rayons-vecteurs correspondants de courbes lissées distinctes.

III - CHOIX D'UN MODELE DE BIORYTHME (figure 2)

1 - Modèle cosinus

En représentation cartésienne, surtout si le film des événements couvre plusieurs périodes consécutives, la courbe expérimentale lissée évoque une houle. De là à imaginer un modèle sinusoïdal, il n'y a qu'un pas.

HALBERG et ses collaborateurs ont mis au point en 1965 le système " COSINOR ". A partir de l'histogramme à bâtons et de son polygone (graphique 1), la fonction cosinus la plus affine est ajustée par la méthode des moindres carrés (graphique 2). La forme du polygone initial n'est pas nécessairement respectée. Mais l'accent est mis sur la période τ , sur l'acrophase ϕ (délai entre instant du record et origine de phase), la moyenne M , l'amplitude A par rapport à la moyenne. La fonction modélisante est

$$Y(t) = M + A \cdot \cos \left(2 \pi \cdot \frac{t}{\tau} + \phi \right)$$

Sur les valeurs de τ , ϕ , M et A , le modèle semble en général compatible avec la réalité. Des tests de validité fixent la marge d'incertitude, très faible. B.MILLET (1978) trouve commode de caractériser la courbe d'un biorythme (en coordonnées cartésiennes) à l'aide des paramètres utilisés par les mathématiciens et physiciens pour les sinusoides : période, amplitude, phase. Mais il ajoute que " tous les phénomènes périodiques ne se représentent pas par une sinusoïde ".

Allant plus loin dans ce sens de la défiance, il a été estimé (GALANGAU et VIGNES, 1979), que "même si tous les profils des biorythmes, par pure coïncidence, avaient une allure sinusoïdale (ce qui est loin d'être le cas)...", on ne peut accorder " pour autant aucune légitimité au modèle cosinus. Un profil de biorythme et une sinusoïde, quelle que soit leur ressemblance graphique, demeurent logiquement irréductibles ".

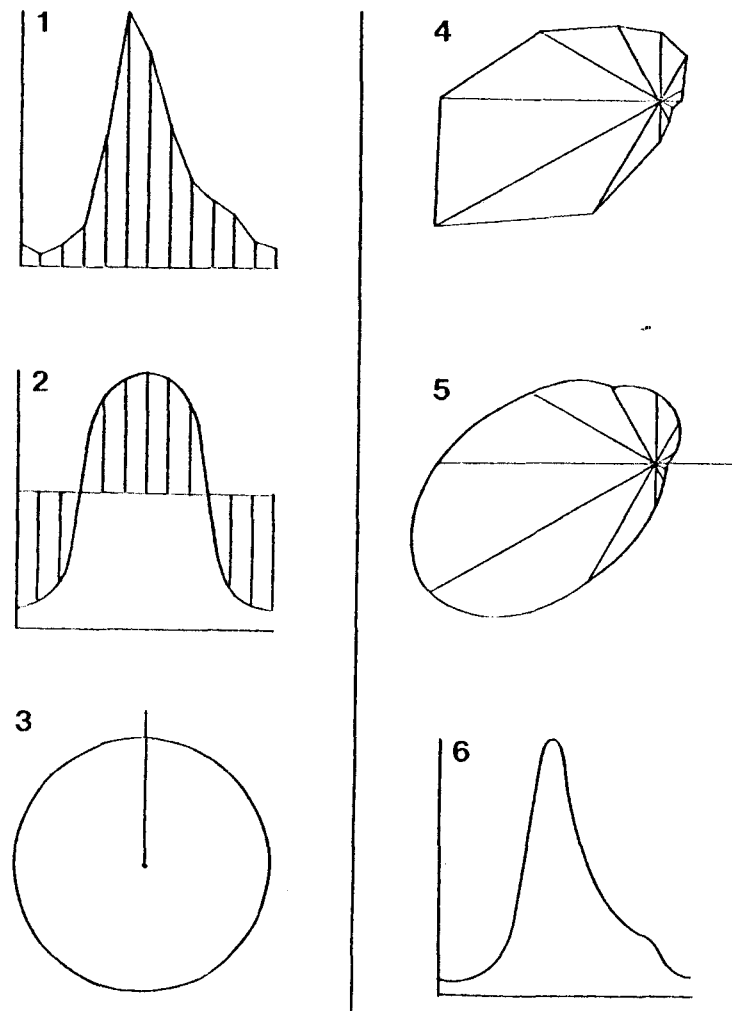


Fig. 2 - Modèle cosinus et modèle ellipse

Et en effet la courbe qui donnerait la réplique (en coordonnées polaires) du modèle sinusoïdal (en coordonnées cartésiennes) serait toujours un cercle (graphique 3). Le seul élément caractéristique du biorythme étudié y est un vecteur (non figuré ici) dont l'angle avec l'origine de phase détermine l'acrophase ϕ et dont la longueur représente l'amplitude A .

Le tracé du cercle lui-même, parce qu'il est standard, ne peut prétendre représenter aucun biorythme particulier. On doit constater, avec le système COSINOR, que les biorythmes ne bénéficient pas d'une traduction à la fois personnalisée et complète en coordonnées polaires.

2 - Modèle ellipse

En représentation polaire, la courbe expérimentale lissée présente presque toujours une forme elliptique, soit celle d'une ellipse simple, soit celle de deux arcs d'ellipses jumelés, plus ou moins inégaux. Cette forme harmonieuse curviligne, excentrique et fermée, rappelle des propriétés essentielles du vivant: équilibre, adaptation, régulation.

Dans un premier temps (VIGNES, 1975) et en l'absence de modélisation, certains aspects des courbes polaires lissées furent remarqués: excentricité, forme générale soit simple (globuleuse ou elliptique) soit lobée, existence d'un grand arc de symétrie bilatérale approchée, etc.

Dans un deuxième temps (VIGNES, 1979 ; GALANGAU et VIGNES, 1979), la modélisation est tentée sur un modèle monocyclique. A partir de l'histogramme polaire à bâtons et de son polygone, la fonction trigonométrique du mouvement ellipsoïdal la plus affine est ajustée par la méthode des moindres carrés. Cette fonction est complexe et la méthode détaillée d'ajustement sera décrite plus loin. L'application en est faite à des phénomènes biologiques très variés, d'après des données empruntées à divers auteurs; les cycles de floraison participent discrètement à cette démonstration, avec 2 exemples sur 22 cas traités. Le problème des rythmes dicycliques est posé: " ils ne démentent pas le modèle elliptique, mais en constituent une variante complexe ". Le logiciel informatique utilisé alors " n'est pas apte à traduire mathématiquement ces courbes, sauf à dissocier d'abord les lobes siamois; mais une telle chirurgie créerait un précédent discriminatoire dans une méthode dont l'unité est garante d'impartialité ".

Dans un troisième temps, marqué par le présent travail, la modélisation devient dicyclique. Il ne s'agit pas d'un reniement de l'avis exprimé en 1979; bien au contraire, il est apparu que, lorsque les courbes expérimentales sont construites à partir de données de haute fiabilité, les cas dicycliques deviennent nets et largement majoritaires. Dès lors le souci d'unité conduit à opter pour une nouvelle modélisation. A partir de l'histogramme polaire à bâtons (graphique 4), une courbe modélisée formée de deux arcs d'ellipse est élaborée (graphique 5).

La transposition du graphique polaire modélisé en graphique cartésien modélisé (graphique 6) restitue une figure étroitement apparentée à l'histogramme et au polygone expérimentaux correspondants (graphique 1). Cette figure, le plus souvent sans ressemblance avec une sinusoïde, exprime bien toutes les tendances successives du phénomène au cours d'une période. Il est possible d'y reconnaître, d'un oeil un peu exercé, certains aspects de la courbe polaire. Ainsi, dans l'exemple illustré, le grand pic et le petit rebond de la courbe cartésienne correspondent aux deux parties les plus éloignées de l'ellipse. Cependant ils sont reliés par une concavité, là où l'ellipse montrait une convexité. C'est que la courbe cartésienne correspond à un éclatement de la courbe polaire avec les déformations qui s'en suivent. La courbe du graphique 6 est à celle du graphique 5 " ce que le pop-corn est au grain de maïs ". Elle montre aussi un éclatement général et des déformations comparables à ceux du continent antarctique lorsqu'on passe d'une projection polaire à une planisphère. Bien que dans la logique du modèle elliptique, le graphique polaire soit fondamental, qualitativement prioritaire, il est apparu que le graphique cartésien présente aussi des traits originaux qui ne le condamnent pas à faire double emploi. L'un et l'autre seront méthodiquement exploités.

IV - MECANISME DE MODELISATION ELLIPTIQUE D'UN PHENOMENE PERIODIQUE

1 - Modélisation monocyclique

Au total, sept actes successifs sont suggérés par la figure 3 ci-après.

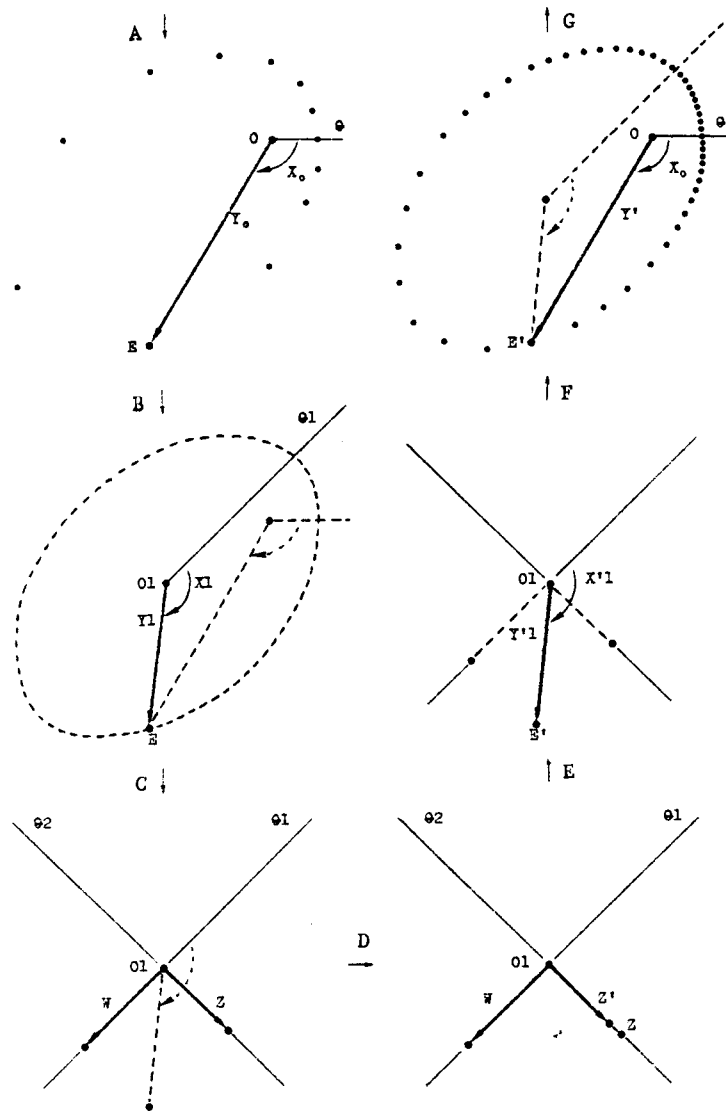


Fig. 3 - Les étapes de la modélisation elliptique

A - Entrée des données expérimentales déjà "digérées" statistiquement (par exemple Taux % de floraison d'une biocénose pour chaque mois de l'année).

Construction d'un graphique polaire expérimental à 12 points, graphique qui demeure virtuel et ne deviendra exprimé qu'ultérieurement. O est le pôle du graphique, O0 l'axe d'origine (conventionnel) d'une période, E la position du phénomène biologique étudié à un instant donné. Les coordonnées sont expérimentales et concrètes: l'angle X_0 représente le "temps" (date en nombre entier de mois), le vecteur Y_0 la variable biologique (par exemple taux % de floraison, avec décimales).

B - Détermination empirique du futur tracé de l'ellipse modélisée, en première approximation (courbe en pointillés), de son barycentre O1, de ses axes de symétrie, notamment le grand axe O101. En pratique, les indications fournies à l'ordinateur

sont les positions présumées des deux extrémités (non figurées) du grand diamètre de l'ellipse, porté par le grand axe $O\theta l$. Ces positions sont données sous forme de trois estimations pour chacun des deux points: position angulaire (en mois avec décimales!) et distance au pôle 0 initial (taux de floraison d'un mois de référence + coefficient correcteur). Dans le cas de figure imaginaire proposé pour la démonstration, les 6 valeurs pourraient être les suivantes: 4,9 4 1,27 10,3 4 0,29 où 4 désigne deux fois le mois dont le taux de floraison sert d'unité dans les opérations.

Première transformation du système de coordonnées (coordonnées polaires $\rightarrow$ autres coordonnées polaires) changement de pôle ($O l$ au lieu de 0), d'axe d'origine d'une période ($O l \theta l$ au lieu de $O \theta$) et de coordonnées ($X l$ au lieu de $X o$, $Y l$ au lieu de $Y o$). Les nouvelles coordonnées sont expérimentales mais abstraites: leur qualité comme leur quantité sont intraduisibles (en termes biologiques).

C - Deuxième transformation du système de coordonnées (coordonnées polaires $\rightarrow$ coordonnées cartésiennes). Les axes de symétrie $O l \theta l$ et $O l \theta$ deviennent axes de coordonnées. La projection de chacun des 12 vecteurs $Y l$ sur ces axes donne de nouvelles coordonnées W et Z , expérimentales et abstraites.

Détermination, par la méthode des moindres carrés, des paramètres a et b dans l'équation $aW^2 + bZ^2 = U$, tels que $\sum U/12$ soit aussi proche que possible de 1. Le coefficient d'adéquation $K = 1 - \sqrt{\sum(aW^2 + bZ^2 - 1)^2 / 12}$, dont la valeur est nécessairement inférieure ou égale à 1, permet d'apprécier si l'ajustement du modèle à la réalité est satisfaisant. Si tel n'est pas le cas, la faiblesse de K peut résulter de deux causes distinctes, cumulées ou non: ou bien l'anomalie est plus ou moins irréductible (modèle inadapte ou cas expérimental atypique), ou bien le positionnement des repères au cours de l'acte B a été mal inspiré. Dans le doute, on retourne en " B " autant de fois que nécessaire jusqu'à cerner l'adéquation conjoncturellement la plus forte. Malgré la complexité des calculs, l'assistance informatique permet d'opérer l'ajustement optimal du modèle à la réalité, par tâtonnement, en quelques minutes.

La modélisation automatique est donc précédée d'une prémodélisation volontaire. En théorie, l'intervention humaine pourrait être épargnée par recours à un logiciel lourd. Mais cette intervention est irremplaçable. Elle permet parfois - au détriment du coefficient d'adéquation (qu'elle ne saurait d'ailleurs falsifier dans un sens favorable) - de préserver de la normalisation certains aspects des courbes que l'on juge qualitativement importants.

D - Nouvelle transformation des coordonnées mais sans changement de système (coordonnées cartésiennes $\rightarrow$ autres coordonnées cartésiennes, selon les mêmes axes). Après arrêt définitif des paramètres a et b , l'application déductive de l'équation $aW^2 + bZ^2 = 1$ (équation utilisée précédemment dans un sens inductif) fait correspondre à chaque abscisse W une nouvelle ordonnée Z' plus ou moins différente (généralement très peu) de Z . Les coordonnées W et Z' sont modélisées et abstraites.

E - Troisième transformation du système de coordonnées (coordonnées cartésiennes $\rightarrow$ coordonnées polaires). Pour 48 valeurs de l'angle $X' l$ (avec un pas de $\pi/24$ radians), la résultante de W et Z' est le vecteur $Y' l$. Les coordonnées $X' l$ et $Y' l$ sont modélisées et abstraites.

F - Quatrième transformation du système de coordonnées (coordonnées polaires $\rightarrow$ autres coordonnées polaires): changement de pôle (0 au lieu de $O l$), d'axe d'origine ($O \theta$ au lieu de $O l \theta l$) et de coordonnées ($X o$ au lieu de $X' l$, Y' au lieu de $Y' l$). Le pôle et l'axe d'origine d'une période sont ainsi les mêmes qu'à l'acte A. Mais la position E' du phénomène modélisé à un instant donné ne coïncide pas parfaitement avec E. Les coordonnées X' et Y' sont modélisées et concrètes: X' est à nouveau le " temps " et Y' représente un taux de floraison " corrigé ".

G - Sortie des données . Jusqu'à cet instant, les diverses représentations successives restaient des concepts virtuels en mémoire de l'ordinateur. La première et la dernière vont pouvoir s'exprimer par affichage de graphiques polaires et de graphiques cartésiens (ces derniers concrets et donc sans aucune analogie avec les constructions cartésiennes évoquées plus haut), avec courbes expérimentales et modélisées.

Alors que le graphique polaire modélisé virtuel est parfaitement lissé, son équivalent exprimé peut souffrir de minimes accidents liés aux contraintes de l'affichage, en l'absence de table traçante. Pour pallier cet inconvénient, l'affichage (sous forme de tableau) des données numériques, expérimentales et modélisées, autorise l'exécution manuelle de courbes lissées.

Remarque - Les transformations répétées des systèmes de coordonnées, avec effet global d'aller et retour, pourraient apparaître comme un long détour inutile dans le cheminement logique.

Mais le modèle mathématique principal est la fonction trigonométrique d'une trajectoire elliptique quelconque (sans coïncidence remarquable entre éléments de l'ellipse tels que barycentre ou foyers et éléments du système de coordonnées tels que pôle). Cette fonction combine des notions trigonométriques élémentaires dans une formulation de grande complexité qui contraste avec le dépouillement de la figure représentativité. L'expression complète de la fonction n'est pas rapportée ici; elle serait à peu près illisible; d'ailleurs, dans le logiciel, elle est découpée en sous-ensembles " à tiroirs ".

Par contre, le modèle mathématique accessoire s'avère tout simple. Il s'agit de l'équation propre de l'ellipse dans un système de coordonnées cartésiennes coïncidant avec les axes de symétrie : $ax^2 + by^2 = 1$. L'ajustement du modèle accessoire à la réalité est incomparablement plus simple que ne le serait celui du modèle principal, beaucoup plus sophistiqué.

2 - Modélisation dicyclique

Elle diffère peu dans son principe de la modélisation monocyclique. Lors de la détermination empirique du futur tracé probable de la courbe polaire modélisée, deux arcs d'ellipses, greffés l'un sur l'autre, sont imaginés : l'un à partir de m points (m inférieur à 12), l'autre à partir de n points ($n = 14 - m$). Le total des points est 14 et non 12, les deux arcs ayant leurs extrémités confondues.

Deux modélisations sont conduites indépendamment. Chaque arc est le support d'un modèle elliptique accessoire complet ($ax^2 + by^2 = 1$). Cependant l'ajustement du modèle s'opère sur la foi d'un coefficient d'adéquation calculé à partir des seuls points de l'arc considéré, points de nombre m ou n .

D'autre part, après modélisation, seuls sont restitués les points modélisés supportés respectivement par chacun des deux arcs et au nombre de $4(m-1)$ et $4(n-1)$. Les nombres $4(m-1)$ et $4(n-1)$ ont un total de 48 car les arcs d'ellipses modélisés se relaient sans que leurs extrémités soient confondues.

V - REALISATION INFORMATIQUE

Les logiciels utilisés sont exposés et commentés en annexe.

VI - ADEQUATION DU MODELE ELLIPTIQUE AUX FAITS BIOLOGIQUES

Nous avons vu précédemment comment se calcule le coefficient d'adéquation. Son

rôle est à la fois de tester la validité du modèle à partir de n cas (dans un sens inductif) et - contradictoirement - la normalité de chaque cas particulier (dans un sens déductif).

1 - Mise à l'épreuve de la validité du modèle elliptique

A - Corrélation entre adéquation, nombre d'arcs d'ellipses et nombre de points

Lors de la modélisation monocyclique de 22 biorythmes (GALANGAU et VIGNES, 1979), l'adéquation moyenne était proche de 0,91 (pour une limite théorique qui est toujours 1,00); mais deux seulement de ces rythmes se rapportaient aux floraisons.

Un peu plus tard, la modélisation également monocyclique de 16 cycles de floraison (LAVAGNE et VIGNES, 1981) ramenait l'adéquation à 0,90.

Dans le cadre du présent travail, la modélisation monocyclique a d'abord été appliquée aux 53 premiers groupements étudiés, avant que le modèle soit changé. Sur ces 53 groupements, 46 ont été repris selon le modèle dicyclique. Les adéquations moyennes ont évolué comme suit:

- . modèle monocyclique, moyenne unique : 0,87
- . modèle dicyclique
 - moyenne pour le grand arc : 0,94
 - moyenne pour le petit arc : 0,96
 - moyenne pondérée 2 arcs : 0,95

Le coefficient pondéré d'adéquation Kp est obtenu à partir du coefficient K1 du grand arc à m points et du coefficient d'adéquation K2 du petit arc à n points (n = 14 - m), en appliquant la formule :

$$Kp = ((K1 . m) + (K2 . n)) / (m + n)$$

Par exemple, si K1 = 94, K2 = 98, m = 10 et n = 4, nous trouvons

$$Kp = ((0,94 . 10) + (0,98 . 4)) / 14 = 0,951$$

valeur que nous arrondissons à 0,95.

Pour l'ensemble des 124 cas traités, les adéquations sont les suivantes :

- . 21 cas à modélisation monocyclique :
 - moyenne pour l'arc unique : 0,935 arrondi à 0,93
 - minimum : 0,91
 - maximum : 0,97
- . 103 cas à modélisation dicyclique :
 - moyenne pondérée 2 arcs : 0,948 arrondi à 0,95
 - minimum : 0,87
 - maximum : 0,98

Il est clair que l'application uniforme du modèle dicyclique aurait sensiblement amélioré l'adéquation moyenne des 21 cas qui lui ont échappé. Mais nous avons choisi de n'y recourir qu'avec modération, quand l'examen attentif des graphiques expérimentaux imposait d'emblée l'image d'une courbe qualitativement composite.

Bien sûr, la diminution du nombre des points d'un arc à modéliser tend à élever l'adéquation. Pour trois points disposés au hasard (mais non alignés sur une même droite) et pour quatre points disposés au hasard (pourvu que le quadrilatère dont ils sont les sommets n'ait que des angles saillants), l'adéquation atteint la limite de 1,00. Plus le nombre de points augmente, plus l'adéquation tend à baisser. Une bonne adéquation isolée pourrait, à la rigueur, passer pour un artefact. Une bonne adéquation généralisée, par contre, ne peut être implicitement contenue dans la méthode ou la programmation; elle reflète objectivement une tendance générale dans les faits biologiques.

Trois arguments étayent pour nous cette certitude.

Premièrement, lors d'une erreur humaine dans l'entrée des données expérimentales ou dans la tactique de modélisation, des résultats aberrants s'affichent, avec des valeurs fictives d'adéquation très faibles, parfois négatives.

Deuxièmement, si les adéquations médiocres sont rares après une exécution

informatique correcte, elles existent néanmoins. Sur 124 traités, deux connaissent une adéquation pondérée moyenne inférieure à 0,91 (0,89 et 0,87). Ce sont les exceptions qui confirment la règle.

Troisièmement, si nous considérons la catégorie la plus nombreuse de grands arcs c'est-à-dire ceux à 10 points (42 cas sur 103), l'adéquation moyenne est pour eux de 0,939 arrondi à 0,94. Une telle adéquation n'est pas fortuite. Sur les histogrammes à bâtons correspondants, la permutation aléatoire des 10 vecteurs concernés engendrerait des polygones étoilés présentant bien peu d'affinités avec des arcs d'ellipses.

Pour 103 cas soumis à modélisation dicyclique, les adéquations pondérées moyennes évoluent comme suit :

- . 2 cas d'arcs à 11 et 3 points : 0,941 arrondi à 0,94
- . 42 cas d'arcs à 10 et 4 points : 0,948 arrondi à 0,95
- . 25 cas d'arcs à 9 et 5 points : 0,948 arrondi à 0,95
- . 24 cas d'arcs à 8 et 6 points : 0,949 arrondi à 0,95
- . 10 cas d'arcs à 7 et 7 points : 0,951 arrondi à 0,95

L'étroite fourchette de ces moyennes démontre que la pondération tend à écraser les distorsions qui pourraient résulter de l'inégale richesse en points des deux arcs consécutifs.

B - Corrélation entre adéquation, nombre d'espèces du groupement, nombre de relevés par groupement

Si l'on répartit les 124 groupements étudiés en fonction du nombre d'espèces par classes de même pas - 23 -, on obtient les adéquations moyennes suivantes :

- . 20 cas de 11 à 34 espèces : 0,941 arrondi à 0,94
- . 48 cas de 35 à 58 espèces : 0,946 arrondi à 0,95
- . 41 cas de 59 à 82 espèces : 0,948 arrondi à 0,95
- . 15 cas de 83 à 106 espèces : 0,952 arrondi à 0,95

Alors que très logiquement l'adéquation témoignait d'une corrélation inverse avec le nombre de points des arcs d'ellipses, ici elle manifeste une corrélation directe avec le nombre d'espèces des groupements. Plus les inventaires sont riches, mieux le modèle leur est adapté. On ne saurait donc lui faire grief de se fonder sur des bases statistiques présumées légères. Encore une fois, une adéquation satisfaisante n'est pas un artefact méthodologique.

Il en va de même, mais de manière moins flagrante, en ce qui concerne le nombre de relevés à partir desquels chaque groupement a été analysé. Si l'on répartit les 124 groupements étudiés en 4 classes, numériquement aussi voisines que possible de 31 (124/4) - compte tenu de sous-ensembles en position charnière et que l'on ne saurait dissocier -, les adéquations moyennes sont les suivantes :

- . 33 cas de 1 à 5 relevés : 0,944 arrondi à 0,94
- . 26 cas de 6 à 9 relevés : 0,944 arrondi à 0,94
- . 29 cas de 10 à 14 relevés : 0,948 arrondi à 0,95
- . 36 cas de 15 à 32 relevés : 0,948 arrondi à 0,95

La progression n'est que de 0,004 au lieu de 0,011 plus haut. Or le nombre d'espèces est corrélé avec le nombre de relevés. Ainsi, dans les 31 cas d'appareillages étroits entre groupements voisins auxquels nous avons été confrontés (tels que le *Serapio-Oenanthetum lachenalii typicum* et le *Serapio-Oenanthetum lachenalii isoetetosum hystricis*), on observe 21 fois que le groupement connu du plus grand nombre de relevés de terrain est aussi celui dont l'inventaire floristique est le plus complet. Ce type de relation a fait en son temps l'objet d'une étude théorique (VIGNES, 1980). En fait la corrélation directe entre adéquation et nombre de relevés peut être considérée comme l'écho de la corrélation directe entre adéquation et nombre d'espèces. Au moins contribue-t-elle à confirmer que l'élargissement des bases statistiques ne compromet pas la validité du modèle.

C - Corrélation entre adéquation calculée et " adéquation optique "

Sur nos graphiques cartésiens, deux courbes se superposent, l'une expériment-

tale (++++), l'autre modélisée (xxxx)★. Elles semblent le plus souvent n'en faire qu'une. Toutefois, cette première impression demeure trop subjective et il convient de quantifier le degré de similitude d'après le taux d'astérisques * substitués aux deux caractères + et x quand ces derniers doivent s'afficher en un même point du graphique. Compte tenu de l'ajustement approximatif des points sur la grille graphique et du nombre de colonnes de cette dernière conventionnellement disponibles, les ordonnées réelles des points confondus sous le même astérisque diffèrent au plus d'une valeur égale à 2% de l'ordonnée maximale (effectif complet du groupement).

Une corrélation directe, logique et prévisible, relie l'adéquation aux taux % d'astérisques

- . 13 cas avec adéquation inférieure ou égale à 0,92 : 37 % *
- . 44 cas avec adéquation 0,93 ou 0,94 : 47 % *
- . 45 cas avec adéquation 0,95 ou 0,96 : 60 % *
- . 22 cas avec adéquation 0,97 ou 0,98 : 69 % *
- . soit 124 cas au total, adéquation d'environ 0,95 : 55 % *

Dans d'autres travaux déjà cités sur les biorythmes (A : GALANGAU et VIGNES 1979 - B : LAVAGNE et VIGNES, 1981), les mêmes tendances se retrouvent

- . A - 22 cas avec adéquation moyenne de 0,91 : 35 % *
- . B - 16 cas avec adéquation moyenne de 0,90 : 23 % *

Remarque : Le même critère est applicable à d'autres modèles. Dans le cadre de l'étude citée sur la relation entre surface prospectée et nombre d'espèces (VIGNES, 1980), on observe 9 cas avec adéquation moyenne de 0,99 : 83 % *.

L'intérêt de "l'adéquation optique" et, notamment, de l'abondance visible des astérisques dans les graphiques mixtes, à courbes expérimentale et modélisée, est de rendre sensible la réalité de l'adéquation, notion exclusivement abstraite quand seul un coefficient est calculé pour en rendre compte.

2 - Mise à l'épreuve de la normalité des cas

Selon toute vraisemblance, une faible ou une forte adéquation peut être analysée sous un éclairage biologique. La première éventualité pourrait se rapporter à des groupements hétérogènes, mal définis sociologiquement. Mais de telles interprétations ne valent que pour des cas particuliers à considérer isolément.

Nous avons cherché d'éventuelles corrélations entre adéquation et aspects biologiques (écologiques, sociologiques, physiologiques, dynamiques, phénologiques), au niveau de sous-ensembles de groupements plus ou moins homogènes du point de vue envisagé.

Des tendances ont semblé se dégager pour 38 séquences dynamiques. L'adéquation moyenne diminuerait du premier stade (0,96) au dernier stade (0,94). Comme l'ordre des stades est lui-même corrélé avec le taux mensuel maximal de floraison, la date du record annuel, l'existence d'un palier ou d'un rebond automnal, la durée moyenne des floraisons (exprimée à travers la surface enveloppée de la courbe polaire modélisée) et bien sûr le type physiologique du peuplement, l'adéquation paraît épouser les mêmes corrélations. Mais ces 38 séquences n'englobent pas tous les groupements étudiés et - en ce qui concerne ceux qui sont retenus - reprennent souvent les mêmes (jusqu'à 12 fois), en conférant à ces derniers un poids statistique excessif, créateur d'artefacts.

En fait, une analyse effectuée sur l'ensemble des 124 groupements (chacun intervenant une seule fois) consacre l'absence de corrélation entre l'adéquation du modèle et des faits biologiques précis. Par exemple les 46 groupements à floraison " tardive " (record après mai) donnent une adéquation moyenne proche de 0,95 et égale à la moyenne standard. S'il est vrai que les paramètres du modèle varient d'un type de groupements à

★ Un exemple de graphique cartésien figure en annexe.

un autre, thème qui sera développé plus loin, par contre la validité du même modèle, attestée par le coefficient d'adéquation, témoigne d'une remarquable inertie dont on ne peut que se féliciter.

RECHERCHE DE CORRELATIONS ENTRE VARIABLES

L'analyse des données numériques d'une part, des graphiques cartésiens et polaires d'autre part, conduit à constater l'unité des cycles de floraison des groupements végétaux mais également la diversité des modalités de floraison qui se traduit par des changements importants d'état des variables.

La recherche de corrélations entre les variables biologiques (et notamment florales) et écologiques (édaphiques et climatiques) permettrait l'analyse directe du déterminisme des cycles de floraison. Elle n'est pas concevable, faute de normales météorologiques et édaphologiques établies sur une durée de quelques décennies à l'emplacement précis de chaque inventaire.

La recherche de corrélation entre les variables florales et d'autres variables biologiques (types biologiques, types biogéographiques) autorise une analyse indirecte de ce même déterminisme; c'est ce qui a été tenté.

La mise en évidence de corrélations ou d'associations préférentielles entre les seules variables florales ne peut apporter d'informations directes ou indirectes sur le déterminisme des cycles de floraison; elle en approfondit cependant la caractérisation en dégagant des tendances structurales cohérentes, démontre contradictoirement l'unité et la diversité du phénomène et conforte la validité du modèle.

La démonstration de l'existence de corrélations ou d'associations préférentielles est appuyée sur l'utilisation de méthodes statistiques simples: calcul de coefficients de corrélation entre variables quantitatives, test du Khi2 appliqué aux tableaux de contingence réunissant des variables qualitatives ou des variables quantitatives et qualitatives, comparaison de moyennes.

I - VARIABLES PRISES EN COMPTE

La recherche des corrélations a exclusivement porté sur des variables biologiques que l'on peut classer comme suit.

1 - Premier groupe de variables biologiques: identité taxinomique des groupements végétaux

Il s'agit d'une variable exclusivement qualitative, sans support numérique ni support graphique.

2 - Deuxième groupe de variables biologiques: types biologiques

Le changement d'état de ces variables qualitatives sont liés à l'importance, au niveau de chaque syntaxon, des végétaux se rapportant aux différents types biologiques définis par RAUNKIAER, en fonction de leur adaptation aux conditions écologiques créées par l'existence d'une période hivernale: thérophytes (Th), hémicryptophytes (H), géophytes (G), chaméphytes (Ch) et phanérophytes (Ph). Chaque groupement végétal est caractérisé par le type biologique dominant au sein de son cortège floristique (dominance absolue ou relative).

Il nous a paru également intéressant de préciser quel type biologique domine quand on compare les phanérophytes, les chaméphytes et l'ensemble des espèces herbacées ($Pe = Th + H + G$).

Pour illustrer l'importance relative des différentes strates (herbacée, arbustive, arborescente) de chaque groupement végétal, nous avons établi des syntypes biologiques dont la différenciation repose sur les types biologiques dominants. Le syntype Pe caractérise les groupements dont le cortège floristique n'est constitué que d'espèces herbacées. Au niveau des phytocénoses de syntype PeCh, les espèces herbacées dominent sur les chaméphytes qui l'emportent eux-mêmes sur les phanérophytes (qui peuvent ne pas être représentés). Se rattachent au syntype PePh, les syntaxons au niveau desquels les espèces herbacées dominent sur les phanérophytes qui l'emportent eux-mêmes sur les chaméphytes (qui peuvent ne pas être représentés). La définition des syntypes biologiques ChPe, ChPh, PhPe et PhCh est basée sur le même principe. Remarquons que les syntypes Ch (qui correspondrait à des groupements constitués de chaméphytes seulement) et Ph (groupements constitués de phanérophytes seulement) ne s'observent pas au sein des phytocénoses retenues dans la présente étude.

Ces variables biologiques, représentées par deux ensembles d'états (types et syntypes biologiques) sont également des variables qualitatives bien que les divers états puissent être représentés par des histogrammes (ou spectres) traduisant les proportions respectives des types constitutifs.

3 - Troisième groupe de variables biologiques : types biogéographiques

La prise en compte de la répartition géographique des taxons participant à l'ensemble spécifique normal de chaque groupement végétal, a permis d'établir le pourcentage des différents éléments biogéographiques constitutifs. Pour faciliter l'analyse, ceux-ci ont été réduits à trois : méditerranéen s.l., européen s.l. et divers; cette simplification n'est pas réductrice, l'expérience montrant que le plus souvent, au moins dans notre région, il suffit de savoir si les groupements végétaux ont des affinités méditerranéennes ou européennes. A partir de ces données, cinq types biogéographiques ont pu être reconnus au niveau des syntaxons :

- . les syntaxons de type méditerranéen (M) : l'élément méditerranéen domine
- . les syntaxons de type européen (E) : l'élément européen domine
- . les syntaxons de type divers (D) : l'élément divers domine
- . les syntaxons de type méditerranéen-européen (ME) : les éléments méditerranéen et européen co-dominent
- . les syntaxons de type divers-méditerranéen (DM) : les éléments divers et méditerranéen co-dominent.

La distinction entre dominance absolue et dominance relative d'un type biogéographique donné, conduit à définir deux syntypes biogéographiques :

- . le syntype méditerranéen (Méd.) : l'élément méditerranéen domine absolument; on dira que le syntaxon a un caractère méditerranéen
- . le syntype non-méditerranéen (NMéd.) : les éléments non-méditerranéens (européens ou divers) dominent absolument; on dira que le groupement végétal présente un caractère non-méditerranéen; dans la majorité des cas, ce caractère est lié à la dominance des taxons européens.

La même remarque que celle faite précédemment pour les variables " types biologiques " peut être formulée quant à la nature qualitative des variables de types biogéographiques.

Remarques

1 - Dans la recherche des corrélations, la caractérisation des syntaxons s'est également appuyée sur une variable mixte alliant la variable " type biologique " et la variable " type biogéographique ".

2 - Pour déterminer la spécificité biologique et biogéographique de chaque phytocénose, seule la présence ou l'absence des espèces a été prise en compte dans le cal-

cul des moyennes et pourcentages; leur importance au sein de chaque groupement (traduite en phytosociologie par le coefficient d'abondance-dominance ou le degré de recouvrement) n'a pas été retenue. En effet, le coefficient d'abondance-dominance et le degré de recouvrement prennent en compte l'occupation de l'espace par l'appareil végétatif du végétal et non par son appareil reproducteur sexué. Il ne semble pas exister de relation universelle entre les dimensions de l'un et de l'autre. En vue d'une éventuelle pondération, toute une méthodologie nouvelle serait à concevoir et à éprouver. En outre, dans l'étape actuelle de nos travaux, nous considérons les espèces les plus humbles et les espèces les mieux nanties comme des réactifs d'égale valeur pour apprécier l'impact de l'environnement climatique et édaphique sur le phénomène de floraison.

4 - Quatrième groupe de variables biologiques : types floraux

Toutes les notions regroupées ici sont quantitatives et bénéficient à la fois d'un support numérique et d'un support graphique.

A - Résultats du traitement statistique des données expérimentales

Il s'agit de grandeurs concrètes, traduisibles en termes simples dans le langage courant. La représentation graphique est facultative; la plus appropriée est le graphique expérimental cartésien (auquel le graphique modélisé cartésien apporte le soutien de son tracé plus sensible).

Le classement logique suit l'ordre du calendrier.

- Progression printanière du taux de floraison

Cette grandeur s'apparente à la pente maximale de la partie ascendante de la courbe cartésienne; nous la définissons comme le rapport de la différence entre le taux mensuel maximal de floraison et celui du dernier mois montrant un taux inférieur à 25 %, à la durée exprimée en mois, séparant ce dernier mois et le mois-record.

- Position du mois-record c'est-à-dire du mois pendant lequel le maximum d'espèces de la phytocénose est fleuri.

- Taux mensuel maximal de floraison

C'est le rapport du nombre d'espèces en fleurs pendant le mois-record, à l'effectif total de l'inventaire. Il atteint exceptionnellement 100 %.

La position du mois-record et le taux mensuel maximal de floraison sont aisément repérables sur les graphiques cartésiens; la première correspond à l'abscisse du pic de la courbe, le second à son ordonnée.

- Récession du mois-record à août

Elle se traduit par la pente de la partie descendante de la courbe cartésienne et peut être définie comme le rapport de la différence existant entre le taux mensuel maximal de floraison et le taux de floraison du mois d'août, à la durée, exprimée en mois, séparant le mois-record et le mois d'août. Cette grandeur mesure l'ampleur du " creux estival " constaté au niveau de l'intensité de floraison.

- Tendance de septembre

Nous entendons par "tendance de septembre" une tendance à la stabilisation ou à une légère recrudescence de floraison au cours du mois de septembre, à l'encontre de la tendance régressive qui se manifeste juste avant et dans tous les cas. L'image de ce phénomène est également à la fois graphique et statistique. Sur les graphiques cartésiens, des paliers ou des faux-plats introduisent une inversion de tendance au niveau de la courbe : une convexité vient se loger dans la grande concavité qui descend depuis le pic de la courbe. Sur les graphiques polaires, le même accident se traduit par une excroissance lobée axée sur septembre. Cette convexité et ce lobe correspondent à une stabilité du taux mensuel de floraison (tendance faible symbolisée par f) ou même à une augmentation de ce taux (tendance forte symbolisée par F).

Il convient de préciser que ces deux phénomènes ne sont pas liés à la reflo-
raison de certaines espèces qui auraient cessé de fleurir en été mais à la première florai-
son annuelle d'autres espèces que l'on peut qualifier de tardives.

- Taux mensuel minimal de floraison

C'est le rapport du nombre d'espèces fleuries pendant le (ou les)
mois de plus forte récession, à l'effectif total de l'inventaire. Il tombe à 0 % pour de
nombreux groupements dans lesquels la floraison marque une pause totale.

- Durée de non-floraison

Correspondant au nombre de mois à floraison nulle, cette grandeur
vient compléter les enseignements de la variable précédente et peut témoigner du ou des
facteurs inhibant la floraison pendant une durée plus ou moins longue.

- Type saisonnier

En sommant pour chaque saison les taux mensuels de floraison et
en ordonnant les saisons suivant un gradient décroissant de leurs totaux, il est possible
de récapituler la marche de l'intensité de floraison au cours de l'année. Les types obser-
vés sont PEAH, PEHA, EPAH, EPHA et EAPH, chaque lettre représentant l'initiale de la sai-
son correspondante.

Pour des raisons que l'on comprendra aisément, les saisons sont décalées de
quelques jours par rapport au calendrier officiel et regroupent chacune trois mois entiers
(par exemple mars, avril et mai pour le printemps)..

B - Résultats de la modélisation des données expérimentales

Ils sont de deux sortes. Il s'agit d'une part de grandeurs fictives certes,
mais concrètes et très voisines des données expérimentales qui précèdent (par exemple,
taux modélisé de floraison en août); il n'y a pas lieu de s'y attarder.

Il s'agit d'autre part de grandeurs abstraites intraduisibles en termes sim-
ples dans le langage courant. Ces paramètres exigent une référence à une représentation
graphique; il s'agit nécessairement de graphiques polaires, expérimentaux (E) ou modélisés
(M). Les paramètres pris en compte sont les suivants.

- Longueur du grand diamètre de la grande ellipse (soit unique,
soit principale) (M)

- Pente du même grand diamètre (M)

- Longueur du vecteur pôle-barycentre (E). Le barycentre consi-
déré est celui des 12 points de la courbe polaire expérimentale et ce indifféremment dans
l'éventualité d'une modélisation ultérieure monocyclique ou dicyclique. Ce barycentre est
tout à fait distinct de celui de la courbe modélisée en tracé continu, qui n'a pas été re-
tenu. En effet, si l'on prend le cas d'une représentation aussi dépouillée que possible,
c'est-à-dire une ellipse unique, le barycentre des 12 points est toujours fortement excen-
trique alors que le barycentre de la courbe serait parfaitement central.

- Pente du même vecteur (E)

- Surface enveloppée de la courbe complète (M). Ce paramètre té-
moigne de la durée et de l'intensité moyennes de floraison des espèces prises globalement.
Sa valeur serait égale à 100 si toutes les espèces d'un syntaxon fleurissaient pendant 12
mois.

Les paramètres modélisés abstraits sont porteurs d'informations nouvelles.
L'analyse comparative de ces paramètres, la recherche de corrélations éventuelles avec les
variables biologiques expérimentales (florales ou autres), doivent contribuer à une ca-
ractérisation plus fine des phytocénoses ou des groupes de phytocénoses.

II - CORRELATIONS ENTRE VARIABLES

1 - Variables florales statistiques

A - Progression printanière

Pour l'ensemble des syntaxons retenus, la valeur du rapport illustrant la progression printanière du taux mensuel de floraison varie entre 11,57 (*Populetum albae typicum*) et 43,20 (*Onobrychido (caput-galli) - Barbuletum*); la moyenne se situe à 29,20.

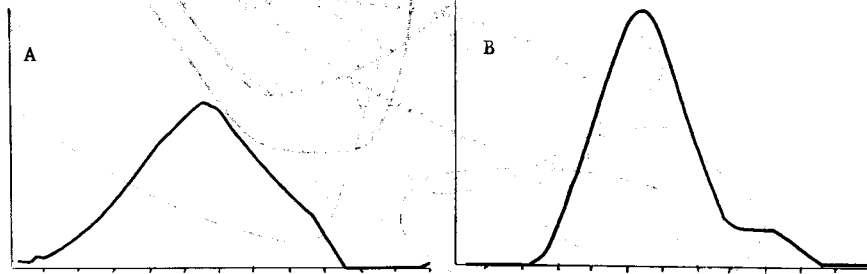


Fig. 4 - Variation de la progression printanière

A - *Populetum albae typicum*

B - *Onobrychido (caput-galli) - Barbuletum*

a) Variation en relation avec les autres variables florales statistiques

La progression printanière est indépendante du taux mensuel minimal de floraison et de la durée de non-floraison; ses liens avec la récession du mois-record à août sont très ténus (coefficient de corrélation $r = 0,48$).

Elle est par contre associée à

- la position du mois-record: la progression printanière est nettement plus accentuée pour les groupements ayant pour mois-record mai (sa valeur moyenne est de 31,89 contre 24,51 pour les syntaxons présentant un maximum de floraison en juin).

- le taux mensuel maximal de floraison: la progression printanière est d'autant plus forte que la valeur de cette variable est plus élevée; le coefficient de corrélation entre les valeurs de ces deux grandeurs est égal à 0,768 (Fig. 5).

- la tendance de septembre: les phytocénoses présentant une stabilité ou une augmentation du taux de floraison en septembre sont caractérisées par une progression printanière plus nette (35,20) que celle observée au niveau des autres groupements (28,05).

- le type saisonnier: les syntaxons à maximum de floraison printanier s'opposent franchement à ceux ayant pour type saisonnier EPH; les moyennes respectives des valeurs de la progression printanière sont 32,15 et 26,38.

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

Aucune relation nette n'existe entre la progression printanière et les paramètres modélisés; tout au plus peut-on relever une corrélation peu marquée avec la longueur du grand diamètre de la grande ellipse ($r = 0,63$).

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

La progression printanière est nettement plus accusée au niveau

- des groupements dominés par les thérophytes (35,9) qui se distinguent nettement des syntaxons à espèces herbacées vivaces (25,42), à chaméphytes (29,53) ou à phanérophytes dominants (26,42), ces trois ensembles ne pouvant être différenciés. Tout se passe comme si les thérophytes présentaient des caractéristiques biologiques suffisamment voisines pour que leur réponse aux conditions du milieu soit concentrée sur une période plus courte et qu'un plus grand nombre d'espèces fleurissent simultanément et ce, d'autant plus que les annuelles sont plus directement soumises aux caractéristiques écologiques des biotopes que ne le sont les vivaces.

Les différences entre les moyennes des valeurs de la progression printanière ne sont plus significatives quand on associe l'ensemble des groupements herbacés pour les comparer aux phytocénoses chaméphytiques ou phanérophytiques; ceci vient conforter le constat précédent: le caractère annuel des taxons est un élément déterminant de la discrimination.

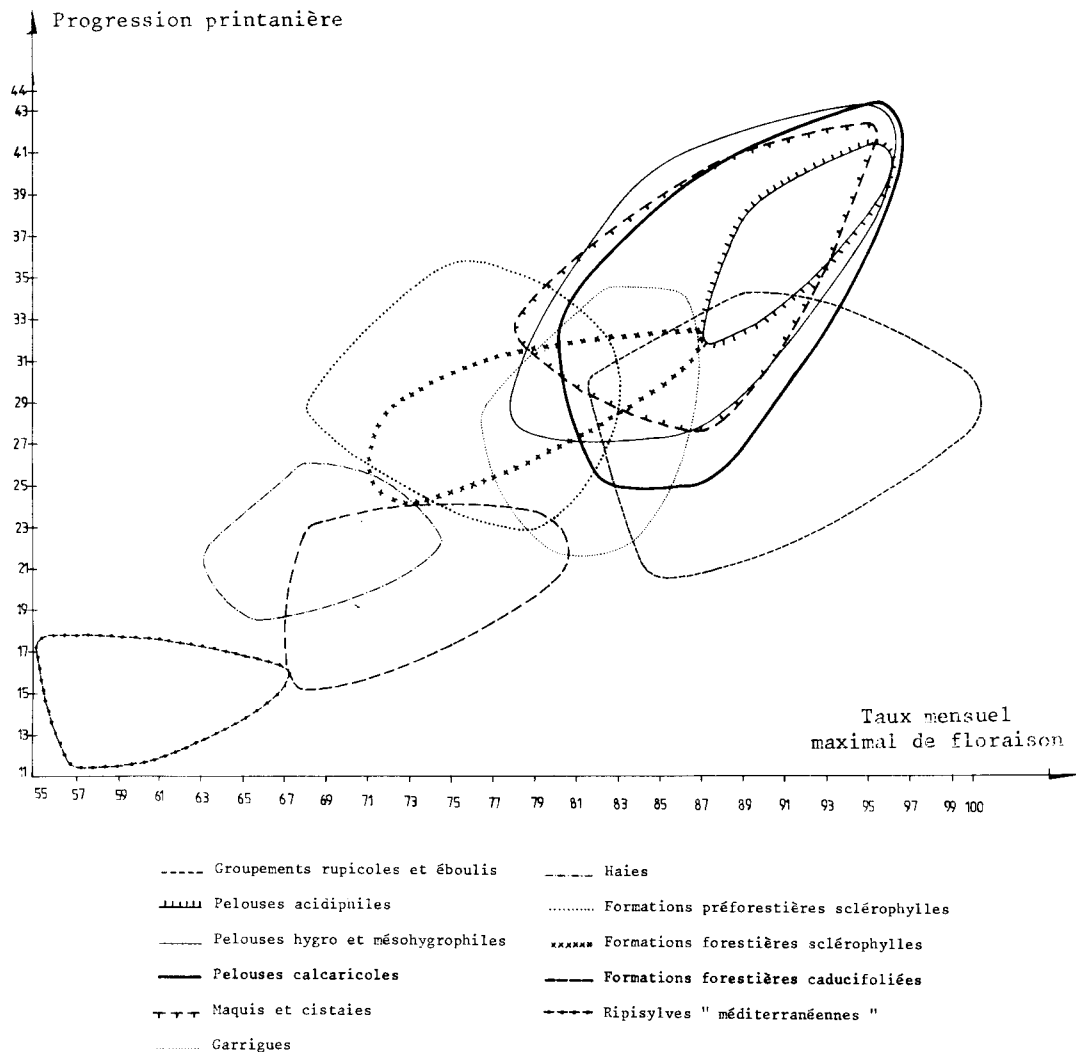


Fig. 5 - Variation de la progression printanière en fonction du taux mensuel maximal de floraison.

- des groupements de type Pe qui présentent des valeurs de progression printanière supérieures à celles des autres groupements, exception faite des phytocénoses associant chaméphytes et espèces herbacées.

- des syntaxons méditerranéens (30,04) pris dans leur ensemble et opposés aux européens (22,35) et plus généralement non-méditerranéens (24,73). Une remarque s'impose à ce propos: les groupements thérophytiques méditerranéens ne peuvent être différenciés de leurs homologues non-méditerranéens par cette variable alors que les syntaxons phanérophytiques méditerranéens s'écartent nettement de leurs équivalents non-méditerranéens; il semble donc que le type biologique soit plus discriminant que l'origine biogéographique au niveau des formations herbacées annuelles, l'inverse se réalisant au niveau des formations arbustives ou arborescentes.

- des pelouses acidiphiles (37,83) et hygro ou mésohygrophiles (36,93) qui s'opposent nettement aux formations forestières caducifoliées et plus encore aux ripisylves " méditerranéennes " (respectivement 19,37 et 14,29). Remarquons que les maquis et cistaies, plus riches en thérophytes, présentent une progression printanière moyenne bien supérieure à celle des garrigues (34,93 contre 28,64) (Fig. 5).

d) Conclusion

La progression printanière se révèle une variable intéressante car elle permet de différencier les groupements à espèces annuelles dominantes des phytocénoses caractérisées par les taxons vivaces, les formations méditerranéennes des non-méditerranéennes.

B - Position du mois-record

Le mois-record de la plupart des phytocénoses est mai (77 syntaxons) ou juin (42 syntaxons). Deux phytocénoses (*Spirantho (aestivalis)-Anagallidetum tenellae*

et *Rubus (ulmifolii)-Coriarietum myrtifoliae corylo-ulmetosum*) présentent un taux maximal de floraison en mai et juin, une (*Artemisia (gallicae)-Limonietum virgati*) en juin et juillet; deux groupements enfin (*Agropyretum mediterraneum* et *Cyperetum flavescens*) ont pour mois-record juillet (Fig. 6).

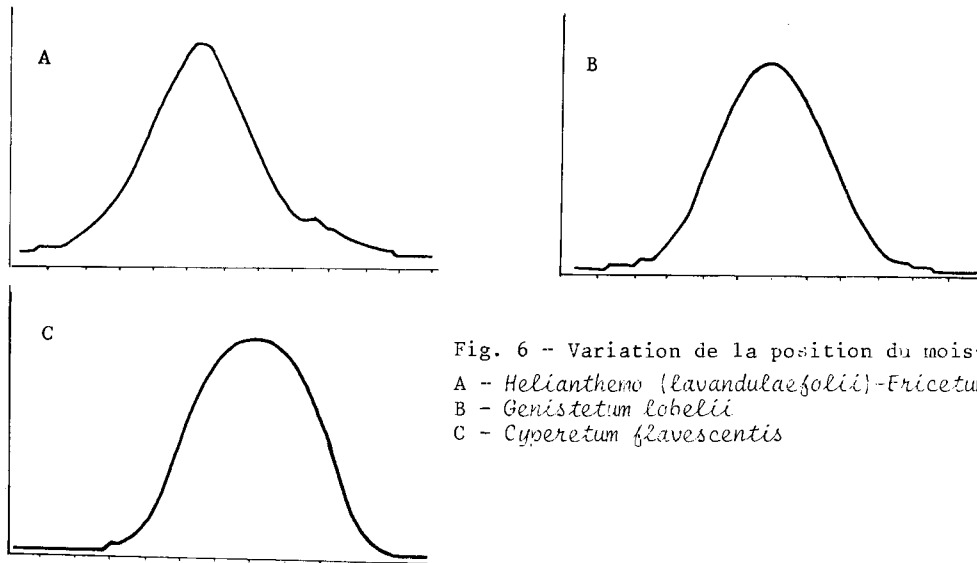


Fig. 6 - Variation de la position du mois-record
A - *Helianthemum (lavandulaefolii)-Ericetum multiflorae*
B - *Genistetum lobelii*
C - *Cyperetum flavescens*

a) Variation en relation avec les autres variables florales statistiques

La position du mois-record n'est liée ni avec les taux mensuels maximal et minimal de floraison, ni avec l'intensité de la récession du mois-record à août.

Elle est par contre corrélée avec

- la progression printanière
- la tendance de septembre : une très nette association existe entre la tendance septembre et mai pour mois-record (90% des groupements présentant cette particularité montrent leur maximum de floraison en mai). En d'autres termes, le taux de floraison est stable ou augmente en septembre pour des phytocénoses ayant des maxima de floraison précoces.
- la durée de non-floraison: les syntaxons montrant 4,5 ou 6 mois de floraison nulle sont pour la plupart des phytocénoses ayant des mois-record tardifs; ainsi, par exemple, les deux groupements présentant un arrêt de floraison de 6 mois (*Orchido-Brometum* et *Cyperetum flavescens*) ont respectivement juin et juillet pour mois-record; juillet est également le mois-record de l'*Agropyretum mediterraneum* au niveau duquel la durée de non-floraison est de cinq mois.
- le type saisonnier: de réelles associations existent notamment entre le type saisonnier PEAH et mai, EPAH et juin; il est intéressant de souligner que le type EAPH, très particulier et rencontré une seule fois, est associé à un maximum de floraison réalisé en juillet (*Cyperetum flavescens*).

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

La position du mois-record est associée avec les paramètres floraux modélisés exception faite de la longueur du grand diamètre de la grande ellipse et de la surface enveloppée de la courbe polaire.

Les groupements végétaux ayant mai pour mois-record se distinguent de ceux à maximum de floraison plus tardif, par des courbes polaires présentant les particularités suivantes

- le vecteur pôle-barycentre est plus court
- sa pente est plus faible: le barycentre est plus proche de l'axe de référence
- la pente du grand diamètre de la grande ellipse est d'autant plus négative que le taux maximal de floraison se situe plus tôt dans l'année.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

Il existe des relations très étroites entre la position du mois-record et ces variables. Ainsi, le mois-record mai s'accorde avec les ensembles de syntaxons sui-

vants

- la majorité des groupements thérophytiques (72%), chaméphytiques (91,6%) et phanérophytiques (76,5%)
- tous les groupements de type ChPh, ChPe et PhCh, la majorité des syntaxons de type Pe (68,7%) et PhPe (80%)
- la majorité des phytocénoses dominées par les taxons méditerranéens (88,3%)
- la majorité des syntaxons thérophytiques méditerranéens (81,2%), chaméphytiques méditerranéens (91,6%) et phanérophytiques méditerranéens (84,5%)
- la majorité des groupements de type PeMéd. (91,6%), PePhMéd. (77,7%), PhPeMéd. (87,5%) et PhChMéd. (87,5%)
- toutes les pelouses acidiphiles, tous les maquis et cistaies, toutes les formations préforestières et forestières sclérophylles, la majorité des garrigues (71,6%) et plus précisément celles qui s'inscrivent dans l'alliance *Rosmarino-Ericion* c'est-à-dire les plus thermophiles.

Au contraire, le mois de juin est le mois-record pour

- la majorité des groupements hémicryptophytiques (72,5%)
- la majorité des syntaxons de type PeCh (57,8%)
- la majorité des phytocénoses non-méditerranéennes (67,0%)
- tous les syntaxons thérophytiques non-méditerranéens, la majorité des hémicryptophytiques méditerranéens (66,5%) et non-méditerranéens (76,4%)
- la moitié des phytocénoses de type PeChMéd.
- la majorité des groupements rupicoles (71,4%), des formations préforestières (haies) et forestières caducifoliées (66,6%), la totalité des garrigues n'appartenant pas à l'alliance *Rosmarino-Ericion* c'est-à-dire les moins thermophiles.

d) Conclusion

L'analyse de la variation de la position du mois-record et la recherche des corrélations avec d'autres variables biologiques, permettent de réunir les caractéristiques opposant les phytocénoses à floraison précoce et celles à maximum tardif.

Les premières se distinguent notamment par leur caractère méditerranéen et leur thermophilie accusée, les secondes sont le plus souvent dominées par des espèces non-méditerranéennes et singulièrement européennes. Il semble donc que ces dernières espèces conservent, en région méditerranéenne, le même comportement floral que dans leur territoire de prédilection et notamment une floraison plus tardive que celle qui différencie les taxons méditerranéens; ces espèces, en limite d'aires, confèrent aux phytocénoses qu'elles organisent une originalité qui les distingue des ensembles de végétation méditerranéens. Un type de formation, cependant, ne suit pas cette règle. Les Charmaies, en effet, bien que dominées par des espèces non-méditerranéennes, se rapprochent des syntaxons à caractère méditerranéen en présentant une floraison maximale en mai. Ainsi donc, si les modalités florales ne sont pas modifiées par le climat (température ou éclaircissement), il semble bien que parfois, au contraire, les espèces acquièrent un comportement nouveau déterminé par les caractéristiques de la région où elles se développent. Il conviendrait cependant de s'assurer d'une part si les Charmaies ne sont pas également précoces en région non-méditerranéenne et d'autre part si les espèces relevées dans les Charmaies du sud-est de la France ont la même identité taxinomique que celles que l'on observe dans le même type de forêts hors de la région méditerranéenne. Rappelons à ce propos qu'il n'en est pas ainsi pour le Charme lui-même: les populations du sud-est de la France se séparent nettement de celles réunissant des arbres originaires du centre et de l'ouest, par de nombreux caractères de la cupule (LOISEL, 1976). A l'inverse, il serait particulièrement intéressant de connaître le comportement floral des groupements végétaux à répartition principalement méditerranéenne, quand ils se développent hors de la région.

C - Taux mensuel maximal de floraison

Pour l'ensemble des syntaxons retenus, la valeur du taux mensuel maximal de floraison varie entre 55,2% (*Populetum albae ulmetosum campestris*) et 100% (*Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani* et *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*), la moyenne se situant à 81,7% (Fig. 7).

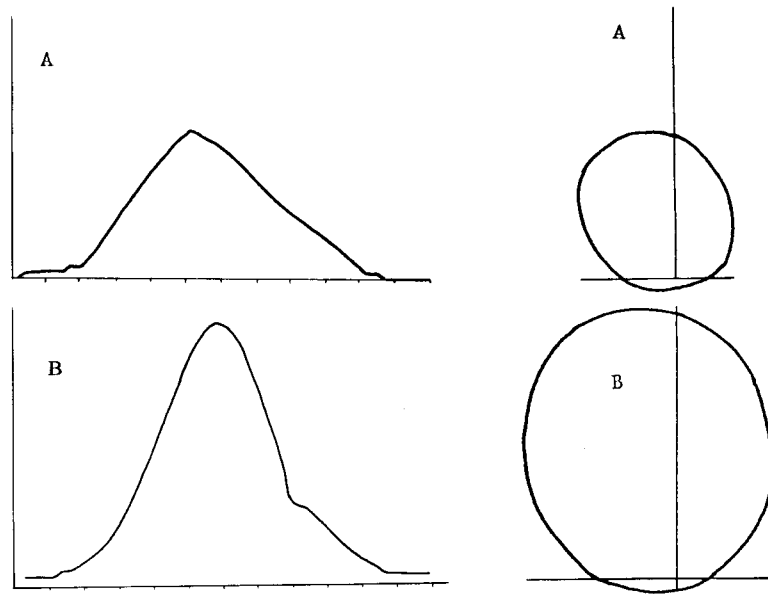


Fig. 7 - Variation du taux mensuel maximal de floraison
 A - *Populetum albae ulmetosum campestris*
 B - *Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani*

a) Variation en relation avec les variables florales statistiques

Le taux mensuel maximal de floraison est indépendant de la position du mois-record, du taux mensuel minimal de floraison et de la tendance de septembre.

Il existe par contre une relation étroite entre cette variable et

- la progression printanière
- la récession du mois-record à août : le "creux estival" est d'autant plus accentué que le taux mensuel maximal est plus élevé ($r = 0,76$)
- le type saisonnier: le taux mensuel maximal est plus prononcé pour les groupements végétaux à maximum de floraison printanier; la valeur moyenne de la variable est de 83,75% pour les syntaxons ayant pour type saisonnier PEAH contre 80,14% pour les phytocénoses caractérisées par le type ÉPAH
- la durée de non-floraison: le test du Khi2 appliqué au tableau de contingence réunissant les valeurs du taux mensuel maximal et la durée de non-floraison est probant. Les valeurs moyennes des taux mensuels maximaux des ensembles de syntaxons établis sur la base des diverses durées de non-floraison sont significativement différentes. Cependant, ces valeurs ne s'ordonnent pas dans une suite logique puisque, par exemple, elles sont respectivement de 82,4%, 75,16% et 88,98% pour les phytocénoses présentant 0, 2 et 3 mois à floraison nulle.

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

La variation du taux mensuel maximal ne s'aligne ni sur l'orientation du grand diamètre de la grande ellipse ni sur celle du vecteur pôle-barycentre.

Elle est par contre corrélée avec

- la longueur du grand diamètre de la grande ellipse: le coefficient de corrélation entre les deux variables est égal à 0,82; elles sont donc intimement liées, le paramètre floral modélisé constituant une bonne représentation graphique de la variable statistique (Fig. 8)
- la longueur du vecteur pôle-barycentre: le barycentre des courbes polaires correspondant aux groupements présentant les taux mensuels maximaux de floraison les plus élevés, sont les plus éloignés de l'origine du repère (Fig. 9)
- la surface enveloppée de la courbe complète: aux plus faibles valeurs du taux mensuel maximal correspondent les plus faibles valeurs de la surface enveloppée et inversement. La valeur (0,79) du coefficient de corrélation souligne le lien étroit existant entre ces deux variables.

Les trois dernières corrélations évoquées sont implicites. Cependant il nous a paru bon de donner méthodiquement toutes les tendances même celles qui semblent tomber sous le sens. C'est que les paradoxes ne manquent pas : ainsi nous avons signalé qu'une corrélation existait entre le taux mensuel maximal et la progression printanière, entre le

taux mensuel maximal et la surface enveloppée, alors que progression printanière et surface enveloppée ne sont pas liées.

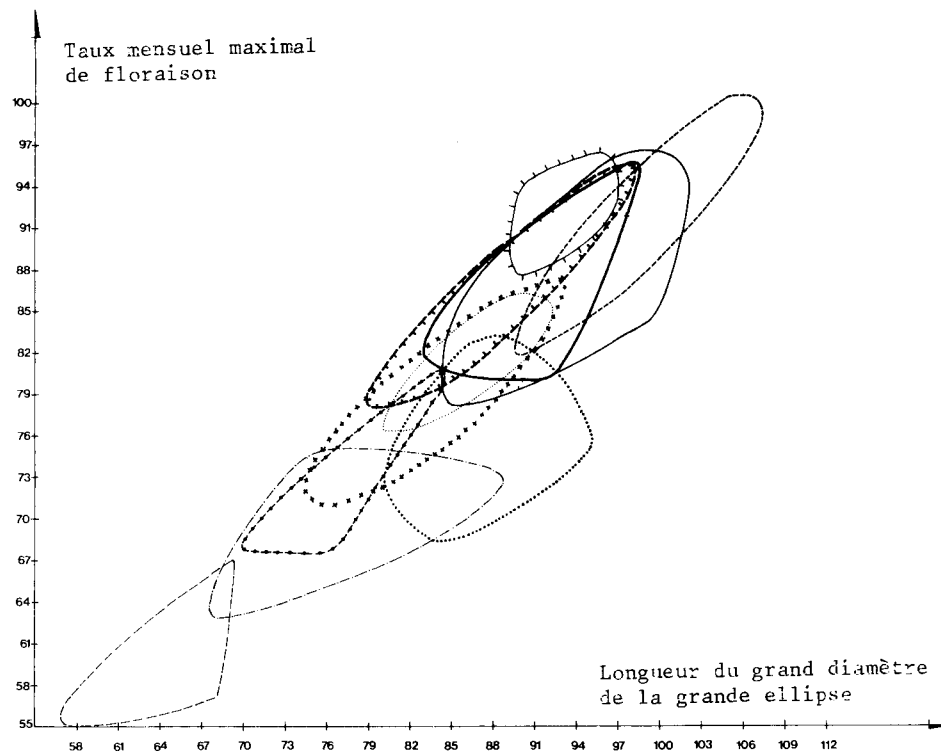


Fig. 8 - Variation du taux mensuel maximal de floraison en fonction de la longueur du grand diamètre de la grande ellipse

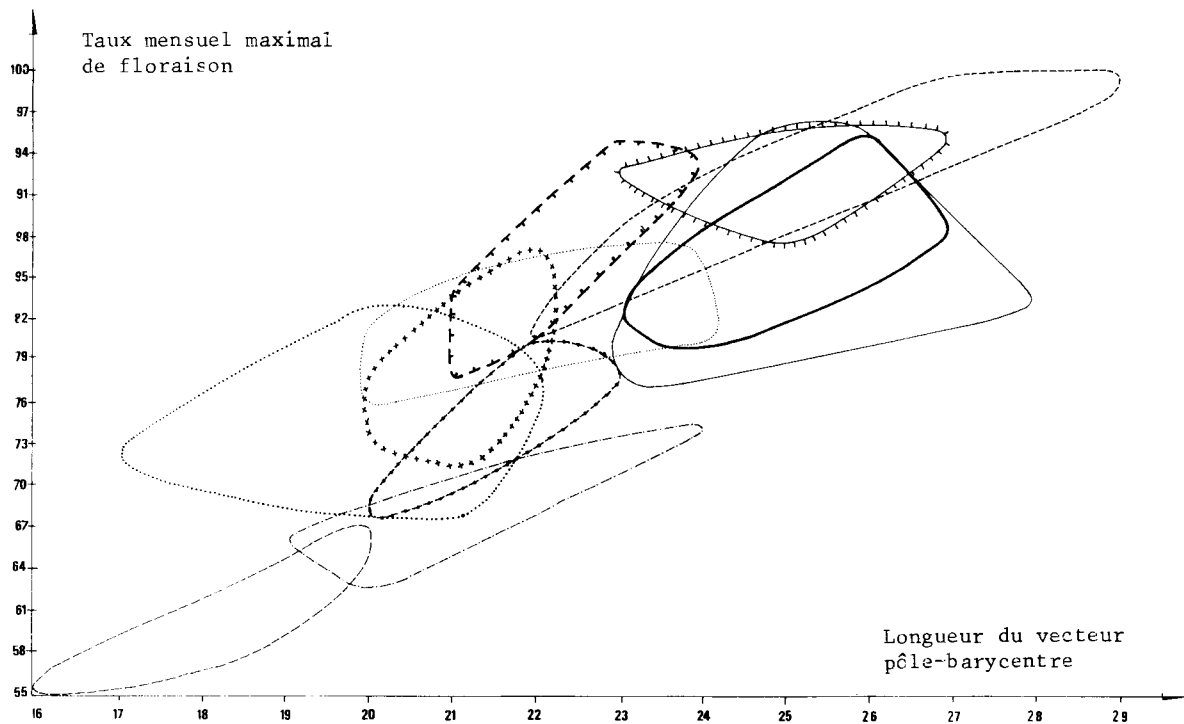


Fig. 9 - Variation du taux mensuel maximal de floraison en fonction de la longueur du vecteur pôle-barycentre

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

Les variations du taux mensuel maximal de floraison sont étroitement corrélées avec celles de ces variables biologiques.

Les valeurs les plus élevées de l'intensité mensuelle de floraison s'observent au niveau

- des syntaxons dominés par les espèces annuelles (88,85%); les remarques faites à propos de la position du mois-record sont encore valables: les espèces annuelles, compte tenu de leurs exigences écologiques voisines, fleurissent en grand nombre au même moment. Au niveau des phytocénoses caractérisées par la dominance des phanérophytes, le taux mensuel maximal est en moyenne de 74,96%; l'association d'espèces à biologie plus diversifiée d'une part, leur répartition en plusieurs strates correspondant à autant de microclimats (thermiques et lumineux) d'autre part, ont pour conséquence un plus grand étalement dans le temps, de la floraison du cortège floristique sans qu'il y ait de pics très marqués. Les formations à hémicryptophytes ou chaméphytes dominants présentent des valeurs du taux mensuel maximal intermédiaires entre celles caractérisant les deux ensembles précédents.

- des groupements de type Pe (constitués uniquement d'herbacées) qui se distinguent nettement de ceux alliant herbacées et chaméphytes (syntype PeCh) par leurs taux supérieurs, les phytocénoses de syntype PePh montrent des taux encore plus bas (15% de moins que ceux des groupements herbacés).

- des syntaxons dominés par les espèces méditerranéennes

- des phytocénoses herbacées (et notamment thérophytiques) méditerranéennes alors que les formations phanérophytiques caducifoliées à caractère non-méditerranéen se remarquent par leurs taux mensuels maximaux de floraison très faibles.

d) Conclusion

Le taux mensuel maximal de floraison s'avère une variable florale particulièrement intéressante.

Nettement corrélée avec de nombreuses autres variables biologiques, elle permet de bien caractériser et différencier les phytocénoses en opposant les herbacées aux phanérophytes, les méditerranéennes aux européennes.

Les fortes corrélations positives existant entre les valeurs de cette variable et différents paramètres modélisés témoignent du caractère fiable de la représentation modélisée.

D - Récession du mois-record à août

Le rapport de la différence du taux mensuel maximal de floraison et du taux du mois d'août, à la durée, exprimée en mois, séparant le mois-record et août varie de 7,7 (*Cyperetum flavescens*) à 34,8 (*Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani*), la valeur moyenne étant de 21,82. (Fig. 10).

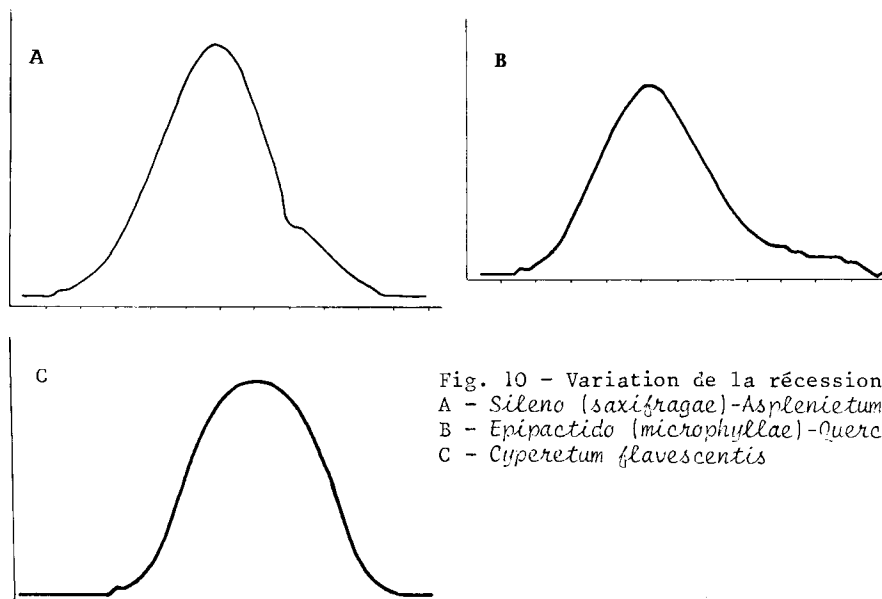


Fig. 10 - Variation de la récession estivale
 A - *Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani*
 B - *Epipactido (microphyllae)-Quercetum ilicis*
 C - *Cyperetum flavescens*

a) Variation en relation avec les autres variables florales statistiques

La récession du mois-record à août n'est corrélée qu'avec le taux mensuel maximal de floraison: elle est d'autant plus forte que le taux mensuel maximal est plus élevé (corrélation positive avec $r = 0,76$).

La récession est totalement indépendante des autres variables florales statistiques y compris celles qui sont corrélées avec le taux mensuel maximal de floraison.

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

Seuls les paramètres exprimés par des nombres cardinaux (longueur du grand diamètre de la grande ellipse, longueur du vecteur pôle-barycentre, surface enveloppée) montrent une faible corrélation avec la récession du mois-record à août (les valeurs du coefficient de corrélation sont respectivement de 0,58, 0,54 et 0,53).

Les graphiques polaires n'apportent donc qu'une illustration médiocre de la récession estivale de l'intensité de floraison.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

les corrélations entre ces variables biologiques et la récession estivale sont relativement bonnes.

- Les groupements phanérophytiques qu'ils soient pris dans leur globalité ou différenciés suivant le type biogéographique dominant, comptent toujours parmi les phytocénoses présentant la récession la plus faible (en moyenne 18,54); le phénomène est encore moins accusé au niveau des syntaxons phanérophytiques non-méditerranéens (15,06). Cette constatation vient compléter la remarque faite dans le paragraphe précédent : la floraison, au sein de ces formations, ne montre pas d'à-coups.

- Les phytocénoses de type Pe (uniquement constituées d'espèces herbacées) se distinguent notamment de toutes les autres mais exclusivement au sein de l'ensemble méditerranéen, par l'amplitude élevée de leur récession estivale (27,96).

- Les syntaxons méditerranéens s'opposent franchement aux européens: les valeurs respectives de la récession du mois record à août sont de 22,49 et 19,16.

- La dominance des phanérophytes d'une part et des espèces non-méditerranéennes d'autre part agissant dans le même sens, il n'est pas étonnant que les ensembles forestiers et préforestiers sclérophylles et caducifoliés soient caractérisés par des récessions estivales moins accentuées que celles des autres formations (pelouses et matorrals). La distinction au sein de chaque ensemble n'est pas possible sur la base de cette variable, exception faite des pelouses acidiphiles qui se détachent nettement de toutes les autres formations par l'intensité de leur creux estival (26,90), les plus basses valeurs étant notées pour les ripisylves " méditerranéennes " (13,77).

d) Conclusion

Bien que peu concrétisée au niveau des graphiques polaires, la récession estivale compte parmi les variables pertinentes car elle traduit les différences existant entre des ensembles floristiques de nature et d'origine différentes; elle permet en effet de distinguer les syntaxons phanérophytiques des herbacés, les méditerranéens des européens, les formations forestières et préforestières des autres communautés végétales.

Remarque

La diversité de forme des "pics" des graphiques cartésiens résulte de la variété des combinaisons de deux variables : la progression printanière et la récession du mois-record à août.

La répartition en classes des valeurs de chacune de ces deux variables permet de caractériser chaque groupement végétal par un couple de données; à chaque couple correspond une forme de pic.

Parmi les neuf combinaisons réalisables à partir de trois classes par variable (forte, moyenne, faible), nous en avons retenu cinq s'accordant à autant de catégories de syntaxons

- syntaxons à progression printanière et récession estivale fortes
- syntaxons à progression printanière forte et récession estivale faible
- syntaxons à progression printanière faible et récession estivale forte
- syntaxons à progression printanière et récession estivale faibles
- syntaxons à progression printanière et récession estivale moyennes

Dès lors se pose la question de savoir si ces différentes catégories établies

sur des critères floraux, peuvent être caractérisées par des données biologiques, biogéographiques ou écologiques.

- Syntaxons à progression printanière et récession estivale fortes

Les caractères suivants l'emportent au niveau des 19 groupements entrant dans cette catégorie

- dominance des thérophytes (à deux exceptions près)
- dominance du caractère méditerranéen (à une exception près).

Forte progression printanière et forte récession estivale sont donc liées à l'adaptation des thérophytes au climat méditerranéen; il y a concentration de la floraison sur une brève période entre les froids hivernaux et la sécheresse estivale (Fig. 11).

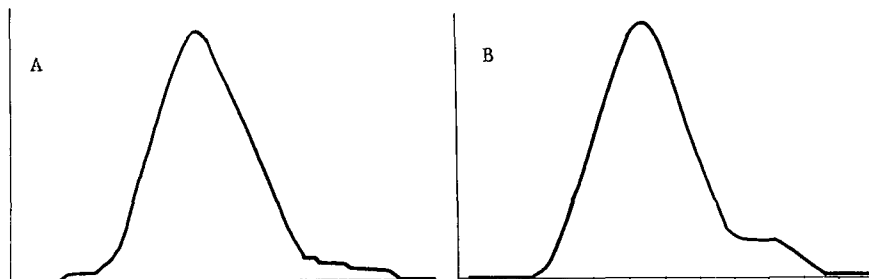


Fig. 11 - Syntaxons à progression printanière et récession estivale fortes

A - *Oenanthe (lachenalii)-Chrysopogonetum grylli*

B - *Onobrychido (caput-galli)-Barbuletum*

- Syntaxons à progression printanière forte et récession estivale faible

Deux phytocénoses seulement entrent dans cet ensemble, il est difficile d'en préciser les caractéristiques car si les deux sont des pelouses, l'une est méditerranéenne, dominée par les hémicryptophytes et présente pour mois-record juin (Fig. 12: A), l'autre n'est pas méditerranéenne, dominée par les thérophytes et offre pour mois-record mai (Fig. 12: B).

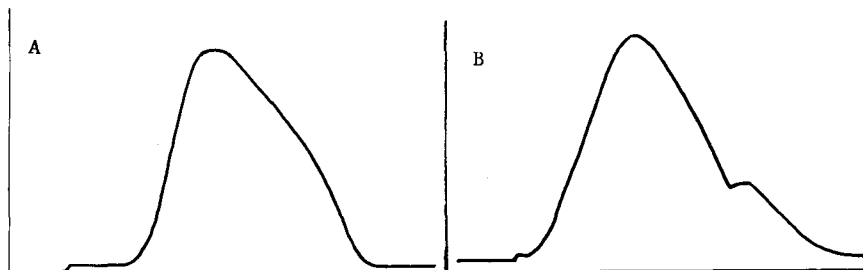


Fig. 12 - Syntaxons à progression printanière forte et récession estivale faible

A - *Lythro (tribracteati)-Teucrietum cravensis*

B - *Trifolio (angustifolii)-Huparrhnetum hirta-pubescentis typicum*

- Syntaxons à progression printanière faible et récession estivale forte

Huit groupements végétaux sont concernés; ce sont essentiellement des formations associant hémicryptophytes et chaméphytes méditerranéens, ayant pour mois-record juin et type saisonnier EPAH. La nature vivace des espèces paraît leur permettre de résister aux premières manifestations de la sécheresse estivale (floraison maximale en juin) mais rapidement celle-ci, en s'accroissant, détermine une chute brutale des processus floraux. La présence, au sein de cette catégorie, des quatre garrigues les moins thermoxérophiles, sur lesquelles l'attention a déjà été attirée, peut laisser supposer que, dans certains cas au moins, l'installation plus tardive de la période de sécheresse explique l'étalement du début du cycle floral sur une durée plus grande.

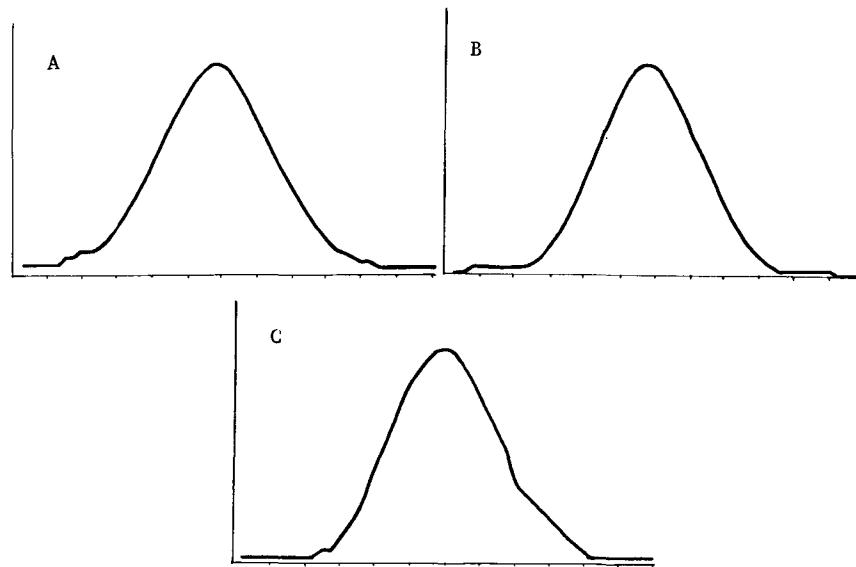


Fig. 13 - Syntaxons à progression printanière faible et récession estivale forte
 A - *Genistetum lobelii typicum*
 B - *Quercus (pubescentis)-Vicia (barbazitae)-Caricetum depauperatae*
 C - *Stachelino (dubiae)-Dorycnietum suffruticosi*

- Syntaxons à progression printanière et récession estivale faibles

Le graphique cartésien présente un pic "émoussé" caractéristique de 23 groupements végétaux; ces derniers sont difficiles à caractériser du point de vue biologique ou biogéographique. Tout au plus peut-on constater que 22 d'entre eux sont dominés par des espèces vivaces (phanérophytes ou hémicryptophytes, exceptionnellement chaméphytes) et correspondent à des formations préforestières ou forestières sclérophylles ou plus souvent caducifoliées. A leur niveau les caractéristiques stationnelles (développement sur sols profonds, en ubac ou en fond de vallon) ou structurales (présence d'une strate arborescente) paraissent atténuer et retarder l'impact du climat régional et notamment celui de la période de sécheresse, la floraison se déroulant sans à-coups brutaux. (Fig. 14).

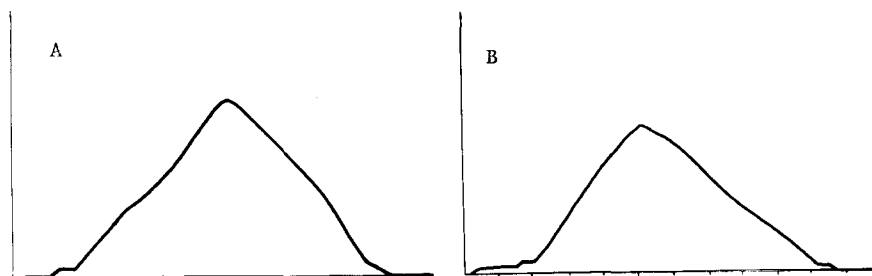


Fig. 14 - Syntaxons à progression printanière et récession estivale faibles
 A - *Alno (glutinosa)-Tiliatum cordatae osmondetosum plumieri*
 B - *Populetum albae ulmetosum campestris*

- Syntaxons à progression printanière et récession estivale moyennes

Il est possible de caractériser globalement les 21 groupements végétaux se rattachant à cette catégorie par les états de variables suivants :

- types biologiques dominants Ph ou Ch (à cinq exceptions près)
- caractère méditerranéen (à une exception près)

Il ne paraît plus possible de faire appel aux conditions stationnelles pour expliquer l'étalement de la floraison car ces groupements, pour la plupart des cistacées, des garrigues (les plus thermoxérophiles) et des formations préforestières sclérophylles, correspondent à des milieux typiquement méditerranéens (chauds et secs).

Si l'on peut dans certains cas encore invoquer l'effet tampon de la couverture arborescente ou arbustive, on est cependant conduit à imaginer que les taxons médi-

terranéens de ces phytocénoses possèdent des caractéristiques intrinsèques leur permettant de s'adapter aux rigueurs du climat méditerranéen.

Il nous paraît enfin intéressant de préciser que le taux mensuel maximal moyen de floraison des 21 phytocénoses de cette catégorie est de 83,9% donc supérieur au taux moyen de l'ensemble des 124 syntaxons pris en compte dans cette étude, qui est de 81,7%; les pentes moyennes caractéristiques de la progression printanière et de la récession estivale des 21 phytocénoses ne sont donc pas dues à une diminution de l'ordonnée du pic des graphiques cartésiens. (Fig. 15).

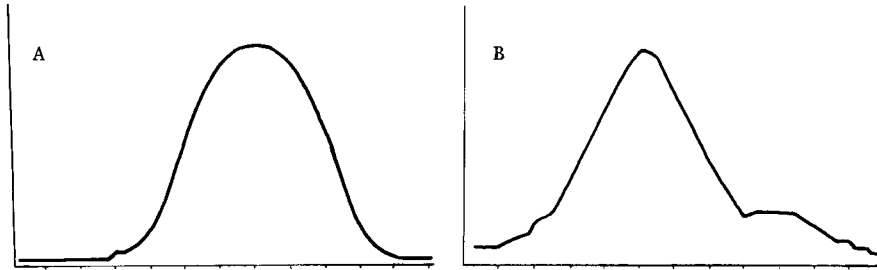


Fig. 15 - Syntaxons à progression printanière et récession estivale moyennes

A - *Cyperetum flavescentis*

B - *Helianthemum (lavandulaefoliae)-Ericetum multiflorae typicum*

La forme du pic du graphique cartésien, traduisant les niveaux de progression printanière et de récession estivale de l'intensité de floraison, s'avère donc d'un intérêt majeur car elle paraît relever à la fois des caractères biologiques, biogéographiques ou écologiques des syntaxons.

E - Tendance de septembre

Trente-deux syntaxons présentent cette particularité; pour huit d'entre eux, le taux mensuel de floraison de septembre augmente par rapport à celui d'août alors qu'il est stable pour les vingt-quatre autres. (Fig. 16).

a) Variation en relation avec les variables florales statistiques

Nous l'avons vu, la réalisation de la tendance de septembre est liée à l'intensité de la progression printanière et à la position du mois-record: les groupements montrant une augmentation ou une stabilité du taux de floraison en septembre, sont préférentiellement des syntaxons à forte progression printanière et ayant mai pour mois-record

Cette tendance est également bien corrélée avec le type saisonnier: plus de 87% des phytocénoses présentant ce caractère soit 87,5% de celles montrant une tendance faible et la totalité de celles qui se différencient par une tendance forte, ont comme type saisonnier PEAH.

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

La tendance de septembre ne présente un lien significatif qu'avec la pente du vecteur pôle-barycentre: le barycentre des groupements montrant une tendance de septembre est significativement plus rapproché du référentiel que celui des autres formations.

Rappelons que la tendance de septembre est parfaitement visualisée sur les graphiques polaires au niveau desquels elle se traduit par une excroissance lobée axée sur septembre.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

L'incidence des phanérophytes et du caractère méditerranéen dans la réalisation de la tendance de septembre est mise en évidence par les constatations suivantes

- sept des huit syntaxons à tendance forte sont dominés par les phanérophytes

- la tendance forte est réellement associée au syntype PhPe

- la tendance de septembre est en liaison étroite avec le caractère méditerranéen des syntaxons (tous les groupements à tendance forte, 95,8% de ceux montrant

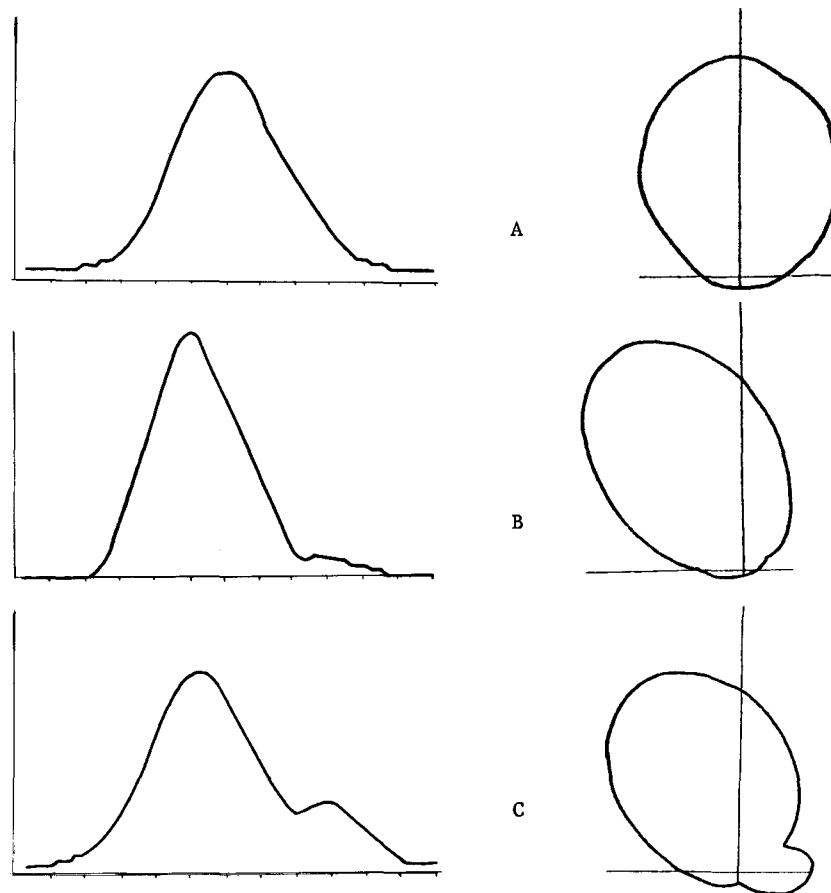


Fig. 16 - Variation de la tendance de septembre
 A - *Festuco (glaucae)-Koelerietum vallesianae* (tendance nulle)
 B - *Cistetum crispum* (tendance faible)
 C - *Oleo-Lentiscetum euphorbietosum dendroidis* (tendance forte)

une tendance faible sont méditerranéens).

- la seule phytocénose non-méditerranéenne présentant ce caractère est un groupement phanérophytique

- près de 82% des formations préforestières sclérophylles, syntaxons phanérophytiques à caractère méditerranéen, présentent une tendance de septembre; 75% des phytocénoses individualisées par la tendance forte sont de ce type.

d) Conclusion

Une conclusion s'impose au terme de l'analyse de la variation de la tendance de septembre: cette variable est particulièrement liée à la nature méditerranéenne des syntaxons. Elle est d'autant plus accentuée (tendance forte) que les phanérophytes méditerranéens sont plus nettement représentés au sein du cortège floristique.

Les syntaxons montrant des tendances fortes comptent parmi les plus thermophiles de la région (*Helianthemo (lavandulaefolii)-Ericetum multiflorae*, divers aspects du *Querco-Pinetum halepensis*, *Oleo-Lentiscetum typicum* et *euphorbietosum dendroidis*, *Calycotomo (spinosae)-Myrtetum communis*, *Helichryso (stoechidis)-Cistetum albidum*); il en est de même des phytocénoses à tendance faible parmi lesquelles on note le *Buffonio (willkomiana)*, *Linarietum galioidis*, le *Cocciferetum*, le *Pistacio (lentisci)-Rhamnetum alaterni*, l'*Arundino (donacis)-Narcissetum tazettae*, les maquis et Cistaies thermophiles à Myrte, etc.

Au contraire, parmi les groupements végétaux ne présentant pas cette tendance de septembre, ceux qui se différencient par la chute la plus importante du taux de

floraison d'août à septembre, sont le plus souvent développés en milieu relativement froid (*Rubus (ulmifolii)*-*Coriarietum myrtifoliae*, *Genistetum lobelii*, Châtaigneraies, *Alno (glutinosae)*-*Tilietum cordatae*, *Euphorbio (dulcis)*-*Carpinetum betuli*, Cistaies rattachées aux *Calluno-Ulicetea*, etc.).

Le rapprochement de ces deux observations permet d'avancer l'hypothèse suivante: la tendance de septembre paraît en relation avec la levée d'une inhibition hydrique de la floraison, cette dernière demeurant par ailleurs en sursis d'une prochaine inhibition thermique. Dans les biotopes parmi les moins secs et les plus chauds, le maintien en septembre et même en octobre de conditions favorables autorise la floraison d'espèces tardives; deux syntaxons (*Oenanthe (lachenalii)*-*Caricetum chaetophyllae allietosum chamaemolini* et *Loto (hispidi)*-*Trifolietum resupinati*) se distinguent par un taux mensuel de floraison stable d'août à octobre.

L'aspect thermique du déterminisme de la tendance de septembre semble vérifié par le cas particulier suivant. Parmi les formations à chute brutale du taux de floraison en septembre, se range l'association à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri*, groupement des sols acides des Maures et de l'Estérel développé dans des mares, cuvettes ou ruisseaux immergés dès l'automne: la mise en eau de ces biotopes a pour conséquence une baisse des températures au niveau du sol, baisse de température qui pourrait expliquer la récession du taux de floraison.

F - Taux mensuel minimal de floraison

Pour l'ensemble des 124 syntaxons, le taux mensuel minimal de floraison varie de 0% (66 phytocénoses) à 9,5% (*Phagnalo (saxatilis)*-*Cheilanthesetum fragrantis*). Précisons que certains groupements ne présentent pas un taux mensuel minimal nul en raison de la prise en compte, dans les listes, de la "floraison" des Ptéridophytes qui, pour certaines, produisent des spores pendant les mois d'hiver.

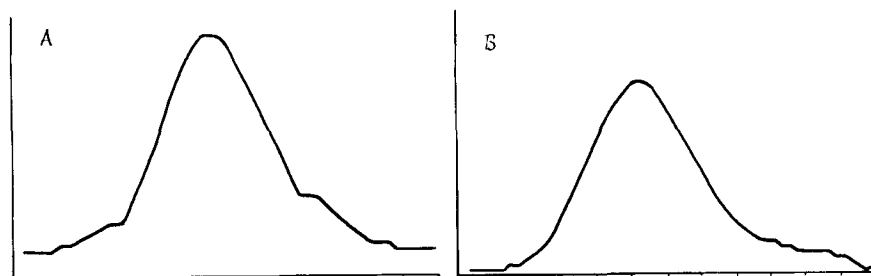


Fig. 17 - Variation du taux mensuel minimal de floraison

A - *Phagnalo (saxatilis)*-*Cheilanthesetum fragrantis*

B - *Epipactido (microphyllae)*-*Quercetum ilicis*

a) Variation en relation avec les variables florales statistiques

Les changements d'état du taux mensuel minimal de floraison ne sont corrélés avec aucune des autres variables florales statistiques.

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

Il n'existe également aucun lien entre le taux mensuel minimal de floraison et les paramètres modélisés.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

Les valeurs moyennes les plus basses du taux mensuel minimal de floraison s'observent au niveau des groupements dominés par les types biologiques extrêmes, thérophytes et phanérophytes, les plus élevées au sein des syntaxons chaméphytiques dont aucun

ne présente de taux nul.

Les phytocénoses constituées uniquement d'espèces herbacées (syntype Pe) ont toutes des taux mensuels minimaux nuls et se distinguent ainsi nettement de toutes les autres; si aux espèces herbacées dominantes sont associés des phanérophytes (PePh), le taux moyen passe à 0,67%; pour les groupements de type PeCh, il atteint 2,42% : la présence des chaméphytes est donc bien déterminante de la valeur du taux mensuel minimal de floraison. Les valeurs les plus élevées se rencontrent d'ailleurs à la fois chez les syntaxons de type PhCh (moyenne: 3,42%) et ceux de type ChPh (4,0%).

En outre, la valeur moyenne du taux mensuel minimal de floraison des phytocénoses méditerranéennes (2,07%) est significativement supérieure à celle des groupements européens (0,46%) et plus généralement non-méditerranéens (0,56%). La dominance des taxons méditerranéens au sein du cortège floristique des formations végétales prises dans leur ensemble, a pour corollaire une floraison hivernale en moyenne plus intense.

La prise en compte simultanée des types biologiques et des types biogéographiques permet de constater que

- les groupements thérophytiques non-méditerranéens présentent les taux les plus bas
- les syntaxons hémicryptophytiques et chaméphytiques méditerranéens montrent les taux les plus élevés
- le caractère méditerranéen détermine une augmentation probante des valeurs du taux mensuel minimal de floraison au sein des phytocénoses hémicryptophytiques et phanérophytiques

H NMéd.	0,77%	Ph NMéd.	0,41%
H Méd.	3,96%	Ph Méd.	2,08%

Ces diverses remarques concourent à révéler l'existence d'un gradient croissant des valeurs du taux mensuel minimal de floraison depuis les groupements dominés par les thérophytes ou les phanérophytes jusqu'aux formations chaméphytiques, et depuis les syntaxons non-méditerranéens jusqu'aux méditerranéens.

Ce double gradient détermine les affinités et les différences relevées d'un type de formation à l'autre.

- les groupements rupicoles, les formations préforestières sclérophylles et les garrigues s'individualisent par les valeurs du taux mensuel minimal de floraison les plus élevées; ces formations ont en commun l'abondance des chaméphytes au sein de leur cortège floristique.
- la totalité des pelouses hygrophiles ou mésohygrophiles, immergées pour la plupart en hiver, 90% des pelouses acidiphiles, composées uniquement d'espèces annuelles, présentent des taux mensuels minimaux nuls.
- les haies, les formations forestières caducifoliées et les ripisylves, groupements pour la plupart dominés par les phanérophytes et à caractère non-méditerranéen, montrent des taux mensuels minimaux en moyenne inférieurs à 1%.

d) Conclusion

Le taux mensuel minimal de floraison n'étant corrélé ni avec les autres variables florales statistiques ni avec les paramètres modélisés, peut paraître comme n'apportant que peu d'informations.

Cependant, ses liens étroits avec les caractéristiques biologiques et biogéographiques des syntaxons, en font une variable du plus grand intérêt quant à la diversité des réponses des phytocénoses à la saison froide.

G - Durée de non-floraison

Le nombre de mois à floraison nulle varie de 0 à 6 mois. 53% des syntaxons montrent au moins un mois sans floraison; deux d'entre eux (*Cyperetum flavescens* et *Orchido-Brometum*) cessent de fleurir pendant la moitié de l'année (Fig. 18).

a - Variation en relation avec les variables florales statistiques

Nous avons déjà fait mention des liens existant entre la durée de non-floraison d'une part, la position du mois-record et le taux mensuel maximal de floraison d'autre

part. Une longue durée de non-floraison correspond notamment à un mois-record tardif.

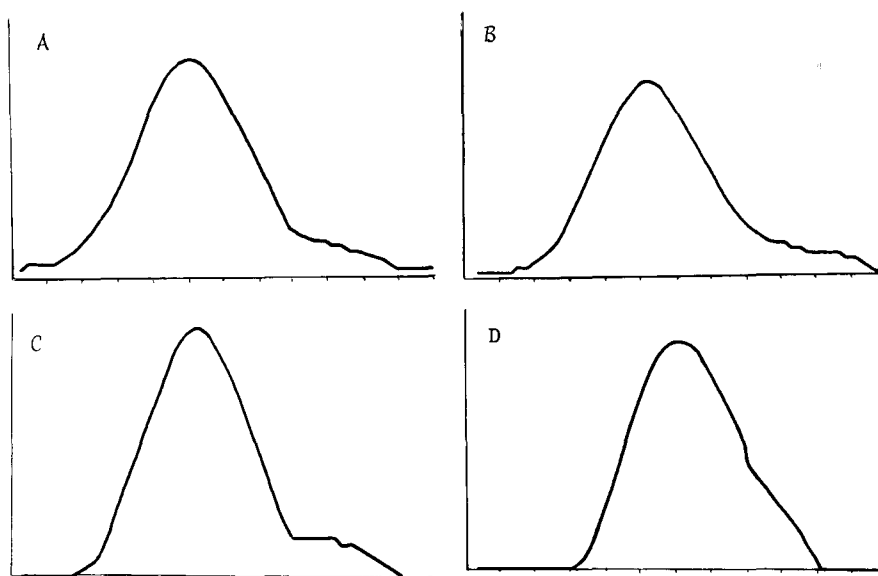


Fig. 16 - Variation de la durée de non-floraison

- A - *Rosmarino officinalis*-*Lithospermetum fruticosi* (a Buis)(aucun mois)
 B - *Epipactido microphyllae*-*Quercetum ilicis* (un mois)
 C - *Trifolietum scabro-tomentosi* (deux mois)
 D - *Ornido-Brometum* (six mois)

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

Le test du Khi2 appliqué au tableau de contingence réunissant les états de la surface enveloppée et les divers cas de durée de non-floraison est probant. Cependant la comparaison des moyennes des valeurs de surface enveloppée correspondant aux syntaxons caractérisés par 6 mois d'arrêt de floraison (18,35%), 5 mois (17,55%), 4 mois (17,23%), 3 mois (17,10%), 2 mois (13,35%) ou aucun mois (16,48%) ne permet pas d'établir de corrélations précises entre la surface enveloppée et la durée de non-floraison; il est donc difficile de tirer un enseignement de cette analyse.

La durée de non-floraison n'est corrélée avec aucun des autres paramètres floraux modélisés.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

Comme nous l'avons déjà précisé, les groupements dominés par les chaméphytes n'ont jamais de taux mensuel minimal de floraison nul; ils ne présentent donc aucun mois de non-floraison.

Il existe un gradient décroissant de la valeur de la durée de non-floraison depuis les groupements thérophytiques (en moyenne 2,44 mois) jusqu'aux syntaxons chaméphytiques (0 mois) en passant par les hémicryptophytes (1,27 mois) et les phanérophytiques (1,00 mois). Ce gradient varie en sens inverse de celui mis en évidence lors de l'analyse de la variation du taux mensuel minimal de floraison, sans que les variables soient corrélées.

La prise en compte des syntypes biologiques permet d'affiner ces remarques.

- Les groupements à chaméphytes dominant sur les espèces herbacées ou les phanérophytes, ou dominés par les phanérophytes fleurissent toute l'année.
- Les syntaxons uniquement constitués d'espèces herbacées s'individualisent par un nombre moyen élevé de mois à floraison nulle.

La durée de non-floraison est nettement plus courte au niveau des phytocénoses méditerranéennes (1,10 mois) qu'au sein des formations européennes (4,69 mois). Remarquons que les deux associations végétales cessant de fleurir pendant 6 mois ne sont

pas méditerranéennes.

Les groupements rupicoles, les garrigues et les formations préforestières et forestières sclérophylles se distinguent par la brièveté de la durée de non-floraison; les chaméphytes sont bien représentés à leur niveau.

Ils s'opposent à l'ensemble caducifolié, aux maquis et cistaies, et aux pelouses, qui tous sont riches en espèces herbacées et montrent en moyenne de un mois et demi à trois mois sans floraison.

d) Conclusion

La durée de non-floraison d'un groupement végétal est d'autant plus élevée que celui-ci est plus riche en espèces herbacées et qu'il renferme plus de taxons à répartition non strictement méditerranéenne. Elle est nulle pour les phytocénoses individualisées par l'abondance des chaméphytes méditerranéens.

H - Type saisonnier

Cinq types saisonniers d'inégale fréquence ont été déterminés

- PEAH (63 groupements)
- PEHA (2 groupements)
- EPAH (57 groupements)
- EPHA (1 groupement)
- EAPH (1 groupement)

Les premier, troisième et cinquième types saisonniers sont illustrés par la figure 19.

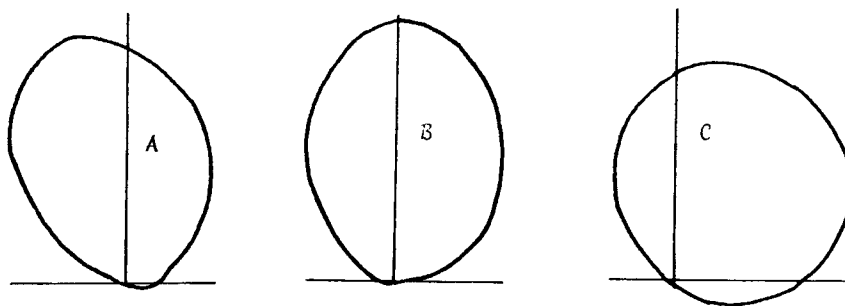


Fig. 19 - Variation du type saisonnier

- A - Association à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri* (PEAH)
- B - Groupement à *Artemisia molinieri* (EPAH)
- C - *Cyperetum flavescens* (EAPH)

a) Variation en relation avec les variables florales statistiques

Les remarques faites précédemment quant aux liens existant entre le type saisonnier et les autres variables florales statistiques peuvent être résumées comme suit.

- Le type saisonnier PEAH caractérise les syntaxons s'individualisant également par une forte progression printanière, le mois-record en mai, un fort taux mensuel maximal de floraison; la réalisation de la tendance de septembre est aussi liée à ce type de groupement (près de 45% de ces phytocénoses).

- Le type saisonnier EPAH s'accorde au contraire avec une progression printanière faible, la position du mois-record en juin, un taux mensuel maximal peu accusé; quatre seulement des 57 groupements ainsi caractérisés présentent une tendance de septembre (faible d'ailleurs).

- Le type saisonnier EAPH n'a été observé qu'au niveau du *Cyperetum flavescens* c'est-à-dire un syntaxon à progression printanière plutôt faible, à taux mensuel maximal élevé et surtout à mois-record en juillet.

- Les types PEHA et EPHA ne sont notés qu'au niveau des Charmaies sur lesquelles nous avons déjà attiré l'attention; le premier type concerne les sous-associations *typicum* et *muscarietosum botryoidis* de l'*Euphorbia dulcis*-*Carpinetum betuli* qui diffèrent des syntaxons de type PEAH par une faible progression printanière et un taux mensuel maximal de floraison bas; ils ne montrent pas de tendance de septembre.

La sous-association *quercetosum cerridis* se singularise par le type saisonnier EPHA; elle ne se distingue des phytocénoses de type EPAH que par la position du mois-record qui se situe en mai et juin (ces deux mois, en effet, correspondent au taux mensuel

maximal de floraison).

b) Variation en relation avec les paramètres floraux modélisés

Le type saisonnier PEAH est associé à

- une surface enveloppée moyenne faible (15,51%)★
- une forte pente angulaire du grand diamètre de la grande ellipse (-31,78°)
- une faible pente angulaire du vecteur pôle-barycentre (164,28°)
- une faible longueur de ce même vecteur (22,33).

Le type saisonnier EPAH s'accorde avec

- une surface enveloppée moyenne élevée (16,11%)
- une pente angulaire du grand diamètre de la grande ellipse faible (-17,29°)
- une pente angulaire du vecteur pôle-barycentre forte (181,01°)
- une longueur plus importante de ce vecteur (23,42).

Le *Cyperetum flavescens*, quant à lui, est caractérisé par les valeurs suivantes :

- surface enveloppée: 19,5%
- pente du grand diamètre de la grande ellipse: -60°
- pente du vecteur pôle-barycentre: 213°
- longueur de ce vecteur: 28

Deux constatations s'imposent à l'issue de cette analyse.

Il existe un gradient croissant des valeurs de la surface enveloppée, de la pente angulaire et de la longueur du vecteur pôle-barycentre depuis les syntaxons ayant pour type saisonnier PEAH jusqu'au *Cyperetum flavescens* (type EPAH) en passant par les phytocénoses de type EPAH.

La variation de la pente angulaire du grand diamètre de la grande ellipse est plus difficile à interpréter.

Il n'en reste pas moins que l'association précise existant entre la pente du grand diamètre de la grande ellipse et celle du vecteur pôle-barycentre d'une part, et le type saisonnier d'autre part, se traduit par une répartition différenciée de la surface enveloppée de la courbe polaire. En effet, comme l'ont déjà souligné LAVAGNE et VIGNES (1981), les courbes polaires des syntaxons à floraison printanière sont essentiellement contenues dans le quadrant nord-ouest du référentiel s'opposant ainsi aux courbes des phytocénoses à floraison estivale ou automnale qui occupent le quadrant nord-est (Fig. 19).

La concordance étroite existant entre les variations de trois des paramètres floraux modélisés et celle du type saisonnier permet de mettre l'accent sur la fiabilité du modèle et l'importance de la prise en compte du type saisonnier.

c) Variation en relation avec les types biologiques et biogéographiques

Les deux principaux types saisonniers se rencontrent au niveau de pratiquement tous les ensembles de groupements, établis sur les critères biologiques ou/et biogéographiques. Cependant

- le type PEAH est plus particulièrement associé aux
 - . groupements thérophytiques (63,8% d'entre eux), chaméphytiques (75%) et phanérophytiques (67,4%)
 - . syntaxons de type PhCh et ChPh (52,3%)
 - . phytocénoses à espèces herbacées dominées par les autres types biologiques (77%)
 - . ensembles méditerranéens (64,8%)
- le type EPAH est lié aux
 - . groupements hémicryptophytiques (84,8%)
 - . syntaxons à espèces herbacées dominantes (62%) ou à chaméphytes dominés (68,8%)
 - . phytocénoses européennes (78,2%) et plus généralement non-

★ Les différences entre les moyennes des valeurs des divers paramètres correspondant à chaque type saisonnier sont significatives.

méditerranéennes (83,8%).

Ces particularités se retrouvent au niveau des types de formations.

- Le type PEAH caractérise toutes les formations préforestières sclérophylles, 90% des pelouses acidiphiles, 88,8% des maquis et cistaies, 75% des formations forestières sclérophylles et 64,2% des garrigues (3 des 9 garrigues concernées sont intégrées à l'alliance *Rosmarino-Ericion*).

- Le type EPAH différencie tous les groupements rupicoles, 75% des pelouses calcaricoles et 71,4% des formations caducifoliées.

- Le *Cyperetum flavescens* (type saisonnier EAPH) est une pelouse dominée par les hémicryptophytes et les taxons européens, caractérisée par le syntype PeCh.

d) Conclusion

Le type saisonnier dont les changements d'état sont corrélés avec de nombreuses autres variables statistiques et notamment les plus pertinentes, constitue en quelque sorte une variable agrégeant divers autres caractères floraux et discriminante au niveau de l'individualisation des divers types de groupements végétaux.

L'étroitesse des liens existant aussi entre le type saisonnier et divers paramètres floraux modélisés vient renforcer cette constatation.

Le fait que le *Cyperetum flavescens* - groupement certainement le plus remarquable par son originalité - soit associé à un type saisonnier particulier, témoigne de la sensibilité de la variable dans sa réponse aux caractères floraux, biologiques et biogéographiques.

Dès lors, une conclusion paraît s'imposer : le type saisonnier est une variable parmi les plus performantes quant à la définition des ensembles végétaux sur le plan floral.

2 - Paramètres floraux modélisés

A - Longueur du grand diamètre de la grande ellipse

Les valeurs prises par ce paramètre se répartissent entre 57,2 (*Populetum albae ulmetosum campestris*) et 119,4% (*Agropyretum mediterraneum*), la moyenne se situant à 81,7%. Le *Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani* et le *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli* présentent les deux valeurs immédiatement inférieures au maximum. Si l'on se rappelle que ces deux associations végétales et le *Populetum albae ulmetosum campestris* montrent les valeurs extrêmes du taux mensuel maximal de floraison et que le taux de corrélation entre cette variable statistique et la longueur du grand diamètre est de 0,82, il est possible de corroborer l'affirmation faite précédemment: la longueur du grand diamètre de la grande ellipse constitue une bonne représentation graphique du taux mensuel maximal de floraison; ceci est d'autant plus intéressant que ce paramètre modélisé n'est vraiment bien corrélé qu'avec cette variable statistique tout en l'étant cependant aussi avec deux autres paramètres modélisés: la longueur du vecteur pôle-barycentre et la surface enveloppée de la courbe polaire (Fig. 21 et 22).

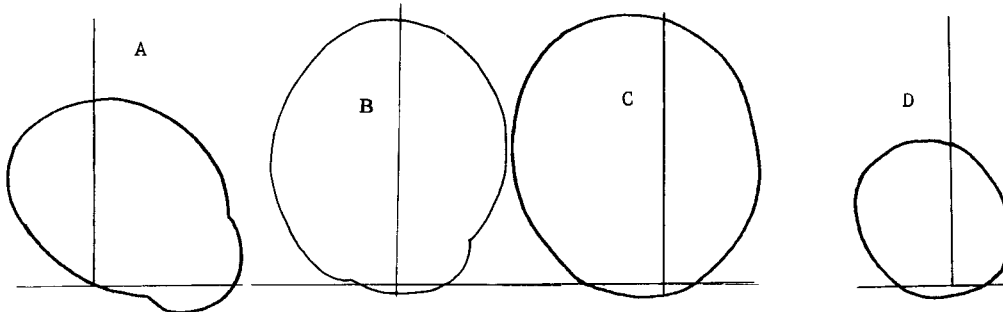


Fig. 20 - Variation de la longueur du grand diamètre de la grande ellipse

- A - *Agropyretum mediterraneum*
- B - *Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani*
- C - *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*
- D - *Populetum albae ulmetosum campestris*

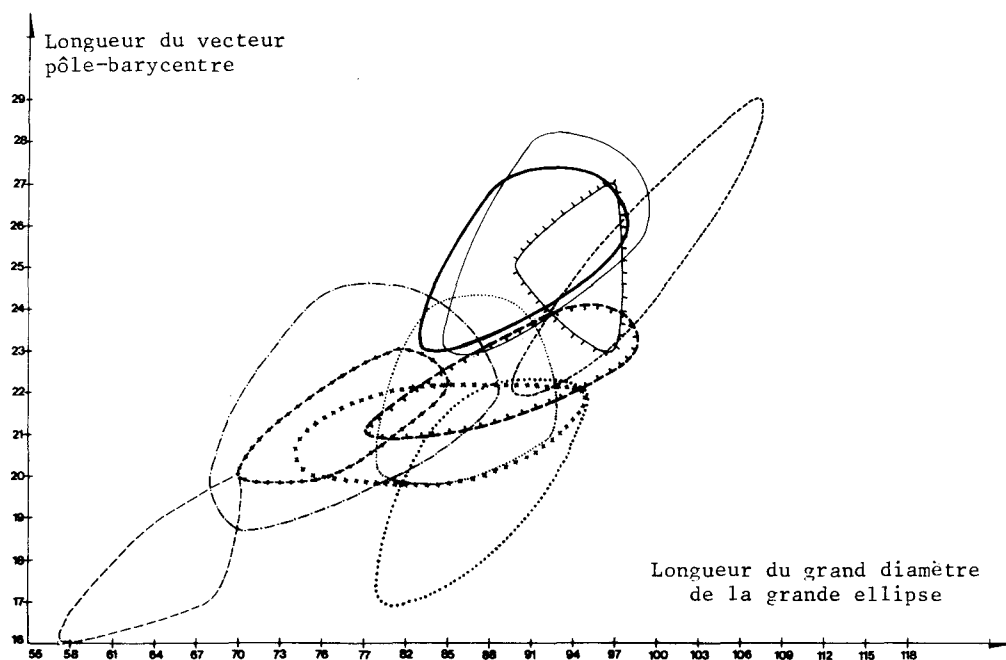


Fig. 21 - Variation de la longueur du vecteur pôle-barycentre en fonction de la longueur du grand diamètre de la grande ellipse

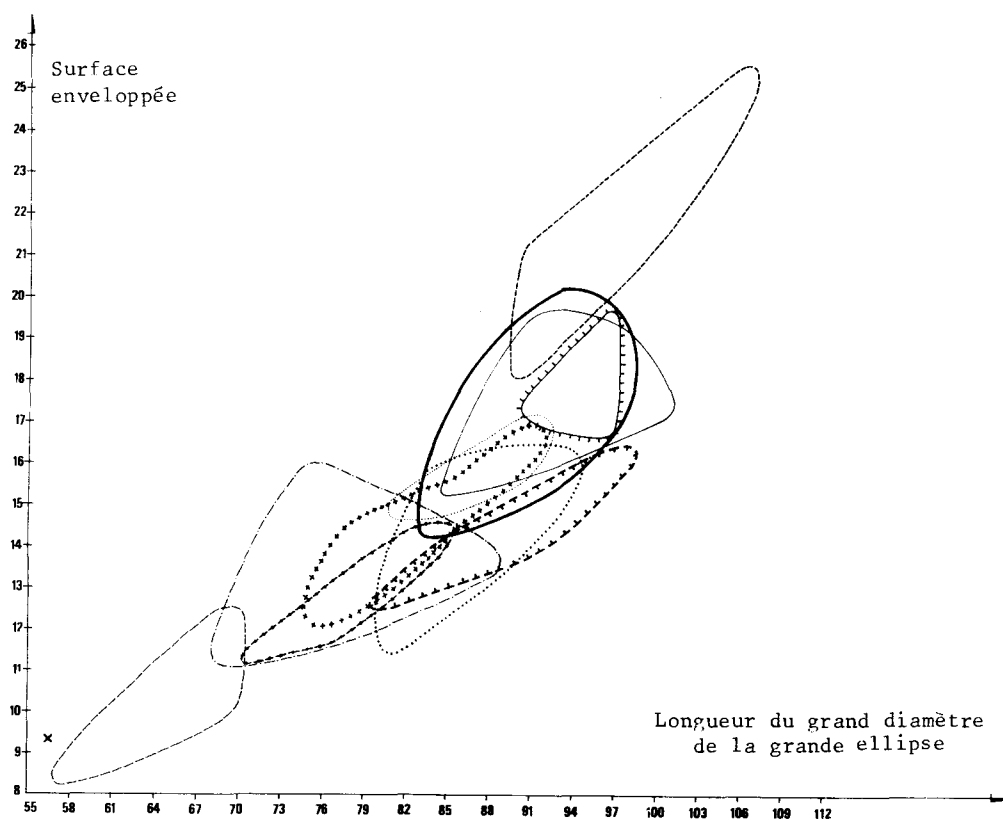


Fig. 22 - Variation de la surface enveloppée en fonction de la longueur du grand diamètre de la grande ellipse

On ne sera donc pas étonné de constater que la longueur du grand diamètre de la grande ellipse montre les mêmes associations que le taux mensuel maximal de floraison. Ainsi, les valeurs les plus grandes caractérisent

- les groupements thérophytiques en les opposant aux syntaxons phanérophytiques
- les groupements dominés plus généralement par les espèces herbacées seules ou associées aux chaméphytes, qui se distinguent nettement des phytocénoses de type PePh et PhPe
- les syntaxons méditerranéens qui contrastent avec les européens
- les pelouses thérophytiques méditerranéennes alors que les formations phanérophytiques caducifoliées non-méditerranéennes présentent les valeurs les plus basses.

La longueur du grand diamètre de la grande ellipse s'avère donc un paramètre doublement intéressant car il matérialise le taux mensuel maximal de floraison et, par la correspondance quasiment parfaite de ses changements d'état avec les variations de la variable statistique, souligne la validité du modèle proposé.

B - Pente du grand diamètre de la grande ellipse

Les valeurs de ce paramètre qui traduit la diversité de l'orientation de la courbe polaire, varient de -85° (*Spartio (juncei)-Clematidetum vitalbae* variante à *Cornus sanguinea*) à $+87^\circ$ (*Inulo (viscosae)-Oryzopsidetum miliaceae*), la moyenne se situant à $+25,5^\circ$ (Fig. 21).

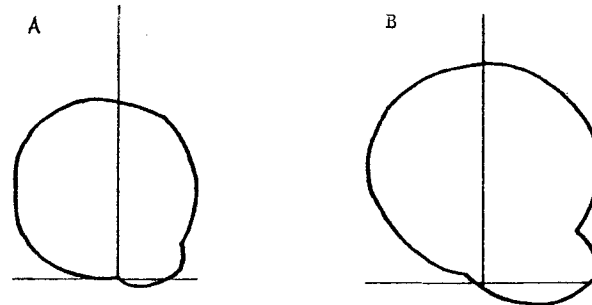


Fig. 23 - Variation de la pente du grand diamètre de la grande ellipse
A - *Spartio (juncei)-Clematidetum vitalbae* variante à *Cornus sanguinea*
B - *Inulo (viscosae)-Oryzopsidetum miliaceae*

La pente du grand diamètre de la grande ellipse n'est corrélée avec aucun autre paramètre modélisé mais l'est avec deux variables statistiques: la position du mois-record et le type saisonnier.

L'information apportée par ce paramètre modélisé reste néanmoins en deçà de celle fournie par les variables statistiques. Les corrélations existant entre la pente du grand diamètre et les types biologiques et/ou biogéographiques permettent cependant de confirmer que la floraison est plus tardive au niveau

- des groupements dominés par les hémicryptophytes
- des syntaxons de type PeCh
- des phytocénoses européennes et plus généralement non-méditerranéennes
- des groupements de type PhPe NMéd.
- des formations rupicoles, des pelouses calcaricoles, des garrigues les moins thermophiles et des ripisylves "méditerranéennes".

Malgré la restriction de l'information dont elle est porteuse, la pente du grand diamètre de la grande ellipse traduit d'une manière fiable la plus ou moins grande précocité de la floraison des groupements végétaux.

C - Longueur du vecteur pôle-barycentre

La longueur du vecteur pôle-barycentre varie entre 16 (*Populetum albae*

ulmetosum campestre) et 29% (*Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*), pour une moyenne de 22,83% (Fig. 24).

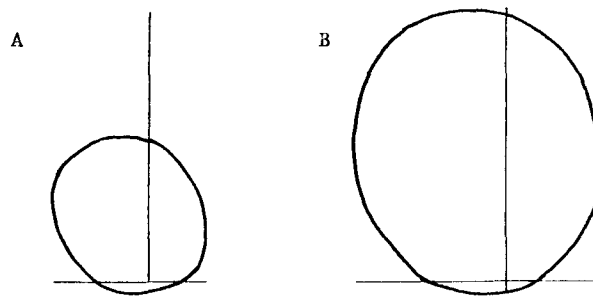


Fig. 24 - Variation de la longueur du vecteur pôle-barycentre
A - *Populetum albae ulmetosum campestre*
B - *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*

Ce paramètre est bien corrélé avec le taux mensuel maximal de floraison, la position du mois-record et le type saisonnier.

La recherche de corrélation éventuelle avec les autres paramètres modélisés a permis de mettre en évidence des relations étroites entre la longueur du vecteur pôle-barycentre et la surface enveloppée de la courbe polaire ($r = 0,79$) (Fig. 25).

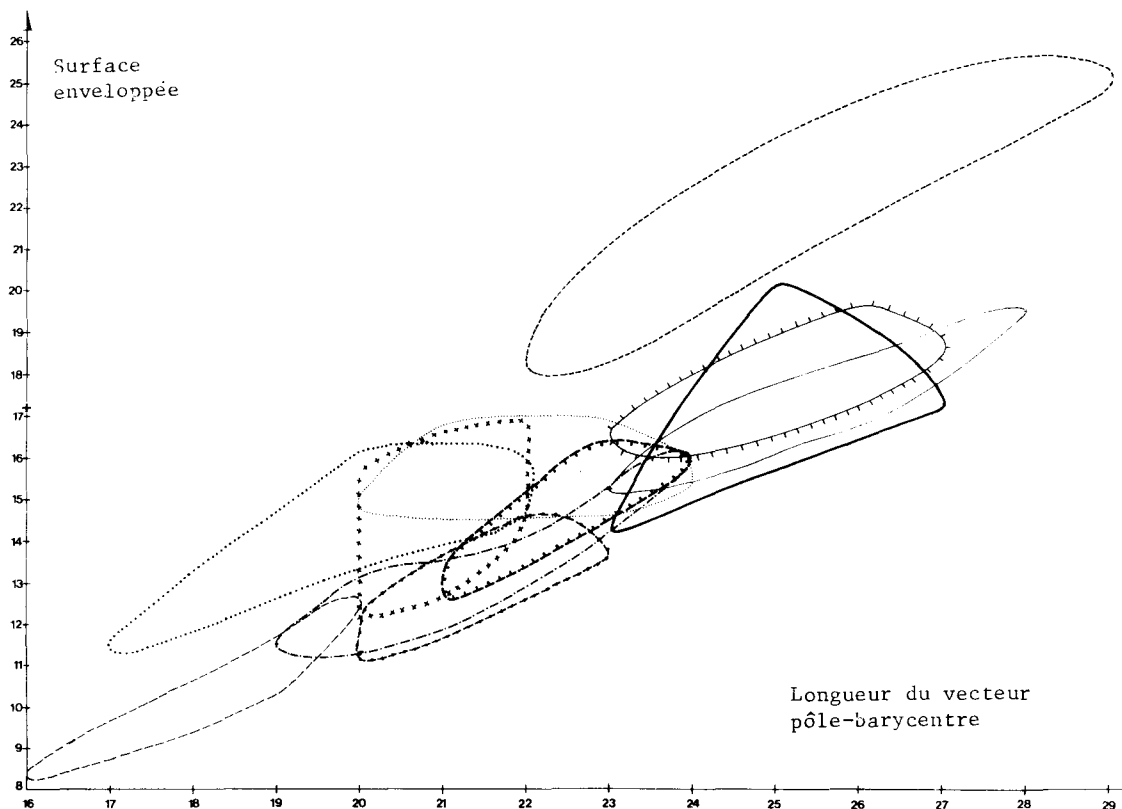


Fig. 25 - Variation de la surface enveloppée de la courbe polaire en fonction de la longueur du vecteur pôle-barycentre

L'analyse de la variation de la longueur du vecteur pôle-barycentre en fonction des types biologiques et/ou biogéographiques conduit aux remarques suivantes.

- Il existe un gradient décroissant des valeurs du paramètre depuis les groupements thérophytiques et hémicryptophytiques (respectivement 24,72 et 23,78%) jusqu'aux syntaxons phanérophytiques (20,67%) en passant par les phytocénoses chaméphytiques (22,25%). Ce gradient persiste quand on regroupe les espèces herbacées ou quand on compare les groupements des divers types au sein des ensembles méditerranéens ou non-méditerranéens.

- La prise en compte des syntypes biologiques ne permet d'opposer que deux ensembles: les groupements de syntypes Pe, PeCh et ChPe présentent des valeurs moyennes supérieures à celles de l'ensemble réunissant les phytocénoses de syntypes PePh, ChPh, PhPe et PhCh. Cette distinction est encore possible en introduisant les syntypes biogéographiques.

- Il est possible d'opposer, avec un coefficient de sécurité de 95%, les groupements méditerranéens (23,05%) et européens (21,62%). Cependant les ensembles méditerranéens et non-méditerranéens s.l. ne peuvent être discriminés sur la base de la longueur du vecteur pôle-barycentre, la différence entre les deux moyennes des valeurs n'étant pas significative.

- Au sein des formations, le paramètre présente des valeurs décroissantes suivant le gradient suivant

Groupements rupicoles	----	Matorrals	----	Ensemble sclérophylle
Pelouses				Ensemble caducifolié

Les ripisylves "méditerranéennes" se différencient cependant nettement, au sein du dernier groupe, par leur valeur moyenne très basse (18%).

La longueur du vecteur pôle-barycentre est donc un paramètre présentant un intérêt certain, car lié à la fois à l'intensité et à l'époque de floraison maximale, il fournit des informations sensiblement différentes de celles apportées par la longueur du grand diamètre de la grande ellipse.

D - Pente du vecteur pôle-barycentre

Les valeurs-limites de ce paramètre sont 153° (Cistaies à *Cistus monspeliensis*, *Cistus salviaefolius* et *Myrtus communis*) et 213° (*Cyperetum flavescentis*), la moyenne étant de 172,26° (Fig. 26).

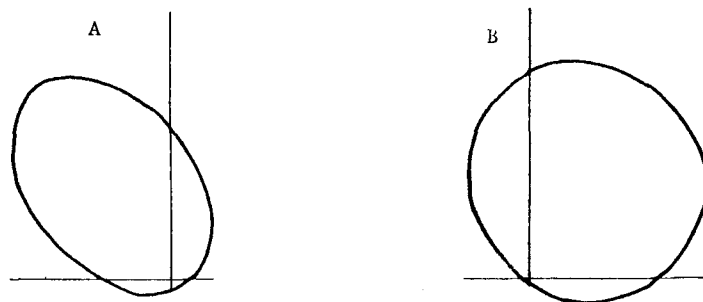


Fig. 26 - Variation de la pente du vecteur pôle-barycentre
A - Cistaies à *Cistus monspeliensis*, *C. salviaefolius* et *Myrtus communis*
B - *Cyperetum flavescentis*

Nous l'avons vu, la pente du vecteur pôle-barycentre est un témoin graphique de la position dans le temps du maximum mensuel et saisonnier de floraison. Le grand intérêt de ce paramètre est confirmé par le fait suivant. La date précise théorique de la réalisation du maximum de floraison de chaque syntaxon a été calculée; elle est étroitement corrélée avec la pente du vecteur pôle-barycentre (coefficient de corrélation = 0,86). La pente du vecteur est d'autant plus accusée que le maximum de floraison est plus tardif (Fig. 27).

Tout aussi importante est la corrélation existant entre ce paramètre et la réalisation de la tendance de septembre car la position angulaire en est, outre la valeur du taux mensuel de floraison, la seule matérialisation chiffrée: les syntaxons s'individualisant par la tendance de septembre sont caractérisés par une courbe polaire dont le

barycentre est plus rapproché du référentiel que celui correspondant aux formations ne présentant pas cette particularité.

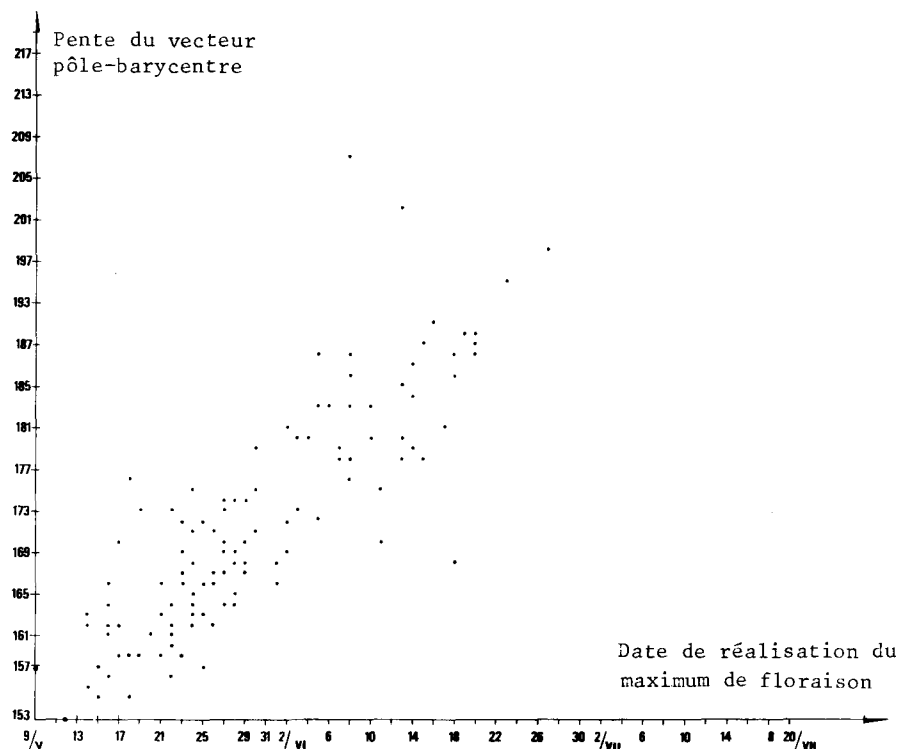


Fig. 27 - Variation de la pente du vecteur pôle-barycentre en fonction de la date de réalisation du maximum de floraison

Au niveau des formations végétales, les valeurs les plus élevées se rencontrent au sein

- des groupements hémicryptophytiques
- des syntaxons européens (et plus généralement non-méditerranéens)
- des phytocénoses de syntypes Th NMéd., N Méd. et NMéd, Ph NMéd.

Il est en outre possible de distinguer

- les groupements rupicoles, les pelouses et les formations caducifoliées, aux pentes plus accusées que celles des matorrals et des formations sclérophylles
- les pelouses acidiphiles plus précoces que les calcaricoles et les hygrophiles
- les formations forestières sclérophylles plus tardives que les préforestières sclérophylles.

Les liens étroits existant entre la pente du vecteur pôle-barycentre d'une part et la date de réalisation du maximum de floraison et la tendance de septembre d'autre part, témoignent de l'importance de ce paramètre pour la détermination des caractéristiques florales des groupements végétaux.

E - Surface enveloppée de la courbe polaire

La surface enveloppée varie de 8,4 (*Populetum albae ulmetosum campestris*) à 25,3% (*Linario (origanifoliae)-Galiatum pusilli*), pour une moyenne de 15,74% (Fig. 26).

Rappelons que ce paramètre est lié à diverses variables florales statistiques: taux mensuel maximal de floraison, durée de la non-floraison et type saisonnier.

La surface enveloppée est également corrélée avec la longueur et la pente du grand diamètre de la grande ellipse, la longueur du vecteur pôle-barycentre.

Ce paramètre témoigne donc de la durée et de l'intensité moyennes de floraison des espèces prises globalement c'est-à-dire des syntaxons végétaux.

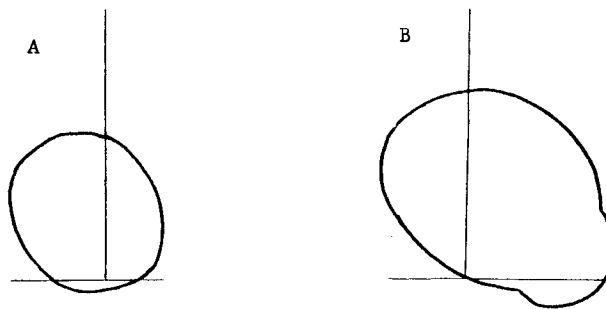


Fig. 28 - Variation de la surface enveloppée de la courbe polaire

A - *Populetum albae ulmetosum campestris*

B - *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*

Les variations de la surface enveloppée en fonction de la dominance de tel ou tel type biologique ou biogéographique au niveau des groupements, sont également bien marquées. Les remarques suivantes peuvent être faites.

- La valeur de la surface enveloppée est plus forte pour les syntaxons dominés par les thérophytes (17,22%) et les hémicryptophytes (16,99%), plus faible pour les groupements phanérophytiques (13,49%).

- Les phytocénoses de type PeCh (13,06%) et Pe (17,47%) présentent les valeurs de surface enveloppée les plus élevées. Quand les espèces herbacées sont associées aux phanérophytes (PePh) ou dominées par ceux-ci (PhPe), les syntaxons correspondants ont des surfaces enveloppées plus faibles (respectivement 14,0 et 13,37%). Ceci est probablement en relation avec la réduction de l'éclairement au niveau des groupements de ces deux types, les pelouses présentant un microclimat plus lumineux.

La différence constatée entre les moyennes des valeurs rencontrées au sein des formations de type PePh (14,0%) et ChPh (15,81%) témoigne de l'incidence des végétaux de type chaméphyte: leur dominance entraîne une hausse de la valeur de la surface enveloppée qui paraît indiquer que les chaméphytes ont tendance à fleurir plus intensément et plus longtemps que les espèces herbacées.

- La surface enveloppée est d'autant plus importante que l'élément méditerranéen est mieux représenté dans le cortège floristique des associations végétales.

Ces diverses constatations expliquent et permettent d'avancer les conclusions suivantes.

- Il existe un gradient des valeurs de la surface enveloppée autorisant le classement, par ordre décroissant, des différents types de syntaxons comme ci-après

PeMéd. et NMéd.	----	ChPeMéd.	----	PhChMéd	----	PePhMéd.	----	PhPeNMéd.	----	PhPeNMéd.
PeChMéd. et NMéd.	----	ChPhMéd.	----					PePhNMéd.	----	

- De la même façon et suivant le même gradient, il est aisé de classer les différentes formations comme suit

Groupements rupicoles --- Pelouses --- Matorrals --- Ensemble sclérophylle --- Ensemble caducifolié

- Sur la base des valeurs moyennes de la surface enveloppée, il est également possible de distinguer des ensembles de groupements appartenant à un même type de formation.

. Les pelouses, bien que non discriminées entre elles, se reconnaissent à leurs valeurs voisines de 17%, soit plus que les garrigues (15,8%) et les maquis et cistaies (14,5%) et les formations préforestières sclérophylles (14,5% également).

. Les valeurs les plus faibles caractérisent les ripisylves "méditerranéennes" (10,2%), les formations forestières caducifoliées (12,4%) et les haies (12,9%). Ces diverses formations sont, à la fois, des groupements phanérophytiques, à caractère non-méditerranéen et s'accordant avec des climats locaux ou des micro-climats le plus souvent plus froids et moins lumineux que ceux qui président à l'installation des autres types de formations.

La surface enveloppée de la courbe polaire est le témoin à la fois de l'intensité et de la durée de la floraison; il s'agit donc d'un paramètre modélisé de premier plan quant à l'information qu'il apporte et à la signification qu'il est possible de lui accorder.

3 - Conclusions

L'analyse de la variation des diverses variables florales statistiques et modélisées conduit à faire deux remarques majeures.

- Toutes les variables florales prises en compte dans cette étude sont porteuses d'information sur les cycles floraux des syntaxons mais elles le sont à des niveaux divers. Ainsi, le taux mensuel minimal de floraison est totalement indépendant des autres variables; au contraire, le type saisonnier est étroitement lié à diverses autres variables statistiques (progression printanière, position du mois-record, taux mensuel maximal de floraison, tendance de septembre) et modélisées (pentes du grand diamètre de la grande ellipse et du vecteur pôle-barycentre, surface enveloppée).

Au sein des paramètres modélisés, la surface enveloppée est corrélée avec le taux mensuel maximal de floraison, la durée de non-floraison et le type saisonnier d'une part, la longueur et la pente du grand diamètre de la grande ellipse et la longueur du vecteur pôle-barycentre d'autre part.

Type saisonnier et surface enveloppée de la courbe polaire constituent donc deux variables riches d'information car en agrégeant diverses autres. Elles doivent donc être nécessairement prises en compte dans la discrimination et la définition florale des syntaxons.

- Toutes les variables florales statistiques sont étroitement corrélées avec les types biologiques et biogéographiques. Presque constamment ont pu être opposés les pelouses et les forêts, les formations thérophytiques et les phanérophytiques, les ensembles méditerranéens et les non-méditerranéens.

Les caractéristiques florales des syntaxons sont donc intimement associées à la nature des espèces dominant au niveau des cortèges floristiques.

Les relations étroites existant entre la distribution des espèces et leurs exigences écologiques ont permis de tenter une explication du déterminisme de la diversité de la floraison. Cette diversité, bien que particulièrement nette, ne doit cependant pas faire oublier la remarquable unité structurale des cycles floraux comme l'ont déjà souligné GALANGAU et VIGNES (1979) et LAVAGNE et VIGNES (1981).

ANNEXE 1 - LISTE DES SYNTAXONS

A. GROUPEMENTS RUPICOLES ET EBOULIS

- 1 - *Buffonio* (*willkommianae*)-*Linarietum galioidis typicum*
- 2 - *Buffonio* (*willkommianae*)-*Linarietum galioidis saxifrago-asplenietosum*
- 3 - *Buffonio* (*willkommianae*)-*Linarietum galioidis plantaginetosum recurvatae*
- 4 - *Phagnalo* (*saxatilis*)-*Cheilanthes fragrantis*
- 5 - *Brassico* (*robertianae*)-*Galeopsidetum angustifoliae*
- 6 - *Sileno* (*saxifragae*)-*Asplenietum fontani*
- 7 - *Linario* (*origanifoliae*)-*Galiatum pusilli*
- 8 - *Phagnalo* (*sordidi*)-*Asplenietum glandulosi*

B. GROUPEMENTS DE PELOUSES

a - Pelouses acidiphiles

- 9 - *Malcolmietum parviflorae*
- 10 - *Vulpio* (*ligusticae*)-*Airetum cupaniana typicum*
- 11 - *Vulpio* (*ligusticae*)-*Airetum cupaniana airtosum cupaniana*
- 12 - *Helianthemo* (*guttati*)-*Plantaginetum bellardii*
- 13 - *Trifolietum cherlero-bocconii*
- 14 - *Loto* (*hispidi*)-*Trifolietum resupinatae*
- 15 - *Trifolietum scabro-tomentosi*
- 16 - *Teesdalia* (*nudicaulis*)-*Corynephorum canescentis alussetosum calycini*
- 17 - *Teesdalia* (*nudicaulis*)-*Corynephorum canescentis rumicetosum acetosellae*
- 18 - *Helianthemo* (*guttati*)-*Brachypodietum ramosi*

b - Pelouses hygrophiles et mésohygrophiles

- 19 - *Spirantho* (*aestivalis*)-*Anagallidetum tenellae*
- 20 - Association à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri*
- 21 - Association à *Isoetes velata* et *Crassula vaillantii*
- 22 - *Isoeto* (*duriae*)-*Nasturtietum asperi*
- 23 - *Serapio*-*Oenanthetum lachenalii typicum*
- 24 - *Serapio*-*Oenanthetum lachenalii isoetetosum hystericis*
- 25 - *Oenantho* (*lachenalii*)-*Chrysopogonetum grilli*
- 26 - *Oenantho* (*lachenalii*)-*Caricetum chaetophyllae typicum*
- 27 - *Oenantho* (*lachenalii*)-*Caricetum chaetophyllae allietosum chamaemolyi*
- 28 - *Preslio* (*cervinae*)-*Trigonelletum ornithopodioidis*
- 29 - Groupement à *Artemisia molinieri*
- 30 - *Cyperetum flavescens*
- 31 - *Lythro* (*tribracteati*)-*Teucrietum cravensis*
- 32 - Groupement à *Crypsis aculeat*

c - Pelouses calcaricoles

- 33 - *Phlomido* (*lychnitis*)-*Brachypodietum ramosi*
- 34 - *Asphodelo* (*fistulosi*)-*Stipetum retortae*
- 35 - *Cheilanthes* (*marantae*)-*Diplachnetum serotinae hyparrhenietosum*
- 36 - *Cheilanthes* (*marantae*)-*Diplachnetum serotinae sedetosum anopetali*
- 37 - *Brachypodio* - *Stipetum mediterraneae*
- 38 - *Sedo* (*micranthi*)-*Arabidetum verna*
- 39 - *Onobrychido* (*caput-galli*)-*Barbuletum*
- 40 - *Trifolio* (*angustifolii*)-*Hyparrhenietum hirta-pubescentis typicum*
- 41 - *Trifolio* (*angustifolii*)-*Hyparrhenietum hirta-pubescentis brachypodietosum*
- 42 - *Brachypodietum phoenicoidis*
- 43 - *Diantho* (*balbisii*)-*Brachypodietum pinnati*
- 44 - *Orchido*-*Brometum*
- 45 - *Brachypodio* (*pinnati*)-*Bupleuretum exaltati*
- 46 - *Festuco* (*glaucæ*)-*Koelerietum vallesianae*
- 47 - *Potentillo* (*hirtae*)-*Geranietum lanuginosi* (type méditerranéen)
- 48 - *Potentillo* (*hirtae*)-*Geranietum lanuginosi* (type méditerranéen)

d - Autres pelouses

- 49 - *Galactito* (*tomentosae*)-*Echietum plantaginei typicum*
- 50 - *Galactito* (*tomentosae*)-*Echietum plantaginei festucetosum fenacis*
- 51 - *Inulo* (*viscosae*)-*Oryzopsidetum miliaceae*
- 52 - *Agropyretum mediterraneum*
- 53 - *Ammophiletum arenariae*
- 54 - *Crucianelletum maritima*
- 55 - *Schoeno* (*nigricantis*)-*Plantaginetum crassifoliae*
- 56 - *Artemisio* (*gallicae*)-*Limonietum virgati*

C. GROUPEMENTS DE GARRIGUES

- 57 - *Helianthemo* (*lavandulaefolii*)-*Ericetum multiflorae typicum*
- 58 - *Helianthemo* (*lavandulaefolii*)-*Ericetum* (var. à *Convolvulus lanuginosus*)
- 59 - *Helianthemo* (*lavandulaefolii*)-*Ericetum* (var. Var et Alpes-Maritimes)

- 60 - Rosmarino (*officinalis*)-*Lithospermetum fruticosi typicum*
- 61 - Rosmarino (*officinalis*)-*Lithospermetum fruticosi* (variante à Buis)
- 62 - Rosmarino (*officinalis*)-*Stahelinum dubiae typicum*
- 63 - Rosmarino (*officinalis*)-*Stahelinum dubiae* (variante à Buis)
- 64 - Junipéraie à *Juniperus phoenicea*
- 65 - Junipéraie à *Juniperus oxycedrus*
- 66 - Groupement des *Rosmarinetalia* et dérivé des *Yeuseraies* à Buis
- 67 - *Stahelino* (*dubiae*)-*Dorycnietum suffruticosi*
- 68 - *Aphyllantho* (*monspeliensis*)-*Genistetum hispanicae*
- 69 - *Genistetum lobelii typicum*
- 70 - *Genistetum lobelii* (variante à *Ptilotrichum spinosum*)

D.GROUPEMENTS DE MAQUIS, LANDES ET CISTAIES

- 71 - *Erico* (*scopariae*)-*Genistetum pilosae pinetosum mesogeensis*
- 72 - Maquis thermophile
- 73 - *Helichryso* (*stoechidis*)-*Cistetum albidum*
- 74 - *Cistetum ladaniiferi*
- 75 - *Cistetum crispum*
- 76 - Cistaies à *Cistus monspeliensis*, *C.salviaefolius* et *Myrtus communis*
- 77 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C.salviaefolius* peu individualisées
- 78 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C.salviaefolius* des *Calluno-Ulicetea*
- 79 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C.salviaefolius* issues des *Yeuseraies* acidiphiles

E.FORMATIONS PREFORESTIERES SCLEROPHYLLES

- 80 - *Cocciferetum buxetosum sempervirentis*
- 81 - *Cocciferetum typicum*
- 82 - *Cocciferetum pistacietosum lentisci*
- 83 - *Quercu-Pinetum halepensis* (sur silice)
- 84 - *Quercu-Pinetum halepensis* (sur calcaire)
- 85 - *Quercu-Pinetum halepensis oleo-lentiscetosum*
- 86 - *Quercu-Pinetum halepensis juniperetosum lyciae*
- 87 - *Calycotomo* (*spinosae*)-*Myrtetum communis*
- 88 - *Pistacio* (*lentisci*)-*Rhamnetum alaterni*
- 89 - *Oleo-Lentiscetum typicum*
- 90 - *Oleo-Lentiscetum euphorbietosum dendroidis*

F.FORMATIONS FORESTIERES SCLEROPHYLLES

- 91 - *Epipactido* (*microphyllae*)-*Quercetum ilicis*
- 92 - *Viburno* (*tini*)-*Quercetum ilicis pistacietosum terebinthi*
- 93 - *Viburno* (*tini*)-*Quercetum ilicis buxetosum sempervirentis*
- 94 - *Junipero* (*phoeniceae*)-*Quercetum ilicis*
- 95 - *Orno-Quercetum ilicis* (*Yeuseraies* à *Fraxinus ornus*)
- 96 - *Asplenio* (*onopteridis*)-*Quercetum ilicis typicum*
- 97 - *Asplenio* (*onopteridis*)-*Quercetum ilicis quercetosum pubescentis*
- 98 - *Lathyro* (*latifolii*)-*Quercetum pubescentis*
- 99 - *Quercu* (*suberis*)-*Genistetum linifoliae*
- 100 - *Quercu* (*suberis*)-*Cytisetum monspessulanae typicum*
- 101 - *Quercu* (*suberis*)-*Cytisetum monspessulanae myrtetosum communis*
- 102 - *Quercu* (*suberis*)-*Cytisetum monspessulanae quercetosum pubescentis*
- 103 - Formation à *Acacia dealbata* ("Mimosaie")
(ce dernier groupement est substitué à la suberaie)

G.FORMATIONS PREFORESTIERES CADUCIFOLIEES (HAIES)

- 104 - *Spartio* (*juncei*)-*Clematidetum vitalbae* (groupement pionnier)
- 105 - *Spartio* (*juncei*)-*Clematidetum vitalbae* (variante à *Coriaria myrtifolia*)
- 106 - *Spartio* (*juncei*)-*Clematidetum vitalbae* (variante à *Cornus sanguinea*)
- 107 - *Spartio* (*juncei*)-*Clematidetum vitalbae* (variante à *Paliurus australis*)
- 108 - *Rubo* (*ulmifolii*)-*Coriarietum myrtifoliae typicum*
- 109 - *Rubo* (*ulmifolii*)-*Coriarietum myrtifoliae ostryetosum carpinifoliae*
- 110 - *Rubo* (*ulmifolii*)-*Coriarietum myrtifoliae corylo-ulmetosum*
- 111 - Groupement à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna*
- 112 - *Arundino* (*donacis*)-*Narcissetum tazettae*

H.FORMATIONS FORESTIERES CADUCIFOLIEES

- 113 - Châtaigneraie de substitution
- 114 - *Quercu* (*pubescentis*)-*Vicio* (*barbazitae*)-*Caricetum depauperatae*
- 115 - *Euphorbio* (*dulcis*)-*Carpinetum betuli quercetosum cerridis*
- 116 - *Euphorbio* (*dulcis*)-*Carpinetum betuli typicum*
- 117 - *Euphorbio* (*dulcis*)-*Carpinetum betuli muscarietosum botryoidis*
- 118 - *Alno* (*glutinosae*)-*Tilietum cordatae typicum*
- 119 - *Alno* (*glutinosae*)-*Tilietum cordatae aspidietosum aculeati*
- 120 - *Alno* (*glutinosae*)-*Tilietum cordatae osmondetosum plumieri*

I. RIPISYLVES " MEDITERRANEENES "

- 121 - *Rubus (ulmiifolii)-Nerietum oleandri*
- 122 - *Populetum albae typicum*
- 123 - *Populetum albae salicetosum*
- 124 - *Populetum albae ulmetosum campestriis*

ANNEXE 2 - REALISATION INFORMATIQUE

Les logiciels utilisés, FLOR2 et RYTHM, sont écrits en LSE2.2 pour microordinateur MICRAL R2E. Ils succèdent à divers logiciels de traitement de biorythmes, dont FLORA et une version antérieure de RYTHM (LAVAGNE et VIGNES, 1981).

1 - LOGICIEL FLOR2

Très court, élémentaire et non reproduit ici pour cette raison, ce programme de quelques lignes permet :

- l'entrée et la totalisation progressive des données analytiques qui sont, pour chaque espèce, les mois de début et de fin de floraison; par exemple 4 et 7 signifient que telle plante fleurit en avril, mai, juin et juillet; ce qui ajoute un point au score de chacun des quatre mois

- le calcul et l'affichage, sous forme de tableau, de données synthétiques qui sont, pour chaque mois :

- . le taux d'espèces en fleur, par référence à l'inventaire complet
- . le même taux multiplié par 1,28 (128 mm représente la largeur de 50 colonnes sur l'imprimante utilisée)
- . le taux pour 128 d'espèces en fleurs, par référence au taux maximum, c'est-à-dire celui du mois-record (ces valeurs sont destinées facultativement à la construction de courbes maximisées, donc plus lisibles)
- . le nombre absolu d'espèces en fleurs.

2 - LOGICIEL RYTHM

Plus long que le précédent, ce programme demeure relativement compact (cf listing), ce qui n'en rend pas le déchiffrement aisé.

Autonome, il peut être mis en service sans FLOR2, pour l'étude de n'importe quel biorythme, avec une période quelconque.

Il s'articule comme suit.

- Lignes 2 à 7 : Entrée des données expérimentales et rangement de ces données dans la première colonne d'un tableau VV; recherche du maximum; division par le maximum de toutes les données qui deviennent ainsi inférieures ou égales à 1; d'après le nombre X de données par période, calcul de l'effet de loupe $W = \text{ENT}(56/X)$; ainsi W vaudrait 2 pour une période de 28 jours, 2 également pour une période de 24 heures, 4 pour une période de 12 mois, ... ce qui conduirait, par interpolation, à des courbes modélisées portant respectivement 56, 48 et 48 points.

- Lignes 8 à 25 : Prémodélisation : on recherche par tâtonnement rapide la meilleure adéquation du modèle à la réalité, en proposant (à l'aide de 6 repères) une position provisoire pour les deux extrémités du grand diamètre présumé de l'ellipse. La tactique de prémodélisation a été décrite plus avant.

- Lignes 27 à 35 : Modélisation : calcul des données modélisées et rangement de ces données dans la deuxième colonne du tableau VV; affichage des paramètres A et B dont le rapport renseigne sur l'excentricité de l'ellipse (surtout significative dans le cas d'une modélisation monocyclique), du coefficient d'adéquation K, des 6 meilleurs repères qui ont déclenché la modélisation.

- Lignes 36 à 39 : retour en arrière éventuel pour l'entrée des données expérimentales, la prémodélisation et la modélisation de ces données, dans le cas d'une modélisation dicyclique qui s'opère nécessairement en deux temps

- . Affichage en tableau des données expérimentales et modélisées
- . Calcul et affichage de la surface enveloppée par la courbe polaire modélisée. Cette courbe (encore virtuelle à ce stade) est partagée en W.X secteurs (X est le nombre de données par période, W l'effet de loupe, W.X valent 48 dans le cas des cycles de floraison). Chaque secteur a le pôle du graphique pour sommet. Il est délimité par un arc d'ellipse et par deux rayons inégaux R1 et R2 qui embrassent un angle $\alpha = 2\pi/(W.X)$. La surface de ce secteur est assimilée par approximation à celle du secteur circulaire de rayon $(R1 + R2)/2$ et d'arc α . L'erreur est insignifiante quand l'angle α est petit, ce qui est le cas lors de la modélisation des cycles de floraison ($\alpha = 7$ degrés et 30 minutes).

Ensuite la surface de l'ensemble des secteurs est relativisée. Elle est divisée par la surface du cercle qui représenterait le cycle de floraison du groupement si 100% des espèces fleurissaient douze mois durant (plus généralement, pour un biorythme quelconque, si le phénomène étudié culminait pendant toute la durée de la période). Le quotient, toujours largement inférieur à 1, est multiplié par 100 pour donner un indice plus

parlant. Il est à noter que α , appelé à disparaître a posteriori par simplification de fraction, est volontairement omis a priori dans les calculs partiels.

La surface enveloppée relative ainsi calculée suggère la tendance moyenne des végétaux à fleurir longuement ou brièvement. Une évaluation précise de la durée moyenne des floraisons n'est cependant guère envisageable, compte tenu d'un artefact déjà signalé dans la longueur des rayons-vecteurs, sur les graphiques polaires expérimentaux lissés et les graphiques modélisés correspondants. Mais la comparaison des surfaces enveloppées relatives des courbes polaires, d'un peuplement à l'autre et - plus encore - d'un sous-ensemble de peuplements à un autre, est certainement riche d'enseignements.

- Lignes 40 à 50 : Affichage d'un graphique cartésien mixte, à courbes expérimentale et modélisée.

Les deux courbes ont un tracé discontinu par points

- . signe + pour la courbe expérimentale
- . signe x pour la courbe modélisée
- . signe * aux intersections

La courbe modélisée pourrait bénéficier d'un tracé continu sur table traçante. Mais la courbe expérimentale initiale est discontinue. L'emploi du même graphisme pour les deux donne acte de leur caractère équivoquant. L'imprimante utilisée ne peut positionner un signe qu'à l'intersection d'une ligne et d'une colonne, donc approximativement. Chaque point glisse de la position idéale calculée à la plus proche intersection dans la grille, également désignée par le calcul. Il en résulte de minimes artefacts qu'une construction manuelle éviterait, en encourageant toutefois le grief d'enjoliver de parti pris. La neutralité de l'ordinateur vaut bien quelque maladresse de sa part. L'axe des abscisses (temps) est orienté verticalement afin d'abréger la programmation et d'accélérer l'exécution. Ainsi, pour une courbe donnée, chaque ligne porte au plus un point tandis que chaque colonne peut en réunir plusieurs.

L'échelle des abscisses est adaptée au format des feuillets d'imprimante, par accroissement du nombre de lignes utilisées. Dans le cas des cycles de floraison, l'effet de loupe est $W = 4$, le nombre de points expérimentaux reste 12, mais celui des points modélisés passe à 48 dont 36 rajoutés par interpolation. L'étalement graphique qui en résulte améliore le profil de la courbe modélisée. Les valeurs des subdivisions de la période (nombre ordinal de chaque mois dans le cas présent) s'affichent le long de l'axe des abscisses.

L'échelle des ordonnées est également adaptée au format des feuillets. Afin que les graphiques fassent preuve d'une égale lisibilité, les ordonnées s'étalent toujours sur 51 colonnes (dont la première correspond à l'ordonnée zéro). Les ordonnées initiales sont multipliées par 50/MX; MX représente au choix le maximum réellement observé (on suppose alors la deuxième partie de la ligne 40 du logiciel et toutes les courbes sont maximisées), ou bien la limite absolue théorique, telle que 100% pour un taux de floraison (toutes les courbes sont alors relativisées). Connues par ailleurs, les valeurs des ordonnées réelles demeurent sous-entendues : l'axe des ordonnées est muet.

- Lignes 51 à 81 : Affichage de deux graphiques polaires, l'un expérimental à 12 points, l'autre modélisé à 48 points.

. Lignes 51 à 53 : les points virtuellement positionnés en coordonnées polaires sont tout aussi fictivement repositionnés dans un nouveau système de coordonnées orthonormées qui épouse la grille graphique de l'imprimante. Simultanément une réduction de cotes (3/5) s'opère dans le sens vertical, du fait que l'écartement de 3 lignes équivaut à celui de 5 colonnes.

- Lignes 54 à 60 : une instruction en double boucle assure la redistribution des données qui désormais ne sont plus classées par ordre chronologique mais d'après la position spatiale des points sur la grille graphique, ligne par ligne et - pour chaque ligne - colonne par colonne. Cette tactique aura pour effet d'accélérer considérablement l'exécution qui suit, en épargnant à l'ordinateur un test de recherche à chaque intersection de la grille graphique.

- Lignes 61 à 81 : Affichage rapide de deux graphiques polaires, avec les mêmes signes que précédemment : + pour courbe expérimentale et x pour courbe modélisée (l'astérisque étant ici sans objet du fait de la disjonction des deux courbes).

Lorsque deux signes sont appelés à coïncider (+ et + ou x et x), soit naturellement (ordonnées polaires nulles) soit artificiellement (du fait de l'approximation du positionnement et de la petitesse des ordonnées polaires), un seul d'entre eux s'affiche, l'autre ou les autres demeurant sous-entendu. Dans ces conditions, souvent on dénombre moins de 12 points sur le graphique expérimental et moins de 48 sur le graphique modélisé.

Alors que, sur les graphiques cartésiens, les points sont toujours placés correctement en ligne et dérivent faiblement vers la colonne la plus proche, sur les graphiques polaires, ils subissent un double recentrage, dans le sens horizontal et le sens vertical. Ces ajustements peuvent aller à contre-sens pour deux points voisins et les artefacts mineurs en résultent deviennent plus perceptibles que précédemment.

L'instruction de la ligne 78, reprenant des calculs effectués lignes 64 et 65, assure automatiquement une mise en page correcte sur les feuillets prédécoupés de l'imprimante.

```

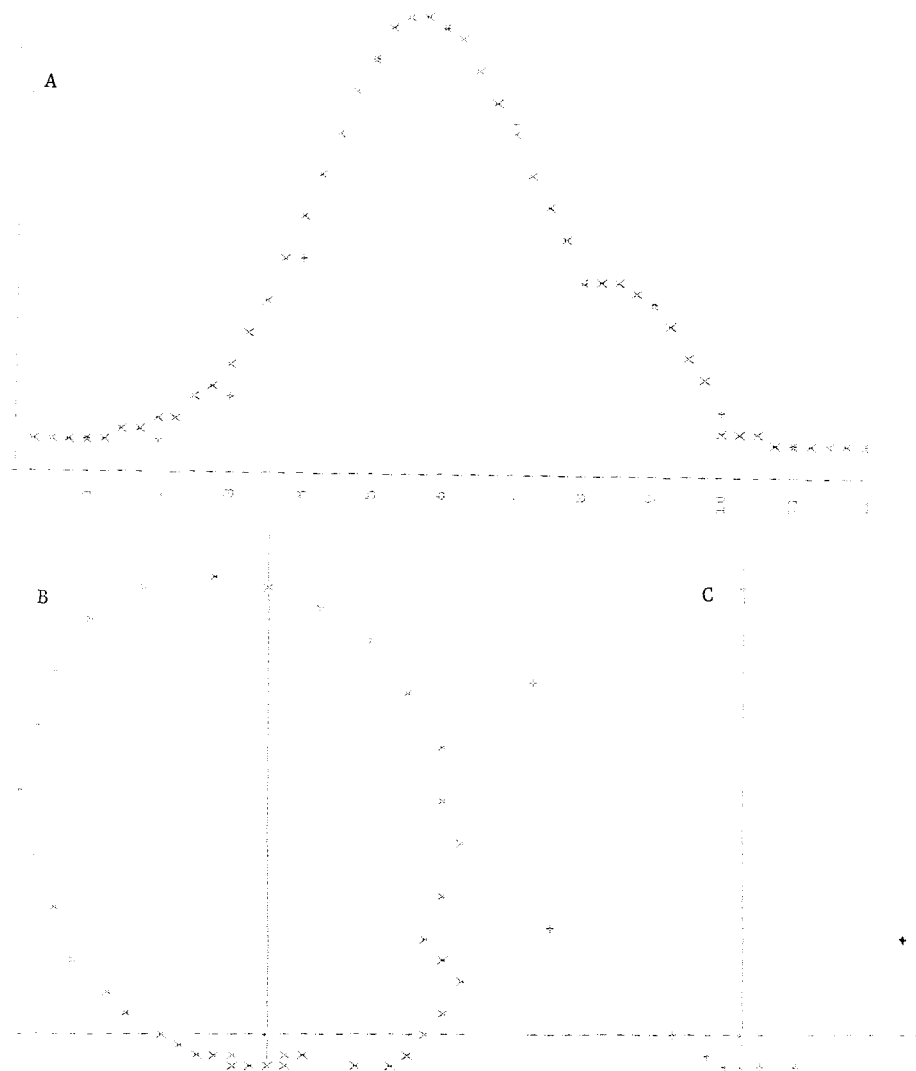
1 *RYTHM Pierre VIGNES Toulon Octobre 1981
2 CHAINE CAS;LIREC/, 'Cas étudié ? ',U/, 'Nombre de données par période ? ',UJ
  CAS,0;SS=0;W=ENT(56/0);U=W*0;TABLEAU VEU,23;TEU,23;VVEU,23;RR=1;MX=0
3 FAIRE 3 POUR J=1 JUSQUA U;VVEJ,1J=-1;VVEJ,2J=-1
4 AFFICHERC/, 'Dicter les données (avec une valeur négative fictive',/, ' pour
  les points échappant à la modélisation)'3;SI RR=1 ALORS AFFICHERC@1/,U,2/J
  CAS
5 FAIRE 5 POUR J=1 JUSQUA U;VVEJ,1J=-1;VVEJ,2J=-1
6 FAIRE 6 POUR J=W PAS W JUSQUA U;LIREC/,U;VVEJ,1J;SI VVEJ,1J<0 ET RR<3 ALORS
  RR=2;SI MX<VVEJ,1J ALORS MX=VVEJ,1J
7 FAIRE 7 POUR J=W PAS W JUSQUA U;VVEJ,1J=VVEJ,1J/MX
8 LIREC2/, 'Rep',20,'res ? ',6UJEE,GG,M,FF,HH,N
9 AFFICHERC/,F3,2,F3,0,2F3,2,F3,0,F3,2JEE,GG,M,FF,HH,N
10 OO=0;Q=6.283185/U;E=EE*W;F=FF*W;G=GG*W;H=HH*W
11 A=VVEG,1J*M*SIN(Q*E);B=VVEG,1J*M*COS(Q*E);C=VVEH,1J*N*SIN(Q*F)
12 D=VVEH,1J*N*COS(Q*F);R=RAC((A-C)^2+(B-D)^2);Y=(A+C)/2;X=(B+D)/2
13 G=(B-D)/R;H=(A-C)/R;A=4/R^2;B=0;Z=0
14 FAIRE 20 POUR J=W PAS W JUSQUA U;SI VVEJ,1J<0 ALORS ALLER EN 20
15 TEJ,1J=VVEJ,1J*SIN(Q*J);TEJ,2J=VVEJ,1J*COS(Q*J)
16 S=(TEJ,1J-Y)*G-(TEJ,2J-X)*H;C=(TEJ,2J-X)*G+(TEJ,1J-Y)*H
17 TEJ,1J=S;TEJ,2J=C
18 KK=20;SI RR=3 ALORS KK=50;SI ABS(S)<1/KK OU ABS(1-A*C^2)<1/500 ALORS ALLER
  EN 20
19 B=B+LGN(ABS((1-A*TEJ,2J^2)/TEJ,1J^2));Z=Z+1
20
21 B=EXP(B/Z);Z=0
22 FAIRE 22 POUR J=W PAS W JUSQUA U;SI VVEJ,1J>=0 ALORS Z=Z+(A*TEJ,2J^2+B*TEJ,
  1J^2-1)^2 SINON OO=OO-1
23 AFFICHERC4X,'K='F1,2,4X,'Correction ? '31-RAC(Z/OO);LIRE RP
24 SI RP=0 ALORS ALLER EN 27;SI RP=1 ALORS LIRE EE;SI RP=3 ALORS LIRE M
25 SI RP=4 ALORS LIRE FF;SI RP=6 ALORS LIRE N;ALLER EN 9
27 FAIRE 34 POUR J=1 JUSQUA U;JJ=W*ENT(J/W);KK=JJ+W;SI JJ=0 ALORS JJ=U;SI KK>U
  ALORS KK=W
28 S=SIN(J*Q);C=COS(J*Q);P=A*(G*C+H*S)^2+B*(G*S-H*C)^2
29 R=-A*2*(H*S+G*C)*(Y*H+X*G)+B*2*(G*S-H*C)*(X*H-Y*G)
30 S=A*(Y*H+X*G)^2+B*(X*H-Y*G)^2-1;SI VVEJ,1J<0 OU VVERK,1J<0 ALORS ALLER EN
  34
31 SI R^2-4*P*S>0 ALORS ALLER EN 33
32 SI -R/2/P>0 ALORS VVEJ,2J=-R/2/P SINON VVEJ,2J=0;ALLER EN 34
33 VVEJ,2J=(-R+RAC(R^2-4*P*S))/2/P;SI VVEJ,2J<0 ALORS VVEJ,2J=0
34
35 RR=RR+1;AFFICHERC@1,'A, B et K = ',3F3,2/, 'Les repères sont : ',6F3,2/,JA:
  B,1-RAC(Z/OO),EE,GG,M,FF,HH,N
36 FAIRE 36 POUR I=1 JUSQUA U;FAIRE 36 POUR J=1 JUSQUA Z;SI VVEI,JJ<0 ALORS VVEI,
  JJ=VVEI,JJ*MX
37 SI RR=3 ALORS ALLER EN 4;SI RR=2 ALORS AFFICHERC@1,3/J
38 FAIRE 38 POUR J=2 JUSQUA U;SS=SS+(VVEJ,2J+VVEJ,1,2J)^2/100
39 AFFICHERC@1,2/,F5,0,2/, 'La surface enveloppée relative de la courbe est : ',
  F2,1,9/1V,(SS+(VVEI,2J+VVEU,2J)^2/100)/655.36/U
40 AFFICHERC@1,6X,'!',50'-';SI MX<200 ALORS MX=128 SINON MX=1280
41 FAIRE 50 POUR M=1 JUSQUA U;X=M/W;VEM,2J=VEM,2J*50/MX;VEM,1J=VEM,1J*50/MX
42 A=ENT(VEM,1J+0.5);SI X=ENT(X) ALORS A=-1;B=ENT(VEM,2J+0.5)
43 K=A+L+B;SI A<B ALORS DEBUT L=A+K+B FIN
44 C=0;D=0;E=0;F=0;G=0;H=0;I=0;J=0;SI A*B=0 ALORS C=1
45 SI L>0 ALORS D=L-1;SI L=K ET L>=0 ALORS DEBUT J=1;ALLER EN 49 FIN
46 SI A>=0 ET A<B ALORS DEBUT E=1;G=1;F=B-A-1 FIN
47 SI B>=0 ET B<A ALORS DEBUT G=1;I=1;H=A-B-1 FIN
48 SI A<0 ET B>=0 ALORS DEBUT D=B-1;SI D=-1 ALORS D=0;G=1 FIN
49 SI X=ENT(X) ALORS AFFICHERC@1/,F5,0,X;X SINON AFFICHERC@1/,6XJ
50 AFFICHERC@1,x'!',*X,x'+',*X,x'X',*X,x'+',*x'JC,D,E,F,G,H,I,J
51 AFFICHERC@1,15/J;Q=6.283185/U;NN=0
52 FAIRE 77 POUR JJ=1 JUSQUA Z;CC=1;SI JJ=1 ALORS CC=W
53 FAIRE 53 POUR J=CC PAS CC JUSQUA U;TEJ,1J=ENT(VVEJ,JJ)*SIN(Q*J)*3/5+0.5;TEJ,
  2J=ENT(VVEJ,JJ)*COS(Q*J)+0.5)
54 FAIRE 60 POUR J=CC*Z PAS CC JUSQUA U;FAIRE 60 POUR K=CC PAS CC JUSQUA U=CC
55 SI TEJ,1J>TEK,1J ALORS ALLER EN 60
56 SI TEJ,1J<TEK,1J ALORS ALLER EN 58
57 SI TEJ,2J>TEK,2J ALORS ALLER EN 60 SINON ALLER EN 59
58 P=TEJ,1J;TEJ,1J=TEK,1J;TEK,1J=P
59 P=TEJ,2J;TEJ,2J=TEK,2J;TEK,2J=P
60
61 FAIRE 76 POUR J=CC PAS CC JUSQUA U
62 B=0;C=0;G=0;H=0;I=0;II=0;M=0;R=0
63 SI J=CC ALORS ALLER EN 65;SI TEJ,1J=TEJ-CC,1J ALORS ALLER EN 67

```

```

64 L←TEJ,1J-TEJ-CC,2J-1;NN←NN+L;GPROC(L)
65 B←1;NN←NN+1;SI TEJ,2J>0 ALORS DEBUT C←50;G←1;H←TEJ,2J-1;I←1 FIN
66 SI TEJ,2J≤0 ALORS DEBUT C←50+TEJ,2J;I←1 FIN;ALLER EN 71
67 SI TEJ,2J>0 ET TEJ-CC,2J≤0 ALORS ALLER EN 70
68 SI TEJ,2J=TEJ-CC,2J ALORS ALLER EN 71
69 C←TEJ,2J-TEJ-CC,2J-1;I←I+1;ALLER EN 71
70 C←-TEJ-CC,2J-1;G←1;H←TEJ,2J-1;I←1
71 SI JJ=2 ALORS DEBUT II←I;I←0 FIN;SI J=U ALORS ALLER EN 72;SI TEJ,1J=TEJ-CC,
1J ALORS ALLER EN 73
72 SI TEJ,2J>0 ALORS ALLER EN 73;M←-TEJ,2J-1;R←1
73 SI TEJ,1J=0 ALORS ALLER EN 75
74 AFFICHERC@1,*/,**X,*'!'**X,*'+'**X'*,**X,*'!'JB,C,G,H,I,II,M,R;ALLER EN 76
75 AFFICHERC@1,*/,**X'-'**X'+'**X'-'**X'+'**X'*,**X'-'**X'+'JB,C,G,H,I,II,M,R
76
77 AFFICHERC@1,3/3
78 AFFICHERC@1,*/J61-NN;ALLER EN 1
79 PROCEDURE GPROC(L)
80 FAIRE 80 POUR W←1 JUSQUA L;AFFICHERC@1,*/50X,'!'J
81 RETOUR

```



Buffonio-Linarietum galioidis plantaginetosum recurvatae

A - Graphique cartésien en repères orthogonaux

B - Graphique polaire modélisé

C - Graphique polaire expérimental

Nota-Bene : On remarquera sur les graphiques ci-dessus les artefacts de l'affichage sur imprimante (cf. Réalisation informatique). Ces derniers n'ont pas été entièrement "gommés" au niveau des dessins. L'utilisation d'une table traçante rendra certainement meilleure l'illustration.

Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la S^{te} Baume (Provence)★

G. BONIN★
J. GAMISANS★
M. GRUBER★

RESUME - Les auteurs décrivent les aspects dynamiques de la végétation forestière du massif de la Sainte-Baume. Deux successions dynamiques sont mises en évidence l'une aboutissant au Buxo-Quercetum, l'autre aux chênaies mixtes mésophiles et hêtraies. Le rôle de quelques essences forestières est précisé dans le cadre de ces successions dynamiques (*Fagus*, *Taxus*, *Tilia*, *Ilex*, *Acer opalus*, *A. campestre*, *A. monspessulanum*, *Pinus sylvestris* ainsi que *Quercus pubescens* et *Q. ilex*).

SUMMARY - The authors describe the dynamics of the forest vegetation in the Sainte-Baume mountain. Two dynamic successions are evidenced, one leading to the Buxo-Quercetum, the other leading to mesophyllous composite oak and beech groves. The part played by some forest species in these dynamic successions is defined (*Fagus*, *Taxus*, *Tilia*, *Ilex*, *Acer opalus*, *A. campestre*, *A. monspessulanum*, *Pinus sylvestris*, *Quercus pubescens* and *Q. ilex*).

MOTS_CLES : Végétation - Successions dynamiques-Provence - Analyses multivariables.

I - INTRODUCTION

La végétation du massif de la Sainte Baume★a fait l'objet d'une étude phytosociologique très détaillée (MOLINIER René 1934) et d'une cartographie à grande échelle (MOLINIER Roger & PIALOT 1952). Cependant aucune étude de la dynamique de cette végétation n'avait été réalisée à ce jour. Cet aspect de l'analyse de la végétation n'a été abordé que dans le travail plus général de R. LOISEL (1976) sans précision particulière pour le massif cité. La forêt de la Sainte Baume est dominée par *Quercus pubescens*. Il faut noter toutefois l'existence d'une petite hêtraie souvent considérée comme relictuelle et comme devant s'effacer, à la longue, devant la chênaie (MOLINIER l. C.) Le problème se posait donc de savoir s'il existe une seule voie pour la dynamique de la végétation conduisant vers la chênaie ou bien si les deux types de forêts constituent deux climax distincts correspondant à deux séries dynamiques distinctes.

★Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne - Faculté des Sciences de St Jérôme - Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE CEDEX.

★ Massif situé à l'est de MARSEILLE et culminant à 1100 m (cf. carte à la fin du texte).

C'est à l'occasion d'un programme de recherches sur la mise en évidence d'indicateurs biologiques* que nous avons entrepris une étude spécifique des successions dynamiques de la végétation de ce massif.

II - OBJECTIFS ET METHODES

L'objectif essentiel est donc de mettre en évidence, à partir des observations faites sur les pentes du massif de la Sainte Baume**, les stades les plus différenciables de l'évolution dynamique du tapis végétal et de les situer dans le contexte d'une ou plusieurs filières dynamiques qui restent à préciser.

Considérant que la plupart des stades d'une succession existent simultanément dans l'espace, nous avons effectué une approche indirecte ou synchronique avec un échantillonnage semi-subjectif. Ceci nous a paru justifié car les conditions écologiques générales sont assez uniformes sur l'ensemble de la zone étudiée (versant nord et crête du massif, roche mère calcaire) ; seul un gradient écologique lié à l'altitude peut-être pris en considération du point de vue général, encore est-il limité puisque les variations altitudinales sont faibles. De plus, ce choix de l'approche synchronique a été fait, car il permet une vision plus globale du problème des successions.

Dans un souci de mise en évidence de la transformation physionomique du couvert végétal, les plantules, arbustes et arbres des essences forestières ont été pris en compte d'une manière distincte.

L'analyse de l'échantillon a été effectuée à partir de techniques numériques descriptives largement répandues (classification ascendante hiérarchique, analyse factorielle des correspondances).

La classification a permis de séparer les principaux ensembles de végétation. Ensuite, une série d'analyses factorielles des correspondances portant sur la totalité des relevés ou sur une partie d'entre eux, a permis de différencier avec plus de précision des lots de relevés affines et de constituer une typologie des groupements, à l'échelle du massif. Les analyses ont été effectuées en tenant compte de la présence ou de l'absence des espèces d'une part, de leur abondance d'autre part, afin d'apprécier le rôle susceptible d'être joué par certaines plantes.

En complément à ces démarches, une analyse factorielle des correspondances réalisée, à partir d'un tableau de contingence croisant les principales essences forestières au cortège floristique des relevés phytosociologiques, a pour objet de discriminer encore plus les différentes successions dynamiques.

* "Mise en évidence d'indicateurs biologiques dans les écosystèmes forestiers provençaux. Contrat n° 132 - 77. Comité Faune et Flore. Ministère de l'environnement.

** Massif situé au nord de Marseille et culminant à 1100 m, cf. carte à la fin du texte.

III - RESULTATS DES ANALYSES NUMERIQUES

III a - Apport de la classification ascendante hiérarchique

Le premier niveau de lecture choisi sur le dendrogramme souligne un découpage intéressant en quatre classes d'importance inégale.

- ◊ La première ($A+B+C_1+C_2$) correspond à la hêtraie et à des groupements sylvatiques apparentés à celle-ci.
- ◊ La seconde ($D+E+F+G+H$) correspond à la chênaie à *Quercus pubescens* et à des groupements sylvatiques ouverts où *Quercus pubescens* est l'essence forestière principale.
- ◊ La troisième (I) représente une entité de végétation bien différenciée dès ce stade de l'investigation.
- ◊ La quatrième ($J+K+L$) regroupe tous les relevés de formations herbacées ou arbustives basses.

Les lectures aux niveaux 2 et 3 du dendrogramme permettent d'approfondir la différenciation au sein de chaque grande classe en unités qui concordent approximativement avec celles qui seront mises en évidence plus loin à l'aide des analyses factorielles des correspondances.

III b - Apport de l'analyse factorielle des correspondances

III b 1 - L' A.F.C. en présence - absence (carte n° 1).

Les analyses factorielles des correspondances effectuées sur l'ensemble des relevés et tenant compte soit de la présence des espèces, soit de leur abondance donnent des plans factoriels très comparables où la position des points-relevés ne diffère que très peu.

Si l'on tient compte des valeurs propres et des pourcentages d'inertie la seconde analyse (abondance) paraît plus significative*. Cependant, la première analyse permet un découpage plus proche de celui de la classification puisqu'elle s'appuie sur la présence des taxons comme cette dernière démarche. C'est pourquoi nous nous appuierons principalement sur la première A.F.C. représentée ici par le plan des axes 1-2 qui illustre le mieux la situation telle que l'on peut la reconstituer (carte n° 1).

Sur cette carte, on retrouve les points représentatifs des relevés des groupements forestiers disposés suivant une trajectoire Sud-Est - Nord-Est.

- Le premier lot de points comprend les relevés :

701 - 702 - 703 - 700 - 705 - 706 - 704.

Il s'agit de relevés de hêtraie (tableau 1) marqués par la présence constante de *Fagus sylvatica*, de *Taxus baccata* et la fréquence d'espèces des *Fagetalia sylvaticae*.

Cependant, il faut remarquer la faible représentation des espèces du *Fagion sylvaticae* (cette hêtraie occupe une position très méridionale). De cet ensemble peut-être rapproché le lot des relevés 707 - 708 et 746 se rapportant à des hêtraies largement pourvues en espèces des *Fagetalia* mais aussi très riches en caractéristiques des *Quercus-Fagetea* et infiltrées de *Quercus pubescens* sous forme arborescente où à l'état de plantules. D'autres espèces contribuent aussi à intégrer ces relevés à des chênaies. Il s'agit donc de groupements forestiers - charnière.

* Présence

Valeurs propres:axe 1 = 0,629	axe 2 = 0,398	axe 3 = 0,371
Pourcentages d'inertie:axe 1 = 8,83	axe 2 = 5,59	axe 3 = 5,20

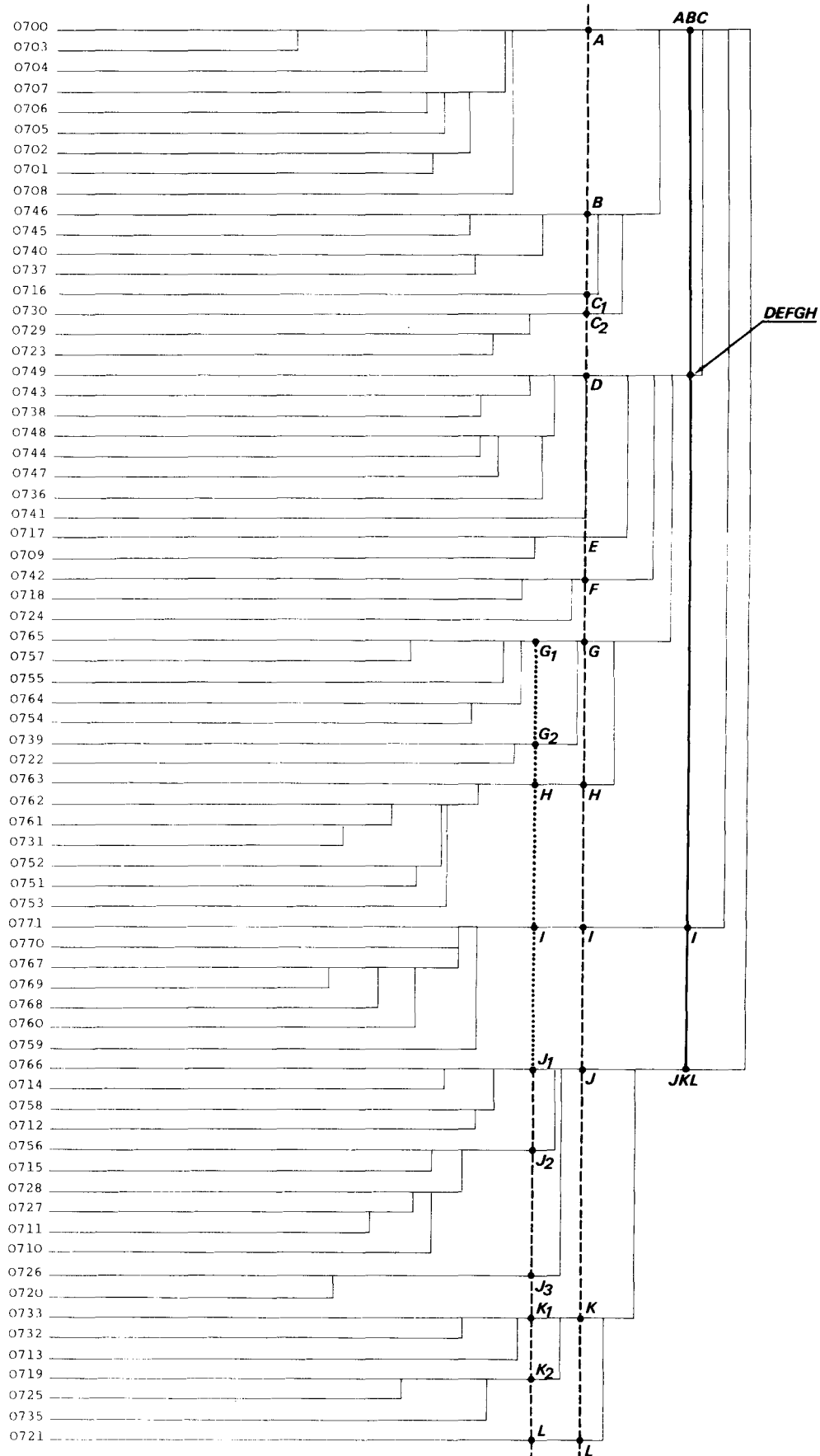
Abondance

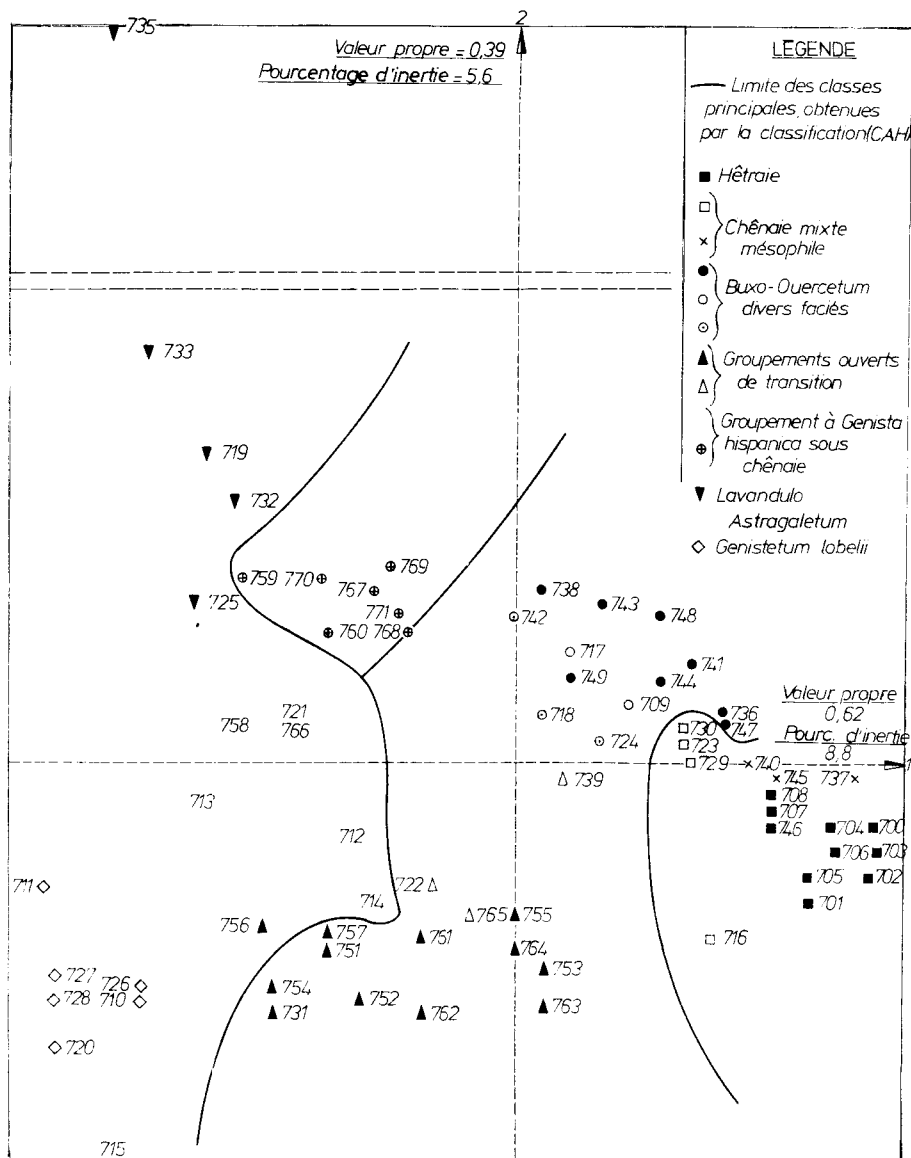
Valeurs propres:axe 1 = 0,703	axe 2 = 0,477	axe 3 = 0,417
Pourcentages d'inertie:axe 1 = 9,44	axe 2 = 6,41	axe 3 = 5,60

CLASSIFICATION ASCENDANTE HIERARCHIQUE

C.A.H.

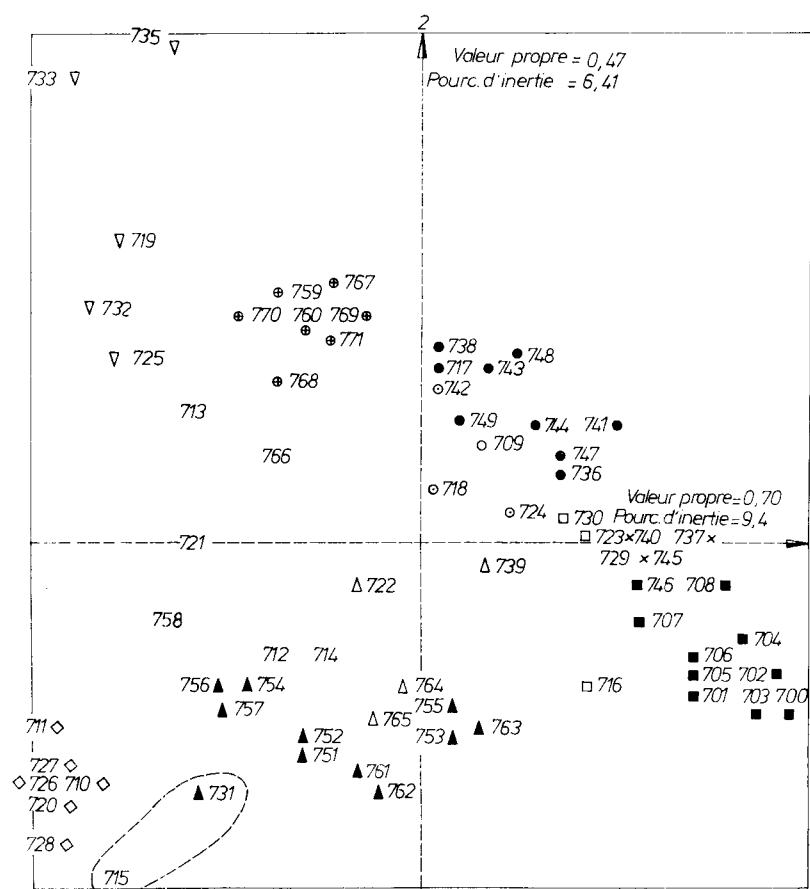
Arbre figurant les classes de relevés





ENSEMBLE DES RELEVÉS - PLAN 1.2 - PRÉSENCE

Carte n° 1



ENSEMBLE DES RELEVÉS - PLAN 1.2 - ABONDANCE

Carte n° 2

On voit même apparaître *Quercus ilex* au relevé 707.

A proximité de ce groupe de relevés sur la carte n° 1 figurent deux lots dont les relevés sont énumérés sur le tableau 2. Il s'agit de chênaies mixtes mésophiles très affines des groupements précédents. Le cortège des caractéristiques des *Fagetalia sylvaticae* est encore très important. Si *Quercus pubescens* a supplanté ici *Fagus sylvatica* il reste en compagnie de nombreuses espèces du groupement précédent et en particulier *Taxus baccata* toujours présent. Parmi les essences des *Querceto-Fagetea*, il faut noter aussi la fréquence de *Tilia platyphyllos* et de *Ilex aquifolium*.

Il faut rapprocher de ces lots de relevés le n° 716, milieu plus ouvert mais essentiellement composé d'espèces sylvatiques où dominent les taxons des *Fagetalia sylvaticae*.

Relevé 716 : Exposition nord - altitude 880 m - Surface
100 m² - Recouvrement arborescent 60 % -
arbustif 60 % - herbacé 80 % - Pente 15-20 °.

<u>Espèces des Fagetalia</u>			<u>Espèces des Quercetalia pubescentis</u>		
. <i>Taxus baccata</i>	(A)	11	. <i>Quercus pubescens</i>	(A)	12
. <i>Lilium martagon</i>		12		(a)	11
. <i>Mercurialis perennis</i>		12	. <i>Acer Opalus</i>	(A)	11
. <i>Campanula Trachelium</i>	+			(a)	11
. <i>Luzula sylvatica</i>		33		(g)	+
. <i>Festuca heterophylla</i>		23	. <i>Evonymus latifolius</i>		11
. <i>Euphorbia dulcis</i>		22	. <i>Cytisus sessilifolius</i>		12
. <i>Anthriscus sylvestris</i>	+		. <i>Coronilla emerus</i>		11
			. <i>Chrysanthemum corymbosum</i>	+	
<u>Espèces des Querceto-Fagetea</u>			. <i>Primula officinalis</i> ssp		
. <i>Sorbus aria</i>	(a)	11	columnae		11
. <i>Tilia platyphyllos</i>	(A)	23	. <i>Amelanchier rotundifolia</i>		11
	(a)	11	. <i>Lonicera etrusca</i>		+
. <i>Daphne laureola</i>		11	. <i>Arabis hirsuta</i>		+
. <i>Polygonatum odoratum</i>		23			
. <i>Evonymus europaeus</i>		1-3	<u>Compagnes</u>		
. <i>Arabis pauciflora</i>		11	. <i>Viscum album</i>		+
. <i>Hepatica triloba</i>		12	. <i>Arabis alpina</i>		+
. <i>Rhamnus alpina</i>		+			
. <i>Hedera helix</i>		22			
. <i>Corydalis solida</i>		+			

Le lot 742 - 738 - 717 - 749 - 709 - 743 - 748 - 741 - 744 - 718 - 724 - 736 - 747 correspond (tableau phytosociologique n° 3) au *Buxo-Quercetum pubescentis* Br.-Bl. 1932 tel qu'il a été signalé à la Sainte Baume par René MOLINIER (1934).

Les deux lots 718 - 724 et 742 - 738 en position plus centrale sur la carte, montrent un cortège floristique où apparaissent des espèces des *Quercetea ilicis* (*Quercus ilex* et *Phillyrea media*). Quant au groupe 709 - 749 - 717 il est infiltré de nombreuses espèces des *Festuco-Brometea* et des *Ononido-Rosmarinetea* ainsi que de *Pinus sylvestris* (ouverture du couvert forestier).

Le large ensemble du tableau 3 montre donc des faciès voisins mais avec une tendance très marquée, pour certains sous-ensembles vers l'ouverture.

L'examen du tableau phytosociologique 3 de la gauche vers la droite (correspondant à un examen de l'intérieur vers l'extérieur du nuage sur la carte) illustre cet état de fait par un enrichissement progressif des relevés en espèces des *Fagetalia* et des *Quercio-Fagetea* et un amoindrissement en plantes indicatrices de milieux ouverts.

Suivant le découpage effectué par la C.A.H. nous trouvons dans la même classe et sur la carte n° 1 très proche des chênaies, un groupement de transition (739, 722) décrit ci-dessous, dont le cortège floristique est surtout composé d'espèces sylvatiques.

RELEVÉS	739	722
Surfaces	200	200
Recouvrement A	80	40
a	40	20
h	80	100
Pente	35	30
Exposition	N	N-NW
Altitude	860	930
<u>Espèces du Buxo-Quercion</u>		
<i>Cytisus sessilifolius</i> (a)	23	12
<i>Lonicera etrusca</i>	23	12
<i>Acer monspessulanum</i> (A)	+	
(a)	11	+
(g)	11	
<i>Acer opalus</i> (A)	+	
(a)	11	
(g)	11	
<i>Rhamnus saxatilis</i>	+	
<u>Espèces des Quercetalia pubescentis</u>		
<i>Quercus pubescens</i> A	22	+
a	11	11
g	11	11
<i>Amelanchier rotundifolia</i> (a)	11	22
g		+
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	11	11
<i>Melittis melissophyllum</i>	11	+
<i>Cotoneaster tomentosa</i> (a)	+	+
<u>Espèces des Quercio-Fagetea</u>		
<i>Viola sylvestris</i>	23	+
<i>Hepatica triloba</i>	11	+
<i>Geum sylvaticum</i>	.	11
<i>Rhamnus alpina</i> (a)	+	+
<i>Sorbus aria</i> (A)	+	+
(a)	+	11
(g)	22	11
<i>Polygonatum odoratum</i>	24	.
<i>Hedera helix</i>	13	.
<i>Daphne laureola</i>	11	.
<u>Espèces des Quercetea ilicis</u>		
<i>Juniperus phoenicea</i> (a)		+
<i>Quercus ilex</i> (a)	+	
<i>Rubia peregrina</i>	+	

RELEVÉS (suite)	739	722
<u>Espèces des Fagetalia sylvaticae</u>		
<i>Neottia nidus-avis</i>	+	
<i>Euphorbia dulcis</i>	33	22
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	
<i>Pimpinella major</i>	+	
<i>Taxus baccata</i> (a)	+	.
<i>Luzula sylvatica</i>	+	.
<i>Acer campestre</i> (a)	+	.
<i>Sorbus domestica</i> (a)	+	.
<i>Stachys officinalis</i>	+	.
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>		
<i>Crepis albida</i>	.	+
<i>Sesleria coerulea</i>	22	33
<i>Erysimum australe</i>	.	11
<i>Genista hispanica</i>	+	12
<i>Genista pilosa</i>	11	13
<i>Lavandula officinalis</i>	+	11
<i>Helianthemum italicum</i>	.	+
<u>Autres espèces</u>		
<i>Hieracium murorum</i>	12	23
<i>Biscutella laevigata</i>	+	+
<i>Silene italica</i>	12	+
<i>Bromus erectus</i>	+	.
<i>Orchis sambucina</i>	+	.
<i>Digitalis lutea</i>	+	.
<i>Rosa canina</i>	+	.
<i>Lactuca perennis</i>	+	.
<i>Anthericum liliago</i>	+	.
<i>Pinus sylvestris</i> A	.	33
a	.	22
<i>Laserpitium siler</i>	.	23
<i>Thymus vulgaris</i>	.	+
<i>Cerastium arvense</i>	.	+
<i>Juniperus hemisphaerica</i>	.	+
<i>Daphne alpina</i>	.	+
<i>Campanula macrorrhiza</i>	.	+
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	22

Enfin dans la même classe, le groupe des relevés 753 - 763 - 755 - 764 - 765 - 761 - 762 - 752 - 751 - 757 - 754 - 731 - 756 figurent sur le tableau 4, constitue une entité de transition tout aussi difficile à étiqueter que la précédente.

Suivant l'analyse considérée (CAH ou AFC), on peut découper cet ensemble en deux sous-ensembles de manière différente. Ces découpages, malgré leur intérêt dans une analyse très fine de la végétation, n'apportent rien de plus ici.

Aussi examinons simplement la composition des relevés suivant leur gradient le long de l'axe 1. On constate que les relevés 753 et 763 et suivants..., les plus proches sur la carte 1 du "pôle sylvatique" de l'axe 1, sont aussi les plus riches en espèces des *Quercetalia pubescentis*, des *Fagetalia sylvaticae* et des *Quercu-Fagetea*.

Le début du tableau 4 montre une bonne fréquence de *Lilium martagon*, *Melittis melissophyllum*, *Tilia platyphyllos*, *Hepatica triloba*, espèces qui disparaissent progressivement lorsqu'apparaissent dans le tableau des espèces des *Ononido-Rosmarinetea* (*Ononidetalia Striatae*) et *Festuco-Brometea*.

Ce tableau témoigne donc du passage progressif d'un milieu sylvatique à un milieu arboré mais qui ne peut plus être qualifié de véritablement sylvatique. Ce passage se fait progressivement, c'est pourquoi il est très difficile de délimiter des stades dans cette succession. Il y a cependant des espèces qui assurent une continuité du caractère sylvatique telle que *Cytisus sessilifolius*, *Amelanchier rotundifolia* ou *Sorbus aria* et d'autres qui témoignent dans tous les relevés de l'infiltration des taxons des milieux ouverts telles que *Lavandula officinalis* et *Sesleria coerulea*. Il y a donc un fond d'espèces communes à tous ces relevés qui représentent indubitablement des entités phytosociologiques différentes mais qui donnent à ces stades de transition, dans la succession dynamique des groupements, une certaine unité.

L'analyse factorielle, comme la C.A.H. font ressortir l'individualité du groupement I constitué des relevés 770, 759, 760, 768, 769, 767, 771. Celui-ci représente une chênaie particulière où les espèces sylvatiques laissent place à un cortège floristique de sous-bois essentiellement composé de *Genista lobelii*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Genista hispanica*, *Asphodelus cerasifer*. Cette entité évoque l'*Aphyllantho-Genistetum hispanicae* (Archiloque et al. 1970) association des forêts claires du Var moyen intervenant dans la filière évolutive de la série méditerranéenne de *Quercus pubescens* qui ne semble pas atteindre le plan d'Aups.

L'*Aphyllantho-Genistetum*, tel qu'il a été décrit, montre la présence constante de *Pinus pinaster* et de *Pinus halepensis* ce qui n'est pas le cas au plan d'Aups.

Cependant, les deux groupements sont floristiquement très affines et leur rôle dans la dynamique est certainement équivalent car ils occupent des sous-bois de forêt secondaire évoluant lentement vers le climax chênaie pubescente (*Quercetum pubescentis aceretosum* MOLINIER 1968 et *Buxo Quercetum* Br. Bl. 1932). Le groupement I offre, de fait, une grande originalité floristique et phytosociologique que l'A.F.C. et la C.A.H. ont bien mis en évidence.

La dernière classe de la C.A.H. est constituée par divers groupements qui s'étalent parallèlement à l'axe 2 de la carte n° 1 et qui représentent tous des fruticées basses ou des formations herbacées.

Le plus important par l'effectif, figure sur le tableau 6 et représente les formations basses des zones culminales ouvertes du *Genistetum lobelii*. Ainsi que le montre le tableau n° 6, ce groupement est pauvre en espèces sylvatiques. Il constitue un groupement de colonisation des zones les plus élevées dont l'homogénéité floristique est assez grande.

Le relevé 715 affine de ceux du tableau 6, témoigne de la composition floristique des vires à *Sesleria coerulea*. Il s'agit d'un biotope un peu particulier lié à la situation topographique de ces vires.

RELEVÉ 715 : Exposition Nord - Pente 25° - Surface 50 m² - Altitude 910 m
Recouvrement herbacé 100 %.

Espèces du Genistetum lobelii et Genistion lobelii

<i>Iberis saxatilis</i>	1-2
<i>Genista lobelii</i>	+
<i>Valeriana tuberosa</i>	11
<i>Bupleurum ranunculoïdes</i>	+

Espèces de l'Erysimo-Seslerietum coeruleae et de l'Ononidion striatae.

<i>Sesleria coerulea</i>	44
<i>Erysimum helveticum</i> ssp <i>australe</i>	11

Espèces des Ononidetalia striatae et des Ononido-Rosmarinetea

<i>Anthyllis montana</i>	12
<i>Helianthemum italicum</i>	12
<i>Lavandula officinalis</i>	12
<i>Anthyllis praeproperea</i>	+
<i>Crepis albida</i>	11
<i>Tulipa australis</i>	+

Autres espèces

<i>Sedum album</i>	+
<i>Cerastium arvense</i>	11
<i>Avena pratensis</i>	13
<i>Laserpitium siler</i>	12
<i>Biscutella laevigata</i>	+
<i>Polygonatum odoratum</i>	+
<i>Arenaria grandiflora</i>	12
<i>Daphne alpina</i>	12
<i>Lactuca perennis</i>	+
<i>Dianthus caryophyllus</i> ssp <i>sylvestris</i>	+

Le tableau 7 regroupe des relevés d'altitude similaire à la précédente formation mais beaucoup plus hétérogènes dans leur composition floristique. Ces relevés rassemblés artificiellement ici ne constituent pas en fait une entité homogène mais des stades dynamiques soit trop peu représentés dans l'échantillonnage soit peu importants dans l'évolution dynamique du tapis végétal. D'ailleurs, les différentes analyses factorielles n'ont pas permis de discriminer un groupement précis.

Enfin le tableau 8 réunit les relevés 733 - 732 et 735 - 719 725 qui se rapportent au *Lavandulo-Astragaletum* donc à l'*Aphyllanthion* et qui sont dissociés sur le plan 1-3 de l'analyse factorielle.

Le second groupe est marqué par la présence de *Genista cinerea* qui donne un recouvrement arbustif non négligeable, constituant peut-être l'ébauche d'une évolution sur les substrats calcareo-marneux.

III b 2 - Comparaison avec les analyses tenant compte de l'abondance des espèces.

Ces analyses n'apportent pas de modification importante dans la position des relevés. C'est pourquoi les différents plans des analyses tenant compte de la présence et de l'abondance sont comparables. La carte n° 2 représentant le plan 1-2 de l'analyse prenant en compte l'abondance des espèces est très semblable à la carte n° 1.

Il importe de souligner cependant quelques différences intéressantes :

- Les relevés 715 et 731 sont regroupés à cause de l'abondance de *Sesleria coerulea*. Ils correspondent tous deux aux vires rocheuses. Dans le cas du 715 il s'agit de vires (voir pages précédentes) colonisées par des arbustes et des herbacées alors que le 731 représente un stade un peu plus évolué puisqu'il y a apparition d'espèces arborescentes.
- Il y a une séparation plus nette entre le groupe du *Lavandulo-Astragalietum* et le groupement I de la C.A.H.
- Enfin les distances entre certains relevés de transition sont modifiées en fonction de la dominance de certaines espèces. (722 et 739 - 763 et 716 etc...).

IV - QUELQUES ELEMENTS REVELATEURS DE LA DYNAMIQUE DE LA VEGETATION

L'aspect descriptif développé dans les lignes qui précèdent contient plus ou moins nettement les informations illustrant les successions dynamiques de la végétation à l'exception de quelques stades qui ont pu échapper à notre échantillonnage (certains stades présylvatiques riches en *Corylus avellana* observés ultérieurement pourraient jouer un rôle dans la filière évolutive de la hêtraie).

Physionomiquement trois types de végétation ont été rencontrés : forestier, préforestier ou forestier ouvert et groupements arbustifs bas accompagnés d'herbacées. La relation entre tous les groupements énumérés peut prêter à discussion. Aussi avons-nous tenté de l'appuyer sur l'interprétation des axes factoriels ainsi que sur la composition floristique des groupements et la présence des essences forestières dans les relevés (carte n° 3, 4 et 5).

IV a - Les axes 1 et 2 des A.F.C. tenant compte aussi bien de la présence que de l'abondance peuvent être interprétés à partir des espèces à forte contribution C.T.R.*

* Le rapport noté C.T.R. est la part relative d'un point dans la valeur propre λ_α de l'inertie le long de l'axe α du point à la valeur propre λ_α

Axe 1 : Les espèces déterminantes pour l'axe 1 sont :

◊ sur le pôle positif

<i>Hedera helix</i>	]	<i>Quercus Fagetea</i>
<i>Hepatica triloba</i>	]	
<i>Taxus baccata</i> (Arbres)	]	
<i>Taxus baccata</i> (Arbustes)	]	<i>Fagetalia sylvaticae</i>
<i>Fagus sylvatica</i> (Arbres)	]	
<i>Melica uniflora</i>	]	
<i>Euonymus latifolius</i>	]	<i>Quercetalia pubescentis</i>

c'est-à-dire un ensemble d'espèces très représentatives d'un milieu sylvatique frais.

◊ sur le pôle négatif

<i>Helianthemum italicum</i>	-	<i>Ononido-Rosmarinetea</i>
<i>Genista lobelii</i>		
<i>Erysimum australe</i>		
<i>Crepis albida</i>		
<i>Iberis saxatilis</i>		
<i>Sedum anopetalum</i>		
<i>Anthyllis montana</i>		
<i>Anthyllis praeproperea</i>		
<i>Santolina chamaecyparissus</i>		
<i>Teucrium aureum</i>		
<i>Juniperus phoenicea</i>		
<i>Thymus vulgaris</i>		Compagne

Il s'agit de taxons caractéristiques des *Ononido-Rosmarinetea* où des unités inférieures de cette classe se rapportant à des groupements très ouverts.

Compte tenu de cette information l'axe 1 semble donc pouvoir être interprété comme un gradient des milieux ouverts plus ou moins dégradés aux milieux fermés.

Les relevés influencés par l'axe factoriel 1* sont :

◊ Côté positif : 700 - 701 - 702 - 703 - 704 - 705 - 706 - 707 - 708 - 746 soit tous les relevés se rapportant à la hêtraie (tableau 1)

Tous les relevés du tableau 2 et les deux relevés les plus riches en espèces sylvatiques du tableau 3.

◊ Côté négatif : L'intégralité des relevés du tableau 6 concernant les formations arbustives basses du *Genistetum lobelii* ainsi que quelques relevés se rapportant à la partie la plus ouverte du groupement de transition entre hêtraie et *Genistetum lobelii*, c'est-à-dire des relevés localisés sur des vires rocheuses où domine *Sesleria coerulea*.

* Il s'agit des relevés ayant de fortes contributions C.O.R. c'est-à-dire fortement influencés par l'axe. C.O.R.x (i) est le carré du cosinus de l'angle que fait Oi avec l'axe.

Axe 2 : Les espèces déterminantes pour l'axe 2, que ce soit en tenant compte de la seule présence des espèces ou en prenant en compte l'abondance de celles-ci sont : *Sesleria coerulea* et *Laserpitium siler* et à un degré moindre *Anthyllis montana*, *Genista lobelii*, *Ornithogalum umbellatum* soit des espèces caractéristiques de biotopes frais dans des milieux sylvatiques ou non.

Les taxons qui inversement déterminent le pôle positif sont *Brachypodium phoenicoïdes* et *Bromus erectus* et selon que l'on considère l'abondance des taxons ou pas : *Rubia peregrina*, *Juniperus communis*, *Genista hispanica* ou *Pinus halepensis*, *Rosmarinus officinalis*, *Juniperus oxycedrus*, *Cistus albidus*, *Stachys recta*.

Le pôle positif de l'axe 2 peut-être interprété dans ce cas comme le pôle thermophile alors que le pôle négatif représente des milieux plus frais.

L'axe 2 peut-être assimilé à un gradient écologique en relation avec l'altitude ou avec les données bioclimatiques.

Cet axe influence fortement les relevés suivants :

a) côté positif : 717 - 733 - 735 - 738 - 759 - 760 -
767 - 769 - 770.

Il s'agit de relevés appartenant au *Lavandulo-Astragaletum*, au groupement à *Quercus pubescens* et *Genista hispanica* ou au *Buxo-Quercetum*.

b) A l'opposé (pôle négatif) : 715 - 726 - 728 - 731 - 751 -
753 - 755 - 754 - 759 - 761 -
762.

Ce sont les relevés des vires à *Sesleria coerulea*, des zones du *Genistetum lobelii* et du groupement présylvatique du tableau 4.

L'axe 2 permet de différencier deux filières d'évolution vers la forêt.

IV b - La localisation graphique des principales essences forestières sous leurs trois formes arbres, arbustes et plantules, dans les relevés, constitue un élément d'information intéressant pour suivre leur implantation au long des gradients que nous venons de préciser.

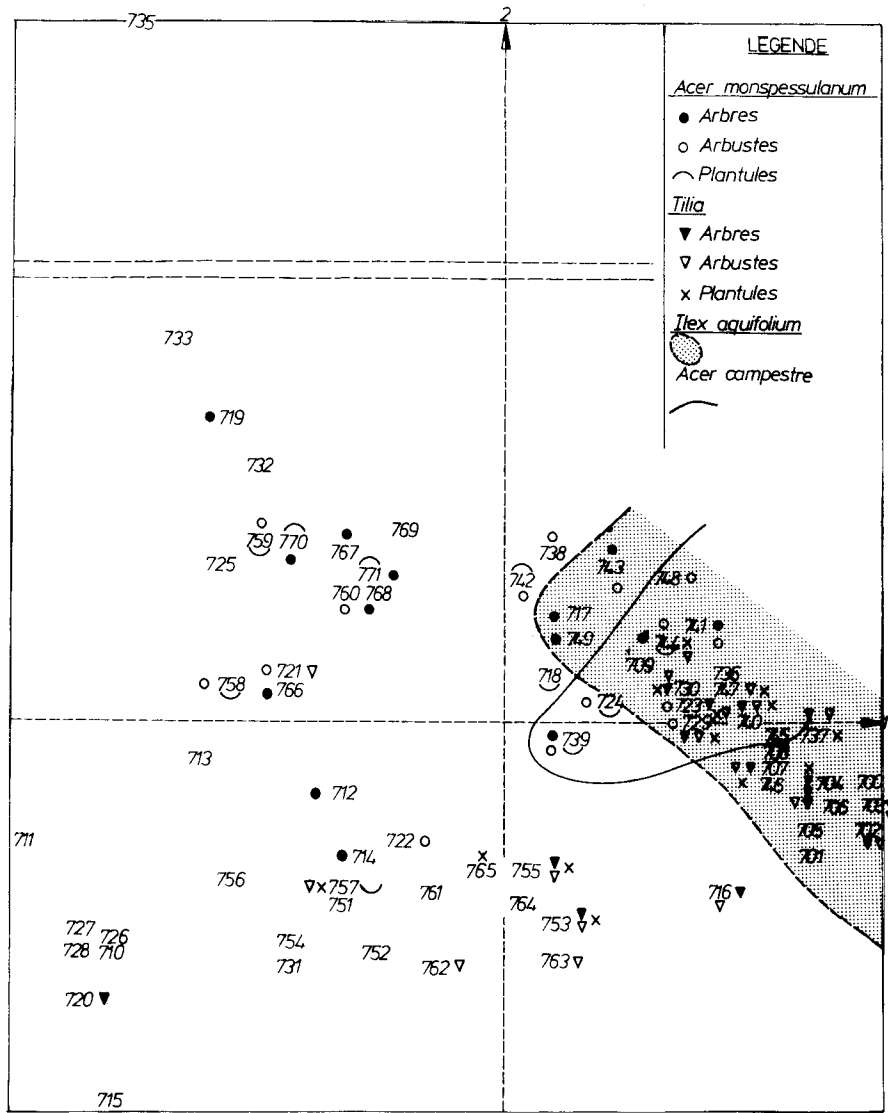
Nous avons utilisé comme support de représentation la carte factorielle n° 1 qui a servi de base à la description des groupements.

Les essences retenues pour cette investigation sont parmi les caractéristiques des *Fagetalia* : *Fagus sylvatica*, *Taxus baccata* parmi celles des *Quercetalia pubescentis* : *Acer opalus*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum* et pour les *Quercu-Fagetea* : *Tilia platyphyllos*, *Ilex aquifolium*, *Acer campestre* et *Sorbus aria*.

1 - *Fagus sylvatica* (cf carte n° 3) s'étend très peu hors des groupements des tableaux 1 et 2 ; cependant, il faut constater sa présence jusqu'aux relevés 709 et 736 soit dans des biotopes affines du *Buxo-Quercetum*. On pourrait donc envisager une extension sensible de l'espèce dès que les conditions forestières atteignent un certain degré de maturité.

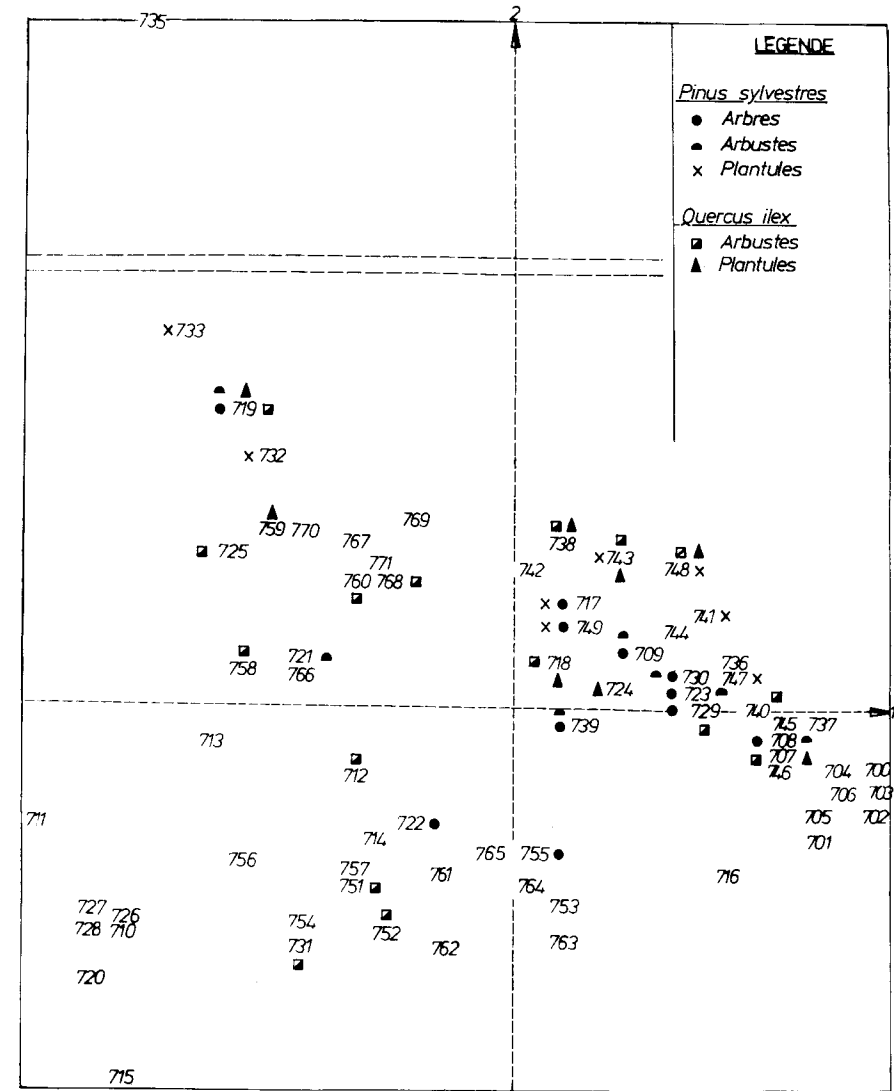
REPARTITION AU SEIN DES RELEVÉS DES PRINCIPALES

ESSENCES FORESTIERES



ENSEMBLE DES RELEVÉS - PLAN 1.2 - PRÉSENCE

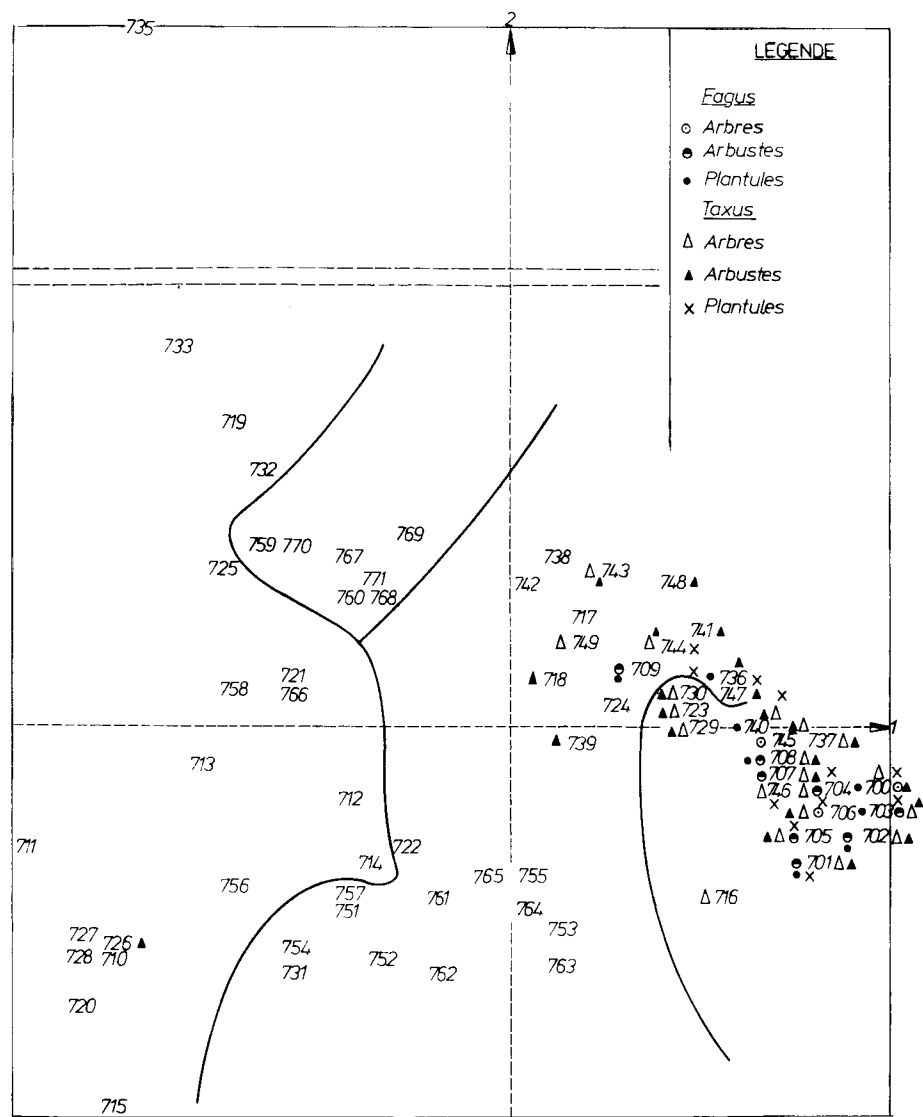
Carte n° 5



ENSEMBLE DES RELEVÉS - PLAN 1.2 - PRÉSENCE

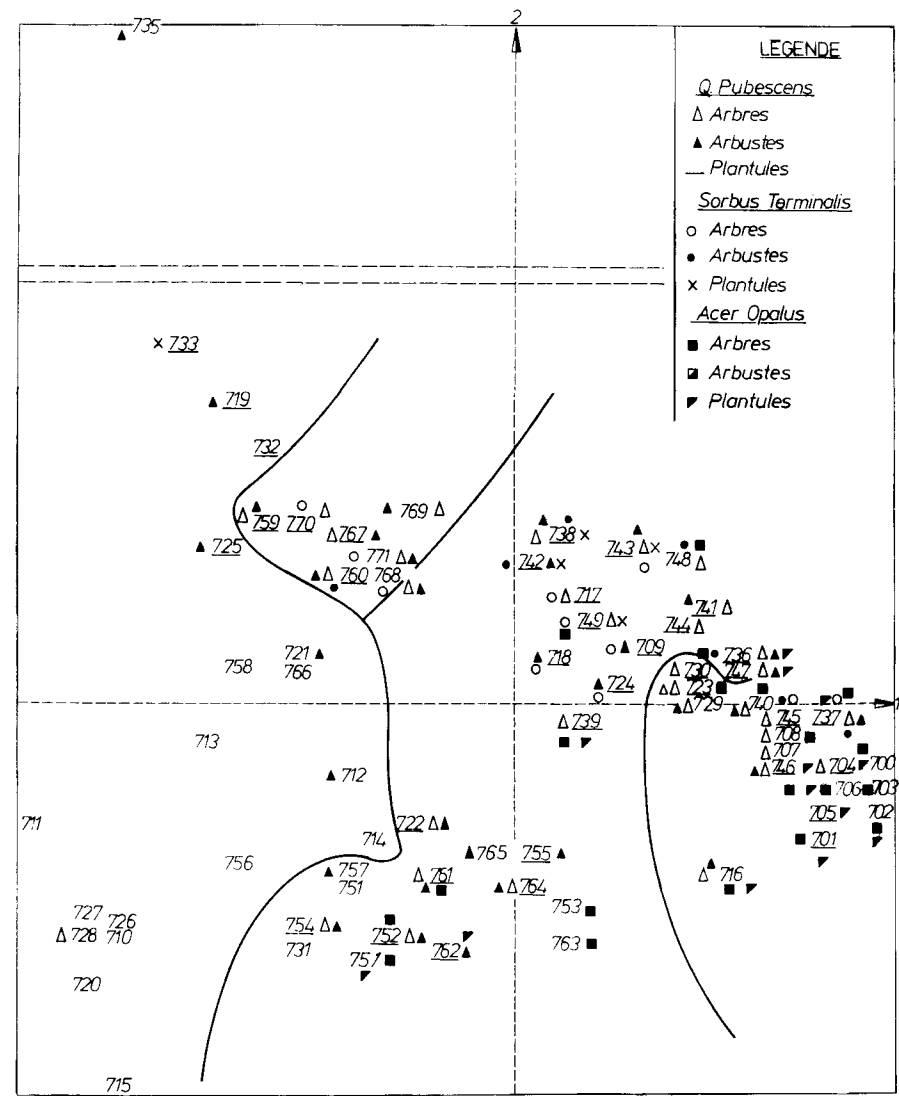
Carte n° 6

REPARTITION AU SEIN DES RELEVÉS DES PRINCIPALES
ESSENCES FORESTIÈRES



ENSEMBLE DES RELEVÉS. PLAN 1.2. PRÉSENCE DE FAGUS ET TAXUS DANS
LES RELEVÉS

Carte n°3



ENSEMBLE DES RELEVÉS. PLAN 1.2. PRÉSENCE DE QUERCUS PUBESCENS.
SORBUS TORMINALIS. ACER OPALUS

Carte n°4

Taxus baccata diffuse plus largement dans tous les groupements forestiers et apparaît même au sein des groupements du *Genistetum lobelii*. Son extension se fait essentiellement en milieu frais.

Pour les essences des *Quercetalia pubescentis*, *Quercus pubescens* diffuse dans la plupart des faciès illustrant ainsi ses fortes possibilités de colonisation. Sa présence ne peut constituer à elle-seule un critère de définition du milieu sylvatique, mais souligne la nécessité de passer par des stades préforestiers et forestiers à *Quercus pubescens* pour aboutir au climax quel qu'il soit.

La répartition, dans les relevés, d'*Acer Opalus* est remarquable car il se localise essentiellement aux groupements forestiers et de transition les plus frais. Cette essence constitue donc une indicatrice tout-à-fait intéressante des possibilités du milieu à évoluer vers des chênaies mixtes mésophiles ou vers la hêtraie.

A l'inverse, *Sorbus torminalis* est plus précisément inféodé au *Buxo-Quercetum* ou au groupement I (présylvatique à *Genista hispanica* et *Quercus pubescens*). De plus, il faut constater que les formes arbus-tives ou les plantules ont une diffusion encore plus restreinte donc ne peuvent pas constituer des indicatrices de potentialités sylvatiques mais sont de bonnes caractéristiques des chênaies à *Quercus pubescens* les plus typiques.

Acer monspessulassum a une diffusion comparable à l'essence précédente ; pourtant sa pénétration au sein des formations présylvatiques les plus thermophiles est un élément indicateur de l'évolution forestière possible vers le *Buxo-Quercetum*. Ce taxon peut constituer l'un des fils conducteurs pour suivre une succession dynamique aboutissant à la chênaie du *Buxo-Quercetum*.

Pour les *Querco-Fagetea*, *Tilia platyphyllos* est cantonné aux hêtraies et chênaies mixtes mésophiles, aux groupements de transition du tableau n° 4, ainsi qu'aux formations ouvertes du *Genistetum lobelii* ou à *Sesleria coerulea*. Ainsi, *Tilia* peut-être considéré comme une indicatrice d'une potentialité d'évolution vers la hêtraie.

Ilex aquifolium, très localisé au sein des groupements forestiers représente un indicateur de murissement. Il n'apparaît pas sous l'une ou l'autre de ses trois formes dans les groupements de transition (comme ceci peut-être parfois constaté ailleurs en Provence), ce qui pourrait montrer une dégradation du milieu forestier assez ancienne puis une progression des sylves (milieux de transition) au sein desquelles des espèces telles qu'*Ilex* n'apparaissent pas encore.

Acer campestre présent uniquement dans les chênaies du *Buxo-Quercetum* et les chênaies mixtes plus mésophiles joue le même rôle que *Sorbus terminalis*. Cependant, à la lumière de ce qui apparaît ici, on peut préciser qu'il correspond à des milieux sylvatiques plus frais que ceux occupés par *Sorbus terminalis*.

Enfin, *Sorbus aria* possède une diffusion très large dans tous les groupements même dans les formations à *Genista lobelii* et dans celles du *Lavandulo-Astragaletum*. Sa valeur indicatrice est donc très limitée.

Nous avons complété notre examen en situant *Pinus sylvestris* et *Quercus ilex* puisque ces deux taxons sont aussi présents dans les groupements étudiés.

Pinus sylvestris est assez fréquent dans les chênaies les moins évoluées et colonise par ailleurs les milieux ouverts ; mais sa présence est exclue (à une exception) des groupements du tableau n° 4 et des groupements très ouverts à *Genista lobelii* et *Sesleria coerulea*. Tel qu'il se comporte à la Sainte Baume, c'est donc un taxon préparant la forêt à *Quercus pubescens*.

Enfin, *Quercus ilex* n'a pas une diffusion qui semble suivre une ligne particulière. Il paraît plutôt se maintenir dans certains biotopes parce que les conditions locales le permettent.

IV c - L'analyse pratiquée en dernier lieu sur les données floristiques utilise une A.F.C. sur un tableau de contingence. Nous avons croisé les espèces présentes dans l'ensemble des relevés avec quelques unes des essences forestières déjà considérées dans le paragraphe précédent. En fait, chaque essence a alors été prise en compte sous trois formes arborescente, arbustive et herbacée et dans chaque cas l'abondance du taxon a été retenue. Ainsi, on peut suivre quelles sont les espèces du cortège floristique les plus fréquentes avec chaque essence forestière, compte tenu des classes d'abondance.

Cette démarche a été développée afin de provoquer une discrimination accrue des stades terminaux des successions dynamiques et pour suivre où se situent dans le système complexe étudié les états de faible et de forte abondance des plantules, des arbustes et des arbres de chaque essence.

Nous avons retenu pour cette démarche sept taxons parmi ceux qui ont déjà fixé notre attention précédemment.

Au niveau des *Fagetalia* seul *Fagus sylvatica* a été suivi puisqu'il a une répartition comme nous l'avons vu plus étroite que *Taxus baccata* envisagé aussi dans le paragraphe précédent.

Pour les *Quercetalia pubescentis*, malgré sa diffusion peu significative, *Quercus pubescens* a été pris en compte pour voir si le critère abondance permet de mieux faire ressortir sa valeur dynamique. *Acer opalus* très intéressant dans sa répartition au sein des relevés ne pouvait être que conservé. Enfin, deux taxons des *Querco-Fagetea* ont été retenus ; *Tilia platyphyllos* et *Ilex aquifolium* compte tenu de l'information qu'ils ont apporté précédemment. *Quercus ilex* et *Pinus sylvestris* ont complété l'effectif des essences forestières puisque ces essences sont souvent présentes dans différents faciès de végétation sans qu'il soit possible de préciser leurs zones de prédilection aux niveaux altitudinaux étudiés.

Les valeurs propres des principaux axes de l'A.F.C. sont très faibles comme cela se produit systématiquement lors d'analyses sur des données phytoécologiques. Cependant les pourcentages d'inertie des premiers axes sont intéressants (41 % pour l'axe 1, 13 % pour l'axe 2 et 5 % pour l'axe 3).

Incontestablement le plan des axes 1 - 2 qui apporte à lui seul 55 % de l'information mérite la plus grande attention. Toutefois, d'autres plans paraissent à divers titres tout aussi intéressants aussi les arguments que nous développerons le seront-ils à partir des cartes 7 - 8 - 9

Observations sur les relevés et les groupements

Comme prévu, l'analyse permet d'étendre l'éventail des groupements forestiers. Les relevés du tableau 1 restent dans le même ensemble mais ils s'étalent plus sur les cartes factorielles apparaissant ainsi plus hétérogènes, compte tenu de l'abondance des essences ligneuses, qu'ils ne le sont sur le seul critère de présence. Le groupe des chênaies mixtes mésophiles se subdivise en deux lots bien distincts 737 - 740 - 745 et 723 - 729 - 730. Les chênaies du *Buxo-Quercetum* et leurs stades de légère dégradation restent regroupés dans un ensemble assez homogène. Nous en verrons les raisons plus loin.

Le gradient des formations sylvatiques commenté plus haut est donc confirmé ici avec des coupures plus nettes entre certains groupements.

Inversement et tout naturellement les groupements asylvatiques, qu'ils soient thermophiles ou non, sont disposés de manière plus confuse que précédemment. Ce qui était attendu.

Il faut noter la position des groupements qualifiés de transition et qui apparaissent ici sur les cartes 7 et 8 dans une position plus difficile à interpréter que sur les cartes 1 et 2.

Si, l'on tente d'interpréter les axes 1 et 2 de la carte 7. Il est évident que l'axe 2 correspond à un gradient bioclimatique plus ou moins lié à l'altitude. L'axe 1 paraît être lié au gradient qui s'étale des milieux sylvatiques aux groupements asylvatiques.

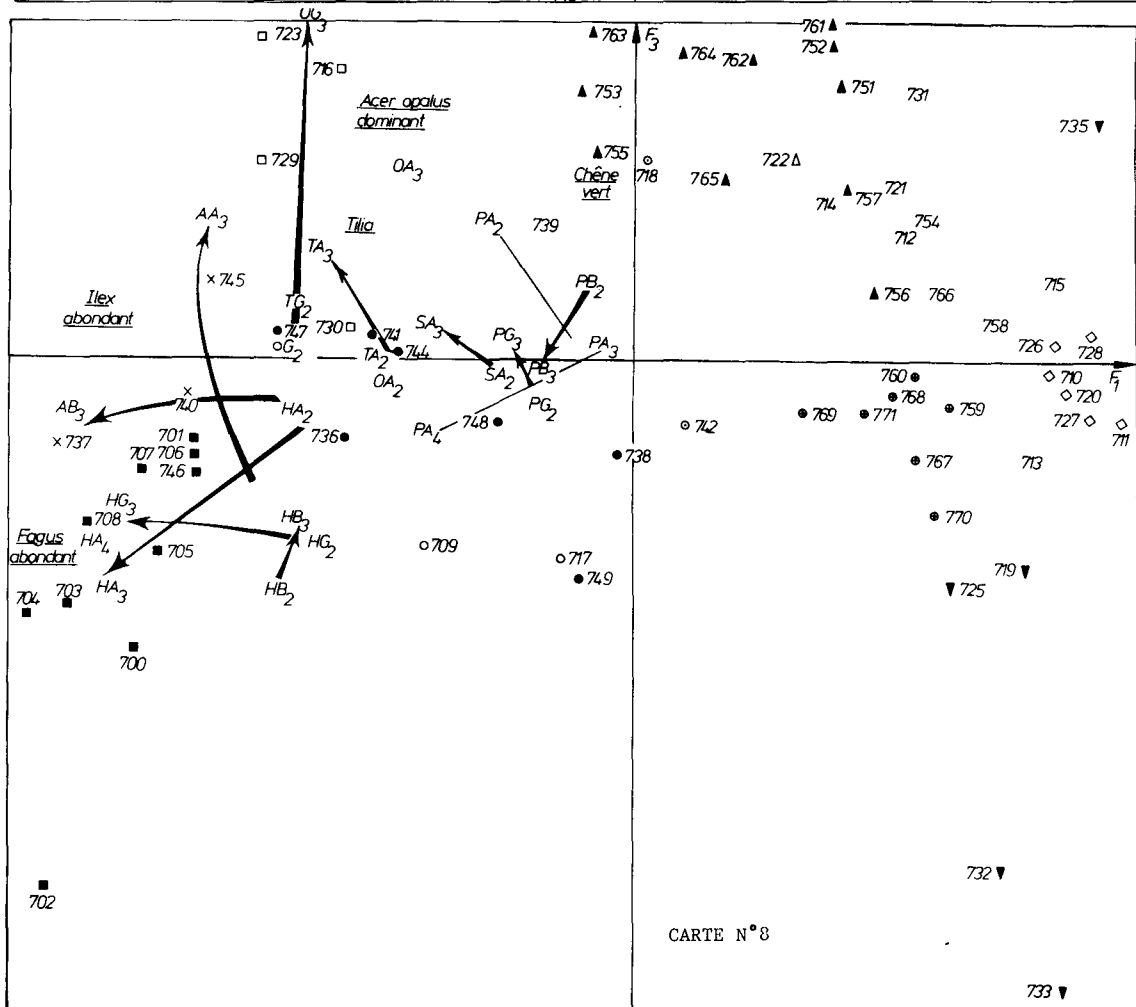
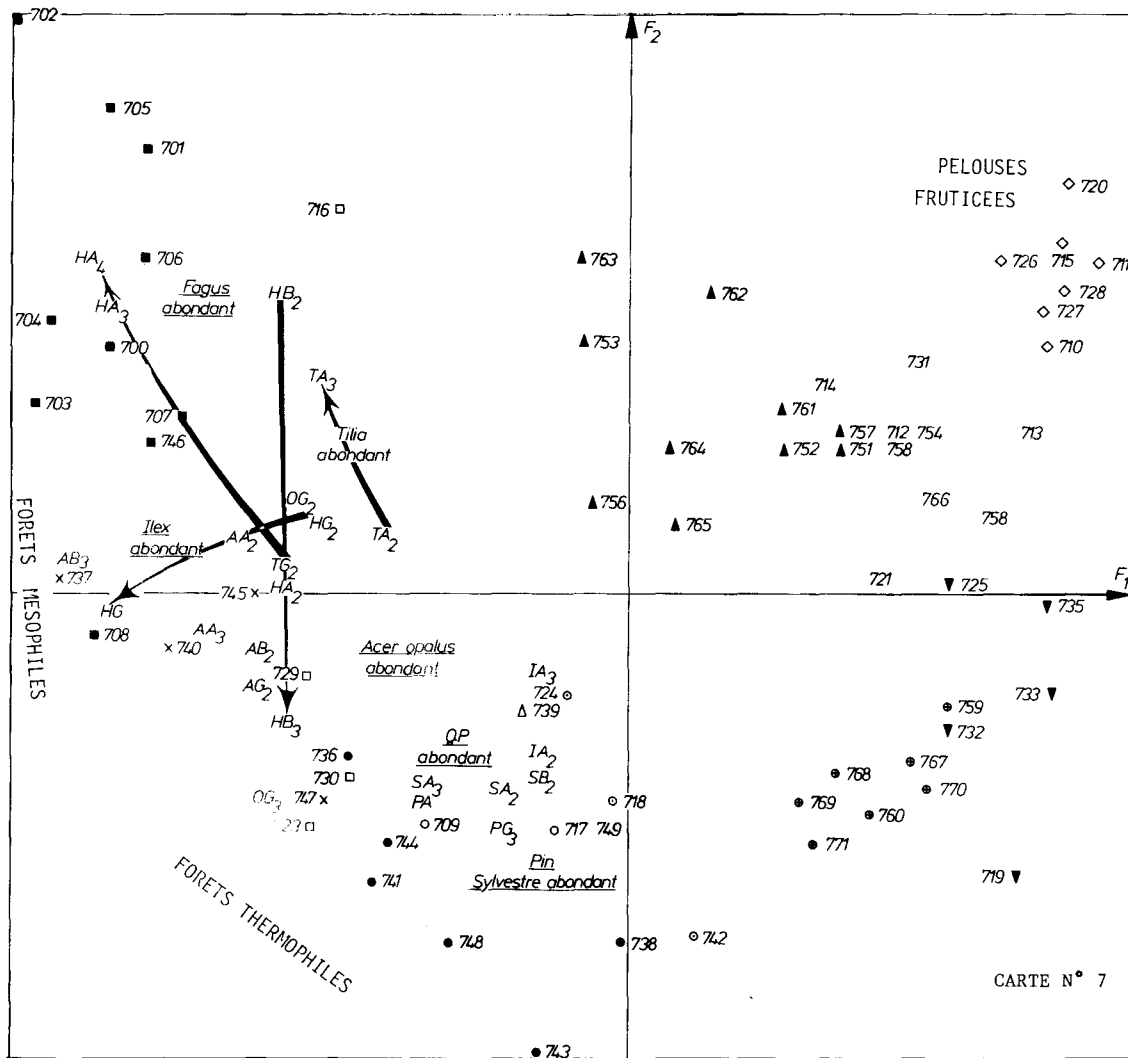
L'axe 3 est beaucoup plus délicat à interpréter.

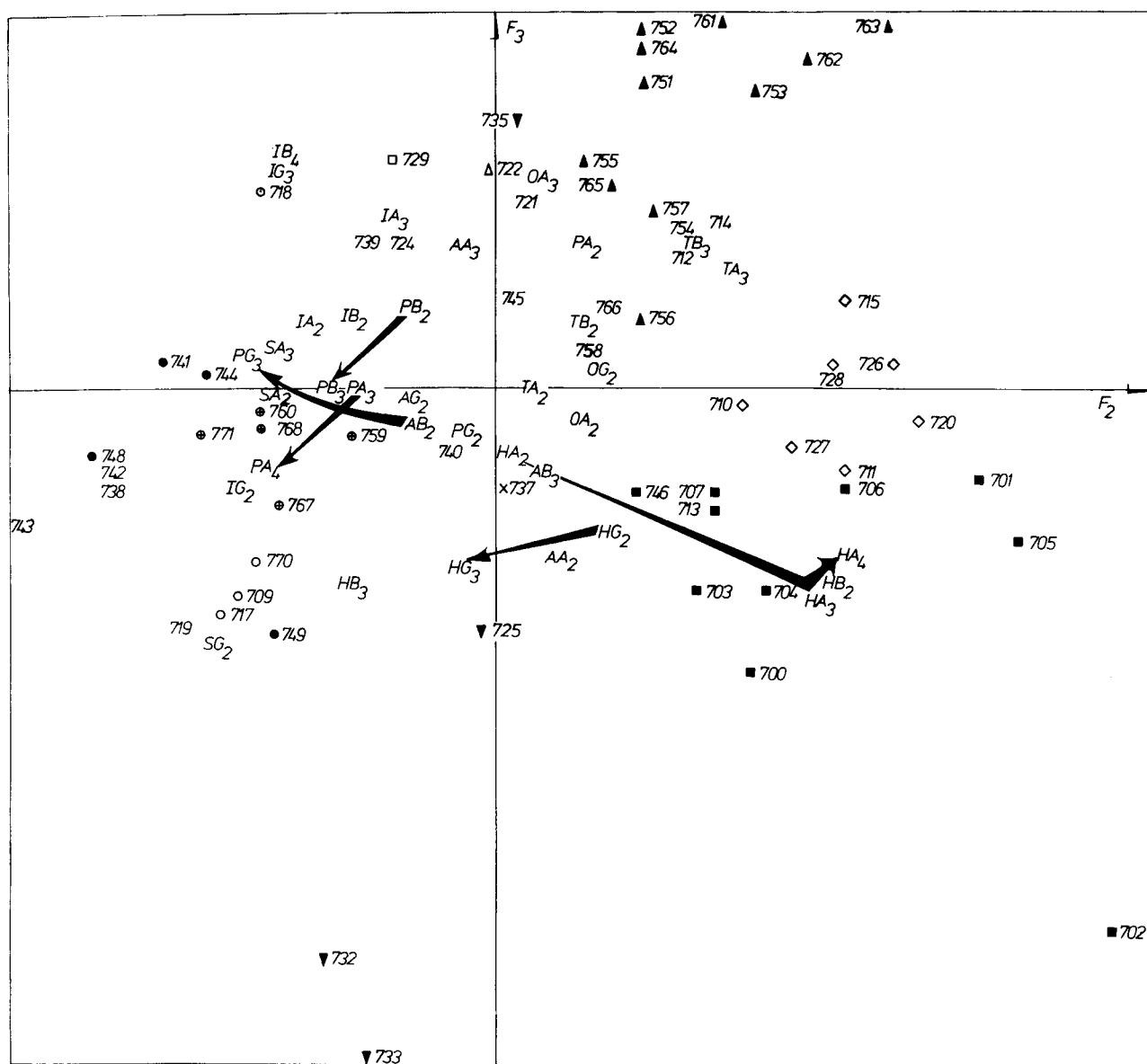
Remarques sur les essences forestières et sur la position de leurs classes d'abondance.

Les sept essences considérées montrent des comportements très différents. Ainsi, si le hêtre adulte est le plus abondant au sein de la hêtraie il paraît proliférer davantage aux périphéries sous forme arbustive et sous forme de plantules. Cette situation amène cet arbre à coloniser les groupements voisins chênaies mixtes mésophiles et groupements de transition. Une telle situation, compte tenu de la protection actuelle du couvert végétal à la Sainte Baume devrait amener une progression sensible tout au moins des chênaies - hêtraies.

A l'opposé, *Quercus pubescens* présent partout et surtout abondant, sous ses trois formes : arbres, arbustes et plantules, au sein du *Buxo-Quercetum*. Il n'a donc pas un "comportement expansioniste".

Acer opalus occupe ici, comme dans le cas des observations précédentes, une position très remarquable. C'est l'espèce la plus significative du biotope représenté par les relevés 723 - 729 et 730.





CROISEMENT ENTRE ESSENCES FORESTIÈRES ET CORTÈGE FLORISTIQUE

Carte n°9

LEGENDE

HA	arbres	PA		IA	
HB	arbustes	PB	<i>Quercus pubescens</i>	IB	<i>Quercus ilex</i>
HC	plantules	PG		IG	
AA		TA		OA	
AB	<i>Ilex aquifolium</i>	TB	<i>Tilia</i>	OB	<i>Acer opalus</i>
AG		TG		OG	
		SA			
		SB	<i>Pinus sylvestris</i>		
		SG			

Parallèlement, *Ilex aquifolium* joue un rôle similaire au sein des relevés 737 - 740 - 745. Là, il abonde sous ses trois formes. Donc les chênaies mixtes mésophiles sont marquées par deux faciès, l'un à *Ilex aquifolium*, l'autre à *Acer opalus*, plus thermophile.

Tilia platyphyllos occupe une place particulière.

Manifestement, (carte n° 8) il s'insère mieux dans le contexte de la succession qui aboutit à la hêtraie sans pour autant être étroitement lié au hêtre. Il semblerait que son abondance maximale soit obtenue au niveau des groupements de transition.

Quercus ilex dont nous avons vu la présence déroutante sur les cartes 1 et 2* paraît cependant n'abonder qu'au niveau du *Buxo-Quercetum*.

Enfin, *Pinus sylvestris* est tout-à-fait lié à *Quercus pubescens* et aux chênaies du *Buxo-Quercetum*. Il est fréquent à ce niveau.

Différenciation des séquences dynamiques.

Les trois plans factoriels présentés ici ne permettent pas de différencier nettement les séquences dynamiques aboutissant au *Buxo-Quercetum* et à la hêtraie.

Cependant, la carte n° 8 apporte une information précieuse en séparant de part et d'autre de l'axe 3 vertical, deux ensembles de points-relevés. On peut envisager que les relevés ayant des coordonnées négatives sur l'axe 2 se rapportent principalement à la séquence aboutissant au *Buxo-Quercetum* alors que ceux possédant des coordonnées positives sur le même axe appartiennent à la séquence aboutissant aux hêtraies. Cette interprétation schématique mérite d'être nuancée. Cependant elle semble correspondre à une certaine réalité. Le rôle des chênaies-hêtraies mixtes mésophiles est difficile à interpréter dans ce contexte. Plusieurs hypothèses sont possibles : soit elles constituent simplement un terme de passage vers la hêtraie ou la chênaie, soit elles apparaissent comme un groupement climacique particulier inféodé aux vires rocheuses du versant nord aux conditions bioclimatiques particulières. Le problème du lot de relevés 723 - 729 - 730 est différent de celui des relevés 740 - 737 et 745. D'après la carte n° 8 le premier lot est plus probablement un groupement de transition vers la chênaie alors que le suivant peut-être interprété soit comme un groupement climacique soit comme une pré-hêtraie.

CONCLUSION

L'analyse entreprise n'aboutit qu'à des conclusions nuancées car l'échantillonnage n'a pu intégrer tous les faciès possibles. L'exiguïté du massif et le peu de variété des faciès rencontrés n'ont pas contribué à bien différencier les séquences dynamiques. Cependant, il ressort de cette étude trois points essentiels :

- La hêtraie du massif de la Sainte Baume que l'on dit communément relictuelle est en fait vraisemblablement en voie de progression sur le versant nord.

* En fait, la présence souvent constatée de cette espèce à l'étage supraméditerranéen dans les montagnes du Nord du bassin méditerranéen ne fait que se confirmer ici.

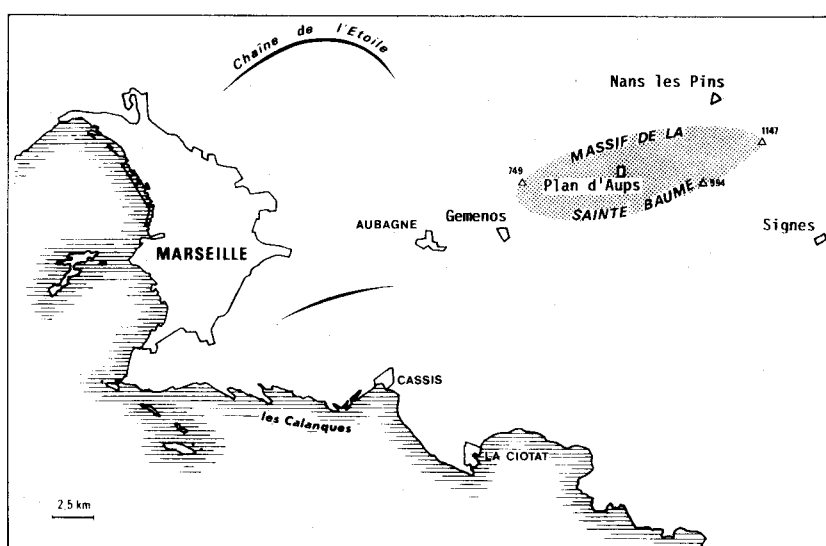
- La végétation forestière des zones les plus alticoles (peuplements à *Acer Opalus* et *Tilia*) dérive sensiblement vers des groupements plus mésophiles que le *Buxo-Quercetum*. Enfin les groupements arbustifs bas ouverts sont peu ou pas représentés car ils manquent à ces altitudes sur le massif.

- Le Pin sylvestre présent dans le massif comme dans bien des massifs du Sud-Est français paraît correspondre à une variété particulière inféodée à la dynamique du chêne pubescent et non à l'une de ces variétés qui colonisent dans les Alpes méridionales le niveau montagnard et la base de l'étage subalpin.

Des études dendroclimatiques récentes confirment cette remarque (L. TESSIER communication orale).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARCHILOQUE A., BOREL L., DEVAUX J.P., LAVAGNE A., MOUTTE P. & WEISS H. (1970). - Vers une caractérisation phytosociologique de la série méditerranéenne du chêne pubescent. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 44, 17-42.
- BONIN G., AUBERT G., BARBERO M., GAMISANS J., GRUBER M., LOISEL R., QUEZEL P., SANDOZ H., THINON M. & VEDRENNE G. (1983). - Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens s.l. à l'aide de taxons indicateurs. *Vegetatio*, 54, 79 - 96.
- LOISEL R. (1976). - La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français. *Thèse doc. d'état, Marseille*
- MOLINIER René (1934). - Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 27, 1 - 274.
- MOLINIER René (1968). - Le dynamisme de la végétation provençale. *Collect. Bot.* VII (2), 48, 817 - 844.
- MOLINIER Roger & PIALOT H. (1952). - Carte des groupements végétaux de la forêt domaniale de la Sainte Baume (Var) dressée au 1/2000. C.N.R.S.



LOCALISATION DU MASSIF DE LA SAINTE BAUME - Sud-Est français -

TABLEAU n° 1

HETRAIES

Numéro de relevé	700	703	704	702	701	705	706	707	708	746
Surface (m2)	200	200	100	100	100	200	200	100	200	200
Recouvrement arborescent	100	100	100	90	90	100	100	80	90	90
" arbustif	60	10	40	40	20	60	20	60	50	40
" herbacé	20	10	30	20	40	30	20	60	50	40
" muscinal	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.
" litière	90	90	90	90	60	90	80	80	80	70
Pente (°)	20	20	0	30	25	10	15	10	15	5
Exposition	N	NNW	N	N	N	NNW	N	N	N	NNW
Altitude (m)	720	690	650	850	860	840	840	780	780	840
Substrat (ca : calcaire)	ca	ca	ca	ca	ca	ca	ca	ca	ca	ca

Caractéristiques d'association et d'alliance (*Fagion sylvaticae*)

<i>Luzula sylvatica</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.
<i>Corydalis solida</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Arum maculatum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.

Caractéristiques de l'ordre (*Fagetalia sylvaticae*)

<i>Fagus sylvatica</i> (A)	5.5	4.4	4.4	3.3	4.5	2.3	1.2	2.2	3.3	.
" " (a)	.	+	1.1	1.1	+	1.1	.	1.1	2.2	.
" " (g)	+	+	.	1.1	+	+	.	.	2.2	.
<i>Taxus baccata</i> (A)	2.3	3.4	2.2	2.3	1.3	1.1	3.4	2.2	2.3	2.2
" " (a)	2.2	1.1	1.1	1.1	1.1	2.2	2.2	1.1	+	1.1
" " (g)	+	+	1.1	.	+	1.1	1.1	1.1	+	+
<i>Neottia nidus-avis</i>	+	+	1.2	+	.	1.1	1.2	+	+	+
<i>Lilium martagon</i>	+	.	.	2.2	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1
<i>Sanicula europaea</i>	.	.	3.3	+	.	.	.	.	+	1.2
<i>Mycelis muralis</i>	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.
<i>Melica uniflora</i>	.	.	2.2	+	.	+	+	1.1	1.2	2.3
<i>Pimpinella major</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+
<i>Festuca heterophylla</i>	.	.	+	.	+	+	+	.	2.3	1.2
<i>Campanula trachelium</i>	.	.	.	+	1.1	.	+	+	+	+
<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	.	2.3	1.2	2.2	+	1.2	.	1.2
<i>Euphorbia dulcis</i>	.	.	.	.	+	+	.	2.3	1.2	.

Caractéristiques de classe (*Querco-Fagetea*)

<i>Ilex aquifolium</i> (A)	2.2	2.2	2.2	1.1	1.2	.	+	.	.	+
" " (a)	1.1	+	1.1	2.3	.	.	.	+	1.1	+
" " (g)	1.1	.	+	.	.	.	.	.	+	.
<i>Hedera helix</i>	1.2	1.2	2.3	2.3	2.3	3.4	1.2	2.3	2.3	2.3
<i>Daphne laureola</i>	+	.	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	+	1.1
<i>Hepatica triloba</i>	+	.	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	2.3	1.2	1.3
<i>Viola sylvestris</i>	+	.	1.1	+	.	.	1.2	.	1.2	1.1
<i>Euonymus europaeus</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i> (A)	.	1.2	1.1	1.1	.	2.2	2.3	2.3	1.1	1.1
" " (a)	.	+	+	1.1	.	1.1	1.1	1.1	.	1.1
" " (g)	.	.	+	.	.	1.1	.	+	+	+
<i>Conopodium majus</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tamus communis</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	.	1.2	3.3	2.2	1.1	1.2	+	1.2
<i>Corylus avellana</i> (A)	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
" " (a)	.	.	.	.	.	3.4	1.2	2.3	.	2.3
" " (g)	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Sorbus aria</i> (A)	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
" " (a)	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+
" " (g)	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	.	.	1.1	+	.	.	.
<i>Lamium maculatum</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+
<i>Luzula forsteri</i>	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	1.2	+
<i>Epipactis latifolia</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.

[illegible]

TABLEAU n° 2
BOIS MIXTES ET CHENAIES MESOPHILES

Numéro de relevé	745	737	740	729	723	730
Surface (m2)	200	100	200	200	200	200
Recouvrement arborescent (%)	90	90	80	80	70	80
" arbustif "	40	30	70	30	40	60
" herbacé "	70	80	70	80	80	60
" muscinal "	.	.	.	.	.	.
" litière "	50	40	50	40	30	50
Pente (°)	20	3	0	30	10	3
Exposition	N	N	N	NNW	SE	N
Altitude (m)	820	650	700	830	840	680
Substrat (ca : calcaire)	ca	ca	ca	ca	ca	ca

Espèces des *Quercetalia pubescentis*

<i>Quercus pubescens</i> (A)	2.2	3.3	4.4	1.1	1.1	2.2
" " (a)	+	1.1	2.2	+	1.1	1.1
" " (g)	+	1.1	1.2	1.1	2.2	2.2
<i>Acer opalus</i> (A)	.	1.1	1.1	2.3	1.1	2.3
" " (a)	.	+	1.1	1.1	1.1	1.1
" " (g)	.	1.1	1.2	1.1	2.2	1.1
<i>Euonymus latifolius</i> (a)	1.1	1.3	1.1	+	+	1.1
<i>Ligustrum vulgare</i> (a)	1.1	.	1.2	.	.	1.1
<i>Sorbus torminalis</i> (A)	.	1.1	+	.	.	.
" " (a)	.	.	+	.	.	+
" " (g)	.	.	+	.	.	.
<i>Lonicera etrusca</i>	+	.	1.1	1.2	1.1	1.2
<i>Cornus mas</i> (a)	.	.	1.2	.	.	.
<i>Coronilla emerus</i>	.	.	1.3	.	.	+
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	+	.	+	1.1	.	+
<i>Sorbus domestica</i> (A)	.	+	.	1.1	.	.
" " (a)	+	.	.	+	.	.
<i>Primula officinalis</i> ssp. <i>columnae</i>	+	.	.	.	.	.
<i>Melittis melissophyllum</i>	.	.	+	.	+	.
<i>Cytisus sessilifolius</i>	.	.	.	1.2	.	3.4
<i>Lithospermum purpureo-caeruleum</i>	.	1.2	+	.	.	+
<i>Arabis turrita</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Acer monspessulanum</i> (a)	.	.	.	+	+	.
" " (g)	.	.	.	+	+	.
<i>Cotoneaster tomentosa</i> (a)	.	.	.	+	+	.
<i>Amelanchier rotundifolia</i> (a)	.	.	.	+	.	.
<i>Campanula persicaefolia</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Cephalanthera xiphophyllum</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Prunus mahaleb</i> (a)	.	.	.	.	+	.

Espèces des *Fagetalia sylvaticae*

<i>Taxus baccata</i> (A)	1.1	+	+	+	+	1.1
" " (a)	2.2	1.1	2.2	+	1.1	+
" " (g)	+	+	1.1	1.1	1.1	1.1
<i>Fagus sylvatica</i> (A)	+	.	.	.	.	.
" " (g)	.	.	+	.	.	.
<i>Sanicula europaea</i>	.	2.3	2.2	1.1	2.3	2.3
<i>Festuca heterophylla</i>	1.2	1.3	3.3	1.2	+	.
<i>Euphorbia dulcis</i>	+	1.1	2.2	2.2	1.1	1.2
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	+	.	1.2	1.2	+
<i>Melica uniflora</i>	.	2.2	2.3	1.3	2.2	.
<i>Mercurialis perennis</i>	2.2	1.2	1.3	.	.	.
<i>Neottia nidus-avis</i>	+	.	.	1.3	1.2	.
<i>Pimpinella major</i>	1.2	.	1.1	1.1	.	.
<i>Symphytum tuberosum</i>	.	1.2	1.3	.	.	.
<i>Heracleum sphondylium</i>	.	2.3	+	.	.	.

<i>Mycelis muralis</i>	.	.	.	+	+	.
<i>Lilium martagon</i>	.	1.1	1.1	.	.	.
<i>Campanula trachelium</i>	+	.	+	.	.	.
<i>Elymus europeus</i>	.	.	1.3	.	.	.
<i>Anthriscus sylvestris</i>	.	1.2	.	.	.	.

Espèces des Querco-Fagetea

<i>Tilia platyphyllos</i> (A)	2.2	1.1	1.1	2.3	1.1	1.1
" " (a)	1.1	1.1	+	1.1	1.1	+
" " (g)	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
<i>Ilex aquifolium</i> (A)	.	+	.	+	2.2	+
" " (a)	+	2.2	1.1	1.1	1.1	+
" " (g)	.	+	.	+	1.1	.
<i>Acer campestre</i> (A)	1.1	+	.	.	+	.
" " (a)	+	1.1	1.1	+	+	+
" " (g)	+	+	+	+	+	.
<i>Sorbus aria</i> (A)	+	.	+	+	+	.
" " (a)	1.1	.	+	1.1	1.1	.
" " (g)	1.1	.	+	1.1	1.1	.
<i>Daphne laureola</i>	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	1.2
<i>Hedera helix</i>	2.3	1.2	1.2	2.3	2.3	2.2
<i>Hepatica triloba</i>	1.2	1.2	2.3	1.2	2.3	1.3
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	1.1	1.2	1.2	1.1	+	1.1
<i>Viola sylvestris</i>	1.1	+	+	1.2	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	+	.	1.2	+	.	.
<i>Vicia sepium</i>	1.1	1.2	1.2	1.1	1.1	.
<i>Fragaria vesca</i>	1.2	+	.	+	1.2	+
<i>Helleborus foetidus</i>	+	.	1.2	+	+	.
<i>Tamus communis</i>	.	+	1.1	.	.	+
<i>Luzula forsteri</i>	+	.	.	+	+	.
<i>Aquilegia vulgaris</i>	+	+	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	1.2	+	.	.	.
<i>Conopodium majus</i>	.	1.1	1.1	.	.	.
<i>Ajuga reptans</i>	.	1.3	+	.	.	.
<i>Cephalanthera pallens</i>	+	.	.	.	+	+
<i>Epipactis latifolia</i>	1.3	.	.	.	.	.
<i>Geum sylvaticum</i>	+	.	.	.	.	+
<i>Euonymus europaeus</i> (a)	.	+	+	.	.	.
<i>Fraxinus oxyphylla</i> (a)	.	.	1.2	.	.	.
<i>Geum urbanum</i>	.	+	.	.	.	.
<i>Pyrus malus</i> ssp. <i>sylvestris</i> (a)	.	+	.	.	.	.
<i>Ficaria verna</i>	.	+	.	.	.	.
<i>Bromus asper</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Stachys officinalis</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Digitalis lutea</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Ulmus campestris</i> (a)	.	.	+	.	.	.
<i>Coryllus avellana</i> (a)	+	.	.	.	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	.	.	.	.	.
<i>Calamintha clinopodium</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Geranium robertianum</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	.	1.2	.

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	.	1.2
<i>Lavandula officinalis</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Genista hispanica</i>	.	.	.	.	.	+

Espèces des Festuco-Brometea

<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	.	+	2.3	.
<i>Polygala vulgaris</i>	.	.	.	.	+	1.2
<i>Phyteuma orbiculare</i>	.	.	+	.	.	1.1
<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	.	.	.	+	+

<i>Trifolium ochroleucon</i>	.	.	.	.	.	1.2
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Narcissus poeticus</i>	.	+	.	.	.	.
<i>Carlina acanthifolia</i>	.	.	.	.	.	+

Autres espèces

<i>Viola alba</i> ssp. <i>dehnhardtii</i>	+	1.1	1.2	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	+	.	.	.	1.2	.
<i>Hieracium murorum</i>	1.1	.	1.1	1.1	1.1	1.2
<i>Rubia peregrina</i>	.	+	+	1.1	1.2	1.1
<i>Rosa pimpinellifolia</i>	.	.	.	1.3	+	+
<i>Pinus sylvestris</i> (A)	.	.	.	.	3.3	3.3
" " (a)	.	.	.	.	+	+
<i>Quercus ilex</i> (A)	.	.	.	.	+	.
" " (a)	.	.	+	+	+	.
<i>Carex glauca</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	+	.	.	.	.
<i>Galium aparine</i>	.	+	.	.	.	.
<i>Juniperus communis</i> (a)	.	.	.	.	+	+
<i>Ophrys aranifera</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Lathyrus sylvestris</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Rubus tomentosus</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Galium mollugo</i>	.	.	+	.	.	.

TABLEAU n° 3

CHENAIES DU BUXO-QUERCETUM PUBESCENTIS

[illegible]Caractéristiques du *Buxo-Quercetum pubescentis*

<i>Lonicera etrusca</i>	.	+	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.1	1.2	1.1	+	+	1.1
<i>Cytisus sessilifolius</i> (a)	2.3	1.2	.	.	.	.	2.3	.	.	+	1.3	1.2	2.2
<i>Sorbus domestica</i> (A)	+	.	.	1.1	.	+	.	+	+	.	+	.	.
" " (g)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rhamnus saxatilis</i> (a)	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Euonymus latifolius</i> (a)	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	1.1	1.2
" " (g)	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
<i>Hypericum hyssopifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.

Caractéristiques des Buxo-Quercion

<i>Acer monspessulanum</i> (A)	.	.	.	.	.	1.2	+	1.1	.	1.1	+	.	.
" " (a)	1.2	+	1.1	1.1	.	.	.	+	1.1	1.1	+	+	+
" " (g)	+	+	1.1	.	.	.	.	1.1	1.1	+	.	.	.
<i>Acer opalus</i> (A)	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	1.1
" " (a)	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	+	+
" " (g)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1
<i>Lithospermum purpureo-caeruleum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1.1	+	1.2

Caractéristiques des *Quercetalia pubescentis*[illegible]Indicatrices des *Fagetalia sylvaticae*

<i>Festuca heterophylla</i>	1.2	.	+	.	.	.	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	2.3	1.2
<i>Euphorbia dulcis</i>	.	.	.	1.1	1.1	.	.	1.2	.	+	.	.	1.1
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	.	.	.	1.2	.	+	1.2	2.4	1.2	2.3	.	.
<i>Symphytum tuberosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1.1	.	1.3
<i>Campanula trachelium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	+	.

<i>Rubia peregrina</i>	1.1	1.1	2.2	+	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.1	+
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Viola alba</i> ssp. <i>dehnhardtii</i>	+	1.1	1.1	1.1	+	.	+	+	+	1.2	1.2	.	+
<i>Clematis flammula</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Asplenium onopteris</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viburnum tinus</i> (a)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Pyrus amygdaliformis</i> (a)	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Genista hispanica</i>	+	.	+	1.2	2.2	2.3	2.3	+	1.3	.	+	.	.
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	+	.	+	+	+	1.1	.	+	.	.	.	.	.
<i>Genista pilosa</i>	.	.	1.2	1.1	+	1.3	.	1.2	+	.	.	.	+
<i>Lavandula officinalis</i>	.	.	1.2	+	1.2	+	2.2	.	+	.	.	.	.
<i>Sesleria caerulea</i>	.	.	.	.	1.2	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Erysimum australe</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lavandula latifolia</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Espèces des Festuco-Brometea

<i>Brachypodium pinnatum</i>	2.3	+	2.3	3.3	2.3	1.3	.	4.4	1.3	.	1.2	2.3	3.3
<i>Teucrium chamaedrys</i>	1.2	+	1.2	+	.	+	.	+	.	.	.	.	+
<i>Festuca ovina</i>	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Polygala vulgaris</i>	+	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+	.
<i>Polygala calcarea</i>	.	.	+	+	2.3	1.1	2.2	+	.	+	1.3	.	.
<i>Trifolium ochroleucon</i>	.	.	1.3	.	.	+	.	+	+	.	.	1.2	.
<i>Anthericum liliago</i>	.	.	+	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bromus erectus</i>	.	.	.	1.1	1.2	.	1.3	.	.	.	+	.	.
<i>Phyteuma orbiculare</i>	.	.	.	.	1.1	+	+	.	.	.	1.1	.	.
<i>Orchis sambucina</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus corniculatus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sanguisorba minor</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eryngium campestre</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lotus delortii</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca duriuscula</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	1.3	+	.
<i>Lathyrus pratensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.3	.
<i>Briza media</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Phleum nodosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
<i>Poa pratensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	+	+	.	.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Filipendula hexapetala</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.

Indicatrices présylvatiques

<i>Hieracium murorum</i>	+	.	+	1.1	2.2	2.3	1.1	.	1.1	1.2	1.1	2.1	1.1
<i>Rosa canina</i>	.	.	+	+	.	.	1.2	.	+	+	.	.	+
<i>Saponaria ocymoides</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i> (A)	.	.	.	.	2.3	+	3.3	+	.	+	1.1	.	.
" " (a)	.	.	.	+	1.1	.	1.1	.	.	.	.	.	.
" " (g)	.	.	.	.	1.2	+	+	+	+	.	1.1	+	.
<i>Juniperus communis</i> (a)	.	.	.	2.3	1.1	.	3.3	+	1.2	.	+	1.1	.
" " (h)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Rosa pimpinellifolia</i> (a)	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.

Autres espèces

<i>Aster acris</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex halleriana</i>	+	.	.	+	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.
<i>Silene italica</i>	+	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.
<i>Knautia purpurea</i>	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Galium mollugo</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.
<i>Carex glauca</i>	.	.	.	2.2	1.1	.	1.2	+	.	.	1.1	.	1.2
<i>Daucus carotta</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Arabis hirsuta</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Thymus vulgaris</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	.	.	.	.	.	+	1.2	.	.	+	.	.	.
<i>Festuca rubra</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium mollugo</i> ssp. <i>corradaefolium</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lathyrus filiformis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Ranunculus bulbosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.
<i>Rubus tomentosus</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Campanula rapunculus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Asphodelus cerasifer</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.

TABLEAU n° 4
BOIS MIXTES ET CHENAIES MESOPHILES
PLUS OU MOINS OUVERTS

[illegible]

Espèces des *Quercetalia pubescentis*

[illegible]

Espèces des *Fagetalia sylvaticae*

[illegible]Espèces des *Querco-Fagetea*[illegible]

<i>Populus tremulus</i> (a)	.	.	.	.	.	.	.	2.3	.	.	.	.	.
" " (h)	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Hepatica triloba</i>	1.3	1.3	1.2	1.2	1.2	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	3.4	2.3	3.3	2.3	1.2	2.3	1.3	3.3	3.3	.	2.3	1.2	.
<i>Viola sylvestris</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Daphne laureola</i>	2.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lamium maculatum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Clematis vitalba</i>	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Conopodium majus</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.

Espèces des *Quercetea ilicis*

<i>Quercus ilex</i> (a)	.	.	.	.	.	.	.	+	1.3	.	.	+	.
-------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	-----	---	---	---	---

Espèces des *Ononidetalia striatae*

<i>Lavandula officinalis</i>	.	+	1.3	1.2	1.2	+	.	1.2	1.2	1.2	2.3	1.2	1.2
<i>Sesleria caerulea</i>	3.4	2.3	4.4	2.3	3.2	4.4	3.4	3.3	4.4	3.3	3.4	4.4	3.4
<i>Teucrium polium</i> ssp. <i>aureum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+
<i>Scorzonera austriaca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
<i>Genista lobelii</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.3	.	1.3	1.2	.	.
<i>Anthyllis montana</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1.2	1.3	.	.
<i>Erysimum australe</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Plantago argentea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1.1
<i>Crepis albida</i>	+	+	+	.	.	+	.	+	+	.	+	1.1	+
<i>Valeriana tuberosa</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+
<i>Iberis saxatilis</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	1.2	1.1	1.1

Espèces des *Ononido-Rosmarinetea*

<i>Genista hispanica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.3	.	.	2.3
<i>Carex humilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	1.2
<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Helianthemum italicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.3	.	.	1.3	1.3	1.2
<i>Tulipa australis</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Helianthemum apenninum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Espèces des *Festuco-Brometea*

<i>Carduus nigrescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+
<i>Thalictrum minus</i>	1.2	.	+	.	.	+	1.1	+	1.1	.	1.1	1.1	1.2
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	.	.
<i>Teucrium chamaedrys</i>	2.3	.	.	.	.	+	+	1.2	1.2	.	1.2	1.2	+
<i>Orchis sambucina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Polygala calcarea</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Phyteuma orbiculare</i>	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Seseli montanum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Narcissus poeticus</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Potentilla verna</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Autres espèces

<i>Juniperus hemisphaerica</i> (a)	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Hieracium murorum</i>	+	.	1.1	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i> (A)	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
" " (a)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.

TABLEAU n° 5
GROUPEMENT (I) PRESYLVIATIQUE A QUERCUS PUBESCENT
ET GENISTA HISPANICA

Numéro de relevé	770	759	760	768	769	767	771
Surface (m ²)	50	100	100	50	100	50	100
Recouvrement arborescent (%)	70	60	20	40	60	50	70
" arbustif "	70	50	50	40	40	40	20
" herbacé "	80	70	80	70	70	70	40
" muscinal "	.	.	.	.	10	5	.
" litière "	.	.	.	30	20	10	.
Pente (°)	0	0	0	0	0	0	0
Exposition	ind.	ind.	ind.	ind.	ind.	ind.	ind.
Altitude (m)	650	650	650	650	650	650	650
Substrat (Ca : calcaire)	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca

Espèces des Buxo-Quercetum et Buxo-Quercion

<i>Acer monspessulanum</i> (A)	+	.	.	2.3	1.2	1.2	1.1
" " (a)	.	1.1	1.2	.	.	.	.
" " (h)	1.1	1.1	1.1	.	.	.	1.1
<i>Rhamnus saxatilis</i> (a)	2.2	+	+	1.2	.	.	1.1
<i>Cytisus sessilifolius</i> (a)	.	.	.	.	.	+	.
<i>Sorbus domestica</i> (a)	.	.	.	.	+	.	.
<i>Lonicera etrusca</i>	.	+	+	.	+	.	.

Espèces des Quercetalia pubescentis

<i>Quercus pubescens</i> (A)	3.3	3.3	2.3	2.3	3.4	3.4	4.4
" " (a)	.	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	2.2
" " (h)	2.2	2.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2
<i>Sorbus torminalis</i> (A)	+	.	.	+	.	.	.
" " (a)	.	.	+	.	.	.	.
" " (h)	.	.	1.1	.	.	.	1.1
<i>Amelanchier rotundifolia</i> (a)	.	.	+	1.2	.	+	+
<i>Prunus mahaleb</i> (a)	.	.	+	1.3	.	.	.
<i>Cephalanthera xiphophyllum</i>	.	.	1.2	+	+	.	.

Espèces des Querco-Fagetea

<i>Sorbus aria</i> (A)	.	.	.	.	+	.	+
<i>Prunus spinosa</i> (a)	2.2	2.2	1.2	.	2.2	1.2	1.1
" " (h)	.	+	.	.	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i> (a)	1.1	+	+	1.1	+	.	+
<i>Taxus baccata</i> (A)	.	.	.	.	1.3	.	.
<i>Tamus communis</i>	.	+	+	+	.	.	.

Espèces des Quercetea ilicis

<i>Quercus ilex</i> (a)	.	.	+	+	.	.	.
" " (h)	.	+	.	.	.	.	.
<i>Juniperus oxycedrus</i> (a)	.	1.3	.	.	.	.	.
<i>Juniperus phoenicea</i> (a)	.	.	.	1.3	.	.	.
<i>Rubia peregrina</i>	1.1	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	2.1
<i>Daphne gnidium</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Euphorbia characias</i>	.	.	.	.	+	+	.

Espèces des Ononidetalia striatae

<i>Erysimum australe</i>	+	+	+	.	+	.	+
<i>Teucrium polium</i> subsp. <i>aureum</i>	1.2	.	.	.	.	.	.
<i>Genista lobelii</i>	1.2	.	.	1.3	1.3	.	.
<i>Valeriana tuberosa</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Serratula nudicaulis</i>	.	+	.	.	.	.	.

Espèces des Rosmarinetalia

<i>Brachypodium phoenicoides</i>	2.3	4.4	2.2	.	1.3	.	.
<i>Thymus longicaulis</i>	2.2	.	.	.	.	.	.
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	1.2	1.2	2.3	2.3	1.2	+	1.2
<i>Helianthemum italicum</i>	.	1.1	.	.	.	.	.
<i>Catananche caerulea</i>	.	+	.	.	.	.	.

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Genista hispanica</i>	3.3	2.3	3.4	3.4	3.3	3.4	1.1
<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	.	.	1.1
<i>Helianthemum apenninum</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Carex humilis</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Koeleria vallesiana</i>	.	.	.	.	.	+	.

Espèces des Festuco-Brometea

<i>Teucrium chamaedrys</i>	1.2	.	.	.	.	.	.
<i>Seseli montanum</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Sanguisorba minor</i>	+	+	.	.	.	.	.
<i>Festuca duriuscula</i>	1.2	.	.	.	1.2	.	.
<i>Eryngium campestre</i>	+	+	.	.	.	1.1	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	1.3	2.3	+	1.2	2.2
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	1.2	1.2	.	.	.	.
<i>Carduus nigrescens</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Phleum nodosum</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Potentilla verna</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Avena pubescens</i>	.	.	.	.	.	+	.

Autres espèces

<i>Juniperus communis</i> (a)	2.2	2.3	2.3	.	1.2	2.3	1.1
<i>Rosa canina</i>	+	2.1	1.1	1.1	.	+	+
<i>Hieracium murorum</i>	.	.	.	.	.	.	1.1
<i>Arabis hirsuta</i>	+	.	.	.	.	.	+
<i>Asphodelus cerasifer</i>	1.1	1.2	1.1	1.1	+	+	1.1
<i>Galium mollugo</i> subsp. <i>corradaefolium</i>	1.1	+	+	.	+	.	1.2
<i>Sedum nicaeense</i>	+	+	+	+	+	.	1.2
<i>Muscari comosum</i>	+	+	.	.	.	.	.
<i>Campanula macrorrhiza</i>	.	.	.	.	.	.	1.1
<i>Thymus vulgaris</i>	.	1.1	1.2	1.2	1.2	+	1.1
<i>Rubus</i> sp.	.	.	.	.	+	.	+
<i>Silene italica</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Crepis vesicaria</i>	.	+	+	.	.	+	.
<i>Cerastium arvense</i>	.	1.3	2.2	.	.	1.2	.
<i>Dianthus sylvestris</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Carex halleriana</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Lactuca perennis</i>	.	+	.	+	.	.	+
<i>Sedum anopetalum</i>	.	.	1.3	.	.	.	.
<i>Tragopogon crocifolius</i>	.	.	+	.	.	.	.

TABLEAU n° 6
GENISTETUM LOBELII

Numéro de relevé	711	727	726	720	710	728	715
Surface (m ²)	100	200	300	100	100	200	50
Recouvrement arborescent (%)	.	.	.	.	.	.	.
" arbustif	60	50	60	60	60	30	5
" herbacé	60	60	50	40	60	70	100
" muscinal	< 5	.	2	.	20	.	.
" litière	.	.	.	3	5	.	.
Pente (°)	10	5	5	5	20	25	25
Exposition	SSW	NNW	ESE	SSW	NNW	NNW	N
Altitude (m)	960	960	940	920	950	970	910
Substrat (ca : calcaire)	ca	ca	ca	ca	ca	ca	ca

Caractéristiques du Genistetum lobelii

<i>Genista lobelii</i>	3.4	2.3	3.4	3.4	2.3	2.3	+
<i>Iberis saxatilis</i>	1.2	1.2	1.2	2.2	2.2	.	1.2
<i>Scorzonera austriaca</i>	1.2	.	.	.	.	2.2	.
<i>Jurinea humilis</i>	+	.	.	.	.	.	.

Caractéristiques du Genistion lobelii

<i>Teucrium polium</i> subsp. aureum	1.2	1.2	1.2	1.2	.	1.1	.
<i>Valeriana tuberosa</i>	+	.	1.1	+	1.1	+	1.1
<i>Serratula nudicaulis</i>	.	.	.	.	1.2	+	.
<i>Bupleurum ranunculoides</i>	.	.	.	.	.	.	+

Caractéristiques de l'Erysimo-Seslerietum caeruleae

<i>Erysimum australe</i>	1.1	.	1.1	1.1	+	+	1.1
<i>Senecio gerardii</i>	.	1.1	.	.	.	1.2	.

Caractéristiques de l'Ononidion striatae

<i>Sesleria caerulea</i>	1.1	1.1	1.2	+	3.4	3.4	4.4
<i>Plantago argentea</i>	.	.	.	.	1.2	.	.

Caractéristiques des Ononidetalia striatae

<i>Crepis albida</i>	1.1	1.1	1.2	+	.	1.2	1.1
<i>Anthyllis montana</i>	1.2	2.3	2.3	.	1.3	2.3	1.2
<i>Lavandula officinalis</i>	.	1.1	+	.	1.2	1.1	1.2
<i>Inula montana</i>	.	1.2	+	.	.	.	.
<i>Globularia cordifolia</i>	.	+	+	+	.	+	.
<i>Leontodon crispus</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Stipa pennata</i>	.	.	+	.	.	+	.

Caractéristiques des Ononido-Rosmarinetea

<i>Santolina chamaecyparissus</i>	1.2	1.2	2.2	2.3	.	.	.
<i>Fumana laevipes</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	1.3	1.2	.	.	.	.	.
<i>Helianthemum italicum</i>	2.3	3.3	2.2	2.3	2.2	3.3	1.2
<i>Leuzea conifera</i>	+	.	+	.	.	.	.
<i>Anthyllis vulneraria</i> ssp. praepropera	+	+	2.3	1.2	+	.	+
<i>Carex humilis</i>	1.2	2.2	.	.	1.2	1.2	.
<i>Linum salsoloides</i>	+	.	.	.	.	+	.
<i>Linum narbonense</i>	+	.	+	+	+	+	.

<i>Thesium divaricatum</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lithospermum fruticosum</i>	.	+	.	.	.	1.3	.
<i>Helianthemum apenninum</i>	.	+	1.2	+	1.2	1.3	.
<i>Koeleria vallesiana</i>	.	.	+	+	1.3	.	.
<i>Trinia glauca</i>	.	.	+	1.1	.	+	.
<i>Tulipa australis</i>	.	.	.	.	+	.	+
<i>Teucrium montanum</i>	.	.	.	.	.	+	.

Espèces des Festuco - Brometea

<i>Teucrium chamaedrys</i>	1.1	.	1.2	1.2	+	1.3	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	1.2	+	+	+	1.2	+	.
<i>Seseli montanum</i>	+	+	+	+	+	.	.
<i>Potentilla verna</i>	+	.	.	.	+	.	.
<i>Avena pratensis</i>	+	1.1	1.1	1.1	.	.	1.3
<i>Thalictrum minus</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Orchis sambucina</i>	.	.	.	.	+	.	.

Indicatrices d'une évolution vers des groupements sylvaux

<i>Amelanchier rotundifolia</i> (a)	.	1.1	1.1	1.2	+	1.1	.
<i>Rhamnus alpina</i> (a)	.	.	+	+	.	.	.
<i>Taxus baccata</i> (a)	.	.	+	.	.	.	.
<i>Lonicera etrusca</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Acer opalus</i> (a)	.	.	+	+	.	.	.
<i>Prunus mahaleb</i> (a)	.	.	+	.	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i> (a)	.	.	.	+	.	.	.
<i>Sorbus aria</i> (a)	.	.	.	.	+	+	.
<i>Juniperus hemisphaerica</i> (a)	.	.	.	.	+	+	.
<i>Rhamnus saxatilis</i> (a)	.	.	.	.	+	+	.
<i>Cotoneaster tomentosa</i> (a)	.	.	.	.	+	.	.
<i>Quercus pubescens</i> (a)	.	.	.	.	.	+	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Hieracium murorum</i>	.	+	.	.	.	.	.

Autres espèces

<i>Thymus vulgaris</i>	2.3	1.2	2.2	2.2	2.3	.	.
<i>Juniperus phoenicea</i> (a)	+	+	2.3	2.3	+	1.3	.
<i>Brachypodium ramosum</i>	1.1	.	.	.	.	.	.
<i>Cerastium arvense</i>	1.1	+	+	1.2	.	+	1.1
<i>Centaurea paniculata</i> ssp. <i>hanryi</i>	+	.	1.1	1.2	.	1.2	.
<i>Sedum anopetalum</i>	1.3	+	1.3	1.1	1.1	+	.
<i>Galium mollugo</i> ssp. <i>corradaefolium</i>	+	1.1	+	1.2	+	.	.
<i>Festuca ovina</i>	.	1.1	1.2	1.2	.	1.1	.
<i>Carex halleriana</i>	.	+	.	.	.	.	.
<i>Asphodelus cerasifer</i>	.	+	+	.	1.2	.	.
<i>Laserpitium siler</i>	.	+	1.1	1.2	+	+	1.2
<i>Tragopogon crocifolius</i>	.	+	+	.	.	.	.
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Sedum nicaeense</i>	.	.	1.1	+	.	.	.
<i>Silene italica</i>	.	.	+	.	+	.	.
<i>Saxifraga hypnoides</i> ssp. <i>continentalis</i>	.	.	+	.	1.2	.	.
<i>Sedum album</i>	.	.	.	1.2	+	.	+
<i>Gouffeia arenarioides</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Lactuca perennis</i>	.	.	.	1.1	+	.	+
<i>Trigonella caerulea</i>	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sedum dasycphyllum</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Jasminum fruticans</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Dianthus sylvestris</i>	.	.	.	.	+	+	+
<i>Daphne alpina</i>	.	.	.	.	.	.	1.2
<i>Campanula macrorrhiza</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Biscutella laevigata</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Arenaria grandiflora</i>	.	.	.	.	.	.	1.2
<i>Rumex intermedium</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Paronychia kapela</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Ononis minutissima</i>	.	.	.	+	.	.	.

TABLEAU n° 7
GROUPEMENT ARBUSTIF THERMOPHILE DE CRETE

Numéro de relevé	714	712	758	766	721
Surface (m ²)	100	100	100	50	200
Recouvrement arborescent (%)	0	0	0	0	.
" arbustif "	60	60	80	70	60
" herbacé "	60	50	70	80	90
" muscinal "	.	.	.	.	.
" litière "	.	.	.	.	.
Pente (°)	15	10	20	20	15
Exposition	WSW	SSW	S	S	NNW
Altitude (m)	960	955	960	960	960
Substrat (ca : calcaire)	ca	ca	ca	ca	ca

Espèces des *Quercetalia pubescentis*

<i>Amelanchier rotundifolia</i> (a)	1.1	1.1	2.2	1.1	.
<i>Acer opalus</i> (a)	2.3	+	.	.	+
<i>Acer monspessulanum</i> (a)	1.1	1.2	+	1.2	+
" " (h)	.	.	+	.	.
<i>Arabis turrita</i>	+	1.1	.	+	.
<i>Quercus pubescens</i> (a)	.	+	.	.	1.1
<i>Cytisus sessilifolius</i> (a)	+	1.2	1.1	+	+
<i>Prunus mahaleb</i> (a)	2.2	.	.	+	.
<i>Lonicera etrusca</i>	1.1	.	+	+	.
<i>Ribes alpinum</i> (a)	2.2	.	.	.	.
<i>Euonymus latifolius</i> (a)	+	.	.	.	.
<i>Rhamnus saxatilis</i> (a)	.	.	+	.	+
<i>Melittis melissophyllum</i>	.	.	.	.	+
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	.	.	.	.	+

Espèces des *Querceo-Fagetea*

<i>Euphorbia dulcis</i>	.	.	.	.	1.2
<i>Rhamnus cathartica</i> (a)	+	+	.	.	.
<i>Sorbus aria</i> (a)	+	+	1.2	+	+
" " (h)	.	.	+	.	.
<i>Helleborus foetidus</i>	+	.	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i> (a)	1.1	.	.	.	.
<i>Geranium robertianum</i>	1.2	.	.	.	.
<i>Rhamnus alpina</i> (a)	+	.	.	.	.
<i>Acer campestre</i> (a)	+	.	.	.	.
<i>Prunus spinosa</i> (a)	.	.	+	.	+
<i>Polygonatum odoratum</i>	1.2	1.3	.	.	1.3
<i>Stachys officinalis</i>	.	.	.	.	1.3
<i>Tilia platyphyllos</i> (a)	.	.	.	.	+

Espèces des *Quercetea ilicis*

<i>Quercus ilex</i> (a)	.	2.3	+	+	+
<i>Juniperus phoenicea</i> (a)	1.2	1.1	3.4	+	.
<i>Viola alba</i> ssp. <i>dehnhardtii</i>	.	1.1	+	2.3	.
<i>Phillyrea media</i> (a)	2.2	1.2	1.1	3.4	.
<i>Carex longiseta</i>	+	.	.	.	.
<i>Jasminum fruticans</i> (a)	+	.	+	+	.
<i>Rhamnus alaternus</i> (a)	.	.	.	1.2	.
<i>Juniperus oxycedrus</i> (a)	.	.	+	.	.
<i>Rubia peregrina</i>	.	+	.	.	.

Espèces des *Ononidetalia striatae*

<i>Lavandula officinalis</i>	+	1.3	1.2	1.2	1.2
<i>Sesleria caerulea</i>	.	2.3	.	.	1.2
<i>Iberis saxatilis</i>	+	+	1.3	.	.
<i>Crepis albida</i>	.	+	.	.	1.1

<i>Erysimum australe</i>	1.1	.	+	+	1.1
<i>Teucrium polium</i> ssp. <i>aureum</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Genista lobelii</i>	.	.	1.3	.	1.3
<i>Senecio gerardi</i>	.	.	.	.	+

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Coronilla minima</i>	.	+	.	.	.
<i>Leuzea conifera</i>	.	1.1	.	.	+
<i>Genista hispanica</i>	+	.	1.2	2.3	3.4
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	.	.	2.3	.	1.2
<i>Helianthemum italicum</i>	.	.	.	+	2.3
<i>Tulipa australis</i>	.	.	.	+	.
<i>Helianthemum apenninum</i>	.	.	+	.	2.2
<i>Linum narbonense</i>	.	.	+	.	+
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	+	.	1.3	.	1.3
<i>Trinia glauca</i>	.	.	.	.	+
<i>Linum salsoloides</i>	.	.	.	.	+
<i>Anthyllis vulneraria</i> ssp. <i>praepropera</i>	.	.	.	.	+

Espèces des Festuco-Brometea

<i>Sedum anopetalum</i>	.	.	.	.	+
<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	2.3	1.2	+	.
<i>Avena pratensis</i>	1.2	.	.	.	1.1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	1.1	1.1	1.3
<i>Arrhenatherum elatius</i>	.	.	.	+	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	+	.	.
<i>Bromus erectus</i>	.	.	.	.	2.2
<i>Sanguisorba minor</i>	.	.	.	.	+
<i>Carduus nigrescens</i>	.	.	.	.	+
<i>Potentilla verna</i>	.	.	.	.	1.2

Autres espèces

<i>Thymus vulgaris</i>	1.1	1.2	.	1.1	.
<i>Juniperus hemisphaerica</i>	+	1.2	.	.	.
<i>Laserpitium siler</i>	1.1	1.1	.	.	2.2
<i>Silene italica</i>	+	.	.	.	1.2
<i>Cerastium arvense</i>	+	.	+	.	.
<i>Galium mollugo</i> ssp. <i>corrudaefolium</i>	+	.	.	+	.
<i>Lactuca perennis</i>	+	.	+	1.1	.
<i>Geranium lucidum</i>	+	.	.	.	.
<i>Laserpitium gallium</i>	.	.	+	+	.
<i>Centaurea paniculata</i> ssp. <i>harryi</i>	.	.	+	.	.
<i>Brachypodium ramosum</i>	.	.	+	.	.
<i>Sedum nicaeense</i>	.	.	+	.	.
<i>Helianthemum hirtum</i>	.	.	.	.	+
<i>Asphodelus cerasifer</i>	.	.	.	.	1.1
<i>Juniperus communis</i> (a)	.	.	.	.	+
<i>Hieracium murorum</i>	.	.	.	.	+
<i>Pinus sylvestris</i> (a)	.	.	.	.	+
<i>Saxifraga hypnoides</i> ssp. <i>continentalis</i>	.	.	.	.	+
<i>Hieracium grex pilosella</i>	.	.	.	.	1.3
<i>Rhus coriaria</i> (a)	.	.	.	.	1.3
<i>Calamintha acinos</i>	.	.	.	.	+
<i>Saxifraga granulata</i>	.	.	.	.	+
<i>Dianthus caryophyllus</i> ssp. <i>sylvestris</i>	.	.	.	.	+
<i>Rubus tomentosus</i>	.	.	.	.	1.2
<i>Rosa pimpinellifolia</i> (a)	.	.	.	.	2.4

TABLEAU n° 8
LAVANDULO-ASTRAGALETUM

Numéro de relevé	733	732	735	719	725
Surface (m2)	100	100	200	100	100
Recouvrement arborescent (%)	.	.	.	.	.
" arbustif "	.	.	60	80	70
" herbacé "	70	70	80	70	80
" muscinal "	.	.	.	.	.
" litière "	.	.	.	.	.
Pente (°)	5	0	15	3	20
Exposition	W	.	S	NE	NNW
Altitude (m)	750	720	670	680	680
Substrat (ca : calcaire)	ca	ca	ca	ca	ca
<u>Caractéristiques et différentielles (*) du</u>					
<u>Lavandulo-Astragaletum</u>					
* <i>Lavandula officinalis</i>	1.2	1.2	.	2.2	2.2
<i>Satureja montana</i>	1.2	1.2	.	1.3	.
<i>Potentilla hirta</i>	.	+	.	.	.
<i>Carlina acanthifolia</i>	+	.	.	.	.
<u>Caractéristiques de l'Aphyllanthion</u>					
<i>Aphyllanthus monspeliensis</i>	1.2	1.2	.	+	2.3
<i>Genista cinerea</i>	.	.	3.4	4.5	3.4
<i>Linum salsoloides</i>	1.2	1.2	.	1.2	.
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Carduncellus monspeliensis</i>	1.3	.	.	.	.
<i>Thymus longicaulis</i>	+	2.2	.	.	.
<i>Astragalus monspessulanus</i>	.	.	.	1.2	.
<u>Caractéristiques des Rosmarinetalia</u>					
<i>Helianthemum italicum</i>	1.3	1.2	.	+	1.2
<i>Rosmarinus officinalis</i>	.	.	+	.	.
<i>Leuzea conifera</i>	.	.	+	.	.
<i>Linum narbonense</i>	+	.	+	.	.
<i>Lithospermum fruticosum</i>	.	.	.	+	.
<u>Caractéristiques des Ononido-Rosmarinetea</u>					
<i>Genista hispanica</i>	2.4	3.4	.	1.3	1.3
<i>Erysimum australe</i>	.	.	+	+	1.1
<i>Fumana procumbens</i>	2.3	.	.	.	.
<i>Thesium divaricatum</i>	1.1	.	.	.	.
<i>Coronilla minima</i>	2.2	.	.	.	.
<i>Inula montana</i>	1.2	.	.	.	.
<i>Koeleria vallesiana</i>	1.1	.	.	.	.
<i>Leontodon crispus</i>	+	.	.	.	.
<i>Anthyllis vulneraria</i> ssp. <i>praepropera</i>	.	2.1	.	.	.
<i>Carex humilis</i>	.	1.2	.	.	.
<i>Santolina chamaecyparissus</i>	.	.	.	1.2	.
<i>Helianthemum hirtum</i>	.	.	.	+	.
<i>Helianthemum apenninum</i>	.	.	.	+	.
<i>Crepis albida</i>	.	.	.	.	1.1
<i>Serratula nudicaulis</i>	.	.	.	.	1.1
<i>Senecio gerardii</i>	.	.	.	.	+
<i>Anthyllis montana</i>	.	.	.	.	+
<u>Espèces des Festuco-Brometea</u>					
<i>Bromus erectus</i>	2.2	2.3	2.3	2.3	3.4
<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	1.2	.	1.2	1.2
<i>Eryngium campestre</i>	+	+	.	+	+

<i>Phleum nodosum</i>	.	.	1.2	+	.
<i>Carduus nigescens</i>	.	.	1.2	.	+
<i>Stachys recta</i>	.	.	+	.	.
<i>Festuca duriuscula</i>	2.3	2.3	.	.	.
<i>Potentilla verna</i>	+	.	.	.	.
<i>Carlina vulgaris</i>	+	.	.	.	.
<i>Phyteuma orbiculare</i>	+	.	.	.	.
<i>Briza media</i>	+	.	.	.	.
<i>Avena pratensis</i>	+	.	.	.	+
<i>Lotus corniculatus</i>	+	.	.	.	.
<i>Polygala vulgaris</i>	.	1.2	.	.	.
<i>Sanguisorba minor</i>	.	+	.	.	1.2
<i>Filipendula hexapetala</i>	.	+	.	.	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	.	+	.
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	.	.	+

Espèces des *Quercetalia pubescentis*

<i>Lonicera etrusca</i>	.	.	1.1	+	+
<i>Quercus pubescens</i> (a)	.	.	+	1.1	+
" " (h)	+	+	.	1.1	+
<i>Sorbus torminalis</i> (h)	+	.	.	.	.
<i>Rhamnus saxatilis</i> (a)	+	.	.	+	.
<i>Ligustrum vulgare</i> (a)	.	+	.	.	.
<i>Acer monspessulanum</i> (a)	.	.	.	+	.
<i>Amelanchier rotundifolia</i>	.	.	.	.	1.1
<i>Cytisus sessilifolius</i>	.	.	.	.	1.2
<i>Geranium sanguineum</i>	.	1.1	.	.	.
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	.	.	.	1.1	.

Espèces des *Quercio-Fagetea*

<i>Sorbus aria</i> (a)	.	.	.	.	+
" " (h)	.	+	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i> (a)	.	.	.	+	+
<i>Prunus spinosa</i> (a)	.	.	.	+	+
<i>Luzula forsteri</i>	.	+	.	.	.

Espèces des *Quercetea ilicis*

<i>Quercus ilex</i> (a)	.	.	1.3	+	+
" " (h)	.	.	.	+	.
<i>Pyrus amygdaliformis</i> (a)	.	.	.	+	+
" " (h)	.	.	.	.	+
<i>Juniperus oxycedrus</i> (a)	.	.	1.1	.	.
<i>Rhamnus alaternus</i> (a)	.	.	1.3	.	.
<i>Phillyrea media</i> (a)	.	.	+	.	+
<i>Rubia peregrina</i>	.	.	1.1	.	.
<i>Euphorbia characias</i>	.	.	.	.	1.1

Indicatrices d'une évolution vers
des groupements sylvatiques

<i>Rosa canina</i>	.	.	1.3	+	+
<i>Pinus halepensis</i> (a)	.	.	+	.	.
<i>Pinus sylvestris</i> (A)	.	.	.	+	.
" " (a)	.	.	.	+	.
" " (h)	+	1.1	.	.	.
<i>Juniperus communis</i> (a)	+	.	.	+	+

Autres espèces

<i>Thymus vulgaris</i>	1.1	1.2	2.3	1.2	1.1
<i>Centaurea paniculata</i> ssp. <i>hanryi</i>	+	1+1	.	+	+
<i>Galium mollugo</i> ssp. <i>corudaefolium</i>	1.1	1.1	.	.	1.1
<i>Reseda phyteuma</i>	+	.	.	.	.
<i>Teucrium polium</i>	1.1	+	.	+	1.1
<i>Carex halleriana</i>	1.1	+	.	.	.
<i>Carex glauca</i>	+	+	.	.	.
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	+	.	.	+	.
<i>Knautia purpurea</i>	+	1.1	.	+	+
<i>Hieracium</i> gr. <i>pilosella</i>	+	1.3	.	.	.
<i>Odontites viciosa</i>	+	.	.	.	.
<i>Cerastium arvense</i>	.	1.1	.	.	+
<i>Sedum anopetalum</i>	.	1.3	.	+	.
<i>Sagina apetala</i>	.	+	.	.	.
<i>Dianthus sylvestris</i>	.	+	.	+	.
<i>Brachypodium ramosum</i>	.	.	2.3	.	.
<i>Rhus coriaria</i>	.	.	+	.	.
<i>Cistus albidus</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Rubus tomentosus</i>	.	.	1.3	.	.
<i>Euphorbia serrata</i>	.	.	+	.	.
<i>Lactuca perennis</i>	.	.	+	.	.
<i>Geranium purpureum</i>	.	.	+	.	.
<i>Melica ciliata</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Aira capillaris</i>	.	+	.	.	.
<i>Dorycnium suffruticosum</i>	.	.	.	+	.
<i>Arabis hirsuta</i>	.	.	.	+	.
<i>Crepis nicacensis</i>	.	.	.	+	.
<i>Campanula rapunculus</i>	.	.	.	+	.
<i>Geranium columbinum</i>	.	.	.	+	.
<i>Ononis minutissima</i>	.	.	.	.	+
<i>Laserpitium gallicum</i>	.	.	.	.	+

Variations spatio-temporelles entre la communauté des coleoptères et psocoptères frondicoles et la végétation dans le massif de la St^e Baume (Provence)

L. BIGOT[★]
G. BONIN[★]
M. ROUX^{★★}

RESUME - Les auteurs ont étudié la faune frondicole de coléoptères et de psocoptères au cours d'une année sur différents supports végétaux et dans divers biotopes du massif de la Ste-Baume (Provence). Ils montrent l'égale importance du biotope et du support dans la variation de la composition faunistique. Par ailleurs, des groupements d'espèces sont établis en fonction de l'écologie des milieux.

SUMMARY - Leaf-dwelling fauna (coleoptera and psocoptera) has been studied, one year long, on various plant species and among several biotopes in the Ste-Baume mountain. The authors evidence that biotopes and plant species contribute equal shares to the evolution of the fauna. Besides, they list species groupings with similar ecology.

MOTS CLES : Coleoptères - Psocoptères - Faune frondicole - Analyses statistiques multidimensionnelles - Provence.

Les études conjointes menées par les phytoécologues et zooécologues dans le cadre d'un contrat sur la mise en évidence d'indicateurs biologiques[★] ont permis de suivre la variation de la faune frondicole dans l'espace et le temps au cours d'une année. En vue de rechercher dans la faune frondicole des indicateurs de la dynamique du tapis végétal, des relations ont été établies entre les végétaux supports de cette faune, les saisons, la nature des biotopes, leur position dans la dynamique du tapis végétal et la composition faunistique.

Nous tenterons, dans ce travail, de préciser la part qui revient aux différents éléments : variation saisonnière de la faune frondicole de psocoptères et de coléoptères, importance des végétaux supports dans la composition faunistique, importance de l'environnement végétal. En effet, si l'on peut estimer que cette faune est essentiellement inféodée au support végétal, elle l'est certainement aussi à la nature du groupement végétal ambiant. Par ailleurs, on peut se demander si la relation ainsi définie, ne varie pas avec les saisons.

★ Contrat avec le Comité Faune et Flore du Ministère de l'Environnement - N° 77-132
"Mise en évidence d'indicateurs biologiques dans les écosystèmes forestiers provençaux.

★ Faculté des Sciences de St-Jérôme 13397 Marseille Cedex 13

★★ Unité de Biométrie - ENSA - 9, Place Pierre Viala Montpellier 34060

A - METHODOLOGIE UTILISEE

A₁ - Echantillonnage

Au sein de 10 des relevés phytosociologiques utilisés pour l'analyse dynamique de la végétation, des végétaux supports ont été choisis pour les prélèvements de la faune frondicole de coléoptères et de psocoptères.

Cette faune a été récoltée suivant la technique d'échantillonnage classique c'est-à-dire par battage des rameaux d'arbustes et d'arbres au-dessus du "parapluie japonais".*

Dans certains relevés phytosociologiques, deux supports différents ont été retenus alors que, par ailleurs un même support végétal a été utilisé dans deux stations différentes correspondant à des biotopes qui le sont aussi. Ce scénario a été choisi en fonction de la nature du support végétal et de celle de la station pour juger de l'importance du rôle de ces deux éléments.

On obtient donc pour les 10 stations, quatorze points de prélèvements. A leur niveau, 12 relevés mensuels de la faune ont été réalisés au cours des mois d'avril (01), mai (02), juin (03), juillet (04), septembre (05) octobre (06), novembre (07), décembre (08), janvier (09), février (10), mars (11), avril (12).

Le tableau ci-dessous résume la situation des points de prélèvements.

Point de prélèvement	Nature de l'arbre support	Numéro du relevé phyto-sociologique
1	<i>Pinus sylvestris</i>	717
2	<i>Pinus sylvestris</i>	719
3	<i>Genista cinerea</i>	719
4	<i>Quercus pubescens</i>	738
5	<i>Juniperus oxycedrus</i>	738
6	<i>Quercus ilex</i>	718
7	<i>Quercus ilex</i>	712
8	<i>Juniperus phoenicea</i>	712
9	<i>Ilex aquifolium</i>	704
10	<i>Ilex aquifolium</i>	700
11	<i>Taxus baccata</i>	700
12	<i>Taxus baccata</i>	703
13	<i>Taxus baccata</i>	737
14	<i>Fagus sylvatica</i>	701

 * La technique de récolte des coléoptères et des psocoptères frondicoles est inspirée du procédé anglo-saxon de prélèvement des insectes psocoptères (Turner, 1974). Ce procédé consiste, pour le collecteur, à battre avec un même bâton (influence possible du poids et de la taille) l'extrémité d'une branche principale sur un mètre de longueur, avec ses branches accessoires. Quatre battages sont effectués sur une même essence, à l'intérieur de la surface d'étude délimitée au préalable en accord avec les phytoécologues. A chaque battage, dix-sept extrémités de rameaux sont frappées par dix coups. Ces nombres permettent d'avoir la meilleure représentation de la faune frondicole (Guillaumont, 1976). Les rameaux battus sont orientés dans toutes les directions ; ils sont compris entre 1 et 2,50 mètres de hauteur. La nappe de chasse utilisée pour recueillir les insectes a une surface de 85 x 110 cm.

A₂ - Analyse des données

Pour l'analyse numérique qui a suivi, on a codé chaque prélèvement de manière à faire ressortir, à la fois, le mois et le point de prélèvement. Ainsi, chaque relevé mensuel porte un numéro de code de quatre chiffres : les deux premiers (centaines et milliers) se rapportent au mois, les deux suivants (unités et dizaines) au point de prélèvement. On peut donc repérer dans les résultats des analyses numériques tous les points concernant un même lieu de prélèvement ou tous les points relatifs à un même mois.

On a donc établi un tableau à double entrée dans lequel chaque prélèvement mensuel correspond à une liste d'espèces de coléoptères et de psocoptères (en colonne) affectés d'un coefficient d'abondance relative * et non pas de leur abondance réelle.

Les traitements numériques ont été constitués par une série d'analyses factorielles des correspondances.

La première effectuée sur l'intégralité des prélèvements mensuels de toutes les stations a montré une très forte discrimination des prélèvements mensuels effectués sur *Genista cinerea* (Point de prélèvement 03 - Relevé phytosociologique 719).

Ceci est dû au fait que la faune du genêt cendré est manifestement très différente dans sa composition de celle des autres supports végétaux. On constate ainsi, sur les 14 espèces récoltées sur le genêt cendré, au cours de l'année, que cinq ne l'ont été que sur ce végétal.

Compte tenu de cette situation, on a éliminé ce point de prélèvement et refait une A.F.C. ne tenant compte que de la présence des espèces, puis une autre tenant compte de leur abondance relative, complétée par une classification ascendante hiérarchique sur les espèces.

Ces traitements ont porté sur 133 points de prélèvements et 111 espèces.

Le premier de ces deux traitements met en évidence six axes dont les valeurs propres sont supérieures à 0,500.

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeur propre	0,672	0,628	0,605	0,535	0,523	0,500
Taux d'inertie	3,77	3,52	3,39	3,00	2,93	2,80

Ces six axes apportent par leur taux d'inertie cumulée près de 20 % de l'information.

Le second ne présente que cinq axes dont les valeurs propres soient supérieures à 0,500 mais plus déterminantes que dans le cas précédent.

* Ce coefficient de 1 à 5 a été établi à partir des abondances absolues à l'aide d'une échelle semi-logarithmique.

Axes	1	2	3	4	5
Valeurs propres	0,717	0,680	0,640	0,550	0,525
Taux d'inertie	4,51	4,28	4,02	3,46	3,29

soit un taux d'inertie cumulée de près de 20 % aussi.

Quoique l'information apportée par les deux traitements soit vraisemblablement comparable nous avons préféré interpréter les axes consécutivement dans les deux analyses factorielles afin de préciser au mieux les gradients écologiques sous-jacents.

B - INTERPRÉTATION DES AXES PRINCIPAUX DES DEUX ANALYSES FACTORIELLES

L'interprétation des principaux axes est réalisée à partir des points de prélèvements à forte contribution au facteur envisagé. Ces points dont le rôle est déterminant pour l'axe, ont une signification écologique (type d'arbre support, biotope connu, saison) assez claire pour aider à cette interprétation.

B₁ - A.F.C. ne tenant compte que de la présence ou de l'absence des espèces.

Axe 1

Pôle négatif	Pôle positif
0307 (111)	1101 (65)
0206 (40)	1112 (50)
0204 (43)	1114 (34)
	0805 (34)
	0804 (33)
	0601 (32)

De l'examen des deux lots de points-prélèvements antagonistes, on peut déduire que le pôle négatif est déterminé par des prélèvements de début d'été sur les chênes (*Quercus pubescens* et *Quercus ilex*) alors que le pôle positif se rapporte à des prélèvements de début et de fin d'hiver sur des supports végétaux variés.

D'ailleurs, l'examen des tableaux de contributions des espèces met en évidence côté négatif *Rhagonycha lignosa* (39), *Polydrusus marginatus* (32) qui sont des espèces plutôt estivales et côté positif : *Nesopsocus duboscqui* (272), *Hemineura hispanica* (157) qui sont des taxons hivernaux de milieu frais ou de forêt profonde.

Ces différents éléments permettent d'interpréter l'axe 1 comme étant un gradient saisonnier opposant l'été à l'hiver en premier lieu et peut-être aussi opposant une faune plus spécifique des chênes à une autre moins exigeante vis-à-vis du support.

Axe 2

Pôle négatif

0410 (57)	Il s'agit là de prélèvements effectués en juillet, mars, septembre,
0211 (26)	octobre, sur des supports tels que <i>Ilex aquifolium</i> , <i>Taxus baccata</i> ,
0614 (22)	<i>Fagus sylvatica</i> c'est-à-dire des taxons des milieux sylvatiques
0511 (20)	les plus mésophiles du massif de la Ste-Baume.

Pôle positif

0307 (57)	Ces prélèvements ont deux caractéristiques communes : ils ont
0101 (46)	été effectués en début d'été (de mars à juillet) et ils l'ont
1101 (33)	été sur pin sylvestre, chêne vert ou chêne blanc dans des bioto-
0402 (27)	pes nettement plus thermophiles que les précédents.
0201 (24)	
0204 (20)	

L'axe 2 paraît donc représenter l'antagonisme entre milieux frais mésophiles et milieux plus secs et plus thermophiles. Si l'axe 1 est surtout interprété à partir de l'identité des mois de prélèvements, l'axe 2 l'est davantage à partir de la qualité des stations et des supports végétaux. Cette nuance doit être soulignée car les deux axes présentent une signification générale assez semblable.

Axe 3

Pôle négatif

0402 (47)	Tous les supports végétaux se rapportant à ces prélèvements
1102 (34)	sont des conifères de stations sylvatiques ou présylvatiques
0502 (38)	plutôt thermophiles.
0508 (28)	
0501 (24)	
0701 (21)	

Pôle positif

0307 (85)	Sur divers supports (hêtre, genévrier, chêne vert, chêne blanc)
0206 (72)	ces prélèvements ont tous été effectués en mai-juin donc en
0204 (40)	début d'été.
0314 (27)	
0308 (24)	

L'axe 3 oppose une faune inféodée aux conifères de biotopes plutôt thermophiles à une faune thermophile mais non liée à un végétal particulier.

Axe 4

Pôle négatif

0614 (66)	Ce pôle est marqué par des prélèvements de fin d'été ou d'automne
0508 (61)	en biotope frais (zone de crête ou sylvie fraîche).
0607 (40)	
0712 (35)	
0608 (34)	

Pôle positif

0601 (211)	Ce pôle est déterminé par des prélèvements mensuels caractérisés
1101 (106)	par des supports végétaux à feuillage persistant (if et pin
1001 (44)	sylvestre) effectués en début ou en fin d'hiver.
0211 (21)	

Les caractères qui opposent les deux pôles sont plus discutables aussi n'avons nous pas poursuivi plus loin l'interprétation.

B₂ - A.F.C. tenant compte du coefficient d'abondance relative des espèces.

Axe 1

Pôle négatif

0805 (44) Il s'agit de points-prélèvements des mois d'hiver dans des
0810 (33) biotopes sylvatiques.
0914 (23)
1204 (23)

Pôle positif

0307 (82) Ce sont les mois de début d'été dans le cadre de stations
0204 (40) thermophiles qui sont ici déterminants.
0206 (37)
0201 (36)
0202 (32)

Donc l'antagonisme hiver-été mis en évidence au sujet de l'A.F.C. précédente est confirmé ici.

Axe 2 - Pôle négatif 0310 (15) - Pôle peu marqué par un prélèvement estival sur *Ilex aquifolium*.

Pôle positif 0101 (31) - 0804 (38) - 0805 (59) - 0901 (23) - 0904 (27) - 0914 (46) -
1001 (39) - 1004 (48) - 1101 (25) - 1104 (29) - 1201 (21) - 1204 (46) -
Pôle essentiellement marqué par des prélèvements de fin d'hiver en station plutôt thermophile (pin sylvestre, chêne blanc, genévrier oxycèdre). L'interprétation est plus délicate que dans le cas précédent.

Axe 3 - Pôle négatif. 0508 (45) - 0401 (43) - 0501 (42) - 0505 (36) - 0402 (33) -
0201 (33) - 0608 (26) - 0405 (26) - 0202 (23) - 0502 (21) -

Ces prélèvements de début et de fin d'été ont été réalisés sur pin sylvestre ou sur genévrier (*Juniperus oxycedrus* et *Juniperus phoenicea*).

Pôle positif. 0307 (181) - 0206 (107) - 0204 (94) - 0306 (35) -

Il s'agit de prélèvements de début d'été sur les chênes (*Quercus ilex* et *Quercus pubescens*).

L'élément déterminant est donc l'opposition entre faune frondicole inféodée aux conifères d'une part et faune liée aux chênes d'autre part. On constate là une plus grande certitude d'interprétation que dans l'A.F.C. précédente où l'axe 3 paraissait moins nettement déterminé.

Axe 4 - Pôle négatif. 0508 (248) - 0608 (141) - 0614 (94) - 0607 (53) - 0405 (45) -
0505 (28) - 0305 (22) -

Pôle positif . 0202 (30) - 0201 (28) - 0402 (21) - 0701 (19) -

Dans les deux cas, il s'agit de prélèvements de période estivale au sens large mais dans le second cas (pôle positif) ceux-ci ont été effectués sur pin sylvestre.

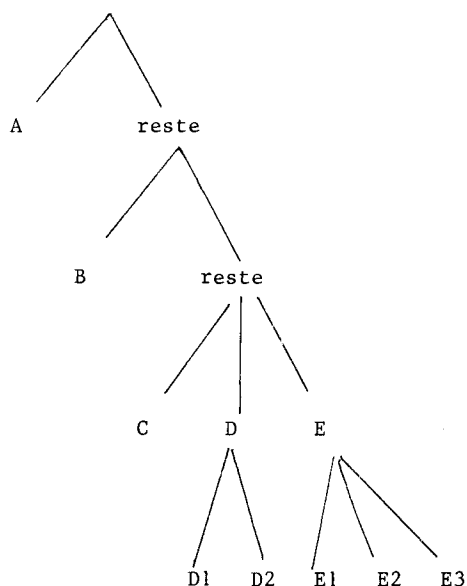
Ce pôle est donc marqué par une faune inféodée aux frondaisons de pin sylvestre.

En conclusion, la tentative d'interprétation des axes qu'elle soit faite à partir de l'A.F.C. tenant compte de l'abondance ou de celle qui n'a pris en compte que la présence des espèces met en évidence des gradients majeurs saison froide-saison chaude, biotope frais biotope plus chaud. Les éléments liés à la nature des supports n'interviennent qu'ensuite. Les nuances dues au fait que l'on a tenu compte de l'abondance relative des espèces ou pas ne peuvent constituer un élément déterminant, aussi pour les développements ultérieurs nous ne nous appuierons que sur la dernière A.F.C.

C - REGROUPEMENTS D'ESPÈCES AUX COMPORTEMENTS ÉCOLOGIQUES SEMBLABLES

L'un des aspects de cette étude est la description de groupes d'espèces aux comportements écologiques semblables. Afin de faciliter la discrimination de ces groupes de taxons (coléoptères et psocoptères) une classification ascendante hiérarchique a été effectuée sur les espèces à l'issue de l'A.F.C. tenant compte du coefficient d'abondance relative de celles-ci.

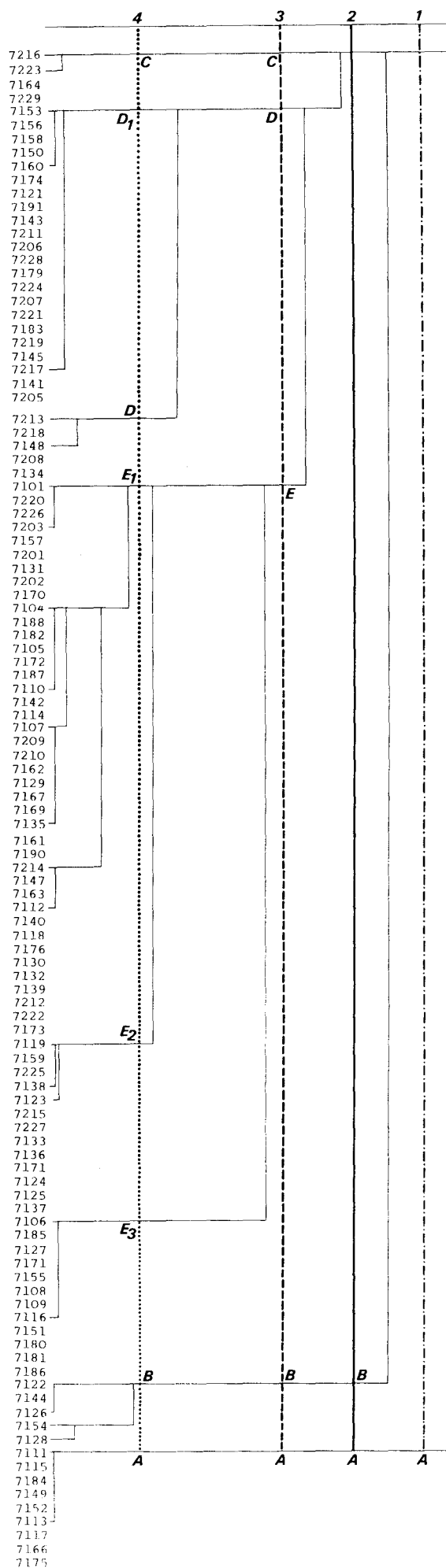
Ainsi que le montre le dendrogramme de la fig. 1, un premier niveau de lecture permet d'isoler le groupe A du reste de l'ensemble des espèces.



Cette classe A est constituée par les espèces suivantes :

- 7111 *Haplocnemus virens*
- 7115 *Melanotus tenebrosus*
- 7148 *Attelabus nitens*
- 7149 *Anthicus fasciatus*
- 7152 *Isomira murina*
- 7113 *Danacaena pallipes*
- 7117 *Athous puncticollis*
- 7166 *Psylliodes chrysocephala*
- 7175 *Polydrusus cervinus*

REPRESENTATION DE LA
CLASSIFICATION HIERARCHIQUE DES ESPECES



On note dans cette liste 5 espèces floricoles et tous ces taxons paraissent liés aux biotopes thermophiles. Il s'agit cependant d'espèces rares rencontrées exceptionnellement qui ont donc une valeur relative dans notre étude.

La classe B constituée de :

7122 *Meligethes umbrosus*
 7144 *Ptinus bidens*
 7126 *Pullus impexus*
 7154 *Nalassus dryadophilus*
 7128 *Scymnus apetzi*

regroupe des taxons liés aux conifères.

La classe C :

7216 *Propsocus pulchripennis*
 7223 *Euclismia conspurcata*
 7164 *Chrysomela americana*
 7229 *Atlantopsocus personatus*

rassemble des espèces rares non seulement dans le cadre de notre échantillonnage mais aussi à l'échelle méditerranéenne, qui se localisent, dans le massif de la Ste-Baume, au niveau de la hêtraie et des zones de crêtes (Bigot, 1982).

Deux grandes classes sont à analyser. Elles regroupent la majorité des coléoptères et psocoptères récoltés.

La classe D amalgame les taxons liés à l'ambiance forestière. Elle paraît surtout retenir les espèces qui apparaissent durant les mois d'été sur des supports végétaux variés.

7213 *Hemineura hispanica*
 7218 *Nesopsocus dubosqui*
 7148 *Anthicus antherinus*
 7208 *Graphopsocus cruciatus*
 7134 *Halysia sedecimguttata*

rassemble des espèces hivernales, très localisées, de forêt dense fraîche et humide. *Anthicus antherinus* n'intervient ici qu'à titre accidentel.

La classe E regroupe des coléoptères et psocoptères aux affinités écologiques, en apparence, moins précises.

Elle correspond plutôt aux espèces de forêts clairsemées ou de prébois, de période estivale et de préférence sur conifères.

E2 plus limité avec :

7119 *Buprestis octoguttata*
 7159 *Monohamus galloprovincialis*
 7225 *Copostigma morio*
 7138 *Chilocorus bipustulatus*
 7123 *Rhizobius litura*
 7215 *Cuneopalpus cyanops*
 7227 *Loensia fasciata*
 7133 *Harmonia quadripunctata*
 7136 *Myrrha octodecimguttata*
 7171 *Apion burdigalense*
 7124 *Pullus auritus*
 7125 *Pullus subvillosus*
 7137 *Paramyzia oblongoguttata*

comporte 7 espèces de coccinelles installées préférentiellement sur conifères en période chaude.

Enfin E3 :

7106 *Rhagonycha lignosa*
 7185 *Rhynchites aeneovirens*
 7127 *Pullus ater*
 7177 *Brachyderes pubescens*
 7155 *Stenomax foudrasi*
 7108 *Malthodes maurus*
 7109 *Sphinginus lobatus*
 7116 *Cidnopus parvulus*
 7151 *Gonodera luperus*
 7180 *Curculio glandium*
 7181 *Balanobius pyrrhoceras*
 7186 *Rhynchites cavifrons*

comprend surtout des espèces qui paraissent liées au chêne (*Quercus pubescens*).

Les premières classes décrites ici (A, B, C) sont particulières. Tout l'intérêt des regroupements d'espèces se situe au niveau des classes D et E et de leurs sous-classes car il s'agit là d'espèces dont la fréquence dans les prélèvements mensuels a été plus importante. Cependant, ce sont ces lots d'espèces qui sont les plus difficiles à étiqueter du point de vue écologique car ils correspondent à des conditions environnementales moins strictes relatives à des milieux de transition.

D - FLUCTUATIONS SAISONNIÈRES DES COMPOSITIONS FLORISTIQUES EN FONCTION DU SUPPORT VÉGÉTAL ET DU MILIEU

En s'intéressant aux points représentant les prélèvements mensuels, on

peut reconstituer la variation spatio-temporelle du peuplement de psocoptères et de coléoptères sur une même essence végétale ou dans le cadre d'un même biotope ou de biotopes différents.

Cette observation peut permettre d'apprécier le rôle respectif de l'essence forestière sur laquelle se trouve la faune frondicole et du groupement végétal dans lequel se trouve cette essence forestière.

Nous examinerons successivement les points prélèvements se rapportant aux diverses essences en suivant l'ordre du tableau n° 1.

La faune frondicole du pin sylvestre a été récoltée dans deux milieux bien différents ; le premier correspond à un relevé phytosociologique du *Buxo-Quercetum*. Il s'agit d'une sylve bien caractérisée. Le second appartient, comme le montre l'étude sur la dynamique de la végétation de la Ste-Baume (Bonin, Gamisans, Gruber 1983) à un groupement végétal ouvert se rapportant au *Lavandulo-Astragaletum*. L'évolution dans le temps de la composition faunistique est assez différente dans les deux cas puisque les points relatifs aux mêmes périodes de prélèvements ne concordent pas sur les cartes factorielles sans être cependant très éloignés. Les frondaisons du pin sylvestre de la station la plus sylvatique ont une composition de la faune de coléoptères et psocoptères qui évolue progressivement pour atteindre en hiver un particularisme assez marqué. Il n'en est pas de même pour la faune du pin de la station la plus ouverte. Là, la composition semble se maintenir sur la plupart des mois de l'année à l'exception d'une transformation hivernale subite (décembre). On peut envisager à cela une explication : l'influence en milieu ouvert serait plus brutale qu'en milieu fermé.

Une constatation s'impose : le support végétal ne joue pas, ici, un rôle déterminant et le biotope semble prendre le pas sur l'arbre support vis-à-vis de la composition faunistique ou tout au moins vis-à-vis de ces variations saisonnières.

Les éléments 4 et 5 du tableau n° 1 permettent de tester l'importance de la nature du support puisque l'on compare dans le même cadre écologique, une station appartenant au *Buxo-Quercetum*, les faunes se rapportant à *Quercus pubescens* et à *Juniperus oxycedrus*. Le trait le plus caractéristique dans ce cas est une transformation hivernale de la faune quel que soit le support.

L'évolution de la composition faunistique est assez comparable dans les deux cas ce qui souligne la prédominance du milieu sur l'arbre support.

Ensuite nous examinerons l'évolution sur le chêne vert dans deux biotopes différents et sur le genévrier de Phénicie (*Juniperus phoenícia*) dans l'une des stations où se trouve un des chênes verts concernés (relevé 712).

La faune frondicole du chêne vert situé en milieu préforestier subit une légère transformation hivernale non sans rapport avec ce qui a été observé sur pin sylvestre ou chêne blanc. Par contre, la faune frondicole du chêne vert situé en position de crête évolue de manière tout à fait semblable à celle de *Juniperus phoenícia* dans le même contexte. On note alors une opposition entre prélèvements mensuels de début d'été et de fin d'été. La position des points prélèvements pour les deux

essences est très semblable ce qui signifie que les compositions faunistiques correspondantes sont aussi comparables.

L'opposition qui existe entre la faune des prélèvements 307-308 et 607-608 de part et d'autre de l'axe 3, nous amène à revenir sur l'interprétation de cet axe. Considéré du seul point de vue de ce biotope de crête sur genévrier de Phénicie et chêne vert l'axe 3 apparaît comme un gradient entre printemps et automne.

L'examen des derniers cas (9. 10. 11. 12. 13. 14.) nous situe dans un contexte différent puisque les essences support (*Ilex aquifolium*, *Taxus baccata*, *Fagus sylvatica*) sont toutes situées dans des stations appartenant au même contexte phytosociologique donc au même milieu frais et humide. Les différences constatées alors, si elles sont significatives, ne peuvent qu'être liées à la nature du support végétal.

On relève que le phénomène de transformation hivernale de la faune avec importance notoire des psocoptères joue essentiellement sur le hêtre, un peu sur *Taxus* et pas du tout sur *Ilex aquifolium*.

Sur l'if, cette transformation de la composition faunistique est quelque peu différente au point-prélèvement 11 où seul le mois de janvier (09) offre une faune à caractère hivernal, au point de prélèvement 12 où les mois de décembre (08), janvier (09) et mars (11) ont une faune avec un tel caractère alors que février présente une faune plus thermophile. Enfin, le point de prélèvement 13, relatif au relevé 737 (chênaie mixte mésophile légèrement plus thermophile que la hêtraie), par le biais des points 1113-113-213 montre déjà l'influence d'une faune plus thermophile. Les valeurs de la diversité et de l'équitabilité (indice de Shannon) montrent très nettement cette dualité du peuplement de l'if de la forêt de la Ste-Baume. Les ifs des stations 11 et 12 ont une diversité de peuplement de 1,70 et 1,76 bits avec une équitabilité respectivement de 39,5 et 37, 9% tandis que l'if de la station 13 a une diversité de 4,28 bits et une équitabilité de 91 %.

A l'exception des écarts des points 914-1014 et 1114 relatifs aux prélèvements sur le hêtre en hiver, on remarque donc une dispersion moindre des points des autres mois pour tous les arbres de la chênaie-hêtraie et de la hêtraie. Ceci traduit une faible variation de la composition faunistique d'un mois à l'autre. On peut, sans doute, lier cette variation réduite au contexte écologique.

E - CONCLUSION

Le dernier paragraphe souligne le trait le plus marquant de cette étude : la faune frondicole se révèle davantage liée au groupement végétal environnant et au contexte écologique qu'il représente qu'au support végétal. Les techniques d'investigations numériques mettent ici en lumière un phénomène qui est mal perçu par les entomologistes. Ceux-ci font en effet le plus souvent référence à la plante nourricière (dans le cas des phytophages). Cependant, en écologie des insectes, il apparaît que la plante hôte n'héberge pas toujours l'espèce recherchée et nous trouvons dans ces observations un début d'explication à cette absence.

Par ailleurs, plus le milieu est fermé, moins les variations saisonnières dans la composition faunistique est grande. Cette transformation constitue un véritable "cycle" sur certains supports (pin sylvestre, chêne vert, genévrier de Phénicie). Dans d'autres cas, elle paraît plutôt correspondre à des petites oscillations autour d'un noyau central.

Un second élément remarquable est constitué par les principaux gradients écologiques révélés par les données traitées dans ce travail. Le gradient faune froide-faune chaude, s'il est essentiel (axes 1 et 2) doit être nuancé en fonction des saisons, des supports, des milieux.

Relevons également le fait que, dès le début du traitement des données, le peuplement du genêt cendré s'est séparé de l'ensemble de la communauté. Car ce genêt constitue une colonie arbustive par rapport aux autres essences étudiées dont la physionomie est plutôt du type arboré. Le peuplement frondicole d'un milieu arbustif serait donc d'une composition et d'une structure différentes de celles du peuplement arboré de canopée. Malgré son aspect plutôt buissonnant, le genévrier de Phénicie posséderait une communauté de type arboré.

Un développement particulièrement utile pourrait être donné à cette analyse en intégrant des données concernant l'auto écologie, la biologie, le comportement des espèces signalées. Malheureusement nos connaissances dans ces domaines pour ces espèces sont loin d'être suffisantes pour une telle investigation.

BIBLIOGRAPHIE

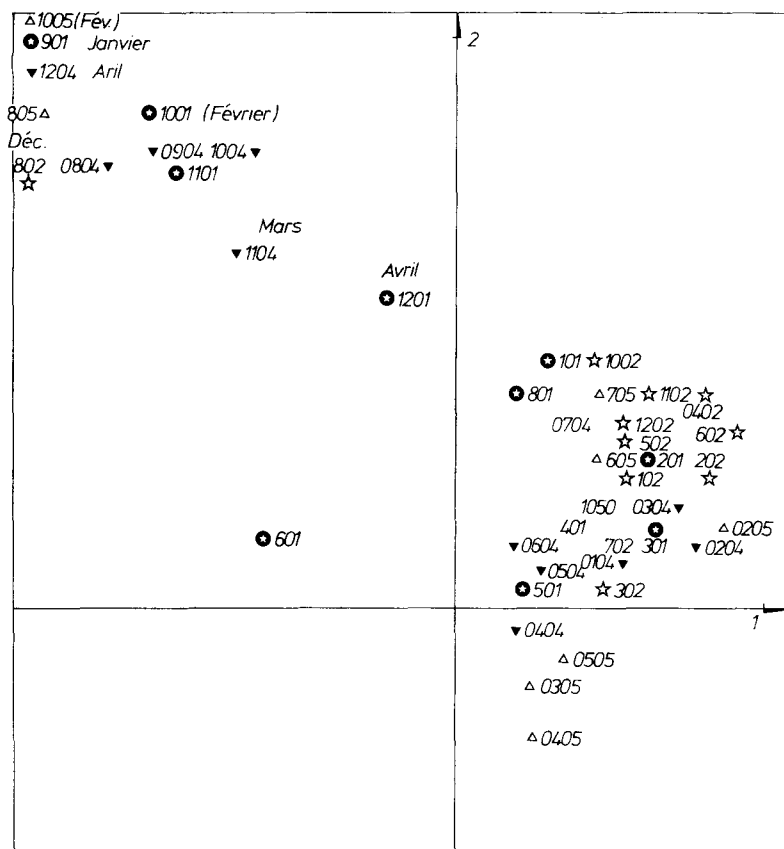
- BIGOT L. (1982). Structure et dynamique des populations frondicoles d'insectes Coléoptères et Psocoptères dans la forêt de la Sainte-Baume. *Bull. Mus. Hist. Nat.* Marseille, 42, 7-18.
- BONIN G., GAMISAN J., GRUBER M. (1983). Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la Sainte-Baume (Provence). *Ecol. Médit.*, IX, 3-4.
- GUILLAUMONT F. (1976). Etude du peuplement et de la biologie des Psocoptères frondicoles du pin d'Alep dans la région méditerranéenne française. *Thèse spécialité*, Marseille, 1-91.
- TURNER B.D. (1974). The population dynamics of tropical arboreal Psocoptera (Insecta) on two species of conifers in the Blue Mountains, Jamaica. *Au. Ecol.*, 43 (2), 323-337.

SAINTE-BAUME : INVENTAIRE DES COLÉOPTÈRES

- 7101 *Demetrias atricapillus* L.
 7102 *Paradromius linearis* Ol.
 7103 *Philorhizus melanocephalus* Dej.
 7104 *Phyllodrepa floralis* Payk.
 7105 *Astenus angustatus* Payk.
 7106 *Rhagonycha lignosa* Müll.
 7107 *Malthinus seriaepunctatus* Kiesw.
 7108 *Malthodes maurus* Lap.
 7109 *Sphinginus lobatus* Ol.
 7110 *Attalus analis* Er.
 7111 *Haplocnemus virens* Suffr.
 7112 *Dasytes aerosus* Kiesw.
 7113 *Danacaena pallipes* Panz.
 7114 *Cardiophorus rufipes* Goeze
 7115 *Melanotus tenebrosus*
 7116 *Cidnopus parvulus*
 7117 *Athous puncticollis*
 7118 *A. pallens* Muls.
 7119 *Buprestis octoguttata* L.
 7120 *Phaenops formaneki* ssp. *lavagnei* Ther.
 7121 *Agrilus viridis* L.
 7122 *Meligaeres umbrosus* Sturm.
 7123 *Rhizobius litura* F.
 7124 *Pullus auritus* Thunb.
 7125 *P. subvillosus* Goeze
 7126 *P. impexus* Muls.
 7127 *P. ater* Kug.
 7128 *Soymus apetzi* Muls.
 7129 *Adalia decempunctata* L.
 7130 *Coccinella septempunctata* L.
 7131 *Coccinula quatuordecimpustulata* L.
 7132 *Synharmonia lyncea* Ol.
 7133 *Harmonia quadripunctata* Pont.
 7134 *Halysia sedecimguttata* L.
 7135 *Vidibia duodecimguttata* L.
 7136 *Myrrha octodecimguttata* L.
 7137 *Paramyzia oblongoguttata* L.
 7138 *Chilocorus bipustulatus* L.
 7139 *Exochomus quadripustulatus* L.
 7140 *E. nigrumaculatus* Goeze
 7141 *Ochina ptilinoides* Marsh.
 7142 *O. latreillei* Bon.
 7143 *Anobium striatum* Ol.
 7144 *Ptinus bidens* Ol.
 7145 *Oncomera femorata* F.
 7146 *Oedemera flavipes* F.
 7147 *Rhinosimus planirostris* F.
 7148 *Anthicus antherinus* L.
 7149 *A. fasciatus* Chev.
 7150 *Anaspis maculata* Fourc.
 7151 *Gonodera luperus* Herbst
 7152 *Isomira murina* L.
 7153 *Helops coeruleus* L.
 7154 *Nalassus dryadophilus* Muls.
 7155 *Stenomax foudrasi* Muls.
 7156 *Grammoptera ruficornis* F.
 7157 *Leptura livida* F.
 7158 *Parmena balteus* L.
 7159 *Monohamus galloprovincialis* Ol.
 7160 *Pogonochaerus dentatus* Fourc.
 7161 *Crsodone cerasi* L.
 7162 *O. lineola* Panz.
 7163 *Lachnaea tristigma* Lac.
 7164 *Chrysomala americana* L.
 7165 *Luperus circumfusus* Marsh.
 7166 *Psylliodes chrysocephala* L.
 7167 *Bruchidius nanus* Germ.
 7168 *B. lividimanus* Gyll.
 7169 *Brachonyse pineti* Geor.
 7170 *Spermophagus sericeus* Wenck.
 7171 *Apion burdigalense* L.
 7172 *A. trifolii* L.
 7173 *A. loti* Kirby
 7174 *Otiorhynchus lugdunensis guillebeaui* Desb.
 7175 *Polydrusus cervinus* L.
 7176 *P. marginatus* Steph.
 7177 *Brachyderes pubescens* Boh.
 7178 *Sitons regensteiniensis* Herbst.
 7179 *Magdalis rufa* Germ.
 7180 *Curculio glandium* Marsh.
 7181 *Balanobius pyrrhoceras* Marsh.
 7182 *Rhynchaenus erythropus* Germ.
 7183 *R. fagi* L.
 7184 *Attelabus nitens* Scop.
 7185 *Rhynchites aeneovirens* Marsh.
 7186 *R. cavifrons* Gyll.
 7187 *Hylastes opacus* Er.
 7188 *Malthinus pseudobiguttatus*
 7189 *Dryophilus longicollis*
 7190 *Hadrobregus nitidus* F.
 7191 *Ptilinus factinicormis* L.

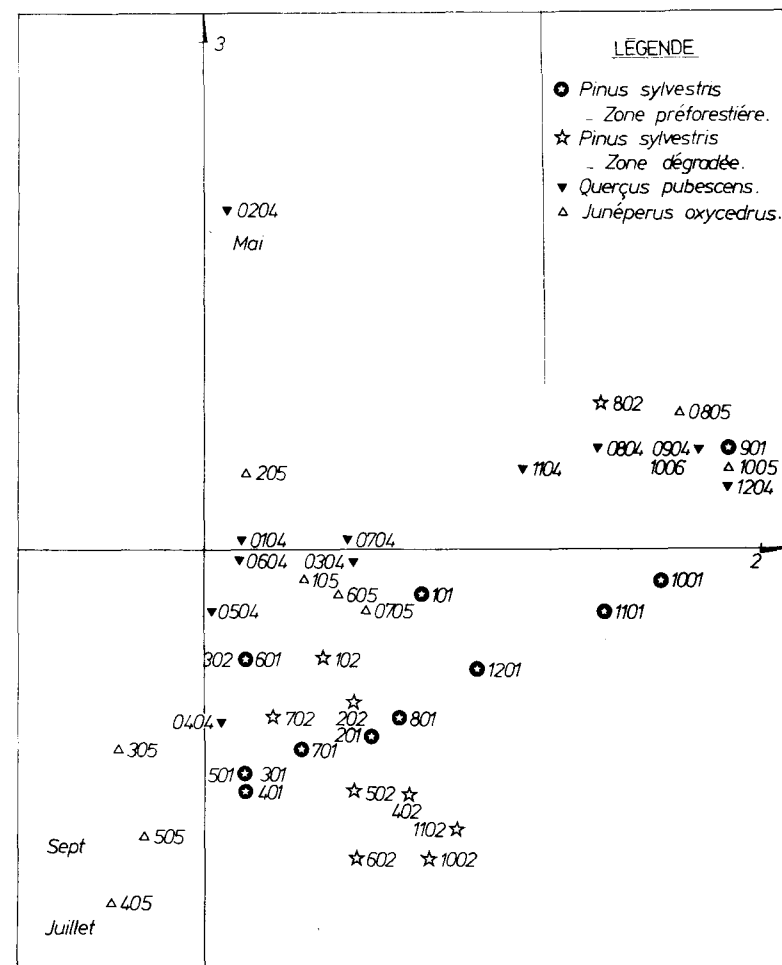
SAINTE-BAUME : INVENTAIRE DES PSOCOPTÈRES

- 7201 *Cerobasis guesstfalicus* Kolbe
- 7202 *Liposcelis* sp.
- 7203 *Caecilius piceus* Kolbe
- 7204 *C. rhenanus* Tet.
- 7205 *C. burmeisteri* Br.
- 7206 *Stenopsocus immaculatus* Steph.
- 7207 *Graphopsocus cruciatus* L.
- 7208 *G. cruciatus* f. *brevipennis* End.
- 7209 *Elipsocus westwoodi* Mc Lach.
- 7210 *E. hyalinus* Steph.
- 7211 *E. annulatus* Roesl.
- 7212 *E. moebiusi* Tet.
- 7213 *Hemineura hispanica* End.
- 7214 *H. dispar* Tet.
- 7215 *Cuneopalpus cyanops* Rost.
- 7216 *Propsocus pulchripennis* Perk.
- 7217 *Philotarsus picicornis* F.
- 7218 *Nesopsocus dubosqui* Bad.
- 7219 *Trichopsocus dalii* Mc Lach.
- 7220 *Peropsocus albotuttatus* Dal.
- 7221 *Ectopsocus briggsi* Mc Lach.
- 7222 *Euclismia conspureata* Ramb.
- 7223 *E. quadrimaculata* Lat.
- 7224 *Neopsocopsis hirticornis* Reut.
- 7225 *Copostigma morio* Lat.
- 7226 *Loensis variegata* Lat.
- 7227 *L. fasciata* F.
- 7228 *Trichadenotecnum sexpunctatum* L.
- 7229 *Atlantopsocus personnatus* Hag.



PRÉLEVEMENTS MENSUELS SUR DIVERSES ESSENCES

Carte n°1



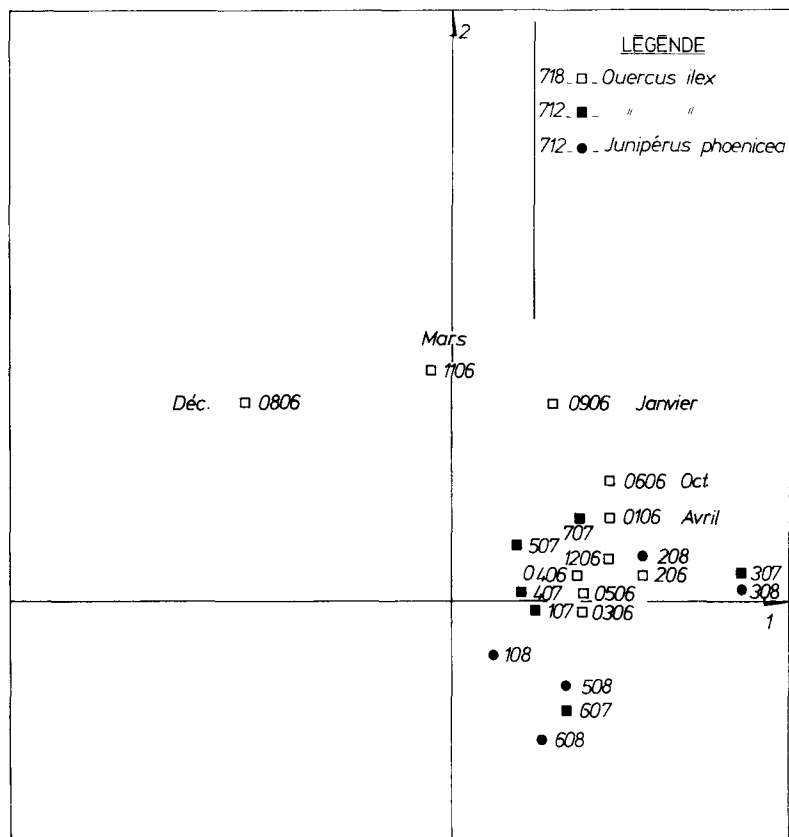
LÉGENDE

- Pinus sylvestris - Zone préforestière.
- ☆ Pinus sylvestris - Zone dégradée.
- ▼ Quercus pubescens.
- △ Junéperus oxycedrus.

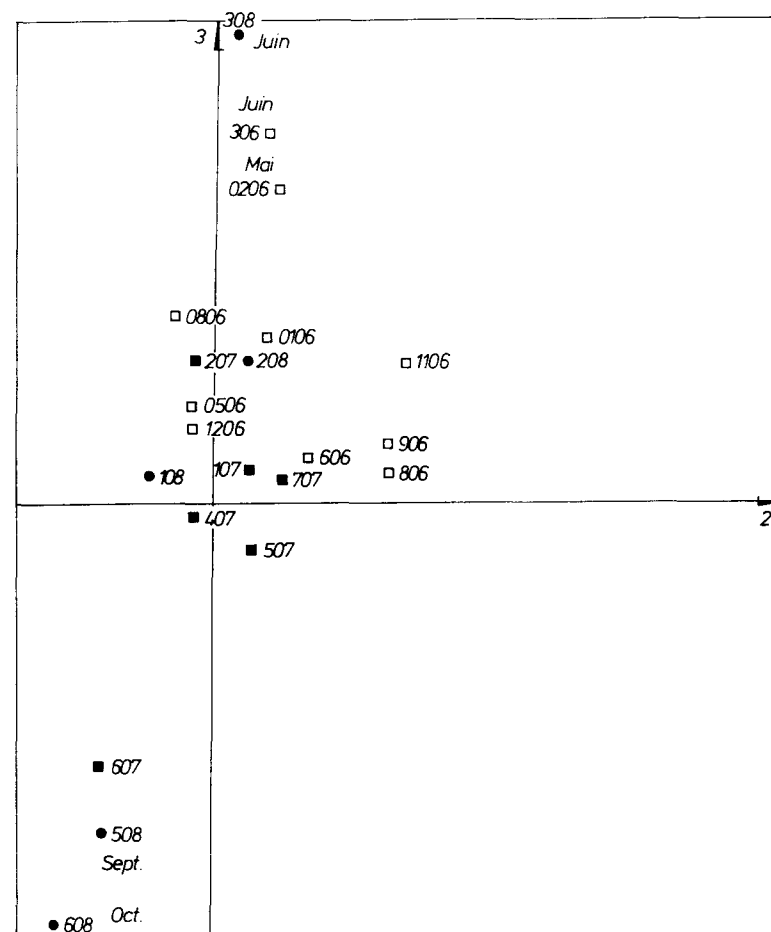
PRÉLEVEMENTS MENSUELS SUR DIVERSES ESSENCES

Carte n°2

Sur ces cartes factorielles ne figurent que les points-prélèvements mensuels relatifs soit à un même support végétal, soit à une même station.
Ces documents sont extraits d'une A.F.C. tenant compte de l'abondance des espèces.

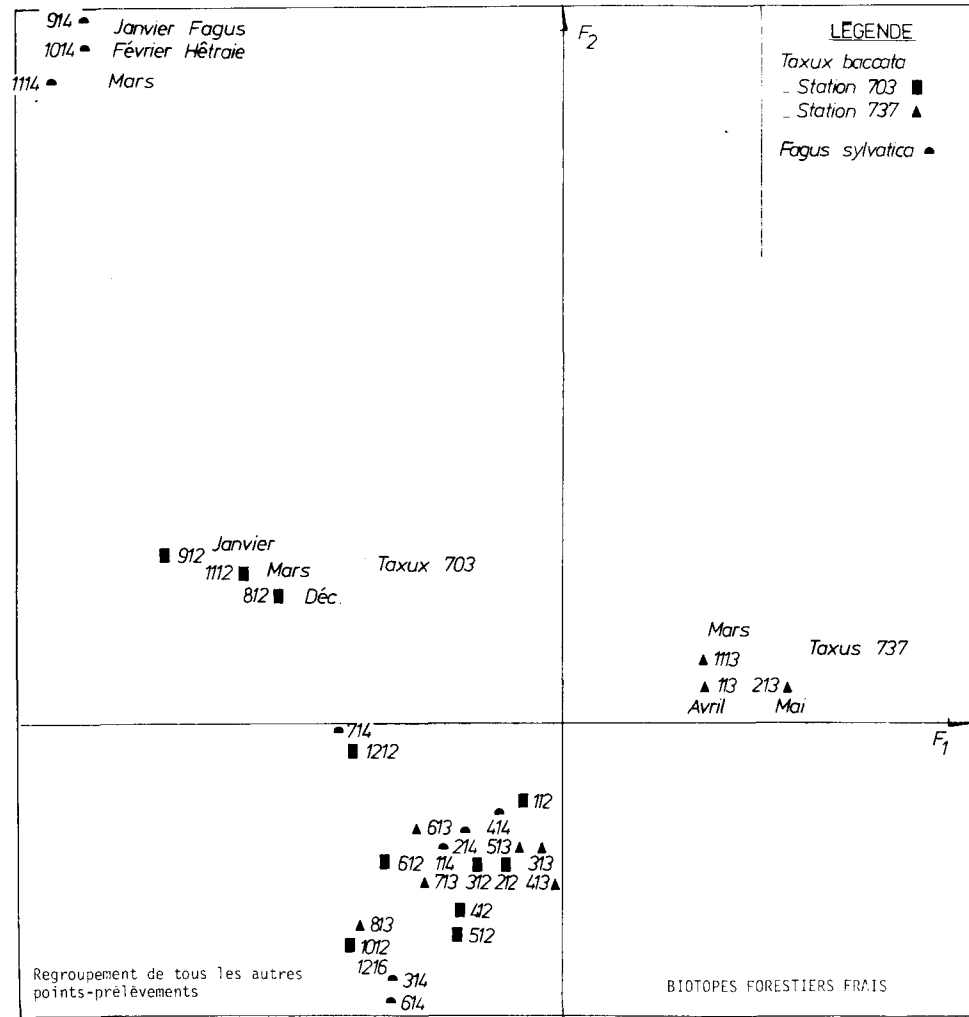


Carte n°3

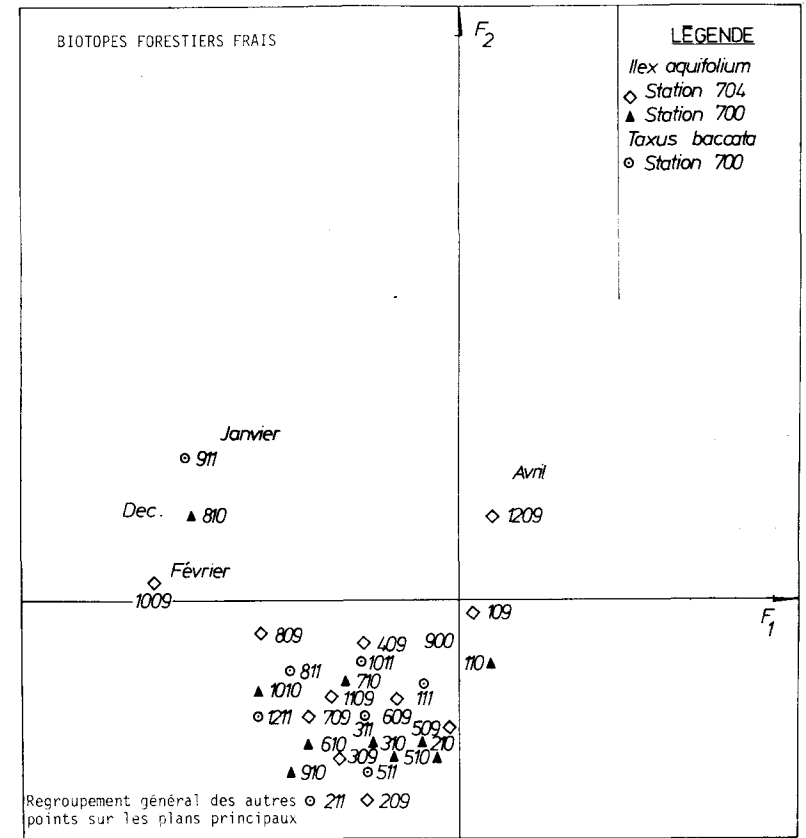


Carte n°4

Sur ces cartes factorielles ne figurent que les points-prélèvements mensuels relatifs soit à un même support végétal, soit à une même station.
 Ces documents sont extraits d'une A.F.C. tenant compte de l'abondance des espèces.



Carte n°5



Carte n°6

Relations entre la dynamique de la végétation (chênaie - hêtraie) et les caractéristiques édaphiques dans le massif de la Sainte-Baume (Provence)

G. BONIN[★]
H. SANDOZ[★]
M. THINON[★]
G. VEDRENNE[★]

RESUME - S'appuyant sur un échantillonnage floristique dans vingt stations en milieu naturel, les auteurs ont analysé les sols relatifs à ces biotopes. A partir des variables physico-chimiques traditionnelles, ils situent les sols les uns par rapport aux autres et hiérarchisent ces variables. La confrontation des données floristiques et pédologiques montre l'importance des variables relatives à la matière organique (acides humiques et fulviques, carbone, azote), au complexe absorbant et à un degré moindre, au bilan hydrique.

Hormis pour quelques sols, l'évolution de ces variables dans les vingt profils est assez représentative de l'état du tapis végétal.

SUMMARY - The authors have analysed soils from 20 sampling sites. From the conventional physico-chemical variables they group the soils in relation to each other and hierarchize these variables. Confrontation of floristic and pedologic data emphasizes the part played by variables related to the organic matter content (humic and fulvic acids, carbon, nitrogen), to the cation exchange complex and, secondarily, to the water balance.

Except for a few soils, the values of these variables provide a fair picture of the vegetation

MOTS-CLES : Relations sol-végétation, successions écologiques, analyses multivariées, Provence.

I - INTRODUCTION

Simultanément aux travaux effectués sur la végétation de la Sainte-Baume[★] (BONIN *et al.* 1983), une étude du milieu édaphique a été entreprise. Vingt stations correspondant à vingt des relevés phytosociologiques utilisés pour l'étude précédente ont servi de cadre à la réalisation de vingt profils de sol. L'objet de ce travail est donc la mise en évidence de relations entre sol et végétation dans le cadre de ce massif provençal dans le contexte des successions écologiques qui ont été décrites. L'étude a été plus spécialement orientée sur les relations entre variables physico-chimiques du milieu édaphique et composition floristique des groupements végétaux. En effet, la faible étendue du cadre géographique de ce travail ainsi que le peu de diversité des roches-mères rencontrées (toutes calcaires) ont orienté l'étude vers une analyse des variations physico-chimiques dans des sols calcimagnésiques.

Nous avons suivi une méthodologie dont l'esprit avait déjà été précisé dans ROMANE (1972), BONIN et BOUROPHE (1978), BONIN et ROUX (1978), BONIN et THINON (1980).

[★] La forêt domaniale dominée par *Quercus pubescens* et plus localement par *Fagus sylvatica* (voir publication Bonin *et al.* 1983) se développe sur le plateau du Plan d'Aups entre 680 et 900 m d'altitude au nord de la falaise culminale du Massif de la Sainte-Baume, à environ 30 km à l'est de Marseille. Protégée depuis plusieurs siècles, d'abord comme patrimoine ecclésiastique puis actuellement par l'Office National des Forêts, cette futaie célèbre se détache par son développement et sa richesse floristique, dans un contexte végétal très dégradé.

Une comparaison a été établie entre espèces du cortège floristique et modalités des variables du milieu édaphique à l'aide de techniques d'analyses multivariées très largement utilisées actuellement et sur lesquelles nous ne reviendrons pas ici (analyse factorielle des correspondances, analyse en composantes principales, analyse factorielle discriminante).

II - ANALYSE PRÉALABLE DES DONNÉES FLORISTIQUES (Cartes 1 et 2)

Les vingt relevés choisis pour servir de cadre à cette investigation, l'ont été bien avant la conclusion de l'étude sur la dynamique de la végétation. Un test de représentativité de ces stations a été réalisé à l'aide d'une analyse préalable des données floristiques. Celui-ci permet en outre d'établir une typologie des lots de relevés.

Cette démarche a été effectuée à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances (A. F. C.) tenant compte de l'abondance relative des espèces.*

Les principaux résultats apparaissent sur les cartes factorielles 1 et 2. Le plan 1-2 montre un effet Guttman représentatif d'un gradient d'évolution croissante du couvert végétal, gradient dont la signification n'est pas sans rappeler celle de l'axe 1 de l'analyse globale sur la végétation (BONIN *et al.* 1983).

L'examen du plan 1-3 sur lequel on observe des coupures dans le nuage des points-relevés permet une discrimination aisée des lots de points.

Sept lots sont ainsi individualisés examinés ici suivant le gradient principal.

Le lot A (710-711-720-715) correspond aux pelouses à *Sesleria coerulea* et aux formations à *Genista lobelii* des zones de crêtes et des vires rocheuses. D'après le tableau phytosociologique brut reconstitué, les taxons les plus représentatifs sont : *Genista lobelii*, *Valeriana tuberosa*, *Anthyllis vulneraria* ssp. *praepropera*, *Sesleria coerulea*, *Iberis saxatilis*, *Erysimum australe*.

Le lot B composé des relevés 712 et 714 correspond aux zones de crêtes en voie de colonisation. Les taxons les plus spécifiques de cette situation sont ici :

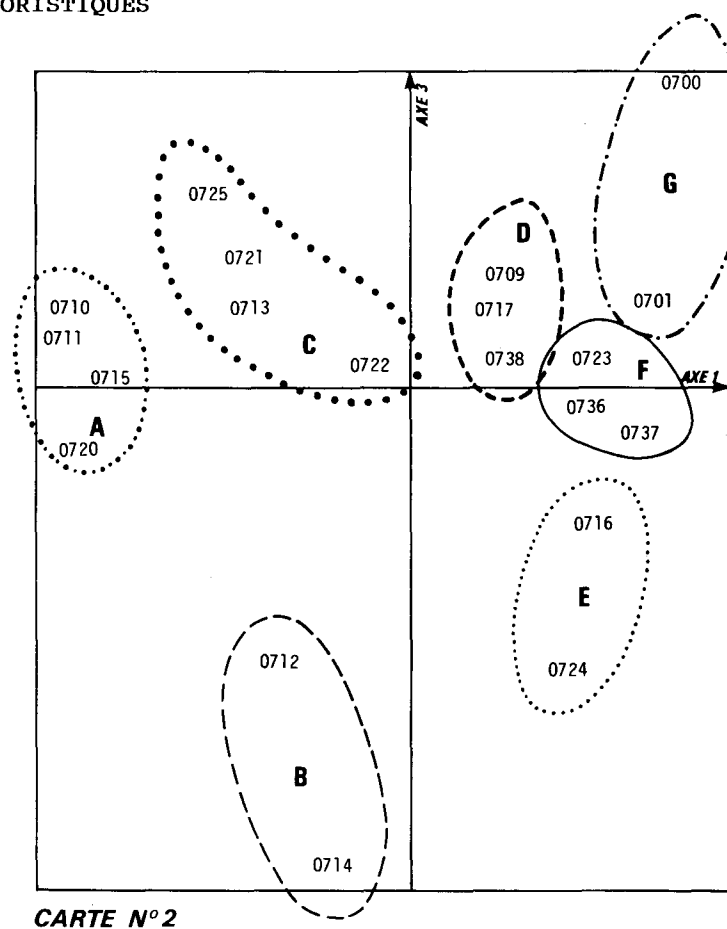
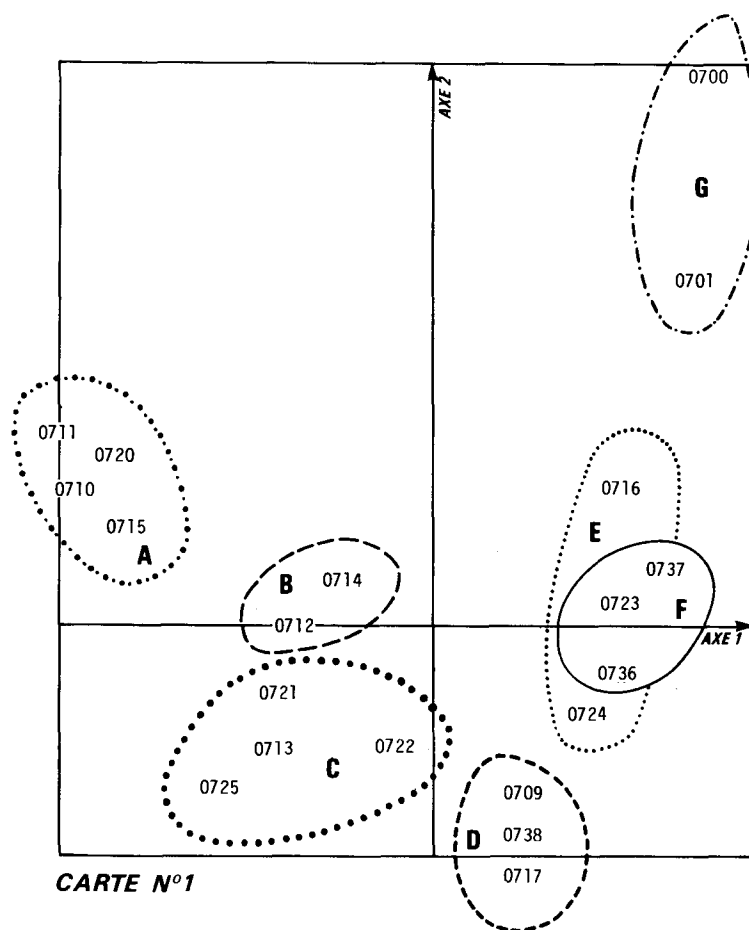
Juniperus phoenicia, *Juniperus hemisphaerica*, *Amelanchier ovalis*, *Rhamnus catharticus*, *Acer opalus*, *Acer monspessulanum*, *Polygonatum odoratum*, *Sorbus aria*, *Phillyrea latifolia*, *Arabis turrita*, *Laserpitium siler*, *Lavandula angustifolia*, *Cytisus sessilifolius*.

Le lot C (725-721) est assez comparable à B par sa physionomie ; il est cependant plus thermophile puisqu'on y retrouve des espèces nombreuses du *Lavendulo-Astragaleto*. Pourtant les espèces les plus constantes sont *Quercus pubescens* sous forme arbustive et *Silene italica*. Il s'apparente bien aux précédents lots et on y retrouve *Lavandula angustifolia*, *Laserpitium siler*, *Cytisus sessilifolius*, *Erysimum australe*, *Helianthemum italicum*, *Thymus vulgaris* présents dans presque tous les relevés jusque là.

* Le choix de la prise en compte de l'abondance est justifié par le fait que nous recherchons des relations entre sol et végétation ; or le sol peut intervenir notablement sur l'abondance des espèces au sein des groupements.

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

DONNEES FLORISTIQUES



Le lot D avec les relevés 709, 717 et 738 est le représentant du *Buxo-Quercetum* phytosociologique typique dont l'importance est grande sur le massif de la Sainte-Baume (où le buis est cependant absent). Les espèces les plus constantes sont *Quercus pubescens* (plantules), *Pinus sylvestris* (arbustes), *Polygala calcarea*, *Carex glauca*, *Platanthera bifolia*, *Cephalanthera ensifolia*, *Viola denhardtii*, *Juncus communis*. Trois taxons établissent le lien avec le lot de relevés précédents : *Bromus erectus*, *Genista hispanica*, *Lavandula angustifolia*. Ce sont des groupements arborescents encore relativement ouverts.

Le groupe E (716 et 724) correspond à un groupement forestier (chênaie) plus fermé que le précédent.

Le lot F (723, 736 et 737) est représentatif de la chênaie mésophile mixte. D'ailleurs, les espèces les plus constantes dans le tableau que nous avons constitué sont, outre *Quercus pubescens*, *Acer opalus*, *Ilex aquifolium* (arbustes et plantules), *Taxus baccata*, *Euphorbia dulcis*, *Sanicula europea*, *Melica uniflora*, *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca heterophylla*, *Acer campestre*, *Evonymus latifolius*, *Hepatica nobilis*.

Le lot G 700-701 avec *Fagus sylvatica*, *Ilex aquifolium*, *Lilium martagon*, *Taxus baccata*, correspond au milieu "hêtraie" de ce massif.

L'échantillonnage floristique retenu pour cette étude est donc tout à fait représentatif de l'ensemble des relevés et des principaux groupements de l'étude plus générale sur la dynamique de la végétation. Les groupements de transition ne sont certes pas tous équitablement représentés mais les faciès les plus marquants du paysage végétal le sont.

Le problème est donc de savoir si l'information apportée par les données du "milieu édaphique" conforte celle qui a été concrétisée par l'analyse des données floristiques.

III - LES DIFFÉRENTS MILIEUX ÉDAPHIQUES

Situation et rôle des principales variables physico chimiques

Les sols étudiés se sont établis sur des roches mères calcaires crétacées. Les calcaires compacts parfois dolomitisés (Urgonien, Hauterivien, Valanginien) forment la falaise culminale tandis que la forêt proprement dite croît sur des calcaires à niveaux argilo-marneux du Santonien localement recouverts d'éboulis.

Les vingt profils* présentent des profondeurs variant de 30 à 70 cm. Les prélèvements ont été effectués au sein d'horizons individualisables. Les résultats des analyses physico-chimiques dans plusieurs niveaux sont consignés sur le tableau n° 2. Les vingt profils ont été ordonnés à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances en fonction des variables (découpées en classes ou modalités**). Les affinités entre profils apparaissent sur les cartes 3-4-5. Deux remarques s'imposent :

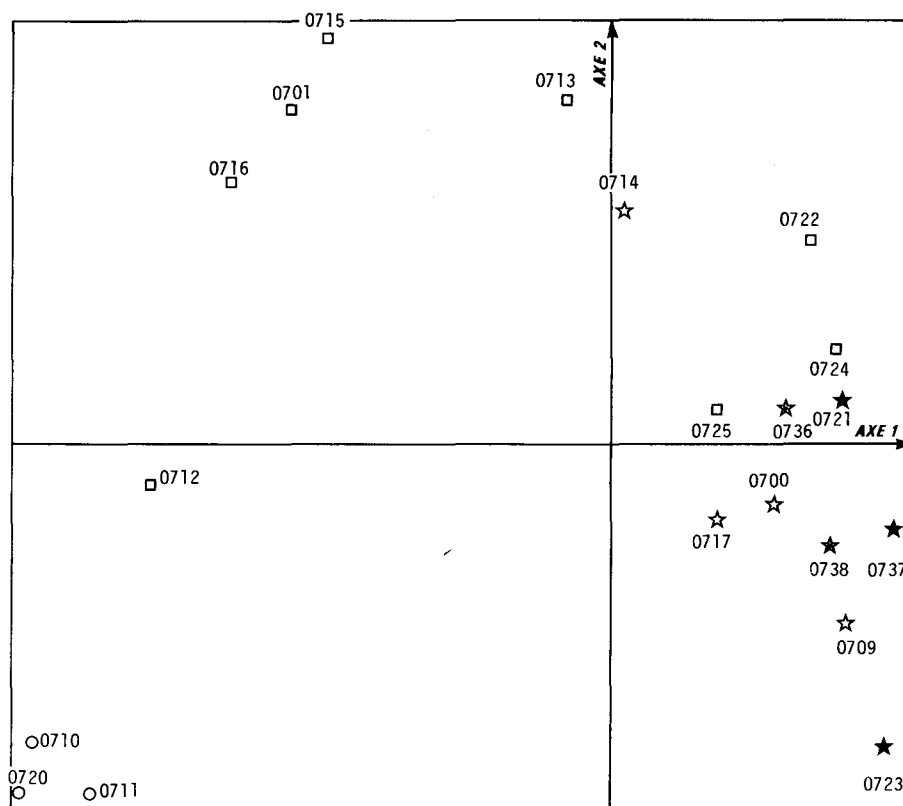
- La première concerne la répartition des points-profils en deux ensembles majeurs situés aux deux extrémités de l'axe 1. Ceux-ci se répartissent sensiblement selon l'interprétation pédologique classique.

* Les points-profils portent les mêmes numéros que les points relevés phytosociologiques puisqu'ils ont été effectués dans les mêmes stations.

** Les bornes des classes sont consignées dans le tableau n° 3.

N° Code Station	Altitude m	Pente	Exposition	Profondeur des niveaux analysés/cm	Type de sol	Végétation
711	960	10°	S-S-W	5-15 20-30	Sol humo-calcaire	Fruticée basse à <i>Genista Lobelii</i>
720	920	5°	S-S-W	5-15 30-40	Sol humo-calcaire	"
710	950	20°	N	5-15 30-40	Sol humo-calcaire	Pelouse à <i>Sesleria coerulea</i>
712	955	10°	S-S-W	5-15 20-30	Sol humo-calcaire	Fruticée à <i>Genista Lobelii</i> , <i>Juniperus</i> et <i>Quercus ilex</i>
716	880	15°	N	0-10 30-40	Rendzine humifère	Stade préforestier à <i>Quercus pubescens</i> , <i>Tilia</i> et <i>Taxus</i>
701	860	25°	N	0-10 30-50	Rendzine humifère	Peuplement peu arborescent de <i>Fagus sylvatica</i>
715	920	25°	N	5-15 20-30	Rendzine humifère	Pelouse à <i>Sesleria coerulea</i>
713	960	15°	W-S-W	0-8 20-30	Rendzine polycyclique	Pelouse à <i>Brachypodium pinnatum</i>
714	960	15°	W-S-W	5-15 30-40	Rendzine brunifiée polycyclique	Fruticée à <i>Phillyrea latifolia</i> , <i>Juniperus</i> , <i>Amelanchier ovulis</i>
725	680	20°	N-N-W	2-12 35-35	Rendzine	Fruticée à <i>Genista cinerea</i> <i>Quercus pubescens</i>
722	870	30°	N-N-W	0-10 25-35 50-60	Rendzine	Pinède claire à <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Sesleria coerulea</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i>
724	580	20°	N	0-10 15-25 35-45	Rendzine	Taillis dense à <i>Quercus ilex</i> , <i>Sorbus torminalis</i>
709	690	5°	N-N-E	0-10 30-40 50-60	Rendzine brunifiée	Peuplement clair à <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Sorbus torminalis</i>
738	675	< 5°	N	0-5 20-30 45-55	Rendzine brunifiée/ sol brun calcaire	Taillis clair à <i>Quercus pubescens</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i>
737	710	-	-	0-7 20-30 40-50	Sol brun calcique	Futaie à <i>Quercus pubescens</i> , et <i>Taxus baccata</i>
723	840	10°	S-E	0-10 25-35 50-65	Sol brun calcique	Futaie mixte à <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Taxus</i>
721	900	15°	N-N-W	0-15 25-35 60-70	Sol brun calcique	Fruticée claire à <i>Rosa pimpinellifolia</i> , <i>Genista hispanica</i> , <i>Bromus erectus</i>
717	685	-	-	0-7 20-35	Rendzine brunifiée	Peuplement clair à <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Quercus pubescens</i>
700	745	20°	N-E	0-8 25-40	Rendzine brunifiée	Futaie dense à <i>Fagus sylvatica</i> , <i>Taxus baccata</i> , <i>Ilex aquifolium</i>
736	710	10°	N-N-E	0-8 20-30 45-55	Sol brun calcaire hydromorphe	Futaie à <i>Quercus pubescens</i> , <i>Acer opalus</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i>

Tableau n° 1 : CARACTERISTIQUES DES STATIONS



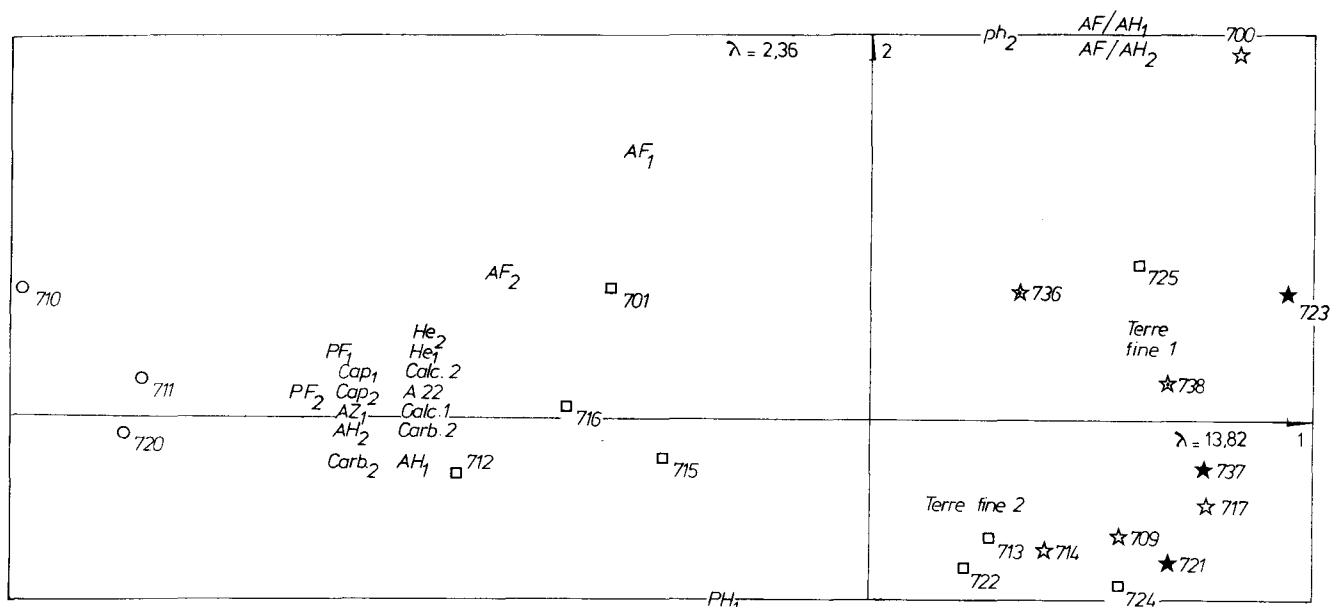
CARTE N° 3

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

DONNEES PEDOLOGIQUES

PLAN DES AXES 1-2 FIGURANT LES STATIONS

- Sols humo-calcaires
- Rendzines
- ☆ Rendzines brunifiées
- ★ Sols bruns calcaires
- ★ Sols bruns calciques



ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES SUR LES VARIABLES PÉDOLOGIQUES PRINCIPALES. PLAN 1.2

CARTE N° 4

L'ensemble situé au pôle positif de l'axe 1 contient tous les profils à trois niveaux que l'on peut aussi considérer comme des milieux édaphiques plus évolués (sols bruns).

- La seconde est à souligner : les regroupements de stations ne se sont pas fait cette fois-ci comme lors de l'AFC sur les données floristiques (cartes n° 1 et 2). L'information issue des résultats des analyses pédologiques ne concorde pas avec celle obtenue à l'aide des données floristiques. Il n'y a donc pas de relation directe entre la composition floristiques du couvert végétal actuel et l'état du milieu édaphique.

Ceci n'est pas étonnant puisque le couvert végétal subit des variations plus rapides (anthropisation).

A - LES MILIEUX EDAPHIQUES AFFINES (Cartes 3-4-5)

L'examen des cartes 3 et 4 permet une différenciation très aisée des milieux édaphiques affines. La carte 3 montre en particulier un gradient du troisième au quatrième quadrant (effet Guttman) le long duquel se répartissent les ensembles de profils de plus en plus évolués.

- 710-720 et 711 constituent une entité nettement discriminée qui correspond au *Genistetum lobelii* qui était bien différenciée en fonction des variables floristiques. Il s'agit de sols humo-calcaires.

- 712 sol humo-calcaire plus évolué constitue une individualité qui ne s'apparente plus au 714 comme c'était le cas en fonction des données floristiques.

- 716-715-701. Ce groupe est constitué de rendzines humifiées développées sur éboulis en versant nord. 701 correspond à une hêtraie, 716 à un milieu préforestier présentant des espèces de la hêtraie, et 715 à une pelouse à *Sesleria coerulea* dont le devenir peut être la hêtraie. Cette dernière station s'apparente du point de vue floristique aux stations 710-714-722. Rendzines (brunifiées pour le 714) sur lesquelles se trouve une végétation de transition.

- 712-724. Le premier est un sol brun calcique alors que le second est une rendzine. Ces deux stations s'insèrent dans la dynamique de la chênaie.

- 717-737. Il s'agit respectivement d'une rendzine en voie de brunification avec un horizon supérieur construit par les lombrics et d'un sol brun calcique dans un contexte forestier lié à la chênaie.

- Enfin l'ensemble 725-700-736-738-709-723- est constitué de rendzines évoluées (725-700-738) de sols bruns calcaires (709-736) et calcique (723). Ce groupe constitue du point de vue végétation un ensemble très hétérogène.

Ce sont donc seulement les variables du milieu édaphique qui justifient ce regroupement.

L'approche pédologique globale ne permet donc pas d'établir une relation significative entre le sol et la végétation. Il faut donc chercher parmi les variables physico-chimiques les plus pertinentes pour l'établissement d'une relation avec la végétation.

N° code stations	Horizon	pH	Taux Terre fine %	Limons %	Argiles %	Sables %	Composés humiques %	Acides humiques %	Acides fulviques %	Rapport AF/AH	Carbone %	Azote %	C/N	Calc. actif %	pF 4,2 %	Humidité équivalente %	Eau utile %	Milliéquivalents/100 g				
																		Capacité d'échange	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺
0711	A ₁₋₁	7,1	71,9	38,1	34,1	28,8	4,14	2,70	1,44	0,53	26,2	1,82	14,4	01,9	59,6	70,2	10,6	84,6	66,8	08,1	01,5	05,1
	A ₁₋₂	7,2	80,2	58,5	33,8	03,6	4,14	2,43	1,71	0,70	22,7	1,71	13,3	01,3	55,9	69,2	13,3	79,4	58,7	07,4	01,6	05,5
0720	A ₁₋₁	7,4	07,8	59,7	33,1	06,9	4,28	2,61	1,67	0,63	26,7	1,90	14,1	04,7	57,3	74,2	16,9	80,5	73,7	06,8	02,8	03,3
	A ₁₋₂	7,5	85,4	56,9	61,4	04,9	3,83	2,34	1,49	0,63	23,0	0,70	32,9	02,0	51,9	63,5	11,6	82,2	72,5	04,5	01,8	02,6
		0,0	00,0	00,0	00,0	00,0	0,00	0,00	0,00	0,00	00,0	0,00	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0	00,0
0710	A ₁₋₁	7,5	40,7	55,2	42,4	02,4	5,76	3,87	1,89	0,48	21,8	1,79	12,2	02,3	59,2	65,3	06,1	80,6	67,5	07,8	02,5	02,9
	A ₁₋₂	7,5	42,0	54,7	39,2	06,0	9,36	3,33	6,03	1,81	21,5	1,77	12,2	03,5	55,9	66,3	10,4	82,2	75,0	08,6	02,1	02,9
0712	A ₁₋₁	7,3	31,7	38,1	42,3	19,5	3,38	2,35	1,13	0,48	22,3	0,80	27,9	01,0	48,3	58,8	10,5	84,6	55,0	07,8	02,5	04,9
	A ₁₋₂	7,5	43,1	50,0	39,6	13,3	2,03	1,71	1,22	0,71	15,7	0,85	18,4	01,6	39,0	47,5	08,5	60,7	47,5	04,7	02,5	03,2
0716	A ₁₋₁	7,2	09,3	40,5	45,3	08,1	4,19	2,61	1,58	0,60	20,1	1,28	15,7	04,4	54,0	59,2	05,2	64,4	57,5	06,2	02,3	03,5
	A ₁₋₂	7,5	19,4	48,4	42,1	09,3	1,98	1,08	0,90	0,83	05,6	0,71	07,9	05,1	26,7	36,3	09,6	39,5	46,2	02,9	01,6	02,5
0701	A ₁₋₁	7,2	05,0	45,9	43,0	10,9	5,72	1,89	3,83	2,02	15,5	0,87	17,8	05,5	54,5	56,2	01,7	64,2	57,5	05,4	02,1	04,1
	A ₁₋₂	7,7	07,5	62,8	17,0	20,1	2,52	0,99	1,53	1,54	07,4	0,52	14,2	04,8	28,2	36,0	07,8	41,4	45,0	02,9	01,0	03,5
0715	A ₁₋₁	7,7	08,4	35,4	18,4	46,0	2,21	1,26	0,95	0,75	12,6	0,77	16,4	03,0	36,9	47,9	11,0	40,2	42,5	02,3	02,0	04,3
	A ₁₋₂	7,7	09,6	32,7	36,7	30,5	2,52	1,35	1,17	0,86	15,4	1,03	14,9	15,0	35,3	42,3	07,0	49,9	52,5	02,3	01,3	02,3

0713	A ₁₋₁	7,2	45,0	36,4	59,4	04,1	0,89	0,80	0,09	0,11	07,9	0,46	17,2	12,3	26,7	37,6	10,9	41,1	26,9	13,9	03,8	02,9
	A ₁₋₂	7,6	45,0	33,9	62,5	03,5	0,89	0,71	0,18	0,25	04,8	0,23	20,7	03,2	23,1	32,5	09,4	35,1	30,0	04,3	01,5	02,9
0714	A	6,8	45,0	37,7	47,9	14,5	0,83	0,76	0,07	0,09	08,7	0,51	17,0	00,0	26,6	36,1	09,5	39,6	26,2	04,1	01,8	03,6
	(B)	7,5	45,0	30,5	62,8	06,4	0,63	0,57	0,06	0,10	04,7	0,27	17,4	03,5	20,9	20,8	00,0	33,8	30,0	02,5	01,5	03,5
0725	A ₁₋₁	7,8	54,8	35,9	51,3	12,8	1,53	0,21	1,32	6,28	04,7	0,36	12,9	09,1	21,8	55,3	33,5	25,4	37,5	02,5	02,8	02,5
	A ₁₋₂	8,1	75,0	41,1	49,9	08,8	0,72	0,02	0,70	9,99	01,2	0,11	10,5	14,3	16,7	19,8	03,1	15,2	33,7	01,4	01,0	02,0
0722	A ₁₋₁	7,1	28,0	47,1	43,6	09,2	1,00	0,93	0,07	0,07	11,3	0,59	19,2	04,6	32,1	41,1	09,0	40,9	37,5	05,4	01,5	03,7
	A ₁₋₂	7,9	21,0	58,4	19,8	21,6	0,39	0,27	0,12	0,44	03,8	0,28	13,5	04,7	15,8	19,9	04,1	18,4	26,8	01,1	00,9	02,5
	A ₁₋₂	7,8	09,8	44,7	28,5	26,6	0,23	0,16	0,07	0,43	03,5	0,26	12,8	01,6	16,6	21,4	04,8	21,5	26,9	01,2	00,8	02,3
0724	A ₁₋₁	7,7	47,5	50,7	35,3	13,8	0,64	0,54	0,10	0,18	06,3	0,32	19,7	03,5	19,2	30,2	11,0	28,4	25,0	08,1	00,9	03,6
	A ₁₋₁	8,1	40,9	34,8	41,8	18,8	0,50	0,36	0,14	0,38	05,6	0,22	25,5	04,3	14,3	24,4	10,1	20,4	31,2	11,3	01,0	02,9
	A ₁₋₂	8,0	67,0	47,5	25,1	27,2	0,44	0,22	0,22	1,00	01,7	0,16	10,6	02,2	11,1	19,4	08,3	13,4	26,9	08,0	00,7	01,7
0709	A	7,9	95,6	30,4	45,5	24,0	28,9	1,81	1,08	0,59	05,0	0,24	23,8	05,8	14,4	29,6	15,2	27,6	38,1	01,8	00,9	02,8
	(B)	8,2	75,3	51,1	44,5	05,3	0,15	0,09	0,06	0,66	01,0	0,07	15,4	17,0	14,9	26,6	11,7	17,5	37,5	01,2	00,9	02,4
	(B)	8,2	98,2	31,2	61,4	07,9	0,05	0,03	0,02	0,66	00,4	0,04	11,8	13,0	10,0	25,1	15,1	11,5	30,0	00,9	00,9	02,0
0738	A	7,5	75,0	36,2	46,4	17,3	1,67	0,45	1,22	2,71	02,2	0,15	14,5	00,5	16,3	52,7	36,4	24,2	21,2	02,3	01,6	02,9
	(B)	7,9	85,2	37,5	51,2	11,2	0,72	0,09	0,63	7,00	00,8	0,03	25,7	01,7	17,9	28,0	10,1	24,5	25,0	01,6	01,0	02,9
	(B)	8,1	80,7	36,2	52,0	11,6	0,90	0,00	0,09	9,00	00,4	0,02	20,5	01,4	22,0	27,7	05,7	26,2	26,9	01,6	00,9	03,3
0737	A	6,7	99,0	35,9	34,9	29,9	1,85	0,45	1,40	3,11	05,0	0,31	17,9	00,0	22,7	31,8	09,1	27,3	20,0	03,8	01,5	02,3
	(B)	6,2	95,4	28,2	34,2	38,1	0,29	0,27	0,02	0,07	01,4	0,09	16,2	00,0	15,2	19,9	04,7	17,8	14,4	01,8	00,9	02,0
	C-Ca	7,3	36,9	24,5	56,6	18,7	0,24	0,17	0,07	0,41	00,1	0,06	15,3	01,3	18,7	30,2	11,5	29,5	21,9	01,8	01,26	02,6

Tableau n° 2
 RESULTATS ANALYTIQUES DES VARIABLES PEDOLOGIQUES
 UTILISES DANS LES TRAITEMENTS

N° code stations	Horizon	pH	Taux Terre fine %	Limons %	Argiles %	Sables %	Composés humiques %	Acides humiques %	Acides fulviques %	Rapport AF/AH	Carbone %	Azote %	C/N	Calc. actif %	pF 4,2 %	Humidité équivalente %	Eau utile %	Milliéquivalents/100 g				
																		Capacité d'échange	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	K ⁺	Na ⁺
0723	A	5,9	32,8	55,0	23,1	21,8	1,49	0,43	1,06	2,46	04,4	0,20	22,1	00,0	15,8	28,1	12,3	19,0	13,7	02,3	01,0	03,7
	(B)	6,9	50,1	54,7	23,2	22,0	0,77	0,03	0,74	9,99	01,3	0,09	15,1	00,0	13,4	22,5	09,1	12,0	10,0	01,4	00,9	02,9
	(B)	6,9	20,6	53,4	25,5	21,0	0,50	0,01	0,49	9,99	00,9	0,05	18,0	00,0	09,6	26,2	16,6	11,8	09,4	01,2	01,0	02,9
0721	A	6,3	95,0	44,5	33,8	21,5	1,09	0,98	0,11	0,11	08,9	0,60	14,9	00,0	24,7	33,5	08,8	34,8	20,0	04,4	01,3	02,6
	(B)	6,8	48,0	48,7	36,1	15,1	0,37	0,32	0,05	0,15	03,7	0,20	18,5	00,0	12,1	21,3	09,2	20,2	15,0	01,2	00,9	02,7
	(B)	7,2	99,0	33,8	50,6	15,5	0,35	0,28	0,07	0,25	01,6	0,11	14,7	00,7	14,6	23,4	08,8	21,6	15,6	01,8	00,9	03,1
0717	A	6,2	62,0	40,9	38,3	20,7	0,41	0,29	0,12	0,41	05,7	0,23	24,7	00,0	21,0	27,3	06,3	25,2	18,7	02,1	02,0	02,9
	(B)	7,9	43,6	28,0	44,7	27,2	0,18	0,09	0,09	1,00	03,9	0,07	56,0	01,9	16,4	26,9	10,5	21,2	30,6	01,4	02,1	02,9
0700	A	5,6	99,3	38,8	42,7	18,1	1,40	0,08	1,32	9,99	03,7	0,22	17,0	00,0	22,6	27,9	05,3	24,9	13,7	01,8	01,0	02,9
	(B)	7,7	14,1	29,5	32,8	37,5	0,50	0,02	0,48	9,99	01,3	0,13	14,0	02,0	16,2	23,5	07,3	18,7	30,0	01,4	01,3	02,3
0736	A	7,8	76,1	20,8	69,2	09,9	0,99	0,06	0,93	9,99	06,4	0,20	22,8	05,0	30,4	46,8	16,4	45,2	45,0	04,7	01,8	03,7
	(B)	8,2	85,5	14,4	75,0	10,6	0,23	0,04	0,19	4,75	02,0	0,03	66,7	05,5	21,4	37,1	15,7	34,5	40,6	03,8	00,9	03,7
	(B)	8,1	90,0	18,3	74,6	07,1	0,05	0,04	0,01	0,25	00,7	0,04	16,3	02,5	21,5	35,6	14,1	35,9	42,5	12,9	00,9	04,7

Tableau n° 2 (suite)
RESULTATS ANALYTIQUES DES VARIABLES PEDOLOGIQUES

TABLEAU N° 3

BORNES DES CLASSES DES VARIABLES PÉDOLOGIQUES

● Granulométrie

Terre fine %

0-20	21-40	40-60	60-80	80-100
------	-------	-------	-------	--------

Texture de la terre fine

Argile %

moins de 15	15-35	plus de 35
-------------	-------	------------

Limons %

moins de 30	30-50	plus de 50
-------------	-------	------------

Sables %

moins de 50	50-70	70-85	plus de 85
-------------	-------	-------	------------

● Point de flétrissement

0-15	15-30	30-45	45-60	plus de 60
------	-------	-------	-------	------------

● pH

moins de 5	5-6	6-6,5	6,5-7	7-7,5	7,5-8	plus de 8
------------	-----	-------	-------	-------	-------	-----------

● Calcaire actif %

0-2	2-5	5-10	10-15	15-20
-----	-----	------	-------	-------

● Matière organique

Carbone organique %

0-2,5	2,5-5,0	5-10	10-20	plus de 20
-------	---------	------	-------	------------

Azote %

0-0,1	0,1-0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	plus de 1,5
-------	---------	---------	---------	-------------

Composés humiques totaux %, acides humiques, acides fulviques

0-0,1	0,1-0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	plus de 1,5
-------	---------	---------	---------	-------------

● Complexe absorbant

Capacité totale d'échange

moins de 20	21-40	41-60	61-80	plus de 80
-------------	-------	-------	-------	------------

Calcium échangeable

moins de 10	11-20	21-40	41-60	plus de 60
-------------	-------	-------	-------	------------

Magnésium échangeable

moins de 2	2-4	4-6	6-8	plus de 8
------------	-----	-----	-----	-----------

Potassium échangeable

moins de 1	1-2	2-3	3-4	plus de 4
------------	-----	-----	-----	-----------

B - LES VARIABLES PHYSICO-CHIMIQUES DU MILIEU EDAPHIQUE

Les sols étant tous calcimagnésiques, on peut en comparant les résultats analytiques, suivre les modifications des variables édaphiques au sein des profils. Cette confrontation nous amène à établir une hiérarchie⁽¹⁾ des variables les plus pertinentes au niveau de chaque axe factoriel et plus globalement au niveau des 7 axes répertoriés dans l'AFC.

Sur le plan 1-2 (carte n° 3) résultant de l'AFC sur les modalités de variables, on remarque un effet Guttman indiquant l'existence d'un gradient majeur.

Les variables les plus représentatives sur les axes 1 et 2 sont donc parmi les éléments explicatifs de ce gradient.

Pour l'horizon superficiel huit variables paraissent le justifier : la capacité totale d'échange (T), le calcium (Ca) et le magnésium (Mg) échangeables, l'azote (N), le carbone (C), les acides humiques (AH), les acides fulviques (AF) et l'humidité équivalente (HE).

A l'exception du taux d'acides fulviques toutes ces variables sont fortement corrélées comme le montre la matrice de corrélations ci-dessous :

Ca	Mg	N	C	AH	AF	HE	
0,91	0,70	0,88	0,96	0,87	0,37	0,84	T
	0,68	0,86	0,90	0,85	0,54	0,90	Ca
		0,70	0,77	0,66	0,16	0,60	Mg
			0,94	0,88	0,40	0,82	N
				0,88	0,39	0,82	C
					0,46	0,72	AH
						0,54	AF

Pour le second niveau, les variables les plus importantes sont : capacité totale d'échange, calcium et magnésium échangeables, acides humiques, azote, humidité équivalente, point de flétrissement permanent (pF 4,2), pH.

Ca	Mg	AH	N	HE	pF	pH	
0,90	0,55	0,96	0,94	0,87	0,99	- 0,07	T
	0,51	0,87	0,80	0,90	0,89	0,25	Ca
		0,59	0,56	0,56	0,53	0,10	Mg
			0,94	0,92	0,97	- 0,17	AH
				0,87	0,92	- 0,15	N
					0,87	- 0,03	HE
						- 0,13	pF

(1) La hiérarchisation des variables est établie à partir des CTR sur les axes. Dans un premier temps on totalise les valeurs des CTR relatives aux modalités de chacune des variables puis cette valeur est exprimée en millièmes par rapport à l'inertie totale de la matrice

Seul le pH n'apparaît pas lié aux autres variables (seulement au calcium dans une très faible mesure).

De ces deux séries d'observations on peut déduire que six des variables énumérées constituent l'élément majeur de différenciation des milieux édaphiques.

La hiérarchisation des variables généralisée révèle pour les deux niveaux supérieur de tous les profils le classement ci-dessous :

Niveau 1	Niveau 2
Capacité totale d'échange	Acides humiques
Acides fulviques	Calcium échangeable
Calcium échangeable	Carbone organique
Acides humiques	AF/AH
Carbone organique	Azote
Humidité équivalente	Capacité totale d'échange
Taux de terre fine	Point de flétrissement permanent
pH	Humidité équivalente
Azote	Taux de terre fine
AF/AH	Acides fulviques
Point de flétrissement permanent	pH

Ainsi que l'on peut en juger, les 11 variables sont les mêmes pour les deux niveaux des profils de sol étudiés, seule leur position diffère. Parmi les remarques qui s'imposent, notons l'importance constante du calcium échangeable et celle des acides fulviques dans l'horizon de surface. Les différents composants de la terre fine (texture) n'apparaissent pas ici, seul le taux de terre fine entre en ligne de compte ; le calcaire actif, élément pris en considération dans le classement des sols ne figure pas parmi les variables les plus influentes dans la discrimination de ces milieux édaphiques.

Ce sont donc les paramètres relatifs à la matière organique, aux échanges ioniques, au bilan hydrique qui contiennent l'essentiel du pouvoir discriminatoire.

Par ailleurs, des analyses en composantes principales (ACP) réalisées sur ces variables (en données brutes) montrent que, quel que soit l'horizon considéré ou bien que l'on prenne simultanément les deux horizons, on retrouve sur les cartes factorielles une disposition générale des points-profils très comparable à celle obtenue lors de l'AFC. Seules, au sein des deux grands ensembles de points qui se distinguent très nettement, de petites variations se produisent en fonction des variables ajoutées ou retranchées à l'analyse.

Les sols 711-710-720-712-716-701- et à un degré moindre 715 constituent une entité fortement marquée par six variables au moins : acides humiques, carbone, azote, capacité totale d'échange, calcium échangeable, humidité équivalente. Ces variables présentent toujours de fortes valeurs dans tous ces sols. Les autres sols, plus évolués sont proches ou distants suivant que l'on élimine l'une des variables. Ainsi, le rapport acides fulviques/acides humiques constitue un élément permettant d'individualiser la station 700 (hêtraie). De même, le calcaire actif, introduit a posteriori dans une analyse en composantes principales permet d'isoler les sols 709 et 725.

Les affinités entre sols du second ensemble paraissent moins fortes qu'elles ne le sont au sein du premier ensemble. Si l'on traite numériquement ce

second ensemble en introduisant certaines variables ou en supprimant d'autres, on constate des modifications dans la répartition des points-profils. Ce qui n'est pas le cas pour les points du premier ensemble.

Seuls les taux d'acides fulviques constituent un élément légèrement dissociant dans ce premier groupe. D'ailleurs, le rapport acides fulviques/acides humiques exerce aussi une certaine influence sur la disposition des points et c'est peut-être là une des variables les plus étroitement liées à la végétation actuelle. La station 700 (hêtraie dense à *Taxus* et *Ilex*) se caractérise par des rapports très élevés (carte n° 4).

Pour aller plus en avant dans la recherche de relations, il importe de confronter données floristiques et données du milieu édaphique dans les mêmes stations.

IV - RELATIONS ENTRE DONNÉES FLORISTIQUES ET VARIABLES DU MILIEU ÉDAPHIQUE

Les informations apportées par les traitements numériques sur les données floristiques et sur les données édaphiques peuvent être confrontées de diverses manières pour suivre les changements du milieu édaphique correspondant à ceux du tapis végétal.

Nous avons tenté d'atteindre ce but par deux voies différentes :

- A l'aide de l'analyse factorielle discriminante qui a permis de sélectionner les variables les plus directement liées au gradient dynamique. Pour cela nous avons réparti les stations en trois classes tenant compte de l'information apportée par l'analyse floristique. Ces trois classes ont été disposées suivant l'ordre d'évolution progressive dans l'analyse numérique traitant des données édaphiques. L'analyse au pas-à-pas (BMD 07 M) utilisée à cet effet a fait ressortir au premier pas quelques variables du second horizon : le taux de carbone, le taux d'acides humiques, la capacité totale d'échange, et l'azote des deux horizons considérés.

Au second pas c'est la capacité totale d'échange de l'horizon superficiel et à un degré moindre le taux de carbone et le rapport C/N du même horizon qui sont mis en évidence.

Cette technique confirme donc l'importance de variables qui avaient attiré l'attention lors de la comparaison entre profils.

- La seconde démarche a mis en relation directe, dans un tableau de contingences sur lequel a été effectuée une AFC, les espèces végétales et les modalités de variables écologiques (BONIN ROUX, 1978).

Complémentaire des AFC précédentes, cette analyse a pris en compte l'ensemble des variables édaphiques et non pas seulement celles qui furent retenues comme les plus pertinentes dans la hiérarchie établie précédemment, afin de s'assurer de la concordance des résultats.

La répartition des points-stations sur les cartes factorielles donne une image intermédiaire entre celles obtenues à l'aide des données floristiques et celles issues de l'AFC sur les domaines pédologiques. Comme dans les cas précédents un gradient dynamique peut être symbolisé par l'axe 1 (42,1 % de l'inertie totale du nuage).

Au pôle négatif de cet axe figurent les stations correspondant à des milieux ouverts, fruticées et pelouses, mais aussi à des sols peu évolués.

Au pôle positif, par contre, ce sont les points stations relatifs aux groupements forestiers et aux sols les plus évolués. Dans ces stations, les sols semblent donc être en équilibre avec la végétation, ce qui montrerait une certaine permanence du paysage végétal, depuis plusieurs siècles au moins. Entre ces deux ensembles indiscutables reste un groupe de points que nous qualifierons d'intermédiaires soit parce qu'ils le sont réellement tant du point de vue végétation que pédologique soit parce que leur composition floristique les rapproche des groupements sylvestres alors que leur sol ne le justifie pas, (701 et 716 par exemple) soit parce qu'il s'agit du phénomène inverse (725-721-722), leur sol étant plus évolué que l'état actuel du tapis végétal ne l'indique. Le phénomène est plus ou moins accentué dans les deux sens mais particulièrement net pour le 721 et le 725. Le 721 présente un sol brun calcique particulièrement profond et évolué malgré sa situation perchée au voisinage de la crête. Sa végétation (*Rosa pimpinellifolia*, *Genista hispanica*, *Bromus erectus*) très basse mais à fort recouvrement ne correspond pas aux potentialités édaphiques ? On peut raisonnablement penser qu'il s'agit d'une zone déforestée récemment. L'installation actuelle de plantules d'espèces arborescentes indique l'amorce d'une dynamique forestière. Le 725 correspond à un stade sylvestre jeune (*Quercus pubescens*, *Pinus sylvestris*) détruit par un incendie il y a une quinzaine d'années.

V - EVOLUTION DES VARIABLES PÉDOLOGIQUES LE LONG DU GRADIENT DYNAMIQUE

Ainsi que le montre la figure 1 nous avons porté en abscisse la position des stations suivant l'ordre sur l'axe 1 de l'analyse factorielle et en ordonnée les valeurs (transformées) dans chaque sol, des variables pédologiques les plus liées à cet axe.

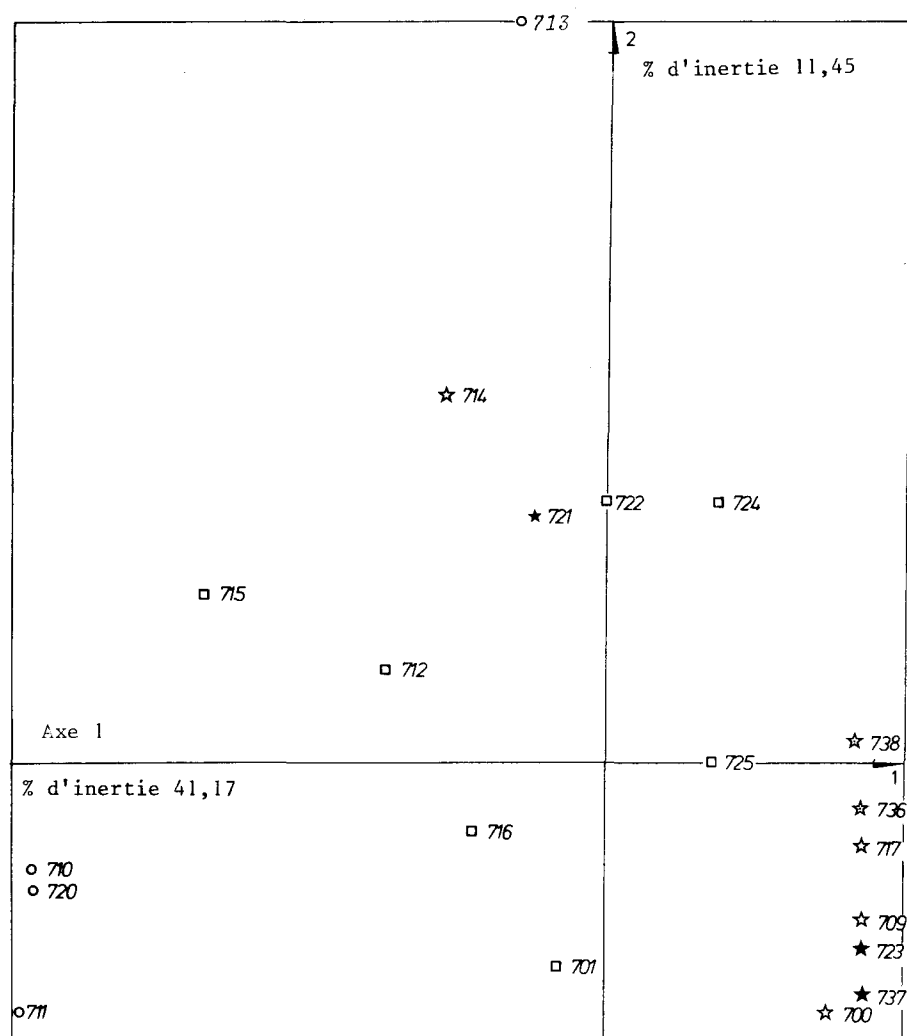
Le taux de carbone et d'azote diminuent nettement depuis les sols des stations de pelouses ouvertes jusqu'aux sols forestiers, beaucoup plus que les capacités totales d'échange ou le calcium échangeable.

Les acides humiques et fulviques présentent le même phénomène mais de manière plus irrégulière. Les variations des taux respectifs de ces acides paraissent liées à la nature des litières sus-jacentes.

CONCLUSION

L'étude présentée ici nous permet de tirer des conclusions particulières au Massif de la Ste-Baume et d'autres d'ordre plus général.

Les profils effectués dans les zones culminales où sont installés le *Genistetum Lobelii* et quelques facies en voie de colonisation par des essences forestières montrent des sols qui témoignent de l'absence de couvert forestier depuis très longtemps. Ceci ne signifie pas qu'il n'y a pas eu là de forêt. Par contre certaines zones aujourd'hui dégradées des pentes du massif ont eu un couvert forestier appréciable dans un passé récent.



CARTE n° 5

ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

CROISEMENT ESPECES, MODALITES DE VARIABLES

POSITION DES STATIONS SUR LE PLAN 1-2

(Les symboles correspondent à ceux de l'analyse pédologique)

FIGURE 1
(voir page 209)

Les stations sont disposées sur l'axe des abscisses suivant l'ordre qu'elles ont sur la carte n° 5, en fonction de l'axe 1. On a tracé des lignes qui relient les valeurs concernant chaque variable dans le seul but d'illustrer l'évolution de celle-ci en fonction du gradient dynamique.

Les valeurs des variables sont toutes rapportées à un pourcentage de la moyenne afin de pouvoir les comparer.

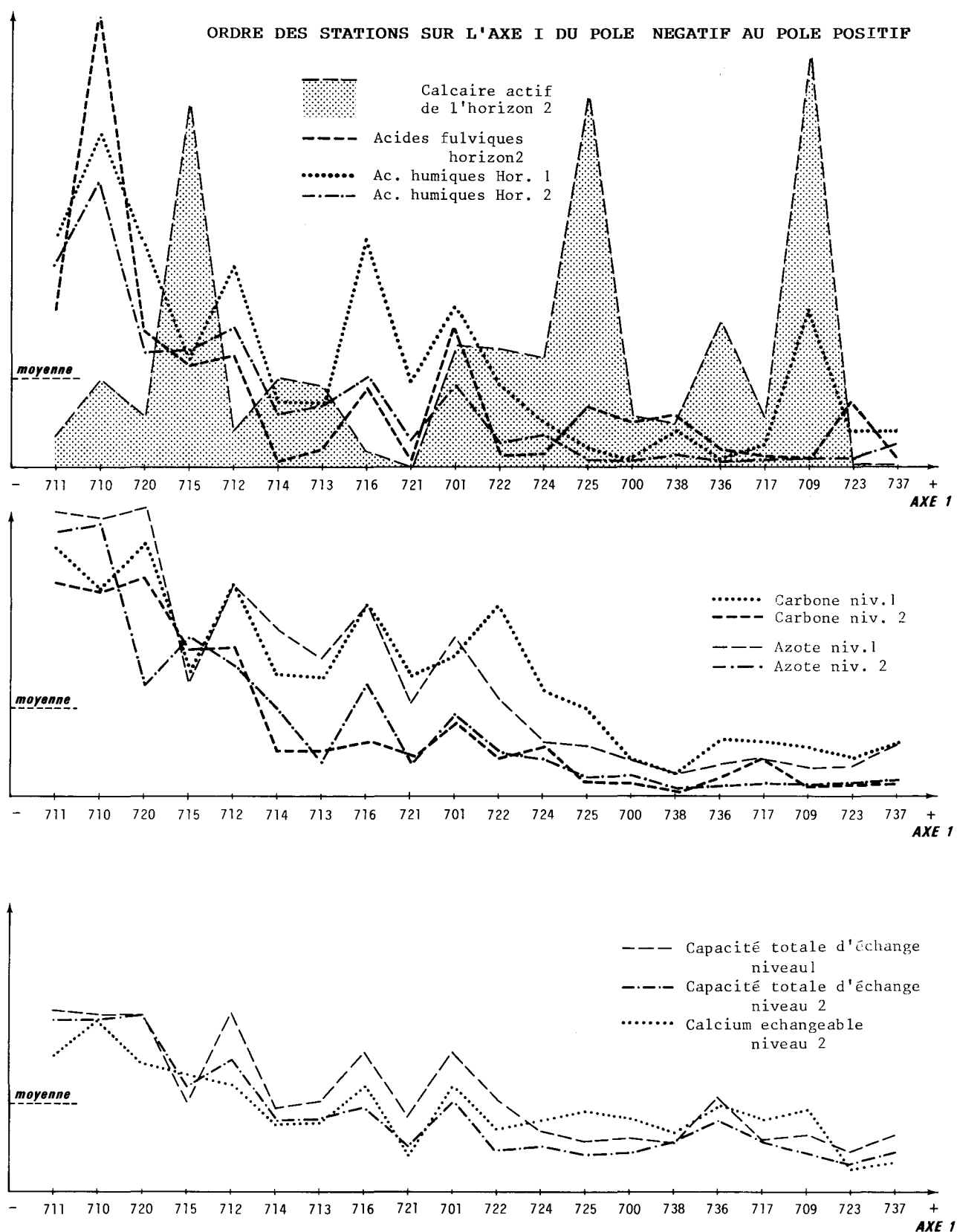


FIGURE N°1

Evolution des variables pédologiques liées au gradient dynamique des sols
(valeurs transformées)

On constate une convergence d'ensemble des informations apportées par les données floristiques et par les données édaphiques, convergence qui se fait autour du gradient dynamique majeur. On note cependant, un certain nombre de divergences de détail qui montrent que la composition floristique n'est pas étroitement liée au sol dans le contexte préforestier et forestier.

Cette analyse a souligné l'importance de quelques variables et tout particulièrement des variables liées à la matrice organique en ce qui concerne l'aspect dynamique.

Ces variables ont été abondamment citées précédemment et interviennent dans les mêmes processus pédogénétiques, ceci explique leur forte corrélation.

On s'étonnera de la discrétion relative des éléments fins de la texture ainsi que du pH. Il est vrai que le contexte général de l'étude ne s'y prêtait pas et que l'on a peut être masqué par un faisceau de variables les rôles joués par d'autres variables.

Enfin, les deux niveaux altitudinaux mis en évidence dans la dynamique de la végétation (BONIN *et al.* 1983) n'apparaissent pas ici, pas plus d'ailleurs que des différences correspondant aux trois grands types de forêt. Il faudrait poursuivre une étude beaucoup plus fine pour arriver à de tels résultats.

BIBLIOGRAPHIE

- BONIN G., BOUROCHE J.M., 1977. Utilisation de l'analyse discriminante dans l'étude écologique des pelouses de l'Appennin méridional. *Biométrie et écologie*. Paris n° 1 : 37-43
- BONIN G., GAMISANS J., GRUBER M., 1983. Etude des successions dynamiques de la végétation du massif de la Ste-Baume (Provence). *Ecologia Mediterranea* IX (3-4).
- BONIN G., ROUX M., 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytoécologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. *Oecol. Plant*, 13 (2) : 121-138.
- BONIN G., THINON M., 1979. Relations entre variables du "milieu édaphique" et groupements végétaux préforestiers et forestier au Mt-Ventoux. *Ecologia Mediterranea*, V, 315-326.
- BONNEAU M., DUCHAUFOR Ph., SOUCHIER B., 1977 et 1979. Pédologie ; t. 1 et 2. Masson édit. Paris.
- BOTTNER P., 1971. La pédogenèse sur roches mères calcaires dans une séquence bioclimatique méditerranéo-alpine du sud de la France. *Thèse Doctorat d'Etat*, Montpellier, 278 p.
- ROMANE F., 1972. Applications à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. *Thèse Doct. Ingé.*, Montpellier, 124 p.

New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia

O. KETENOĞLU[★]
P. QUEZEL^{★★}
Y. AKMAN[★]
M. AYDOĞDU[★]

SUMMARY - The authors described new syntaxa on the gypsaceous soils in the Central Anatolia. The alliance *ASTRAGALO KARAMASICI* - *GYPSOPILION ERIOCALYCIS* and its two suballiances *ARTEMISENION SANTONICI* and *ASPERULENION BORNMUELLERII* were attached to the order *ONOBRYCHO ARMENI* - *THYMETALIA LEUCOSTOMI* Akman, Ketenoglu and Quezel (in press) of the class *ASTRAGALO* - *BROMETEA* Quezel 1973.

RESUME - Les auteurs décrivent divers nouveaux syntaxa relatifs à la végétation gypsicole de l'Anatolie centrale. L'Alliance *ASTRAGALO KARAMASICI* - *GYPSOPILION ERIOCALYCIS* et ses deux sous-alliance *ARTEMISENION SANTONICI* et *ASPERULENION BORNMUELLERI* se rapportent à l'ordre des *ONOBRYCHO ARMENI* - *THYMETALIA LEUCOSTOMI* Akman, Ketenoglu et Quezel (sous presse) et à la classe des *ASTRAGALO* - *BROMETEA* Quezel 1973.

KEY WORDS : Syntaxonomy, Phytosociology, Synecology, Central Anatolia (Turkey)
Astragalo - *Brometea*

INTRODUCTION

Less is known about the phytosociological peculiarities of the steppe vegetation in the Central Anatolia. Since most of the phytosociological researchs have been condensed on the forest vegetation so far, only a few work carried out on the steppe formation in a classical way without any classification (CETIK, 1963, 1965; BIRAND, 1970; AKMAN, 1974; AKMAN and KETENOGLU, 1976). This paper constitutes a preliminary research on the steppe vegetation in the Central Anatolia on which we projected further investigation in the following years.

The steppe vegetation of the Central Anatolia possessing an interesting structure in respect to flora, plant ecology and phytosociology, has been continuously destroyed due to the human activities such as overgrazing and agricultural purposes. Its phytosociological units have not been put forward so far, except for only one class *Astragalo* - *Brometea* Quezel (1973).

In this study, we aimed to reveal the present situation of the steppe vegetation in the northern part of the Central Anatolia and to describe the associations forming the higher units of the plant cover. The vegetation of the other parts of the Central Anatolia will be comprised in the successive studies.

[★]Biology department, Science Faculty, Ankara University (Turkey)

^{★★}Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté des Sciences de Marseille
St-Jérôme (France)

have been developed under the influences of xeric conditions of the Central Anatolia and the life-form structure of the all associations are similiar to those of *Astragalus* - *Brometea* Quezel 1973.

The characteristic species of the alliance are ;

<i>Astragalus karamasicus</i>	<i>Bupleurum boissieri</i>
<i>Gypsophila eriocalyx</i>	<i>Centaurea patula</i>
<i>Gypsophila parva</i>	<i>Astragalus aducus</i>
<i>Thymus leucostomus</i> var . <i>gypsaceus</i>	<i>Silene supina</i> subsp. <i>pruinosa</i>
<i>Linum mucronatum</i> subsp. <i>gypsicola</i>	<i>Salvia cryptantha</i>
<i>Ziziphora taurica</i>	<i>Lappula barbata</i>
<i>Ziziphora tenuior</i>	<i>Allium flavum</i>

Of the species in this group, *Gypsophila eriocalyx*, *G. parva*, *Thymus leucostomus* var. *gypsaceus*, *Astragalus karamasicus* and *Linum mucronatum* subsp. *gypsicola* are the best indicators of the alliance spreading out on the gypsaceous soils.

1 - Suballiance : *Artemisenion santonici* Ketenoglu & Quezel 1984
Suball. nova (Table no: 1)

This suballiance has been created to include the most of the *Gypsophilion* associations. In the study area, the lower slopes of the hills were occupied by the species of *Artemisia*. It is dominant and constant one particularly on the flat areas which were covered by the soils carried from the upper slopes of the hills. This suballiance has more or less mesophyllous character than the other suballiance. Its altitudinal range varies between 600 - 800 m.

The characteristics of this suballiance are as follows ;

Artemisia santonicum
Scabiosa argentea
Taenitherum crinitum

Four associations which can be included to this suballiance were described :

- *Phleo exarati* - *Alkannetum orientalis*

This association is fairly characterized by the presence of *Phleum exaratum*, *Alkanna orientalis*, *Apera media*, *Trigonella orthoceras* and *Potentilla* sp. and occurs on the flat areas at an altitude of 800 m. It is located particularly on the southern expositions in the region.

The species of *Potentilla* couldn't be identified due to the lack of the sufficient specimens, but it seems as a new species having an affinity to *P. pannosa*.

- *Callipelto cucullariae* - *Stachydetum creticae*

This association is individualized by the presence of many annual species but they don't play an important role as characteritics. It occupies not only gypsaceous soils but the calcareous ones. The southfacing slopes are the most favourable areas for this association.

THE BRIEF DESCRIPTION OF THE AREA

The study area is located in the vicinities of Cankiri province in the northern part of the Central Anatolia. The soils of the area were particularly derived from the gypsaceous material. Therefore, the vegetation in this part exhibits a peculiar floristic structure except for the other parts of the Central Anatolia and harbours some gypsophilous species.

The study area has a rough topography with a mean altitudinal range of 600 - 950 m., and the erosion is the marked feature of the region.

The data of the meteorological station of Cankiri, the altitude of which is 750 m., were evaluated in order to determine the climate of the study area. The region is under the effective control of a type of semi-arid, very cold Mediterranean climate (AKMAN, 1982). The total amount of the rainfall is about 397 mm. The maximum temperature of the hottest month (M) is 31°C and the minimum one of the coldest month (m) is - 3.5°C. The pluviothermic quotient of EMBERGER (Q_2) is 40.1 and the values of PE and PE/ME are 71.1 and 2.3 respectively.

METHODS

The classic Braun - Blanquet approach was used in order to analyse the vegetation. The size of the quadrats were estimated by means of "Minimal area".

SYNTAXONOMICAL ANALYSES

The quadrats were laid out in the vicinities of the towns Cankiri, Kızılırmak and Yapraklı, the altitudes of which vary between 600 - 950 m. About 52 quadrats were taken. We deemed suitable to classify the vegetation as in one alliance and two suballiances with many different associations included in the order *Onobrycho armeni* - *Thymetalia leucostomi* Akman, Ketenoğlu and Quezel (in press) actually comprising the Anatolian highlands vegetation, of the class *Astragalo* - *Brometea* Quezel 1973.

ALLIANCE : *ASTRAGALO KARAMASICI* - *GYPHOPHILION ERIOCALYCIS*
(KETENOĞLU and QUEZEL, 1984) All. nova.

This alliance contains some communities of gypsophilous species and it may be restricted on the gypsaceous soils extending towards to the province of Sivas in the north-east part of the Central Anatolia. The associations constituting the alliance are widespread on the hills with the altitudinal range of 600 - 800 m., on the gypsaceous soils, except for that of *Alhagi camelorum*, and are found especially on the northern slopes. It needs further investigation to find out the definitive limits of the alliance. All the syntaxa described here

Table : 1 - Associations within the suballiance *Artemisenion santonici*

Quadrat no:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	18	19	23	24	25	26	27	28	29	57	58	59	60	61	Presence
Altitude (m)	800	800	800	800	800	800	800	800	800	800	800	800	700	700	800	800	600	600	600	600	600	750	750	750	750	750	
Inclination (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10	-	-	-	-	-	10	10	10	10	10	
Exposition	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	N	N	E	E	N	N	N	N	N	E	E	E	E	E	
Size of the quadrat (m ²) ..	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	
Parent rock	G	G	G	G	G	G	G	G	C	C	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	C	C	C	C	C	

Characteristic and differential

species of the associations :

[illegible]

Characteristics of the suballiance

Artemisenion santonici

<i>Artemisia santonicum</i>	44	44	44	44	44	44	44	44	34	34	44	34	34	34	34	34	34	34	34	34	23	34	34	34	34	V	
<i>Scabiosa argentea</i>	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	+1	.	.	.	.	11	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	IV	
<i>Taenitherum crinitum</i>	11	+1	+1	12	12	11	+1	+1	.	.	+1	.	.	.	+1	.	.	.	+1	++	.	.	+1	12	12	+1	IV

Characteristics of the alliance

Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis

[illegible]

Characteristic and differential
species of the order *Onobrycho armeni*
-*Thymetalia leucostomi*

<i>Thymus leucostomus</i> var. <i>leucostomus</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	+1	12	12	.	23	23	23	23	12	12	12	12	12	V
<i>Alyssum sibiricum</i>	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	V
<i>Onobrychis armena</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	++	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	+1	+1	.	.	.	+1	+1	IV
<i>Alyssum pateri</i>	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Achillea wilhemsii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Centaurea virgata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	I
<i>Acanthalimon acerosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	I
<i>Allium rotundum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Convolvulus holosericeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	I
<i>Cousinia birandiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Fumana acyphylla</i>	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	I
<i>Linum flavum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Moltkia coerulea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I

Characteristics of the class
Astragalo-Brometea

<i>Teucrium polium</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	11	11	11	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	+1	+1	IV
<i>Veronica multifida</i>	11	11	+1	+1	11	+1	.	+1	+1	+1	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	III
<i>Scutellaria orientalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	.	.	++	++	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	II
<i>Koeleria cristata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Globularia orientalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	I
<i>Stipa lessingiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Cruciata coronata</i>	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Bromus tomentellus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Anthemis cretica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Phlomis armeniaca</i>	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I

Companions :

<i>Bromus japonicus</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	22	22	12	12	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	IV
<i>Anagallis arvensis</i>	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	IV	
<i>Turgenia latifolia</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	III	
<i>Eryngium campestre</i>	.	.	.	.	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	11	+1	+1	+1	III
<i>Galium incanum</i> var. <i>elatius</i>	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	+1	+1	+1	+1	II
<i>Trachynia distachya</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	II
<i>Filago pyramidata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	II
<i>Eromopyrum bonaepartis</i>	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	II
<i>Bromus tectorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	12	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Eryssimum crassipes</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	+1	.	.	.	.	.	++	++	++	II
<i>Euphorbia falcata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	II
<i>Scabiosa rotata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Androsace maxima</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	I
<i>Scandix pecten-veneris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Ajuga chamaeipyttis</i> subsp. <i>chia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Minuartia micrantha</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Plantago lanceolata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Botriochloa ischaemum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Glycyrrhiza glabra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Poa bulbosa</i> f. <i>vivipara</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Alyssum propinquum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I

The species with the frequency of 1 and 2 : *Medicago radiata* (29,57); *Conolida raveyi* (19,24); *Alyssum blephoracarpum* (23,24); *Hordeum bulbosum* (19,23) *Crepis foetida* (19,23) ; *Erodium cicutarium* (19,23) ; *Medicago minima* (19,23) ; *Salvia viridis* (19,23) ; *Valerianella vesicaria* (10,25) ; *Scorzonera mollis* (12,18) ; *Nardurus maritimus* (12,18) ; *Malva neglecta* (12,18) ; *Centaurea urvillei* (5,6) ; *Stachys annua* (12) ; *Galium tricornutum* (12).

The characteristic differential species of the association are ;

Stachys cretica
Callipeltis cucullaria
Ziziphora capitata
Minuartia anatolica
Rhagadiolus angulosus
Anthemis tinctoria
Filago microcephala
Koelpinia linearis

The last two species accompanying the following association have a differential role within this association.

- *Alyso mini* - *Marrubietum trachyticum*

This association found on the foothills of 600 - 800 m. The most favourable areas for this association are the north-facing slopes though it occurs on the east slopes with inclination of % 10. It is characterized by the species such as ; *Marrubium trachyticum*, *Alyssum minus*, *Achillea wilhemsii* and *Koelpinia linearis*.

- *Aeglo columnaris* - *Alhagietum camelorum*

This is an anthropogenic community dominated by *Alhagi camelorum* and it is characterized by the presence of *Aegilops columnaris*; *Centaurea solstitialis*, *Linum nodiflorum*.

It is spread out especially on the calareous soils of the slopes exposing to the east. The floristic composition of this association is quite poor in number and some of the species are usually indicators of various grazing pressures. The influences of overgrazing in the region can be observed well within this association.

2 - Suballiance : *Asperulenion bornmuellerii* Ketenoglu & Quezel 1984
 Suball.nova (Table no : 2)

This suballiance contains the communities on the more steeper slopes the inclination of which reaches to % 40. The associations occurring above the levels of the previous group constitutes this alliance and they occupy especially the northern slopes which have been eroded. The soils on which *Asperulenion* communities occurs are quite deeper, very loose and soft on the slopes except for the tops. It may be seen the bright small pieces of gypaceous stones, like crashed glasses. This suballiance has been also restricted to the north-east part of the Central Anatolia. Within the associations of this suballiance, the components of the higher units have been represented better than in those of the first suballiance extending on the foothills.

The following species characterize this suballiance ;

Asperula bornmuelleri
Acantholimon acerosum
Minuartia micrantha
Linaria coridifolia
Scorzonera cana var. *radicosa*

The associations constituting this suballiance are ;

- *Onosmo armeni* - *Glycyrrhizetum glabrae*

The following species such as *Onosma armeni*, *Glycyrrhiza glabra*, *Linum hirsutum* and *Sideritis montana* characterize an association which is especially dominated by *Glycyrrhiza glabra*. It is located on the slopes, the inclination of which increase up to 40 % and spread out towards the foothills. It often occurs on the northern slopes. *Anthemis kotschyana* plays a differential role here.

- *Salvia tchihatcheffii* - *Astragaletum strigilloi*

The eastern slopes which has a weak inclination were occupied by another association dominated by *Salvia tchihatcheffii* which is quite common in the Anatolian highlands. It spreads up to hilltops of 900 m. Its some stands are encountered on the slopes of 30 - 40 % having a west or north aspect and it is characterized by *Salvia tchihatcheffii*, *Astragalus strigillosus* and *Linaria coridifolia*.

- *Achillea monocephala* - *Astragaletum anthylloidi*

This association occupies the slopes with 30 % inclination exposing to especially north-west and spreads out towards on altitude of 850 m. It is characterized by the presence of the species such as ;

Astragalus anthylloides
Achillea monocephala
Helianthemum canum
Cruciata taurica
Astragalus aucheri
Morina persica
Campanula pinnatifida
Cruciata atriculata

- *Thymus longicaulis* - *Thymeleetum passerinae*

This group in which *Thymus longicaulis* is a dominant species is individualized on the lower levels of the slopes facing to especially north-west, the inclination of which decrease to 5 %. The components of the higher units are not well represented in this association and it is characterized by the following species ;

Thymelaea passerina
Thymus longicaulis subsp. *longicaulis*
Genista sessilifolia
Cousinia birandiana

Table : 2 - Associations within the suballiance *Asperulenion bornmuellerii*

Quadrat no :.....	49	30	31	32	33	47	48	46	22	51	52	53	54	55	56	20	21	13	14	15	16	50	17	34	35	36	Presence
Altitude (m).....	800	700	700	700	700	750	750	750	700	900	800	800	800	850	800	700	700	850	850	850	850	850	850	700	700	700	
Inclination (%).....	30	40	40	40	40	20	20	20	30	40	10	10	10	10	10	30	30	30	40	30	30	30	30	40	5	5	
Exposition	W	N	N	N	N	W	W	W	N	W	E	E	E	E	E	N	N	NW	NW	NW	NW	NW	NW	N	NW	NW	
Size of the quadrat (m ²).	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	
Parent rock	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	G	

The characteristic and differential
species of the associations :

<i>Glycyrrhiza glabra</i>	.	22	11	22	12	12	12	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Anthemis kotschyana</i>	++	++	++	++	++	+1	++	+1	.	.	.	++	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Onosma armenum</i>	++	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Sideritis montana</i>	++	.	.	+1	.	.	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	I
<i>Linum hirsutum</i>	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I
<i>Salvia tchihatcheffii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	22	22	12	22	22	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	II
<i>Linaria coridifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II
<i>Astragalus strigillosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	++	+1	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	II
<i>Astragalus anthyllodes</i>	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	II
<i>Helianthemum canum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	II
<i>Achillea monocephala</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	.	.	I
<i>Cruciata taurica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	+1	+1	.	.	I
<i>Astragalus aucheri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	+1	+1	.	.	I
<i>Morina persica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	+1	.	.	.	I
<i>Campanula pinnatifida</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	.	.	.	I
<i>Cruciata atriculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	.	.	.	I
<i>Thymus longicaulis</i> subsp. <i>longicaulis</i> .	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	22	22	22	I
<i>Thymelaea passerina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	I
<i>Cousinia birandiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	I
<i>Genista sessilifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	+1	I

Characteristics of the suballiance

Asperulenion bornmuellerii

<i>Acantholimon acerosum</i>	.	++	++	++	++	++	++	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	.	.	+1	.	IV
<i>Minuartia micrantha</i>	.	.	.	.	.	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	.	+1	.	+1	+1	+1	IV
<i>Asperula bornmuelleri</i>	++	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	11	11	11	11	11	.	.	.	+1	+1	.	.	.	+1	.	.	III
<i>Linaria coridifolia</i>	.	.	.	.	++	.	.	.	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	+1	.	+1	.	III

Characteristics of the alliance

Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis

<i>Salvia cryptantha</i>	.	.	.	+1	+1	11	11	11	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	++	+1	++	++	V			
<i>Gypsophila eriocalyx</i>	.	.	11	11	.	12	12	11	12	.	12	12	12	11	11	12	12	.	11	11	+1	.	+1	.	IV		
<i>Centaurea patula</i>	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	12	+1	12	.	III		
<i>Astragalus karamasicus</i>	.	.	.	.	.	11	11	11	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	III	
<i>Silene supina</i> subsp. <i>pruinosa</i>	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	III		
<i>Ziziphora tenuior</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	+1	+1	11	+1	+1	11	+1	11	.	II	
<i>Allium flavum</i>	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	II	
<i>Gypsophila parva</i>	+1	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	++	++	+1	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	II	
<i>Lappula barbata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Astragalus aduncus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	I	
<i>Ziziphora taurica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	++	.	I	
<i>Thymus leucostomus</i> var. <i>gypsaceus</i>	11	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	12	.	.	.	.	.	34	34	.	.	.	.	.	22	.	I	
<i>Bupleurum boissieri</i>	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	I
<i>Linum mucronatum</i> subsp. <i>gypsicola</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	+1	.	I	

Characteristic and differential
species of the order *Onobrycho armeni*
-*Thymetalia leucostomi*

<i>Thymus leucostomus</i> var. <i>leucostomus</i> ..	+1	44	44	44	44	34	34	34	44	34	34	34	34	34	22	22	44	44	44	44	34	34	34	34	34	V
<i>Onobrychis armena</i>	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	.	IV	
<i>Centaurea virgata</i>	.	.	+1	+1	++	22	11	11	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	IV	
<i>Helianthemum nummularium</i>	.	.	.	.	++	++	+1	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	.	III	
<i>Alyssum sibiricum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	.	.	III	
<i>Artemisia santonicum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	II	
<i>Allium rotundum</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Alyssum pateri</i>	.	11	11	11	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Genista aucheri</i>	.	.	.	.	+1	+1	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	.	I	
<i>Convolvulus holosericeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	I	
<i>Fumana aciphylla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	I	
<i>Onosma aucheranum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Jurinea consanguinea</i>	.	.	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Phlomis herba-venti</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	I	
<i>Taenitherum crinitum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	I	
<i>Convolvulus lineatus</i>	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	

Characteristics of the class
Astragalo-Brometea

<i>Stipa lessingiana</i>	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	11	12	12	12	12	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	11	22	22	IV
<i>Teucrium polium</i>	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	IV	
<i>Scutellaria orientalis</i>	+1	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	III	
<i>Koeleria cristata</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	11	11	11	.	+1	.	.	.	III	
<i>Bromus tomentellus</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	+1	.	.	III	
<i>Veronica multifida</i>	.	.	11	11	.	+1	.	+1	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Globularia orientalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	+1	+1	.	+1	.	II	
<i>Euphorbia macroclada</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	+1	+1	.	+1	.	II	
<i>Teucrium chamaedrys</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Asyneuma limonifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	.	I	
<i>Anthemis cretica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	I	

Companions :

<i>Trachynia distachya</i>	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	II	
<i>Bromus japonicus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	11	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	II	
<i>Turgenia latifolia</i>	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	II	
<i>Galium incanum</i> var. <i>elatius</i>	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	22	.	.	.	.	.	.	.	22	11	12	+1	22	+1	.	.	.	II
<i>Eryngium campestre</i>	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	II
<i>Androsace maxima</i>	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	II	
<i>Dactylis glomerata</i>	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	II	
<i>Koelpinia linearis</i>	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	
<i>Botriochloa ischaemum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	+1	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Scorzonera mollis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	++	+1	I	
<i>Filago pyramidata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	++	++	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	I	
<i>Bromus tectorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	
<i>Eryssimum crassipes</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	I	
<i>Alyssum propinquum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	.	I	
<i>Aegilops triuncialis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	+1	.	I	
<i>Alyssum minus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	I	

The species with the frequency of 1: *Cynadon dactylon* (36); *Galium spurium* (17); *Xeranthemum annuum* (50) ; *Penisetum orientale* (21) ; *Eromopyrum bonaeapartis* (49) ; *Camphorosma monspeliaca* (33) ; *Agropyron cristatum* (49) ; *Galium tricornutum* (49).

COCLUSION

In this study comprising the phytosociological features of some parts of steppe vegetation in the Central Anatolia, the vegetation was tried to be classified. This is a preliminary research to complete the insufficient informations about the steppe vegetation of the Central Anatolia.

The study area in the Central Anatolia exhibites a peculiar feature with respect to the soils originated from the gypsaceous substrates. A new alliance was described in this region which has a special soil character and is under the influences of the general xeric conditions of the region. Most of the species constituting the alliance are confined to the gypsaceous soils. The alliance seems as a vicariant of *Gypsophilion hispanicae* Br.Bl. & O.Bolos 1957 included in the order *Gypsophiletalia* Bellot & Rivas-Goday 1956 in Spain.

Since some of the associations constituting the alliance were poorly characterized, it needs further investigation to reveal the presice situation of this gypsaceous syntaxa and its distribution in Turkey.

The alliance, *Astragalo karamasici* - *Gypsophilion eriocalycis* comprise two suballiances in respect to altitudinal distribution ; the first, *Artemision santonici* is especially spread out on the foothills with a range of 600-800 meters, and the second one, *Asperulenion bornmuellerii* has a wide distribution on the upper levels of the hills above 700 m. and it is composed of the communities confined to the steeper slopes. Although the spesies which characterize the sub alliances are less in number, the characteristics of the associations within these units could be considered as the differential species of the suballiances.

Even though some of the species forming the floristic compositions of the communities cited in the text are common in the Central Anatolia, they could not be compared in detail due to the lack of sufficient comparative data on the steppe vegetation.

REFERENCES

- AKMAN Y. (1974). Etude phytoecologique de la region Beypazari-Karasar et Nallihan.
Communs.Fac.Sci.Univ.Ankara.Serie C,Tome 18 C,3:51-113.
- AKMAN Y., KETENOGLU O. (1976). The phytosociological and phytoecological investigation on the Ayas mountain.
Communs.Fac.Sci.Univ.Ankara.Serie C,Tome 20.Supp.1 : 1 - 43
- AKMAN Y. (1982). Climats et Bioclimats méditerranéens en Turquie.
Ecologia mediterranea,VII (1/2)
- BIRAND H.(1970). Die verwüstung der *Artemisia* steppe bei Karapinar in Zentralanatolien.
Vegetatio vol.XX.Fasc.1-4: 21-47.
- CETIK R. (1963). The vegetatin of Cubuk Dam.
I.U.Fen Fak.Mec.,Seri B,Sayi 3-4 : 109-138.
- CETIK R. (1965). A study on the range vegetation of Lalahan Zootečni Institute Polatli,Altinova Devlet Uretim Ciftlikleri.
Communs.Fac.Sci.Univ.Ankara,Serie C,Tome XX : 35 - 61

QUEZEL P. (1973). Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus.

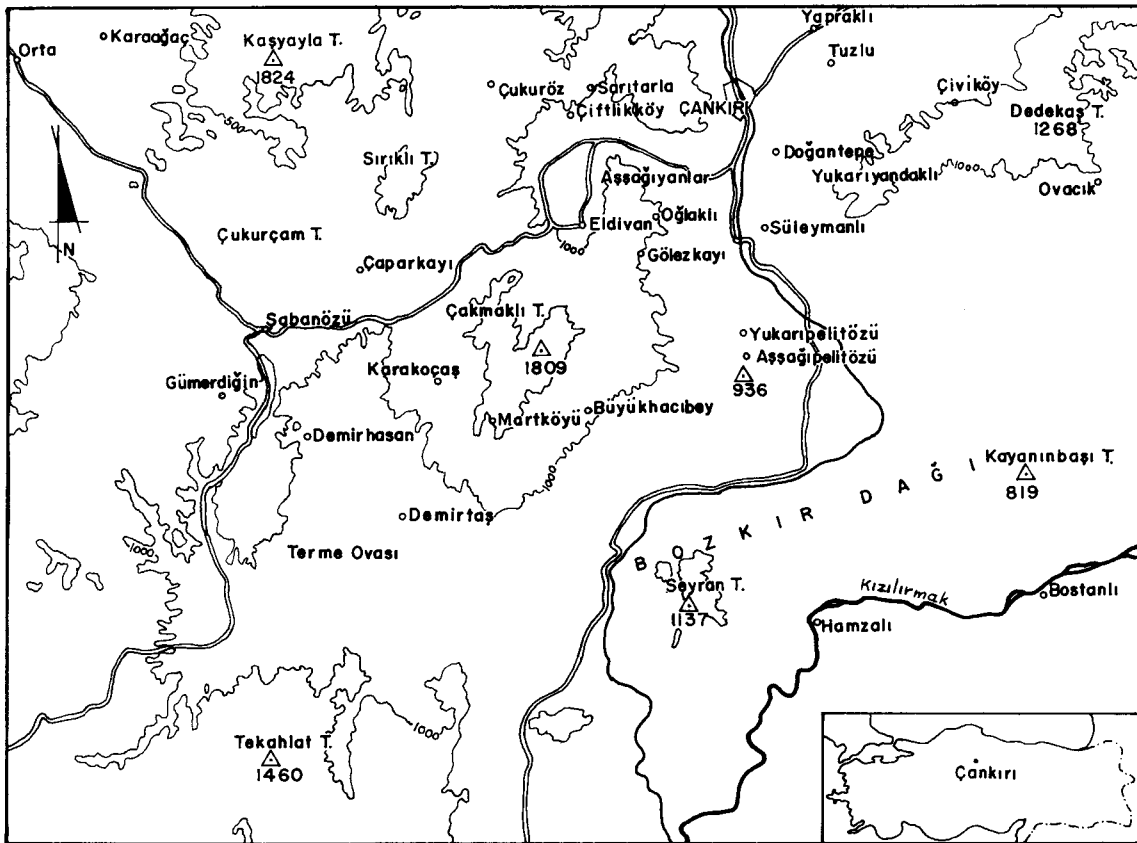
Phytocoenologia 1(2) 22 -131.

RIVAS-MARTINEZ, S. et COSTA, M. Comunidades gipsícolas del centro de España.

Anales del Inst. Bot. A.J. Cavanilles. Tomo: XXVII; 195-223

RIVAS-MARTINEZ, S., ARNAIZ, C., BARRENO, E. et CRESPO, A. (1977). Apuntes sobre las provincias corológicas de la península ibérica e Islas Canarias.

Opuscula Botanica pharmaciae Complutensis. 1: 1-48



The topographic map of the study area

Diversité et structure spatiale de pâturages méditerranéens en cours de succession

B. PECO[★]
C. LEVASSOR[★]
F. D. PINEDA^{★★}

RESUME - Ce travail étudie les changements de la structure spatiale dans des pâturages de thérophytes méditerranéennes au cours de la succession, et poursuit les recherches qui ont montré l'influence météorologique sur les changements floristiques qui ont lieu dans ce processus.

La méthodologie employée se base sur le théorème de l'entropie totale (PIELOU, 1975; PINEDA et al., 1981b). On trouve que, tandis que la diversité alpha tend à augmenter dans le temps, l'amplitude moyenne de niche spatiale augmente des premières étapes de la succession aux intermédiaires, pour diminuer quand le pâturage s'approche de la maturité. Un tel type d'organisation a déjà été décrit par quelques auteurs; ici il s'exprime par la propension des espèces à occuper des habitats concrets dans différents secteurs de la pente. Ce comportement est étroitement lié au fonctionnement du système pente-talweg, qui influe sur les phénomènes successionnels. Dans l'évolution générale, les fluctuations météorologiques provoquent des déviations à la fois de la composition floristique et de l'organisation de l'espace.

SUMMARY - The present work studied changes in the spatial structure of pasture comprising Mediterranean therophytes during succession, and continued investigations, giving attention to meteorological influences on the floristic changes in this process.

The methodology employed was based on the theory of total entropy (PIELOU, 1975; PINEDA et al., 1981b). It was found that whilst the alpha diversity tended to increase through time, average width of spatial niche increased from the first to the intermediate successional stages and then decreased as the pasture matured. Such an organization type has already been noted by various authors; here it expressed itself by the tendency of species to occupy concrete habitats in different sectors of the slope. The behaviour relates to the functioning of the slope-talweg system, that is itself related to succession. In the general evolution, meteorological fluctuations causes deviations, as much in the floristic composition as in spatial organization.

MOTS CLES : Structure spatiale, diversité, météorologie, niche spatiale, succession.

INTRODUCTION

Nous avons entrepris le présent travail pour approfondir l'étude du dynamisme spatial et temporel de pâturages oligotrophiques qui se trouvent en bordure de la Sierra de Guadarrama (Cordillère Centrale, Espagne, TERAN, 1952) et sont soumis à une exploitation constante par les herbivores.

La pratique traditionnelle de labours itinérants de pièces de terre pour la culture pendant un an de céréales sans apport d'engrais, suivis de leur abandon, forme une mosaïque de parcelles labourées à différentes époques, évoluant à partir de réserves souterraines de graines. Celles-ci résistent à de longues périodes de dorman-

[★]Departamentos de Ecología de las Universidades Autónoma[★] y Complutense^{★★} de Madrid (Espagne).

ce dont les conditions sont imposées par les caractéristiques typiquement méditerranéennes d'un environnement variable dans l'espace et dans le temps (LEVASSOR, 1983).

Des travaux préliminaires nous ont déjà montré comment cette variation spatiale est surtout déterminée par la dynamique géomorphologique des pentes (PINEDA *et al.*, 1981a, b) et comment les fluctuations météorologiques entre diverses années provoquent aussi des différences dans la composition floristique de ces pâturages (PECO *et al.*, 1983). Si le premier phénomène est fondamentalement déterministe (par sa direction dans le temps), l'autre a un caractère imprévisible.

En partant de ces idées (géomorphologie/succession, et changements floristiques/météorologiques), nous prétendons insister sur l'étude des changements de la structure spatiale du pâturage, qui ont lieu au cours de la succession; nous y incluons aussi la perturbation provoquée par la fluctuation météorologique, - alternance d'années à conditions hydriques plus ou moins favorables -. Cela constitue la suite d'un article publié récemment (PECO *et al.*, 1983).

Les interactions et les rapports entre les facteurs de l'environnement et les plantes se manifestent par une distribution spatiale déterminée des communautés végétales. L'étude de cette structure spatiale a été abordée par plusieurs auteurs avec diverses méthodes (voir par exemple les révisions de WHITTAKER, 1970, 1978a, b; KERSHAW, 1973; CHAPMAN, 1976, entre autres). Dans notre cas l'application de différents paramètres de diversité (PINEDA *et al.*, 1981b) a permis d'identifier des modèles de distribution spatiale des communautés végétales et d'observer leur variation avec la succession écologique qui s'établit par l'abandon de ces terres après le labour. L'application de l'analyse de la diversité constitue actuellement un outil de travail fréquemment employé dans les études de structures écologiques (GODRON, 1966; PIELOU, 1972; ROGERS, 1979; NAVEH & WHITTAKER, 1979; NEWMAN, 1982; MARGALEF, 1980; DE PABLO *et al.*, 1982).

ECHANTILLONNAGE

La zone d'El Pardo, objet de l'étude, est située à environ 15 km au Nord de Madrid. Il s'agit d'une étendue à intervalles de cultures et de pâturages, clairsemée de chênes-verts *Quercus rotundifolia* Lam. (VALENZUELA, 1975; RIVAS-MARTINEZ *et al.*, 1980).

La pente a été considérée comme une unité structurale du paysage (TROEH, 1964, 1965; GONZALEZ BERNALDEZ *et al.*, 1979; POU, 1979); PINEDA *et al.*, 1981a et DE PABLO *et al.*, 1982, y ont reconnu une série de normes d'organisation au cours du temps. Au printemps des années 1976, 1980 et 1981, nous avons échantillonné un ensemble de pentes voisines, orientées au Sud, de même inclination et morphologie, qui avaient été abandonnées après des labours à différentes dates.

La dynamique géomorphologique de ces pentes détermine l'apparition de zones avec des caractéristiques édaphiques particulières, distribution des particules du substrat, prédominance d'érosion ou sédimentation, disponibilité hydrique diverses, etc. qui affecte la distribution spatiale des espèces (HAEGER, 1977; GONZALEZ BERNALDEZ *et al.*, 1979; RUIZ, 1980). Afin de recueillir ce gradient géomorphologique, nous avons disposé, le long de la pente, à distance égale, des parcelles permanentes de 2x3 m dans lesquelles nous avons placé au hasard des carrés élémentaires d'échantillonnage de 20x20 cm où nous avons enregistré la présence ou l'absence des espèces végétales, obte-

nant ainsi des valeurs de fréquence d'apparition de chaque espèce pour chaque parcelle. Le nombre de parcelles par pente dépend de sa longueur et le nombre d'espèces a été de 146 au total (PECO *et al.*, 1983).

Il existe ainsi deux sources d'information relative à la structure et à la composition floristique du pâturage (Tableau 1):

- a) l'une correspondant aux pentes voisines de caractères topographiques, lithologiques et microclimatiques similaires, mais traitées différemment, ce qui nous proportionne des étapes distinctes d'une même succession.
- b) l'autre correspondant aux parcelles permanentes de ces pentes qui ont été suivies pendant trois campagnes d'échantillonnage.

		PENTES				
CAMPAGNES		I	II	III	IV	V
	1976	Années	1	2	4	<i>plus de 20</i>
		Parcelles	14	16	9	18
	1980	Années	1	5	6	<i>plus de 24</i>
		Parcelles	11	14	16	9 18
	1981	Années	2	6	7	<i>plus de 25</i>
		Parcelles	11	14	16	9 18

Tableau 1 - Années écoulées après le dernier labour de 5 pentes étudiées les printemps 1976, 1980 et 1981, et nombre de parcelles permanentes établies sur chaque pente (nombre en italique).

ANALYSE DE LA DIVERSITE

La diversité totale d'une série de parcelles d'échantillonnage régulier dans un écosystème, $H(E.P)$, peut s'exprimer suivant le théorème de l'entropie totale (PIELOU, 1975, 1977; PINEDA *et al.*, 1981b) à l'aide de l'expression $H(E.P) = H(E) + H(P/E)$; $H(E)$, expression de la diversité alpha, représente l'incertitude que l'on a sur l'espèce à laquelle appartient un individu choisi au hasard parmi tous, et $H(P/E)$ représente la moyenne pondérée pour toutes les espèces de l'incertitude que l'on a de trouver un individu d'une espèce déterminée dans une parcelle donnée. La valeur du premier terme est liée au nombre d'espèces présentes et à la répartition de leur abondance dans le territoire étudié, tandis que le second terme dépend seulement de la manière dont se répartissent les espèces dans les parcelles.

Etant donné que $H(P/E)$ dépend, par contre, du nombre de parcelles échantillonnées, les valeurs obtenues pour les différentes pentes ne pourraient pas se comparer à moins d'introduire quelque correction. Afin d'éliminer cet effet, on a utilisé l'expression $A_p = H(P/E)/\log_2 N$, similaire à l'expression proposée par PIELOU (1977) aux mêmes fins (PINEDA *et al.*, 1981b). N représente le nombre de parcelles et A_p représente l'amplitude moyenne de niche spatiale des espèces dont la valeur oscille entre 0 et 1. A_p équivaut à 0 quand chaque espèce se trouve dans une parcelle différente et 1 quand toutes les espèces sont également distribuées dans toutes les parcelles.

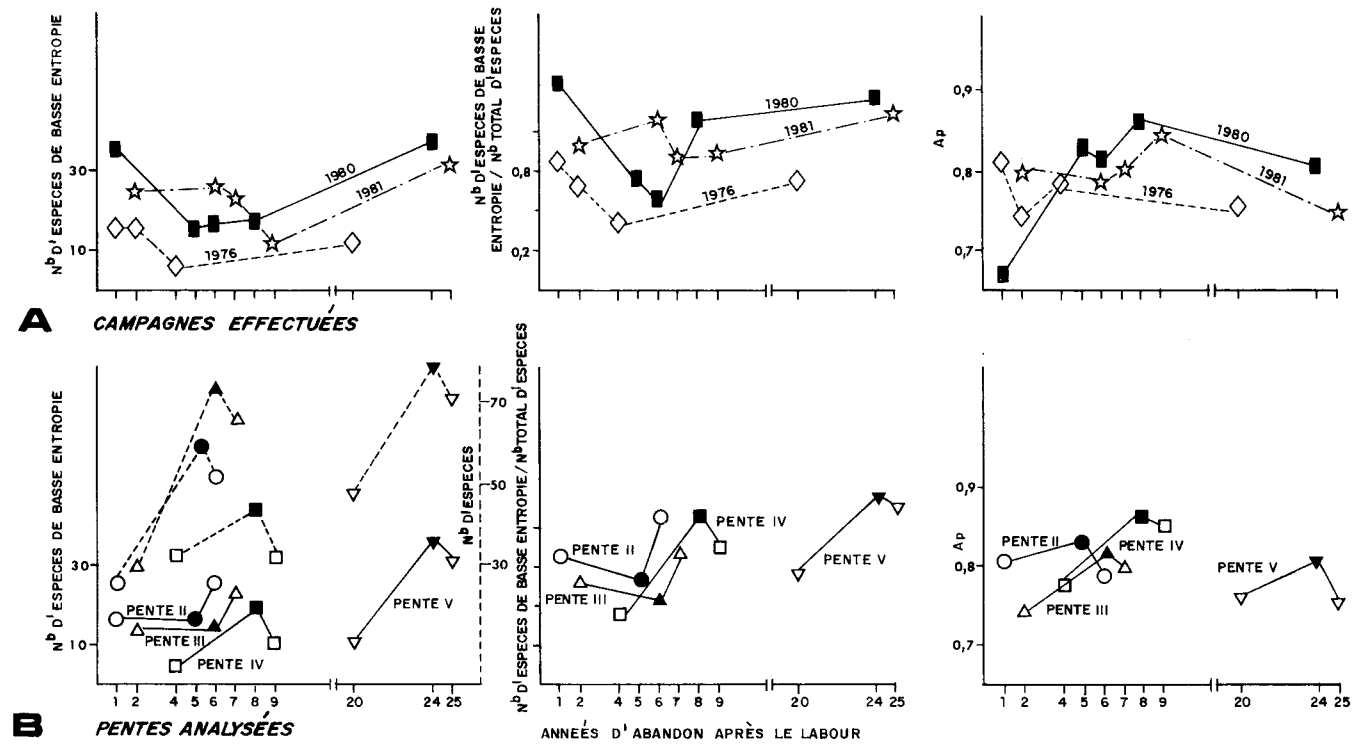


Fig. 1 - Représentation des valeurs de quelques paramètres de diversité par rapport au temps écoulé après la perturbation de chaque pente. Les paramètres représentés sont les suivants: nb. d'espèces de basse entropie (valeur de $Ap \leq 0.3$), nb. d'espèces de basse entropie/nb. total d'espèces et amplitude moyenne de niche spatiale des espèces sur la pente (Ap).

A) Pour les observations réalisées durant la même campagne d'échantillonnage, les symboles sont semblables.

B) Le même symbole est employé pour les observations d'une même pente. Pour la pente I. on n'a disposé d'échantillonnage que lors de deux campagnes, raison pour laquelle elle n'a pas été représentée sur la figure (voir Tableau I). Le noircissement des symboles indiquent les observations faites l'année à conditions hydriques plus favorables ("humide").

La même expression appliquée à chaque espèce individuellement (Ap_i) indique, quand elle est proche de 0, que cette espèce est présente dans quelques parcelles (espèce "spécialiste") et quand elle est proche de 1 que sa distribution est ample ("généraliste") à l'intérieur de l'aire échantillonnée (DE PABLO *et al.*, 1982). Ces calculs ont été effectués pour chacune des pentes échantillonnées, ainsi que pour leurs trois secteurs géomorphologiques (érosion, transport et sédimentation).

RESULTATS ET DISCUSSION

La Figure 1 représente en ordonnées les valeurs des différents paramètres de diversité, et en abscisse le temps écoulé après le dernier labour de chacune des pente échantillonnées. Les valeurs de ces paramètres changent au cours du temps. Ainsi le nombre d'espèces de basse entropie ("spécialistes") comme le rapport entre ces dernières et le nombre total d'espèces, tend à diminuer dans les premières étapes de la succession, pour augmenter ensuite (A). Ce comportement répond probablement à la persistance de l'information (graines, petites portions de sol demeurées intactes) dans un pâturage récemment labouré, propre de celui de plus grande maturité établi avant la perturbation. Ces espèces tendent à être déplacées par la suite, quand s'initie à nouveau le processus de succession secondaire. Si l'on prête attention aux variations avec le temps de l'amplitude moyenne de niche des espèces Ap , on observe une augmentation des valeurs de ce paramètre depuis les étapes pionnières jusqu'aux intermédiaires, puis une diminution dans les étapes plus avancées.

A partir de plusieurs paramètres climatiques, nous avons établi un profil hydrique de l'année où a eu lieu chaque campagne d'échantillonnage (Figure 2). Bien qu'il serait nécessaire de pouvoir disposer d'une série plus longue et plus complète d'observations dans le temps, pour détecter les tendances associées à des fluctuations météorologiques, on peut pourtant avancer quelques résultats intéressants. En

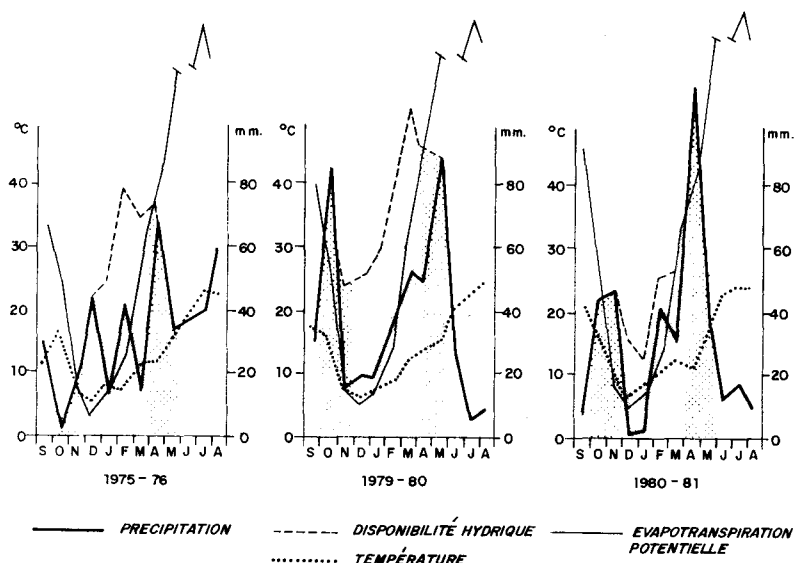


Fig.2 - Paramètres météorologiques des périodes septembre 1975 à août 1976, 1979-1980 et 1980-1981, aux printemps où a lieu l'échantillonnage. La seconde période présente des conditions hydriques bien meilleures que les autres, particulièrement en automne et au printemps -périodes critiques pour la germination et le développement de la plupart des espèces présentes (thérophytes méditerranéennes)-. Selon PECO *et al.*, 1983.

observant la trajectoire de quelques paramètres structuraux au cours du temps dans chacune des pentes échantillonnées, on peut mettre en relief l'effet produit par une année "humide" (campagne de 1980) sur l'évolution de ces paramètres. Cet effet est différent selon les étapes de la succession. Dans les étapes les plus jeunes, le rapport entre le nombre de plantes "spécialistes" et le total diminue l'année "humide", tandis qu'il augmente dans les étapes ultérieures (Figure 1B). Dans tous les cas, le nombre d'espèces sur chaque pente augmente l'année "humide" pour diminuer l'année sèche suivante; il s'y établit aussi une homogénéisation spatiale le long de chaque pente (valeurs Ap élevées). Au contraire, chaque pente présente une différenciation structurale beaucoup plus nette (hétérogénéité spatiale) les années sèches, comme l'indiquent les valeurs de Ap plus basses.

L'augmentation du nombre d'espèces va de pair avec une augmentation des plantes "spécialistes" dans le cas des étapes plus avancées; néanmoins il n'en est pas ainsi pour les étapes pionnières où à la fois le nombre d'espèces "spécialistes" se maintient et le rapport entre le nombre d'espèces de basse entropie et le nombre total diminue l'année "humide". Pour les pentes jeunes, encore peu structurées géomorphologiquement (STERLING *et al.*, 1983), la ségrégation spatiale des espèces est beaucoup moins évidente que sur les pentes plus âgées, où la dynamique géomorphologique favorise cette ségrégation des zones élevées aux zones basses. Les résultats sont en accord avec ceux obtenus dans des travaux préliminaires avec des procédés d'analyse floristique (PECO *et al.*, 1983).

La Figure 3 représente les valeurs des paramètres de diversité commentés précédemment, calculées pour les secteurs géomorphologiques de chaque pente (ordonnée), et le temps d'abandon de celle-ci (abscisse). On peut observer comment le rapport nombre d'espèces de basse entropie/nombre total d'espèces tend à diminuer avec le temps dans les trois secteurs considérés séparément (dans tous les cas on trouve des corrélations négatives significatives). Ce fait contraste avec ce que l'on a observé sur l'évolution de ce paramètre dans l'ensemble des pentes où ce rapport tend à diminuer dans les étapes qui suivent l'abandon pour croître postérieurement. Le comportement différent de ce paramètre pourrait être dû au fait que, considérant la pente comme un ensemble, au cours de la succession, on détecte une ségrégation spatiale des espèces vers des secteurs géomorphologiques distincts (augmentation du nombre d'espèces de basse entropie avec la succession). En revanche la ségrégation spatiale n'est pas évidente à l'intérieur de ces secteurs, plus homogènes en ce qui concerne la dynamique géomorphologique. Sur la même figure, on peut suivre l'évolution temporelle des valeurs d'amplitude moyenne de niche des espèces dans chacun des secteurs. Dans les secteurs de transport et sédimentation, une évolution de la valeur de ce paramètre se manifeste, ce qui est semblable à ce qui se passe pour la pente considérée dans son ensemble, particulièrement dans le secteur de sédimentation. C'est à dire, l'amplitude de niche augmente d'abord et ensuite tend à diminuer. Par contre le secteur d'érosion, avec une plus grande variabilité la première année, tend à maintenir constant la valeur de ce paramètre au fur à mesure que le temps passe.

Si l'on prête de nouveau attention aux oscillations interannuelles de ce paramètre dans chaque secteur d'une pente donnée (Figure 3B), on observe que l'année "humide" détermine des valeurs élevées d'amplitude de niche, particulièrement dans les secteurs de transport et accumulation. Ce phénomène est moins apparent dans le secteur d'érosion, probablement parce qu'une augmentation de la précipitation ne se traduit pas par un net accroissement de l'humidité édaphique, car l'eau est exportée vers les zones basses de la pente, et ce peut être le facteur déterminant de l'augmentation d'amplitu-

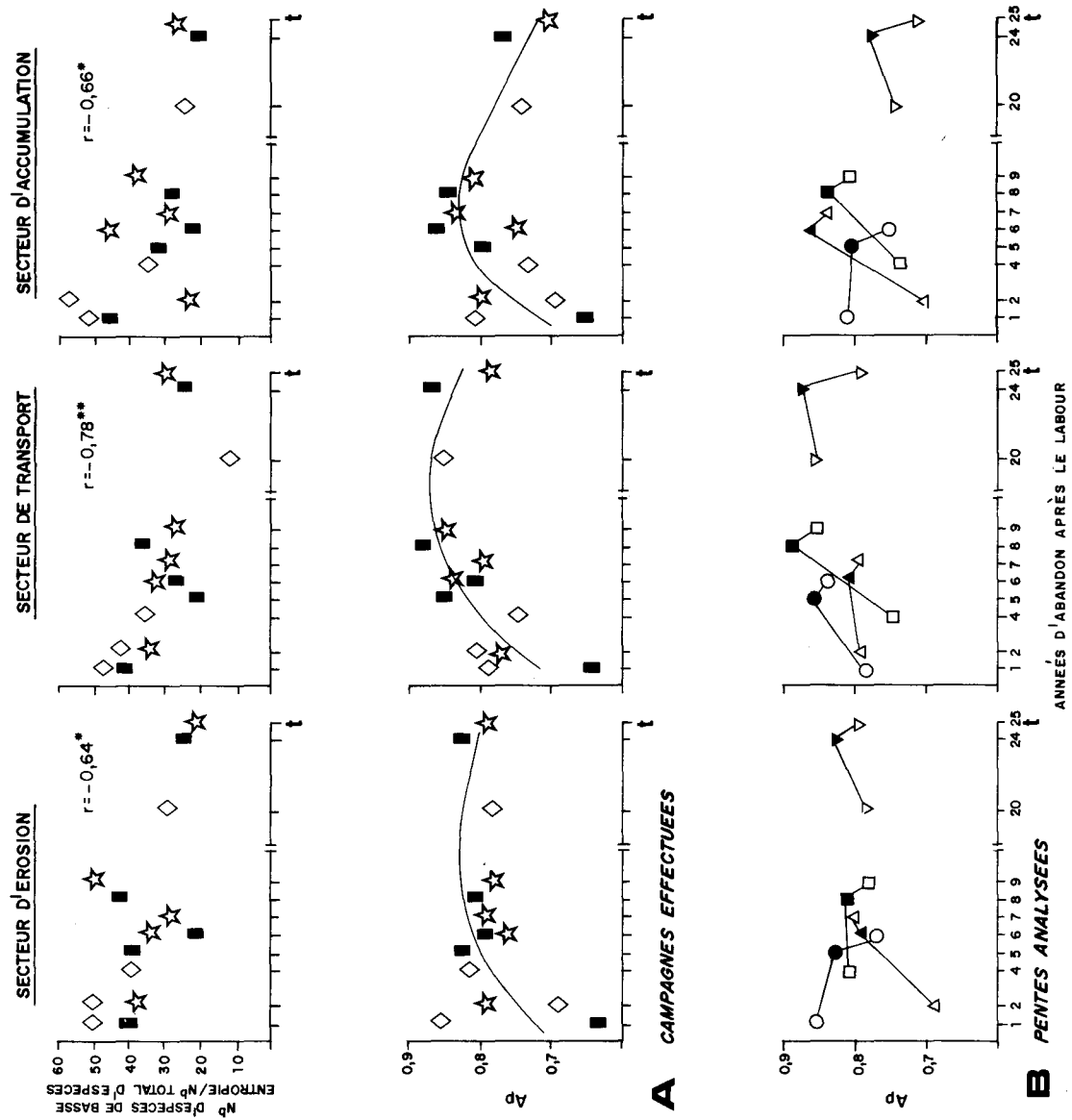


Fig. 3 - Représentation des valeurs de quelques paramètres de la diversité selon le temps écoulé depuis le dernier labour dans chaque secteur géomorphologique des pentes.

A) Symbole identique pour les observations d'une même campagne d'échantillonnage.

B) Symbole identique pour les observations dans un même secteur.

L'amplitude moyenne de niche des espèces se calcule dans ce cas selon l'expression $Ap = H(P/E) / \log_2 n^b$ de parcelles du secteur. Dans les deux cas, le noircissement correspond à des observations réalisées l'année "humide".

de spatiale dans la distribution des espèces (PINEDA *et al.*, 1982; PECO *et al.*, 1983).

Si l'on considère que la diversité observée dans une communauté est due à la combinaison d'au moins deux facteurs -le nombre d'espèces et leur répartition spatiale- il est intéressant de connaître l'évolution dans le temps des deux paramètres de diversité $H(E)$ et $H(E/P)$ qui reflètent de forme indépendante chacun de ces facteurs. La Figure 4A représente les valeurs de diversité $H(E)$ des différentes pentes échantillonnées en fonction de la durée d'abandon. On peut noter une légère augmentation de la diversité des espèces des différentes observations au cours du temps, ce qui est un fait constaté dans la bibliographie par de nombreux auteurs (par exemple LOUCKS, 1970; AUCLAIR & GOFF, 1971; MARGALEF, 1974, 1980).

L'évolution de la seconde composante de la diversité, due à la distribution spatiale des espèces au cours du temps, $H(E/P)$, se trouve sur la Figure 4B. Dans les étapes initiales et très avancées, les pentes se montrent hétérogènes (plus grande ségrégation spatiale des espèces). Dans les étapes intermédiaires, elles passent par une phase d'homogénéité. Le fait d'une hétérogénéité dans les étapes pionnières pourrait indiquer, comme on l'a auparavant noté, un phénomène d'hystérésis -manifestation immé-

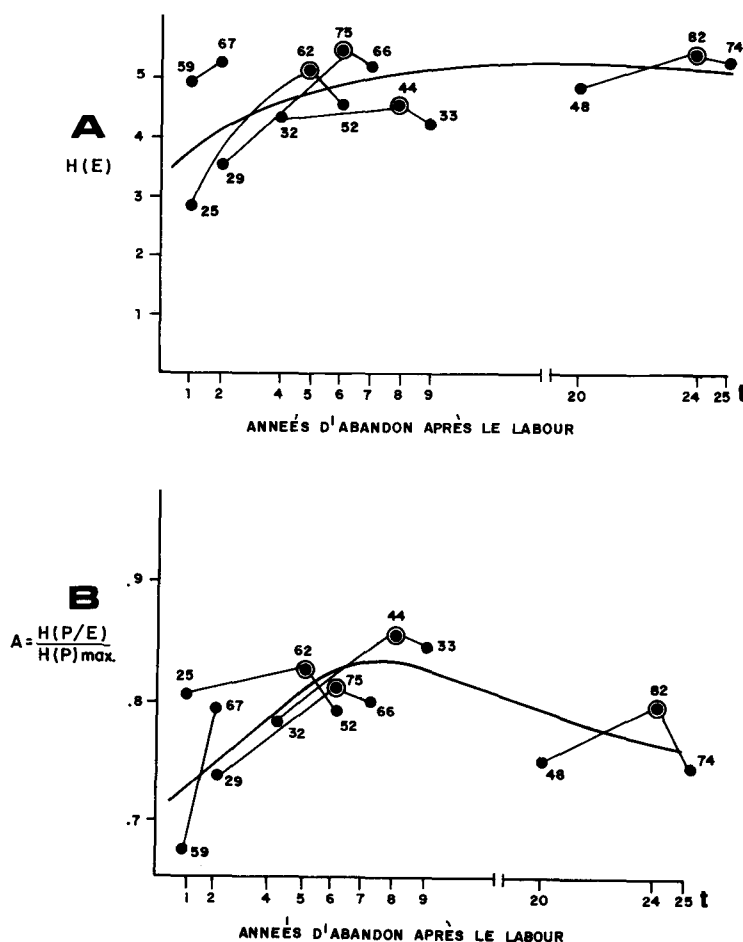


Fig.4 - Représentation des valeurs de diversité des espèces (A) et amplitude moyenne de niche (B), de chacune des pentes, et de leur durée d'abandon. A chaque observation le nombre d'espèces trouvées est signalé. Le double cercle indique l'observation d'une année "humide".

Si la diversité des espèces, $H(E)$ tend à augmenter avec le temps, ce qui est dû en partie à l'augmentation du nombre d'espèces, l'amplitude de niche, qui renseigne de leur organisation spatiale, augmente d'abord puis diminue dans les étapes plus avancées, indiquant une augmentation de la ségrégation spatiale avec la maturité.

diète à la suite du labour de caractéristiques propres des étapes mûres (nombre d'espèces et structure spatiale)-. BLONDEL (1979) trouve des valeurs basses d'amplitude moyenne de niche dans les étapes pionnières et très avancées dans les communautés d'oiseaux. Nos résultats vont aussi dans ce sens; en effet nous constatons dans ces deux étapes une augmentation du nombre d'espèces de basse entropie ("spécialistes") caractéristiques d'étapes plus mûres (Figure 1A). Quelques auteurs, analysant les variations de l'organisation d'un écosystème dans le temps (MARGALEF, 1957; ODUM, 1981), observent comment au cours de la succession se produit un accroissement progressif de l'organisation dans les étapes initiales, et une diminution postérieure dans les étapes plus avancées (Figure 5). Pour eux, l'organisation consiste essentiellement en une meilleure répartition des différentes espèces du milieu. ce que nous appelons ici homogénéité (Figure 4B). Cette dernière est aussi, dans notre cas, une caractéristique des étapes intermédiaires de la succession, quand le pâturage subit une restructuration précédant la ségrégation ou l'organisation spatiale propre d'étapes plus mûres. Les oscillations (boucles de la courbe B de la Figure 5) seraient comparables aux résultats obtenus ici (Figure 4B), où les fluctuations météorologiques représenteraient des perturbations dans la tendance générale de changement successional (voir aussi ABUGOV, 1982).

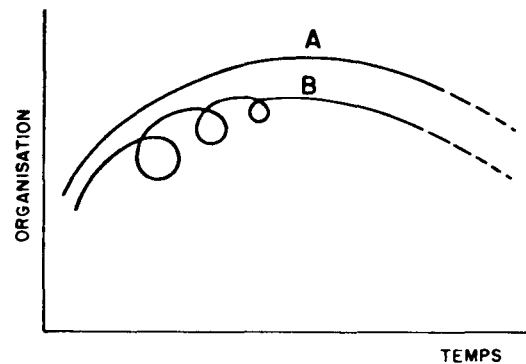


Fig.5 - Trajectoire idéalisée de la succession écologique dans un environnement avec une probabilité faible de perturbations (A), et dans un environnement avec des perturbations périodiques (B). Selon ODUM, 1981.

Les valeurs maxima de diversité enregistrées oscillent aux environs de 5 bits, ce qui semble idéal pour la stabilité maximum d'un système écologique (MARGALEF, 1980; WAGENSBERG, 1981). Néanmoins si l'on examine l'équation du théorème de l'entropie totale mentionnée plus haut, ces valeurs de $H(E)$ sont affectées par une interaction interne dans le système -exprimée par $H(P/E)$ -; ceci est en accord avec un principe variationnel similaire au contenu du second principe de la thermodynamique. Sur la figure 4, la stabilité atteinte par le système est différente dans les étapes intermédiaires et dans les étapes plus avancées de la succession. En effet dans les deux cas les valeurs de $H(E)$ s'approchent de 5 bits, mais dans le premier on trouve aussi des valeurs élevées de $H(P/E)$ et dans le second des valeurs basses. La stabilité obtenue avec des valeurs élevées de $H(P/E)$ est due à la participation d'espèces de stratégie r -généralistes dans leur occupation de l'espace-. Dans des étapes ultérieures cette stabilité a le protagonisme de plantes spécialistes que l'on pourrait considérer de stratégie k. Quelque soit le cas, l'apparition d'une année "humide" (double cercle, Figure 4), équivaut à augmenter les valeurs des deux paramètres de diversité. On peut dire que la disponibilité de la ressource en eau permet au système de disposer d'un plus grand nombre d'espèces, et d'une plus grande amplitude de niche.

CONCLUSION

L'examen des deux composantes de la diversité qui résulte de l'application du théorème de l'entropie totale a permis de savoir si la complexité du pâturage étudié est due au nombre d'espèces ou à leur répartition spatiale. ce qui ne pourrait être obtenu en examinant seulement la diversité totale.

L'influence de l'apparition d'une année "humide" sur le comportement de ces deux composantes est connue: une année "humide" provoque une augmentation de la quantité d'espèces de chaque pente sur laquelle se produit une homogénéisation spatiale (augmentation des valeurs d'amplitude moyenne de niches).

Malgré les fluctuations des paramètres de diversité, provoquées par les conditions météorologiques de l'année où a lieu la campagne d'échantillonnage, on observe une série de tendances générales:

- Le nombre d'espèces de basse entropie ("spécialistes") ainsi que le rapport entre ces dernières et le nombre total d'espèces diminue dans les étapes qui suivent immédiatement le labour, pour s'élever par la suite.
- L'amplitude moyenne de niches A_p augmente des premières étapes aux intermédiaires, et rediminue dans les étapes plus avancées. Cette baisse est vraisemblablement en rapport avec le dynamisme géomorphologique de la pente très lié à la succession (STERLING *et al.*, 1983) qui détermine la distribution des espèces suivant leur tolérance (voir NEWMAN, 1982).

Au cours du temps il se produit, en général une augmentation de l'hétérogénéité dans l'occupation de l'espace de la part des espèces, c'est à dire, une ségrégation spatiale de celles-ci le long des pentes. Cette hétérogénéité se maintient immédiatement après le labour, probablement par un phénomène d'hysteresis manifesté par la persistance, un certain temps, des caractéristiques de l'écosystème existant avant la perturbation.

La ségrégation spatiale des espèces vers différents secteurs géomorphologiques de la pente qui a lieu au cours de la succession se manifeste si l'on compare des pentes ayant subi la perturbation à des époques différentes. Néanmoins, cette ségrégation n'est pas générale si l'on étudie séparément chaque secteur géomorphologique. Bien que la fluctuation météorologique commentée soit également accusée dans ces secteurs, ceux-ci manifestent avec des intensités différentes des changements structuraux au cours de la succession; cela rappelle les résultats obtenus dans des expériences semblables (DE PABLO *et al.*, 1982). Les résultats renforcent la thèse qu'il se produit une augmentation de la ségrégation spatiale, particulièrement vers le bas des pentes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABUGOV, R. (1982). Species diversity and phasing of disturbance.
Ecology, 63(2), 289-293.
- AUCLAIR, A.N. & GOFF, F.G. (1971). Diversity relation of upland forests in the Western Great Lake area.
Am. Nat., 105, 9-28.
- BLONDEL, I. (1979). *Biogéographie et Ecologie*. Masson. Paris.
- CHAPMAN, S.B. (1976). *Methods in Plant Ecology*. Blackwell. London.
- GODRON, M. (1966). Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation.
Oecol. Plant., 1, 187-197.
- GONZALEZ BERNALDEZ, F. *et al.* (1979). Prospección integrada de pasturajes extensivos en la Sierra Morena (España).
L'Espace Géographique, 3, 241-252.
- HAEGER, J.F. (1977). *Relaciones entre vegetación, litología y geomorfología en Sierra Morena Central*.
Resumen Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- KERSHAW, K.A. (1973). *Quantitative and dynamic plant ecology*. E. Arnold. London.
- LEVASSOR, C. (1983). *Banco de semillas en un pastizal mediterráneo sometido a perturbaciones periódicas: implicaciones en la sucesión ecológica*.
Tesis Doctoral en realización. Universidad Autónoma de Madrid.
- LOUCKS, O.L. (1970). Evolutions of diversity, efficiency and community stability.
Am. Zool., 10, 17-25.
- MARGALEF, R. (1957). La teoría de la información en Ecología.
Mem. R. Acad. Ciencias, 32 (13). Barcelona.
- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. (1980). *La Biosfera: entre la termodinámica y el juego*. Omega. Barcelona.
- NAVEH, Z. *et al.* (1979). Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in Northern Israel and other Mediterranean areas.
Vegetatio, 41(3), 171-190.
- NEWMAN, E.I. (1982). Niche separation and species diversity in terrestrial vegetation.
In : *The Plant Community as a Working Mechanism*. Newman, E.I. Ed.
Blackwell. London. 61-75.
- ODUM, E.P. (1981). The effects of stress on the trajectory of ecological succession.
In : *Stress effects on natural ecosystems*. Bawett, G.W. & Rosenberg, R. Eds. John Wiley & Sons. New York.
- DE PABLO, C.L. *et al.*, (1982). Space-time variability in Mediterranean pastures through the analysis of diversity parameters. *Vegetatio*, 50, 113-125.
- PECO, B. *et al.* (1983). Influencias meteorológicas y geomorfológicas sur la sucesión de pasturajes de terófitos mediterráneas.
Ecología Mediterránea, 9 (1), 20, 63-76.
- PIELOU, E.C. (1972). Niche width and niche overlap : a method for measuring them.
Ecology, 53 (4), 687-692.
- PIELOU, E.C. (1975). *Ecological Diversity*. Wiley & Sons. New York.
- PIELOU, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. Wiley & Sons. New York.
- PINEDA, F.D. *et al.* (1981a). Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain.
Vegetatio, 44, 165-176.

- PINEDA, F.D. *et al.* (1981b). Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du Centre de la Péninsule Ibérique. *Vegetatio*, 47, 267-277.
- PINEDA, F.D. *et al.* (1982). Sucesión ecológica en pastizales semiáridos. I. Aproximación al tratamiento multivariante de parcelas permanentes con distintas edades. *Studia Oecologia*, 2. Sous presse.
- POU, A. (1979). *Geomorfología y distribución de la vegetación. Ensayo en un área representativa de Sierra Morena (Córdoba)*. Tesis Doctoral : Universidad Autónoma de Madrid, 387 pp.
- RIVAS-MARTINEZ, S. *et al.* (1980). Comunidades de pastizal del Monte de El Pardo (Madrid) *Studia Oecologica*, 2, 59-90.
- ROGERS, T.D. (1979). Diversity and diffusion in multidimensional niche space. *Bul. of Mathematical Biology*, 41, 129-138.
- RUIZ, M. (1980). *Características de la variación de pastizales en zonas graníticas del Centro de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral : Universidad Autónoma de Madrid, 284 pp.
- STERLING, A. *et al.* (1983). Microtopography and floristic variation on the ecological succession of grasslands. *Oikos*. In press.
- TERAN, M. (1952). *Geografía de España y Portugal. I. Montaner y Simón*. Barcelona
- TROEH, F.R. (1964). Landform Parameters Correlated to Soil Drainage. *Soil Science Society Proceedings*, 808-812.
- TROEH, F.R. (1965). Landform Equations Fitted to Contour maps. *American Journal of Science*, 263, 616-627.
- VALENZUELA, M. (1975). Segregación y cambio funcional en un espacio forestal suburbano (El Pardo). *Anal. Inst. Estudios Madrileños*, 11, 1-37.
- WAGENSBERG, J. (1981). La necesidad del azar. *Mundo Científico*, 1, 32-43.
- WHITTAKER, R.H. (1970). *Communities and Ecosystems*. Macmillan. London.
- WHITTAKER, R.H. (1978a). *Classification of Plant Communities*. Dr. W. Junk. b.v. Publishers. The Hague.
- WHITTAKER, R.H. (1978b). *Ordenation of Plant Communities*. Dr. W. Junk. b.v. Publishers. The Hague.

Mise au point sur une mise au point

Réponse de Maurice REILLE* à la mise au point d'Annick BRUN (*Ecologia Mediterranea*, Tome IX, fascicule 2, 1983)

Comme le précise elle-même Annick BRUN dans sa page de "Mise au point"(1), ses recherches (2) ont porté "sur les sédiments marins du golfe de Gabès... à moins de 200 km du rivage". Déterminer dans quelle mesure leur contenu en pollen peut être considéré comme "témoignant de l'histoire de la végétation en Tunisie" est objectivement difficile si l'on en croit l'Auteur elle-même qui reconnaît que "le vent apporte en mer du pollen de régions phytogéographiques différentes", que "le matériel sporopollinique est apporté par les courants marins" et que "dans le secteur étudié, seule une étude appropriée permettrait d'établir la part respective des vents et des courants marins dans les apports polliniques". Il était donc légitime d'écrire, dans un article, postérieur à celui d'A. BRUN, dont je suis co-auteur (3) "une séquence du Pléistocène récent est révélée pour la première fois en Afrique du Nord".

D'ailleurs, si la tentation de comparer nos résultats avec ceux d'A. BRUN, malgré 500 km de distance et des différences rhédibitoires de milieu de dépôt nous a effleuré, les difficultés ressenties par l'Auteur elle-même, "dues à une insuffisance de documentation, mais aussi à des processus divers" ("distorsions qui sont liées aux mécanismes encore mal connus de dispersion du pollen en milieu marin", "lacunes de sédimentation non aisément discernables dans la lithologie") nous ont dissuadé de tenir compte des données de notre collègue géologue.

Je m'étonne enfin que la revue *Ecologia Mediterranea*, à la direction et au comité de rédaction les plus avisés, au comité de lecture prestigieux, au secrétariat irréprochable, aient pu, dans un article de "mise au point", laisser publier dans ses pages une assertion aussi étrange pour des botanistes et des pollenanalystes que : "ceux-ci (les sédiments marins), carottés à moins de 200 km du rivage, permettent, grâce aux apports polliniques lointains qu'ils reçoivent, d'enregistrer les caractéristiques des différents étages de végétation tunisiens..."

(1) BRUN A. (1983). Mise au point sur les recherches palynologiques en Tunisie à la suite de l'article de B. Ben Tiba et M. Reille : "Recherches pollen-analytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats". *Ecologia Mediterranea*, IX (2), p.167.

(2) BRUN A. (1979). Recherches palynologiques sur les sédiments du Golfe de Gabès : résultats préliminaires. *Géologie Méditerranéenne : la Mer Pélagienne*, IV (1), 247-264.

(3) BEN TIBA B. et REILLE M. (1982). Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, VIII (4), 75-86.

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, ERA CNRS n°404, Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13.

PARUS :

ECOLOGIA MEDITERRANEA — TOME I - 1975 paru 1976
TOME II - 1976 paru 1977
TOME III - 1977 paru 1978
TOME IV - 1978 paru 1979
TOME V - 1979 paru 1980
TOME VI - 1980 paru 1981
TOME VII - paru 1981
TOME VIII - 4 fascicules parus 1982

Tous les tomes sont diffusés par le secrétaire général

G. BONIN
Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne
Faculté des Sciences de Saint-Jérôme
Rue Henri Poincaré
13397 MARSEILLE Cedex 4

TOUS DROITS DE TRADUCTION, D'ADAPTATION ET DE REPRODUCTION PAR TOUS PROCÉDES
RESERVES POUR TOUS PAYS.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).
Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

ISSN 0153-8756

Imprimé en France

Imprimé en France
au C.R.D.P. de Marseille
en mai 1984
D.L. Imprimeur
2^e trim. 1984

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les articles proposés doivent être renvoyés, dactylographiés, au Secrétariat général de la Revue. Ils seront soumis à l'un des membres du comité de lecture ou du comité de rédaction avant confirmation de leur acceptation.

Ils devront être dactylographiés alors, pour le tirage offset, suivant les normes de la Revue. Celles-ci seront précisées aux auteurs par le Secrétariat lors de la confirmation de l'acceptation du manuscrit.

Tous les schémas et graphiques devront être réduits au format 21 x 29,7. Dans le cas contraire, cette réduction sera faite aux frais des auteurs. Les articles ne pourront dépasser 25 pages dactylographiées.

Les abonnés peuvent publier dans *Ecologia Mediterranea* des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale terrestre et limnique en région méditerranéenne et à l'écologie appliquée. Ceux-ci peuvent être publiés en langue française de préférence mais aussi en langue anglaise, italienne ou espagnole. La présence du titre en langue anglaise et du résumé en langue anglaise ou espagnole est indispensable.

T A R I F

Tomes I, II, VII (2)	50 F
Tomes III, IV, V, VI, VII (1), VIII (3) (4)	70 F
Tome VIII (1/2)	120 F

<u>Participation au frais d'expédition</u> :	France :	10 F
	Etranger	30 F

Achats groupés (trois volumes et plus) : Remise de 30 %

Collection ECOLOGIA (Tomes I à VIII inclus) . . . 350 F

Etudiants : Remise de 50 %

Abonnement pour 1984 (fascicules 1, 2, 3, 4) (frais d'expédition inclus) :

France : 250 F

Etranger : 300 F

Toutes les commandes doivent être faites auprès du Secrétariat de la Revue accompagnées du paiement par chèque ou mandat, libellé au nom de :

Régisseur d'Avances de l'Université AIX-MARSEILLE III Centre St-Jérôme, CCP n° 9404.68 M MARSEILLE

SOMMAIRE

S.I. GHABBOUR.— Population density and biomass of terrestrial Isopods (Oniscoids) in the xero-mediterranean agro-ecosystems of Mariut region, Egypt.	3
J.L. DE BEAULIEU, M. REILLE.— Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France). I. Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques	19
F. DAMBLON.— Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France). II. Les macrorestes.	37
L. CHAIX.— Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France). III. Les faunes malacologiques de Pelléautier et de Siguret (Alpes Duranciennes, France)	41
U. EICHER, U. SIEGENTHALER.— Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France). IV. Stable isotopes of oxygen and carbon in the carbonate sediments of lac de Siguret (Hautes-Alpes, France)	49
F. SAUZE.— Croissance de la jacinthe d'eau en eau résiduaire urbaine et effet épuratoire de la culture (1ère partie).	55
R. LOISEL, P. VIGNES.— Les cycles de floraison des syntaxons du sud-est méditerranéen français: approches statistique et modélisée. I. Recherche de corrélations entre variables.	79
G. BONIN, J. GAMISANS, M. GRUBER.— Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la Ste Baume (Provence)	129
L. BIGOT, G. BONIN, M. ROUX.— Variations spatio-temporelles entre la communauté des coléoptères et psocoptères frondicoles et la végétation dans le massif de la Ste Baume (Provence)	173
G. BONIN, H. SANDOZ, M. THINON, G. VEDRENNE.— Relations entre la dynamique de la végétation (Chênaie-hêtraie) et les caractéristiques édaphiques dans le massif de la Ste-Baume (Provence).	193
O. KETENOGLU, P. QUEZEL, Y. AKMAN, M. AYDOGDU.— New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia	211
B. PECO, C. LEVASSOR, F.D. PINEDA.— Diversité et structure spatiale de pâturages méditerranéens en cours de succession	223