ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



Volume Jubilaire dédié au Professeur Pierre QUEZEL

TOME XVI 1990

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, IMEP (case 461)
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13

ECOLOGIA MEDITERRANEA

Université d'Aix-Marseille III
Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (Case 461)
Avenue escadrille Normandie-Niemen
F 13397 MARSEILLE Cedex 13

Directeur de la publication	P. QUEZEL	***Editor***
Secrétaire général	H. BRISSE	***Co-editor***
Comité de rédaction	L. BIGOT, R. LOISEL, N. POINSOT-BALAGUER, L. TESSIER	***Editorial board***
Trésorier	J.-L. de BEAULIEU	***Treasurer***
Equipe technique	C. GABOURIAUT, C. GOEURY	***Technical board***

COMITE DE LECTURE

AKMAN, Y., Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu, Ankara, Turquie.
AUSSENAC, G., INRA, CNRF, Unité de Recherches en Bioclimatologie Forestière, Champenoux, F 54280 Seichamps.
BARBAULT, R., ENS, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris Cedex 05.
BARBERO, M., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne (Case 461), Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
BIROT, Y., INRA, Département des Recherches Forestières, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
BONIN, G., UAM I, Laboratoire de Biosystématique, Faculté de Saint Jérôme, F 13397 Marseille Cedex 13.
BOTTEMA, S., Biologisch-Archaeologisch Institut, Rijksuniversiteit Groningen, Poststraat 6, NL-9712, Groningen, Pays-bas.
BOUDOURESQUE, C.-F., UAM II, Faculté des Sciences de Luminy, LBMEB, (Case 901), F 13288 Marseille Cedex 9.
BOUVAREL, P., Thibompré, F 88480 Saint Rémy.
CATARINO, F.M., Museu, Laboratorio e Jardim Botanico, Faculdade de Ciencias, rua da Escola Politechnica, P 1294 Lisboa Codex.
CHAMPEAU, M., UAM I, Faculté des Sciences Saint Charles, 3 place Victor Hugo, F 13003 Marseille Cedex.
COSTA, M., Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Avenida Blasco Ibanez 13, 46010 Valencia, Espagne.
DAGET, P., Université de Montpellier II, Institut de Botanique, Laboratoire de Systématique et Botanique méditerranéennes, 163 rue Auguste Broussonet F 34000 Montpellier.
DANIN, A., The Hebrew University of Jerusalem, Department of Botany, Jerusalem, Israël 91904.
DEBUSSCHE, M., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
DJEBAILI, S., Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumedienne, INA, BP 9, Dar el-Beida, Alger, Algérie.
DODD, R.S., University of California, Forest Products Laboratory Richmond, Berkeley, CA-94804, Etats Unis d'Amérique.
Du MERLE, P., INRA, Station de Zoologie Forestière, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
GHABBOUR, S., Institut of African Research and Studies, Department of Natural Resources, Cairo University, Giza, Egypte.
GIUDICELLI, J., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire d'Ecologie Animale, Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
GONZALEZ-BERNALDEZ, F., Universita Autonomia de Madrid, Facultad de Ciencias, Catedra de Ecologia, Ciudad Universitaria de Canto Blanco, 28049 Madrid, Espagne.
LAMOTTE, M., ENS, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris 05.
LEFEUVRE, J.-C., MNHN, Laboratoire de l'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, 57 rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 13.
LEMEE, G., 6 Avenue Garennière, F 94260 Fresnes.
LOWE, J.J., Royal Holloway and Bedford New College, Department of Geography, Egham, Surrey TW20 0EX, Royaume Uni.
LUMARET, R., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
MARGARIS, N.S., University of the Aegean, Department of Environmental Studies, 17 Karadotni str., 81100 Mytilène, Grèce.
M'HIRIT, O., Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols, Division de Recherches et d'Expérimentations Forestières, Charia Omar ibn El-Khattab, BP 763, Rabat (Agdal), Maroc.
MUNAUT, A.V., Université Catholique de Louvain, Laboratoire de Palynologie et Dendrochronologie, 4 Place Croix-du-Sud, B 1348 Louvain-la-Neuve.
NAHAL, I., Université d'Alep, Faculté d'Agronomie, Laboratoire de Botanique, Alep, Syrie.
OECHEL, W., San Diego State University, Colleges of Sciences, Department of Biology, San Diego, CA 92182-0057, Etats Unis d'Amérique.
OZENDA, P., Université Joseph Fourier, Laboratoires d'Ecologie Végétale, BP 53 X, F 38041 Grenoble Cedex.
PEDROTTI, F., Università degli Studi di Camerino, Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Via Pontoni 5, I 62032 Camerino.
PIUSSI, P., Università degli Studi di Firenze, Istituto di Selvicoltura, Via S. Bonaventura 13, I 50145 Firenze.
PONS, A., UAM III, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie (Case 451), F 13397 Marseille Cedex 13.
RASMONT, P., Université de Mons, Laboratoire de Zoologie, Avenue Maistriau, B 7000 Mons.
RIOUX, J.-A., Université de Montpellier, Faculté de Médecine, Laboratoire d'Ecologie Médicale et Pathologie Parasitaire, 163 rue Auguste Broussonet, F 34000 Montpellier.
RIVAS-MARTINEZ, S., Universidad Complutense, Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Madrid 3, Espagne.
ROMANE, F., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
RUNDEL, P.W., University of California, Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences, 900 Veteran Avenue, Los Angeles, CA 90024-1786, Etats Unis d'Amérique.
SPECHT, R.L., The University of Queensland, Botany Department, St Lucia, Queensland 4072, Australie.
TERRADAS, J., Universitat Autonomia de Barcelona, Centre de Recerca Ecologica i Applicacions Forestals, 08193 Bellaterra (Barcelona), Espagne.
TAYLOR, H.C., Botanical Research Unit, PO Box 471, 76000 Stellenbosch, République Sud-Africaine.
VAN DEN MAAREL, E., Växtbiologiska Institutionen, Box 559, S 75122 Uppsala 1, Suède.

ABONNEMENTS

Pour la France, les tarifs d'abonnements incluent les frais de port. Pour l'étranger, le port est à ajouter.

Abonnement 1989 (Tome XV) ..... France 450 F
Abonnement 1990 (Tome XVI) ..... Etranger 500 F
Abonnement 1991 (Tome XVII)

La collection complète, incluant les tomes XV et XVI, est facturée 1.500 FF.
Tous les fascicules d'**Ecologia Mediterranea** sont disponibles. Les numéros antérieurs à 1989 sont facturés forfaitairement 200 FF par année.
Les commandes doivent être adressées au **Trésorier** de la revue, accompagnées du paiement par chèque ou mandat libellé au nom du :
Régisseur d'avances de l'U.D.E.S.A.M.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990

PREFACE

Jean-Marie LEGAY

Professeur à l'Université Claude Bernard de Lyon
Directeur-adjoint des Sciences de la Vie du CNRS

Les trois centaines de publications signées, seul ou en collaboration, par Pierre QUEZEL attestent de son extrême curiosité pour cette partie de la nature qu'il connait si bien, pour les écosystèmes méditerranéens et pour la végétation qui les caractérise.

Tous ces textes disent aussi que leur auteur, homme de terrain, a parcouru les pelouses et les forêts du sud de la France, de l'Espagne, de la Grèce, de l'Italie, de la Turquie, de l'Iran, du Liban et tout spécialement de l'Afrique du Nord, Algérie, Sahara, et même du Soudan. Il en a tiré progressivement une information et une expérience considérables, qu'il nous transmet sous forme d'articles, notes, livres, flores, cartes, communications. On constate en outre qu'il a manifesté une prédilection particulière pour les zones montagneuses que ce soit les sommets de la Corse, du Cantal, des Cévennes, du Ventoux, ou ceux de l'Ilgaz Dag en Turquie, de l'Olympe ou du Falakron grecs, du Grand Atlas marocain, de l'Aïr ou du Tibesti sahariens ...

Pierre QUEZEL s'est donc intéressé à ce qu'on appelle aujourd'hui des milieux extrêmes : la sécheresse, les hautes températures, l'altitude en sont les caractéristiques essentielles, au point de lui faire dépasser quelquefois dans ses observations le strict domaine de la botanique. Des graminées aux conifères, des labiées aux *Cedrus*, des campanules aux hêtres, des arganiers aux aulnes, Pierre QUEZEL porte son attention sur toute la végétation. Il n'est pas le spécialiste d'une espèce, il est celui d'un milieu, dont il a peu à peu découvert la couverture végétale, son expression, son dynamisme, ses intéractions avec les interventions humaines et leur histoire. Et s'il est d'abord un botaniste complet, il a intégré à ses recherches les techniques dont il avait besoin en fonction des circonstances : de la systématique à l'analyse palynologique, de la phytosociologie à la caryologie ; et celà n'était possible que dans le cadre d'une Ecole qu'il a contribué à fonder à Marseille.

C'est peut être le moment, même si la préface d'un Volume Jubilaire n'est pas le lieu pour s'y étendre, de rappeler quelques autres aspects de la vie professionnelle de Pierre QUEZEL. Car celui-ci a en effet poursuivi, à Alger, puis à Marseille, une carrière universitaire complète. Il a servi l'Enseignement Supérieur pendant trente neuf ans. Il y a pris toutes les responsabilités que la confiance de ses Collègues lui a autorisé : responsable d'un Troisième Cycle et d'une formation doctorale, responsable d'un GRECO, membre de plusieurs Comités Scientifiques de Parcs Nationaux, consultant de la FAO, expert à l'UNESCO, responsable ou membre de divers programmes internationaux. Pierre QUEZEL a donc transmis ses connaissances à de nombreux élèves aujourd'hui Professeurs des Universités, formé plusieurs dizaines de chercheurs, usé de ses compétences dans de nombreux comités de la Communauté Scientifique et Technique. Il a marqué l'écologie végétale dans toute l'Europe méditerranéenne.

Mais je voudrais pour finir revenir à la base de son métier ; car j'ai eu l'occasion d'accompagner Pierre QUEZEL sur le terrain et je peux témoigner du plaisir qu'il avait, et qu'il a toujours j'en suis sûr, de retrouver ce qu'il savait, de vérifier ce dont il se doutait, de s'interroger sur ce qu'il n'attendait pas. Je lui souhaite bien amicalement que ce Volume Jubilaire, outre l'honneur qui lui est fait, lui rappelle d'innombrables bons souvenirs.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 1-12

Méditerranée : bioclimatologie, sclérophyllie, sylvigenèse

Marcel BARBERO*

RESUME

Pour les grands écosystèmes méditerranéens, l'auteur aborde les interrelations entre paramètres climatiques, ensembles bioclimatiques et étages de végétation.

Il développe les rapports existant au Nord de la Méditerranée entre la sclérophyllie et les réponses écophysiologiques qu'elle entraine chez les espèces. Les questions relatives au développement de la sclérophyllie en relation avec l'anthropisation sont également abordées.

Enfin, à partir d'une étude diachronique comparative des forêts sclérophylles, l'auteur tente une approche conceptuelle de la caractérisation structuro-architecturale des écosystèmes forestiers sclérophylles potentiels.

MOTS-CLES : bioclimatologie, sclérophyllie, anthropisation, évolution des forêts méditerranéennes

SUMMARY

For the large mediterranean ecosystems, the author deals with the interelations between the climatic parameters, the bioclimatic groups and the vegetation levels.

He develops the relations, in the northern mediterranean region, between sclerophylly and the ecophysiological responses induced in the species. He also deals with the development of the sclerophylly in connection with anthropisation.

Finally, taking a comparative diachronic study of sclerophyllous forests as a basis, the author attemps a conceptual approach of the structuro-architectural caracterisation of the potential sclerophyllous forest ecosystems.

KEY WORDS : bioclimatology, sclerophylly, anthropization, ...

AVANT PROPOS

Hétérogénéités bioclimatiques spatiales et temporelles influent sur l'organisation actuelle de la plupart des grands écosystèmes forestiers méditerranéens et sur leur structuration.L'histoire des peuplements, du fait d'une anthropisation très forte est pour une large part responsable de la diversité et de la variabilité des communautés végétales circumméditérranéennes.La sclérophyllie est-elle la caractéristique essentielle de la végétation méditerranéenne et les tendances sylvigénétiques actuelles apportent-elles une réponse à cette question ? En effet les forêts caducifoliées se reconstituent en de nombreux territoires au Nord de la méditérranée et rappellent, au moins pour les essences dominantes qui s'installent, celles de la période atlantique. Cela veut-il dire que les essences sclérophylles sont condamnées à voir leur influence au niveau du tapis végétal se réduire ou bien alors que des fluctuations climatiques saisonnières dans un climat qui pourrait changer influent sur la constitution de nouveaux complexes forestiers, dont on observe aujourd'hui les premiers témoins. Voilà autant de questions auxquelles nous allons tenter de répondre.

* Directeur de l'IMEP, URA 1152 (Case 461)
Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
F 13397 Marseille Cedex 13

1. Bioclimatologie et limites de la région méditérranéenne

La question des limites des complexes méditerranéens de végétation a donné lieu à différents débats opposant les scientifiques suivant qu'ils se rangeaient en faveur de telle ou telle école. Ainsi le chêne vert était présenté comme l'essence indicatrice de la végétation et de la région méditerranéenne au début du siècle (FLAHAULT 1897 ; BRAUN, 1915). Comme à cette époque de forte pression anthropique en région Nord-ouest méditerranéenne la plupart des conifères : Pin d'alep, Pin mésogéen, Pin pignon, présentaient

leur aire incluse dans ces limites, ce point de vue paraissait logique. Néanmoins il était tout aussi manifeste que beaucoup de secteurs où le chêne vert n'accède pas, présentaient des caractéristiques méditerranéennes. C'est pourquoi dans un deuxième temps l'Olivier (GAUSSEN, 1926 ; EMBERGER, 1930), espèce étendue par l'action anthropique, a été proposé pour caractériser les limites de la région méditérranéenne.

Les aires de l'Olivier et de l'Oléastre n'étaient-elles pas tout aussi pertinentes pour indiquer des délimitations plus larges de la région circumméditerranéenne et en tous cas dépassant plus que nettement l'aire réelle du chêne vert qui en méditerranée orientale (AKMAN, BARBERO, QUEZEL, 1979) est très réduite surtout en Turquie pontique et méditerranéenne où ses peuplements occupent simplement quelques centaines d'hectares isolés en zone littorale et juxtalittorale. Il est vrai que d'autres chênes sclérophylles appartenant au même type biologique prennent le relais dans des situations identiques au chêne vert. C'est notamment le cas pour *Quercus calliprinos* (BARBERO, LOISEL, QUEZEL, 1991).

D'autres sclérophylles bien sûr auraient pu tout aussi bien caractériser les limites de la région méditerranéenne. Tel est le cas pour le Caroubier qui bien que rarement en peuplements homogènes, si ce n'est dans les zones où l'homme l'a favorisé, pénètre assez largement au Maroc dans les régions xérothermiques subsahariennes comme au débouché de toutes les vallées sud du grand Atlas où il est associé à *Rhus, Adenocarpus, Retama, Ephedra, Juniperus phoenicea.* Il constitue donc, lui aussi, un excellent descripteur des frontières sud de la méditerranée. Mais cette essence sur les franges méditérranéennes septentrionales a une aire franchement limitée exprimant peu les limites actuelles de la végétation méditerranéenne. Beaucoup d'auteurs ont d'ailleurs posé au Nord de la méditerranée le problème de l'indigénat de cette essence dont nous sommes parfaitement convaincus, comme d'ailleurs de beaucoup d'autres : *Laurus nobilis, Cercis siliquastrum, Celtis australis* (BARBERO et LOISEL, 1983).

On comprend donc parfaitement les difficultés qu'ont éprouvées de nombreux biogéographes, difficultés qui se sont simplifiées lorsque ont été découverts bien plus à l'est qu'en méditerranée en Irak et Afghanistan les peuplements sclerophylles de *Quercus baloot* dans des conditions méditerranéennes plus arides (BARBERO, QUEZEL, LOISEL, 1991).

Dès lors une nouvelle certitude biogéographique se mettait en place démontrant que les limites de la végétation méditérranéenne ne pouvaient reposer sur l'aire actuelle des espèces sclerophylles constituant nombre de structures de végétation de méditerranée.

Confronté à un pays, le Maroc, très diversifié à la fois par ses composantes climatiques et par ses essences forestières, dont certaines, comme le chêne vert occupent des dénivelés de plus de 2000 m, EMBERGER (1939) proposait une approche révolutionnaire pour l'époque en jetant les bases d'une évaluation partielle des paramètres du climat à travers son quotient pluviothermique qui apportait pour l'Afrique du Nord, par une approche quantitative, des solutions satisfaisantes pour répartir les grands ensembles de végétation indicateurs de limites plus qualitatives exprimées sur son climagramme.

Ainsi sont nés les étages bioclimatiques dont la faisabilité a été testée sur bien d'autres secteurs de la méditerranée et zones méditérranéennes du monde (EMBERGER, 1955).

L'indice a donné lieu par la suite à divers aménagements modifications, comparaisons avec d'autres indices que nous ne saurions tous citer ici (DAGET, 1977 ; LONG, 1957 ; ASCHMAN, 1973 ; MEHER-HOMJI, 1971 ; SAUVAGE, 1963). Mais ces données fort importantes et satisfaisantes à petite et moyenne échelle ont rapidement buté devant la difficulté d'une comparaison entre étages de végétation et «étages bioclimatiques» dans une même région. Des contraintes comparables ont été éprouvées par GAUSSEN (1954) et MAIRE (1924) lorsqu'ils transféraient l'application des systèmes européens d'étages de végétation aux montagnes marocaines, grand débat là aussi dont une solution récente allait être apportée par QUEZEL (1974, 1976, 1979, 1981) puis par QUEZEL et BARBERO (1982) dans la démonstration que «l'étage bioclimatique» ne saurait être identifié à l'étage de végétation compte tenu des variantes thermiques qui caractérisent chaque unité bioclimatique et qui elles-mêmes, dans certains cas, peuvent représenter un étage de végétation particulier ou plusieurs étages à la fois. C'est pourquoi pour lever l'ambiguité QUEZEL (1976) a proposé de remplacer le concept d'étage bioclimatique par celui d'ensemble bioclimatique. Cette révolution tranquille, passée presque inaperçue aboutissait à définir pour les étages de végétation des montagnes méditerranéennes une terminologie spécifique faisant apparaître, en parallèle, les ensembles et variantes bioclimatiques dans lesquels se situaient ces étages.

Cette méthode avait le mérite de faire avancer en profondeur un débat difficile qui n'avait pas

à la même époque échappé à d'autres auteurs comme OZENDA (1975) qui par une approche essentiellement biogéographique proposait une classification des étages pour les montagnes méditérranéennes suivant un schéma assez voisin de celui de QUEZEL (1974).

RIVAS-MARTINEZ (1976, 1982) pour l'Espagne avait lui aussi avancé de nouvelles propositions et classé les grandes régions biogéographiques de ce pays à la fois sous l'angle de la végétation et sous l'angle climatique en donnant à la température moyenne annuelle une signification majeure pour un premier grand zonage des biomes méditerranéens de l'Espagne. Il est sûr aujourd'hui que sans être totalement compatible cette proposition cadre bien dans l'ensemble avec les schémas proposés par d'autres approches.

Peu importe ce foisonnement de propositions il démontrait qu'il n'était pas convenable de délimiter la région et la végétation méditerranéennes à partir du seul concept de sclerophyllie. La conception climatique quantitative basée sur tous les paramètres ou seulement certains paramètres annuels, mensuels ou saisonniers du climat était de loin la meilleure pour caractériser les zones circumméditerranéennes et, partant de là, les grandes régions méditerranéennes du monde.

Depuis les investigations ont continué et la récente thèse de MICHALET (1991) qui propose une approche géographique des climats du Maroc sur la base des seuls critères physiques démontre que la végétation intervient en second lieu comme un descripteur pertinent du climat.

2. Végétations méditerranéennes potentielle et réelle

En parallèle à cet apport climatique quantitatif important qui ne cessait de se nourrir d'une extension à la méditerranée (DAGET et DAVID, 1982 ; CALVET, 1982 ; AKMAN, 1982), les prospectives écologiques allaient apporter d'autres enseignements :

- la confirmation que globalement malgré une très forte diversité Est-Ouest les grandes structures forestières et leurs principaux stades de dégradation montraient une vicariance effective dans leur composition, leur organisation, leur structuration et leur dynamique (QUEZEL et BARBERO, 1982).
- ensuite que les grandes structures les plus évoluées et les plus complexes représentant les végétations potentielles actuelles, s'organisaient soit au sein d'un même ensemble bioclimatique et de ses variantes, soit sur plusieurs ensembles bioclimatiques (QUEZEL, 1989) avec cependant des différences Est-Ouest portant par exemple sur les moyennes des minimas du mois le plus froid (m) moins étalées vers les variantes chaudes à l'Est qu'à l'Ouest et sur la durée de la sécheresse plus longue sous un même bioclimat en méditerranée orientale qu'occidentale (QUEZEL et BARBERO, 1989) ;
- enfin que dans la caractérisation des ensembles de végétation et de leurs étages altitudinaux, plus on se situe dans un gradient d'aridité et plus les végétations différaient en fonction des substrats (cas des marnes, des roches vertes, des gypses) (BARBERO *et al.* 1977, AKMAN, BARBERO, QUEZEL, 1979).
- mais, par dessus tout, en méditerranée toute investigation écologique devait prendre en compte l'action de l'homme dont les origines remontent à plusieurs dizaines de millénaires (PONS, 1981 ; TRIAT-LAVAL, 1978 ; REILLE, 1975). C'est pourquoi dans l'interprétation d'une végétation la référence aux paramètres climatiques demeure le passage obligé pour l'évaluation des potentialités réelles des différentes régions écologiques de méditerranée.

En effet, le processus d'anthropisation a largement façonné tous les complexes de végétation méditerranéenne (GUIOT, PONS, DE BEAULIEU, REILLE, 1989) au point qu'il est difficile, sans référence au bioclimat de classer certaines structures de dégradation. C'est le cas notamment des régions où les conditions climatiques aride et semi-aride portent à l'organisation de structures forestières peu évoluées, mais convergentes avec celles d'autres régions où des stades dynamiques de structures plus évoluées apparaissent dans les bioclimats subhumide et humide (BARBERO, BONIN, LOISEL, QUEZEL, 1990).

C'est pour bien marquer ces différences entre les végétations potentielles et les végétations anthropiques méditerranéennes que confrontés à la méditerranée orientale où l'action humaine sur les écosystèmes a pesé depuis fort longtemps ABI-SALEH, BARBERO, NAHAL, QUEZEL (1976) ont proposé de distinguer des végétations forestières présteppiques marquant, en conditions de semi-aridité et d'aridité climatiques l'état optimal atteint pas une sylvigenèse organisant des structures et architectures forestières où cohabitent les espèces de matorrals avec des arbres. Les mêmes essences peuvent néanmoins sous d'autres bioclimats constituer de véritables écosystèmes forestiers avec des espèces sylvatiques particulières. Tel est le cas pour l'Oléastre dans le semi-aride (*Pistacio-Rhamnetalia*) et le subhumide (*Quercetalia ilicis*). Le concept de forêts présteppiques devait trouver sa justification tout

aussi bien pour de nombreuses sylves turques (AKMAN, BARBERO, QUEZEL, 1979) que pour les forêts à *Quercus persica* du Zaghros (ASSADOLAIH, BARBERO et QUEZEL, 1982) que pour celles à *Quercus baloot* (BARBERO, LOISEL, QUEZEL, 1991). Il allait se généraliser aussi lors des prospections au Maroc, en Algérie, en Tunisie et être admis en Espagne par RIVAS-MARTINEZ (1982). Le même modèle a été plus récemment appliqué aux grands écosystèmes forestiers de Californie méditerranéenne (QUEZEL et BARBERO, 1989).

Il était donc important de bien caractériser pour les formations arborescentes méditerranéennes fortement anthropisées et soumises régulièrement au jeu des perturbations et pour des structures de végétation de composition identique ou voisine, en situation de stress hydrique estival important, celles qui dépendent de facteurs climatiques (formations présteppiques) par rapport à celles dont la caractérisation actuelle est le résultat quasi exclusif de l'action anthropique. Ces ensembles caractérisés souvent par des espèces arborescentes expansionnistes (BARBERO et QUEZEL, 1989) appartenant au genre Pinus, Juniperus, Cupressus, associés à des arbustes : fabacées, labiées, rosacées, cistacées ont été qualifiés de préforestiers. Ils organisent sur le bassin méditerranéen des écopaysages très variés au niveau physionomique mais au sein desquels la richesse et la diversité floristique peuvent fluctuer de façon très large.

On peut ainsi rencontrer des structures très pauvres floristiquement en raison du poids dans le paysage d'une espèce dominante et de l'occurence régulière de perturbations (Rosmarinaies, Cocciféraies, Thymaies) et des structures spatialement très hétérogènes constituant de véritables écotones de grande richesse floristique : îles biogéographiques, continentales, ourlets préforestiers, mosaïques.

Si donc au sud de la méditerranée la variabilité bioclimatique très grande, dont l'ancienneté historique ne fait pas de doute, a favorisé la mise en place d'une forte diversité de structures forestières typiques et présteppiques, au nord de celle-ci au contraire, le spectre bioclimatique méditerranéen étant plus réduit c'est l'anthropisation qui a été le moteur de la très grande diversité paysagère en permettant le développement de structures forestières méditerranéennes typiques et surtout préforestières et de dégradation dont l'organisation spatiale, la situation temporelle ont évolué en fonction des pressions anthropiques elles-mêmes et de la fréquence et de l'intensité des perturbations (coupes, feux, parcours) qui imposaient au matériel biologique de résister, de s'adapter ou de disparaître (BARBERO, LOISEL, QUEZEL, 1989 ; TRABAUD, 1987)

3. Anthropisation et sclérophyllie

Poser cette question n'est pas loin s'en faut utopique quand on s'appuie sur les références historiques. Si depuis le postglaciaire, au Dryas moyen, le chêne vert (PONS et REILLE, 1988) constituait des peuplements importants au sud de l'Espagne au point de dominer le paysage, au nord de la méditerranée il n'en était rien. A la même époque selon BAZILE-ROBERT (1979) il était représenté en groupe d'individus isolés en divers points du Languedoc et certainement de la Provence. Il s'agissait probablement de paysages présteppiques (BARBERO, QUEZEL, LOISEL, 1990) dominés par les Pinus, les Juniperus et où étaient associés aussi des Rhamnacées, des Oléacées sous des climats semi-aride froids dont la moyenne annuelle de température se situait autour de 12°C. A la même époque la méditerranée du sud était probablement un conservatoire de paysages typiquement sclérophylles à *Quercus, Olea, Pistacia, Ceratonia, Rhamnus,* de sapins méditerranéens, cyprès, génevriers et chênes semi-caducifoliés des groupes *faginea* et *infectoria*. Au même moment le Nord était déjà privé d'une bonne partie des taxons méditerranéens antéglaciaires : sapins méditerranéens, cèdres. Plus tard, au boréal (TRIAT, 1979 ; BEAULIEU, 1977) puis à l'atlantique déferlent au Nord méditerranéen les chênes caducifoliés, dominants bien sûr, associés à *Acer, Tilia, Corylus, Fraxinus*.

A une sclérophyllie qui existait de façon diffuse et continue dans les conisilves du tardiglaciaire a succédé pour des raisons climatiques une sclérophyllie localisée. Le paysage à sclérophylles où cohabitent *Quercus ilex, Arbutus unedo, Phillyrea, Olea, Pistacia* associé à *Pinus halepensis* caractérisait très localement les milieux de falaises et de fortes pentes comme à Tourves-83 (NICOL-PICHARD, 1987) où il formait des îles continentales émergeant de la nappe forestière à chênes caducifoliés. On peut à titre comparatif, pour donner une image de cette végétation primitive, se référer aux îlots méditerranéens à sclérophylles encore piégés aujourd'hui sur les rives turques de la mer Noire (QUEZEL, BARBERO et AKMAN, 1980) et limités dans leur extension par *Quercus farnetto, Quercus deschorochensis, Carpinus orientalis, Fagus orientalis*. La Méditerranée Nord orientale ressemblait fort à la Méditerranée Nord occidentale au boréal à la différence près que les feuillus étaient encore plus importants (BEUG, 1967 ; BRANDE 1973).

C'est donc bien l'anthropisation de la fin de l'atlantique qui contribue dans les plaines et sur les basses collines à créer des forêts de chêne vert avec leur cortège de sclérophylles très résistants par rejets à la coupe, au feu et à l'écobuage.

C'est l'accélération de la fréquence des perturbations à la charnière atlantique-suboréal qui en Provence et jusque dans la Drôme (HEINZ, 1988) et le bas Dauphiné (CLERC, 1980) favorise le Chêne vert avec dans les parties plus méridionales une matorralisation des chênaies sclérophylles par *Buxus sempervirens, Erica arborea, Arbutus unedo* et dans les zones les plus perturbées par *Quercus coccifera.* Cette phase de forêts mixtes caducifoliés-sclérophylles et de paysages préforestiers à sclérophylles matorralisés (BARBERO et MIGLIORETTI, 1987) s'est poursuivie jusqu'à la transition suboréal-subatlantique moment où l'optimum pollinique du Chêne vert est obtenu sur les autres caducifoliés (TRIAT-LAVAL, 1979).

Au système forestier potentiel à caducifoliès du modèle de stabilisation (BARBERO et QUEZEL, 1989) tout à fait comparable à celui des forêts tempérées typiques, a succédé par anthropisation des systèmes forestiers à Chêne vert, résistants aux perturbations humaines et des systèmes préforestiers arbustifs dont les espèces elles mêmes appartenaient au modèle de résistance (BARBERO, QUEZEL, LOISEL, 1990). Point n'est nécessaire de rappeler ici les stratégies des espèces de ce modèle parfaitement pourvu des caractéristiques anatomiques (vernis, pilosité, assises sclérifiées importantes) et écophysiologiques (résistance au stress hydrique, ajustement de l'index de surface foliaire à l'évapotranspiration et à l'utilisation stationnelle de l'eau (MOONEY, 1982 ; BALDY, BARBERO, QUEZEL, 1988). Il faut aussi insister sur les faibles exigences trophiques de ces sclérophylles, leurs adaptations aux substrats superficiels (MILLER, 1982). En outre concernant leur régénération par rejets après coupe, MIGLIORETTI (1987) a démontré leurs exceptionnelles performances par rapport au Chêne pubescent.

Il est donc clair que si les sclérophylles ont connu une pérennité historique en méditerranée et ce depuis le Miocène, leur place dans les paysages a considérablement varié au cours des périodes. Vers la fin de l'holocène leur succès spatial n'a pu s'accomplir que par l'anthropisation qui a permis le remplacement d'ensembles forestiers du modèle de stabilisation par des ensembles relevant du modèle de résistance.

La sclérophyllie forestière ayant connu un premier optimum durant le suboréal, le subatlantique, marque en tous cas en Provence une amplification de cette phase d'anthropisation qui favorise dans les paysages et par rapport aux chênes sclérophylles, l'émergence d'un groupe, celui des *Pinus*, encore mieux adapté au milieu perturbé. Le modèle expansionniste *«Pinus»* est caractérisé par d'excellents processus de sélection spatiale, biologique et écologique. Si les Pins existent en groupes continus depuis le Tardiglaciaire final (BERNARD, 1971), leur développement significatif dans les paysages s'initie au début du subatlantique pour atteindre un optimum au XVème siècle.

Les hyperperturbations ultérieures et l'utilisation généralisée de l'espace par des sociétés rurales à forte croissance démographique allaient pratiquement réduire l'importance paysagère des Pins d'alep, qui en Provence au siècle dernier ne représentaient que 53.000 ha contre 122.320 ha au Chêne vert.

Les paysages à sclérophylles dominaient le tapis végétal d'autant que les hermes ou garrigues à *Quercus coccifera* recouvraient une bonne partie des espaces sur substrats superficiels.

A cette époque les paysages forestiers du Nord de la Méditerranée présentaient leur plus grande similitude avec ceux du Sud et la sclérophyllie était la caractéristique dominante de nombreuses structures paysagères circumméditerranéennes.

Trois modèles successionnels, tant spatiaux que temporels ont donc marqué l'anthropisation.

- le modèle de stabilisation initiale avec des sociétés humaines dispersées ;
- le modèle de résistance qui marque la phase de sédentarisation des établissements humains et la constitution de forêts sclérophylles à Chêne vert ;
- le modèle expansionniste qui traduit déjà un début d'utilisation importante des terrains avec l'extension des Pins et auquel succède avec l'organisation des paysages ruraux traditionnels un modèle de résistance à sclérophylles dominants avec *Quercus ilex* et surtout de garrigues et de maquis jusqu'au dernier quart du XXème siècle.

Le développement de la société industrielle à la charnière des siècles passé et présent favorisera de nouveau l'abandon des terres et leur colonisation par les espèces du modèle expansionnistes. Le Pin d'alep occupe aujourd'hui 195 000 ha en Provence. Après des déprises rurales successives l'homme ne gère pratiquement plus les paysages ruraux forestiers, préforestiers et de

fruticées dont les redécoupages hétérogènes sont assurés par les feux sauvages qui ont succédé aux feux d'écobuage traditionnels et aux incendies volontairement provoqués par les bergers.

4. Futurologie de la forêt méditerranéenne potentielle

Dès lors une question ramène au point de départ, la caractéristique des forêts Nord-méditerranéennes est-elle vraiment d'être des forêts sclérophylles et dans ce cas la délimitation de la région méditerranée par le Chêne vert proposée par FLAHAULT (1897) trouve sa parfaite justification. Ou alors il n'existe pas de véritables forêts climaciques Nord-méditerranéennes à sclérophylles, ces types de forêts ne seraient actuellement que des simples stades évolutifs dans la dynamique d'un tapis végétal soumis aux perturbations et aux non-perturbations.
Nous avons déjà sur ce point apporté plusieurs résultats :

- l'un d'eux montre que les structures les plus évoluées dominant par leur abondance le tapis végétal n'avaient rien à voir avec les structures à sclérophylles du ***Quercetum ilicis galloprovinciale*** (BARBERO et LOISEL, 1983).

Dans ce groupement décrit par BRAUN-BLANQUET (1936) on observe de façon constante et en abondance 13 sclérophylles : *Quercus ilex, Phillyrea media, Phillyrea angustifolia, Rhamnus alaternus, Pistacia lentiscus, Quercus coccifera, Olea oleaster, Ruscus aculeatus, Lonicera implexa, Bupleurum fruticosum, Asparagus acutifolius, Smilax aspera, Rubia peregrina* et 3 laurifoliés : *Viburnum tinus, Arbutus unedo, Hedera helix.*

Dans les chênaies vertes évoluées résultant de la maturation de taillis non exploités depuis 60 à 80 ans (BARBERO et LOISEL, 1983 ; MIGLIORETTI, 1987) on ne rencontre que 4 sclérophylles dominants : *Quercus ilex, Phillyrea media, Ruscus aculeatus, Rubia peregrina* associés aux laurifoliés précédents et auxquels s'ajoutent diverses orchidées (*Epipactis microphylla, Epipactis latifolia, Cephalanthera rubra, Cephalanthera pallens, Cephalanthera ensifolia*) ainsi que des espèces des chênaies pubescentes : *Tamus communis, Betonica officinalis, Chrysanthemum corymbosum* et quelques caractéristiques communes aux chênaies vertes et aux chênaies pubescentes méditerranéennes : *Viola scotophylla, Oryzopsis paradoxa, Asplenium onopteris, Lonicera etrusca* (SIRABELLA, 1987) qui représentent l'***Epipactido-Quercetum ilicis***, BARBERO et LOISEL, 1983.

Dans les plus vieilles chênaies vertes du Défends de Vidauban (83), St Jean du Gard, Trabuc (30), Valbonne (30), le processus s'amplifie avec suivant les structures forestières l'apparition d'autres espèces herbacées comme *Cyclamen balearicum, Symphytum tuberosum, Helleborus foetidus, Euphorbia dulcis, Primula columnae, Poa nemoralis, Brachypodium sylvaticum,* arbustives comme *Cytisus sessilifolius, Coronilla emerus, Rhamnus cathartica, Cotoneaster tomentosa* et arborescentes comme *Acer campestre, Sorbus aria, Sorbus domestica, Cornus mas, Sorbus torminalis.* Il s'agit là manifestement d'une flore de forêts caducifoliés. Mais l'intérêt réside aussi pour ces forêts dans l'installation de laurifoliés : *Ilex aquifolium, Daphne laureola, Laurus nobilis.* A leur niveau, c'est surtout le chêne pubescent qui régénère (ROCHE, 1988 ; ROMANE, 1991).

Cette situation nous a conduit d'ailleurs à poser dans l'absolu la question relative à la véritable structuration des forêts méditerranéennes les plus évoluées de Provence et du Languedoc (BARBERO, BONIN, LOISEL, QUEZEL, 1990) qui seraient en fait soit des forêts à chêne pubescent dominant, soit des forêts très diversifiées structuralement et floristiquement où entrent dans leur composition floristique des caducifoliés, des sclérophylles et des laurifoliés.

Tel est le cas de la Forêt de Valbonne. Pour certaines de ces forêts des relevés comparatifs effectués à des pas de temps de 25 ans attestent des transformations floristiques importantes par sylvigenèse (tableau 1).

Il est donc manifestement clair que dans les conditions climatiques actuelles de la Méditerranée du Nord, en l'absence de perturbation anthropique, la dynamique sylvigénétique amène une profonde transformation des structures allant dans le sens d'une organisation complexe de nos forêts méditerranéennes. Quatre axes se dégagent :

1 - Complexification architecturale marquée par l'arrivée d'arbustes et d'arbres caractéristiques des chênaies pubescentes et infiltration de ces structures par des espèces herbacées très exigeantes du milieu forestier.

2 - Développement dans ces chênaies d'espèces laurifoliées qui y régénèrent bien également : *Viburnum tinus, Arbutus unedo, Hedera helix, Laurus nobilis* et même des types plus rares comme *Ilex aquifolium, Taxus baccata, Daphne laureola* . Cette tendance a été signalée pour de très nombreuses chênaies pubescentes de Provence et du Languedoc (BARBERO et QUEZEL,

1989). Elle caractérise aussi certaines forêts marocaines maraboutiques à *Quercus cananensis* (BENABID, 1982).

3 - La régénération du Chêne vert est quasiment impossible sous ses taillis y compris les plus vieux d'entre eux ; par contre celle du Chêne pubescent se produit ce qui, malgré tout, traduit un poids plus fort de la tendance sylvigénétique naturelle en faveur des caducifoliés (BARBERO, QUEZEL, LOISEL, 1991).

Ces évolutions vont dans le sens des données historiques d'ordre palynologique (TRIAT-LAVAL, 1979 ; NICOL-PICHARD, 1987) et pédoanthracologique (THINON, 1978).

4 - Cependant dans les vieilles forêts sclérophylles (Vidauban, Trabuc, La Verne) lorsque des chênes vert créent par vieillissement des chablis dans les structures et ouvrent des plages de lumière importantes, la régénération du Chêne vert s'accomplit et de jeunes chênes vert en attente dans les sous-bois se développent bien en même temps que les jeunes chênes pubescents.

5. Forêts méditerranéennes et changements climatiques

Ce dernier point ouvre donc le débat sur les caractéristiques des véritables forêts Nord-méditerranéennes en zones subhumides voire humides. Ces forêts méditerranéennes comme la plupart de celles des grands biomes peu perturbés et comme en témoigne leur état sylvigénétique actuel, seraient très hétérogènes et très diversifiées dans leur strate arborescente notamment. Les perturbations successives y auraient favorisé une essence dominante. Ces forêts au cours de leur vieillissement se régénéraient par chablis abattant les arbres les plus vieux. Ce mécanisme organiserait donc, comme dans les forêts tropicales, la diversité spatiale de la strate arborescente future ; les jeunes arbres des sous-strates ou les jeunes régénérations prenant alors la place des disparus sans que pour autant l'essence de remplacement soit forcément la même que celle de la phase initiale.

Cette probabilité qui conduit à l'imprévisibilité dans le remplacement d'une essence initiale disparue par une autre essence au stade potentiel est certainement l'apport le plus original qu'enseigne la dynamique sylvigénétique actuelle des vieux peuplements méditerranéens.

Ces tendances sylvigénétiques ne sont pas non plus en totale contradiction avec les données historiques qui traduisent des orientations et des tendances pour les seules époques où sont recueillies les données palynologiques.

A l'atlantique en effet les forêts dominantes étaient des forêts caducifoliées et c'est l'anthropisation qui au subboréal a favorisé la sclérophyllie en donnant un poids dominant dans le paysage à des essences comme le Chêne vert. Le retour à des structures de forêts caducifoliées trouve sa justification dans de nombreuses forêts sclérophylles peu perturbées. Cela est en règle générale conforme aux données de la paléoclimatologie quantitative (GUIOT, PONS, BEAULIEU et REILLE, 1989) qui montrent que globalement le climat n'a pas changé depuis l'atlantique. En fait s'il n'y a pas eu de modification globale et à l'échelle où les phénomènes climatiques sont étudiés, des variations se sont néanmoins produites pour certains paramètres climatiques. Ainsi l'amplification de la sécheresse estivale à la charnière subboréal-subatlantique a contribué à une aridification saisonnière du climat qui, au moins pour les zones Nord-méditerranéennes littorales et juxtalittorales, a pu influer sur une restructuration du matériel biologique des écosystèmes forestiers en modifiant les processus de concurrence interspécifique et en favorisant, comme c'est le cas aujourd'hui dans les vieux peuplements, la constitution de forêts mélangées. L'arrivée des espèces herbacées, arbustives et arborescentes des forêts caducifoliées n'est pas incompatible dans l'écosystème avec le maintien de quelques espèces sclérophylles et le développement d'espèces laurifoliées mésothermes que les usages répétés des écosystèmes forestiers par l'homme avaient jusqu'à présent limitées.

Cette tendance serait donc la signature de modifications climatiques saisonnières progressives plus aridifiantes se poursuivant de nos jours. Elle montre que toute approche climatique quantitative doit bien intégrer la variabilité saisonnière des paramètres du climat et en tous cas les possibles changements de leurs fourchettes de variations.

La rapidité avec laquelle les transformations se produisent aujourd'hui est aussi un facteur important à prendre en compte. Toutes nos études diachroniques comparatives effectuées dans les mêmes placettes à des pas de temps de 10 - 20 - 25 ans dans les zones non perturbées des chênaies vertes, chênaies pubescentes méditérranéennes démontrent une accélération des processus d'organisation architecturale et une augmentation continue de la richesse floristique traduisant bien la capacité des stations à supporter plus d'espèces et une production végétale amplifiée.

L'amélioration des conditions de production de biomasse ligneuse et foliaire des peuplements forestiers sclérophylles et méditerranéens a été signalé par MIGLIORETTI (1987) qui mettait en évidence des performances stationnelles très importantes par rapport aux données de la littérature tant pour les jeunes peuplements sclérophylles de chêne vert issus de coupes que pour les peuplements âgés.

Cette tendance a été confirmée aussi par ABBAS (1986) pour les peuplements de Pin d'alep de Gemenos où l'amélioration des productions de biomasse a été importante au cours des dernières décennies et où une nouvelle classe de productivité a pu être individualisée.

Cette évolution traduit-elle une modification conforme à ce qui se serait produit en l'absence de perturbation par une sylvigenèse reconstituant les formations potentielles ou bien alors est-elle le résultat d'une optimisation de l'utilisation d'un surplus de CO_2 atmosphérique ainsi stocké dans le réservoir végétal.

Il faudra attendre les résultats des études en cours dans diverses formations préforestières et forestières méditerranéennes pour répondre à cette question.

CONCLUSION

Il est certain que le bioclimat structure les grands ensembles de végétations arborescentes forestière et présteppique de Méditerranée. Les paramètres bioclimatiques et plus particulièrement certains d'entre eux sont responsables en situation limite d'une large part de l'organisation et des successions altitudinales diversifiées des peuplements.

La diversité bioclimatique du Sud de la Méditerranée a des conséquences biologiques importantes en terme d'organisation et de structuration de groupements végétaux très variables et spatialement hétérogènes qu'on ne retrouve pas au Nord. Là, par contre, l'anthropisation des espaces est l'origine du développement de la sclérophyllie et de la méditerranéisation de nombreux territoires.

Les tendances sylvigénétiques au Nord de la Méditerranée posent des problèmes intéressants entre un possible retour généralisé à une chênaie caducifoliée très proche de celle présente durant la période atlantique et l'organisation de nouvelles structures forestières intégrant les modifications de certains paramètres du climat ayant induit depuis le subatlantique une péjoration de la sécheresse estivale.

Cette aridification saisonnière serait pour une large part responsable de la très grande diversité architecturale des peuplements forestiers potentiels où cohabitent sclérophylles, caducifoliés et laurifoliés.

L'augmentation de la biomasse stationnelle actuellement exprimée dans de nombreux peuplements forestiers potentiels serait aussi la conséquence possible d'une utilisation plus marquée du CO_2 disponible.

BIBLIOGRAPHIE

ABBAS, H., 1986 - Contribution à l'étude de l'aménagement des forêts de Pin d'Alep (*Pinus halepensis*, Mill.) dans le Sud-est méditerranéen français. Thèse Doct. Etat, 1-254 annexes 1-52. Aix Marseille III.

ABI-SALEH, B., BARBERO, M., NAHAL, I. et QUEZEL, P., 1976 - Les séries forestières de végétation au Liban. Bull. Soc. Bot. Fr., 123, 541-560.

AKMAN, Y., 1982 - Climats et bioclimats méditerranéens en Turquie. Ecol. medit. VIII, 1-2, 73-87.

AKMAN, Y., BARBERO, M. et QUEZEL, P., 1979 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne, Phytocoenologia, 5, 1, 1-79 ; 2, 189-296 ; 3, 277-346.

ASCHMAN, H., 1973 - Distribution and pecularity of mediterranean ecosystems, *in* di Castri et Mooney, Elsevier, 11-19.

ASSADOLLAHI, F., BARBERO, M. et QUEZEL, P., 1982 - Les écosystèmes forestiers et préforestiers de l'Iran. Ecol. medit., VIII, 1-2, 365-381.

BALDY, C., BARBERO, M. et QUEZEL, P., 1988 - Caractères biophysiques du modèle sclérophylle en situation de stress hydrique ; le cas du Chêne vert. Coll. Medecos, Montpellier, Water stress. I.U.B.S. Paris, 267-276.

BARBERO, M., BONIN, G., LOISEL, R. et QUEZEL, P., 1990 - Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the Western part of mediterranean Basin. Vegetatio. 87, 151-173.

BARBERO, M., CHALABI, N., NAHAL, I. et QUE-

Tableau 1

Localisation des relevés : 1 Valbonne (30), 2 Le Trabuc (30), 3 Gardiole deRians (83), 4 Défends de Vidauban (83), 5 Morières (83), 6 Courmettes (06)

	1	2	3	4	5	6	
Relevé	100	100	100	100	100	100	
Exposition	W	N	W	NW	SW	W	
Pente	0	0	10	10	20	30	
Substrat	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	Ca	
Sclérophylles							
Quercus ilex	22	44	33	44	32	43	1
Phillyrea media	21	12	22	32	11	11	2
Ruscus aculeatus	11	21	12	+	11	12	3
Rubia peregrina	22	11	23	33	22	11	4
Laurifoliés							
Viburnum tinus	.	11	.	22	11	11	4
Arbutus unedo	12	11	.	12	+	11	3
Ilex aquifolium	+	+	.	.	+	.	5
Taxus baccata	.	.	.	.	11	21	7
Laurus nobilis	.	+	.	11	.	.	6
Hedera helix	22	22	31	22	11	22	1
Daphne laureola	11	11	.	.	+	11	2
Espèces communes aux chênaies vertes et pubescentes							
Lonicera etrusca	11	+	+	11	+	.	1
Carex distachya	+	+	+	+	.	+	4
Viola scotophylla	+	11	11	.	11	.	3
Asplenium onopteris	+	+	.	11	+	.	5
Oryzopsis paradoxa	.	21	.	.	.	.	6
Cyclamen balearicum	.	12	.	.	.	.	7
Epipactis microphylla	+	+	+	+	.	+	2
Espèces des chênaies pubescentes							
Ostrya carpinifolia	.	.	.	.	.	+	13
Acer opalus	+	+	.	.	.	.	11
Quercus pubescens	22	11	11	+	11	12	2
Sorbus torminalis	.	+	+	.	.	+	7
Cornus mas	+	+	+	.	.	.	8
Sorbus aria	11	12	11	11	+	.	3
Sorbus domestica	.	+	.	+	+	.	9
Acer campestre	11	+	+	.	.	+	4
Acer monspessulanum	+	11	11	+	.	.	5
Cytisus sessilifolius	11	21	11	+	12	+	1
Coronilla emerus	21	.	+	.	+	.	10
Viburnum lantana	+	+	.	.	+	11	6
Cotoneaster tomentosa.	+	+	.	.	.	12	
Chrysanthemum corymb.	11	+	12	+	11	11	1
Symphytum tuberosum	+	11	.	+	+	+	2
Cephalanthera rubra	+	.	+	+	+	.	3
Cephalanthera pallens	+	.	.	.	+	+	7
Cicerbita muralis	.	+	.	.	+	.	12
Tamus communis	11	+	+	11	.	+	4
Brachypodium sylvaticum	11	11	.	11	+	.	5
Poa nemoralis	+	.	11	.	.	12	8
Fragaria vesca	.	+	.	+	.	+	9
Viola provincialis	.	.	11	.	.	.	14
Centaurea axillaris	.	+	11	.	.	.	13
Helleborus foetidus	+	+	.	.	+	.	10
Lithospermum purp.-coer.	+	+	.	+	.	+	6
Anemone hepatica	+	+	.	.	+	.	11
Campanula bononiensis	.	.	.	.	.	+	15
Espèces des hêtraies et frênaies							
Fagus silvatica	22	.	.	.	.	.	5
Campanula trachelium .	+	.	+	+	+	1	
Euphorbia dulcis	11	+	.	.	.	.	4
Carex ornithopoda	.	+	.	.	.	.	6
Epipactis latifolia	+	+	.	.	+	.	2
Neottia nidus-avis	+	+	.	.	+	.	3
Tilia platyphyllos	+	.	.	.	.	.	7
Autres espèces							
Hieracium murorum	+	11	+	.	+	+	1
Solidago virga-aurea	+	+	.	+	.	.	2
Polypodium vulgare	+	.	.	+	+	.	3
Geranium purpureum	.	+	+	.	.	.	4

ZEL, P., 1977 - Les formations à conifères méditerranéens en Syrie littorale, Ecologia mediterranea, II, 87-89.

BARBERO, M. et LOISEL, R., 1983 - Les chênaies vertes du Sud-est de la France méditerranéenne. Phytocoenologia, 5, 3, 277-346.

BARBERO, M. et MIGLIORETTI, F., 1987 - Etude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements à Chêne vert et Chêne pubescent en situation pure et mixte. Bull. Ecol., 18, 3, 107-115.

BARBERO, M. et QUEZEL, P., 1989 - Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. Bulletin d'Ecologie, 2, 7-14.

BARBERO, M., LOISEL, R. et QUEZEL, P., 1989 - Perturbations et incendies en région méditerranéenne. Inst. Est. Pyrenaicos Jaca, XII, 409-419.

BARBERO, M., LOISEL, R. et QUEZEL, P., 1991 - *Quercus ilex* in mediterranean region : Biogeography, Ecology, and history. (Int. Coll. Montpellier 09-90). Vegetatio sous presse.

BAZILE-ROBERT, E., 1979 - Flore et végétation du Sud de la France pendant la dernière glaciation d'après l'analyse pédoanthracologique. Thèse 3è cycle USTL Montpellier 1-153.

BEAULIEU, J.-L., 1977 - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse Univ. Aix Marseille III, 1-358.

BENABIO, A., 1982. Bref aperçu sur la zonation altitudinale de la végétation climacique du Maroc. Ecol. medit. VIII, 1-2, 301-315.

BERNARD, J., 1971 - Première contribution de l'analyse pollinique de sédiments marins à la connaissance de l'histoire quaternaire de la végétation Provence. Thèse Doct. de spécialité. Univ. de Provence 1-145.

BEUG, H.-J., 1967 - Probleme des Vegetations Geschichte in Südeuropa. Ber. Dtsch. Bot. Gesellsch., 80, 10, 682-689.

BRANDE, A., 1973 - Untersuchungen zur postglazialen Vegetations Geschichte im Gebiet der Neretva. Niederungen (Dalmahen, Herzegowina). Flora, 162, 1-44.

BRAUN, J., 1915. Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Arch. Sc. Phys. et Nat. Genève, 4, 39-40.

BRAUN-BLANQUET, J., 1936 - La Chênaie d'yeuse méditerranéenne, SIGMA, 45, Mém. Soc. Sc. Nat. Nîmes 1-55.

CALVET, C., 1982 - Une diagnose de la végétation méditerranéenne basée sur le critère d'évapotranspiration. Ecol. medit. VIII, 1-2, 49-72.

CLERC, J., 1988 - Recherches pollenanalytiques sur la paleoecologie tardiglaciaire et holocène du Bas-Dauphiné. Thèse Univ. Aix Marseille III, 1-179 + annexes.

DAGET, P., 1977 - Le bioclimat méditerranéen : analyses des formes climatiques par le système d'Emberger. Vegetatio, 34, 2, 87-104.

DAGET, P. et DAVID, P., 1982 - Essai de comparaison de diverses approches climatiques de la méditerranée. Ecol. medit., VIII, 1-2, 33-48.

EMBERGER, L., 1930 - La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. Rev. Gen. Bot., 42, 641-662, 705-721.

EMBERGER, L., 1939 - Aperçu général sur la végétation du Maroc. Verof. Geobot. Inst. Rübel Zurich, 14, 40-137.

EMBERGER, L., 1955 - Projet d'une classification biogéographique des climats. In «les divisions écologiques du monde». CNRS, Paris, 5-11.

FLAHAULT, C., 1897 - La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française. In Paris Lechevalier 1-180 (publié en 1937).

GAUSSEN, M., 1926. Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. In Lechevalier ed. Paris, 1-526.

GAUSSEN, M., 1954 - Théorie et classification des climats et microclimats. C.R. VIII en Conf. Int. Bot. Paris, 27, 125-130.

HEINZ, C., 1988 - Dynamique des végétations holocènes en méditerranée Nord occidentale

d'après l'anthracologie des sites préhistoriques : méthodologie et paleoécologie. Thèse U.S.T.L., 1-275.

LONG, G., 1957 - The bioclimatology and vegetation of eastern Jordan. FAO, 52, 2, 2, 1-97.

MAIRE, R., 1924 - Etude sur la végétation et la flore du grand Atlas et du moyen Atlas marocains. Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc, 7, 32-99.

MEHER-HOMJI, V., 1960 - Les climats du sous-continent indien et leurs types analogues dans le monde. Thèse Fac. Sc. Toulouse 1-190.

MICHALET, R., 1991 - Une approche synthétique biopédoclimatique des montagnes méditerranéennes : exemple du Maroc septentrional. Thèse de spécialité, Université J. Fourier, Grenoble (28 mai 91)

MIGLIORETTI, F., 1987 - Ecologie et dendrométrie des peuplements purs et mélangés de Chêne vert (*Quercus ilex* L.) et de Chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd) en Provence. Thèse Doc. Etat. Univ. Aix Marseille III, 1-218, 1-74 annexes.

MILLER, P.C., 1982 - Some bioclimatic and pedologic influences on the mediterranean type region of South Africa, Ecol. medit., VIII, 143-156.

MOONEY, M.A., 1982 - Mahetat, plantform, and plant water relations in mediterranean climate regions. Ecol. medit., VIII, 1-2, 481-490.

NICOL-PICHARD, S., 1987 - Analyse pollinique d'une séquence tardi et postglaciaire à Tourves (Var, France). Ecol. medit., XIII, 1-2, 29-42.

OZENDA, P., 1975 - Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. Doc. Cart. Ecol. 16,1-32.

PONS, A., 1981 - The history of the mediterranean shrublands. Ecosystems of the world., 11, 131-138, Elsevier édit.

PONS, A. et REILLE, M., 1988 - The holocene and upper pleistocene pollen record from Padul (Granda, Spain) a new study. Paleogeography, paleoclimatology, paleoecology, 66, 1-13.

QUEZEL, P., 1974 - Les forêts du pourtour méditerranéen. UNESCO. Man and biosphère. 660-3, 1-35.

QUEZEL, P., 1976 - Les forêts du pourtour méditerranéen. Not. techn., M.A.B., 2, 9-34.

QUEZEL, P., 1979 - La région méditerranéenne et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum méditerranéen. Forêt médit., 1, 1, 7-18.

QUEZEL, P., 1981 - The study of plant grouping in the countries surrounding the mediterranean : some methodological aspects. Ecosystems of the world. Mediterranean shrublands. Elsevier, Goodall edit, 87-92.

QUEZEL, P., 1989 - Mise en place des structures de végétation circum-méditerranéennes actuelles. Proceed. Man and Biosphère Symposium. Landscape Ecology, W.J. Clawson edit. Univ. Calif. Davis 16-32.

QUEZEL, P., BARBERO, M. et AKMAN, Y., 1980 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. Phytocoenologia, 8, 3-4, 365-519.

QUEZEL, P. et BARBERO, M., 1982 - Définition and characterization of mediterranean-type ecosystems. Ecol. Medit., 1-2, 15-29.

QUEZEL, P. et BARBERO, M., 1989 - Les forêts méditerranéennes. Problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. Acta Botanica Malacitana. 23, 13-152.

QUEZEL, P. et BARBERO, M., 1989 - Zonation altitudinale des structures forestières de végétation en Californie méditerranéenne. Leur interprétation en fonction des méthodes utilisées sur le pourtour méditerranéen. Ann. Sc. Forest. Elsevier édit. 46, 3, 233-250.

REILLE, M., 1975 - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la montagne corse. Thèse Univ. Aix Marseille III, 1-206.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1976 - Phytosociological and chorological aspects of the Mediterranean Region. Doc. Phytosoc., 15-18, 137-145.

RIVAS-MARTINEZ, S., 1982 - Etages bioclimatiques, secteurs chorologiques et séries de l'Espagne méditerranéenne. Ecol. medit. VIII, 1-

pagne méditerranéenne. Ecol. medit. VIII, 1-2, 275-299.

ROCHE, P., 1988 - Analyse de l'évolution de la composition floristique de peuplements de *Quercus ilex* C. et de peuplements de *Quercus pubescens* Willd. après différents traitements en forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var). Mém. DEA. Univ. Aix Marseille III, 1-34.

ROMANE, F., 1991 - Régénération on *Quercus ilex* ecosystems in Languedoc (Int. Coll. Montpellier 09-90) Vegetatio sous presse.

SAUVAGE, C., 1963 - Etages bioclimatiques in Atlas du Maroc. Comm. Nat. Geo. Maroc, 1-44.

SIRABELLA, G., 1987 - Etude diachronique comparée des peuplements de Chênes verts en Provence. Mémoire DEA Univ. Aix Marseille III, 1-37.

THINON, M., 1978 - Quelques aspects floristiques et pédologiques de l'incidence écologique des reboisements du Mont Ventoux. La Terre et la Vie suppl. 1, 69-109.

TRABAUD, L., 1987 - Dynamics after fires of sclerophyllous plant communities in the mediterranean Bassin. Ecol. Medit., XIII, 14-25.

TRIAT-LAVAL, M., 1978 - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse Univ. Aix Marseille III, 1-343.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 13-39

Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe

Marcel BARBERO*, Christine BAYET**, Abdulillah HAMMOUD*,
Claire LARACINE-PITTET** et Philippe LEBRETON**

(Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléo-écologie)
U.A. 1152 du C.N.R.S.

RESUME

Trois taxons ont été décrits pour réunir les genévriers communs de l'Ancien Monde : *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak, *Juniperus hemisphaerica* Presl. Leurs populations présentent une grande variabilité et les critères morphologiques (port et feuillage) ne permettent pas toujours de les séparer sans ambiguïté. Pour parvenir à une approche plus complète de la diversité biologique au sein de ce groupe, 450 spécimens ont été soumis à l'analyse proanthocyanique (prodelphinidine). Une approche multicritères (morphologique, géographique, écologique et biochimique) a tout d'abord permis de caractériser les profils référentiels de *J. communis* (23 spécimens), *J. alpina* (18 spécimens) et *J. hemisphaerica* (19 spécimens).

Ces types ont ensuite guidé une analyse de populations présentes dans différents massifs montagneux, mettant en évidence selon les secteurs des processus d'introgression (*J. communis* x *J. alpina* ; *J. communis* x *J. hemisphaerica*) qui expriment l'originalité des îles (Corse), ou de certains massifs fonctionnant comme des îles biogéographiques continentales (Ventoux, Lure, Apennins). Plus généralement, les genévriers rampants des montagnes méditerranéennes (Sierra Nevada) et péri-méditerranéennes (Pyrénées, Massif Central, Mont Ventoux, Alpes du Sud *pro parte*) ne relèvent pas du taxon «*nana*», restreint aux Alpes et à quelques «îles» (Corse, Apennins) ; ils sont à rattacher fondamentalement au taxon *communis* (*sensu stricto*), comme d'ailleurs les populations scandinaves et baltes, quel qu'en soit le port.

La diversité biologique très marquée de *Juniperus* aggr. *communis* L. conduit les auteurs à discuter des origines phylogénétiques des principaux taxons, et à construire un nouveau schéma biogéographique de leur répartition. Des hypothèses sont formulées quant aux conséquences écologiques de la structuration biochimique des populations étudiées sur les tactiques de dissuasion des herbivores.

MOTS-CLES : Ecologie, variabilité proanthocyanique, diversité biologique, *Juniperus communis*, *Juniperus alpina*, *Juniperus hemisphaerica*.

SUMMARY

Three taxa have been described to study common junipers of the old world: *Juniperus communis* L., *Juniperus alpina* (Suter) Celak and *Juniperus hemisphaerica* Presl.. Their populations show a large variability and morphological criteria (habit and leaf morphology) do not always make it possible to differenciate between them. Proanthocyanic (prodelphinidin) analysis was performed on 450 specimens to better understand biological diversity within this complex. A multi-criteria approach (morphology, geography, ecology and biochemistry) yielded reference profiles for *J. communis* (23 specimens), *J. alpina* (18 specimens) and *J. hemisphaerica* (19 specimens).

These types were used as guidelines for the analysis of populations found in several mountain ranges which showed, depending on the area, introgression processes (*J. communis* x *J. alpina*; *J. communis* x *J. hemisphaerica*)

* Laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme, Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F - 13397 MARSEILLE Cedex 13

** Laboratoire de Biochimie Végétale, Université LYON-I, 43 Boulevard du 11 novembre 1918, F - 69622 VILLEURBANNE Cedex

revealing the originality of either islands (Corsica) or some mountains that function as continental biogeographic islands (Mount Ventoux, Lure Mountain, Apennines). Creeping junipers found in Mediterranean (Sierra Nevada) and peri-Mediterranean (Pyrénées, Massif Central, Mount Ventoux, Southern Alps *pro parte*) mountains do not generally belong to the *«nana»* taxon which is restricted to the Alps and some «islands» (Corsica, Apennines). They are fundamentaly linked with the *«communis»* taxon (*sensu stricto*) as are Scandinavian and Baltic populations, whatever their habit.

The very high biological diversity of *Juniperus aggr. communis* L. led the authors to discuss the phylogenetic origins of the main taxa and to propose a new biogeographic scheme for their distribution. Hypotheses are made concerning the ecological consequences of the studied populations' biochemical structuration on strategies for repelling herbivores.

KEY WORDS : Ecology, proanthocyanic variability, biological diversity, *Juniperus communis*, *Juniperus alpina*, *Juniperus hemisphaerica*.

INTRODUCTION

La place occupée par les Genévriers dans les formations préforestières, de dégradation et de landes d'altitude, ainsi que leur rôle dans la dynamique de la végétation, ne sont plus à démontrer, notamment dans le domaine méditerranéen (QUEZEL et BARBERO, 1981 et 1989). Encore convient-il, pour préciser ce rôle, d'appréhender exactement les taxons en cause, la diversité biologique de leurs populations ainsi que leur structure, en relation avec leur histoire et leur environnement.

Ainsi, la question a-t-elle été maintes fois débattue du statut taxonomique à accorder au Genévrier «commun», pris au sens le plus large : convient-il d'y voir une seule espèce regroupant l'ensemble des taxons morphologiquement apparentés (eurasiatiques, nord-africains et nord-américains ; voir GAUSSEN, 1968) (1), ou bien doit-on distinguer - en n'envisageant ici que les Genévriers de l'Ancien Monde - au moins trois entités respectivement spécifiées comme *Juniperus communis* L., *Juniperus nana* Willd. et *Juniperus hemisphaerica* Presl. ?

Morphologie (de la plante, des aiguilles, des galbules) et biogéographie n'étant point parvenues à départager les points de vue, nous nous sommes proposés d'ajouter aux divers critères ceux d'ordre chimiotaxonomique découlant de la séquence causale : ADN nucléaires/ARN messagers/protéines enzymatiques/substrats primaires/métabolites secondaires ; les flavonoïdes (groupe des polyphénols) sont ici retenus, comme ils l'ont été avec profit chez deux autres espèces de Genévriers, *Juniperus phoenicea* L. (LEBRETON et RIVERA, 1988) et *Juniperus thurifera* L. (GAUQUELIN *et al.*, 1988).

(1) Au sein du sous-genre *Oxycedrus*, il s'agit des taxons regroupés dans la section III *Rigidoides*, distincte de la précédente, *Oxycedroides*, par la présence d'une seule bande stomatique sur la face supérieure des aiguilles.

PARTIE EXPERIMENTALE

1. ANALYSE BIOCHIMIQUE

Le traitement acide à chaud (HCl 2 N, 40 mn au bain-marie-bouillant) de 2,00 g de feuillage sec pulvérisé génère les anthocyanes cyanidine et delphinidine à partir des proanthocyanidines natives (la seconde molécule ne diffère de la première que par la présence d'un hydroxyle supplémentaire sur le phényle latéral). Après filtration, la mesure de la D.O. à 535 nm permet le dosage global (mg.g-1) des (pro) anthocyanidines.

La séparation par C.L.H.P. (Chromatographie Liquide Haute Pression) donne accès au pourcentage (+/- 1 %) des deux substances (Colonne C 18 MicroBondapak Waters, granulométrie 10 microns ; longueur 30 cm, diamètre 0,4 cm. Solvant Eau/méthanol/acide acétique 6/3/1, débit 1 ml.mn-1. Détection à 546 nm. Temps de rétention : 6,9 mn pour la delphinidine, 9,1 mn pour la cyanidine).

Le produit des deux mesures (mg.g-1 x %) permet d'obtenir la teneur absolue (+/- 5 % relatifs) de chaque proanthocyanidine. L'ensemble des résultats figure dans le tableau 1 présenté à la fin du texte.

2. DEFINITION DES TYPES CHIMIQUES

Dans un premier temps, il importe de définir le profil proanthocyanique moyen de chacun des trois taxons étudiés, à partir de spécimens ne prêtant flanc à aucune critique du point de vue de leur rattachement botanique ; les critères géographiques (latitude), écologiques (altitude) et morphologiques (port de l'arbuste et aspect des aiguilles) ont été mis à contribution sur la base d'une stratégie d'échantillonnage stratifiée. Par commodité, les trois taxons sont ici considérés

comme autant d'espèces, sans préjuger des conclusions à tirer de leur étude ultérieure.

2.1. Genévrier commun

Ont été retenus 25 spécimens répondant *simultanément* aux quatre critères suivants (2) :

- port érigé (hauteur > 50 cm) ;
- aiguilles dressées, piquantes ;
- altitude faible (< 1100 m) ;
- latitude élevée (> 45° N, France).

Leurs caractéristiques proanthocyaniques moyennes et extrêmes sont les suivantes :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 2,4 +/- 0,7 mg/g (extrêmes : 1,4 et 3,8 mg/g) ;
- prodelphinidine relative, L.D.% = 15 +/- 8 % (extrêmes : 3 et 39 %).

2.2. Genévrier nain

Les quatre critères observés de façon concomittante sur 18 individus sont :

- port rampant, ou prostré ;
- aiguilles apprimées, peu piquantes ;
- altitude élevée (> 1600 m) ;
- latitude élevée (> 45° N, soit à partir de la Tarentaise incluse).

On observe :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 6,9 +/- 1,7 mg/g (extrêmes : 4,2 et 10,0 mg/g) ;
- prodelphinidine relative, L.D.% = 72 +/- 8 % (extrêmes : 55 et 87 %).

2.3. Genévrier hémisphérique

Ce taxon est défini par les critères :

- port intermédiaire et/ou variable (prostré à semi-érigé) ;
- aiguilles plutôt dressées et piquantes ;
- altitude élevée (> 1500 m) ;
- latitude faible (< 40° N).

Il s'agit en fait de 19 individus prélevés dans 3 stations du massif de la Djurdjura (Kabylie, Algérie) (3) ; on obtient :

- proanthocyanidines totales, L.A. = 6,8 +/- 0,9 mg/g (extrêmes : 4,9 et 8,2 mg/g) ;
- prodelphinidine relative, L.D.% = 42 +/- 13 % (extrêmes : 21 et 62 %).

Les résultats sont résumés dans le tableau 2 et représentés par la figure 1.

Tableau 2

Taxon	*communis* (n = 25)	*nana* (n = 18)	*hemisphaerica* (n = 19)
L.A. (mg/g)	2,4 +/- 0,7	6,9 +/- 1,7	6,8 +/- 0,9
Extrêmes	1,4 à 3,8	4,2 à 10,0	4,9 à 8,2
L.D. %	15 +/- 8	72 +/- 8	42 +/- 13
Extrêmes	3 à 39	55 à 87	21 à 62
L.D. (mg/g)	0,3 +/- 0,2	5,0 +/- 1,6	2,9 +/- 1,1
Extrêmes	0,1 et 1,1	2,6 et 7,8	1,3 et 4,4

Assorties d'un écart-type autour des moyennes, ces valeurs définissent le «noyau dur» de chacun des trois taxons.

La comparaison des valeurs proanthocyaniques (test t de Student, $p < 0,001$) montre alors que *J. communis* se distingue à tous égards des deux autres taxons, alors que *J. nana* et *J. hemisphaerica*, rigoureusement comparables quant à la teneur en proanthocyanes totales, se distinguent significativement par leurs teneurs (relatives et absolues) en prodelphinidine. Un graphe (figure 1) combinant les deux variables expérimentales L.A. et L.D.% définit ainsi trois polygones distincts correspondant aux trois taxons, tout en faisant ressortir la proximité (domaine L.D.% = 55 à 60 %) des deux taxons *nana* et *hemisphaerica*. Pour ce qui concerne la teneur proanthocyanique globale, la valeur critique se situe vers 4,5 mg/g, séparant ainsi à nouveau *communis* et *nana/hemisphaerica*.

Pour les Genévriers nain et commun, ces résultats confirment tout en les amplifiant ceux précédemment fournis par l'un d'entre nous (LEBRETON, 1979), qui concluait en faveur de la caractérisation spécifique des deux entités systématiques correspondantes. L'étude morpho-anatomique conduite depuis par l'un d'entre nous (HAMMOUD, 1986) va dans le même sens : aiguilles de longueur comprise entre 7,7 et 13,2 mm (moyenne : 10 mm) pour *nana*, alors qu'elle oscille de 15 à 22,5 mm (moyenne : 18 mm) pour *communis*. Bien que portant sur un nombre restreint de spécimens (5 et 8 respectivement), la caractéristique du diamètre stomatique appuie cette distinction ; il est égal à 880-1070 microns dans le premier cas, contre 520-770 dans le second.

(2) Ce qui ne signifie pas que des individus ne répondant pas simultanément à ces critères ne puissent relever du taxon *communis* ; de même pour les autres.

(3) Le type de l'espèce provenant de Sicile, mais ne nous ayant pas été accessible, la provenance «Djurdjura» constitue donc un «paratype chimique» du taxon.

Pour le Genévrier hémisphérique, les conclusions doivent être plus nuancées, d'autant que font (pour l'instant) défaut les données biométriques. La concordance des teneurs globales en proanthocyanidines avec celles du Genévrier nain (6,9 et 6,8 mg/g respectivement) amène à rapprocher les deux taxons, le premier pouvant dériver du second par régression de la synthèse en prodelphinidine (4). Corrélativement, et malgré un certain recoupement des teneurs relatives en prodelphinidine (autour de 25-30 %), les proanthocyanidines totales, qui ne dépassent pas 4 mg/g chez *J. communis*, sont un critère absolu pour écarter tout rapprochement avec *J. hemisphaerica* (L.A. > 4,5 mg/g).

Si, pour les trois pôles biogéographiques ci-dessus mentionnés, les critères synthétiques proposés permettent sans problèmes majeurs de déterminer l'appartenance taxonomique du gr. *communis*, la situation est autrement plus complexe lorsqu'on aborde le cas de certaines populations isolées en zone continentale ou insulaire, au sein desquelles de nombreux spécimens ont été prélevés (transects altitudinaux, de la zone pré-alpine à la zone intra-alpine, massifs isolés, îles, etc., voir tableau). Nous présentons quelques exemples documentés de telles situations.

3. SITUATIONS LOCALES

3.1. Sierra Nevada (Espagne)

Les avis sont partagés quant à l'attribution spécifique des genévriers prostrés de Sierra Nevada, présents de 1600 à plus de 3000 m d'altitude. Pour certains auteurs (CARRIERE, 1867 ; QUEZEL, 1953), il s'agit «simplement» de *nana*, alors que pour d'autres (dont DO AMARAL FRANCO, 1962), c'est bien au taxon *hemisphaerica* (espèce ou sous-espèce) que l'on a affaire. Notre étude a porté sur 24 spécimens, prélevés à toutes cotes en 2 (3) missions distinctes.

Des résultats (tableau 1 et figure 2) semblent se dégager deux idées-force, qui devront être nuancées ultérieurement :

- un seul individu (n° 219 ; L.A. = 7,4 mg/g, L.D.% = 66 %) semble pouvoir être rapporté au taxon *nana*, le plus riche après lui (n° 180 : 7,1 mg/g et 44 %) relevant alors du type *hemisphaerica* ;
- à première vue, aucune «logique» biochimique ne semble se faire jour avec l'altitude, des individus à faible teneur pouvant être observés à des cotes très élevées (n° 233 : 3020 m ; 5,6 mg/g et 8 %), et inversement (n° 180 encore : 2400 m, mais aussi n°126 : 2400 m ; 3,7 mg/g et 45 %).

Peut-on pour autant conclure que nous sommes en présence (quasi) exclusive de *J. hemisphaerica*, distribué au hasard au sein d'une population écologiquement isolée sur un massif ? Au vu du paratype algérien, seuls 3 (voire 4) individus pourraient être considérés comme tels (n° 180, 183, 222 ; 126 : L.D.% = 39 à 45 % ; L.A. = 3,7 à 7,1 mg/g), alors que la plupart des autres spécimens relèveraient plutôt d'un profil *communis* (L.D.% < 20 % ou L.A. < 3,5 mg/g). En outre, un certain effet-altitude est décelable, bien que ténu, comme le montre le regroupement des spécimens en 5 tranches altitudinales (tableau 3).

Tableau 3

Tranche d'altitude :	Effectifs	L.A. (mg/g)	L.D.%
1700 à 2100 m exclus	5	3,1 +/- 0,9	11 +/- 7%
2100 à 2350 m exclus	4	3,3 +/- 0,6	9 +/- 5%
2350 à 2600 m exclus	6	4,0 +/- 1,6	25 +/- 19%
2600 à 2800 m exclus	5	4,3 +/- 2,0	21 +/- 25%
2800 à 3020 m	4	4,6 +/- 1,1	29 +/- 15%

La différence entre les deux sous-groupes (cote critique 2350 m) ainsi mis en évidence est significative (test t) pour la teneur relative en prodelphinidine : 10 +/- 6 vs 24 +/- 19 % ; t = 2,06, d.d.l. = 22, p = 0,05).

Doit-on pour autant assimiler directement à l'entité *communis* les (9) échantillons de faibles altitudes (< 2350 m) et/ou teneurs en proanthocyanes (< 4 mg/g ; < L.D.% = *ca.* 20 %) ? Non seulement le recoupement des deux paramètres n'est pas univoque, nous l'avons vu, mais une structure peut être proposée pour l'ensemble des individus considérés comme population(s), qui suggère un processus d'hybridation entre deux «types proanthocyaniques», l'un riche (L.D.% > 59 %), l'autre pauvre (L.D.% < 29 %) en prodelphinidine.

Cette démarche est appuyée par l'aspect des histogrammes construits à partir des 3 taxons «purs» (62 individus), ou de l'ensemble des 425 spécimens issus d'Europe moyenne et méditerranéenne (voir figure 3). On définit ainsi trois domaines A, B et C recoupant pour partie les 3 taxons, et scindant l'échantillon névadéen en trois sous-ensembles manifestement inégaux par rapport à l'effort d'échantillonnage réalisé.

(4) Le parallèle morphologique est évident ; on peut parler de vicariance à propos de ces deux formes prostrées d'altitude, l'une méditerranéenne, l'autre médio-européenne.

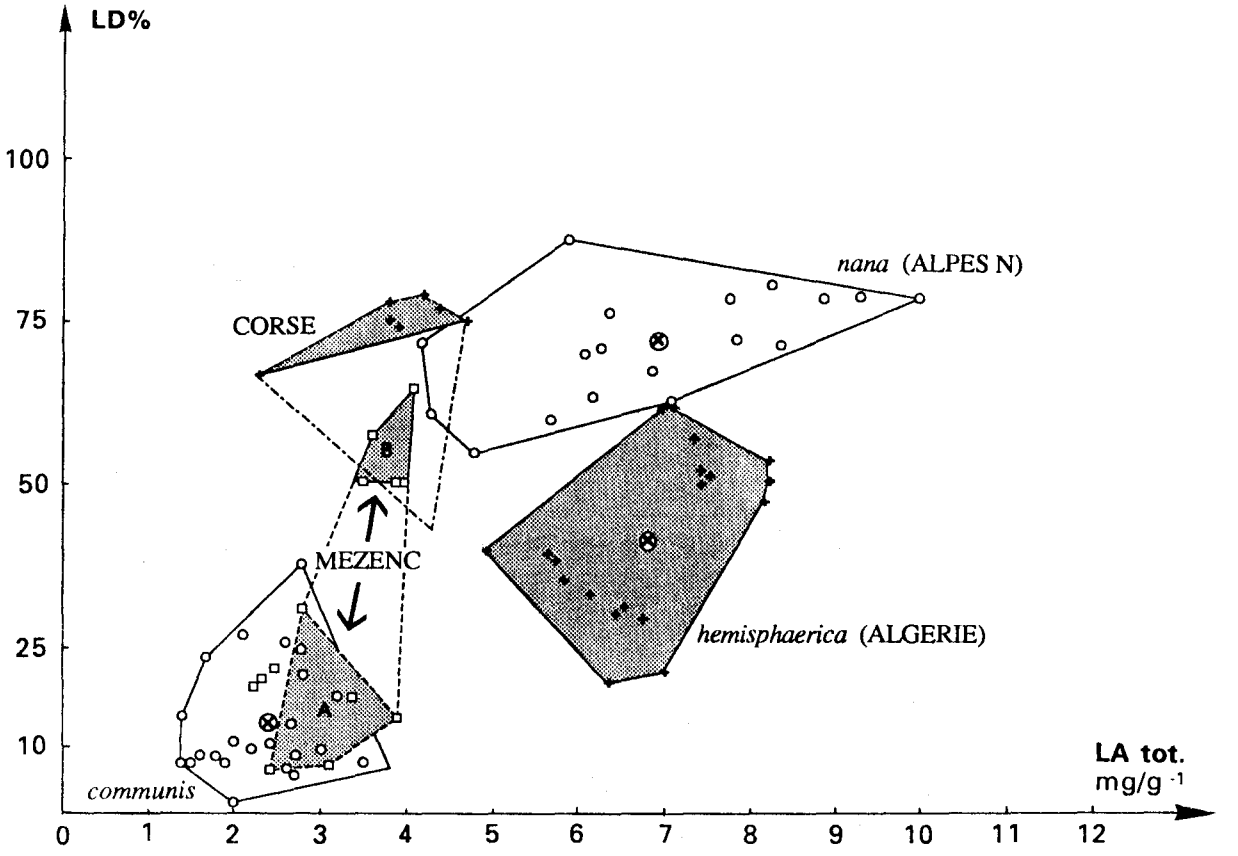


Figure 1.- Définition des taxons *nana, communis* et *hemisphaerica* (ainsi que des origines Corse et Mézenc)

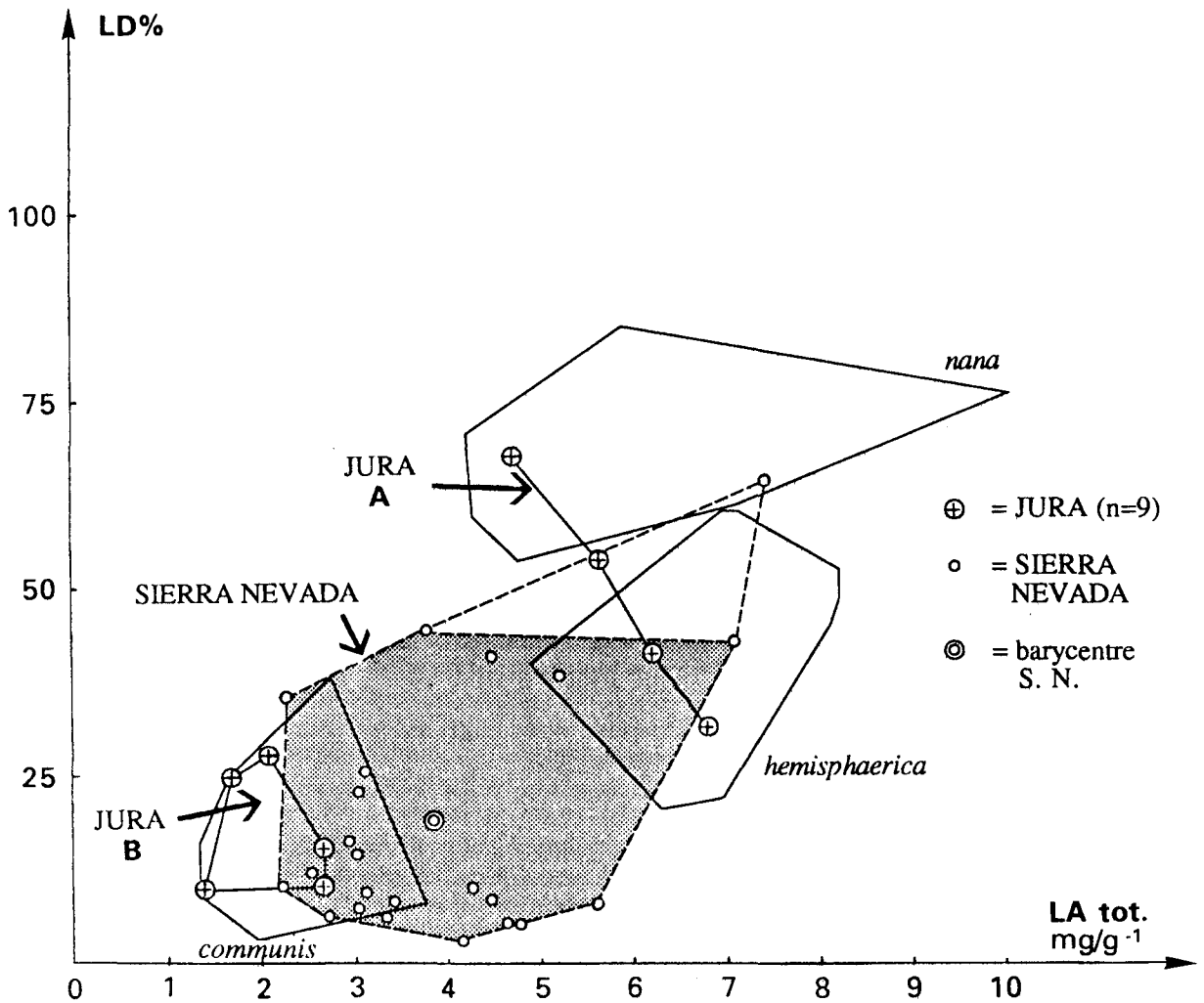


Figure 2.- Situation des origines Sierra Nevada et Jura, par rapport aux trois taxons de référence

Tableau 4

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	2350(370)	3,5(0,9)	10(6)	18	18,1
B (29-59 %)	2600(230)	4,5(1,8)	41(4)	5	5,4
C (> 59 %)	2600	7,4	66	1	0,4
Ensemble	2415(350)	3,9(1,4)	19(17)	24	24

Valeurs extrêmes, 5 et 66 % pour L.D. (avec p(d)=0,87)
(entre parenthèses, écarts-types)

Tableau 5

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1850(235)	3,5(0,6)	18(6)	22	21,7
B (29-59 %)	1950(390)	4,0(0,4)	43(6)	8	7,7
C (> 59 %)	-	-	-	0	0,7
Ensemble	1875(280)	3,7(0,6)	25(13)	30	30

Valeurs extrêmes, 8 et 52 % pour LD (avec p(d) =0,85)

Les effectifs des 3 sous-ensembles autorisent tout à fait l'hypothèse d'un croisement entre deux types extrêmes, conduisant à un sous-ensemble intermédiaire, en application de la formule binomiale $p^2 + 2pq + q^2$ (où p et q sont les fréquences respectives des deux génômes parentaux) (Loi de HARDY-WEINBERG).

Doit-on voir alors dans les genévriers prostrés de Sierra Nevada le résultat actuel d'une hybridation ancienne (5) entre *communis* et *nana* ? Ou bien le signe actuel de l'expression d'un large polymorphisme du taxon *hemisphaerica*, analogue à celui connu par ailleurs pour l'espèce *J. thurifera* (IDRISSI HASSANI, 1985 ; GAUQUELIN *et al.*, 1988) ? Dans ce dernier cas, la biosynthèse de la prodelphinidine serait gouvernée par le jeu de deux allèles, respectivement «prodelphinidine forte» D et «faible» d ; les deux types extrêmes sont alors homozygotes pour le(s) gène(s) considéré(s), tandis que les individus intermédiaires sont hétérozygotes pour le même système génétique. Les effectifs observés sont en très bon accord pour une fréquence p(d) ici égale à 0,87 (q(D) égal à 0,13 par complémentarité).

Ces propositions ne sont pas fondamentalement contradictoires, mais doivent être éclairées par l'étude d'autres situations, afin d'en éprouver la portée générale.

3.2. Pyrénées (françaises)

Nous avons affaire à un ensemble plus homogène que précédemment, biochimiquement parlant, ce qui peut être éventuellement rapporté à une moindre amplitude altitudinale, sinon écologique des territoires colonisés par les Genévriers étudiés (6). Si une logique altitudinale est ici très difficile à déceler, une structure génétique analogue à la précédente n'en est pas moins parfaitement soutenable (tableau 5).

La comparaison (figure 4) des polygones proanthocyaniques montre un recoupement non négligeable de la population névadéenne à la fois avec les types *hemisphaerica* et *communis*. Pour la population pyrénéenne par contre, si un recoupement notable (8 individus sur 30) apparaît avec le polygone *communis*, aucun n'est visible avec le type *hemisphaerica* ! Le phénomène est dû à une teneur absolue significativement différente entre les deux ensembles (L.A. = 6,8 +/- 0,9 *vs* 3,7 +/- 0,6 mg/g ; t = 14,2, d.d.l. = 47, p < 0,001) (7). La position intermédiaire du polygone pyrénéen et l'alignement des 3 barycentres suggère alors que la métapopulation pyrénéenne puisse résulter d'une introgression de *hemisphaerica* par *communis*, ou réciproquement.

3.3. Massif Central (oriental : Mézenc et Meygal)

Le nombre plus faible de spécimens ne laisse toutefois pas de doute quant au rattachement de cette population (pour laquelle l'attribution *nana* a été également formulée par certains auteurs, en raison d'un port buissonnant à prostré) au modèle génétique précédent (tableau 6 et figure 1).

Tableau 6

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1680(55)	3,2(0,6)	13(5)	4	4,2
B (29-59 %)	1485(160)	3,6(0,5)	49(10)	5	4,6
C (> 59 %)	1730	4,1	65	1	1,2
Ensemble	1590(160)	3,5(0,6)	36(22)	10	10

Valeurs extrêmes, 8 et 65% pour L.D. (avec p(d)=0,65)

(5) Ancienne, car nous serons amenés à conclure à l'absence actuelle de ces deux taxons «purs» en Espagne (méridionale) et même en Afrique du Nord.

(6) Les prélèvements concernent en effet plusieurs départements (Ariège, Pyrénées-Orientales, Haute-Garonne, Pyrénées-Atlantiques, Hautes-Pyrénées) ; on peut parler de superpopulation.

(7) La différence entre les teneurs relatives en prodelphinidine est également significative (t = 4,37, d.d.l. = 47, p < 0,01). Il en est de même pour la Sierra Nevada comparée à *hemisphaerica* de Djurdjura (t = 7,65 et 4,76 respectivement pour L.A. et L.D.%).

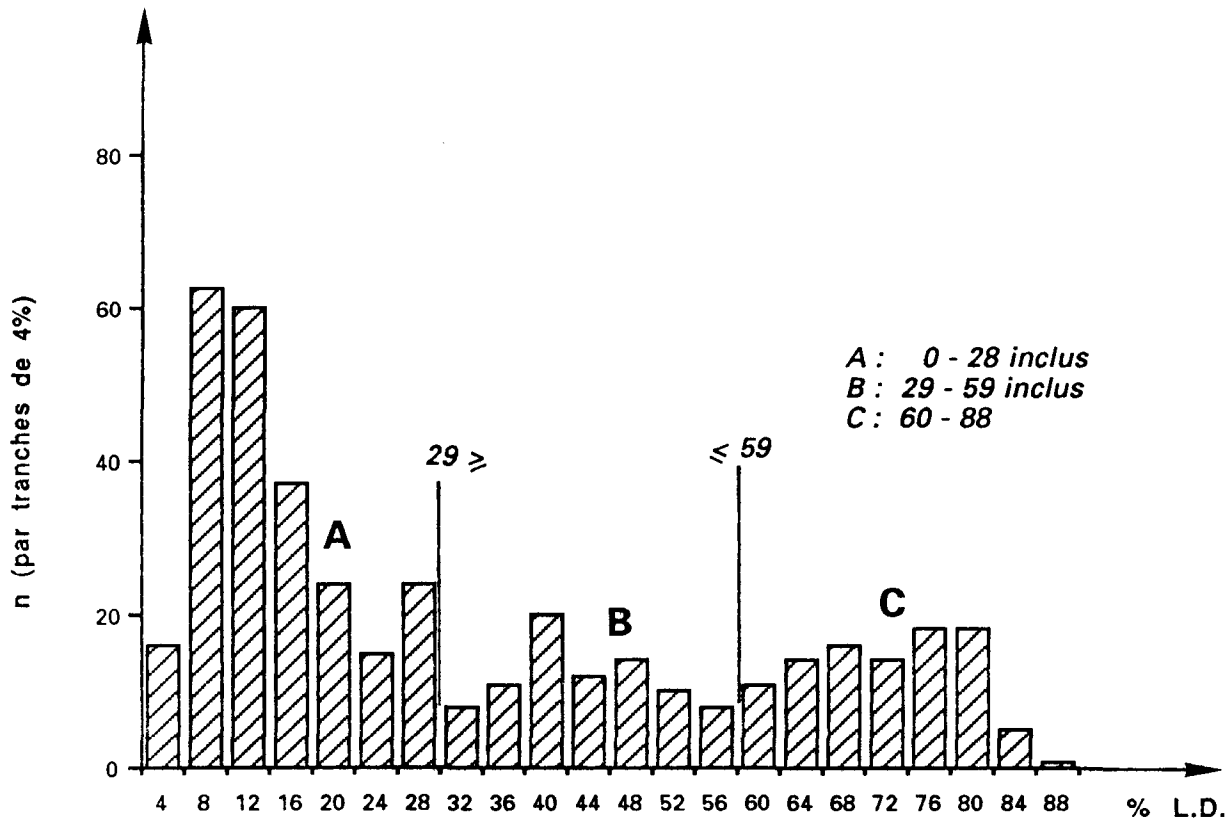


Figure 3.- Définition des types proanthocyaniques A,B, C.

Les valeurs calculées ont été obtenues pour une fréquence p(d) égale à 0,65, assez nettement inférieure donc aux deux valeurs précédentes (0,87 et 0,85), ce qui dénote un moindre poids du type *communis*.

3.4. Mont Ventoux et Montagne de Lure

Compte-tenu du nombre assez élevé d'individus étudiés à cet égard (n = 37), le modèle précédent s'applique encore parfaitement à la population «montagnarde» (= > 1000 m) du Ventoux, où l'un d'entre nous (BARBERO *et al.*,1978) a signalé l'influence du taxon *hemisphaerica* il y a une dizaine d'années déjà. On obtient une fréquence p(d) = 0,64, identique à celle du Mézenc (tableau 7 et figure 5).

Tableau 7

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (> 29 %)	1465(225)	2,7(0,7)	15(8)	15	15,1
B (29-59 %)	1390(235)	3,1(0,7)	45(10)	17	17,0
C (> 59 %)	1610(170)	4,0(0,9)	64(5)	5	4,8
Ensemble	1450(230)	3,0(0,9)	35(20)	37	37
Valeurs extrêmes, 4 et 72% pour L.D. (avec p(d)=0,64)					

Si nous prenons simultanément en compte les valeurs de L.D.% (> 59 %) et de L.A. (> 4,5 mg/g) (cf. figure 1), seuls deux individus (n° 24 et 325) répondent sans ambiguïté aux critères *nana*. «Type C» et «taxon *nana*» ne sont donc pas des notions parfaitement superposables dans la réalité biologique ; d'une manière générale, l'abaissement de la teneur absolue (mg/g) chez un individu pourvu d'une valeur L.D.% compatible avec *nana* ou *hemisphaerica* traduit probablement l'effet d'une introgression ancienne par *J. communis*.

Bien que d'altitude comparable, et proche (*ca.* 35 km E), la Montagne de Lure offre une situation nettement différente, bien que toujours soumise au modèle général (tableau 8 et figure 5).

Tableau 8

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1700	4,4	4	1	0,2
B (29-59 %)	1600	4,8	35	1	1,8
C (> 59 %)	1660(260)	6,2(0,9)	69(6)	5	5,0
Ensemble	1660(220)	5,7(1,1)	55(26)	7	7
Valeurs extrêmes, 4 et 77% pour L.D. (avec p(d)=0,15)					

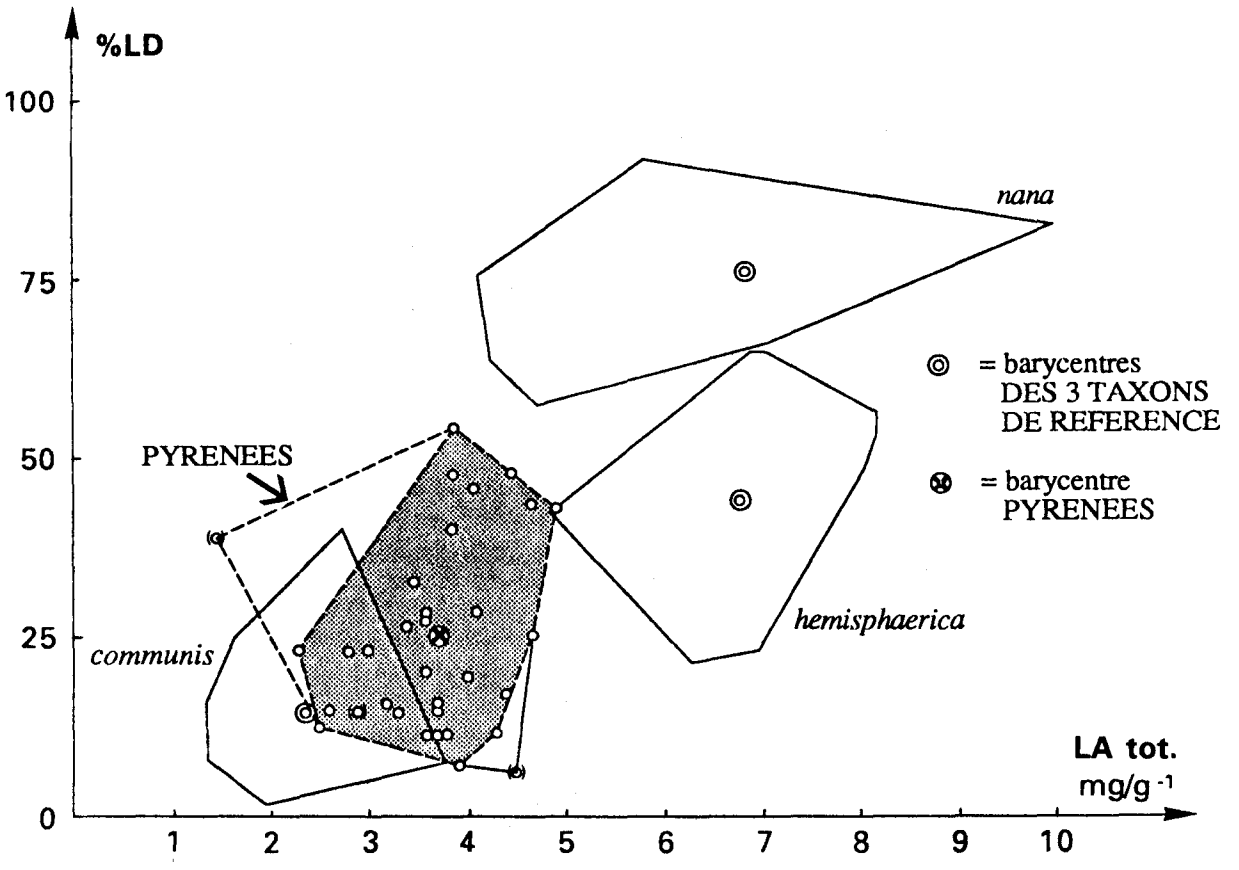


Figure 4.- Situation de l'origine Pyrénées par rapport aux trois taxons de référence

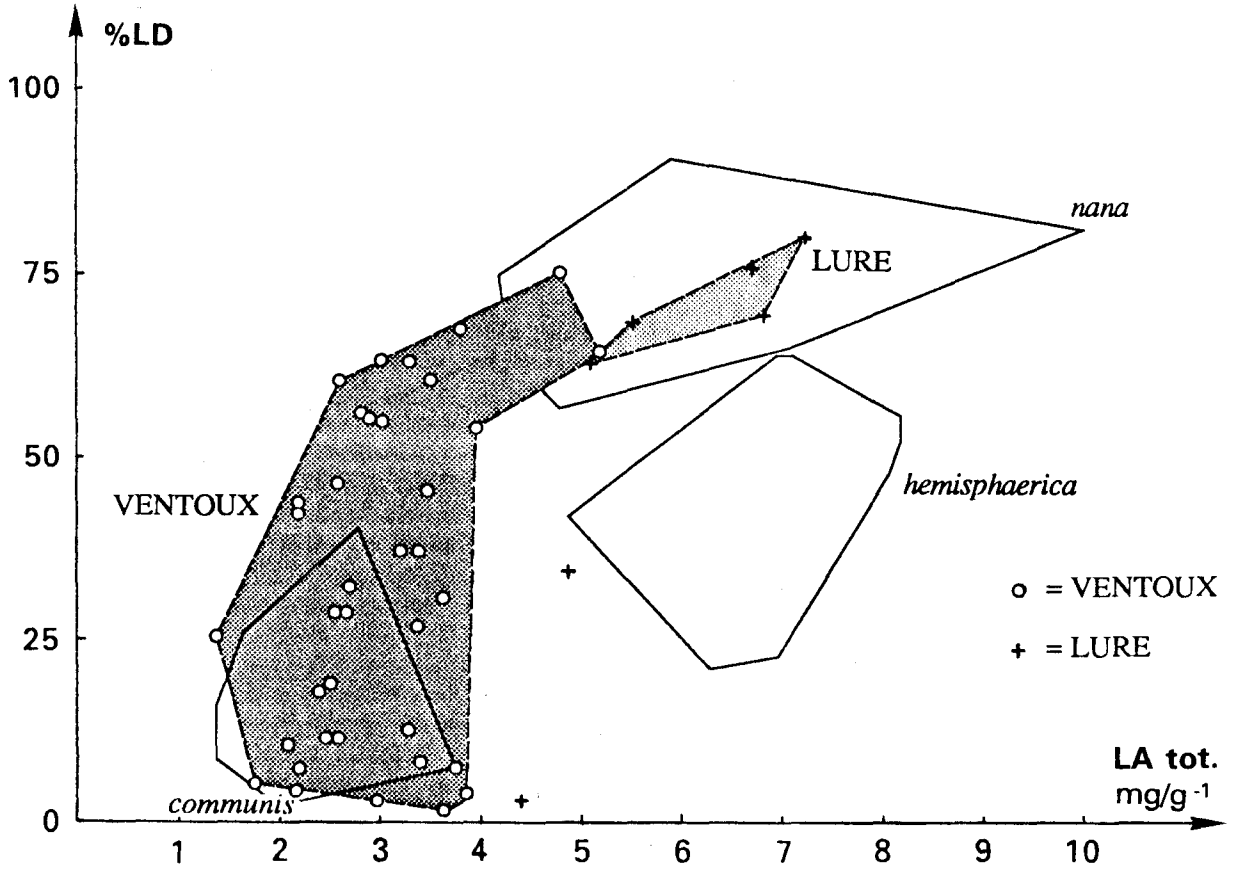


Figure 5.- Situation des origines Ventoux et Lure par rapport aux taxons de référence

Ainsi, non seulement la fréquence p(d) s'abaisse-t-elle à 0,15 et le sous-ensemble C devient-il majoritaire, mais tous les individus qui le composent répondent aux deux critères proanthocyaniques du taxon *nana* (L.A. > 4,5 mg/g ; L.D. > 59 %) : il y a ici convergence des caractéristiques génétiques et taxonomiques. Les deux massifs du Ventoux et de Lure, proches l'un de l'autre mais géographiquement bien séparés, constituent donc des «îles biogéographiques» au sein desquelles, malgré les apports extérieurs, les populations de genévriers gardent une structuration biochimique particulière.

3.5. Corse

Malgré les altitudes souvent faibles de nos récoltes, la plupart des 8 spécimens relèvent du type C ; la fréquence p(d) est très faible (0,07). Toutefois, un seul individu répond rigoureusement aux deux critères *nana* (n° 188 ; L.A. = 4,7 mg/g et L.D. = 75 %) (tableau 9 et figure 1).

Tableau 9

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	-	-	-	0	0,0
B (29-59 %)	1200	4,3	44	1	1,1
C (> 59 %)	1455(215)	3,9(0,8)	75(4)	7	6,9
Ensemble	1425(220)	3,9(0,7)	71(12)	8	8

Valeurs extrêmes, 44 et 79% pour LD (avec p(d)=0,07)

3.6. Jura

Les résultats sont encore compatibles avec le schéma, malgré le faible nombre d'individus analysés (tableau 10 et figure 2).

Tableau 10

Sous-ensemble	Cote moy. (m)	L.A. (mg/g)	L.D. %	Effectifs observés	Effectifs calculés
A (< 29 %)	1035(205)	2,2(0,5)	20(5)	2	2,1
B (29-59 %)	1660(60)	6,2(0,6)	45(9)	3	2,9
C (> 59 %)	*ca.* 1600	4,7	69	1	1,0
Ensemble	1440(340)	4,6(2,0)	41(20)	6	6

Valeurs extrêmes, 15 et 69% pour LD (avec p(d)=0,59)

Un seul spécimen répond rigoureusement à la double clé «C-*nana*» ; la teneur moyenne élevée des 3 spécimens du sous- ensemble B (L.A. = 6,2 +/- 0,6 mg/g) les rapproche du type *hemisphaerica*, ce qui paraît curieux eu égard à la latitude et souligne encore l'inadéquation formelle entre taxon (= génôme potentiel) et «type» (= génôme exprimé à travers le phénotype).

DISCUSSION DES RESULTATS

1. RECAPITULATION DES DONNEES

La confrontation des 8 populations étudiées (8), non seulement valide le modèle génétique global mais argumente aussi l'idée d'un génôme commun à l'ensemble des individus ; elle s'inscrit en outre dans une logique de biogénèse chimique déjà signalée. On observe en effet, non seulement un parallèlisme entre les fréquences alléliques (p(d) et q(D)) et la teneur relative en prodelphinidine L.D.% (9), mais une corrélation positive entre teneur relative en prodelphinidine L.D.% et teneur globale en proanthocyanidines L.A. (10).

Tableau 11

Population	S.N.	Pyr.	Méz.	Vent.	Lure	Corse	Jura	AlpesN
L.A. (mg/g)	3,9	3,7	3,5	3,0	5,7	3,9	4,6	6,9
L.D. (%)	19	25	36	35	55	71	41	72
Fréqu. p(d)	0,87	0,85	0,65	0,64	0,15	0,07	0,59	0,03
Taux (% dD) d'hétérozygotie								
observé	21	27	50	46	14	13	50	06
calculé	23	26	46	46	26	14	48	06

Les quelques écarts à la moyenne peuvent éclairer l'interprétation biologique du modèle génétique et biochimique proposé. De même pour illustrer la décroissance générale des teneurs en fonction de l'altitude (seules ont été prises en considération les 3 populations constituées par un échantillon significatif d'au moins 20 individus) (tableau 12).

Tableau 12

Population Sous-ensemble	Sierra Nevada	Pyrénées	Ventoux
A	L.A. = 3,5 mg/g	3,5	2,7
	L.D. = 10 %	18	15
	cote = 2350 m	1850	1465
B	L.A. = 4,5	4,0	3,1
	L.D. = 41	43	45
	cote = 2600	1950	1390
C	L.A. = 7,4	-	4,0
	L.D. = 66	-	64
	cote = 2600	-	1610

(8) Aux 7 populations précédentes peut être en effet ajoutée la superpopulation des Alpes centrales ayant servi à définir le type *nana*.

(9) Une relation linéaire hautement significative est observée en effet entre L.D.% et p(d) : r = - 0,981, p < 0,001.

(10) Une relation linéaire significative est observée en effet entre L.A.(mg/g) et L.D.% : r = + 0,642, p < 0,10. Plus la prodelphinidine est importante en valeur relative, plus la teneur en proanthocyanidines totales est elle-même élevée (cf. LEBRETON *et al.*, 1980).

Ainsi, en Sierra Nevada, le sous-ensemble A inclut-il tous les spécimens de cote inférieure ou égale à 2300 m, tandis qu'au Ventoux, le sous-ensemble C ne comprend aucun individu de cote inférieure à 1400 m. On peut donc penser que l'altitude croissant, l'introgression par *J. communis* devient de plus en difficile (11).

2. ASPECTS BIOGEOGRAPHIQUES

Les données biochimiques obtenues sur d'autres populations moins échantillonnées que les précédentes n'en méritent pas moins d'être présentées ici, à l'occasion d'un essai de synthèse biogéographique :

- sur 11 échantillons rampants d'altitude des Apennins et des Abruzzes, 10 se rattachent sans ambiguïté au taxon *nana* (L.A. = 9,1 +/- 3,3 mg/g ; L.D.% = 74 +/- 13 %). Le rapprochement est à faire avec les individus corses, sous des latitudes comparables ;

- par contre, 9 individus collectés en Scandinavie, et présentant un port rampant dans un contexte écologique «alpin», ont un profil proche du type *communis* (L.A. = 3,8 +/- 0,7 mg/g ; L.D.% = 24 +/- 7 %), et ne se démarquent que peu de 11 spécimens de Baltique (Danemark, Suède, Estonie) : L.A. = 2,8 +/- 0,6 mg/g ; L.D.% = 20 +/- 5 % (12) ;

- dans les Alpes françaises du centre et du sud, comme au Ventoux (cf. ci-dessus), une introgression *communis* et/ou *hemisphaerica* est parfaitement perceptible ; de même dans le Massif Central et dans les Pyrénées. A la Gardiole de Rians (Var, altitude 550 m environ), le type *communis* est largement dominant, en milieu franchement méditerranéen (13).

Sans préjuger pour l'instant des propositions taxonomiques destinées à formaliser les constats biochimiques et géographiques, les quelques remarques suivantes peuvent être formulées :

- contrairement à bien des affirmations, le Genévrier nain (plus ou moins assimilé au taxon *nana* et/ou au type chimique C) peut être considéré comme absent (ou très minoritaire) dans beaucoup de montagnes «méditerranéennes» (Kabylie, Sierra Nevada, Pyrénées, Massif Central, Ventoux) ; nous appuyons ainsi le point de vue exprimé par DO AMARAL FRANCO (1962) ;

- le Genévrier nain est présent dans les Alpes françaises du Sud-Est (y inclus la montagne de Lure), et en Corse à des altitudes pourtant faibles, probablement pour des raisons historiques de colonisation insulaire. La situation semble identique dans les Apennins, représentant une île continentale colonisée initialement par une population fondatrice de *J. nana*, pourtant proche (Abruzzes) de la Sicile, patrie de *J. hemisphaerica*. Par contre, dans les montagnes scandinaves, malgré une morphologie des aiguilles proche de celle observée pour les genévriers des Alpes, ce taxon fait défaut à en croire la chimie (LEBRETON et BAYET, 1990) ;

- dans les Alpes occidentales (Suisse, Italie, France), un net gradient nord-sud se fait jour, le Genévrier nain cédant progressivement place aux types B et A ; le cas extrême est représenté par le Ventoux, où seulement 5 individus sur 37 ont une teneur en prodelphinidine de type C ; il en est de même dans les massifs préalpins, jusqu'en Chartreuse, malgré la latitude relativement élevée de celle-ci ;

- aux basses cotes de toute l'Europe (Provence et Languedoc, France moyenne dont la Drôme, mais aussi Baltique), le type *communis*/A est prédominant, pour ne pas dire exclusif ;

D'une manière générale, le port prostré, s'il est une condition nécessaire du caractère *nana*/C, n'est donc en rien suffisant à cet égard.

Des limites peuvent être tracées, délimitant trois domaines (figure 6) :

- un domaine «*communis*», 1, à teneurs moyennes en prodelphinidine inférieures à 28 % et *ca.* 1 mg/g ;

- un domaine «*nana*», 3, à teneurs moyennes en prodelphinidine supérieures à 50 % et *ca.* 3 mg/g ;

- entre les deux, un domaine intermédiaire, 2 (29 à 49 % ; 1 à 3 mg/g), où l'hétérozygotie proanthocyanique est généralement élevée.

(11) Compte-tenu des différences de latitude, une cote de 2600 m en Sierra Nevada (latitude moyenne 37° N) équivaut à *ca.* 2000 m dans les Pyrénées (42° 30 N) et à 1750 m dans le Ventoux (44° 20 N) (OZENDA, 1985, pp. 13-15).

(12) Le traitement du statut arctico-alpin du Genévrier nain est conduit par ailleurs (LEBRETON & BAYET, 1990). Tous les genévriers de Baltique relèvent du type A ; sur les 9 genévriers «arctiques», 6 relèvent du type A et 3 du type B, mais aucun du type C (p(d) = 0,81. Observé : 6/3/0, calculé : 5,9/2,8/0,3).

(13) La distribution observée (24/4/0) est en parfait accord avec celle calculée pour p(d) = 0,93 (24,2/3,6/0,1).

Tableau 13

ORIGINE	L.A. tot. (n individus)	L.D. %	L.D. abs. (mg.g-1)
SCANDINAVIE(9)			
Suède + Norvège 370-1300 m	3,8 +/- 0,7	24 +/- 07 %	0,9 +/- 0,4
BALTIQUE(11)			
SV. + DK. + EST. 10-150 m	2,9 +/- 0,6	20 +/- 05 %	0,6 +/- 0,2
FRANCE (23)			
Etage collinéen < 1100 m	2,4 +/- 0,7	14 +/- 09 %	0,3 +/- 0,2
JURA (6)			
830-1720 m	4,6 +/- 2,0	41 +/- 20 %	2,0 +/- 1,3
ALPES (18)			
Centre et Nord 1700-2700 m	6,9 +/- 1,7	72 +/- 08 %	5,0 +/- 1,8
ALPES (18)			
Maurienne	6,6 +/- 1,6	67 +/- 17	4,6 +/- 1,6
Maur.+ Gr. Paradis 1600-2400 m	5,9 +/- 20	63 +/- 23 %	4,0 +/- 2,0
ALPES (12)			
Chartr.+ Vercors 1250-1980 m	4,0 +/- 1,5	41 +/- 25 %	1,9 +/- 1,5
ALPES (19)			
Hautes-Alpes 1500-2500 m	5,9 +/- 2,3	54 +/- 30 %	3,7 +/- 2,5
ALPES (23)			
Basses-Alpes 1500-2350 m	4,0 +/- 1,8	30 +/- 28 %	1,5 +/- 1,9
ALPES (15)			
Alpes-Mmes + ITAL. 1500-2400 m	5,5 +/- 2,0	49 +/- 29 %	3,2 +/- 2,1
ALPES (37)			
Ventoux 1100-1800 m	3,0 +/- 0,9	35 +/- 20 %	1,2 +/- 0,9
VAR (28)			
Gardiole de Rians 480-630 m	2,7 +/- 0,6	12 +/- 12 %	0,3 +/- 0,4
MASSIF CENTRAL(10)			
(Mézenc + Meygal) 1300-1730 m	3,5 +/- 0,6	36 +/- 22 %	1,3 +/- 0,9
MASSIF CENTRAL(12)			
Lozère + Hte-Loire + Corrèze 700-1320 m	2,5 +/- 0,7	17 +/- 9 %	0,4 +/- 0,2
GARD + HERAULT			
+ ARDECHE(4) 100-400 m	3,0 +/- 0,5	14 +/- 10 %	0,4 +/- 0,3
CORSE(8)			
1200-1920 m	3,9 +/- 0,7	71 +/- 12 %	2,8 +/- 0,7
APENNINS (11)			
1560-2200 m	9,1 +/- 3,3	74 +/- 13 %	7,0 +/- 2,8
PYRENEES (30)			
(France) 1500-2700 m	3,7 +/- 0,6	25 +/- 13 %	1,0 +/- 0,6
SIERRA NEVADA (24)			
(Espagne) 1700-3020 m	3,9 +/- 1,4	19 +/- 17 %	0,9 +/- 1,1
DJURDJURA (19)			
(Algérie) 1500-1720 m	6,8 +/- 0,9	42 +/- 13 %	2,9 +/- 1,1

SYNTHESE SYSTEMATIQUE

1. ASPECTS TAXONOMIQUES

Compte-tenu des précédentes données, tout essai de synthèse achoppe rapidement sur le dilemme suivant :

- si l'on accepte le modèle génétique découlant des résultats biochimiques, il semble bien difficile de ne pas rapporter à la même espèce l'ensemble des individus et des populations ainsi susceptibles de croisement, potentiel ou réel, ancien ou actuel ;

- mais il ne paraît guère possible d'en rester à une telle formulation, si l'on songe au(x) fossé(s) morphologique et/ou écologique séparant les genévriers rampants du Mont-Rose, à plus de 3000 mètres d'altitude, et ceux, érigés et vigoureux, de la lande de Lunebourg, par exemple. Même la notion de sous-espèce paraît insuffisante pour exprimer tant de diversité biologique à l'intérieur d'un aussi vaste taxon.

Nous proposons donc de considérer le Genévrier commun comme une espèce collective (ou super-espèce), regroupant trois entités elles-mêmes susceptibles de sectionnement, correspondant aux notions classiques de Genévriers commun, nain et hémisphérique.

2. ASPECTS PHYLOGENETIQUES (ET BIOGEOGRAPHIQUES)

En ce qui concerne les parentés des trois taxons, plusieurs hypothèses - non totalement contradictoires d'ailleurs - sont *a priori* cohérentes :

- la première, strictement biochimique, veut reconnaître dans le Genévrier nain *J. alpina* le pôle ancestral de la super-espèce *communis*, s'appuyant pour celà sur le caractère primitif très généralement reconnu à la prodelphinidine. Le taxon serait donc «alpien» (oriental ?) (14), et les (sous)-espèces *communis* et *hemisphaerica* en dériveraient par affaiblissement de la prodelphinidine (relative et absolue chez la première, relative seulement chez la seconde) ; la conquête de milieux plus chauds (en plaine vers le nord, en montagne vers le sud) se serait faite à la faveur de phases inter-glaciaires, et largement au Tardiglaciaire ;

- la deuxième, plus «génétique», accorderait le même rôle ancestral au taxon *hemisphaerica*, s'appuyant pour cela sur le principe de diversité maximale présenté par les entités hétérozygotes (cf. figure 6). Comme les autres espèces du genre, le taxon originel serait donc plutôt méridional (montagnes méditerranéennes) ; plus au nord, les basses altitudes offriraient un contexte thermique comparable, alors que la conquête du milieu alpestre - avec hausse relative de la prodelphinidine - ne peut se concevoir que comme un «accident» (effet fondateur) lors d'une période de réchauffement (notamment à l'Holocène, durant l'Atlantique), suivi de «piégeage» en altitude.

Ces deux hypothèses ont été respectivement avancées pour tenter d'expliquer la phylogénie du Genévrier de Phénicie (LEBRETON & RIVERA, 1988) et celle du Genévrier thurifère (GAUQUELIN *et al.*, 1988) ; dans le cas présent, elles ont en commun de considérer le taxon *communis* comme le plus évolué, le port prostré étant alors un caractère primitif (en accord avec une origine «montagnarde»).

- Mais, au lieu de considérer, comme précédemment, le Genévrier hémisphérique comme une entité autonome, il est possible d'y voir le résultat d'une ancienne hybridation entre les deux types extrêmes homozygotes, nain et commun, notamment lors des périodes glaciaires où les deux taxons parents étaient simultanément réfugiés plus au sud. Dans un milieu écologiquement favorable (15) et de caractère insulaire comme l'est le massif du Djurdjura, le type intermédiaire, hétérozygote, s'est vu fixé, au point de s'écarter de l'équipartition panmictique (16) :

Type	A	B	C
Effectifs calculés ...	4,7	9,5	4,7
observés ...	3	14	2

Au nord de la Méditerranée par contre, les processus d'hybridation sont toujours «actuels» en raison de la proximité des types extrêmes ; l'introgression mutuelle doit même être la règle, d'où la coexistence des 3 types chimiques, en équilibre panmictique.

On ne saurait envisager d'autre explication, en raison de leur latitude, pour les genévriers

(14) La teneur relative en prodelphinidine de 7 spécimens suisses et italiens est significativement supérieure à celle de 11 spécimens savoyards : 77 +/- 6 et 69 +/- 8 % respectivement ($t = 2,14$; $p = 0,05$).

(15) On peut penser qu'une montagne méridionale satisfait à la fois le caractère cryophile (hivernal) du type A, et le caractère xéro-thermophile (en été) du type C.

(16) La différence entre les deux distributions n'est toutefois pas statistiquement significative (chi carré = 3,35 ; d.d.l. = 2, $p = 0,10$).

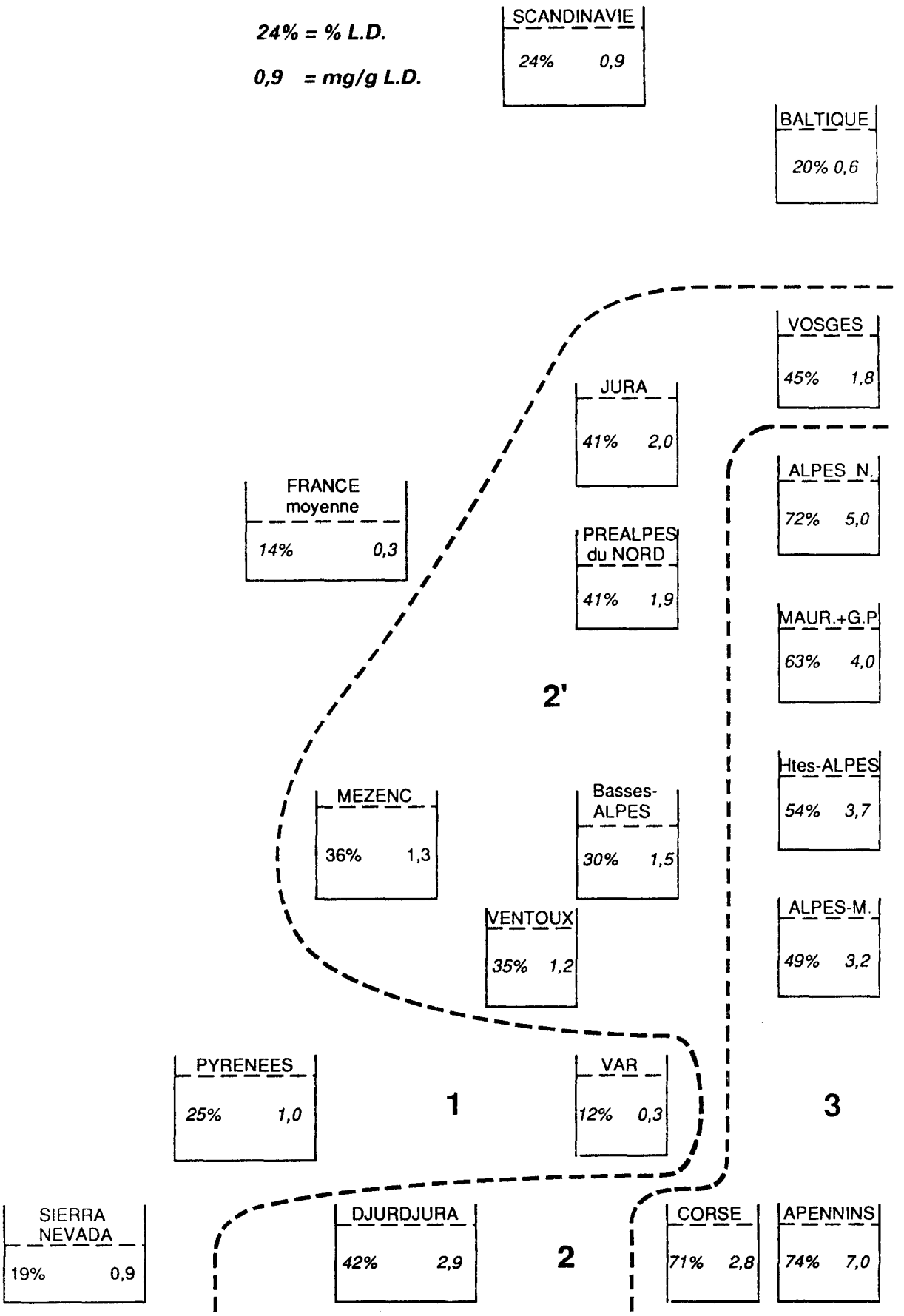


Figure 6.- Schéma de répartition géographique des trois chimiotypes du Genévrier commun
Premier nombre : teneur relative en prodelphinidine ;
second nombre : teneur absolue en prodelphinidine.

«intermédiaires» du Jura et des Vosges, par exemple, que seul un phénomène de convergence peut ainsi rapprocher des Genévriers hémisphériques «vrais» (17). Plus au sud, comme au Ventoux, on ne peut *a priori* nier une participation *hemisphaerica*, mais la simple combinaison *communis* x *nana* peut suffire à expliquer la situation ; les faibles valeurs obtenues en Sierra Nevada et dans les Pyrénées laissent en outre attribuer au détroit de Gibraltar un rôle plus faible qu'au détroit siculo-tunisien dans les processus de recolonisation postglaciaires (18).

Enfin, on peut représenter de manière plus explicite (figure 7) la structure des diverses origines en trois classes phénotypiques, par rapport aux trois pôles A («*communis*»), B («*hemisphaerica*») et C («*nana*») considérés comme taxons «purs». Le centre du triangle correspond évidemment au maximum d'hybridation/introgression (c'est le cas des Préalpes de Chartreuse et Vercors) ; il semble ainsi possible de rattacher chaque population (ou métapopulation) à un type chimique susceptible d'une nomenclature aussi conforme que possible à la réalité biologique.

3. ASPECTS SYSTEMATIQUES

Reste à formaliser l'existence des trois taxons fondamentaux, en veillant à ne point entériner les confusions antérieures, basées essentiellement sur le port et l'habitat. On distinguera successivement :

- Genévrier commun *Juniperus communis* L. 1753 (*Habitat in Europeae septentrionalis sylvis*) ; homozygote (faible) pour la prodelphinidine. Comprend (au moins) deux «formes» :

. *eu-communis* Syme ; c'est le Genévrier commun des plaines et collines d'Europe moyenne, à port érigé ;

. *saxatilis* [Pallas 1788 polyn.] *sensu* Fernald (1950), signalé des régions arctiques (BREISTROFFER, 1963) ; une teneur quelque peu plus élevée en prodelphinidine marque en effet les spécimens de Suède montagnarde, et dénote peut-être une ancienne et faible introgression avec le vrai Genévrier nain (19). Le port est prostré. Ce type pourrait être également présent dans les Rocheuses.

- Genévrier nain *Juniperus alpina* (Suter) Celak ; homozygote (fort) pour la prodelphinidine ; présent dans les Alpes, la Corse et les Apennins. C'est la nomenclature retenue à la fois par la Med-Checklist (1984), et l'Atlas *Flora Europaea* (1973), la première dénonçant le caractère illégitime du taxon *J. nana* Willd. employé par divers auteurs (dont GAUSSEN, 1968).

Susceptible localement d'hybridation avec le taxon précédent (Jura, Vosges), d'où le taxon x *intermedia* Sanio.

- Genévrier hémisphérique *Juniperus hemisphaerica* Presl., 1822 ; hétérozygote pour la prodelphinidine. Port prostré et semi-prostré à dressé. Susceptible d'hybridation avec les deux taxons précédents, *eu-communis* (Sierra Nevada, Pyrénées, Massif Central, Ventoux) et *alpina* (Alpes du Sud), d'où les taxons x *prostrata* Forman (cf. BREISTROFFER, 1963, p. 51) et x *depressa* Steven (cf. Med-Checklist) respectivement. On peut aussi employer globalement le terme de *J. communis* x *intermedia* Schur, pour «toute (cette) série de formes ambiguës» (BREISTOFFER, loc. cit. ; cf. aussi GAUSSEN, pp. 134-136, pour qui *depressa* Stev. est synonyme de la var. *hemisphaerica* (Presl.) Nymen).

4. ASPECTS ECOLOGIQUES

Les résultats obtenus démontrent la complexité taxonomique des genévriers prostrés des Alpes, de Scandinavie, mais aussi des montagnes méditerranéennes, depuis les Alpes du Sud jusqu'en Kabylie, en passant par les Pyrénées et la Sierra Nevada. Ces populations peuvent appartenir en effet, suivant leur localisation, soit au *Juniperus alpina*, soit au *J. hemisphaerica*, soit enfin - mais plus rarement - au *J. communis*.

Ces deux derniers groupes montrent en effet tous les types de port, depuis les formes érigées jusqu'aux formes rampantes ; cette expression, le long des transects altitudinaux, est particulièrement nette et fréquente dans le groupe *hemisphaerica*. Les données biochimiques traduisent bien l'extrême hétérogénéité des populations lorsque sont appliquées des méthodes de prélèvement par échantillonnage stratifié en fonction de l'altitude, de la continentalité, des expositions ou, au sein des populations, sur la base de spécimens à ports différents. La phytochimie montre en tout cas qu'il n'y a pas toujours concordance entre les génotypes et les phénotypes exprimés.

---

(17) A moins qu'il ne s'agisse de stations relictuelles datant de maximums thermiques interglaciaires, lorsque le taxon *hemisphaerica* remontait peut-être plus au nord qu'actuellement.

(18) Rappelons que le type *hemisphaerica* a été décrit de Sicile.

(19) Avec 24 +/- 7 *vs* 14 +/- 9 % ; $t = 2,90$, d.d.l. = 30, $p < 0,01$. De même avec 3,8 +/- 0,7 *vs* 2,4 +/- 0,7 mg/g ; $t = 4,92$, $p < 0,001$.

Si, dans les Alpes du Nord par exemple, les écarts sont nets entre les individus dressés se rapportant à *J. communis,* et ceux d'altitude s'apparentant à *J. alpina,* il serait hasardeux de croire que ce schéma est valable du nord au sud de toute la chaîne des Alpes.

Les stratégies d'échantillonnage adoptées dans ce travail en fonction des conditions géographiques et écologiques révèlent des situations très contrastées au sein des diverses populations. Ces résultats confirment qu'il était aberrant de ranger dans une même entité phytoécologique : le ***Juniperion nanae,*** les peuplements à genévriers prostrés des Alpes internes et des Préalpes. Déja en effet, aux plans floristique et écologique, une redéfinition s'était imposée puisque, pour les grands massifs préalpins méridionaux, depuis le Vercors méditerranéen jusqu'aux Alpes ligures, l'un de nous (BARBERO et QUEZEL, 1975) avait rangé les Genévriers rampants et Conifères d'altitude dans l'alliance du ***Junipero-Cytision.*** Il convient de noter que, dans ce grand secteur préalpin, les populations de Genévriers des massifs isolés, comme celles de la Montagne de Lure, confirment la théorie des îles biogéographiques et, en relation avec leur isolement, affirment leur originalité au sein des Préalpes du Sud. De même, il est clair que dans les zones intra-alpines, depuis le Briançonnais jusqu'aux Alpes-Maritimes, le ***Juniperion nanae*** présente d'importantes affinités avec les groupements de l'unité précédente, traduisant ainsi la possibilité d'échanges entre populations de *Juniperus* en quasi-contiguïté.

Il est tout aussi sûr que, dans les Alpes du Sud, deux genévriers dont les teneurs en proanthocyanes (en particulier la prodelphinidine, donc à double titre le pouvoir tannant) peuvent différer d'un facteur 10, ne sauraient tenir le même rôle au sein des biocénoses, dans le cadre des relations plantes/herbivores (cf. LEBRETON, 1982). PFEFFER et SETTIMO (comm. verb.) rapportent que, dans les Alpes-Maritimes, tous les genévriers rampants d'altitude ne sont pas broûtés de la même façon ; le Chamois et le Bouquetin effectuent un tri dans les peuplements, ce qui pose manifestement la question de différences inter-individuelles en leur sein. De la même manière quand DELAUNAY (1982, pp. 161-162) indique que dans le Briançonnais, plusieurs auteurs ont signalé la consommation du Genévrier nain par le Chamois et d'autres Ongulés, il serait très intéressant de savoir à quel type rapporter la plante. L'expérience maintenant acquise en matière d'échantillonnage permettrait, suivant la localisation géographique des prélèvements, d'avoir une première indication à cet égard.

A ce propos, doit être soulignée la corrélation existant entre chimisme et habitus chez les genévriers nains, corrélation suffisamment générale pour qu'elle puisse permettre de suspecter dès le terrain le rattachement des individus collectés à tel ou tel taxon. Comme cela est déjà signalé dans de nombreuses flores (Flore de COSTE ; SCHRÖTER, 1926), le genévrier nain, aux aiguilles apprimées sur le rameau, n'est que très peu piquant, pris de la base à l'extrémité de la branche ; inversement, le genévrier commun est piquant à très piquant. Ce caractère est partagé par le Genévrier hémisphérique et, d'une manière générale, par les formes «hybrides» à faible teneur en prodelphinidine (20) ; il y a également corrélation avec le port, tous les genévriers érigés étant piquants, et pauvres en proanthocyanes (21).

Du coup, le problème des tactiques de dissuasion des Herbivores mérite d'être reposé : est-ce parce qu'ils sont riches en prodelphinidine que les genévriers des Alpes du Nord peuvent se permettre de n'être point piquants ? Est-ce parce qu'ils sont pauvres en tanins proanthocyaniques que les genévriers de plaine sont tenus d'être piquants, ou d'échapper au broûtage par un port plus élevé ?

Dans une telle optique, la question phylogénétique rebondit à son tour, l'hypothèse la plus vraisemblable étant alors celle d'un taxon archaïque rampant et peu piquant, donc «morphologiquement» vulnérable, mais pourvu de l'arme chimique des tanins dérivés de la prodelphinidine. L'acquisition des caractères «piquant» et/ou «érigé» aurait permis de réduire l'allocation d'énergie accordée à cette synthèse chimique, d'où la dérive à la baisse, modérée (*hemisphaerica*) ou importante (*communis*), de la prodelphinidine. A son tour, l'énergie ainsi économisée se trouvait libérée pour une synthèse accrue de la lignine, biogénétiquement concurrente de la prodelphinidine (voie du shikimate) ; la lignine peut alors prendre l'importance que réclame une croissance favorisée par des conditions climatiques moins sévères. Ce schéma biogénétique avait d'ailleurs été déjà avancé pour partie par l'un d'entre nous (LARACINE, 1984, pp. 159-160).

---

(20) Cf. diapositive où deux genévriers (n° 197 et 198), récoltés côte à côte en Maurienne (en mélézein, 2100 m d'altitude) ont révélé des teneurs proanthocyaniques conformes au pronostic basé sur leur aspect.

(21) Toutefois les spécimens alpiens et scandinaves prostrés ont de petites aiguilles également apprimées, alors que leurs teneurs proanthocyaniques sont parfaitement distinctes.

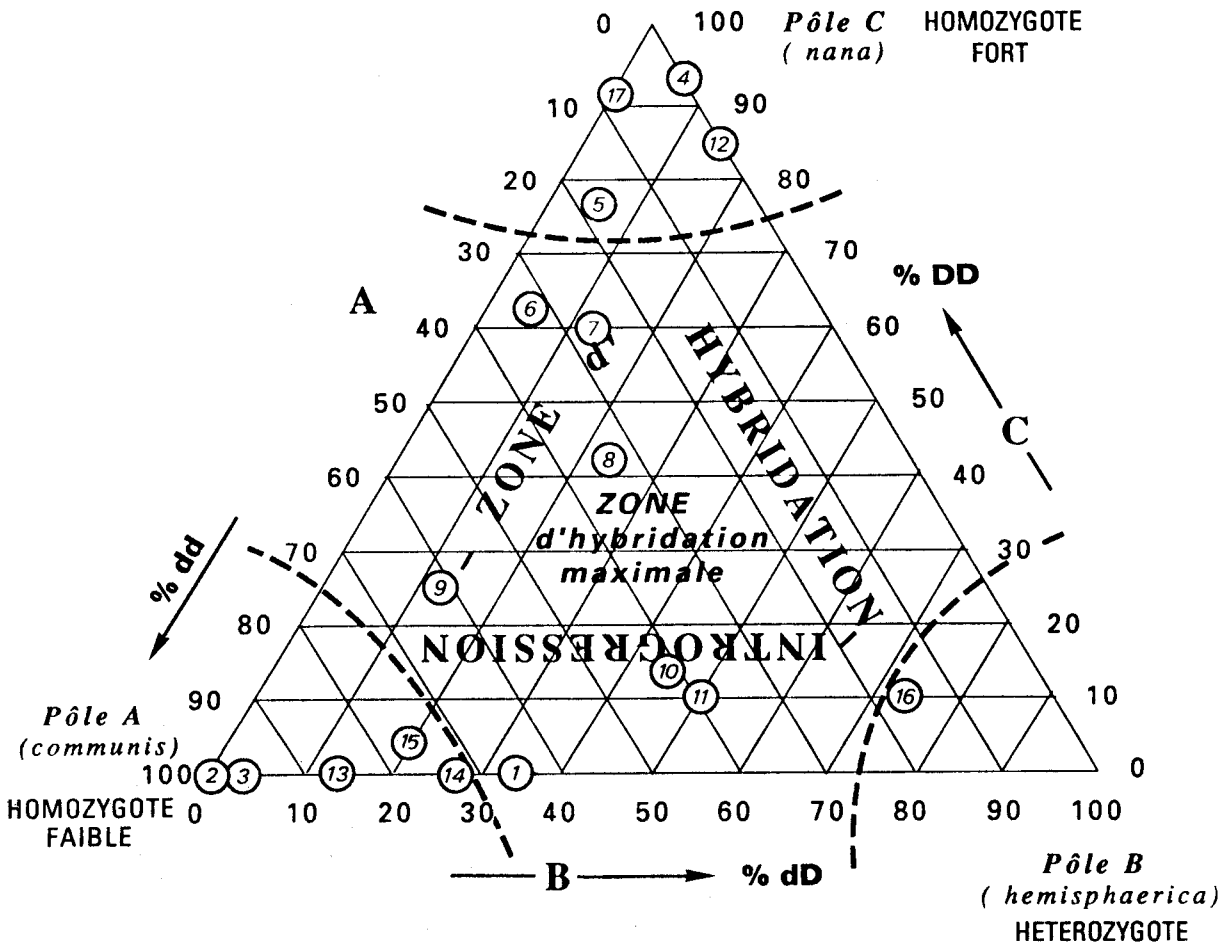


Figure 7.- Représentation des trois types génétiques du Genévrier commun en fonction des origines géographiques (voir tableau 14 pour la numérotation des origines)

5. ESSAI DE SYNTHESE ET CONCLUSION

Par des critères synthétiques axés sur les caractéristiques morphologiques, géographiques, écologiques, couplées aux particularités biochimiques, et portant sur 450 spécimens, trois taxons fondamentaux de *Juniperus* ont été discriminés au sein de la super-espèce *communis* L. :

- *J. communis* L. *stricto sensu* ;
- *J. alpina* (Suter) Celak ;
- *J. hemisphaerica* Presl.

- Le premier, à port érigé et à aiguilles piquantes, homozygote (faibles teneurs) pour la prodelphinidine, colonise les plaines et collines d'Europe moyenne (= *eu-communis* Syme), et les zones montagneuses de Scandinavie (= *saxatilis* Fernald).

- Le deuxième, à port prostré et aiguilles peu piquantes, homozygote (fortes teneurs) pour la prodelphinidine, se développe surtout dans les Alpes du Nord, et nettement plus en altitude dans les Alpes du Sud ; il occupe aussi des situations insulaires continentales (Lure, Apennins) ou typiques (Corse). Compte tenu du taux élevé en prodelphinidine, élément primitif (LEBRETON *et al.*, 1980), *Juniperus alpina* pourrait être considéré comme le pôle ancestral de la super-espèce *communis*.

- Le troisième, à port prostré, semi-dressé ou dressé, et à aiguilles piquantes, est hétérozygote pour la prodelphinidine. Ce type, dont la population originelle offrant une expression maximale des entités hétérozygotes serait sud-méditerranéenne, aurait largement migré vers le nord, notamment au Tardiglaciaire et à l'Holocène, en s'hybridant avec *eu-communis* (Sierra Nevada,

Tableau 14

% des types génétiques, A, B et C

	A(=dd)	B(=dD)	C(=DD)
1. Scandinavie (9)	67	33	0
2. Baltique (11)	100	0	0
3. France moyenne (23)	96	4	0
4. Alpes du Nord (18)	0	6	94
5. Maurienne + GP (18)	17	6	77
6. Hautes Alpes (19)	32	5	63
7. Alpes Maritimes (15)	27	13	60
8. Préalpes N (12)	33	25	42
9. Basses-Alpes (23)	61	13	26
10. Ventoux (37)	41	46	13
11. Mézenc (10)	40	50	10
12. Corse (8)	0	13	87
13. Var (Gardiole) (28)	86	14	0
14. Pyrénées (30)	73	27	0
15. Sierra Nevada (24)	75	21	4
16. Djurdjura (19)	16	74	10
17. Apennins (11)	9	0	91

Pyrénées, Massif central, Préalpes sud-occidentales) et *alpina* (dans les Alpes plus internes du Sud).

On peut insister de surcroît sur l'intensité des flux et des échanges qui se sont produits : de *Juniperus alpina* vers quelques îles pré-alpines (cas de Lure) ; de *Juniperus hemisphaerica* vers la zone intra-alpine et, en altitude, dans les Alpes sud-occidentales ; de *Juniperus communis* en altitude en zone préalpine (cas du Ventoux, et jusqu'en Chartreuse). Ces flux ont conduit depuis le post-glaciaire, à partir de zones refuges, à une introgression forte des populations exprimant des hétérogénéités intra- et inter-populationnelles d'autant plus marquées que le nombre des taxons en présence était important. Ils ont connu une accélération au moment de l'optimum climatique de l'Atlantique, qui a pu faciliter en divers points les contacts entre populations de *J. communis*, remontant en altitude, et de *J. alpina*. Ils se poursuivent, grâce à l'ornithochorie, qui facilite considérablement les processus d'hybridation actuels.

Le modèle alpin occidental est donc à cet égard significatif des échanges par introgression et hybridation actuelles entre :
- *J. alpina* et *J. hemisphaerica* ;
- *J. communis* et *J. hemisphaerica*,

mais aussi entre *J. communis* et *J. alpina* par signature d'une introgression lors des phases d'amélioration climatique.

En retour, ne pourrait-on pas admettre que, lors des phases de péjoration climatique du Quaternaire, le reflux au sud de la Méditerranée des populations de *J. communis* et de *J. alpina* aurait permis, par hybridation suivie d'introgression, la fixation d'un type intermédiaire hétérozygote, s'écartant aujourd'hui de l'équipartition panmictique. Ce type, réfugié sur les îles continentales du Maghreb, ne serait autre que *J. «hemisphaerica»*, privé actuellement de tout échange génique avec ses taxons parentaux. Ce qui n'est bien sûr pas le cas dans les populations actuelles européennes (Alpes du Sud par exemple) où l'hybridation joue activement en complément des introgressions, accroissant ainsi la diversité populationnelle. A une autre échelle de temps, les populations de Sierra Nevada et des Pyrénées, elles aussi (récemment) «isolées», représenteraient un état intermédiaire.

REMERCIEMENTS

Des échantillons de Genévriers nous ont été fournis par Mmes B. BOURGUIGNON (Villeurbanne), Cl. EDOUARD (Lyon), Ch. GALLET (Chambéry), D. LAMOURE (Lyon), A. STANISCI (Roma) et M.R. VIRICEL (Villeurbanne), MM. P. ARDOUIN (Lyon), P. AUBIN (Lyon), P. BERTHET (Villeurbanne), J. BORDON (Frangy), J. BROYER (Lyon), G. DUTARTRE (Lyon), F. FROMARD (Toulouse), J. GAMISANS (Marseille), M. GRUBER (Marseille), J.D. LEBRETON (Montpellier), J.P. MARTINOT (Chambéry), A. MOIROUD (Villeurbanne), J. PIEGUEZUELOS (Granada), S. PIGNATTI (Trieste) et O. SKIFTE (Tromsö).

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO M. et QUEZEL P., 1975 - Végétation culminale du Mont Ventoux. Sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecol. mediterr.*, 1, pp. 3-33.

BARBERO M., DU MERLE P., GUENDE G. et QUEZEL P., 1978 - La Végétation du Mont-Ventoux. *Terre et Vie*, suppl., pp. 21-65.

BREISTROFFER M., 1963 - Flore abrégée du Diois *in* «C.R. 89e session Soc. Bot. Fr., 1962». *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 110, pp. 50-51.

BROCKMAN C.F. & MERILEES R., 1968 - Trees of North America. Golden Press, N.Y., 280 p.

CARRIERE E.A., 1867 - Traité général des Conifères, Paris.

DELAUNAY G., 1982 - Contribution à la mise au point de méthodes de suivi de populations d'Ongulés de haute montagne en milieu protégé : étude sur le Chamois dans le Parc national des Ecrins. Thèse 3ème Cycle Univ. Rennes, 280 + LIIp.

DO AMARAL FRANCO J., 1962 - Taxonomy of the Common Juniper. *Bol.Soc. Brot.*,32, pp. 101-120.

GAUQUELIN Th., IDRISSI HASSANI M. et LEBRETON Ph., 1988 - Le Genévrier thurifère *Juniperus thurifera* L. (Cupressacées) : analyse biométrique et biochimique ; propositions systématiques. *Ecol. mediterr.*, 14, pp. 31-42.

GAUSSEN H., 1968 - Les Cupressacées *in* «Les Gymnospermes actuelles et fossiles», X, Labo. Forest. Fac. Sci. Toulouse, 326 p.

GREUTER W., BURDET H.M. et LONG G., 1984 - *Med-Checklist,* Conserv. bot., Genève et OPTIMA-Secr., Berlin.

HAMMOUD A., 1983 - Contribution à l'étude taxonomique des *Juniperus* du sous-genre *Oxycedrus* dans le sud-est de la France. Thèse Doct. Ing. Univ. Aix-Marseille, 159 p.

HAMMOUD A., 1986 - Etude écologique et taxonomique des Genévriers du sud-est de la France. Thèse Doct. Sci. Univ. Aix-Marseille, 200 + 135 p.

JALAS & SUOMINEN, 1973 - Gymnospermae, *in* «Atlas Flora Europaea», Helsinki, pp. 29-31.

LARACINE Cl., 1984 - Etude de la variabilité flavonique infraspécifique chez deux Conifères : Le Pin sylvestre et le Genévrier commun. Thèse Doct. 3ème Cycle, Univ. LYON-I, 169 p.

LEBRETON Ph., 1979 - Le genévrier commun et le genévrier nain : deux espèces à contenus proanthocyaniques distincts. *Candollea*,34, pp. 241-245.

LEBRETON Ph. et BAYET Ch., 1990 - Le Genévrier nain *n'*est *pas* un taxon arctico-alpin, preuves biochimiques à l'appui. *C. R. Coll. Ecol. Biogéogr. Alp.*,La Thuile, sous presse.

LEBRETON Ph. et RIVERA D., 1988 - Analyse du taxon *Juniperus phoenicea* L. sur des bases biochimiques et biométriques. *Natur. monspel.*, Sér. Bot., 53, pp. 17-41.

LEBRETON Ph., THIVEND S. et BOUTARD B., 1980 - Distribution des Pro-anthocyanidines chez les Gymnospermes. *Plant. médicin. Phytothér.*,14, pp. 105-129.

LEBRETON Ph., 1982 - Tanins *ou* alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des Herbivores. *Rev. Ecol. (Terre Vie),* 36, pp. 539-572.

OZENDA P., 1985 - La Végétation de la chaîne alpine. Masson, Paris, 331 p. + annexes.

QUEZEL P., 1953 - Contribution à l'étude phytosociologique de la Sierra Nevada. *Mem. Soc. Brot.*, 9, pp. 1-77.

QUEZEL P. et BARBERO M., 1981 - Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à Genévriers au Maroc. *Bol. Soc. Brot.*,Ser. 2, 53, pp. 1137-1160.

QUEZEL P. et BARBERO M., 1989 - Les formations à genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa,* 11, pp. 85-99.

SCHRÖTER C., 1926 - Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich, 1288 p.

Tableau 1

Origine, altitude, port (R = rampant ; E = érigé ; I = intermédiaire), teneurs totale (mg/g proanthocyanidines) et particulière (% prodelphinidine) en proanthocyanes des genévriers communs analysés.

N°	Origine	Altitude	Port	L.A.(tot.) mg/g	L.D. %
01	Dévoluy (F, 04)	1650 m	E	2,8	11
02	idem	1350 m	E	2,4	36
03	Beaujolais (F, 69)	600 m	E	2,4	12
04	Ile Crémieu (F, 38)	400 m	E	2,8	26
05	Velay (F, 43)	1000 m	E	2,8	11
06	Dévoluy (F, 04)	1650 m	R	5,8	61
07	Queyras (F, 05)	2500 m	R	10,0	65
08	Abbruzes (IT)	1800 m	R	11,0	68
09	Aravis (F, 74)	1800 m	R	7,1	63
10	Tarentaise (F, 73)	1700 m	R	6,3	71
11	Nortäjle (SW)	50 m	E	2,6	22
12	Maurienne (F, 73)	1800 m	R	5,1	65
13	Velay (F, 43)	950 m	E	2,8	19
14	Ammarnäs (SW)	1300 m	R	2,8	23
15	Oisans (F, 05)	1750 m	R	7,2	72
16	Maurienne (F, 74)	1900 m	R	5,7	78
17	Cerdagne (F, 66)	1600 m	E	3,9	52
18	idem	2700 m	R	4,7	42
19	idem	2000 m	R	4,1	27
20	idem	1500 m	I	3,6	27
21	Velay (F, 43)	900 m	E	3,5	09
22	idem	1100 m	E	2,6	08
23	idem	1100 m	E	3,0	11
24	Ventoux (F, 84)	1400 m	E	3,4	36
25	idem	1500 m	R	3,2	36
26	idem	1500 m	R	5,2	62
27	idem	1800 m	R	4,5	57
28	idem	1500 m	R	3,3	60
29	idem	1500 m	R	3,7	30
30	Chartreuse (F, 73)	1600 m	E	3,4	26
31	idem	1600 m	R	6,0	67
32	idem	1850 m	R	5,7	73
33	idem	1000 m	E	1,5	04
34	Pyrénées (F, 09)	1800 m	R	4,3	12
35	idem	2210 m	R	3,7	16
36	idem	1500 m	I	3,6	28
37	idem	1550 m	R	3,9	08
38	idem	1550 m	E	3,5	32
39	idem	2060 m	R	3,4	26
40	Vercors (F, 38)	1720 m	R	4,5	58
41	idem	1300 m	R	4,1	71
42	idem	1300 m	E	1,5	22
43	idem	860 m	E	2,7	08
44	Gran Paradiso (IT)	2300 m	R	5,9	87
45	idem	1650 m	E	2,3	13
46	idem	1050 m	E	3,5	10
47	idem	1600 m	R	4,2	72
48	idem	2050 m	R	6,1	70
49	idem	2020 m	E	1,7	15
50	Queyras (F, 05)	1950 m	I	3,4	26
51	Tarentaise (F, 73)	2400 m	R	4,8	55
52	Queyras (F, 05)	2100 m	R	7,0	77

53	idem	2200 m	R	8,8	71
54	idem	2100 m	R	7,6	75
55	Tarentaise (F, 73)	2400 m	R	7,9	72
56	Queyras (F, 05)	1500 m	E	2,0	15
57	idem	1500 m	E	3,3	09
58	Jura (F, 01)	400 m	E	2,7	10
59	idem	370 m	E	2,1	28
60	Pyrénées (F, 09)	2000 m	R	3,7	12
61	Pyrénées (F, 31)	2110 m	R	3,7	15
62	Chablais (F, 74)	1950 m	R	5,7	60
63	Mont Rainier (USA)	1700 m	R	4,9	52
64	Pyrénées (F, 09)	2000 m	R	3,6	20
65	Basses-Alpes (F, 04)	1600 m	R	2,4	17
66	Pays Basque (F, 64)	2000 m	R	4,9	42
67	Pyrénées (F, 66)	2320 m	R	4,5	46
68	idem	1350 m	E	2,9	15
69	idem	1700 m	R	2,8	23
70	Mercantour (F, 06)	2200 m	R	5,3	77
71	Oisans (F, 05)	2300 m	R	7,6	80
72	idem	1300 m	E	2,6	16
73	Maurienne (F, 73)	2100 m	R	4,8	77
74	Haut-Languedoc (F, 81)	500 m	E	1,5	15
75	Margeride (F, 48)	1050 m	E	1,3	16
76	Pyrénées (F, 66)	1005 m	E	1,5	38
77	Bas-Dauphiné (F, 38)	550 m	E	1,4	16
78	Maurienne (F, 73)	1300 m	E	1,9	20
79	idem	2400 m	R	7,6	78
80	Briançonnais (F, 05)	2400 m	R	6,5	72
81	Pyrénées (F, 65)	1600 m	R	3,6	12
82	Chablais (F, 74)	1715 m	R	6,4	76
83	Salève (F, 74)	1300 m	I	1,7	17
84	Trentin (IT)	1900 m	R	8,4	71
85	idem	800 m	E	1,3	10
86	Jura (F, 39)	320 m	E	1,4	09
87	Massif Central (F, 19)	800 m	E	1,9	09
88	idem	700 m	E	3,2	19
89	idem	800 m	E	2,0	12
90	Massif Central (F, 48)	900 m	E	2,3	37
91	Tarentaise (F, 73)	2050 m	R	8,9	78
92	idem	1900 m	I	9,3	78
93	Bauges (F,74)	1550 m	I	5,9	47
94	Maurienne (F, 73)	2300 m	R	8,2	71
95	idem	2400 m	R	7,8	64
96	Ain (F, 01)	210 m	E	2,7	07
97	Ile Crémieu (F, 38)	350 m	E	2,0	03
98	Pilat (F, 42)	620 m	E	2,8	22
99	Pyrénées (F, 66)	1800 m	E	2,5	13
100	idem	1800 m	R	3,2	16
101	Pyrénées (F, 65)	2250 m	R	4,7	26
102	Colorado (USA)	2500 m	R	2,7	06
103	idem	2500 m	R	2,1	06
104	Aisne (F, 02)	100 m	E	2,8	39
105	Pyrénées (F, 65)	1160 m	I	4,5	07
106	idem	1500 m	R	4,0	19
107	Gard (F, 30)	100 m	E	4,2	02
108	Seine-Marne (F, 77)	130 m	E	2,2	11
109	Ventoux (F, 84)	890 m	E	2,2	08
110	idem	1170 m	R	2,9	53
111	idem	1170 m	E	2,6	45
112	idem	1170 m	E	2,1	11
113	idem	1400 m	I	2,1	49
114	idem	1450 m	R	2,6	58

115	idem	1450 m	R	2,8	54
116	idem	1780 m	R	3,0	61
117	idem	1800 m	R	2,6	12
118	Vaucluse (F, 84)	1200 m	E	2,7	13
119	idem	990 m	E	1,8	38
120	Basses-Alpes (F, 04)	725 m	E	1,6	17
121	idem	1350 m	E	2,6	07
122	Drôme (F, 26)	980 m	E	3,0	35
123	Sierra Nevada (ESP)	1700 m	I	3,0	23
124	idem	2060 m	R	2,7	06
125	idem	2220 m	R	3,0	07
126	idem	2400 m	R	3,7	45
127	idem	2630 m	R	2,2	10
128	idem	2820 m	R	3,1	26
129	Chartreuse (F, 38)	1600 m	I	2,4	08
130	idem	1980 m	R	5,4	48
131	Hautes-Alpes (F, 05)	1080 m	E	1,8	10
132	Dévoluy (F, 05)	2120 m	R	2,8	06
133	idem	2120 m	R	3,6	40
134	Bretagne (F, 35)	50 m	E	1,5	09
135	Mézenc (F, 43)	1700 m	R	3,4	19
136	Pas-de-Calais (F, 62)	130 m	(R)	3,8	08
137	Maurienne (F, 74)	2300 m	R	8,1	64
138	Corse (F, 20)	1375 m	R	2,3	67
139	Vosges (F, 88)	1100 m	I	4,0	45
140	Ardèche (F, 07)	200 m	E	2,2	12
141	Hérault (F, 34)	200 m	E	2,3	16
142	Drôme (F, 26)	550 m	E	2,0	24
143	idem	400 m	I	2,3	16
144	idem	400 m	E	2,7	15
145	Hautes-Alpes (F, 05)	960 m	E	2,4	08
146	Vercors (F, 26)	960 m	E	2,0	09
147	Hautes-Alpes (F, 05)	1900 m	R	7,3	74
148	idem	1900 m	R	4,0	09
149	idem	1700 m	E	2,9	05
150	Oisans (F, 38)	1260 m	E	2,9	17
151	Vercors (F, 26)	1680 m	R	5,0	65
152	idem	1630 m	E	2,3	10
153	idem	1680 m	E	3,0	13
154	Rhodopes (BULG)	1650 m	I	3,1	07
155	Meygal (F, 43)	1300 m	I	4,0	51
156	idem	1420 m	I	3,9	51
157	Mézenc (F, 43)	1400 m	I	2,8	32
158	idem	1600 m	(R)	3,1	09
159	idem	1600 m	R	3,5	51
160	idem	1720 m	R	2,4	08
161	idem	1730 m	R	4,1	65
162	idem	1700 m	R	3,6	58
163	idem	1700 m	R	3,9	16
164	Bourgogne (F, 21)	300 m	E	1,6	10
165	Jura (F, 01)	1500 m	R	4,7	69
166	Jura (F, 01)	830 m	E	1,7	25
167	Haute-Savoie (F, 74)	1900 m	R	4,3	61
168	Savoie (F, 73)	1900 m	R	4,4	69
169	Alpes-Mmes (F, 06)	1500 m	E	1,9	07
170	Corse (F, 20)	1360 m	I	3,8	78
171	Pyrénées (F, 64)	1750 m	R	3,9	39
172	Corse (F, 20)	1200 m	(R)	4,3	44
173	Apennins (IT)	380 m	E	1,6	08
174	idem	400 m	E	1,1	07

175	idem	1800 m	R	5,8	79
176	idem	1560 m	R	5,8	68
177	Aquila (IT)	-	-	2,6	15
178	Grisons (CH)	2400 m	R	7,8	78
179	idem	2700 m	R	8,3	80
180	Sierra Nevada (ESP)	2400 m	R	7,1	44
181	idem	1900 m	R	4,7	05
182	idem	2600 m	R	4,6	05
183	idem	2800 m	R	5,2	39
184	Pyrénées (F, 64)	1800 m	R	2,6	15
185	idem	2050 m	R	2,3	23
186	Vrads (DK)	100 m	I	1,8	10
187	Hérault (F, 34)	400 m	E	3,2	26
188	Corse (F, 20)	1250 m	-	4,7	75
189	idem	1920 m	R	3,9	74
190	idem	1480 m	-	4,2	79
191	idem	1450 m	R	4,4	77
192	Segura (ESP)	1600 m	-	1,8	10
193	Maurienne (F, 73)	2240 m	R	7,7	71
194	idem	2200 m	R	6,7	81
195	idem	2000 m	I	4,6	57
196	idem	1900 m	R	7,6	70
197	idem	2100 m	R	8,3	81
198	idem	2100 m	I	4,0	16
199	Pyrénées (F, 64)	2080 m	R	3,3	15
200	idem	1880 m	R	3,9	47
201	idem	1680 m	R	3,0	23
202	idem	1740 m	R	4,4	17
203	idem	1820 m	-	4,1	44
204	idem	1750 m	R	3,8	12
205	Jura (F, 01)	1240 m	E	2,7	15
206	idem	1600 m	R	5,6	55
207	idem	1650 m	R	6,2	42
208	idem	1720 m	R	6,8	37
209	Dovre (NOR)	1200 m	R	4,3	31
210	Sierra Nevada (ESP)	2300 m	R	3,1	09
211	Engadine (CH)	1400 m	E	1,9	25
212	idem	2200 m	R	10,0	79
213	Oisans (F, 38)	1800 m	R	6,5	74
214	Sierra Nevada (ESP)	1800 m	-	2,7	10
215	idem	1980 m	R	2,5	12
216	idem	2170 m	R	2,9	16
217	idem	2450 m	R	3,4	08
218	idem	2520 m	R	2,3	36
219	idem	2600 m	R	7,4	66
220	idem	2650 m	R	3,0	14
221	idem	2780 m	R	4,2	10
222	idem	2900 m	R	4,4	42
223	idem	3020 m	R	5,6	08
224	Djurdjura (ALG)	-	-	6,4	31
225	idem	-	-	6,1	34
226	idem	-	-	7,0	62
227	idem	-	-	7,1	62
228	idem	-	-	7,3	57
229	Corse (F, 20)	1400 m	-	3,8	75
230	Margeride (F, 43)	1100 m	E	1,7	26
231	idem	1320 m	E	2,7	27
232	Djurdjura (ALG)	1500 m	I	6,5	32
233	idem	1500 m	I	7,0	23
234	idem	1500 m	I	7,0	24

235	idem	1500 m	I	6,3	21
236	idem	1780 m	R	5,7	39
237	idem	1780 m	R	7,4	52
238	idem	1780 m	R	4,9	41
239	idem	1780 m	R	7,4	50
240	idem	1780 m	R	7,4	51
241	idem	1780 m	R	5,8	36
242	idem	1780 m	R	8,2	54
243	idem	1780 m	R	8,2	51
244	idem	1780 m	R	8,1	47
245	idem	1780 m	R	5,8	40
246	Sierra Nevada (ESP)	2300 m	R	4,1	03
247	idem	2400 m	R	4,4	08
248	idem	2500 m	R	3,3	06
249	Bches-Rhône (F, 13)	580 m	E	1,9	14
250	idem	610 m	E	2,2	24
251	Var (F, 83)	940 m	E	1,5	11
252	Hautes-Alpes (F, 05)	1310 m	E	3,2	09
253	idem	1280 m	E	1,6	14
254	Basses-Alpes (F, 04)	1980 m	E	2,5	21
255	idem	1540 m	E	2,0	17
256	idem	1410 m	E	2,4	10
257	Hautes-Alpes (F, 05)	1690 m	R	7,0	76
258	idem	1750 m	R	6,1	77
259	idem	1940 m	R	6,9	78
260	idem	1990 m	R	7,3	80
261	idem	1950 m	R	4,1	56
262	idem	1300 m	E	2,4	10
263	Basses-Alpes (F, 04)	1960 m	E	2,0	05
264	idem	1520 m	E	3,1	26
265	idem	1400 m	E	2,4	14
266	Hautes-Alpes (F, 05)	1380 m	E	4,0	47
267	idem	1240 m	E	1,6	21
268	Vercors (F, 26)	1250 m	E	4,5	35
269	Gardiole Rians (F, 83)	500 m	E	1,8	08
270	idem	500 m	E	2,3	05
271	idem	500 m	E	2,9	39
272	idem	480 m	E	2,2	05
273	idem	480 m	E	3,0	07
274	idem	500 m	E	2,2	07
275	idem	500 m	E	2,7	32
276	idem	500 m	E	2,7	01
277	idem	630 m	E	2,8	04
278	idem	500 m	E	2,7	05
279	idem	500 m	E	2,9	05
280	idem	500 m	E	2,8	07
281	idem	520 m	E	1,8	09
282	idem	520 m	E	3,0	07
283	idem	460 m	E	2,2	11
284	idem	460 m	E	2,5	08
285	idem	460 m	E	3,5	01
286	idem	460 m	E	4,1	42
287	idem	460 m	E	2,5	13
288	idem	460 m	E	3,2	04
289	idem	460 m	E	4,0	39
290	idem	460 m	E	2,5	04
291	idem	460 m	E	1,9	24
292	idem	460 m	E	2,2	07
293	idem	460 m	E	2,6	08
294	idem	480 m	E	3,4	07

295	idem	480 m	E	2,9	05
296	idem	480 m	E	3,3	11
297	Drôme (F, 26)	-	-	2,3	27
298	idem	-	-	2,3	05
299	idem	-	-	2,4	06
300	idem	-	-	2,4	06
301	idem	-	-	3,5	40
302	idem	-	-	2,0	39
303	Hautes-Alpes (F, 05)	-	-	2,9	37
304	Ventoux (F, 84)	850 m	E	3,7	03
305	idem	850 m	E	3,0	04
306	idem	1100 m	-	2,2	42
307	idem	1100 m	-	3,0	53
308	idem	1100 m	-	2,2	41
309	idem	1100 m	-	2,7	31
310	idem	1100 m	-	2,5	12
311	idem	1100 m	-	2,6	28
312	idem	1100 m	-	2,6	28
313	idem	1400 m	-	1,4	25
314	idem	1400 m	-	2,5	19
315	idem	1400 m	-	2,2	05
316	idem	1400 m	-	3,4	26
317	idem	1450 m	-	3,5	58
318	idem	1450 m	-	3,8	65
319	idem	1450 m	-	3,4	09
320	idem	1570 m	-	3,1	30
321	idem	1570 m	-	1,8	06
322	idem	1800 m	-	2,4	18
323	idem	1800 m	-	3,5	44
324	idem	1800 m	-	3,3	13
325	idem	1800 m	-	4,8	72
326	Vaucluse (F, 84)	1200 m	-	2,5	08
327	idem	1200 m	-	2,4	13
328	idem	980 m	-	1,7	35
329	idem	980 m	-	2,4	05
330	idem	980 m	-	3,1	37
331	idem	700 m	-	2,6	04
332	idem	700 m	-	2,4	06
333	idem	640 m	-	1,9	07
334	idem	640 m	-	2,3	23
335	Basses-Alpes (F, 04)	690 m	-	2,7	03
336	idem	690 m	-	1,8	06
337	idem	690 m	-	1,9	24
338	idem	690 m	-	2,0	14
339	idem	860 m	-	2,1	05
340	idem	860 m	-	2,9	05
341	idem	1020 m	-	2,7	12
342	idem	1020 m	-	2,2	08
343	idem	1350 m	-	2,7	04
344	idem	1480 m	-	2,2	11
345	idem	1480 m	-	3,2	15
346	Hautes-Alpes (F, 05)	1700 m	-	2,4	08
347	idem	1480 m	-	3,0	04
348	idem	1480 m	-	2,3	48
349	idem	1100 m	-	2,0	04
350	idem	1200 m	-	2,0	03
351	idem	1450 m	-	2,7	65
352	idem	1000 m	-	2,1	05
353	idem	1000 m	-	3,3	39
354	Var (F, 83)	1000 m	-	3,0	15

355	idem	1000 m	-	3,2	02
356	idem	950 m	-	2,5	06
357	idem	950 m	-	1,6	03
358	idem	1000 m	-	2,2	24
359	idem	1300 m	-	2,1	00
360	Alpes-Mmes (F, 06)	1100 m	-	2,7	05
361	idem	1100 m	-	2,3	03
362	Basses-Alpes (F, 04)	1030 m	-	2,4	02
363	idem	1500 m	E	3,2	02
364	idem	2230 m	R	8,4	73
365	idem	2300 m	R	7,4	76
366	idem	2050 m	E	4,3	48
367	idem	2300 m	R	5,4	18
368	idem	2300 m	R	5,1	11
369	idem	2150 m	E	3,0	04
370	idem	2100 m	R	6,6	73
371	idem	2100 m	R	4,8	62
372	idem	2000 m	E	2,2	04
373	idem	1650 m	E	2,4	66
374	idem	1600 m	R	2,0	05
375	idem	2000 m	E	2,9	03
376	idem	2000 m	E	3,9	56
377	idem	2200 m	R	4,2	07
378	idem	2350 m	R	3,6	04
379	Alpes-Mmes (F, 06)	1800 m	R	3,2	03
380	idem	1000 m	E	2,8	05
381	idem	900 m	E	1,9	11
382	idem	2050 m	I	3,4	08
383	idem	2050 m	R	7,4	61
384	idem	2150 m	R	7,7	73
385	idem	2400 m	R	7,3	66
386	Col Lombarde (ITA)	2250 m	R	7,5	68
387	idem	1950 m	R	8,3	64
388	idem	1500 m	R	6,7	74
389	idem	1200 m	E	3,8	57
390	Berzezio (ITA)	1900 m	R	4,1	58
391	idem	1900 m	R	4,2	39
392	idem	1900 m	R	5,8	60
393	Demonte (ITA)	950 m	E	2,6	21
394	Valdieri (ITA)	800 m	E	2,9	44
395	Col Tende (ITA)	1900 m	R	4,0	08
396	idem	1750 m	E	2,0	04
397	idem	1700 m	R	6,3	73
398	Alpes-Mmes (F, 06)	1350 m	R	4,7	63
399	idem	1350 m	E	1,3	04
400	idem	650 m	E	1,9	05
401	Ventoux (F, 84)	1650 m	E	3,8	08
402	idem	1600 m	R	4,0	52
403	idem	1200 m	(I)	3,9	04
404	Vaucluse (F, 84)	700 m	E	3,9	06
405	Drôme (F, 26)	800 m	E	2,8	08
406	idem	800 m	E	2,4	05
407	Basses-Alpes (F, 04)	880 m	E	3,2	04
408	idem	880 m	E	2,5	04
409	idem	870 m	-	3,2	05
410	Montagne Lure (F, 04)	1200 m	R	6,8	67
411	idem	1600 m	E	4,8	35
412	idem	1700 m	R	5,5	66
413	idem	1700 m	R	4,4	04
414	idem	1800 m	R	6,3	73

415	idem	1810 m	R	7,2	77
416	idem	1800 m	-	5,1	61
417	Drôme (F, 26)	1100 m	E	3,1	06
418	idem	1250 m	-	2,8	09
419	idem	1250 m	E	2,1	20
420	idem	1250 m	E	3,1	11
421	idem	1000 m	E	3,3	19
422	idem	500 m	-	3,6	13
423	idem	200 m	-	3,6	32
424	idem	200 m	-	3,5	43
425	idem	200 m	-	3,0	07
426	Colorado (USA)	2500 m	R	3,2	08
427	Nordland (NOR)	240 m	R	3,7	24
428	Abisko (SW)	400 m	(I)	4,7	34
429	Tarentaise (F, 73)	1860 m	R	6,2	71
430	idem	1860 m	R	6,9	74
431	Kalmar (SW)	100 m	E	2,5	14
432	idem	100 m	E	2,0	25
433	Öland (SW)	120 m	I	3,7	21
434	idem	130 m	R	3,4	18
435	idem	150 m	E	3,3	24
436	idem	100 m	I	2,8	20
437	Abisko (SW)	600 m	R	3,9	18
438	idem	650 m	R	2,7	17
439	idem	450 m	R	4,8	19
440	idem	370 m	R	3,7	19
441	idem	900 m	R	4,0	32
442	Pärnu (EST)	10 m	E	3,0	24
443	Tallinn (EST)	50 m	E	3,0	18
444	Alborg (DK)	100 m	I	3,4	23
445	Apennins (ITA)	2000 m	-	11,8	80
446	idem	2200 m	-	11,8	83
447	idem	1900 m	-	1,5	40
448	idem	1940 m	-	10,3	81
449	idem	1990 m	-	11,1	84
450	idem	1900 m	-	10,8	76
451	idem	2000 m	-	10,2	79
452	idem	2000 m	-	9,7	79

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 41-49

Thlaspi tineoi Nyman et *T. granatense* Boiss. & Reut. : position systématique et valeur biogéographique de deux taxons ouest-méditerranéens au sein du complexe polyploïde *T. perfoliatum* L. (*Brassicaceae*)

Thlaspi tineoi Nyman and *T. granatense* Boiss & Reuter : the systematic status and biogeographical significance of two western-mediterranean taxa among the polyploid complex *T. perfoliatum* L. (*Brassicaceae*).

Nicole GALLAND* et Claude FAVARGER**

RESUME

Thlaspi perfoliatum constitue un complexe polyploïde largement réparti en Europe, en Afrique du Nord et dans l'ouest de l'Asie. En Méditerranée occidentale, 2 taxons orophiles s'individualisent plus ou moins nettement au sein de ce complexe polyploïde : *T. granatense* (endémique du sud-est de l'Espagne) et *T. tineoi* (Maroc, Algérie et Sicile). A l'aide de données morphologiques et caryologiques, les 2 taxons ont été comparés entre eux et avec des *T. perfoliatum* méditerranéens. *T. granatense* et *T. tineoi* partagent certains caractères morphologiques qui les distinguent de *T. perfoliatum* ; ces différences sont cependant ténues et parfois masquées par une grande plasticité phénotypique.

T. granatense et *T. tineoi* sont indistincts l'un de l'autre mais tous deux restent très proches de *T. perfoliatum*. En conséquence, les auteurs proposent de réunir *T. granatense* et *T. tineoi* sous la même dénomination : *T. perfoliatum* subsp. *granatense* comb. & stat. nov. La distribution actuelle de cette sous-espèce est très intéressante dans la mesure où elle peut être comparée avec des reconstitutions paléogéographiques du bassin méditerranéen au Tertiaire.

MOTS-CLES : *Thlaspi perfoliatum*, *Thlaspi tineoi*, *Thlaspi granatense*, biogéographie, Méditerranée occidentale.

ABSTRACT

Thlaspi perfoliatum constitutes a polyploid complex which is widely distributed in Europe, North Africa and western Asia. In the western Mediterranean, 2 orophilous taxa are mentioned among the polyploid complex: *T. granatense* (endemic to south-east Spain) and *T. tineoi* (Morocco, Algeria and Sicily). With morphological and caryological data, the 2 taxa have been compared to each other and to Mediterranean *T. perfoliatum*. *T. granatense* and *T. tineoi* share some morphological features which differentiate them from *T. perfoliatum*; these distinctions are however tenuous and may be hidden by a large phenotypic plasticity.

T. granatense and *T. tineoi* cannot be distinguished from each other and are both very close to *T. perfoliatum*. Therefore, the authors propose to gather *T. granatense* and *T. tineoi* under the same taxonomic designation: *T. perfoliatum* subsp. *granatense* comb. & stat. nov.; the present distribution of this subspecies is highly interesting as it may be related to paleogeographical reconstructions of the Mediterranean basin in the Tertiary.

KEY WORDS : *Thlaspi perfoliatum*, *Thlaspi tineoi*, *Thlaspi granatense*, biogeography, western Mediterranean.

* Institut de Botanique Systématique et de Géobotanique
Université de Lausanne, Bâtiment de Biologie
CH -1015 Lausanne, Suisse. FAX: +21/692.25.40

** Laboratoire de Phanérogamie, Institut de Botanique
Université de Neuchâtel, Ch. de Chantemerle 22
CH - 2000 Neuchâtel, Suisse. FAX: +38/24.26.95

INTRODUCTION

Petite plante annuelle affectionnant les milieux ouverts, bien exposés et riches en bases, *Thlaspi perfoliatum* L. se rencontre dans toute l'Europe tempérée, dans le bassin méditerranéen ainsi que dans l'ouest de l'Asie jusqu'en Iran.

En Europe centrale, c'est une plante de plaine ou de basse montagne appartenant souvent au cortège floristique des prairies à *Bromus erectus* (GALLAND et FAVARGER, 1988) ; mais, plus souvent encore, *T. perfoliatum* croît dans des terrains récemment perturbés où sa biologie correspond bien à celle d'une plante rudérale (type r-selection) : thérophyte à croissance rapide et floraison très précoce, effort de reproduction élevé et large plasticité phénotypique.

En Méditerranée, *T. perfoliatum* est un peu plus orophile et, pour l'Afrique du Nord, MAIRE (1967) situe ce taxon dans les basses et moyennes montagnes bien arrosées et semi-arides ; au Maroc, nous avons pour notre part récolté le subsp. *tineoi* entre 2000 et 2700 m, dans l'étage semi-aride froid (QUEZEL, 1957) ou étage oroméditerranéen (OZENDA, 1975).

GREUTER *et al.* (1986) considèrent *T. perfoliatum* comme un agrégat au sein duquel s'individualisent certains taxons endémiques en Méditerranée orientale (*T. natolicum* Boiss. et *T. perfoliatum* subsp. *gaillardotii* (F.K. Meyer) GREUTER & BURDET) ou en Méditerranée occidentale (*T. granatense* Boiss. & Reut. et *T. perfoliatum* subsp. *tineoi* (Paol.) Maire).

A une grande variabilité morphologique, propre aux annuelles rudérales, s'ajoute, chez *T. perfoliatum*, un polymorphisme chromosomique. GALLAND et FAVARGER (1988) ont, en effet, mis en évidence l'existence de races chromosomiques diploïde (2n=14), tétraploïde (2n=28) et hexaploïde (2n=42) et l'agrégat *T. perfoliatum* doit dès lors être considéré comme un complexe polyploïde.

La variabilité morphologique et chromosomique n'ont pas facilité la délimitation des entités biologiques dans cet agrégat ; cela s'est traduit par une synonymie importante et une confusion dans l'application de certains binômes.

Nous nous intéresserons ici aux 2 taxons endémiques de la Méditerranée occidentale: *T. granatense* et *T. perfoliatum* subsp. *tineoi* (= *T. tineoi* Nyman = *T. tineanum* Huet = *T. rotundifolium* Tineo) ; par la suite, et pour ne pas préjuger d'un rang taxonomique précis, nous nommerons ce dernier taxon *T. tineoi*.

T. granatense est étroitement endémique d'un massif du sud-est de l'Espagne, la Sierra de Baza. L'aire de *T. tineoi* est beaucoup plus large et comprend le Maroc, l'Algérie et la Sicile. Les 2 taxons présentent un net caractère orophile et sont allopatriques ; de plus, l'aire du deuxième est disjointe.

MEYER (1979) attribue, à ce qu'il nomme *Microthlaspi granatense*, une distribution comprenant la Sicile, l'Afrique du Nord et la Sierra de Baza ; implicitement, il considère donc *T. granatense* et *T. tineoi* comme un seul et même taxon.

D'autres confusions apparaissent dans la délimitation entre *T. perfoliatum s. str.* et les 2 endémiques ouest-méditerranéens. Les critères distinctifs, résumés dans le tableau 1, sont en effet assez ténus et, pour la forme des feuilles et le port de la plante en particulier, ils sont parfois masqués par une forte variabilité intra-populationnelle.

A l'aide de données morphologiques et caryologiques, nous désirons préciser la position systématique de *T. granatense* et *T. tineoi* au sein de l'agrégat *T. perfoliatum* et mettre en évidence l'intérêt biogéographique de ces entités orophiles disjointes en Méditerranée occidentale.

MATERIEL ET METHODES

Matériel

Il provient de notre collection déposée à NEU (GALLAND 1988, GALLAND et FAVARGER, 1988), enrichie par des récoltes récentes dans le sud de l'Espagne (1. OPTIMA Iter Mediterraneum, 1988), en Sicile (graines récoltées par A. CHARPIN) et en Sardaigne (legit M. KRÄHENBUHL).

Nous avons également emprunté des spécimens espagnols, nord-africains et siciliens aux herbiers de Genève (G), Lausanne (LAU) et Neuchâtel (NEU, collection P. KÜPFER).

A titre de comparaison succincte, nous avons également considéré 4 provenances centre-européennes (France et Suisse) pour *T. perfoliatum.*

Liste des spécimens étudiés :

Thlaspi perfoliatum

Italie : Sardaigne, Oliena Sopramonte, 2.5.1991,

Krähenbühl NG 776 (NEU).

Algérie : Atlas, 17.4.1833, illis. (LAU) ; Nador de Tlemcen, 18.3.1923, *Wilczek & Dutoit 13* (LAU) ; Dj. Morghad, 25.5.1901, *Hochreutiner 485* (G) ; Entre Telagh et Dhaya, 27.4.1986, *Küpfer NG 613* (NEU) ; Teniet-el-Nad, 26.4.1986, *Küpfer NG 616* (NEU).

Maroc : Moyen Atlas, Ifrane, 13.4.1930, *Wilczek 432* (LAU) ; Nador de Ain-Zora, 1.5.1934, *Sennen & Mauricio 9245* (LAU) ; Beni Snassene, Ras Foughal, 25.4.1928, *Wilczek, Briquet & Dutoit 1429* (LAU) ; Asni, 18.4.1921, *Wilczek 59* (LAU) ; Moyen Atlas, Ifrane, 22.4.1933, *Maire & Wilczek 821* (LAU) ; Zalarh, 24.3.1923, *Wilczek & Dutoit 14* (LAU) ; Azilal, Col de l'Ighil N'Ouamarad, 22.3.1923, *Jahandiez 20* (G) ; Taourirt, Mt Narguechoum, 13.4.1928, *Wilczek, Briquet & Dutoit 825* (G) ; Dj. Bou Yahni, 5.1909, *Gandoger s.n.* (G) ; Debdou, 4.4.1928, *Wilczek, Briquet & Dutoit 221* (G) ; Debdou, Dj. Rel-el-Abiud, 10.4.1928, *Wilczek, Briquet & Dutoit 578* (G).

Espagne : Sierra de Baza, 21.6.1988, *1. Iter Mediterraneum 1461* (G) ; Sierra Nevada, 17.6.1988, *Galland 691* (LAU) ; Sierra de la Sagra, 24.6.1988, *Galland 698* (LAU).

Portugal : Estremadura, Amadora, 22.1.1922, *Rainha 2248* (LAU).

France : Doubs, Belvoir, 6.5.1988, *Galland 643* (LAU) ; Drôme, Les Baraques-en-Vercors, 10.5.1988, *Galland 659* (LAU).

Suisse : Neuchâtel, Marnière d'Hauterive, 26.4.1988, *Galland 612* (LAU) ; Vaud, Ollon, 22.4.1988, *Galland 627* (LAU).

Thlaspi tineoi

Italie, Sicile : Monts Madonie, 6.1844, *Leresche s.n.* (LAU) ; Piano della Principessa, 13.6.1855, *E. & A. Huet du Pavillon s.n.* (G); Madonie, s.d., *Moricand s.n.* (G).

Algérie : Atlas de Blida, 13.4.1930, *Wilczek 93* (LAU) ; Dj. Chelia, 7.5.1986, *Küpfer NG 735* (NEU) ; Atlas de Blida, 13.4.1930, *Maire & Wilczek 6302* (G) ; Aurès, 1904, *Battandier s.n.* (G) ; Atlas de Blida, 3.4.1983, *Gay s.n.* (G) ; Atlas de Blida, 4.1884, *Battandier & Trabut s.n.* (G).

Maroc : Moyen Atlas, Timhadit, 18.4.1926, *Wilczek, Dutoit & Girardet 1243* (LAU) ; Moyen Atlas, Tioumiline sur Azrou, 19.4.1926, *Wilczek, Dutoit & Girardet 1367* (LAU) ; Glaoua, Dj. Gedrouz, 9.4.1926, *Wilczek, Dutoit & Girardet 664* (LAU) ; Rif, Jebel Lerz, 12.6.1927, *Font Quer 221* (LAU) ; Azib de Tichka, 5.6.1936, *Balls s.n.* (LAU) ; Beni Mguied, SW des Bezoult er Rbatia, 7.4.1926, *Wilczek, Dutoit & Girardet 1124* (LAU) ; Taza, Dj. Bou Iblane, 12.6.1980, *Charpin, Jacquemoud & Jeanmonod MAR 894* (G) ; Rif, Yebel Lerz, 12.6.1927, *Font Quer 221* (G) ; Ouarzazate, Tizi n'Melloul, 31.5.1980, *Charpin, Fernandez Casas, Jacquemoud & Jeanmonod MAR 417* (G) ; Moyen Atlas, Azrou, 26.3.1921, *Romieux 1164* (G) ; Haut Atlas, Seksaouas, 24.7.1987, *Galland 609* (LAU) ; Moyen Atlas, Bou Iblane, 3.7.1976, *Galland 282* (NEU) ; Haut Atlas, Ayachi, 3.7.1979, *Galland 632* (NEU) ; Moyen Atlas, Bou Iblane, 6.7.1979, *Galland 640* (NEU).

Thlaspi granatense

Espagne: Sierra de Baza, 21.6.1988, *1. Iter Mediterraneum 1412* (G) ; Jardin botanique de l'Université de Lausanne, graines de la Sierra de Baza, 25.3.1990, *Galland 694* (LAU) ; Sierra de Baza (Typus), 1851, *Bourgeau s.n.* (G) ; Sierra de Baza (Typus), 21.5.1851, *Bourgeau 1025* (G).

Morphométrie

La plasticité phénotypique étant très grande chez *T. perfoliatum s.lat.*, certains caractères comme la taille et le port de la plante sont difficiles, voire impossibles, à interpréter ; les caractères floraux, eux, sont en revanche trop invariants pour être utilisés comme critères discriminants. Nous nous sommes donc limités à contrôler la validité des principaux caractères distinctifs cités dans les descriptions originales (tableau 1), soit :

- la forme des limbes foliaires, exprimée par le rapport longueur/largeur,
- l'angle du sinus formé par les ailes de la silicule,
- la longueur du style sur la silicule mûre.

Les données exprimées dans le tableau 2 reflètent les moyennes et écarts-types de 10 mesures par spécimens. Dans ce cas, les «spécimens» représentent donc un échantillonnage dans une population tel que nous l'avons effectué *in situ* ou tel qu'il apparaît sur une part d'herbier.

Nombres chromosomiques

Ils ont été déterminés par la méthode des écrasements au carmin acétique.

Aux résultats nord-africains publiés par GALLAND et FAVARGER (1988) sont venues s'ajouter quelques données inédites pour le sud de l'Espagne (*T. perfoliatum* et *T. granatense*) et la Sicile (*T. tineoi*).

RESULTATS

Morphométrie

Les résultats sont résumés dans le tableau 2. Nos mesures étant basées en grande partie sur du matériel d'herbier, le nombre d'individus par population (ou spécimen) est très variable (de 2 à 24 individus !). Par ailleurs, l'échantillonnage centre-européen, considéré ici à titre de comparaison, est volontairement restreint car l'étude systématique de *T. perfoliatum* sur l'ensemble de son aire fait l'objet d'une recherche en cours.

Pour les raisons qui précèdent, l'analyse statistique de nos données morphométriques restera sommaire mais nous pouvons tout de même dégager les évidences suivantes :

Le rapport longueur/largeur des feuilles permet de distinguer nettement *T. tineoi* et *T. granatense* (feuilles moins de 2 fois plus longues que larges) de *T. perfoliatum* (feuilles plus de 2 fois plus longues que larges). La figure 1 illustre la fréquence de cet indice parmi les populations étudiées. Les écart-types peuvent être relativement grands, particulièrement chez *T. perfoliatum* où cela dénote une variabilité intra-populationnelle, commune chez les annuelles. Cependant, la comparaison des moyennes mesurées chez les spécimens méditerranéens de *T. perfoliatum* avec celles obtenues pour *T. tineoi* et *T. granatense* confondus montre qu'elles sont statistiquement différentes (test t de Student: $t=13.45$, $p<0.001$). En revanche, *T. granatense* ne se distingue pas de *T. tineoi* à cet égard ($t=11.31$, $p>0.10$).

Les 4 populations centre-européennes correspondent bien à *T. perfoliatum* pour ce critère mais il faut noter que les valeurs de l'indice foliaire chez la population diploïde française sont à la limite inférieure de ce que nous admettons pour *T. perfoliatum.*

Les mesures de l'angle du sinus formé par les ailes bordant la silicule permettent là aussi de distinguer le couple *T. tineoi -T. granatense* (angle $< 90^0$) des populations méditerranéennes de *T. perfoliatum* (angle $> 90^0$). Si les moyennes restent statistiquement différentes ($t=11.31$, $p<0.001$), les écarts-types dénotent une importante variabilité pour ce critère qui ne saurait être considéré indépendamment de l'indice foliaire.

Ces 2 caractères (sinus de la silicule et indice foliaire) sont généralement concordants dans notre échantillonnage sauf pour 2 populations marocaines (Beni Snassen et Ifrane, Moyen-Atlas) qui présentent des silicules à sinus aigus alors que leur indice foliaire, supérieur à 2 (respectivement 2.34 et 2.11) rattache ces plantes à *T. perfoliatum.*

Deux autres populations marocaines, échantillonnées dans les environs de Debdou par WILCZEK, BRIQUET et DUTOIT en 1928 (numéros 389 et 821), montrent une très grande variabilité entre individus, aussi bien pour le critère des feuilles que pour celui de l'angle du sinus; de surcroît, la corrélation entre ces deux caractères est faible, voire inverse de celle constatée dans la très grande majorité des cas. En l'absence de toute possibilité d'observer la garniture chromosomique de ces individus, nous avons écarté ces 2 provenances de notre échantillonnage mais nous gardons à l'esprit que ce polymorphisme local peut refléter un problème biologique (polyploïdie, hybridation ?).

Chez *T. granatense*, le sinus est particulièrement étroit, donnant à la silicule une forme très allongée. Cependant deux spécimens rifains attribués à *T. tineoi* (Jb. Lerz) possèdent des silicules en tout point semblables (sinus long et étroit, styles courts mais visibles) alors qu'une population du Moyen-Atlas (Azrou) a des silicules plus petites, aux sinus également très étroits mais plus courts et à stigmates sessiles.

Le critère de l'angle du sinus ne peut donc pas distinguer valablement *T. granatense* de *T. tineoi.*

En revanche, les 4 populations centre-européennes, diploïdes et hexaploïdes, ont des sinus plutôt aigus, invalidant par là la distinction faite entre le couple *T. granatense-T. tineoi* et les *T. perfoliatum* méditerranéens. Certes, l'échantillonnage est très limité et purement indicatif mais ces 4 valeurs démontrent tout de même qu'il faut rester prudent dans l'appréciation de ce caractère.

Quant à la longueur du style, sa variabilité alliée à des valeurs difficilement mesurables sans un très fort grossissement nous incitent à négliger ce critère bien que, là aussi, les valeurs mesurées pour *T. tineoi* et *T. granatense* soient comparables entre elles et distinctes de celles de *T. perfoliatum.*

En résumé, nous estimons que le rapport longueur/largeur des feuilles et l'angle du sinus de la silicule permettent, dans une majorité de cas:

1°) de caractériser *T. granatense* et *T. tineoi* (rapport < 2, angle $< 90^0$) par rapport aux *T. perfoliatum* méditerranéens (rapport > 2, angle $> 90^0$).

Tableau 1

Caractères morphologiques distinctifs entre *Thlaspi perfoliatum* (d'après Maire 1967 et Pignatti 1982) et *T. granatense* (d'après Boissier 1853)

Caractères	T. perfoliatum		T. granatense
	subsp. perfoliatum	subsp. tineoi	
Feuilles caulinaires			
limbe	plat, lancéolé	ondulé à la base, ovale "longueur moins du double de la largeur"	très entier, oblong
apex	aigu	arrondi	un peu aigu
Grappes florifères	nues	nues	involucrées par les feuilles supérieures
Silicules			
forme	élargies au sommet, presque aussi longues que larges	peu atténuées à la base, nettement plus longues que larges	obcordées, un peu plus grandes et plus aplaties que chez T. perfoliatum
sinus	± ouvert	étroit	très étroit
style	très court (<0.5mm)	subnul à nul	nul

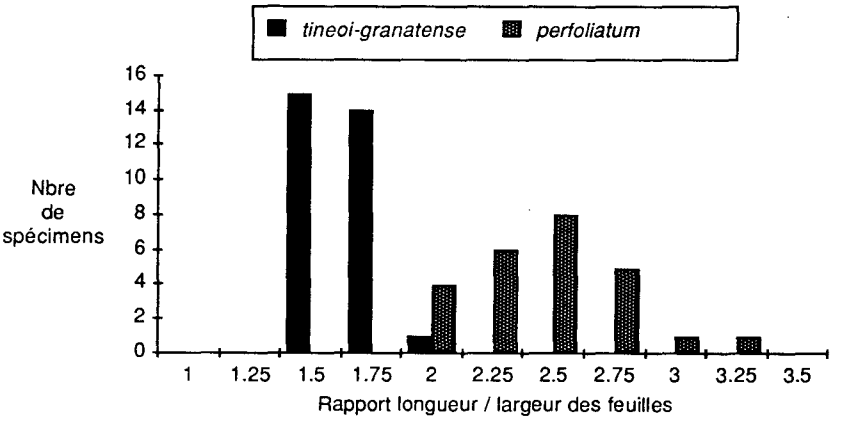


Figure 1.- Fréquences de l'indice foliaire chez *Thlaspi tineoi-T. granatense* et *T. perfoliatum*

Tableau 2

Caractères morphologiques distinctifs chez *Thlaspi tineoi*, *T. granatense* et *T. perfoliatum* du bassin méditerranéen occidental et d'Europe centrale : moyenne et écart-type de 10 mesures par population.

Taxon et provenance	Nombre de populations étudiées	Feuilles [longueur/largeur]	Angle du sinus de la silicule [degrés]	Longueur du style [mm]
Thlaspi tineoi				
Sicile	6	1.66 (0.26)	42.84 (14.63)	0.06 (0.04)
Algérie	6	1.51 (0.14)	60.92 (20.49)	0.08 (0.05)
Maroc	14	1.64 (0.19)	33.94 (28.56)	0.10 (0.06)
Thlaspi granatense				
Espagne	4	1.65 (0.22)	25.45 (18.88)	0.09 (0.06)
Thlaspi perfoliatum				
Sardaigne	1	2.65 (0.42)	147.14 (16.00)	0.17 (0.03)
Algérie	5	2.58 (0.52)	112.33 (18.55)	0.16 (0.05)
Maroc	11	2.40 (0.37)	108.32 (26.33)	0.16 (0.06)
Espagne	4	2.47 (0.46)	121.79 (26.43)	0.16 (0.04)
Portugal	1	2.26 (0.17)	132.50 (15.69)	0.20 (0.05)
France 2x	1	2.00 (0.17)	97.00 (7.52)	0.21 (0.03)
France 6x	1	2.83 (0.25)	76.11 (10.24)	0.22 (0.02)
Suisse 2x	1	2.22 (0.24)	77.20 (15.76)	0.20 (0.02)
Suisse 6x	1	2.42 (0.31)	87.00 (17.19)	0.19 (0.02)

2°) de mettre en évidence de grandes similitudes morphologiques entre *T. granatense* et *T. tineoi*.

Précisons que des cultures comparées en jardin botanique de *T. granatense* et de *T. tineoi* du Maroc ont montré que les caractères discriminants se maintiennent dans des valeurs tout à fait comparables à celles des individus de terrain, prouvant ainsi la base génétique de ces différences morphologiques.

Nombres chromosomiques

Selon les résultats publiés par GALLAND et FAVARGER (1988), des valences diploïdes ont été trouvées pour *T. tineoi* au Maroc et en Algérie alors que *T. perfoliatum s.str.* s'avérait être hexaploïde en Algérie et dans le sud de l'Espagne (nous ne possédons pas de données caryologiques pour les *T. perfoliatum* du Maroc).

Depuis, nous avons pu observer la garniture chromosomique de *T. granatense* récolté à la Sierra de Baza et de *T. tineoi* des Monts Madonie en Sicile. Tous deux sont diploïdes, confirmant par là l'identité des *T. tineoi* de Sicile avec ceux d'Afrique du Nord et les similitudes entre *T. granatense* et *T. tineoi*.

Par ailleurs, pour le sud de l'Espagne, des comptages récents pour des *T. perfoliatum* de la Sierra Nevada, de la Sierra de la Sagra et de la Sierra de Baza ont confirmé la nature hexaploïde de ce matériel.

Les données chromosomiques viennent donc corroborer nos conclusions basées sur la morphométrie.

Considérations systématiques et biogéographiques

Si *T. tineoi* et *T. granatense* ont un caractère orophile plus marqué que *T. perfoliatum*, cela n'exclut pas l'existence de zones de sympatrisme entre l'hexaploïde de ce dernier et l'un ou l'autre des taxons diploïdes.

Le sympatrisme étroit de *T. perfoliatum* et *T. granatense* sur la Sierra de Baza est remarquable : nous avons observé les 2 taxons à moins d'une dizaine de mètres de distance, dans un habitat apparemment semblable (pelouses d'altitude pâturées, aux alentours d'une maison forestière). La planche de l'herbier de Genève où figure le lectotype de *T. granatense* (BURDET *et al.*, 1984) comporte d'ailleurs 2 individus que leurs feuilles et leurs fruits rattachent à *T. perfoliatum*; ces 2 individus sont par ailleurs dans un état de maturité beaucoup moins avancé que les 8 autres plantes de ce spécimen d'herbier.

Une étude détaillée de cette zone de sympatrisme serait intéressante, en particulier pour détecter si d'éventuels tétraploïdes se forment au contact du diploïde (*T. granatense*) et de l'hexaploïde (*T. perfoliatum*). L'existence, ou non, d'hybrides pourrait nous renseigner sur la compatibilité génétique des 2 taxons. De tels tétraploïdes ont déjà été mis en évidence dans le centre de l'Europe, là où il y a sympatrisme entre des populations diploïdes et hexaploïdes de *T. perfoliatum*.

KÜPFER (communication orale) a, lui aussi, observé un sympatrisme étroit entre des populations algériennes de *T. perfoliatum* et *T. tineoi*.

Le polymorphisme observé chez 2 populations marocaines de Debdou pourrait, lui aussi, être un signe d'hybridation entre 2 taxons (ou races chromosomiques) sympatriques; seul un échantillonnage fin sur le terrain, associé à une étude chromosomique détaillée, permettrait de préciser la nature de ce polymorphisme.

Selon Med-Checklist (GREUTER *et al.*, 1986), *T. granatense* et *T. tineoi* appartiennent à l'agrégat *T. perfoliatum*; le premier taxon a un statut spécifique alors que le deuxième est une sous-espèce de *T. perfoliatum*.

Par ailleurs, nos observations morphologiques et caryologiques montrent une grande similitude entre *T. granatense* et *T. tineoi* ainsi que leur nette différence par rapport aux *T. perfoliatum s. str.* de la Méditerranée occidentale.

T. granatense et *T. tineoi* constituent-ils un seul et même taxon diploïde ou sommes-nous en présence d'un cas de schizoendémisme tel qu'il en existe beaucoup parmi les taxons orophiles de l'ouest de la Méditerranée (QUEZEL, 1957 ; FAVARGER *et al.*, 1979 ; GALLAND, 1988) ?

T. granatense, très étroitement localisé sur un seul massif du sud de l'Espagne, est coupé des *T. tineoi* nord-africains vraisemblablement depuis le Pliocène et peut-être même plus anciennement (GALLAND, 1988), au même titre d'ailleurs que le taxon sicilien des Monts Madonie. De surcroît, aucun argument morphologique ou chromosomique ne permet de mieux individualiser les populations espagnoles que les populations siciliennes par rapport aux populations d'Algérie et du Maroc.

D'autre part, *T. granatense* et *T. tineoi* restent phénotypiquement très proches de *T. perfoliatum* et, même sans arguments génétiques précis, nous ne pensons pas que ces deux entités diploïdes ouest-méditerranéennes méritent une rang spécifique. Les arguments génétiques, basés sur des croisements expérimentaux, pourraient d'ailleurs être difficiles à avancer car, à l'instar d'autres thérophytes à très petites fleurs, nous sommes probablement en présence de micro-espèces (ou jordanons) autogames.

CONCLUSIONS

Sur la base d'arguments morphologiques, caryologiques et biogéographiques, nous sommes d'avis de réunir *T. granatense* et *T. tineoi* sous une même dénomination (comme l'a fait implicitement MEYER, 1979) et nous proposons la combinaison nouvelle suivante :

Thlaspi perfoliatum L. subsp. *granatense* (Boiss. & Reuter) Galland & Favarger, comb. & stat. nov. • *T. granatense* Boiss. & Reuter in Boiss., Diagn. Pl. Orient. ser 2, 1: 40. 1854 = *T. perfoliatum* subsp. *tineoi* (Paol.) Maire in Jahandiez & Maire, Cat. Pl. Maroc: 273. 1932. (= *T. perfoliatum* f. *tineoi* Paol. = *T. rotundifolium* Tineo = *T. tineoi* Nyman = *T. tineanum* Huet).

T. perfoliatum subsp. *granatense* rassemble ainsi des entités orophiles de Sicile, d'Afrique du Nord et du sud de l'Espagne. Leur distribution très disjointe et leur valence diploïde permettent de les considérer comme des taxons ancestraux au sein du complexe polyploïde (ou agrégat) *T. perfoliatum.*

Afin de mieux comprendre la phylogénie de ce complexe, une étude en cours cherche à comparer, sur des bases morphologiques et enzymatiques, les diploïdes méditerranéens entre eux et avec les diploïdes centre-européens appartenant au subsp. *perfoliatum.*

Mais quelles que soient les précisions phylogénétiques qu'amènera cette étude, la présence de diploïdes relictuels sur des massifs bordant le sud-ouest de la Méditerranée est déjà remarquable en soi. Ce cas s'ajoute à de nombreux autres exemples illustrant les échanges floristiques qui ont eu lieu en Méditerranée entre des territoires (îles ou continents) aujourd'hui géographiquement séparés.

Les travaux de QUEZEL (1957, 1981) et de QUEZEL *et al.* (1981) ont mis en évidence les parentés floristiques et phytosociologiques qui caractérisent les massifs entourant le bassin méditerranéen. Pour la Méditerranée occidentale, GALLAND (1988) a situé l'essentiel de ces échanges au Messinien (fin du Tertiaire) qui correspond à un assèchement partiel du bassin mésogéen.

Cependant, on pourrait aussi se demander si la sous-espèce *granatense* diploïde, telle que nous la comprenons, et dont l'aire actuelle est très disjointe ne remonte pas plus loin dans le passé, à une époque où les territoires qu'elle occupe aujourd'hui étaient réunis. Le schéma de la paléogéographie de la Méditerranée occidentale publié par ALVAREZ (1976) et sur lequel s'est appuyée CONTANDRIOPOULOS (1990) à propos de la flore de Corse montre que la chaîne bétique, les Kabylies, la Calabre et les Alpes formaient à l'Oligocène une ceinture orogénique, bien proche d'ailleurs du Massif protoligurien d'Alvarez. Cela permettrait d'interpréter d'autres distributions telles que celles de *Cerastium gibraltaricum* aggr. (Espagne du Sud, Maroc, Algérie, Sardaigne, Corse) et *Polycarpon polycarpoides* (Biv.) Jahandiez et Maire (Pyrénées orientales, Espagne, Baléares (?), Maghreb, Sicile et Calabre).

Les auteurs désirent rendre ici un hommage respectueux et amical aux travaux remarquables du professeur Pierre QUEZEL sans lesquels aucune compréhension synthétique de la flore et de la végétation méditerranéennes ne serait possible.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre sincère reconnaissance aux personnes et institutions qui nous ont prêté ou donné du matériel nécessaire à la présente étude : Drs A. CHARPIN et F. JACQUEMOUD, Conservatoire botanique de Genève, Dr G. MÜLLER, Conservatoire botanique de Lausanne, Prof. P. KÜPFER et M. M. KRÄHENBUHL, Université de Neuchâtel.

BIBLIOGRAPHIE

ALVAREZ W. 1976. A former continuation of the Alps. Geol. Soc. Amer. Bull. 87 : 891-896.

BOISSIER E. 1853. Diagnoses plantarum novarum praesertim orientalium. No 1. Neocomi, Typis Wolfrath.

BURDET H.M., A. CHARPIN & F. JACQUEMOUD. 1984. Types nomenclaturaux des taxa

ibériques décrits par Boissier ou Reuter. V. Convolvulacées à Ericacées. Candollea 38 : 349-373.

CONTANDRIOPOULOS J. 1990. Spécificité de l'endémisme corse. In International Symposium on Biogeographical Aspects of Insularity, Atti dei Convegni Lincei 85 : 393-416.

FAVARGER C., N. GALLAND et P. KÜPFER. 1979. Recherches cytotaxonomiques sur la flore orophile du Maroc. Naturalia Monspel., Ser. Bot., 29 : 1-64.

GALLAND N. 1988. Recherches sur l'origine de la flore orophile du Maroc, étude caryologique et cytogéographique. Trav. de l'Inst. Scientifique, Rabat, Sér. Bot. 35 : 1-168.

GALLAND N. et C. FAVARGER. 1988. Un complexe polyploïde méconnu: *Thlaspi perfoliatum* L. agg. (Brassicaceae). Homenaje a Pedro Montserrat, Jaca y Huesca, 205-211.

GREUTER W., H.M. BURDET et G. LONG. eds. 1986. Med-Checklist 3. Convolvulaceae-Labiatae. Ed. du Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.

MAIRE R. 1967. Flore de l'Afrique du Nord. Vol. XIII. Ed. Lechevalier, Paris.

MEYER F. K. 1979. Kritische Revision der «Thlaspi»-Arten Europas, Afrikas und Vorderasiens. 1. Geschichte, Morphlogie und Chorologie. Feddes Repert., 90 : 129-154.

OZENDA P. 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. Doc. Cart. Ecol. 16 : 1-32.

PIGNATTI S. 1982. Flora d'Italia (Vol. I). Edagricole.

QUEZEL P. 1957. Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Paris, Lechevalier.

QUEZEL P. 1981. Les hautes montagnes du Maghreb et du Proche-Orient : Essai de mise en parallèle des caractères phytogéographiques. Actas III Congr. Optima. Anales Jard. Bot. Madrid 37 : 353-372.

QUEZEL P., J. GAMISANS et M. GRUBER. 1981. Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. Natur. Monspel. (Actes Colloque Fondation L. Emberger, Montpellier).

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 51-57

Biodiversity within natural populations of *Cupressus bakeri* (Goosenest Mountain, California)

Richard S. DODD*, Zara AFZAL-RAFII**, Ariel B. POWER*

ABSTRACT

Foliage, cones and seeds of *Cupressus bakeri* were collected from 51 trees in 6 populations from the NE and NW flanks of Goosenest Mountain in the Cascade Ranges of California. Biometrical analyses showed a high degree of differentiation among populations despite their geographic proximity. Population GN2, from the NW side of the mountain, was most distinct from all others. Variation between populations GN1 and GN2 was surprisingly great considering their close proximity, and similar ecological conditions, suggesting genetic differentiation. Morphological differences among populations of the NE side of the mountain (GN4, GN5 and GN6) may have been due to phenotypic plasticity to differing ecological conditions. These latter populations had characteristics similar to those of the Siskiyou Mountains, suggesting that Goosenest Mountain can be considered a region of transition and differentiation in this species.

KEY WORDS : *Cupressus bakeri*, biometry, differentiation, ecogeography, diversity

RESUME

Les feuilles, les cônes et les graines de 51 individus de *Cupressus bakeri* Jeps. ont été récoltés dans 6 populations naturelles du versant NE et NW du Mont de Goosenest dans la chaîne montagneuse de Cascades en Californie. L'analyse multivariante effectuée sur les caractères biométriques a montré un degré élevé de différenciation entre les diverses populations, même géographiquement très proches. La population GN2 du versant NW est bien distincte des autres. La variation entre les populations GN1 et GN2, très voisines, dans des conditions écologiques similaires, est surprenante et nous suggérons qu'il s'agit d'une différenciation plutôt d'origine génétique. La différence morphologique observée entre les populations du versant NE (GN4, GN5, GN6) est dûe aux conditions écologiques : c'est une différenciation phénotypique. Ces dernières populations possèdent les caractéristiques de celles du Mont Siskiyou et cela nous a incités à penser que le Mont de Goosenest pourrait être en effet une zone de transition et de différenciation pour cette espèce.

MOTS-CLES : *Cupressus bakeri*, biométrie, différenciation, écogéographie, diversité

INTRODUCTION

Cupressus bakeri Jeps. (Baker cypress) is restricted to several disjunct locations in the Siskiyou Mountains of California and Oregon, and the Cascade and Sierra Nevada Mountains of northern California. It was first named by Jepson (1909) from material collected from the Modoc lava flows in the vicinity of Timbered Crater, Siskiyou Co., California.

The formations in which Baker cypress is dominant are heterogenous in structure depending on their bioclimatic and edaphic characteristics, and upon vegetation dynamics. Climatically, it is distributed at the margin of true mediterranean

*Forest Products Laboratory,
University of California at Berkeley,
Richmond, California 94804, U.S.A.

**Laboratoire de Botanique et Écologie Méditerranéenne,
Faculté des Sciences et Techniques de St. Jérôme,
13397 Marseille Cedex 13, France

systems. This species has a very large ecological plasticity and can be found between 1150 and 2100 m elevation, under an annual precipitation varying from 450 to 1300 mm (MAJOR, 1977). Due to the strong topographic relief, true soil profiles are almost absent. Most of the populations occur on skeletal soils derived from serpentine in the Siskiyou Mountains and basic volcanic rock in the Sierra Nevada and Cascade ranges (GRIFFIN and CRITCHFIELD, 1972). On gentler slopes trees can be found on deeper soil profiles, and, when in association with climax *Abies magnifica*, a good humic layer of dark brown soil exists.

The taxonomic problems regarding subspecific status within this taxon prompted GRIFFIN and CRITCHFIELD (1972) to recommend its revision. In view of these taxonomic problems and the diverse environmental conditions of the species, we initiated an investigation to determine the degree of biological and genetic diversity among populations of this species. Our earlier work on morphological variability in relation to ecogeographic diversity among 7 natural populations of the species led us to propose that division into the two subspecies recommended by WOLF and WAGENER (1948) be discontinued (A. RAFII and DODD, 1990). These morphological results have been supported by chemosystematic studies (using genetic markers) of megagametophyte fatty acids (A. RAFII *et al.* 1991) and mono- and sesqui-terpenes (A. RAFII *et al.* 1991).

Among the populations investigated in these earlier studies, were two from Goosenest Mountain that showed a very high degree of morphological and genetic differentiation despite their close proximity to one another (approximately 5 km). In view of this it was interesting to examine all populations of cypress on this mountain to determine the degree of morphological and genetic differentiation in relation to ecological conditions.

In this research we attempt to elucidate the problem of morphological diversity on this mountain, and its relationship with ecological conditions.

METHODS

Following a survey of Goosenest Mountain, two stands from the NW, three from the NE side of the mountain, and a single tree from the W side were selected for sampling (Table 1; figures 1 & 2). For each of the 5 stands, foliage and cones were collected from ten trees (where possible at least 50 m apart). Foliage was taken from four positions around the base of the crown. Up to 30, 2-3 year old cones were sampled. Older cones were avoided because of lichens and debris that tends to accumulate on their surface.

Table 1

Locations of sampled stands of *Cupressus bakeri*

Stand Location	Stand Code	Latitude	Longitude	Elev. (m)	Collector	No. of Trees Sampled	Collection Date
NW Goosenest Mountain Siskiyou Co., CA	GNl	41° 44.0'	122°15.3'	1780	Dodd	10	12 Sept 90
NW Goosenest Mountun Siskiyou Co., CA	GN2	41° 44.3'	122° 15.9'	1560	Dodd	10	12 Sept 90
W Goosenest Mountain Siskiyou Co., CA	GN3	41° 42.9'	122°16.6'	1430	Dodd	1	13 Sept 90
NE Goosenest Mountain Siskiyou Co., CA	GN4	41° 44.7'	122° 12.7'	1880	Dodd	10	14 Sept 90
NE Goosenest Mountain Siskiyou Co., CA	GNS	41° 44.8'	122°12.0'	1780	Dodd	10	14 Sept 90
NE Goosenest Mountain Siskiyou Co., CA	GN6	41° 44.1'	122° 12.2'	2070	Dodd	10	14 Sept 90

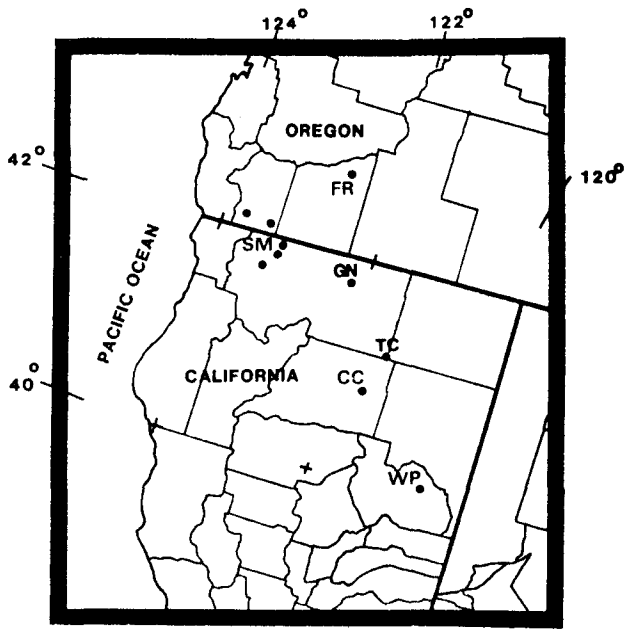


Figure 1.- Geographic distribution of *Cupressus bakeri*. FR - Flounce Rock, OR; SM - Siskiyou Mountains, OR and CA; GN - Goosenest Mountain, CA; TC - Timbered Crater, CA; CC - Cypress Camp, CA; WP -Wheeler Peak, CA.

Fourteen morphological characters of foliage, ovulate cones and seeds were measured. Some of the variables were quantitative and others categorical. The following characters were measured: Cone length and width, seed length and seed width (including wings), seed tip length, seed wing width, length and width of the resin glands. Categorical characters included «seed colour» (coded: light tan 1; dark tan 2), «pitch pockets» on the seed surface, degree of «leaf resin» on surface of foliage, surface deposits of «white resin» on foliage, (coded: slight 1; moderate 2; heavy 3; extreme 4), leaf wax (coded: <1/4 leaf surface 1; 1/4 - 1/2 leaf surface 2; >1/2 leaf surface 3) and «leaf form» of tip (coded: acute 1; sub-acute 2). Seed colour, leaf resin, leaf wax, leaf form and white resin were categorical characters that were assigned a single value for each tree, based on observations of batches of seeds or foliage. For all other characters, ten measurements were made for each tree. Four ratio characters to describe form were calculated: cone form, seed form, gland form (length/width) and seed wing:width (2 x seed wing/seed width). Ratio characters were included for analysis of variance, but excluded from principal components analysis and canonical discriminant analysis.

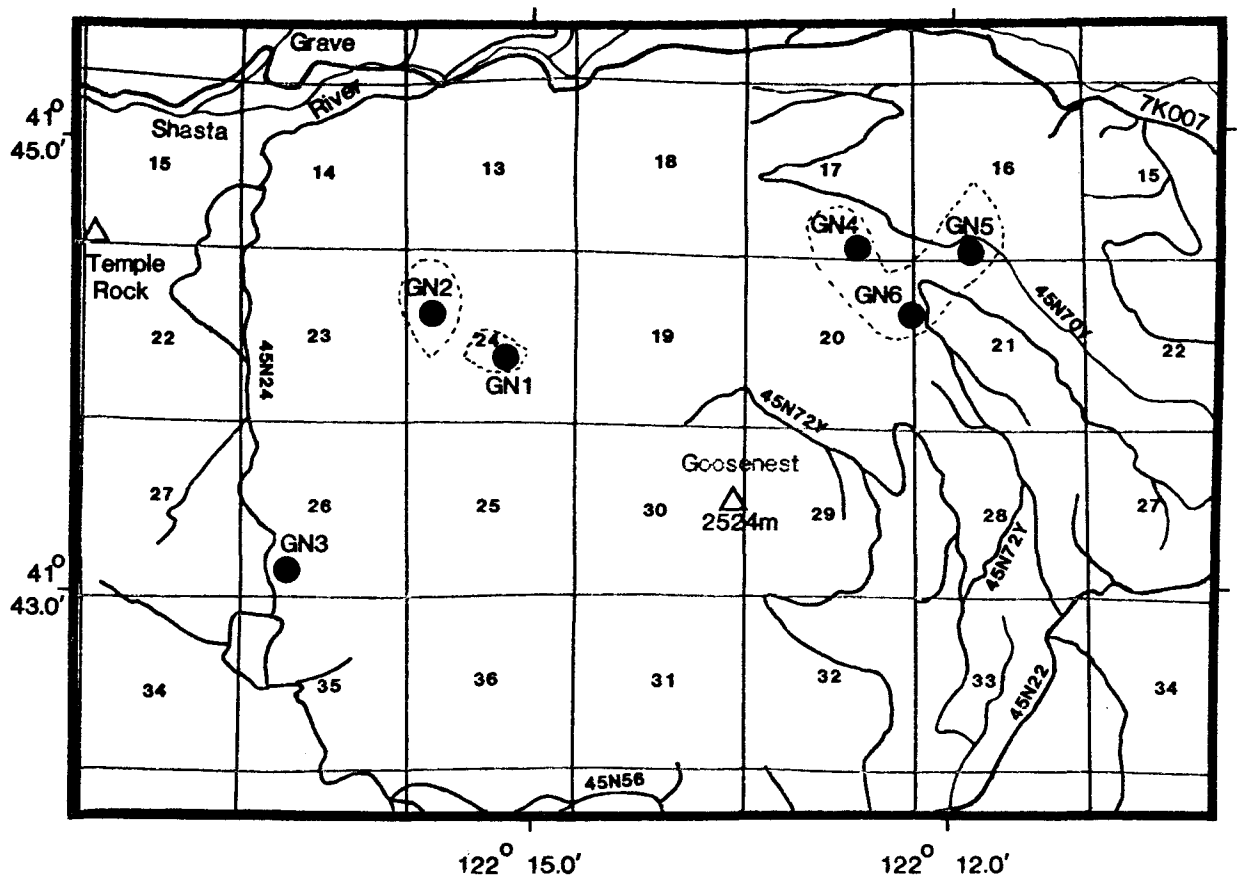


Figure 2.- Distribution of *Cupressus bakeri* on Goosenest Mountain. Area within dashed line shows distribution on the mountain. Sampled locations shown by filled circles.

To examine partition of variation among and within populations analyses of variance were conducted on original variables (two-way nested ANOVA for the 10 characters with within-tree replication), and on tree scores from the first three principal components axes. Variance components were calculated for population and tree effects. Differentiation among populations was investigated using canonical discriminant analysis based on transformed variables generated by the first 5 principal components axes. Data were standardized to unit variance, and 95% confidence intervals were calculated from stand centroids of the canonical variates. These intervals were calculated as $\{^2(P<0.05;d)/n\}^{0.5}$; where d is the number of dimensions (2 for the two-dimensional plots shown here), and n is population sample size (KRZANOWSKI, 1988).

All statistical methods were carried out using procedures of the SAS Institute Inc., and Statistical Graphics Corporation (Statgraphics).

RESULTS AND DISCUSSION

Ecological Descriptions

Baker cypress is restricted to the Siskiyou Mountain range where it grows chiefly on or near serpentine soils, and to the Sierra-Cascade Mountain range on basic volcanic rocks (GRIFFIN and CRITCHFIELD, 1972). Geographically, Goosenest Mountain, in the Cascade Ranges, is the closest of known populations to the Siskiyou Mountains. Volcanic activity probably occurred within the last 1000 years giving rise to massive lava flows that are most extensive on the west and north-west flanks of Goosenest Mountain. In these lava flows, Baker cypress is restricted to islands of vegetation where a superficial layer of soil has accumulated. In contrast, the north-east side of the mountain has relatively deep soils with some humic accumulation. These soils overly basaltic andesite of Pleistocene origin (WILLIAMS, 1949). Hydric stress can be severe since in winter months ground may remain frozen while air temperatures can exceed 5°C, and in summer temperatures commonly reach 35°C.

In our detailed survey of this mountain, we have found additional populations of cypress with a distribution on the NW and NE flanks (Table 1).

Population 1 (GN1)-This population was on the NW slope of the mountain at 1780 m elevation; the highest elevation at which Baker cypress was found on this side of the mountain. Trees formed islands within the massive lava flows. Soil was very thin, and had presumably developed from decaying logs that had filled the gaps between the large volcanic boulders. Trees ranged from 3 to 9 m, with smaller stems forming dense thickets of probably up to 300 trees. Trees were producing abundant cones and appeared to be healthy. Baker cypress was dominant in these associations, mixed with *Abies concolor*, *Pinus lambertiana*, *Pseudotsuga menziesii*, *Castanopsis sempervirens*, *Arctostaphyllos patula*, and *Ribes*.

Population 2 (GN2)-An extensive area of cypress at 1560 m on the NW slope of the mountain. Trees formed islands in the lava flows as in GN1 and also spread out into the higher forest on the north side of the flows. Although the full extent of this area of cypress was not determined, there were probably in excess of several hundred trees. Larger trees reached 15 m. Thickets of stems occurred within the lava flows. From a distance, foliage commonly appeared whitish because of a heavy surface encrustation of resin. Trees were mostly healthy but with sparse foliage. Cones were abundant. Whereas most trees had small cones similar to those previously observed for the population at Timbered Crater (A. RAFII and DODD ,1991), a few had medium to large cones. The surface encrustation of white resin on leaves of these latter trees was less prominent. Differences in cone size did not appear to be related to tree vigour, or to site differences. Associates included *Abies concolor*, *Pseudotsuga menziesii*, *Castanopsis sempervirens*, and *Salix*.

Population 3 (GN3)-This comprised a single large tree approximately 20-25m in height and 76 cm diameter. The tree was on a flat site at the base of a volcanic flow on the W side of the mountain at 1430 m elevation. A careful search of the area revealed no more cypresses. Cones were abundant. Associates included *Pseudotsuga menziesii*, *Calocedrus decurrens*, *Pinus ponderosa* and *Arctostaphyllos patula*.

Population 4 (GN4)-This population included few, widely scattered trees on a NNW facing slope, on the NE side of the mountain at 1880 m elevation. The soil layer was moderately thick. Trees reached about 10 m, and had few cones. They had clearly been suppressed under a canopy of other species that had recently been harvested. There was no sign of seedling regeneration. Associates included *Abies concolor*, *A. magnifica* var. *shastensis*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus lambertiana*, *P. ponderosa*, and *Castanopsis sempervirens*.

Population 5 (GN5)-Scattered cypresses in

tall forest on a NW facing slope on the NE side of the mountain at 1780 m elevation. Trees were very large, reaching 100 cm diameter and 26 m in height. These were aged at about 190 years. Overstory *Abies concolor* and *Pinus ponderosa* trees were aged at 90 years. Since cypresses were older than associated species, they were presumably in decline, giving way to species of the mixed coniferous forest association. Soil was moderately thick with a heavy layer of humus.

Table 2
Means and variance components for morphological characters of *Cupressus bakeri*

	POPULATIONS												VARIANCE COMPONENTS %		
CHARACTER	GN1		GN2		GN3*		GN4		GN5		GN6		Populations	Trees	Populations
Leaf resin	2.2	(0.06)	2.8	(0.1)	2.0	(0)	3.6	(0.05)	1.5	(0.07)	2.6	(0.10)		N/A	
Leaf form	1.0	(0)	1.1	(0.3)	2.0	(0)	1.4	(0.05)	1.1	(0.05)	1.4	(0.05)		N/A	
Leaf wax	2.6	(0.05)	1.5	(0.05)	3.0	(0)	2.4	(0.05)	2.0	(0.06)	2.1	(0.08)		N/A	
White resin	2.0	(0.08)	2.8	(0.12)	1.0	(0)	2.1	(0.05)	1.7	(0.06)	2.1	(0.07)		N/A	
Gland length mm	0.27	(0.01)	0.31	(0.01)	0.24	(0.01)	0.28	(0)	0.22	(0)	0.26	(0)	48.4	15.2	3.2
Gland width mm	0.18	(0)	0.23	(0.01)	0.13	(0.01)	0.16	(0)	0.13	(0)	0.15	(0)	52.5	17.5	3.2
Gland form	1.5	(0.04)	1.4	(0.03)	1.8	(0.12)	1.8	(0.03)	1.6	(0.03)	1.8	(0.03)	17.0	19.9	0.9
Cone length mm	16.3	(0.01)	14.6	(0.25)	15.0	(0.37)	15.6	(0.18)	16.8	(0.21)	17.5	(0.20)	47.5	31.6	1.5
Cone width nm	15.1	(0.01)	13.6	(0.17)	14.8	(0.42)	14.0	(0.23)	15.1	(0.16)	15.1	(0.16)	33.6	42.4	0.8
Cone form	1.1	(0.01)	1.1	(0.01)	1.0	(0.01)	1.1	(0.01)	1.1	(0.01)	1.2	(0.01)	14.7	28.8	0.5
Seed length mm	3.5	(0.03)	3.3	(0.03)	4.1	(0.11)	3.8	(0.04)	3.9	(0.05)	3.7	(0.03)	43.9	21.0	2.1
Seed width mm	2.8	(0.05)	2.7	(0.04)	3.2	(0.20)	3.3	(0.05)	3.2	(0.05)	3.2	(0.05)	19.4	22.1	0.9
Seed form	1.3	(0.02)	1.2	(0.02)	1.3	(0.08)	1.2	(0.02)	1.3	(0.03)	1.2	(0.02)	2.0	24.9	0.1
Seed wing mm	0.39	(0.01)	0.52	(0.01)	0.57	(0.05)	0.63	(0.02)	0.43	(0.01)	0.52	(0.02)	23.0	21.2	1.1
Seed wing width	0.3	(0.01)	0.39	(0.01)	0.36	(0.03)	0.38	(0.01)	0.27	(0.01)	0.33	(0.01)	32.4	12.4	2.6
Seed tip mm	0.06	(0)	0.11	(0)	0.09	(0.01)	0.06	(0)	0.09	(0)	0.07	(0.01)	17.5	32.8	0.5
Seed colour	1.7	(0.05)	1.6	(0.05)	2.0	(0)	1.3	(0.05)	1.4	(0.05)	1.4	(0.05)		N/A	
Seed pitch pockets	2.6	(0.05)	2.8	(0.07)	2.4	(0.16)	2.2	(0.06)	2.3	(0.05)	2.6	(0.07)	41.0	26.1	1.6

Standard errors in parentheses ; * mean from a single tre ; N/A Variance components could not be computed.

Associates included *Abies concolor*, *A. magnifica* var. *shastensis*, *Pinus ponderosa*, *Castanopsis sempervirens* and *Arctostaphyllos patula*.

Population 6 (GN6)-This formation on the NE side of the mountain was at the highest elevation of any of the cypresses found on Goosenest Mountain, at 2070 m. The site was on a N to NNW slope, with a moderately deep mineral soil. Most of the trees were large, 20-25 m in height. At the upper elevational limit, the cypresses were growing in red fir forest. Some trees were on the margin of a clear-cut. Seedling regeneration was good, particularly around trees that had fallen during the harvesting. Trees in the open had abundant cones. Associates included *Abies concolor*, *A. magnifica* var. *shastensis*, scattered *Pinus lambertiana*, *Castanopsis sempervirens*, *Ceanothus velutinus*, and *Ribes cereum*.

Morphological Analyses

Differences among populations and differences among individuals within populations were significant at $P<0.05$ (Table 2). Together, these two sources explained a relatively high proportion of the total variation among measured characters (41.5%-79.1%). For ratio characters a smaller proportion of total variation was explained by these sources (26.9%-44.8%).

For certain characters variation was greater among populations than among individuals (Table 2). For example, size of resin glands and seed pitch pockets showed much greater variation among than within populations, suggesting resin production was more variable among populations. By contrast form characters (cone form, seed form and seed tip) varied more among individuals. For the first two principal components axes, differences among populations explained 1.5 and 2.4 times more of the variation than did trees within populations (Table 3). For the third axis, most of the variation was attributable to trees within populations. This high ratio of among population variation to within population variation is interesting since most studies of coniferous species show higher tree to tree variation than population variation (CHEN *et al* 1986; EL KASSABY and SZIKLAI, 1982; HAMRICK *et al*, 1979; MAZE, 1984). For Baker cypress it presumably reflects a high degree of ecological adaptation, with relatively little gene exchange among populations.

Table 3

Partition of variation of principal components analysis axis scores for *Cupressus bakeri*

Principal Component Axis	Populations (P)	Trees (T)	Error (E)
Prin 1	51.0	33.3	15.71
Prin 2	46.5	19.7	33.9
Prin 3	5.4	50.4	44.3

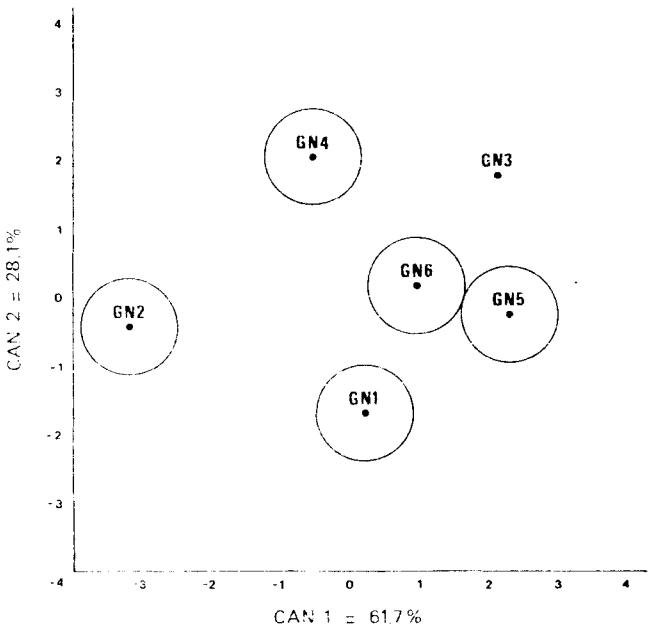


Figure 3. Two-dimensional canonical discriminant plot from the first five principal component axis scores for *Cupressus bakeri*. Circles show 95% confidence intervals around population means.

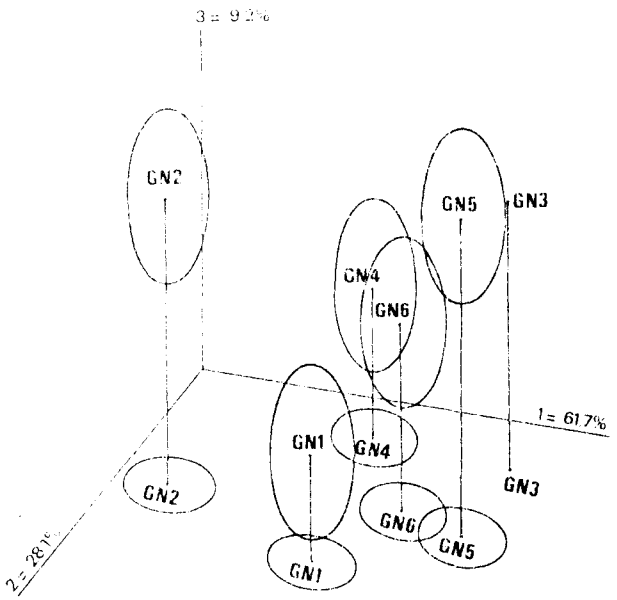


Figure 4. Three-dimensional canonical discriminant plot from the first five principal component axis scores for *Cupressus bakeri*. Circles show 95% confidence intervals around population means.

For data reduction, five transformed variables for each tree (the first 5 principal components axes) were used for canonical discriminant analysis. The first 5 principal components axes explained 72.5% of variation in the original data. The first three canonical vectors explained 61.7%, 28.1% and 9.2% of the variation in the transformed variables. Figure 3 shows that only populations GN5 and GN6 are close, all others being well separated from each other. In the 3-dimensional plot (figure 4), GN4 associates with GN5 and GN6. Population GN2 was most distinct from others along the first canonical vector, confirming our earlier observations that this population had a very great morphological and genetic differentiation from population GN6 (A. RAFII and DODD, 1991; A. RAFII, COOL and ZAVARIN, 1991). Some evidence for introgression into this population was indicated by inter-individual differentiation. Some individuals that were tall, with large cones and little encrustation of white resin on the foliage resembled trees from populations GN5 and GN6, and others that were small, with small cones and abundant encrustation of white resin resembled trees from Timbered Crater (A. RAFII and DODD, 1991).

The differentiation between populations GN1 and GN2 was surprisingly great considering their close geographic proximity, and similar ecological conditions (thin soils on volcanic rock), suggesting genetic differentiation. Diversity among populations on the north east side of the mountain however, may more plausibly be attributed to phenotypic plasticity than to genetic differentiation. For example populations GN5 and GN6 that were growing in similar ecological conditions (relatively deep soils with good vegetation cover) were very close morphologically (figures 3 & 4) and physiognomically. Population GN4 separated from GN5 and GN6 along the second canonical vector. Environmental stress was greater at this location, since soils were thinner, and recent harvesting had evidently released these trees from severe competition. Genetic analyses (terpenes) will help to elucidate this hypothesis.

The single tree (GN3) physiognomically resembled GN5 and GN6. Its position apart from all other populations, and the absence of any other cypresses in the area suggest that it was a chance individual.

CONCLUSIONS

Our morphological and ecogeographical study on Goosenest Mountain shows heterogeneity that includes, at the same time morphological

and physiognomical characters of Baker cypress from the north west of California and also characters from the south of California. These results suggest again, that Goosenest Mountain can be considered a region of transition and differentiation in this species. The diversity in population GN2 leads us to assume that it is the origin of differentiation on this mountain.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank R. KAZMIERCZAK and W. BAVARSKAS of the U.S. Forest Service, Goosenest Ranger Station for help in locating cypresses.

BIBLIOGRAPHY

AFZAL-RAFII, Z. and DODD, R.S. 1991. Population diversity in *Cupressus bakeri* Jeps. Abstracts, Population Genetics of Forest Trees, p. 23. Oregon.

AFZAL-RAFII, Z., COOL, L. and ZAVARIN, E. 1991. Chemical diversity in *Cupressus bakeri* Jeps. 2. Foliar mono- and sesquiterpenoids. Biochemical Systematics and Ecology (In Press).

AFZAL-RAFII, Z., COOL, L., JONAS, R. and ZAVARIN, E. 1991. Chemical diversity in *Cupressus bakeri* Jeps. 1. Megagametophyte fatty acids. Biochemical Systematics and Ecology (In Press).

CHEN, ZHONG-YI, SCAGEL, R.K. and MAZE, J. 1986. A study of morphological variation in *Pseudotsuga menziesii* in southwestern British Columbia. Can. J. Bot. 64: 1654-1663.

EL-KASSABY, Y.A. and SZIKLAI, O. 1982. Genetic variation of allozyme and quantitative traits in a selected [*Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* (Mirb.) Franco] population. For. Ecol. anage. 4: 115-126.

GRIFFIN, J.R. and CRITCHFIELD, W.B. 1972. The distribution of forest trees in California. USDA Forest. Serv., Pac. SW Forest and Range Exp. Sta., Res. Paper PSW-82. 114p.

HAMRICK, J.L., LINHART, Y.B. and MITTON, J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10 :173-200.

JEPSON, W.L. 1909. A Flora of California 1: 61. Cunningham, Curtiss and Welch, San Francisco.

KRZANOWSKI, W.J. 1988. Principles of Multivariate Analysis A Users Perspective. Clarendon Press, Oxford. 563 pp.

MAJOR, J. 1977. California climate in relation to vegetation. *In* Terrestrial Vegetation of California, 11-74. M. G. Barbour and J. Major (eds.), Wiley-Interscience, New York.

MAZE, J. 1984. A study of the factors affecting morphological differentiation in a population of *Pinus ponderosa*. Can. J. Bot. 62: 403-407.

WILLIAMS, H. 1949. Geology of the Macdoel Quadrangle. State of California, Department of Natural Resources, Division of Mines, Bull. 151: 1-60.

WOLF, C.B. and WAGENER, W.W. 1948. The New World Cypresses. Aliso 1: 1-444.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 59-72

Amplitude et structuration de la variabilité génétique du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon)

Bruno FADY* et Michel ARBEZ**

RESUME

Abies cephalonica a des potentialités écologiques intéressantes pour le reboisement en France méditerranéenne. Celles ci ont motivé l'étude de divers caractères de vingt de ses provenances dans un réseau de plantations comparatives dans le sud de la France : morphologie de l'appareil végétatif aérien (aiguilles et rameaux), composition et rendement en monoterpènes et sesquiterpènes de tissus corticaux, polymorphisme isoenzymatique de gamétophytes et embryons, croissance en hauteur et composantes morphogénétiques de cette croissance, phénologie du débourrement végétatif de l'axe principal et résistance au stress hydrique aux stades graine et plantule. Les résultats acquis pour chacune de ces études ont été synthétisés et discutés dans ce travail. Les conclusions développées ont trait à la phylogénie potentielle du sapin de Grèce depuis la fin du Tertiaire, à la variabilité géographique de ses caractères de croissance et d'adaptation et à l'estimation des paramètres génétiques de ces mêmes caractères. Il en découle un panorama multi-critère de la variabilité d'*Abies cephalonica* dans son aire d'origine.

MOTS-CLES : *Abies cephalonica*, variabilité génétique, morphologie, biochimie, phénologie, croissance, adaptation

SUMMARY

The ecological potentials of *Abies cephalonica* are interesting for reforestation in Mediterranean France. They were at the origin of studies currently performed on 20 of its provenances in an experimental network in southern France. The following characteristics were studied: morphology of above-ground vegetative structure (needles and stems), composition and yield in monoterpenes and sesquiterpenes from cortical tissues, isozyme variation in seed tissues, height growth and morphogenetic components of height growth, vegetative bud flushing phenology and resistance of seeds and seedlings to water stress. Results from each study were reviewed and discussed in this paper. Conclusions were developed concerning potential phylogeny of the Greek fir since the Tertiary, geographic variability of height growth and adaptation traits and genetic parameter estimates of these traits. A multi-criteria picture of *Abies cephalonica*'s variability in its natural range could thus be drawn.

KEY WORDS : *Abies cephalonica*, genetic variability, morphology, phenology, biochemistry, height growth, adaptation

INTRODUCTION

L'étude de la variabilité génétique d'une espèce est indispensable à la compréhension de son mode de fonctionnement comme population au sein d'un écosystème. Elle est le préalable nécessaire à toute sélection efficace. Ce n'est qu'une fois que la structure génétique d'une population est correctement estimée que son utilisation en reboisement permet de revaloriser sans risque le potentiel écologique d'une région.

Depuis environ trois décennies, les chercheurs de l'INRA se sont intéressés aux potentialités que pouvait offrir le sapin de Grèce. D'importants travaux d'écologie (MATTFELD, 1930 ; BASSIOTIS, 1956 ; MAKRIS, 1960 ; PAULY, 1962 ; PANETSOS, 1975 ; BARBERO et QUEZEL,

*Institut Méditerranéen d'Ecologie et Paléoécologie, UA 1152
Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne,
Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme,
Avenue Escadrille Normandie-Niemen,
13397 Marseille cedex 13, France.

**Station de Recherches Forestières,
B.P. 45 Gazinet, Pierroton, 33610 Cestas, France.

1975 et 1976 ; QUEZEL, 1985) avaient pu montrer les caractères d'adaptation de ce sapin à un milieu méditerranéen de très vaste amplitude altitudinale et dominé à la fois par l'existence d'un stress hydrique estival important et la présence d'une forte pression anthropique, principalement sous la forme de l'incendie. Les sapins de Grèce constituent deux espèces différentes : *Abies cephalonica* Loudon et *Abies borisii regis* Mattfeld qui occupent des aires de répartition distinctes (figure 1, d'après PANETSOS, 1975 et BARBERO et QUEZEL, 1985), bien qu'entre le nord du Péloponnèse et le sud du massif du Pinde, il soit possible de trouver dans un même peuplement des représentants des deux taxons et leurs hybrides. Ces espèces ont été introduites dans le sud de la France à titre expérimental dans un réseau de six plantations comparatives en région méditerranéenne.

A partir de ces sites expérimentaux, l'optique des recherches qui ont été engagées depuis 1970 par l'INRA (Bordeaux et le Ruscas) avec la collaboration, depuis 1986, du Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne de Marseille dans le cadre de la thèse de doctorat de Bruno Fady a été la suivante :

- étudier la variabilité génétique de marqueurs morphologiques et biochimiques ;
- étudier la variabilité génétique de caractères d'intérêt sylvicole en relation avec leur adaptation au climat méditerranéen (notamment croissance rapide et résistance au stress hydrique) ;
- mettre en évidence et tenter de donner une explication évolutive à l'ampleur et à la structuration de la variabilité géographique du sapin de Grèce ;
- sélectionner les populations et les individus les mieux adaptés au reboisement en région méditerranéenne française.

Les principaux résultats de ces recherches seront repris et commentés dans cet article.

MATERIEL ET METHODES

Les plantations comparatives contiennent un matériel végétal stratifié en trois niveaux d'échantillonnage (espèce, provenance dans espèce et descendance maternelle individualisée dans provenance) et constituent un milieu original où les variations environnementales sont connues. Le réseau expérimental est formé de deux séries d'âges différents (tableau 1). Sur les trois plantations de la première série (dispositif 1.011), dont l'installation remonte à l'hiver 1970-1971, se trouvent 9 provenances d'*Abies cephalonica* et 2 provenances d'*Abies borisii regis*, ainsi que les provenances de plusieurs autres sapins (*A. nordmanniana*, *A. bornmuelleriana*, *A. alba*, *A. pinsapo*, *A. numidica*, *A. concolor* pour les mieux représentés) et une de cèdre de l'Atlas. Dans la seconde série (dispositif 1.012, trois plantations), installée au cours de l'hiver 1980-1981, sont présentes 10 provenances d'*Abies cephalonica* et, sur une plantation, les descendances maternelles de huit provenances (30 familles de demi-frères par provenance).

Les méthodes suivantes ont été choisies pour étudier la variabilité génétique du sapin de Grèce :

- observation des caractères morphologiques de l'appareil végétatif aérien (aiguilles et rameaux, voir FADY *et al.*, 1991) ;
- étude du rendement et de la composition en monoterpènes (5 composés) et sesquiterpènes (7 composés) par chromatographie en phase gazeuse ; les prélèvements ont été effectués sur le liber et l'écorce de rameaux latéraux dans des conditions d'échantillonnage homogènes (voir FADY, 1990a) ;
- analyse du polymorphisme enzymatique par électrophorèse sur gel d'amidon de graines (gamétophytes et embryons de 5 provenances en phase de germination) récoltées dans l'aire naturelle ; 22 loci analysés (résultats non publiés) ;
- mesure de la croissance en hauteur (hauteur totale et pousse annuelle, voir FADY, 1988a et 1991b) et de ses composantes morphogénétiques (nombre d'entre-noeuds initiés dans le bourgeon au cours de l'année qui précède la saison de végétation et allongement de ces entre-noeuds après le débourrement, voir FADY, 1990b) ;
- observation de la phénologie du débourrement végétatif de l'axe principal (voir FADY, 1991a) ;
- test de la résistance au stress hydrique de graines (5 provenances récoltées dans l'aire d'origine) et plantules placées sur solutions calibrées de polyéthylène glycol 600 (voir FADY, 1990a).

A partir des modèles classiques de la génétique quantitative (FALCONER, 1974), les paramètres génétiques (corrélations génétiques, héritabilités et coefficients de prédiction génétique) ont été estimés par analyse de variance hiérarchique. A cette analyse de variance sont couplées des méthodes statistiques multivariables telles que l'analyse discriminante, l'analyse en composantes principales et la comparaison multiple de moyennes de Duncan (voir BARADAT, 1982).

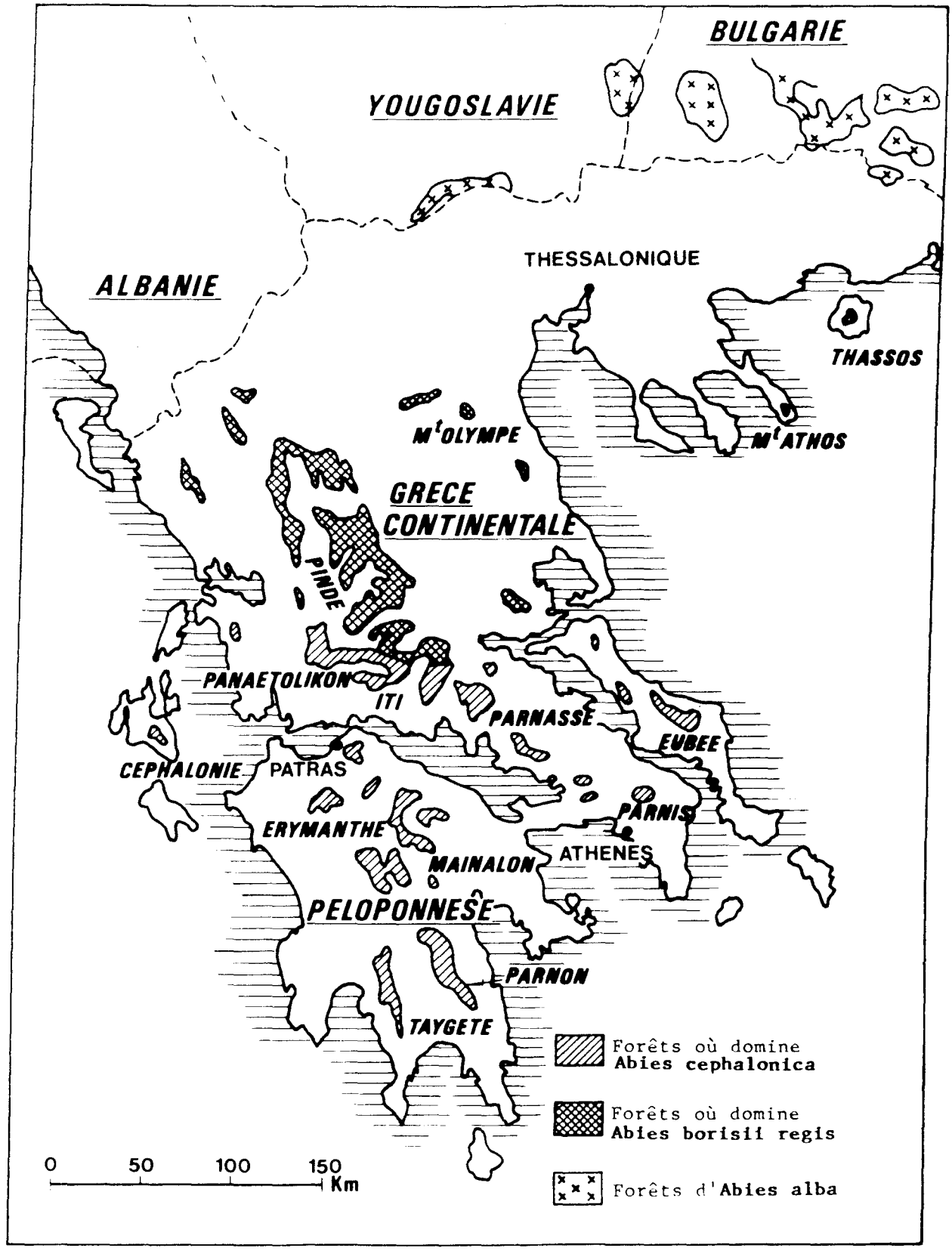


Figure 1.- Aire de répartition des principales formations de sapins en Grèce.

Tableau 1

Typologie des peuplements de Sapin de Grèce d'où sont issues les provenances des plantations comparatives françaises (d'après les fiches techniques de l'Office National Forestier Grec).

Code	localisation (provenance, massif, coordonnées)	altitude, exposition, étage bioclimatique	Précipitations annuelles, indice d'aridité* et (distance à la mer)	substrat	dispositif expéri_ mental **
TAYG	Taygetos, Taygète 37°16 N, 22°18 E	730-1480 m., nord Supra-méditerranéen.	1300 mm / 55,6 (30 km)	Calcaire	1-012
PRIL	Profitis Ilias, Taygète 37°05 N, 22°16 E	1450 m., nord Supra-méditerranéen.	1300 mm / - -	Calcaire	1-011
XERO	Xerovounia, Taygète 37°08 N, 22°17 E	1200 m., nord Supra-méditerranéen.	1300 mm / - -	Calcaire	1-011
PNON	Parnon, Parnon 37°06 N, 22°45 E	1060-1240 m. Supra-méditerranéen.	1200 mm / 52,6 (15 km)	Calcaire	1-012
VETI	Vetina, Mainalon 37°33 N, 22°15 E	950-1160 m. Supra-méditerranéen.	1200 mm / 55,1 (40 km)	Calcaire	1-012
KAPO	Kapota, Mainalon 37°35 N, 22°11 E	1300 m., est Supra-méditerranéen.	1200 mm / - -	Calcaire dolomitique	1-011
LAGA	Lagada, Mainalon 37°31 N, 22°13 E	750 m., nord-ouest Méso-méditerranéen.	1200 mm / - -	Calcaire dolomitique	1-011
VLAH	Vlahica, Mainalon 37°35 N, 22°11 E	1300 m., nord Supra-méditerranéen.	1200 mm / - -	Calcaire	1-011
CEPH	Cephallenia, île de Céphalonie 38°14 N, 20°32 E	730-1480 m. Supra-méditerranéen.	1100 mm / 43,3 (3 km)	Calcaire	1-012
ERYM	Erymanthos, Erymanthe 37°55 N, 21°50 E	980-1150 m. Supra-méditerranéen.	1200 mm / 52,9 (30 km)	Calcaire	1-012
EVIA	Evia, île d'Eubée 38°40 N, 23°30 E	550-700 m. Méso-méditerranéen.	750 mm / 31,4 (3 km)	Schistes	1-012
PARN	Parnetha, Parnis 38°11 N, 23°41 E	950-1050 m. Méso-méditerranéen.	800 mm / 38,6 (15 km)	Calcaire	1-012
PNAS	Parnassos, Parnasse 38°35 N, 22°30 E	1050-1250 m. Supra-méditerranéen.	1200 mm / 58,8 (18 km)	Flyschs	1-012
KOLO	Kolokithovrissi, Parnasse 38°33 N, 22°29 E	1250 m., nord Supra-méditerranéen.	1200 mm / - -	Flyschs	1-011
KORO	Koromilies, Parnasse 38°35 N, 22°31 E	1500 m., nord-est Supra-méditerranéen.	1200 mm / - -	Calcaire	1-011
BROM	Bromopigado, Parnasse 38°33 N, 22°34 E	1800 m., nord-est Montagnard-méditerranéen.	1200 mm / - -	Calcaire	1-011
MEVR	Megali-Vrissi, Parnasse 38°33 N, 22°29 E	1220 m., sud-ouest Supra-méditerranéen.	1200 mm / - -	Flyschs	1-011
OETE	Oete, Iti 38°45 N, 22°10 E	800-1350 m. Supra-méditerranéen.	1000 mm / 49,3 (35 km)	Flyschs	1-012
PNAE	Panaetolikon, Panaetolikon 38°43 N, 21°46 E	700-1000 m. Supra-méditerranéen.	1100 mm / 49,8 (40 km)	Calcaire	1-012
PALE	Paleotournos, Pinde méridional 39°02 N, 21°52 E	900 m., nord-ouest Supra-méditerranéen.	1100 mm / - -	Flyschs	1-011
KRAS	Kerasini, Pinde méridional 39°03 N, 21°54 E	1200 m., nord Supra-méditerranéen.	1100 mm / - -	Flyschs	1-011

*: indice d'aridité de De Martonne i = _F(P;T+10), où P = précipitations annuelles en mm. et T = température moyenne annuelle en °C.

** : Dispositifs expérimentaux INRA en France méditerranéenne :
1-011 : plantations comparatives de 11 provenances d'*Abies cephalonica* et *A. borisii regis* installées au cours de l'hiver 1970-71, plants 3-2.
1-012 : plantations comparatives de 10 provenances et de 30 descendances maternelles par provenance d'*Abies cephalonica*, installées au cours de l'hiver 1980-81, plants 2-2.

RESULTATS ET DISCUSSION

La croissance en hauteur du sapin de Grèce, toutes provenances confondues, est supérieure et présente moins d'interactions génotype X année (âge) et génotype X milieu que les autres espèces de sapin étudiées. A partir du dispositif 1.011 (tableau 1), la variabilité géographique des caractères de croissance d'*Abies cephalonica* a été déterminée (FADY, 1988a). Les provenances les plus vigoureuses et qui présentent les plus faibles interactions génotype X milieu et génotype X année à l'âge de 15 à 20 ans étaient celles du Mainalon et du Pinde (figure 2). Ces provenances ont une stratégie de croissance assez différente de celle du cèdre de l'Atlas (FADY, 1988b), de même qu'elles présentaient une écophysiologie distincte (DESCROIX, 1981). Elles pourraient être utilisées de manière complémentaire en reboisement.

En addition aux critères de croissance, les caractéristiques morphologiques et phénologiques des provenances ont été relevées et comparées avec celles des mêmes provenances étudiées en pépinière : la corrélation juvénile-adulte de ces caractères n'est pas systématique. Les classements de hauteurs totales sont assez faiblement corrélés entre 5 et 20 ans. Seuls la pubescence, la présence de stomates sur la face supérieure des feuilles et la précocité du débourrement végétatif sont des caractères suffisamment stables pour être considérés dans un diagnostic botanique (FADY *et al.*, 1991). Il est apparu de ce point de vue que les provenances du Pinde avaient, en moyenne (variabilité individuelle élevée), une morphologie intermédiaire entre *Abies alba* et *A. cephalonica*, caractéristique de celle des populations hybrides regroupées sous le nom spécifique d'*Abies borisii regis*.

Les résultats précédents ont été confirmés et complétés par une étude au niveau génétique grâce aux données acquises sur la deuxième série de plantations (dispositif expérimental 1.012) où l'apparentement entre individus est connu.

Estimation des paramètres génétiques (variabilité individuelle)

Le taux moyen d'hétérozygotie (NEI, 1978) d'*Abies cephalonica*, estimé sur 22 loci isoenzymatiques d'embryons et mégagamétophytes de graines, varie entre 0,22 et 0,34 selon les provenances (tableau 2). Cette fourchette se situe dans la limite supérieure des valeurs obtenues pour les conifères et indique l'existence d'une forte variabilité génétique chez cette espèce. La variance intra-population représente la part la plus importante de la variance phénotypique totale. En effet, le pourcentage de variation dû à l'effet provenance était toujours faible quel que soit le caractère envisagé (FADY, 1990a). Ceci est caractéristique de la plupart des espèces arborescentes tempérées européennes.

Les corrélations génétiques entre composés terpéniques ont permis d'identifier les voies de biosynthèse probables de certains monoterpènes et sesquiterpènes. Ainsi par exemple, la pléiotropie entre b-sélinène et caryophyllène, présente chez de nombreux conifères (voir BARADAT et MARPEAU-BEZARD, 1988), se retrouve chez le sapin de Céphalonie. De même, l'existence d'un précurseur commun aux monoterpènes et l'opposition quantitative entre le groupe du b-pinène et celui du limonène apparaissent nettement.

La variance génétique des teneurs en composés terpéniques est très élevée, ce qui suggère un déterminisme génétique strict et justifie *a posteriori* l'emploi de ces marqueurs en chimiotaxinomie. Les valeurs d'héritabilité obtenues sans précaution particulière étant la plupart du temps supérieures à l'unité, il a été supposé que la consanguinité entre individus dans les peuplements naturels devait être très élevée, comme c'est le cas dans les peuplements naturels de sapin pectiné des Vosges (MOREAU, 1989). Ainsi, pour le calcul de l'héritabilité au sens strict (h^2), faut il tenir compte du coefficient de consanguinité (F) entre arbres-mères.

En utilisant le modèle génétique de décomposition de la valeur génétique en effet additif et de dominance (FALCONER, 1974), $h^2 = _F(4;1+F)_F(s^2_f;s^2_f + s^2_w)$ (avec s^2_f variance inter-famille et s^2_w variance résiduelle). En supposant que le caractère terpénique dont l'héritabilité est la plus forte (le longifolène) présente en réalité une héritabilité voisine de l'unité, il est possible d'estimer indirectement F. La valeur trouvée est de F = 0,7. Cette valeur était de 0,6 chez *Abies alba* (MOREAU, 1989). A partir d'une étude isoenzymatique multilocus sur *Abies lasiocarpa*, SHEA (1990) trouve une valeur de F de 0,341 (estimée par l'index de fixation, WRIGHT, 1951).

Les études isoenzymatiques conduites tout récemment sur *Abies cephalonica* (non publiées) donnent un index de fixation moyen de 0,30 (tableau 2). Le même index de fixation calculé sur une provenance d'*Abies borisii regis* (région du Pinde) scindée en descendances maternelles révèle un excès d'hétérozygotes pour une population en équilibre panmictique (tableau 2). Les provenances du Pinde manifestant une vigueur notable, cet excès d'hétérozygotes pourrait traduire l'existence d'un effet d'hétérosis. Par ailleurs, le mode de reproduction en forêt (non

publié), estimé à partir d'un modèle multilocus (RITLAND et JAIN, 1981), se révèle presque exclusivement allogame chez cette provenance. En supposant que le mode de reproduction en forêt soit identique chez *Abies cephalonica*, la consanguinité importante observée chez ces provenances serait due non à de l'autofécondation mais à une fécondation entre arbres apparentés.

Ce taux de consanguinité de 0,3 est une valeur moyenne et il varie de 0,1 à 0,42 selon les provenances (tableau 2), sans doute en fonction de leur histoire génétique. Il convient donc, afin de supprimer d'éventuels biais dans l'expression des paramètres génétiques des populations les plus consanguines, d'apporter une correction aux valeurs de l'héritabilité. En tenant compte des estimations les plus larges obtenues à partir des études terpéniques (F=0,7 pour 14 provenances) et isoenzymatiques (F=0,30 pour 5 provenances), et en supposant une représentation exclusive de demi-frères dans les descendances maternelles, le calcul de l'héritabilité moyenne d'*Abies cephalonica* devrait prendre la forme : $2{,}35\ _F(s^2_f;s^2_f + s^2_w) < h^2 < 3{,}1\ _F(s^2_f;s^2_f + s^2_w)$

Tableau 2

Taux moyen d'hétérozygotie (He) estimé d'après NEI (1978) et index de fixation (Fi) d'après WRIGHT (1951) de quelques provenances de sapins de Grèce. Les paramètres sont calculés à partir de 22 loci isoenzymatiques analysés sur tissu embryonaire et mégagamétophytique de graines en phase de germination

	Abies cephalonica					*Abies borisii regis*
	CEPH	EVIA	PNAS	PRIL	VETI	
He	0,34	0,31	0,30	0,27	0,22	0,31
Fi	0,29	0,10	0,42	0,10	0,23	-0,12

Tableau 3

Valeurs de l'héritabilité des caractères de croissance et de débourrement végétatif en 1987 chez *Abies cephalonica*. L'estimation a été réalisée en tenant compte d'un coefficient de consanguinité F compris entre 0,3 et 0,7.

	Hauteur totale à 11 ans	Pousse annuelle cumulée de 7 à 11 ans	Débourrement végétatif
F=0,7	0,19	0,08	0,22
F=0,3	0,25	0,11	0,29

Pour les provenances dûment identifiées, la valeur de l'héritabilité devra tenir compte des valeurs de F propres à chacune.

Les valeurs d'héritabilité ainsi calculées (tableau 3) sont toutes significativement non-nulles et se révèlent comparables avec celles d'autres conifères pour la croissance en hauteur (FADY, 1991b). Celles du débourrement sont plus faibles qu'habituellement : les mesures n'ayant été réalisées que sur une seule saison de végétation, il est à craindre que la brutale augmentation de températures entre fin avril et début mai en 1987 n'ait artificiellement laminé les différences et réduit la valeur de l'héritabilité (FADY, 1991a). Etant donné l'existence d'une corrélation entre ces caractères au niveau provenance et le risque que représentent les gelées tardives dans certains sites de reboisement de l'arrière-pays méditerranéen, il est possible d'envisager une sélection à la fois sur la vigueur et la tardiveté.

La fiabilité de la sélection de la vigueur par l'intermédiaire des composantes morphogénétiques de la croissance en hauteur (FADY, 1990b) a été testée par les coefficients de prédiction génétique (BARADAT, 1976). Le nombre d'entre-noeuds est la composante qui est la plus héritable ; elle est aussi celle qui présente le meilleur pouvoir de prédiction génétique de la pousse annuelle (tableau 4). A condition que les corrélations juvénile-adulte soient significatives, le nombre d'entre-noeuds initiés dans le bourgeon pourrait être utilisé comme prédicteur précoce de la hauteur totale.

Adaptation générale au milieu méditerranéen et variabilité géographique

La morphogenèse de la croissance caulinaire et les corrélations entre composantes de la croissance et paramètres climatiques montrent que les provenances d'*Abies cephalonica* étudiées présentent une croissance de type fixe (CANNELL *et al.*, 1976), ce qui est caractéristique du genre *Abies*. L'initiation des entre-noeuds dans le bourgeon est par contre particulièrement longue et se répartit sur l'ensemble de la phase de repos hivernal. Ceci pourrait signifier que le sapin de Céphalonie dispose, du moins dans sa phase de croissance juvénile, d'une stratégie adaptative lui permettant d'effectuer l'initiation de ses méristèmes de croissance pendant la totalité de la période au cours de laquelle les réserves en eau seront le plus sûrement disponibles. L'allongement des entre-noeuds se déroule très rapidement, en deux mois au maximum, entre la fin des gelées printanières et le début de la sécheresse estivale. Le mode de croissance de la pousse

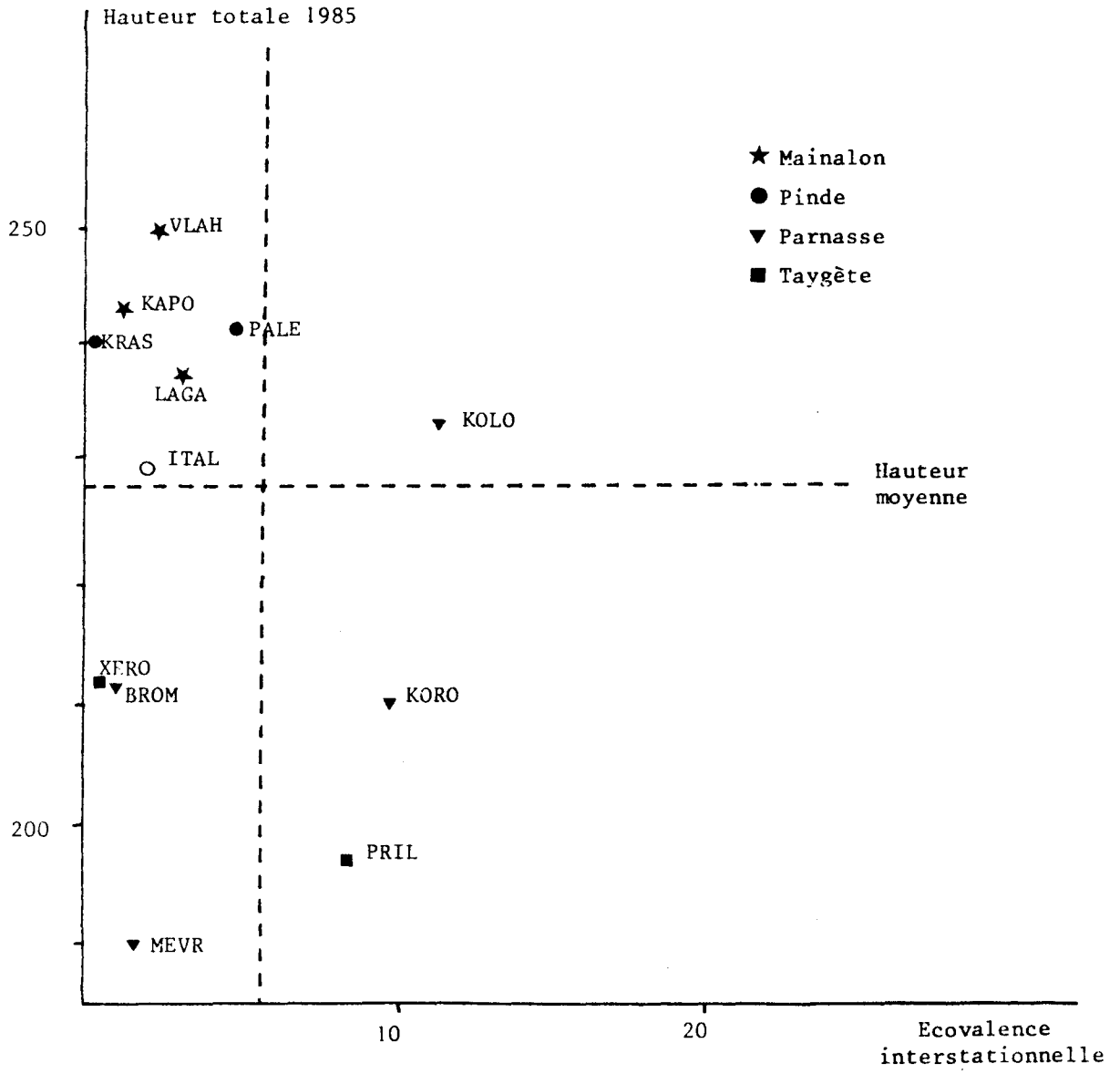


Figure 2.- Répartition des provenances d'*Abies cephalonica* en fonction de leur stabilité interstationnelle et de leur hauteur moyenne sur 3 stations (dispositif 1.011). Les provenances ayant une hauteur totale supérieure à la moyenne et une grande stabilité (l'écovalence n'est pas suffisamment élevée pour avoir une signification statistique) sont contenues dans le cadran supérieur gauche.

Tableau 4

Coefficients de prédiction génétique des composantes de la croissance d'*Abies cephalonica* mesurées sur un rameau latéral en 1987 (héritabilités sur la diagonale). L'estimation a été réalisée en tenant compte d'un coefficient de consanguinité F compris entre 0,3 et 0,7.

	nombre d'entre-noeuds	allongement des entre-noeuds	longueur totale de la pousse
nombre d'entre-noeuds	0,81 - 1,05		
allongement des entre-noeuds	ns	0,48 - 0,63	
longueur totale de la pousse	0,70 - 0,92	0,27 - 0,36	0,74 - 0,99

ns : non significatif

annuelle semble donc présenter une adaptation générale au climat méditerranéen d'altitude.

Cette adaptation se retrouve dans la réponse de la germination à des conditions contrôlées de stress hydrique (solutions calibrées de PEG). Le taux et la dynamique de germination ne sont que peu affectés par des diminutions de pression osmotique du milieu jusqu'à environ -0,7 Mega Pascals (-7 bars) ; le taux de germination ne décroît significativement qu'en deçà de pressions de l'ordre de -1,0 MPa (figure 3). Ces résultats pourraient indiquer l'existence d'une résistance précoce au déficit hydrique. Au stade adulte, une étude écophysiologique avait montré que parmi l'ensemble des sapins méditerranéens, *Abies cephalonica* était l'espèce la mieux adaptée à une sécheresse estivale prononcée (BOUACHRINE, 1985). La variabilité de la germination sur solution de PEG montre que certaines provenances seraient plus particulièrement adaptées à la résistance au stress hydrique. C'est en particulier le cas de la provenance de l'île d'Eubée (partie orientale de l'aire de répartition). Elle réalise sa croissance radiculaire plus rapidement et offre la capacité de continuer à germer lorsque le déficit hydrique est élevé (figure 3). Cette provenance étant aussi celle qui provient de la partie la plus xérique de l'aire de répartition, et à condition que le déterminisme génétique de la germination sur milieu déficitaire en eau puisse être démontré, il serait possible d'utiliser ce caractère comme critère de sélection précoce pour la résistance au stress hydrique.

La mesure de la croissance en hauteur et l'observation du débourrement végétatif semblent aussi indiquer que le comportement des provenances pourrait être corrélé avec certains facteurs écologiques de leur région d'origine. Les populations dont la croissance est la plus faible et le débourrement le plus précoce sont aussi celles dont le lieu d'origine présente la pluviométrie la plus faible, l'aridité la plus forte et la continentalité la moins marquée.

Une approche multi-critère, faisant intervenir, en plus des caractères adaptatifs déjà cités, des caractères supposés moins soumis à une pression de sélection comme la composition terpénique, démontre clairement d'une part l'individualisation de l'espèce *Abies cephalonica* par rapport aux autres espèces de sapins présentes sur le pourtour de la mer Egée et d'autre part l'existence d'ensembles géographiques distincts au sein de l'espèce (figure 4). Le groupe des provenances orientales (EVIA et PARN) est toujours significativement distinct, pour l'ensemble des critères utilisés, des deux autres groupes. Le groupe de Grèce continentale n'est pas toujours significativement différent de celui du Péloponnèse (débourrement ou teneur en certains terpènes). Ce dernier groupe est aussi celui où la distance génétique entre chaque massif (estimée par les marqueurs isoenzymatiques) est la plus grande. Ainsi, la provenance du Taygète est aussi distante du groupe Péloponnèse que du groupe Grèce continentale.

D'un point de vue pratique, l'ensemble de ces études a conduit à une typologie des provenances qu'il conviendra de respecter pour des reboisements dans le sud méditerranéen français. Ainsi, les populations du Péloponnèse, plus particuliè-

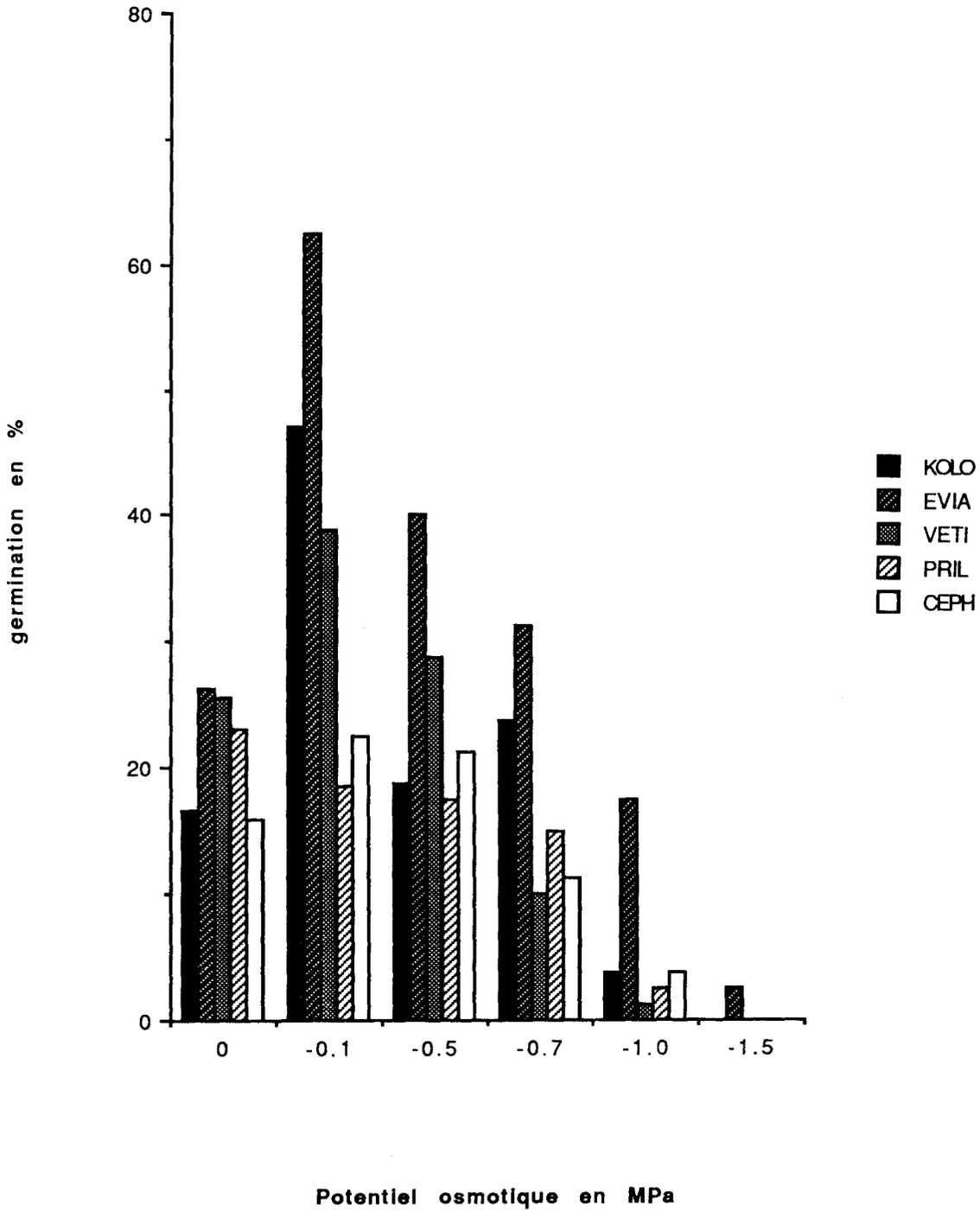


Figure 3.- Comparaison du pouvoir germinatif de 5 provenances d'*Abies cephalonica* en fonction de pressions osmotiques croissantes.

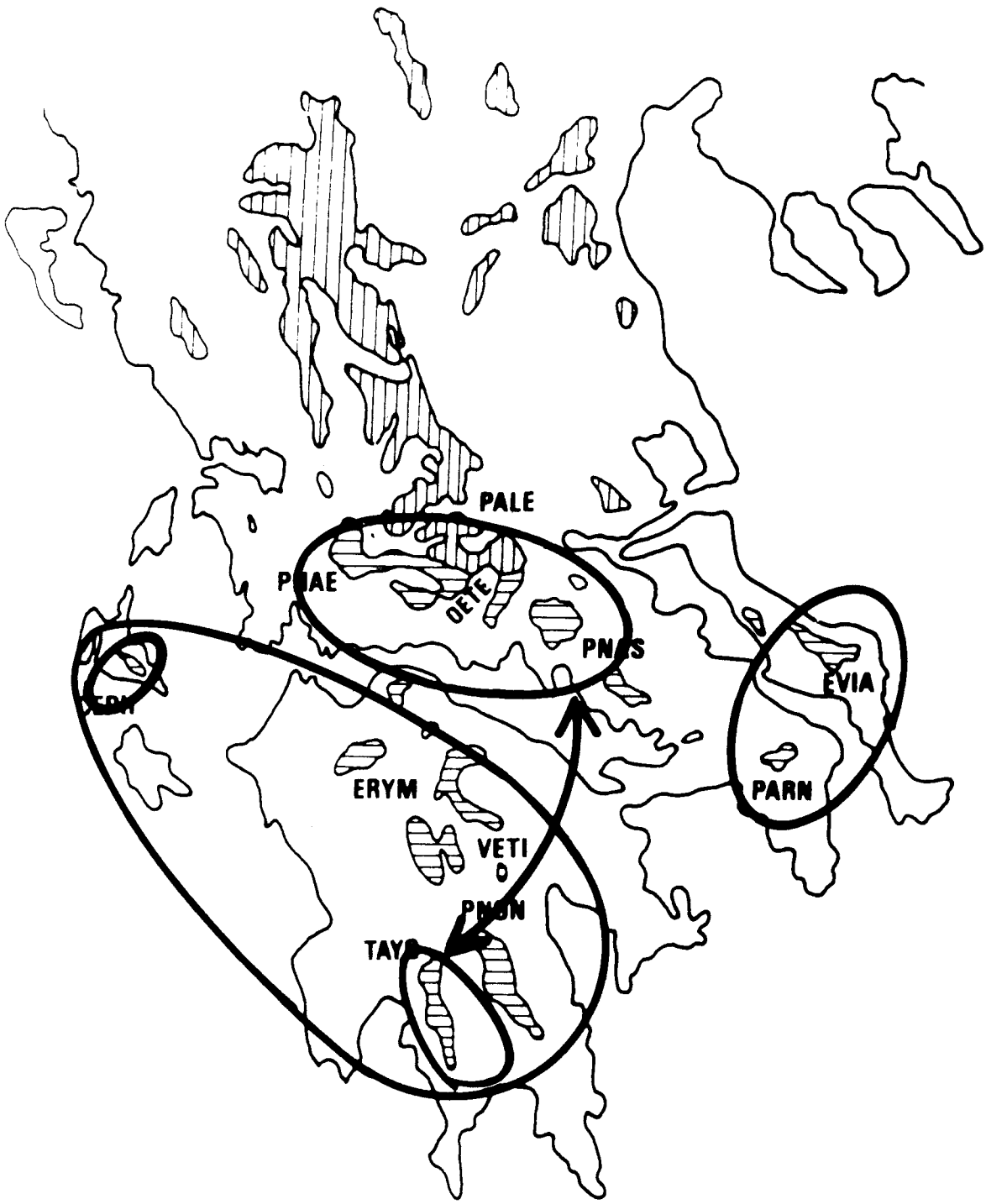


Figure 4.- Variabilité géographique d'*Abies cephalonica* sur la base de l'ensemble des méthodes d'étude (exceptée l'analyse du polymorphisme enzymatique). Les provenances comprises dans le même ensemble ont un comportement comparable. CEPH et TAYG s'individualisent au sein des provenances du Péloponnèse. La flèche symbolise une relative similarité entre TAYG et les provenances de Grèce continentale.

rement celles du Mainalon et du Parnon, sont celles qui conviendraient le mieux à l'étage du chêne pubescent et à la partie supérieure de l'étage du chêne vert. Leur résistance au stress hydrique reste modérée, mais leur débourrement est relativement tardif et leur croissance en hauteur est la plus forte (figure 5). Par ailleurs, ce sont les provenances qui présentent la plus faible interaction génotype X milieu (écovalence). Ces résultats confirment tout à fait ceux qui avaient pu être établis sur le dispositif 1-011. Les populations de l'Eubée sont plus indiquées pour des essais d'introduction dans des zones de très faible altitude. Leur résistance au stress hydrique est très grande, mais leur débourrement est très précoce et leur croissance en hauteur assez faible.

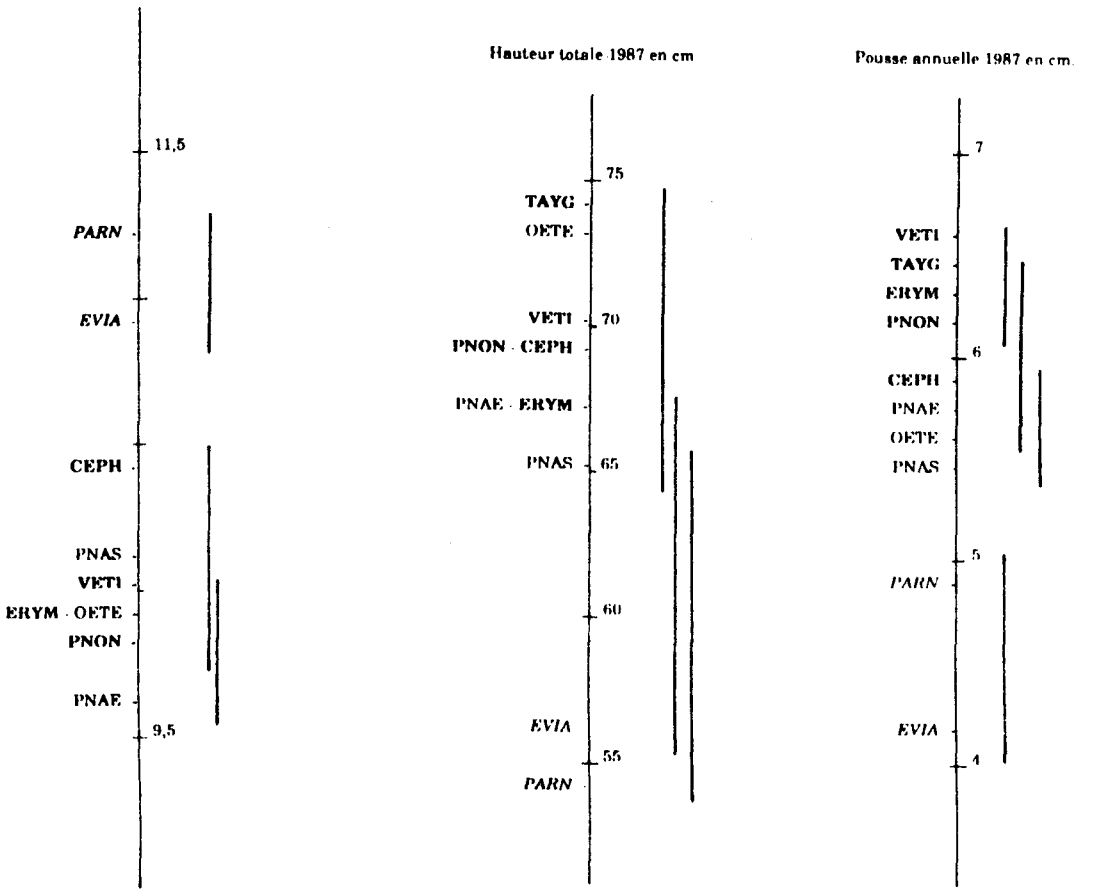


Figure 5.- Précocité du débourrement végétatif en 1987 (à gauche) et croissance en hauteur (hauteur totale et pousse annuelle en 1987, à droite) des provenances d'*Abies cephalonica* sur la plantation de St Lambert (Vaucluse, dispositif 1.012). Comparaison de moyennes par test de Duncan au seuil de 5%.

Origine phylétique et hybridation chez les sapins de Grèce

La faible distance génétique qui sépare *Abies cephalonica* des autres espèces du pourtour de la mer Egée et sa répartition en groupes plus ou moins proches suggère l'existence : 1) d'un ancêtre commun, 2) d'une spéciation au sein du groupe *Abies* est-méditerranéen influencée par des facteurs climatiques, tectoniques et/ou humains ayant favorisés la disjonction de l'aire à l'échelle géographique et 3), à l'heure actuelle, d'une micro-spéciation (due à des facteurs climatiques et surtout humains) au sein du complexe *A. cephalonica* conduisant à la mise en place de structures de type isolats bio-géographiques dans les massifs forestiers.

L'origine de la variabilité génétique de ce sapin peut être recherchée dans son évolution hypothétique au cours des temps géologiques, notamment depuis la fin du Tertiaire date à laquelle des mouvements tectonique d'importance majeure sont intervenus. La proposition d'une origine phylétique commune à l'ensemble des sapins du pourtour égéen (*Abies alba*, *Abies equi-trojani* et *Abies bornmuelleriana*) se base sur les résultats des analyses de la composition terpénique, de la paléogéographie de ces régions et des recherches antérieures sur l'évolution du genre *Abies* (voir GASSAMA, 1982). Les espèces actuelles se seraient différenciées à partir d'un ancêtre commun Tertiaire et de flux géniques successifs pendant les glaciations du Quaternaire grâce à une série de régressions et transgressions marines.

La présence de caractères morphologiques typiques des populations d'*Abies alba* dans les populations du Péloponnèse (Mainalon notamment mais aussi Taygète) indique que le flux de gènes en provenance d'*Abies alba* au cours des migrations quaternaires a sans doute atteint la partie la plus méridionale du Péloponnèse où devaient se trouver des refuges glaciaires de cette espèce. L'approche multi-critère (morphologie et composition monoterpénique) réalisée par MITSOPOULOS et PANETSOS (1987) va dans le sens de ces résultats.

Les apports récents de l'étude du polymorphisme enzymatique (SCALTSOYIANNES *et al.*, 1990 ; FADY *et al.*, non publié) confirment ces suppositions et montrent la proximité génétique et l'existence probable d'hybridations locales entre *Abies cephalonica* et *A. bornmuelleriana*. *Abies alba* représente une branche plus lointaine qui se serait distanciée en direction de l'Europe à partir des populations situées en Asie mineure depuis la fin du Tertiaire. L'hypothèse de l'origine hybride d'*Abies borisii regis*, à la suite d'introgressions successives entre les parents *alba* et *cephalonica*, a été renforcée.

CONCLUSION

Les études biosystématiques conduites dans l'aire naturelle, les résultats des plantations comparatives ainsi que l'éclairage plus récent apporté par les marqueurs génétiques (terpènes et isozymes) font apparaître le sapin de Céphalonie comme une espèce très variable. A l'instar des chênes, cette espèce associe un taux moyen d'hétérozygotie élevé ($He = 0,3$) et une structuration intra-population forte ($0,1 < Fi < 0,4$). La taille relativement importante des graines et les cercles de voisinage qui en résultent en forêt sont probablement à l'origine de cette dernière constatation. Même si la variabilité génétique intra-population l'emporte très largement sur la variabilité inter-populations, celle ci reste tout à fait significative et utilisable lors du choix de sources de graines pour le reboisement. A ce titre, après vingt ans d'expérimentations, le meilleur compromis entre vigueur et tardiveté du débourrement demeure toujours les populations du Mainalon et du Parnon, pour des reboisements dans l'étage du chêne pubescent et la partie supérieure de l'étage du chêne vert.

La grande variabilité géographique et génétique d'*Abies cephalonica* témoigne de la diversité écologique de l'aire naturelle et d'une histoire phylétique mouvementée (migrations et introgressions). L'espèce subit actuellement une micro-spéciation, surtout accusée dans le Péloponnèse, du fait de la disjonction géographique récente des massifs forestiers et d'une forte pression anthropique. Cette grande diversité génétique naturelle peut être exploitée par le sélectionneur pour donner naissance à des variétés adaptées aux conditions de reboisement souvent difficiles des basses et moyennes montagnes méditerranéennes.

Les valeurs d'héritabilité mises en évidence permettent en effet de pronostiquer des gains génétiques substantiels sur la plupart des caractères d'intérêt économique, pour autant que l'existence de corrélations juvénile-adulte, encore inconnues, soit démontrée. Il ne faut cependant pas oublier que, dans le domaine forestier méditerranéen encore plus qu'ailleurs, l'adaptabilité aux conditions climatiques sévères et à leur grande variabilité spatio-temporelle exige le maintien d'une diversité génétique importante. N'oublions pas non plus les scénarios climatiques annoncés qui prévoient un réchauffement assez brutal de l'atmosphère et des sécheresses plus marquées pour le siècle à venir («global warming», voir par exemple MCCREARY *et al.*,

1990). Le sapin de Céphalonie est une espèce *a priori* bien adaptée pour résister à de telles conditions. Sa variabilité génétique importante est un atout certain pour y faire face. Les forestiers doivent cependant s'interroger sur les structures des forêts (pures ou mélangées notamment) les mieux adaptées à cette évolution climatique potentielle et mettre en oeuvre des mesures efficaces de préservation *in situ* de leur diversité génétique. Les sélectionneurs doivent aussi s'interroger sur les types de variétés à promouvoir et à la meilleure façon de conjuguer progrès génétique et stabilité à long terme.

BIBLIOGRAPHIE

BARADAT Ph., 1976. Use of juvenile-mature relationships and information from relatives in combined multitrait selection. Proceedings of the IUFRO joint meeting on Advanced Generation Breeding, Bordeaux, France, 121-138.

BARADAT Ph., 1982. Génétique quantitative : modèles statistiques et génétiques de base. INRA, Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers, document interne.

BARADAT PH. et MARPEAU-BEZARD A., 1988. Le Pin maritime *Pinus pinaster* Ait. Biologie et génétique des terpènes pour la connaissance et l'amélioration de l'espèce. Thèse d'Etat de l'Université de Bordeaux 1.

BARBERO M. et QUEZEL P., 1975.- Les forêts de Sapin sur le pourtour méditerranéen. *Inst. Bot. Antonio José Cavanilles*, 32(2), 1245-1289.

BARBERO M. et QUEZEL P., 1976.- Les groupements forestiers de Grèce Centro-Méridionale. *Ecol. Medit.*, 2, 3-86.

BARBERO M. et QUEZEL P., 1985. Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne ; feuille 1 : Méditerranée Orientale. Editions du CNRS, Paris

BASSIOTIS C., 1956.- Fir forests in Greece. *Ann. Inst. Sylvic. Univ. Thessalonique*, 1-89.

BOUACHRINE J.E., 1985. Etude comparée de l'influence de la sécheresse atmosphérique sur les échanges gazeux chez cinq espèces de sapins du pourtour méditerranéen. DEA de Biologie et Physiologie Végétale, Nancy et INRA Nancy.

CANNELL M.G.R., THOMPSON S. and LINES R., 1976. An analysis of inherent differences in shoot growth within some north-temperate conifers. In «Tree Physiology and Yield Improvement», M.G.R. Cannell and F.T. Last edts, Academic press, London.

DESCROIX L., 1981. Variabilité génétique du Sapin de Grèce et du Sapin de Nordmann. Etude comparée de leur comportement avec le Cèdre de l'Atlas. Mémoire ENITEF, Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers, INRA Bordeaux.

FADY B., 1988a. Croissance du Sapin de Grèce : variabilité inter-provenances dans trois stations méditerranéennes françaises. *Ann. Sci. Forest.*, 45(3), 239-245.

FADY B., 1988b. Comparaison des stratégies de croissance en hauteur du Sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) et du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti)». *Forêt Médit.*, 10(2), 397-406.

FADY B., 1990a. Variabilité génétique du Sapin de Grèce. Thèse de Doctorat en Sciences de l'Université d'Aix-Marseille III.

FADY B., 1990b. Variabilité génétique des composantes de la croissance en hauteur du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loud.). *Can. J. For. Res.*, 20(9), 1453-1460.

FADY B., 1991a. Etude de la variabilité du débourrement végétatif du Sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) en plantation. *Ann. Sci. Forest.*, 48(1), 73-85.

FADY B., 1991b. Variabilité géographique et estimation des paramètres génétiques de la croissance en hauteur de jeunes sapins de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon). *Ann. Sci. Forest.*, 48(3), 279-295.

FADY B., ARBEZ M. and FERRANDES P., 1991. Variability of juvenile Greek Firs (*Abies cephalonica* Loud.) and stability of characteristics with age. *Silvae Genet.*, 40(3/4), 91-100.

FALCONER D.S., 1974. Introduction à la génétique quantitative. Masson, Paris.

MAKRIS C., 1960.- Les types de forêts d'*Abies cephalonica* et leur production. Thèse de la Faculté des Sciences de l'Université de Nancy.

MATTFELD J., 1930.- Über hybridogene Sippen der Tannen. Nachgewiesen an den formen der Balkanhalbinsel. *Bibliotheca Botanica*, 100, 1-84

GASSAMA Y.K., 1982. Les sapins méditerranéens : hybridation contrôlée, variabilité terpénique et évolution. DEA Biologie et Physiologie végétales, Université de Bordeaux 1 et Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers, INRA Bordeaux.

McCREARY D.D., LAVENDER D.P. and HERMANN R.K., 1990. Predicted global warming and Douglas-fir chilling requirements. *Ann. Sci. For.*, 47(4), 325-330.

MOREAU M.C., 1989. Contribution à l'étude de la structure génétique d'un peuplement de Sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) des Basses-Vosges. DEA d'Ecologie expérimentale, Université de Pau et Laboratoire d'Amélioration des Arbres Forestiers, INRA Bordeaux.

NEI M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89, 583-590.

PANETSOS C.P., 1975. Monograph of *Abies cephalonica* Loudon. *Ann. Forest. Zagreb*, 7(1), 1-22.

PAULY D., 1962.- Aperçu sur l'écologie du Sapin de Céphalonie et de ses hybrides. *R.F.F.*, 8-9, 755-769.

QUEZEL P., 1985.- Les sapins du pourtour méditerranéen. *For. Médit.*, 7(1), 27-34.

RITLAND K. and JAIN S.K., 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using n independant loci. *Heredity*, 47, 35-52.

SCALTSOLYIANNES A., PANETSOS K.P. et ZARAGOTAS D., 1990. Genetic variation of Greek fir as determined by isozyme analysis and its relation to other Mediterranean firs. Rapport présenté au troisième colloque C.E.E. «Adaptation, breeding and silviculture of Mediterranean Firs», Avignon (France), 11-15 juin, CEE éditeur (EUR 13491), 99-116.

SHEA K.L., 1990. Genetic variation between and within populations of Engelmann spruce

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 73-91

Dynamique intracyclique d'une population méditerranéenne de tordeuse verte du chêne, *Tortrix viridana* (Lepidoptera : Tortricidae)

Intrageneration numerical changes in a mediterranean population of green oak leafroller, *Tortrix viridana* (Lepidoptera, Tortricidae)

Paul Du MERLE*, René MAZET*

RESUME

Des rameaux d'une longueur de 50 cm ont été prélevés une ou deux fois par semaine entre avril et juillet à mi-hauteur des houppiers dans un taillis de *Quercus pubescens* situé en versant sud du Mont-Ventoux (Vaucluse). La densité de population de *T. viridana* a été estimée par le nombre moyen d'individus vivants par rameau. Chaque rameau portait en moyenne 115,2 oeufs. La mortalité des oeufs, due en majeure partie à l'action d'insectes prédateurs (surtout des Chrysopidae) et de *Trichogramma cacoeciae* March., s'est élevée à 55 %. Elle avait sans doute déjà atteint sa valeur définitive ou presque définitive l'automne précédent. Entre le début et la fin de la période des éclosions, qui est aussi celle durant laquelle les jeunes L1 recherchent des bourgeons en cours de débourrement, la densité de l'insecte a diminué de 60 %, ceci s'expliquant pour une large part par une coïncidence imparfaite entre l'éclosion des oeufs, qui a été trop précoce, et le débourrement des chênes. La mortalité des L1 dans les bourgeons puis celle des L2 et L3 ont été négligeables. Au cours du reste du développement pré-imaginal, la densité a diminué successivement de 18 %, 40 % et enfin 84 % (ou même plus), du fait, en particulier, de l'action de trois hyménoptères parasites qui ont détruit plus de 50 % des chrysalides. Sur chaque rameau ont émergé en moyenne au plus 1,6 adultes, dont 0,9 femelles. De l'oeuf à l'adulte la densité de l'insecte a ainsi diminué au total d'au moins 98,6 %. La densité, évaluée sur des rameaux prélevés au mois d'août, des oeufs déposés par la nouvelle génération d'adultes s'élevait à 66,2 et était donc 1,7 fois moindre que celle des oeufs déposés l'année précédente. Le rapport de la densité de ces oeufs sur celle des femelles était égal ou un peu supérieur à 74, valeur qui paraît en accord avec celle de la fécondité réalisée chez *T. viridana*. Il est donc probable que l'activité de dispersion des chenilles n'a guère influencé la densité des individus qui se sont développés dans la partie étudiée des houppiers des arbres, et par suite que les valeurs calculées des taux successifs de réduction de leur densité sont toutes d'assez bonnes estimations de la mortalité.

MOTS-CLES : *Quercus pubescens* - *Tortrix viridana* - Dynamique populations - Débourrement - Eclosion - Coïncidence phénologique insecte-plante - Ennemis naturels

SUMMARY

50-cm midcrown branch tips were collected once or twice a week from April to July in a *Quercus pubescens* coppice stand growing on the southern slopes of Mont-Ventoux (Vaucluse) in south-eastern France. Population density of *T. viridana*, a species which overwinters as eggs and whose 1st-instar larvae infest opening buds, was estimated by the mean number of living individuals per branch tip. Each branch tip carried 115.2 eggs on average. Egg mortality amounted 55 % and was mainly due to predaceous insects (above all Chrysopidae species) and *Trichogramma cacoeciae* March. There is evidence that it had reached its final or nearly final value as far back as previous autumn. From the beginning to the end of the period of hatching, that is the period when 1st-instar larvae were searching for suitable buds, density decreased by 60 %, which may in large part be explained by a poor synchronization between

* I.N.R.A., Station de Zoologie Forestière
Avenue A. Vivaldi, F-84000 Avignon.

egg hatching, which was too early, and bud development. Mortality of 1st-instar larvae inside buds as well as that of 2nd- and 3rd-instar larvae were very low. During the rest of the period of larval and pupal development, density decreased successively by 18 %, 40 % and finally 84 % or even more, for a part as a result of the action of three hymenopterous parasites which destroyed more than 50 % of the pupae. On average, 1.6 adults, among which were 0.9 females, were estimated to have emerged on each branch tip, but actual numbers presumably were somewhat lesser. From egg to adult, therefore, tortrix density decreased in total by at least 98.6 %. Density of the eggs deposited by the new generation of adults was assessed from branch tips sampled on August. It amounted 66.2 and was 1.7 lesser than that of the eggs deposited in the previous year. The ratio between current-year egg density and density of female adults was 74 or somewhat higher. This value does not seem to be in disagreement with the realized fecundity in *T. viridana*. Thus, it is probable that larval dispersal only little influenced density of the individuals which developed in the investigated part of tree crowns, and therefore that the calculated values of the successive rates of decrease in density all are fairly good estimations of mortality.

KEY WORDS : *Quercus pubescens*, *Tortrix viridana*, populations dynamics, budburst, egg hatching, insect-plant synchronization, natural enemies

INTRODUCTION

Largement boisée, à l'encontre d'une idée souvent admise, la région méditerranéenne française se caractérise également par le fait que les chênes y occupent une place de tout premier plan. C'est ainsi que l'ensemble formé par les cinq départements des Alpes-Maritimes, des Alpes-de-Haute-Provence, du Var, des Bouches-du-Rhône et du Vaucluse se situe, avec une superficie boisée de 1 000 000 ha et un taux de boisement de 39 %, parmi les premières régions françaises pour l'importance du couvert forestier et que plus du tiers de ce dernier (350 000 ha) y est constitué par des formations dominées par le chêne pubescent, *Quercus pubescens* Willd. (= *lanuginosa* Lamk.), le chêne vert, *Q. ilex* L., ou le chêne liège, *Q. suber* L. (D.R.A.F. P.A.C.A., 1988).

La tordeuse verte, *Tortrix viridana* L. est l'un des plus connus des grands défoliateurs des chênes de la région ouest-paléarctique (BOGENSCHÜTZ, 1978). Son aire de nuisibilité s'étend en particulier à la région méditerranéenne. Elle commet ainsi des dégâts très importants dans les peuplements de chênes sempervirents et caducifoliés d'Espagne (FEYTAUD, 1923 ; CUEVAS, 1966 ; COBOS & SORIA, 1981 ; ROBREDO & SANCHEZ, 1983 ; SORIA & NOTARIO, 1990 ; etc.), du Portugal (DE SEABRA & DOS SANTOS HALL, 1924 ; GOMES RAMALHO, 1929 ; BAETA NEVES, 1950 ; ORRICO HORTA, 1961 ; AZEVEDO e SILVA, 1962 ; AZEVEDO e SILVA & SILAO NOGUEIRA, 1965 ; etc.), d'Italie (CECCONI, 1912 ; SILVESTRI, 1923 ; DEL GUERCIO, 1931), mais aussi, parfois, du Maroc (C. VILLEMANT, comm. pers.), d'Algérie (G. DEMOLIN, comm. pers.) et de Tunisie (J.-M. RABASSE et G. DEMOLIN, comm. pers.). En France méditerranéenne, au cours de la dernière décennie, nous avons observé d'importantes pullulations de tordeuse verte tant sur chêne pubescent (Var : régions de Rians, Cadarache, etc. ; Vaucluse : Mont-Ventoux) que sur chêne vert (Vaucluse : Mont-Ventoux, massif du Petit Luberon, environs de Châteauneuf-du-Pape) et sur chêne liège (Var : région de Bormes-les-Mimosas).

Sauf en cas de nécessité (surpopulation), la tordeuse verte est strictement monophage sur *Quercus*, tout en se montrant largement polyphage à l'intérieur des limites taxonomiques de ce genre (BOGENSCHÜTZ, 1978 ; DU MERLE, 1983a). C'est une espèce univoltine. Les adultes volent en mai-juin, juin-juillet ou juillet-août selon les régions. Les oeufs sont déposés par groupes de deux sur l'écorce des rameaux et éclosent au cours du printemps de l'année suivante. L'insecte passe par 5 stades larvaires (L1 à L5). Les chenilles nouveau-nées partent à la recherche de bourgeons en cours de débourrement et pénètrent à l'intérieur de ces derniers. Les jeunes stades larvaires (L1, L2, parfois les jeunes L3) s'alimentent dans les bourgeons, les chenilles âgées se développent aux dépens des jeunes feuilles épanouies puis se nymphosent dans le feuillage.

Un des traits les plus importants de la biologie de la tordeuse verte est le fait que l'éclosion de ses oeufs doit être synchrone avec le débourrement des bourgeons de l'hôte (GASOW, 1925 ; SCHWERDTFEGER, 1949, 1961 ; SCHÜTTE, 1957a, b ; SATCHWELL, 1962 ; DU MERLE & MAZET, 1983). La plus ou moins bonne coïncidence entre l'éclosion des premiers et le débourrement des seconds est par suite un facteur essentiel de la dynamique de ses populations. La tordeuse verte présente toutefois un large polymorphisme phénologique à déterminisme génétique, s'exprimant par une forte variabilité entre populations de la date d'éclosion des oeufs et lui permettant de se montrer adaptée, toutes populations confondues, à des types phénologiques très variés de chênes (DU MERLE, 1983a, 1988 ; voir aussi ALTENKIRCH, 1966, et RUBTSOVA, 1977, 1981).

Du fait de ses dégâts, mais aussi parce qu'elle a été soupçonnée d'être l'un des facteurs du dépérissement de certaines chênaies, la tordeuse verte a été très largement étudiée (voir par exemple la revue bibliographique de BOGENSCHÜTZ, 1978). Les informations fournies par la littérature sur la dynamique de ses populations (SCHÜTTE, 1957a ; VARLEY & GRADWELL, 1958 ; PATOCKA *et al.*, 1962 ; PATOCKA & CAPEK, 1971 ; ZNAMENSKIJ, 1975 ; SEMEVSKIJ & SEMENOV, 1978 ; RUBTSOV, 1983 ; HORSTMANN, 1984), et en particulier celles relatives à leur dynamique intracyclique c'est-à-dire à leur évolution numérique à l'intérieur de chaque génération (GREGOR, 1957 ; SCHÜTTE, 1957a, b ; RUBTSOVA, 1974 ; ZNAMENSKIJ, 1975 ; SEMEVSKIJ & SEMENOV, 1978), sont néanmoins peu nombreuses et généralement succinctes, partielles ou peu précises. De plus, la dynamique des populations de la tordeuse verte en région méditerranéenne ne paraît pas avoir jamais donné lieu à des travaux publiés.

En 1978, l'opportunité nous a été fournie de suivre, dans un peuplement de chêne pubescent du sud-est de la France se prêtant de façon particulièrement favorable à une telle étude, l'évolution numérique d'une population de tordeuse verte au cours d'une génération et de recueillir ainsi des informations sur les phases critiques du développement de l'insecte et sur certains des facteurs les plus importants de sa dynamique. Notre intention était de recommencer ultérieurement cette étude afin d'en mettre à l'épreuve les résultats, mais ceci n'a pu se réaliser jusqu'à présent. Ce sont ces résultats que nous présentons ici.

LIEU D'ETUDE, MATERIEL ET METHODES

1. Lieu et dispositif d'étude

L'étude a été effectuée sur le versant sud du Mont-Ventoux (Vaucluse), dans les vastes taillis de chêne pubescent qui couvrent la partie inférieure du secteur oriental de ce versant. Au printemps 1977, ces taillis ont été fortement attaqués par la tordeuse verte. L'infestation a diminué l'année suivante, pour finalement s'éteindre en 1980. Nous ne savons pas en quelle année avait commencé la gradation. Celle-ci a sans doute culminé en 1976 ou 1977. En tout cas, l'étude a manifestement eu lieu vers le début de la phase de rétrogradation.

Le dispositif d'étude a été installé sur le territoire de la commune de Flassan, au lieudit La Croix, à 900 m d'altitude, dans une placette de pente presque nulle, exposée au sud, située dans l'étage de végétation supraméditerranéen et appartenant à la sous-série normale de la série supraméditerranéenne du chêne pubescent (BARBERO *et al.*, 1976, 1978 ; GUENDE, 1979). La partie étudiée du peuplement de chênes était donc représentative, bioclimatiquement, des chênaies pubescentes les plus largement répandues en région méditerranéenne française. Au niveau de la placette, le taillis était aménagé pour le parcours des ovins et pour la récolte de la truffe. Haut d'environ 4 m, il était constitué de bandes parallèles de chênes plus ou moins discontinues ou incomplètes, larges de 3-4 m et orientées nord-sud, que séparaient des interbandes de pelouse à *Festuca duriuscula* L. et *Bromus erectus* Huds., larges d'une dizaine de m.

Le plan du dispositif est représenté à la figure 1. En février 1978, on a successivement choisi, tout d'abord cinq interbandes, puis, en bordure de chacune des bandes de chênes les limitant, un certain nombre de tiges prises tous les 2-3 m environ, et enfin, sur chaque tige, un rameau situé dans le tiers médian du houppier, du côté de la pelouse. Les tiges ont été numérotées. Au total, 200 tiges ont été sélectionnées, se répartissant en 4 rangées de 10 (rangées C, D, E, F), 4 rangées de 20 (rangées A, B, I, J) et 2 rangées de 40 (rangées G, H).

2. Calendrier et modalités des relevés

Les relevés ont été effectués une fois par semaine, du 3 avril, date à laquelle les bourgeons des chênes se trouvaient encore à l'état hivernal, au 5 juillet, après le début des émergences des adultes de la tordeuse ; un relevé supplémentaire a été effectué le 11 mai, au cours de la période d'éclosion des oeufs (tableau 1). Lors de chaque relevé, on a prélevé 10 rameaux (avant le début des éclosions des oeufs) ou 20 rameaux (après le début des éclosions), se répartisssant de la façon suivante : dans le premier cas, 1 rameau pris dans les rangées C ou D, 1 rameau pris dans les rangées E ou F, 1 rameau pris dans chacune des rangées A, B, I et J, 2 rameaux pris dans chacune des rangées G et H ; dans le deuxième cas, respectivement 1, 2 et 4 rameaux pris dans chacune des rangées C-D-E-F, A-B-I-J et G-H (figure 1). Les numéros des rameaux à prélever, c'est-à-dire ceux des tiges correspondantes, ont été à chaque fois tirés au hasard.

Au total, 15 relevés ont été effectués et 250 rameaux prélevés. Les 200 rameaux numérotés au départ s'étant montrés insuffisants, 50 rameaux supplémentaires, se répartissant de la façon habituelle entre les 200 tiges et dont le numéro avait été tiré au hasard, ont dû être

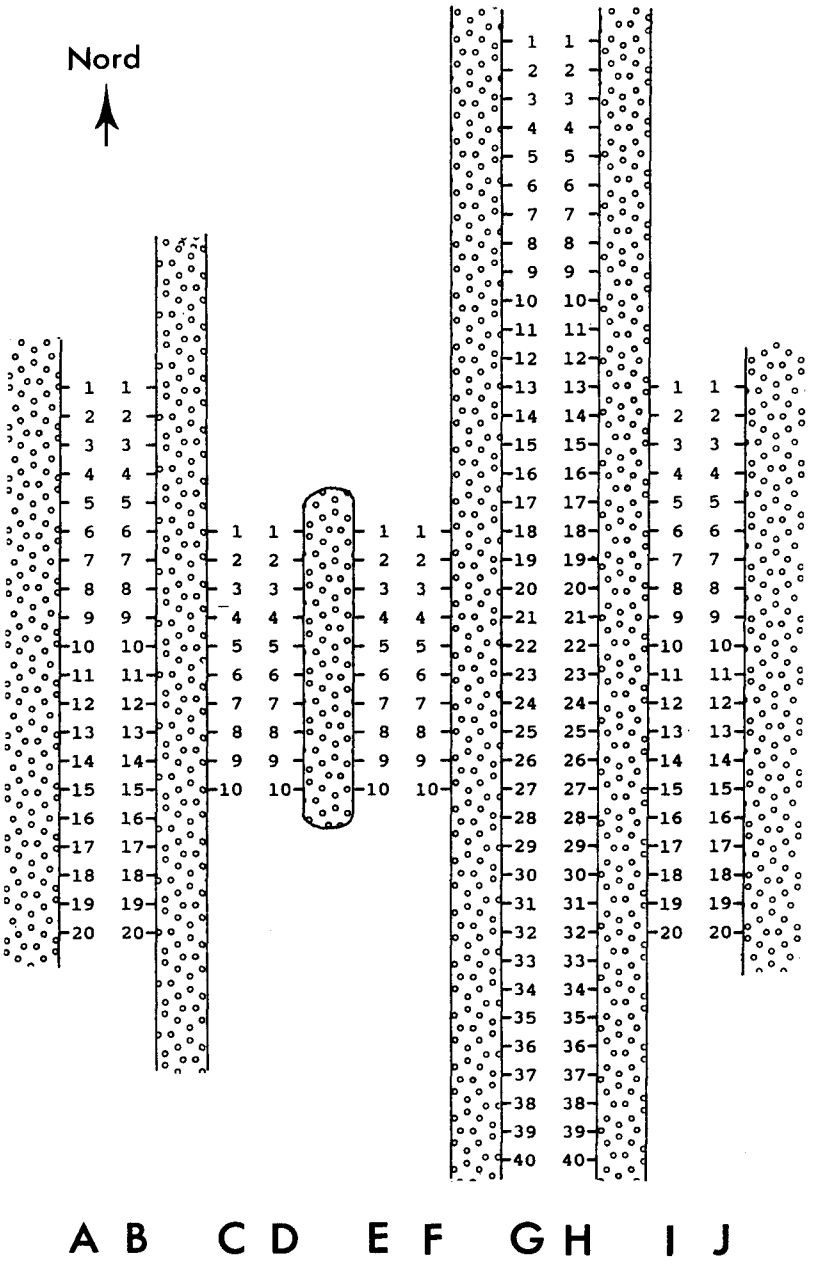


Figure 1.- Plan schématique du dispositif d'échantillonnage : 200 tiges de chêne pubescent réparties en 10 rangées bordant 5 interbandes de pelouse.

Schematic layout of the study plot and distribution of the 200 sample stems. These were located along the edge of Quercus pubescens *coppice strips separated by five interstripes of grassland. In total, one or two midcrown branch tips were collected on each stem.*

Tableau 1

Calendrier des prélèvements et des examens et dénombrements.

Dates of sampling, numbers of branch tips collected, and types of observations carried out, i.e. rating of bud developmental stage, counting of current-year shoots, counting of eggs and rating of their condition, counting of the only hatched eggs, counting of larvae, pupae and cast pupal cases.

Date	Nbre de rameaux prélevés	Examens et dénombrements				
		Débourrement	Nbre de pousses 1978	Oeufs	Oeufs éclos	Larves et Nymphes
3 avril	10	x		x		x
10 avril	10	x		x		x
17 avril	10	x		x		x
25 avril	10	x		x		x
2 mai	10	x		x		x
8 mai	20	x		x		x
11 mai	20	x		x		x
15 mai	20	x		x		x
23 mai*	20	x	x	x		x
29 mai	20	x	x		x	x
5 juin	20	x	x		x	x
12 juin	20				x	x
20 juin	20				x	x
27 juin	20				x	x
5 juillet	20				x	x

* A cette date, tous les bourgeons avaient commencé à débourrer et les oeufs étaient éclos à 100 %.

On this date all of the buds had begun bursting and egg hatching was completed.

prélevés. Finalement, des 200 tiges composant le dispositif, 150 ont fait l'objet du prélèvement d'un seul rameau tandis que 50 ont fait l'objet du prélèvement de 2 rameaux.

Le 8 août, après la fin du vol des adultes, 20 rameaux, répartis de la façon habituelle entre les 200 tiges, ont été à nouveau prélevés, dans le but de déterminer la densité des oeufs déposés par la nouvelle génération de femelles.

Les rameaux ont tous été coupés à la longueur de 50 cm, bourgeon terminal ou pousse de l'année 1978 non comprise. L'unité d'échantillonnage a donc été le rameau de 50 cm.

3. Analyse des rameaux échantillons

Les rameaux ont fait l'objet, individuellement, d'observations et de dénombrements portant, selon le cas, sur les points suivants (tableau 1) :

(a) Phénologie du débourrement (relevés du 3 avril au 5 juin) : notation, pour chaque pousse de l'année 1977, de l'état évolutif de son bourgeon terminal, selon une échelle à 5 stades (DU MERLE & MAZET, 1983) s'étendant du stade «brun» (bourgeon entièrement enveloppé par ses écailles hivernales brunes et coriaces) au stade «allongement» (l'axe de la jeune pousse et les pétioles des jeunes feuilles s'allongent et deviennent visibles, les jeunes feuilles jusqu'alors pliées en deux s'épanouissent, leur pétiole s'écarte de l'axe), en passant par les stades «gonflé vert», «début d'éclatement» et «éclatement».

(b) Dénombrement des pousses 1978 (relevés

des 23 mai, 29 mai et 5 juin ; le 23 mai, les bourgeons avaient tous commencé à débourrer).

(c) Dénombrement des oeufs de tordeuse verte portés par les rameaux et notation de leur état (relevés du 3 avril au 23 mai ; le 23 mai, le taux d'éclosion des oeufs a atteint 100 %). Chacun des oeufs a été examiné puis, si nécessaire, disséqué, dans le but de déterminer son état (éclos, vivant, mort) et d'identifier les facteurs responsables de la mortalité. Les rameaux qui ont été prélevés avant et pendant la période des éclosions ont été conservés au froid pendant et après leur transport au laboratoire de façon à éviter que des oeufs n'éclosent entre le prélèvement et l'examen.

(c') Dénombrement des seuls oeufs éclos (tous les relevés à partir de celui du 29 mai).

(d) Dénombrement des chenilles vivantes, des chrysalides et des exuvies nymphales de tordeuse verte portées par les rameaux (ensemble des relevés). Avant d'être dénombrées, les chenilles ont été réparties par stades d'après la largeur de leur capsule céphalique. Toutes les chrysalides portées par les rameaux ont été dénombrées à l'exclusion de celles visiblement mortes et de celles d'où des parasites avaient émergé, mais y compris la totalité de celles, encore vivantes ou déjà mortes, renfermant un ou des parasites. Dans la nature, les émergences massives de parasites ne se sont produites qu'après le 5 juillet, date du dernier prélèvement, si bien que la fréquence des individus morts chez les chrysalides dénombrées n'a cessé de croître d'un prélèvement au suivant.

Vers la fin de la période d'alimentation larvaire de la tordeuse puis au cours de sa période nymphale, on a par ailleurs procédé à plusieurs reprises, sur les bandes de chênes situées aux alentours immédiats du dispositif, à des récoltes, à vue ou par battage, de chenilles âgées et de chrysalides. Celles-ci, de même que celles portées par les rameaux échantillons prélevés à la même époque, ont été mises en élevage au laboratoire, dans le but de déterminer le sex-ratio de l'insecte, d'identifier les principaux facteurs de mortalité des chenilles âgées et des chrysalides et d'évaluer l'action de ces facteurs. Certaines des chrysalides mises en élevage sont mortes alors qu'elles contenaient un papillon complètement formé. Celui-ci a alors été considéré comme ayant émergé, car ce type de mortalité paraît exceptionnel dans la nature et résultait sans doute de conditions d'élevage suboptimales (hygrométrie insuffisante).

Sur chacun des 20 rameaux prélevés le 8 août, après la fin du vol des adultes, on a dénombré, d'une part les oeufs déposés par la tordeuse verte en 1977 (sans distinguer les oeufs éclos des oeufs morts), d'autre part ceux venant d'être déposés par la nouvelle génération d'adultes.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Phénologie du débourrement des chênes

Les chenilles nouveau-nées de la tordeuse verte ne sont capables d'infester avec succès que les bourgeons se trouvant aux stades «gonflé vert», «début d'éclatement» ou «éclatement» (DU MERLE & MAZET, 1983). L'évolution dans le temps de l'état phénologique des chênes est représentée, sur la figure 2, par deux courbes : l'une obtenue en calculant pour chaque date de relevé, selon une méthode fréquemment utilisée dans les études de phénologie, la moyenne des notes de débourrement (échelle de 1 à 5 : 1 pour le stade «brun», 5 pour le stade «allongement») attribuées à chacun des bourgeons examinés (courbe NMD) ; l'autre, mieux adaptée aux caractéristiques de la biologie de la tordeuse, obtenue en calculant, pour chaque date, le pourcentage de bourgeons convenant aux L1, c'est-à-dire ayant dépassé le stade «brun» mais n'ayant pas encore atteint le stade «allongement» (courbe PBI). Dans les deux cas, les calculs ont été effectués tous rameaux confondus. La répartition par stades des bourgeons pour chaque date de relevé est indiquée sur la figure 3 (encadré BG). Entre le 11 et le 15 mai, 28 % des bourgeons sont devenus susceptibles d'être infestés, passant du stade «brun» à un stade plus évolué, tandis que 15 % seulement ont cessé de l'être, en atteignant le stade «allongement». Le pourcentage de bourgeons convenant aux L1 a donc atteint son maximum entre ces deux dates (figure 2 : courbe PBI).

Les observations n'ont porté que sur les seuls bourgeons terminaux, lesquels, en moyenne, débourrent plus précocement que les bourgeons subterminaux et axillaires. Le processus réel du débourrement a par suite été plus étalé vers les dates tardives qu'indiqué par les deux courbes de la figure 2 et par les données numériques mentionnées dans l'encadré BG de la figure 3. Il a toutefois pris fin avant le 29 mai, car la totalité des bourgeons portés par les rameaux prélevés à cette date avaient atteint le stade «allongement». La période de débourrement s'est donc étendue sur un laps de temps de 3-4 semaines. Des valeurs similaires ont été observées dans d'autres peuplements de chêne pubescent (DU MERLE, 1983a).

Les données (figure 3 : encadré BG) mettent en évidence une forte variabilité générale entre bourgeons pour la date de débourrement, parti-

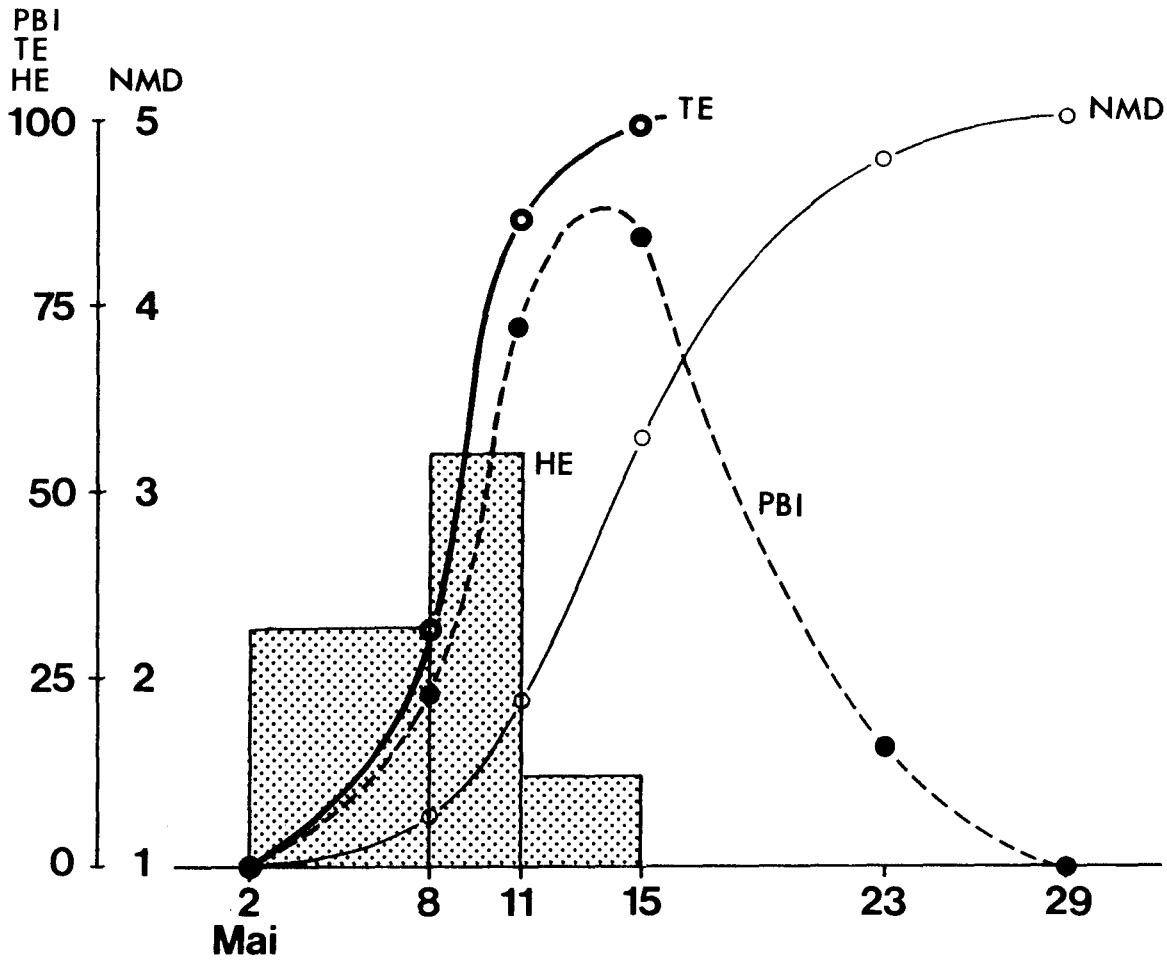


Figure 2.- Débourrement des chênes et éclosion des oeufs de *T. viridana*. NMD : Note moyenne de débourrement (de 1 = stade «brun» à 5 = stade «allongement»). PBI : Pourcentage de bourgeons se trouvant à un stade convenant pour une infestation. TE : Taux d'éclosion des oeufs. HE : Histogramme des pourcentages d'oeufs éclos entre deux relevés consécutifs.

Development of oak buds and hatching of T. viridana eggs. *NMD : Average bud developmental stage (1 = «brown stage», 2 = «green, swelling stage», 3 = «starting bursting stage», 4 = «bursting stage», 5 = «shoot growth stage»). PBI : Percentage of buds suitable for the tortrix 1st-instar larvae, i.e. which were at the stages 2, 3 or 4. TE : Hatching rate of eggs. HE : Percentages of eggs hatched between two consecutive sampling dates.*

culièrement nette le 15 mai, date à laquelle certains des bourgeons se trouvaient encore au stade «brun» tandis que d'autres étaient déjà parvenus au stade «allongement». Cette variabilité générale se décomposait en une forte variabilité entre bourgeons à l'intérieur des rameaux et en une forte variabilité entre rameaux, laquelle, à son tour, résultait certainement, pour une large part, d'une forte variabilité entre arbres. Des 20 rameaux prélevés le 11 mai, par exemple, l'un était encore entièrement au stade «brun» tandis que les bourgeons terminaux d'un autre se répartissaient en 5 % de stades «gonflé vert», 30 % de stades «début d'éclatement» et 65 % de stades «éclatement».

2. Développement de la tordeuse et sex-ratio des adultes

La figure 2 présente, d'une part la courbe d'éclosion TE des oeufs de la tordeuse, obtenue en calculant, pour chaque date de relevé et tous rameaux confondus, le pourcentage d'oeufs éclos par rapport au total des oeufs vivants et éclos, d'autre part l'histogramme des éclosions HE, donnant les valeurs successives du pourcentage des oeufs qui ont éclos entre deux relevés consécutifs. Le 2 mai, aucun des oeufs examinés n'était éclos, mais 12 % des oeufs vivants contenaient une chenille déjà bien formée. Il est par suite vraisemblable que l'éclosion des oeufs a commencé dès le 3 ou le 4 mai. D'un autre côté,

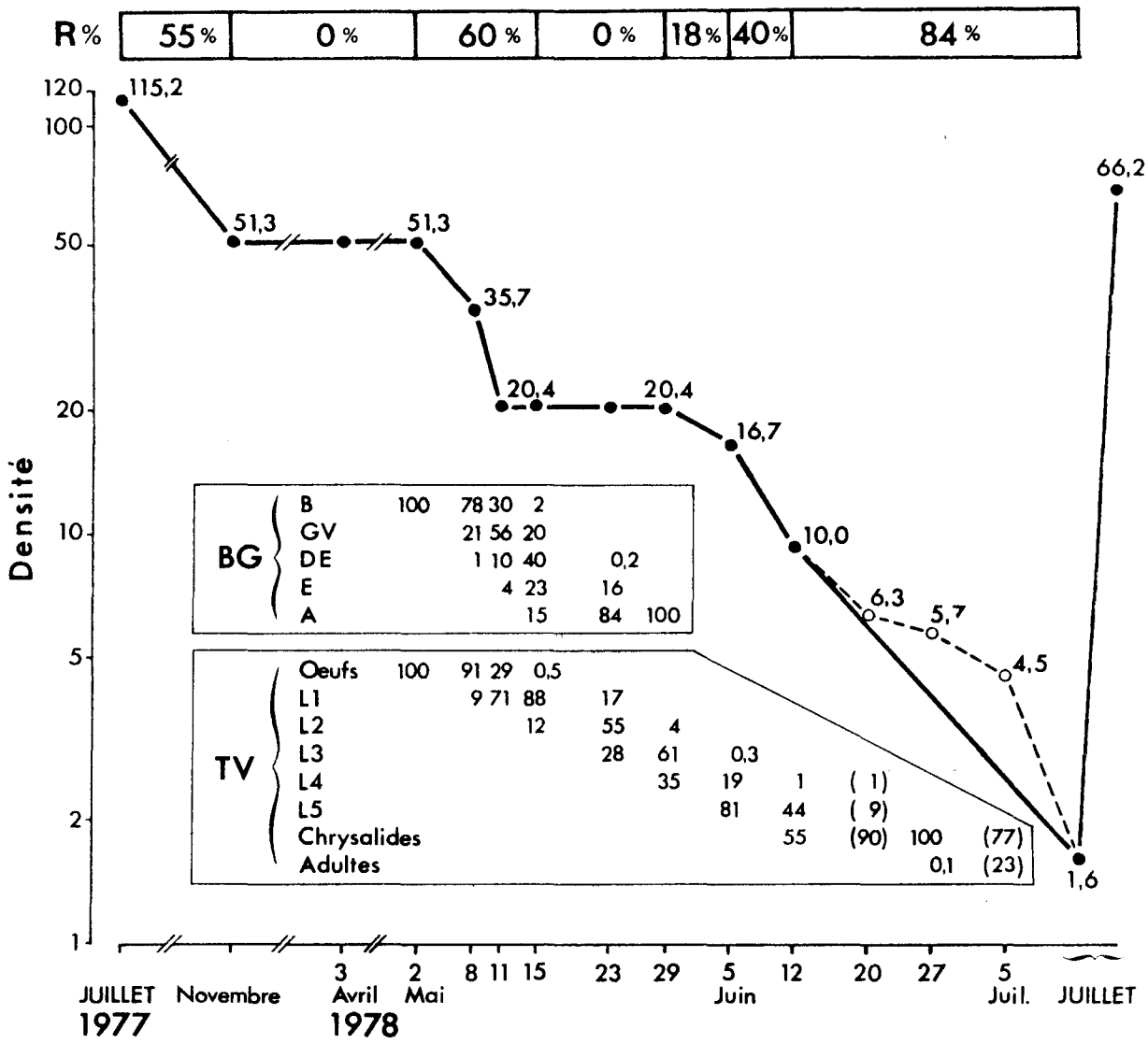


Figure 3.- Evolution de la densité de population (= nombre moyen d'individus vivants par rameau de 50 cm) de *T. viridana* dans le tiers médian des houppiers des chênes, en coordonnées semi-logarithmiques. Les valeurs de la densité pour les dates des 20 juin, 27 juin et 5 juillet (cercles vides + tiretés) sont surestimées, et cela de plus en plus fortement. BG : Répartition des bourgeons par stades de développement, en pourcents (*B* = «brun», *GV* = «gonflé vert», *DE* = «début d'éclatement», *E* = «éclatement», *A* = «allongement»). TV : Répartition des individus vivants de la tordeuse par stades de développement, en pourcents ; les fréquences relatives des individus qui se trouvaient à l'état de chrysalides les 20 juin et 5 juillet sont surestimées, et par suite celles des autres individus sous-estimées. R % : Taux de réduction de la densité pour chacune des phases distinguées au cours du cycle évolutif de la tordeuse.

Seasonal change in the density, i.e. mean number of living individuals per midcrown branch tip, of T. viridana *from July 1977 (deposition of the eggs of the generation investigated) to July 1978 (deposition of the eggs of the next generation), in semilogarithmic coordinates. It has been assumed that egg mortality reached its final or nearly final value before winter. White circles and dashed lines indicate that the values of density for the dates of June 20, June 27 and July 5 are overestimated, as a result of counted pupae having included dead individuals, for the most part killed by parasites. BG : Age structure of buds* (B = *«brown stage»*, GV = *«green, swelling stage»*, DE = *«starting bursting stage»*, E = *«bursting stage»*, A = *«shoot growth stage»*). *TV : age structure of the tortrix ; the proportions of individuals which were at the pupal stage on June 20 and July 5 are overestimated, and those of other developmental stages therefore underestimated, for the above reason.* R % *: rate of decrease in density for each of the developmental phases distinguished.*

la période d'éclosion ne s'est guère prolongée au-delà du 15 mai, date à laquelle le taux d'éclosion a atteint 99,8 %. Cette période s'est donc étendue sur à peu près 2 semaines. Dans d'autres secteurs du Mont-Ventoux, nous avons enregistré des durées de la période d'éclosion variant de 8 à 36 jours selon le lieu et l'année (DU MERLE, 1983a).

L'évolution au cours du temps de la répartition par stades de développement des individus vivants dénombrés sur les rameaux échantillons est indiquée sur la figure 3 (encadré TV). Le 20 juin et, bien plus encore, le 5 juillet, la proportion des individus vivants se trouvant à l'état nymphal a été surestimée du fait que les chrysalides dénombrées comportaient des individus morts, notamment ceux renfermant des stades avancés de parasites. Ce facteur d'erreur n'a pas eu d'effet les 12 juin et 27 juin, dans le premier cas parce que les chrysalides dénombrées, toutes encore très jeunes, étaient toutes bien vivantes, y compris celles qui se sont ultérieurement révélées parasitées ou malades, dans le second cas parce que les rameaux examinés ne portaient que des chrysalides.

Le 27 juin, des examens à vue et des battages de branches effectués aux alentours du dispositif n'ont pas permis de détecter la présence de chenilles ou d'exuvies nymphales dans le peuplement. La date du début des émergences des adultes peut être néanmoins fixée au 27 juin au plus tard car les battages ont fourni un mâle fraîchement émergé de la tordeuse, ce qu'indique, sur la figure 3, la valeur symbolique de 0,1 % attribuée à la fréquence relative des adultes. Le 11 juillet nous avons encore trouvé sur les chênes des chrysalides vivantes, dont certaines, mises en élevage, ont fourni des adultes, alors que le 18 juillet toutes les chrysalides obtenues en battant les arbres étaient écloses ou mortes. Les 5 et 11 juillet, des adultes s'observaient en très grande abondance dans le peuplement. Ils étaient devenus rares le 18 juillet, et aucun n'a été vu lors de battages effectués le 25 juillet.

On peut déduire de ces résultats les durées approximatives suivantes : 7-8 semaines pour la durée du développement larvo-nymphal des individus les plus précoces (dont 5-6 semaines pour le développement larvaire et environ 2 semaines pour le développement nymphal), 2-3 semaines pour la période d'émergence des adultes, 3-4 semaines pour la période de vol.

Le sex-ratio des adultes a été estimé à partir des exuvies nymphales et des chrysalides viables (c'est-à-dire ayant fourni des adultes après mise en élevage au laboratoire) portées par les rameaux prélevés les 27 juin et 5 juillet et récoltées à vue et par battage durant la même période aux alentours de la placette. Calculée sur un total de 239 individus, la proportion des femelles s'élevait à 59 %.

3. Dynamique de la population de tordeuse

La densité de la sous-population de tordeuse verte qui s'est développée dans le tiers médian de la partie libre des houppiers des arbres de la placette sera estimée par le nombre moyen d'individus vivants portés par un rameau, éventuellement suivi de la valeur de l'erreur-standard de la moyenne. Son évolution au cours du temps est représentée sur la figure 3. Dans le bas de celle-ci sont indiquées, pour chaque date, les fréquences relatives, en pourcents, des différents stades de développement des bourgeons et de la tordeuse. En haut de la figure, on a divisé le cycle de développement de la tordeuse en 7 phases et indiqué, pour chacune, la valeur du taux de réduction de la densité, c'est-à-dire celle, en pourcents, du rapport : (densité initiale - densité finale)/densité initiale. Ces valeur ne sont des estimations de la mortalité que pour les phases durant lesquelles l'insecte s'est trouvé constamment à un ou des stades immobiles ou sédentaires (oeuf, jeunes larves s'alimentant à l'intérieur des bourgeons, chrysalide). Dans tous les autres cas, elles ne représentent que des mortalités apparentes, car un risque existe que des déplacements d'individus entre parties différentes des houppiers aient modifié dans un sens ou dans l'autre la densité de la fraction étudiée de la population.

A la fin de la période d'alimentation larvaire de la tordeuse, les chênes ne se montraient que modérèment défeuillés. La quantité de nourriture disponible n'a donc pas été un facteur limitant pour l'insecte.

3.1. Densité initiale de la population. Mortalité au cours du développement embryonnaire

La densité initiale de la tordeuse, à savoir celle des oeufs déposés au début de l'été 1977, peut être estimée à partir des effectifs des oeufs portés par les 130 rameaux prélevés du 3 avril au 23 mai (tableau 1). Elle s'élevait à 115,2 $\pm$ 7,4 oeufs, n'a pas varié significativement d'un échantillon de rameaux à l'autre (test de KRUSKAL-WALLIS, au seuil de 5 %) et ne variait pas non plus significativement de l'une à l'autre des 10 rangées d'arbres (même test) ; en particulier, elle était la même sur les arbres exposés à l'est et sur ceux exposés à l'ouest (resp. 115,4 et 115,0 oeufs). Le nombre d'oeufs par rameau variait

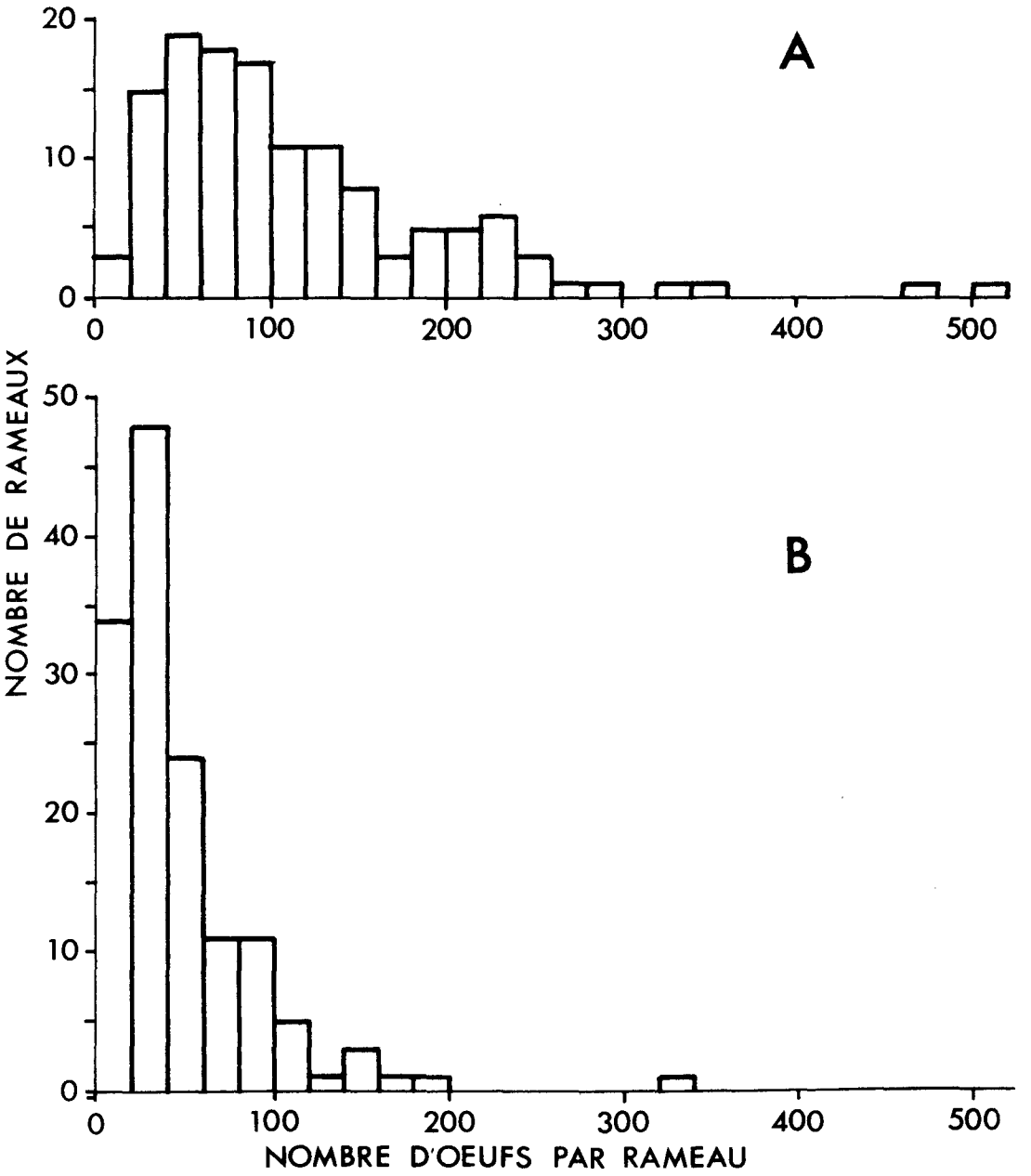


Figure 4.- Distributions de fréquences des effectifs initiaux d'oeufs (A) et des effectifs d'oeufs éclos (B) par rameau de 50 cm, après regroupement des données par classes de 20 oeufs. Les dénombrements d'oeufs ont porté respectivement sur 130 et sur 140 rameaux.

Frequency distributions of initial numbers of eggs (A) *and numbers of hatched eggs* (B) *per branch tip after pooling data in 20-egg classes. Numbers of branch tips were 130 and 140, respectively.*

considérablement d'un rameau à l'autre (valeurs extrêmes : 10 et 505), ce que montre la figure 4. La valeur très élevée de sa variance (7 163), 62 fois supérieure à sa moyenne, indique que la distribution des oeufs était de type contagieux.

On appellera «oeufs viables» l'ensemble des oeufs qui, à la date du relevé, étaient vivants, éclos, ou contenaient une chenille morte complètement formée (la mortalité des L1 à l'éclosion sera examinée dans le chapitre suivant). Les 130 rameaux ne portaient chacun, en moyenne, que 51,3 $\pm$ 4,7 oeufs viables. La mortalité embryonnaire totale s'est donc élevée à 55,4 %. Sa valeur n'a pas varié significativement du 3 avril au 23 mai (test du chi^2, au seuil de 5 %).

Les facteurs de mortalité des oeufs de tordeuse verte sont variés (DU MERLE, 1983b, c, d) : prédation par diverses espèces d'insectes prédateurs de type broyeur, prédation par plusieurs espèces de Névroptères Chrysopidae dont

les larves sucent le contenu des oeufs, parasitisme par *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hym. Trichogrammatidae ; ce parasite, identifié par J. VOEGELE, est l'espèce dénommée *Trichogramma* sp. par DU MERLE, 1983c, d), enfin mortalités «rouge» et «blanche», se traduisant par le fait que le contenu des oeufs atteints se dessèche et prend une couleur respectivement rougeâtre ou blanchâtre ; les oeufs «rouges» ont été victimes, les uns de piqûres nutritionnelles, non accompagnées de ponte, du trichogramme, d'autres d'une mortalité physiologique de l'embryon, tandis que les oeufs «blancs» sont des oeufs stériles (DU MERLE, 1983c et non publié).

Les 55,4 % de mortalité des oeufs portés par les 130 rameaux se répartissaient de la façon suivante : prédateurs broyeurs - 7,2 %, Chrysopidae - 33,0 %, *Trichogramma* - 6,0 %, mortalité «rouge» - 8,9 %, oeufs stériles - 0,3 %. La mortalité totale de même que les parts respectives des différents facteurs de mortalité étaient voisines de celles qui ont été observées dans plusieurs autres peuplements français de chênes (DU MERLE, 1983d). Comme ceci est généralement le cas, les chrysopes ont eu une action prédatrice très importante tandis que le taux de stérilité des oeufs a été négligeable.

Dans les milieux climatiques du type de celui où se situait le dispositif, le taux de survie des oeufs de la tordeuse verte commence à décroître dès l'époque de la ponte et paraît atteindre toujours sa valeur définitive, ou peu s'en faut, dans le courant de l'automne (DU MERLE, 1983d). Le fait que ce taux n'ait montré, dans le cas présent, aucune tendance à diminuer entre le 3 avril et le 23 mai est en accord avec cette observation. Nous avons donc considéré, sur la figure 3, que le taux de mortalité embryonnaire a atteint sa valeur définitive (55,4 %) avant l'hiver et que la densité de population de la tordeuse est ensuite restée constante jusqu'au 2 mai, date du dernier relevé avant le début des éclosions.

3.2. Mortalité des L1 à l'éclosion puis au cours de la recherche des bourgeons. Coïncidence phénologique entre la tordeuse et les chênes

Certains des oeufs examinés pendant et après la période des éclosions renfermaient des chenilles mortes entièrement formées. Cette mortalité a été estimée à partir des résultats de l'examen des oeufs, au nombre de 2 763, portés par les 20 rameaux prélevés le 23 mai, peu après la fin de la période des éclosions (tableau 1). Elle s'élevait à 0,5 % du total des oeufs et à 1,1 % du total des seuls oeufs viables (ensemble des oeufs éclos et des oeufs contenant une chenille morte).

Les 140 rameaux récoltés après la fin des éclosions, du 23 mai inclus au 5 juillet (tableau 1), portaient chacun en moyenne 47,9 $\pm$ 3,7 oeufs éclos, alors que le nombre moyen d'oeufs viables par rameau estimé dans le chapitre précédent s'élevait à 51,3 $\pm$ 4,7. Les deux valeurs ne diffèrent pas significativement (test t, au seuil de 5 %). L'écart de 3,4 oeufs s'explique pour une part (1,1 % de 51,3 oeufs, soit 0,6 oeufs) par la mortalité à l'éclosion et pour le reste (2,8 oeufs) par les fluctuations d'échantillonnage, peut-être aussi par le fait que quelques oeufs ont commencé à se détacher des rameaux après le 23 mai. Le nombre moyen d'oeufs éclos par rameau n'a pas varié significativement du 23 mai au 5 juillet (test de KRUSKAL-WALLIS, au seuil de 5 %) et ne variait pas significativement de l'une à l'autre des 10 rangées d'arbres (même test). La distribution spatiale des oeufs éclos (figure 4) se caractérisait, tout comme celle du total des oeufs, par une très forte variabilité de leur effectif entre les rameaux (valeurs extrêmes du nombre d'oeufs éclos par rameau : 1 et 343) et par son caractère contagieux (variance du nombre d'oeufs éclos par rameau = 1 894, soit 40 fois la valeur de la moyenne).

A partir du 8 mai, date à laquelle ont été observés les premiers oeufs éclos, les données numériques se rapportent à des échantillons successifs de 20 rameaux. Afin de les rendre comparables, ces données ont été pondérées de telle sorte qu'elles correspondent, pour tous les échantillons, à la même densité initiale d'oeufs éclos ou devant éclore. Cette densité a été choisie égale à celle des oeufs éclos portés par les 140 rameaux prélevés à partir du 23 mai, donc à 47,9. N et n étant respectivement, pour un échantillon donné, les effectifs moyens par rameau des individus survivants (oeufs + larves + chrysalides) et des oeufs «éclos + vivants», la densité pondérée de la tordeuse à la date considérée a été estimée par $N' = (N/n)$ (47,9). Dans le cas des prélèvements effectués au cours de la période des éclosions, l'estimation ainsi calculée est biaisée puisque certains des oeufs encore vivants le jour de l'examen seraient morts à l'éclosion, mais ce biais est tout à fait négligeable.

Les densités pondérées de la tordeuse calculées pour les dates des 11 mai (le taux d'éclosion a atteint ce jour-là 87,9 %), 15 mai (fin de la période des éclosions), 23 mai et 29 mai étaient voisines (resp. 20,3, 21,0, 18,6 et 21,7) et n'ont pas montré de tendance à diminuer au cours du temps ; les densités réelles ne différaient d'ailleurs pas significativement (test de KRUSKAL-WALLIS, au seuil de 5 %). La densité de la tordeuse est donc restée sensiblement constante du 11 au 29 mai, période pour laquelle elle peut être estimée

par la moyenne des quatre valeurs précédentes, soit 20,4. Du début à la fin des éclosions, donc du 2 mai au 15 mai, la densité de l'insecte est ainsi passée de 51,3 à 20,4 et a par suite diminué de 60,3 % (ou plutôt de 57,9 %, car, en toute rigueur, sa valeur initiale devrait ici être prise égale non pas à 51,3 mais à «47,9 oeufs éclos + 0,6 oeufs morts à l'éclosion», soit 48,5). Mais elle a en fait cessé de décroître dès le 11 mai au plus tard puis est restée stable pendant le dernier tiers de la période des éclosions.

Des 60,3 % de diminution de la densité, une très faible part (1,1 %) est revenue à la mortalité à l'éclosion. Comment expliquer les 59,2 % restants ? Nous avons constaté à plusieurs reprises, lors d'essais d'infestations artificielles de chênes dans la nature, que les jeunes L1 sont capables de se déplacer d'un rameau à l'autre de leur arbre hôte. Peut-être alors la diminution de la densité a-t-elle été, pour une part, la conséquence d'un bilan immigration/émigration négatif pour les rameaux de la partie ici étudiée des houppiers. D'un autre côté, une certaine mortalité des jeunes L1 est inévitable, due aux aléas de la recherche d'un bourgeon se trouvant à un stade favorable, à l'action des prédateurs pendant cette recherche, mais aussi au fait que la variabilité entre oeufs (figure 2 : courbe TE) et entre bourgeons, rameaux et arbres des dates d'éclosion et de débourrement rend toujours imparfaite la coïncidence phénologique entre l'insecte et son hôte. L'évaluation de cette coïncidence doit toutefois prendre en compte la capacité de jeûne des L1, qui n'est peut-être pas négligeable puisque SCHÜTTE (1957a, b) suggère que ces larves pourraient jeûner en moyenne 5 jours dans la nature, ce que paraissent confirmer des résultats de PATOCKA (1972) relatifs à des L1 élevées à la température de 12 °C.

La comparaison, sur la figure 2, des courbe et histogramme d'éclosion TE et HE, d'une part, et de la courbe de débourrement PBI, d'autre part, montre que l'éclosion des oeufs a été très précoce par rapport au débourrement. C'est ainsi, par exemple, que le 50 % d'éclosion a été atteint dès le 9 mai, date à laquelle 70 % des pousses ne portaient encore aucun bourgeon suffisamment évolué pour convenir aux L1. Sur les 20 rameaux prélevés le 8 mai, 7 ne présentaient aucun bourgeon évolué et un autre n'en portait qu'un seul ; ces 8 rameaux portaient au total 35,4 % des oeufs éclos de l'échantillon. En fait, le caractère précoce de l'éclosion des oeufs a été plus accusé encore que ne l'indique la figure 2 puisque la courbe PBI ne se rapporte qu'aux seuls bourgeons terminaux, c'est-à-dire à la fraction elle-même la plus précoce de l'ensemble des bourgeons.

Encore plus éloquents sont les résultats du calcul, en fonction de la date d'éclosion, des taux de survie apparents des L1 entre l'éclosion et la pénétration dans un bourgeon. Soit i et j les dates de deux prélèvements consécutifs et soit, pour les 20 rameaux composant chacun des deux échantillons, E_i, E_j, C_i et C_j les effectifs correspondants d'oeufs éclos et de chenilles vivantes, exprimés en pourcentage des effectifs d'oeufs «vivants + éclos», ceci afin de les rendre comparables d'un prélèvement à l'autre ; E_i et E_j sont donc les taux d'éclosion des oeufs aux dates i et j. Le taux de survie apparent, à la date j, des L1 écloses entre les dates i et j est égal à :

$$100\ (C_j - C_i) / (E_j - E_i)$$

Ses valeurs respectives pour les périodes des 2 au 8 mai, 8 au 11 mai et 11 au 15 mai ont été les suivantes : 20,1 %, 42,6 % et 105,0 %. Le taux de survie apparent a donc été très faible pour la fraction précoce des L1, éclose au tout début de la période de débourrement, à une époque où les bourgeons évolués étaient encore rares et où beaucoup de rameaux étaient encore entièrement au stade «brun», puis il a été médiocre pour les individus médians, apparus à une époque où la situation s'était améliorée mais n'était encore en moyenne que modérèment favorable, enfin il est devenu excellent pour les individus tardifs, dont l'éclosion s'est produite à l'époque ou peu avant l'époque du maximum de fréquence des bourgeons se trouvant à un stade propice à une infestation (figure 2). Ce dernier résultat s'est traduit par le fait que la densité de l'insecte a cessé de décroître dès le 11 mai au plus tard.

Le 15 mai, les chenilles les plus avancées se trouvaient en L2. Anticipant ici sur le chapitre suivant, nous admettrons que la mortalité des jeunes larves dans les bourgeons a été négligeable. Dans ces conditions, les taux de survie apparents ne différaient sans doute guère des taux de survie réels, car, à supposer même que des L1 à la recherche de bourgeons se soient dispersées en grand nombre entre parties des houppiers, ce qui est peu probable, ces larves n'ont vraisemblablement pas bénéficié, en moyenne, de conditions beaucoup plus favorables que le reste de la population. Le fait que le taux de survie apparent des L1 écloses entre le 11 et le 15 mai ait excédé de peu 100 % peut, en particulier, très bien s'expliquer par les seules fluctuations d'échantillonnage.

Au vu de ces diverses observations, il paraît finalement manifeste que la coïncidence phénologique entre la tordeuse et les chênes a été, dans l'ensemble et en dépit des capacité de jeûne supposées des L1, relativement mauvaise. La

forte diminution de la densité de population survenue au cours de la période des éclosions peut donc très vraisemblablement être attribuée pour l'essentiel à la mortalité liée à la recherche de bourgeons, et plus précisément, pour sa plus grande partie, à celle induite par une mauvaise coïncidence avec l'hôte. Dans des peuplements de chênes d'Allemagne, la mortalité résultant de l'imparfaite coïncidence entre la tordeuse verte et les chênes variait d'ailleurs, selon des estimations de SCHÜTTE (1957b : figure 42), de 31 % à 77 % selon le lieu et l'année.

3.3. Mortalité des larves et des nymphes après l'infestation des bourgeons. Densité finale de la population

Les stades larvaires s'alimentant dans les bourgeons (L1, L2, parfois jeunes L3) de même que les chrysalides sont sédentaires ou immobiles, alors que les chenilles plus âgées, surtout à partir du stade L4, changent à plusieurs reprises de place avant de se nymphoser. Le facteur de loin le plus important de leurs déplacements est la recherche de nourriture. Dans le cas présent, la faible défoliation des arbres indique que cette dernière était surabondante par rapport à l'effectif de la population. Les déplacements de chenilles âgées entre parties des houppiers ont donc sans doute été assez rares. Il est par suite probable que les variations observées de la densité ont toutes résulté pour l'essentiel de l'action des facteurs de mortalité.

Après le 15 mai, date de la fin des éclosions, le développement pré-imaginal de la tordeuse peut être divisé en quatre phases. Du 15 mai au 29 mai, date à laquelle ont été observées les dernières L2 et où un tiers des chenilles avaient atteint le stade L4, la densité pondérée de la tordeuse n'a pas sensiblement varié par rapport à sa valeur du 11 mai (1ère phase). Du 29 mai au 5 juin, date à laquelle ont été observées les toutes dernières L3 et où 80 % des chenilles se trouvaient déjà en L5, elle a diminué faiblement (18,1 %), passant de 20,4 à 16,7 (2ème phase). Compte tenu des remarques ci-dessus, on peut en déduire que les taux de mortalité respectifs des L1 (dans les bourgeons), L2 et L3 ont été très faibles.

La phase suivante s'est étendue du 5 au 12 juin, date de l'observation des premières chrysalides. Au cours de cette phase, la densité pondérée de la tordeuse a diminué de 40,1 %, passant de 16,7 à 10,0.

La 4ème et dernière phase a commencé le 12 juin et a pris fin dans le courant du mois de juillet. Pour la raison déjà indiquée (prise en compte de chrysalides mortes de plus en plus nombreuses), les densités pondérées d'individus survivants calculées pour les dates des 20 juin, 27 juin et 5 juillet (resp. 6,3, 5,7 et 4,5) sont toutes trois surestimées, et ceci de plus en plus fortement. Les 20 rameaux prélevés le 5 juillet, jour du dernier relevé, portaient au total 18 exuvies nymphales et 67 chrysalides. Mises en élevage, ces dernières ont fourni 13 papillons, les 54 autres individus se répartissant en 44 chrysalides parasitées et 10 chrysalides mortes de causes indéterminées. Les 20 rameaux ont donc fourni au total 18 + 13 = 31 papillons, soit, après pondération par le nombre d'oeufs éclos et compte tenu du sex-ratio estimé des adultes (59 % de femelles), 1,6 papillons par rameau, dont 0,9 femelles. En fait, les rameaux auraient sans doute produit moins de papillons s'ils étaient restés en place sur les arbres car certaines des chrysalides encore saines le 5 juillet auraient alors vraisemblablement été victimes, après cette date, de l'action de prédateurs ou de parasites. Au cours de la dernière phase, qui s'est étendue il est vrai sur plus de 3 semaines, la densité pondérée de la tordeuse est ainsi passée de 10,0 à 1,6 au plus, ce qui correspond à une diminution d'au moins 84 %.

Les observations faites sur le terrain et les résultats de la mise en élevage de plus de 1 500 L5 et chrysalides récoltées du 12 juin au 11 juillet tant sur les rameaux échantillons que dans les alentours immédiats du dispositif (à vue et par battage) ont permis d'identifier certains des facteurs de mortalité qui sont intervenus au cours des deux dernières phases et d'évaluer approximativement leur action. Ces facteurs ont été les suivants :

(a) Prédation par *Formica gagates* Latr. (Hym. Formicidae) : Cette fourmi terricole nichait en grand nombre dans la pelouse constituant les interbandes du dispositif. A partir de la fin du mois de mai, ses ouvrières se sont montrées très abondantes sur les chênes. Le 5 juin, nous en avons observé plusieurs transportant chacune une L4 de la tordeuse. Nous soupçonnons d'autant plus cette espèce d'avoir eu une action prédatrice importante que nous l'avons observée, en 1989, détruisant de grandes quantités de chenilles d'une autre tordeuse, *Choristoneura murinana* (Hb.), sur cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* Manetti, au Luberon (Vaucluse) (au sujet de cette tordeuse, voir DU MERLE *et al.*, 1989). Bien entendu, le complexe des prédateurs des chenilles et chrysalides ne s'est certainement pas limité à cette seule fourmi.

(b) Ectoparasites des chenilles et des chrysalides : *Sympiesis xanthostoma* (Nees) (Hym. Eulophidae) sur L4, *Scambus calobata* (Grav.)

(Hym. Ichneumonidae) et *Goniozus* ? *claripennis* Foerst. (Hym. Bethylidae) sur L5, *Ischnus tunetanus* (Smits) (Hym. Ichneumonidae) sur chrysalides (au sujet de la biologie inhabituelle de la larve de ce parasite, voir COLE, 1979, qui décrit celle de l'espèce voisine *I. inquisitorius* [Müll.], également ectoparasite des chrysalides de tordeuse verte). La mortalité résultant de l'action de ces parasites ne paraît pas avoir dépassé au total quelques pourcents.

(c) Endoparasites des chenilles et endoparasites larvo-nymphaux : *Actia pilipennis* (Fall.) et *Lypha dubia* (Fall.) (Dipt. Tachinidae), *Meteorus obsoletus* (Wesm.) et *Apanteles* spp. (Hym. Braconidae), *Trichionotus debile* (Wesm.) (Hym. Ichneumonidae) ; les *Apanteles* ont été obtenus de chenilles en L4, les deux tachinaires et le *Meteorus* de chenilles en L5, le *Trichionotus* de chrysalides. A eux tous, ces parasites ne se sont pas montrés plus efficaces que les précédents.

(d) Endoparasites des chrysalides : A la différence des espèces des deux groupes précédents, ils ont joué un rôle considérable. Sur 192 chrysalides récoltées le 27 juin, date à laquelle la quasi-totalité des individus de la tordeuse se trouvaient à l'état nymphal, 44 % étaient parasitées. En réalité, l'action des endoparasites de chrysalides a certainement été bien plus importante encore car les derniers adultes de la tordeuse n'ont émergé qu'après le 11 juillet si bien que cette action s'est prolongée largement au-delà du 27 juin. Huit espèces totalisant 516 individus ont été obtenues de l'ensemble du matériel vivant mis en élevage. Elles se répartissaient, par leur fréquence relative, en trois espèces importantes : *Itoplectis maculator* (Fabr.) (Hym. Ichneumonidae) - 49 %, *Phaeogenes invisor* (Thunb.) (Hym. Ichneumonidae) - 34 % et *Brachymeria intermedia* (Nees) (Hym. Chalcididae) - 16 %, et cinq espèces marginales ne représentant à elles toutes que 1 % des individus : *Pimpla turionellae* (L.) et *Mastrus castaneus* (Grav.) (Hym. Ichneumonidae), *Hockeria* ? *bifasciata* Walk. (Hym. Chalcididae), *Cyclogastrella deplanata* (Nees) (Hym. Pteromalidae) et *Agria affinis* (Fall.) (Dipt. Sarcophagidae). Ces endoparasites primaires étaient à leur tour parasités par plusieurs espèces de parasites secondaires.

(e) Autres facteurs : De rares cas de chenilles mortes à la nymphose et de chrysalides présentant les symptômes d'une mycose (sans doute à *Beauveria bassiana*) ont été observés. Près de 17 % des chrysalides mises en élevage sont mortes de causes indéterminées (maladies ? mortalité physiologique ?), mais il n'est pas du tout certain que cette mortalité ait été du même ordre de grandeur dans la nature.

3.4. Densité initiale de la génération N+1

Les 20 rameaux prélevés le 8 août portaient chacun, en moyenne, 120,2 ± 12,9 oeufs datant de l'année précédente et seulement 66,2 ± 11,7 oeufs de l'année. La densité des oeufs de 1977 était très voisine de celle estimée à partir des 130 rameaux prélevés du 3 avril au 23 mai, à savoir 115,2. Une comparaison des échantillons prélevés du 3 avril au 8 août a d'ailleurs montré que la densité des oeufs 1977 n'a pas varié de façon significative entre ces deux dates (test de KRUSKAL-WALLIS, au seuil de 5 %). Au moins sous climat méditerranéen, les «vieux» oeufs ne se détachent donc que lentement des rameaux. Ceci a pour effet de créer un risque de confusion entre ces oeufs et ceux de l'année, risque que l'expérience permet toutefois de diminuer fortement (DU MERLE, 1983a, d). Les oeufs de l'année portés par les 20 rameaux ont tous été disséqués : 51,2 % d'entre eux étaient déjà morts (pour la plupart détruits par des prédateurs), ce qui met une fois de plus en évidence l'importance et la précocité de l'action des facteurs de mortalité des oeufs.

Le rapport «densité des oeufs de l'année/ densité des adultes femelles» était égal à 66,2 / 0,9 = 74, valeur peut-être sous-estimée puisque le nombre moyen d'adultes émergés par rameau a lui-même peut-être été surestimé. Les données de la littérature sur la fécondité des femelles de tordeuse verte sont pour la plupart sujettes à caution car déduites de dénombrements d'ovocytes mûrs ou proches de la maturité effectués après dissection. Les auteurs s'accordent presque tous pour évaluer à 50-60 oeufs environ cette fécondité (GASOW, 1925 ; SCHÜTTE, 1957a ; GREGOR, 1960 ; DISSESCU, 1970 ; ZNAMENSKIJ, 1975 ; RUBTSOV, 1983), tout en remarquant, pour certains, que le nombre total des ovocytes de toutes tailles trouvés dans les ovarioles peut atteindre des valeurs beaucoup plus élevées (SCHEIDTER, 1926 ; SCHÜTTE, 1957a ; DISSESCU, 1970). Des fécondités réalisées moyennes variant de 84 à 102 oeufs ont toutefois été observées par DISSESCU (1979) chez des femelles élevées au laboratoire. Nous-mêmes avons effectué ces dernières années de nombreux élevages d'adultes tant au laboratoire que dans la nature (dans des manchons placés sur des chênes), dont les résultats (non publiés) prouvent eux aussi que la fécondité de la tordeuse verte peut atteindre des valeurs nettement plus élevées que celles généralement admises et dépasser en moyenne 100 oeufs par individu. Il se pourrait cependant que les résultats obtenus en élevage, donc dans des conditions où les papillons se trouvent protégés de l'action des prédateurs, surestiment la fécondité réalisée des femelles

sauvages. Celle-ci, de plus, est largement fonction de la taille moyenne des individus.

En l'état des connaissances, une fécondité réalisée moyenne de l'ordre de 70 oeufs ou plus dans les conditions naturelles ne paraît donc pas anormale, ce qui revient à dire que la densité des oeufs de l'année portés par les rameaux situés à mi-hauteur des houppiers n'était apparemment pas disproportionnée par rapport à celle des femelles qui avaient émergé sur ces mêmes rameaux. Mais ces oeufs, en réalité, du fait de l'activité de dispersion des adultes, à courte mais aussi à grande distance (DU MERLE & PINGUET, 1982 ; DU MERLE, 1985a, b), avaient été déposés par des femelles issues de toutes les parties des houppiers, voire même peut-être aussi par des femelles originaires d'autres secteurs du peuplement ou d'autres peuplements.

Au total, il n'est donc pas déraisonnable d'admettre : (a) que le bilan global des échanges d'individus (larves et adultes) entre la partie étudiée des houppiers et le reste des arbres de même que celui des éventuels échanges d'adultes entre la placette et d'autres secteurs ou peuplements ont été tous deux à peu près nuls ; et (b) que la fraction étudiée de la population ne s'est pas fondamentalement distinguée, par sa dynamique, du reste de cette population. Il n'est, par suite, pas déraisonnable non plus d'admettre que les taux de réduction de la densité inscrits au haut de la figure 3, même lorsqu'ils se rapportent à des stades de l'insecte susceptibles de présenter une certaine activité de dispersion, sont tous d'assez bonnes estimations des valeurs successives de la mortalité. Cette conclusion rejoint, en les généralisant, certaines conclusions partielles auxquelles nous ont déjà conduits, dans les chapitres précédents, d'autres considérations.

3.5. Distribution spatiale des individus

La densité des oeufs puis celle des seuls oeufs éclos ne variaient pas significativement d'une rangée d'arbres à l'autre et se montraient donc, en particulier, non influencées par l'exposition. Le nombre insuffisant des rameaux prélevés à chaque date ne permet pas de déterminer si ces caractéristiques initiales de la distribution spatiale des individus se sont conservées jusqu'au terme de leur développement pré-imaginal ni si elles étaient également présentées par les oeufs déposés par la nouvelle génération de femelles.

Le calcul, à partir des données non pondérées, des valeurs successives du rapport variance/moyenne, toutes significativement supérieures à 1 (test du chi^2, voir SOUTHWOOD, 1966), montre en tout cas que la distribution spatiale des individus a conservé tout au long de leur développement pré-imaginal un caractère contagieux bien que la valeur du rapport en question ait par ailleurs diminué avec la moyenne : de 62 pour l'ensemble des oeufs (moyenne : 115,2), elle est passée à 39 pour les oeufs éclos (moyenne : 47,9), puis à 6 pour les larves portées par les rameaux du 29 mai (moyenne : 20,1) et enfin à 4 pour les chrysalides dénombrées sur les rameaux du 27 juin (moyenne : 4,6), pour ensuite remonter à 42 pour les oeufs de la nouvelle génération (moyenne : 66,2).

3.6. Densité de population de la tordeuse et biomasse foliaire des chênes

Les 60 rameaux qui ont fait l'objet de dénombrements de leurs pousses de l'année (tableau 1) portaient chacun en moyenne $84,1 \pm 4,8$ pousses (valeurs extrêmes : 18 et 196 pousses). L'examen de 414 pousses prises au hasard parmi celles, au nombre de 1 562, produites par les 20 rameaux du 5 juin a d'autre part montré que chacune portait en moyenne $5,4 \pm 0,1$ feuilles (valeurs extrêmes : 1 et 17 feuilles). On peut donc estimer qu'en 1978, chaque rameau a produit en moyenne 454 feuilles environ.

La densité initiale des oeufs déposés en 1977 s'élevait à 115,2 / 84,1 = 1,4 oeufs par future pousse. Celle des oeufs éclos était de 47,9 / 84,1 = 0,6 oeufs par pousse. Il est vraisemblable que les deux derniers stades larvaires (L4 et L5) de la tordeuse verte consomment à eux seuls de l'ordre de 90 % sinon plus de la quantité totale de nourriture ingérée par les chenilles au cours de l'ensemble de leur développement. Le 5 juin, date à laquelle 81 % des individus portés par les rameaux échantillons se trouvaient en L5 et la quasi-totalité des autres en L4 (figure 3), la densité de la tordeuse n'était plus que de 16,7 chenilles par rameau, soit 0,2 chenilles par pousse ou encore 1 chenille pour 27 feuilles. D'après PATOCKA (1955), une chenille de tordeuse verte consommerait et endommagerait au total l'équivalent de 2-3 feuilles de chêne sessile (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl. = *sessiliflora* Salisb.), tandis que, d'après GREGOR (1956), une chenille de cette même tordeuse détruirait ou endommagerait, au cours des stades L3 à L5, l'équivalent d'au minimum 1,5 feuilles de chêne pédonculé (*Q. robur* L.). Une consommation de 3 feuilles de chêne pubescent par chenille et une densité de 1 L4-L5 pour 27 feuilles se traduiraient par une défoliation théorique de 11 %. Le taux de défoliation moyen réel des arbres de la placette à la fin de la période d'alimentation larvaire de la tordeuse se situait effectivement aux alentours de cette valeur. Mais ceci n'est que très approximatif. Comme, de plus, la densité

des chenilles âgées n'a pas cessé de diminuer au cours du temps, une consommation moyenne de 3 feuilles de chêne pubescent par chenille ne peut donc être considérée que comme un ordre de grandeur lui aussi très approximatif.

3.7. Bilan général

Les 115,2 oeufs portés à l'origine par un rameau moyen n'ont finalement produit que 1,6 adultes (voire moins). Le taux de mortalité globale au cours de la période de développement pré-imaginal s'est donc élevé à 98,6 % environ. De la génération étudiée à la génération suivante, la densité des oeufs a été divisée par 115,2 / 66,2 = 1,7.

Au cours de la génération étudiée, la densité des individus a diminué de 82 % entre l'époque du dépôt des oeufs et la fin des éclosions, puis de 92 % (au moins) entre l'apparition des L4 et l'émergence des adultes (figure 3) ; elle est restée à peu près stable entre ces deux périodes. La première période s'est subdivisée en 3 phases bien distinctes : une phase de forte mortalité des oeufs (55 %) au cours de l'été et de l'automne, puis une longue phase de stabilité de la population, enfin une phase de forte mortalité des jeunes L1 (60 %) à l'époque des éclosions. Une forte mortalité estivo-automnale des oeufs, d'origine variée mais due pour l'essentiel au complexe des ennemis naturels de ce stade, est un phénomène apparemment banal mais qui n'a été que récemment reconnu et analysé (DU MERLE, 1983b, c, d). Une certaine mortalité des L1 liée à la recherche des bourgeons est quant à elle inéluctable. Dans le cas présent, elle a manifestement été aggravée par une éclosion des oeufs trop précoce par rapport au débourrement des arbres. Il n'a pas été possible d'identifier l'ensemble des facteurs de la mortalité des larves âgées et des chrysalides, et encore moins de quantifier leur action, exception faite, dans une certaine mesure, pour celle des parasites. Si la plupart de ceux-ci paraissent n'avoir eu qu'une action négligeable, trois espèces, toutes les trois endoparasites de chrysalides, ont joué un rôle considérable, détruisant à elles seules certainement plus de 50 % des individus parvenus au stade nymphal. Une forte mortalité des larves âgées et des chrysalides est sans doute toujours la règle chez la tordeuse verte, tout en revêtant vraisemblablement des aspects très variés selon le lieu et l'année. Il serait intéressant de savoir s'il en va de même, en dehors des cas de surpopulation extrême, pour la très faible mortalité des jeunes stades larvaires (L1 après infestation des bourgeons, L2 et L3) constatée au cours de cette étude.

Celle-ci a porté sur une population méditerranéenne de tordeuse verte se développant sur un chêne caducifolié. En première analyse, les facteurs et mécanismes de régulation mis en évidence ne semblent pas différer fondamentalement de ceux décrits en Europe moyenne. Peut-être en aurait-il été autrement si la population étudiée s'était développée sur un chêne sempervirent, par exemple le chêne vert, d'autant que les populations de tordeuse verte adaptées à ces chênes se singularisent par une éclosion des oeufs et un développement ultérieur des individus nettement plus tardifs (DU MERLE, 1983a).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier ici Gérard PERRET pour son aide efficace et enthousiaste lors de la collecte et de l'analyse des échantillons. Nos remerciements s'adressent également à M. MARTINEZ, J.-F. AUBERT, M. GRAHAM et Z. BOUCEK, qui ont identifié respectivement les Diptères, les Ichneumonidae, le Pteromalidae et enfin les Eulophidae et Chalcididae mentionnés dans cet article.

BIBLIOGRAPHIE

ALTENKIRCH W., 1966.- Zum Vorkommen von *Tortrix viridana* L. in Portugal. *Z. ang. Ent.*, 53 : 403-415.

AZEVEDO e SILVA F., 1962.- Pragas do sobreiro em Portugal. *Bol. Junta nac. Cortiça,* 265 : 3 p.

AZEVEDO e SILVA F. & SERRAO NOGUEIRA C. D., 1965.- Notas sobre a entomofauna florestal portuguesa. *Arch. Mus. Bocage,* (2) 1 (4) : 57-66.

BAETA NEVES C. M., 1950.- Introduçao à entomologia florestal portuguesa. *Terra e o Homem,* Lisboa, Livr. Sá da Costa, 18 : xi-225 p.

BARBERO M., DU MERLE P. & QUEZEL P., 1976.- Les peuplements sylvatiques naturels du Mont Ventoux (Vaucluse). - *Documents phytosociologiques* (Lille), 15-18 : 1-14.

BARBERO M., DU MERLE P., GUENDE G. & QUEZEL P., 1978.- La végétation du Mont Ventoux. *La Terre et la Vie,* Suppl. 1 : 21-38.

BOGENSCHÜTZ H., 1978.- Tortricinae. In : Schwenke W. (ed.), *Die Forstschädlinge Europas. Bd. III.* Hamburg und Berlin, Paul Parey. 55-89.

CECCONI G., 1912.- La tortrice delle querce in Italia (*Tortrix viridana* L.). *Boll. Zool. gen. agrar. Portici,* 6 : 308-319.

COBOS J. M. & SORIA S., 1981.- Estudio económico de los tratamientos fitosanitarios contra la plaga del encinar : *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). *Bol. Serv. Def. Plagas,* 7 : 115-126.

COLE L. R., 1979.- Notes on the biology of *Ischnus inquisitorius* (Müll.) (Hym., Ichneumonidae), an ectoparasitoid of tortricid pupae. *Ent. monthl. Mag.*, 114 : 115-118.

CUEVAS P., 1966.- Los encinares y sus tratamientos sanitarios. *Bol. Serv. Plagas for.*, 9 (18) : 145-149.

DEL GUERCIO G., 1931.- La tortrice, la limantria e la processionea della quercia nei boschi della Pieve a Presciano (Arezzo) dell' azienda del Sign. Conte Serristori. *Redia,* 19 : 197-211.

DE SEABRA A. F. & DOS SANTOS HALL F. A., 1924.- Contributions pour l'histoire naturelle des «*tortrix*» du chêne vert à l'Alentejo. *Mem. Estud. Mus. zool. Univ. Coimbra,* (2) 1 : 11-45.

DISSESCU G., 1970.- Corelatii între fecunditatea medie si diferite caracteristici biometrice ale exuviilor pupale femele de *Tortrix viridana. Studii si Cercetari I.C.S.P.S.*, (1) 27 : 459-478.

DISSESCU G., 1979.- Cercetari asupra comportamentului sexual si a duratei de supravietuire la adultii de *Tortrix viridana* L. *Studii si Cercetari I.C.A.S.*, (1) 36 : 31-39.

D.R.A.F. P.A.C.A., 1988.- *Enquête annuelle de branche. Production forestière et scierie. Résultats provisoires. Année 1987.* Marseille, Ministère de l'Agriculture, Direction Régionale de l'Agriculture et de la Forêt, Provence-Alpes-Côte-d'Azur, 23 p.

DU MERLE P., 1983a.- Phénologies comparées du chêne pubescent, du chêne vert et de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). Mise en évidence chez l'insecte de deux populations sympatriques adaptées chacune à l'un des chênes. *Acta oecologica-Oecol. appl.*, 4 : 55-74.

DU MERLE P., 1983b.- Les facteurs de mortalité des oeufs de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). I. Le complexe des prédateurs (Hym., Formicidae ; Derm., Forficulidae ; Orth., Phaneropteridae ; Neur., Chrysopidae). *Agronomie*, 3 : 239-246.

DU MERLE P., 1983c.- Les facteurs de mortalité des oeufs de *Tortrix viridana* L. II. Parasitisme par un *Trichogramma* (Hym., Trichogrammatidae) et «maladies». *Agronomie,* 3 : 359-367.

DU MERLE P., 1983d.- Les facteurs de mortalité des oeufs de *Tortrix viridana* L. III. Action régulatrice de chacun des facteurs et examen de la mortalité totale. *Agronomie*, 3 : 429-434.

DU MERLE P., 1985a.- Piégeage sexuel de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae) en montagne méditerranéenne. I. Epoque de vol et dispersion des adultes. *Z. ang. Ent.*, 100 : 146-163.

DU MERLE P., 1985b.- Piégeage sexuel de *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae) en monta-

gne méditerranéenne. II. Relation entre le nombre des captures et le niveau de population. Rendement des pièges. *Z. ang. Ent.*, 100 : 272-289.

DU MERLE P., 1988.- Phenological resistance of oaks to the green oak leafroller, *Tortrix viridana* (Lepidoptera, Tortricidae). In : Mattson W. J., Lévieux J. & Bernard-Dagan C. (eds.), *Mechanism of woody plant defenses against insects. Search for pattern.* New York, Springer Verlag. 215-226.

DU MERLE P. & MAZET R., 1983.- Stades phénologiques et infestation par *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae) des bourgeons du chêne pubescent et du chêne vert. *Acta oecologica-Oecol. appl.*, 4 : 47-53.

DU MERLE P. & PINGUET A., 1982.- Mise en évidence par piégeage lumineux de migrations d'adultes chez *Tortrix viridana* L. (Lep., Tortricidae). *Agronomie*, 2 : 81-90.

DU MERLE P., BRUNET S., CHAMBON J.-P., CORNIC J.-F. & FABRE J.-P., 1989.- Colonisation d'un végétal introduit *(Cedrus atlantica)* et de nouveaux milieux bioclimatiques par un insecte phytophage : *Choristoneura murinana* (Lep., Tortricidae). *Acta oecologica-Oecol. appl.*, 10 : 289-301.

FEYTAUD J., 1923.- Le fléau des chenilles dans les forêts de chênes verts de l'Espagne. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, 75, 67 p.

GASOW H., 1925.- Der grüne Eichenwickler (*Tortrix viridana* Linné) als Forstschädling. Ein monographischer Versuch. *Arb. biol. Reichsanst. Land Forstwirtsch.*, 12 : 355-508.

GOMES RAMALHO A., 1929.- Subsidios para a história das invasoes do «burgo» em Portugal. *Arqu. Secç. Biol. Parasitol. Mus. zool. Univ. Coimbra*, 1 (1) : 27-47.

GREGOR F., 1956.- Zkusenosti s kontrolou a prognosou obalece dubového (*Tortrix viridana* L.) na Morave. *Zool. Listy*, 19 : 1-16.

GREGOR F., 1957.- Studie o populacní dynamice obalece dubového (*Tortrix viridana* L.). *Zool. Listy*, 20 : 301-314.

GREGOR F., 1960.- Zur Eiproduktion des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.). *Zool. Listy*, 23 : 11-18.

GUENDE G., 1979.- *Massif du Ventoux au 1/ 25.000. Carte de la végétation.* Marseille, Univ. Aix-Marseille III, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne.

HORSTMANN K., 1984.- Untersuchungen zum Massenwechsel des Eichenwicklers, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae), in Unterfranken. *Z. ang. Ent.*, 98 : 73-95.

ORRICO HORTA M. A., 1961.- Pragas florestais. Compilaçao dos estudos realizados. 1.ª parte. O burgo (*Tortrix viridana* L.). *Secr. Est. Agric., Direcç. gerald. Serv. flor. aquic., Estudos e Informaçao* (Lisboa), 150 (3), 1-29.

PATOCKA J., 1955.- K otazke prezimovania motylov skodiacich na dube a kontroly obal'ovacov dubovych podl'a prezimujúcich vajícok. *Lesn. Cas.*, 1 : 17-42.

PATOCKA J., 1972.- Einfluss der Temperatur auf Hungervermögen und Sterblichkeit der Raupen einiger Eichenschmetterlinge (Lepidoptera). *Acta ent. bohemoslov.*, 69 : 243-250.

PATOCKA J. & CAPEK M., 1971.- Population changes of certain oak defoliators (Lepidoptera) in Slovakia. *Acta Inst. forest. Zvolen.*, 2 : 461-485.

PATOCKA J., CAPEK M. & CHARVAT K., 1962.- Príspevok k poznaniu korunovej fauny clánkovcov na duboch Slovenska, predovsetkym so zretel'om na rad Lepidoptera. *Biol. Práce*, 8 (5) : 1-154.

ROBREDO F. & SANCHEZ A., 1983.- Lucha contra la lagarta verde de la encina *Tortrix viridana* L. (Lep. Tortricidae). Evolución de las técnicas de aplicación desde los primeros ensayos y trabajos realizados hasta el momento actual. *Bol. Serv. Plagas for.*, 9 : 253-275.

RUBTSOV V. V., 1983.- Mathematical model for development of leaf-eating insects (oak leafroller taken as an example). *Ecol. Modelling*, 18 : 269-289.

RUBTSOVA N. N., 1974.- Sostoyanie populyatsii *Tortrix viridana* L. v dubravakh tellermanovskogo opytnogo lesnichestva v 1969-1972 gg. i ee biologicheskaya produktivnost'. In : Molchanov A. A. (ed.), *Produktivnost' organicheskoj i biologicheskoj massy lesa.* Moskva, Nauka. 162-188.

RUBTSOVA N. N., 1977.- Dlya umen'sheniya vredonosnosti zelenoj dubovoj listovertki. *Zashch. Rast.*, n° 5 : 44-45.

RUBTSOVA N. N., 1981.- Zelenaya dubovaya listovertka v drevostoyakh pozdnoraspuskayushchegosya duba. *Lesovedenie*, n° 1 : 83-88.

SATCHELL, 1962.- Resistance in oak (*Quercus* spp.) to defoliation by *Tortrix viridana* L. in Roudsea Wood National Nature Reserve. *Ann. appl. Biol.*, 50 : 431-442.

SCHEIDTER F., 1926.- Forstentomologische Beiträge. *Z. Pflanzenkr. Pflanzensch.*, 36 (5-6) : 146-162.

SCHÜTTE F., 1957a.- Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.). Teil I. *Z. ang. Ent.*, 40 : 1-36.

SCHÜTTE F., 1957b.- Untersuchungen über die Populationsdynamik des Eichenwicklers (*Tortrix viridana* L.). Teil II. *Z. ang. Ent.* , 40 : 285-331.

SCHWERDTFEGER F., 1949.- Der Eichenwickler in Westfalen als forstpathologisches Problem. *Forst und Holz*, 4 : 363-365.

SCHWERDTFEGER F., 1961.- Das Eichenwickler-Problem. Auftreten, Schaden, Massenwechsel und Möglichkeiten der Bekämpfung von *Tortrix viridana* L. in Nordwestdeutschland. *Forschung und Beratung Landesaussch. landw. Forsch. Minist. Ernähr. Nordrh.-Westf.*, C 1 : 174 p.

SEMEVSKIJ F. N. & SEMENOV S. M., 1978.- Dinamika chislennosti dubovoj zelenoj listovertki (*Tortrix viridana*) v Moskovskoj oblasti. *Zool. Zhurn.*, 57 : 1364-1373.

SILVESTRI F., 1923.- Contribuzioni alla conoscenza dei tortricidi delle querce (I-II). *Boll. Lab. Zool. gen. agr. Portici*, 17 : 41-107.

SOUTHWOOD T. R. E., 1966.- *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. London, Methuen & Co., 391 p.

SORIA S. & NOTARIO A., 1990.- *Tortrix viridana* L. (Lepidóptero Tortricidae) una plaga de las encinas de problemático control. *Bol. Sanid. veg. Plagas*, 16 : 247-262.

VARLEY G. C. & GRADWELL G. R., 1958.- Oak defoliators in England. *Proc. Xth intern. Congr. Ent., Montréal, 1956*, 4 : 133-136.

ZNAMENSKIJ V. S., 1975.- Uvelichenie chislennosti zelenoj dubovoj listovertki v lesakh Podmoskov'ya. *Lesnoe Khozyajstvo*, n° 5 : 88-91.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 93-112

Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation

Analysis of chromosomic variations in the mediterranean area : Polyploïdy, differentiation and adaptation

Régine VERLAQUE* et Juliette CONTANDRIOPOULOS*

RESUME

Dans le cadre d'un programme sur la forêt méditerranéenne, l'étude caryologique d'une centaine d'espèces a été réalisée. Le classement et l'examen des taxons dans leur contexte générique ont permis d'établir l'importance des variations chromosomiques selon la séquence chronologique suivante : dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie. Grâce aux recherches effectuées sur une trentaine de complexes possédant une ou plusieurs valences dans le Sud de la France, les différents aspects de la polyploïdie ont été analysés. Ce phénomène s'avère capital dans les processus évolutifs. En relation avec ses diverses origines, la polyploïdie agit de façon très variée sur la morphologie et la biologie des individus. L'élargissement fréquent du spectre écologique des taxons provoque l'extension de leur aire de distribution. La réussite des polyploïdes dépend des caractéristiques des parents et des opportunités environnementales offertes lors de sa formation (facteurs écologiques passés ou présents). Si les allopolyploïdes sont en général très compétitifs et bien différenciés, les autopolyploïdes plus discrets semblent très nombreux dans notre dition. La grande complexité, l'histoire très perturbée et la diversité écologique de la région méditerranéenne se retrouvent au niveau des processus de différenciation caryologique. Cette zone se caractérise par une vocation capitale de «conservatoire végétal» (refuge pour les races relictuelles) et par son remarquable rôle «novateur» (nombreux néopolyploïdes endémiques).

MOTS-CLES : végétation méditerranéenne, polyploïdie, morphologie, biologie, écologie

SUMMARY

Caryologic study on about a hundred plant species has been carried out, in a program about the mediterranean forest. A classification and a detailed examination of taxa into their generic context have allowed to establish the extensive chromosomic changes according to following chronological sequence : dysploidy, polyploidy and aneuploidy. Taking into account data obtained on about a thirty selected complexes having one or more levels in the South of France, the polyploidy has been analysed in all its bearings. This process is strongly important into general evolutionary patterns. In relation to diversified origins, polyploidy acts with many variations upon the morphology and biology of individuals. It often happens that the widening of ecologic spectrum for taxa induced the extension of their distribution area. The fitness of polyploids is conditioned by characteristics of parents and environmental opportunities (past and recent ecological parameters). Alloploids generally are well competitive and differentiated, on the contrary rather discret autoploids seem to be more frequent in our country. Complicating geologic history and ecologic diversity of biotopes through the Mediterranean region have favoured processes of caryologic differentiation. This area may be considered as an essentiel «plant conservatory» (refuge for relicted taxa) and, on the other hand, appears to be well important for its «innovating role» (many endemic neopolyploids).

KEY WORDS : mediterranean plants, polyploidy, morphology, biology, ecology

* Laboratoire de Biosystématique et Ecologie méditerranéenne (U.A. 1152),
Université de Provence, Centre Saint Charles, 13331 MARSEILLE CEDEX 3

INTRODUCTION

A l'initiative du Professeur P. QUEZEL, dans le cadre du GRECO «Forêts méditerranéennes», en 1982 des recherches cytotaxonomiques ont été entreprises par notre équipe sur la végétation du Sud de la France. En effet, la compréhension et l'interprétation des processus de différenciation s'avèrent d'un intérêt capital dans l'étude d'une flore, car ils permettent de distinguer les diverses modalités qui ont procédé à son installation puis à son évolution. Or, par sa très grande richesse floristique associée à des habitats fort variés où cohabitent des taxons d'origine et d'âge différents, la région méditerranéenne constitue un domaine d'étude des plus passionnants et presque unique au monde. Les raisons de cette diversification sont en étroite relation avec son histoire extrêmement perturbée, tant du point de vue climatique (pulsations du Quaternaire) qu'orogénique ou géographique, à laquelle s'ajoute le rôle précoce et croissant de l'impact humain. En outre, ce territoire a toujours été un lieu de rencontre pour la plupart des grands courants floristiques appartenant aux divers éléments biogéographiques reconnus dans ce domaine.

Si de nombreuses recherches cyto-biogéographiques ont déjà été menées, avec beaucoup de succès, sur des zones où l'isolement joue un rôle prépondérant (flore orophile : Alpes, Pyrénées, Maroc ; milieux insulaires : Baléares, Corse, îles d'Hyères, Crète, etc.), par contre des investigations analogues n'ont presque jamais été tentées sur un territoire «banal» sans discontinuité évidente. C'est donc dans ce contexte que nous avons essayé de dégager la spécificité de la végétation méditerranéenne française, avec ses diverses composantes et ses caractéristiques fondamentales. En effet, on peut à juste titre se poser plusieurs questions ; malgré les flux et reflux successifs de flores, occasionnés par les pulsations climatiques du Quaternaire :

- dans quels sens se sont faites les grandes migrations végétales ?
- subsiste-t-il des éléments relictuels et où se situent leurs refuges ?
- actuellement la différenciation se poursuit-elle, comment et où ?

PROTOCOLE D'ETUDE

En raison du large but poursuivi, le problème majeur a été d'effectuer un vaste échantillonnage initial permettant, après de sévères sélections, des comparaisons écologiques générales ; ceci explique l'hétérogénéité de notre matériel. Dans un premier temps, nous avons récolté des taxons appartenant aux écosystèmes forestiers méditerranéens (Chênaies pubescentes de préférence) et à leurs stades de dégradation ; mais, il nous a paru intéressant d'élargir nos recherches à des espèces assez rares ou en limite d'aire dans notre région, à plusieurs complexes polymorphes et écologiquement très plastiques, à des groupes typiquement méditerranéens comme les Genisteae et enfin à quelques espèces de rocailles et de pelouses xériques. Sur ce matériel, nous avons tenté d'établir des rapports entre les variations morphologiques, les adaptations écologiques et la différenciation caryologique : dysploïdie, aneuploïdie et polyploïdie. Les deux premiers phénomènes, ayant déjà fait l'objet de publications (VERLAQUE *et al.*, 1983), seront évoqués ici succinctement, par contre nous développerons le 3ème : «la polyploïdie» qui constitue, par sa spécificité et sa fréquence, un champ d'investigation plus approprié à notre objectif. En effet, selon de multiples observations : les diploïdes ou les plus basses valences d'un complexe se caractérisent le plus souvent par un phénotype assez stable et des exigences plus strictes que les polyploïdes apparentés (de plus hauts niveaux) habituellement polymorphes, dynamiques et plus tolérants.

Après plusieurs sondages sur une centaine d'espèces, la confrontation de nos résultats avec les données bibliographiques a permis d'en éliminer une dizaine et d'établir le classement des autres : 50 à nombre chromosomique stable, 6 dysploïdes, 13 aneuploïdes et 30 polyploïdes représentées en Provence par une race chromosomique (20 complexes/200 comptages environ) ou plusieurs (10 complexes/300 comptages). Seule l'étude des polyploïdes, les 10 derniers surtout, a été approfondie et en partie traitée dans une thèse (SEIDENBINDER, 1989). Les variations des taxons les plus intéressants ont été reportées dans deux tableaux récapitulatifs, dans l'ordre suivant :

- les complexes polyploïdes stables dans le Sud de la France (Tableau 1), en fonction de la répartition de leurs cytotypes qui définissent des gradients de migration ;

- les complexes variant dans notre dition (Tableau 2), selon le degré décroissant de différenciation morphologique et/ou écologique des races.

Par ailleurs, avant d'exposer nos résultats, il nous faut évoquer le délicat problème de la «notion d'espèce» qui se pose dans presque tous les complexes polyploïdes étudiés ; aussi les avons-nous abordés dans un esprit synthétique et

évolutif (relations d'un groupe de taxons très apparentés), en adoptant le traitement qui nous a paru le plus approprié, sans entrer dans les dédales taxonomiques ou nomenclaturaux. En fait, il s'avère souvent bien difficile de savoir où s'arrête la différenciation et où commence la spéciation.

RAPPEL DES RESULTATS GENERAUX

Nombres chromosomiques nouveaux

Le premier résultat concret de ce travail réside dans une meilleure connaissance caryologique des 90 espèces méridionales étudiées (plus de 650 dénombrements réalisés sur quelque 550 populations). Ainsi, nous avons mis en évidence plusieurs nombres chromosomiques nouveaux pour la cience (11 nombres/8 espèces), pour la France (44 nombres/40 espèces, soit près de la moitié de l'échantillonnage), pour le Midi (2/3 du matériel) et confirmé beaucoup d'autres (3 taxons comptés pour la première fois hors de jardins botaniques et une dizaine précédemment dénombrés une seule fois). Ceci montre à quel point la flore méditerranéenne française demeure encore mal connue et réserve bien des surprises. Cette immense lacune méritait d'être comblée et pourrait justifier à elle seule les investigations entreprises. En dépit de leur aspect un peu rébarbatif, les catalogues chromosomiques (comme ceux élaborés en Italie, Espagne, Portugal, Pologne et Tchécoslovaquie) revêtent donc un intérêt capital. Malheureusement, ce type de publications devient de plus en plus rare et nos conclusions ont été maintes fois écourtées faute de données caryologiques suffisantes pour certaines régions.

Contexte générique des espèces

La prise en considération de l'ensemble d'un genre apporte des renseignements fondamentaux et évite de graves erreurs. C'est le seul moyen d'interpréter le nombre chromosomique d'une espèce et d'établir son âge relatif, car on classe souvent *a priori* les diploïdes dans les éléments anciens et les polyploïdes dans les récents (en théorie mieux adaptés), ce qui ne se vérifie pas toujours. Cet examen replace un taxon dans son contexte dynamique, grâce à la recherche (parfois difficile) et à l'analyse des caractéristiques du groupe : nombre d'espèces, distribution, nombres de base primaires ou secondaires, pourcentages de diploïdes, dysploïdes, aneuploïdes (stables ou non), polyploïdes, nombre et degré des valences.

Ainsi, **nos 50 taxons à nombre chromosomique fixe** renferment environ 68 % de «vrais» diploïdes dont plus de la moitié correspond bien à une composante floristique relictuelle (genres très stables ou à dominante polyploïde). Par contre, un quart de ces espèces semble assez jeune (genres à plusieurs nombres de base, en majorité diploïdes), le dernier quart étant intermédiaire ou inclassable. De même, les polyploïdes (32 %) comprennent à peine un tiers de «vrais» polyploïdes, tous méditerranéens (groupes possédant aussi des valences inférieures), qui forment une entité récente et dynamique. Les 2 autres tiers (genres uniformes et taxons «diploïdisés» souvent à $2n=2X'=34$: nombre rare et bas pour le groupe) appartiennent plutôt à un élément vieillissant, voire en déclin. Pour la plupart, ces espèces di- ou polyploïdes stables se rattachent donc à une composante floristique ancienne et assez statique.

Par ailleurs, **la quarantaine d'espèces variables** présentent des âges divers et un intérêt caryologique inégal. L'étude de ces genres nous a permis de dégager des processus évolutifs généraux, comme l'enchaînement : dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie. Au sein de groupes très jeunes essentiellement diploïdes, la dysploïdie engendre de nouveaux nombres de base primaires ($X \leq 10$ ou 12 selon les auteurs) par des restructurations chromosomiques (fusions centriques ou translocations réciproques inégales, avec perte de segments inactifs). Ce phénomène semble jouer un rôle capital dans la spéciation et la mise en place de grandes unités taxonomiques. Signalons d'ailleurs que 95 % des genres ligneux et près de 55 % des herbacés ont un seul nombre de base, 28 % en ayant 2 et à peine 17 % des genres 3 nombres de base et plus (SWANSON, 1963). Quand la dysploïdie (presque toujours descendante) s'estompe, la polyploïdie paraît prendre le relais en diversifiant le canevas initial. Les premiers polyploïdes créés forment des complexes euploïdes (multiples exacts de X) à plusieurs niveaux de ploïdie, puis des taxons à une seule valence s'isolent. Enfin, peu à peu prennent naissance des aneuploïdes (perte ou gain de quelques chromosomes chez des polyploïdes), d'abord instables puis fixés sur un nombre de base secondaire X'. Cette dérive des nombres chromosomiques apparaît nettement par la comparaison des pourcentages de chaque catégorie (VERLAQUE *et al.*, 1983 b,c).

Genres à plusieurs nombres de base primaires et dysploïdie

Dans cette classe se rangent 9 genres de notre échantillonnage dont les caractéristiques prouvent leur vitalité et par là-même celle de la plupart de leurs espèces. Chez 8 d'entre eux, les

diploïdes prédominent (65 à 100 %), les races 2X persistent dans les complexes euploïdes, l'aneuploïdie demeure accidentelle (seule exception les *Geranium* en majorité polyploïdes : 2n=14 à 128). La dysploïdie induit une spéciation souvent sympatrique et très rapide, ce qui explique sa rareté au niveau infraspécifique. Les *Pulicaria, Euphorbia* (X=10 à 5) et *Vicia* (X=7, 6, 5) présentent cependant de tels taxons en pleine différenciation, avec des remaniements chromosomiques bien visibles : *P. odora, E. seguierana* (2n=18,16) et *V. cracca aggr.* (2n=14,12). Quand ce processus évolutif s'achève, chaque nombre de base caractérise un ensemble d'espèces distinctes (*Viburnum, Coronilla, Centaurea, Eryngium*), voire éloignées (*Brachypodium, Geranium*). [Ces 6 genres ont été retenus pour leurs complexes euploïdes méridionaux].

Genres à un seul nombre de base primaire et aneuploïdie

Renfermant une grande partie de nos espèces variables (21), ce groupe de 16 genres présente des caractéristiques bien différentes du précédent, 3 d'entre eux seulement sont à dominante diploïde (*Clinopodium, Lathyrus, Tanacetum*). Les 13 à majorité polyploïde comprennent 4 euploïdes (2 surtout tétraploïdes: *Ruscus, Centranthus* et 2 à nombreuses valences : *Bromus, Evonymus*), 6 pourvus d'aneuploïdes plus ou moins stables (*Prunus, Genista, Cytisus, Epipactis, Cephalanthera, Convallaria*) et 3 à nombre de base secondaire (X'=17 : Maloideae). De plus, à part les *Genista, Cytisus, Epipactis* et *Bromus*, les 12 autres genres possèdent en général des espèces à une seule valence et peu de complexes. Or selon nous, la présence de diploïdes (uniquement chez 7 genres sur 16) et/ou de complexes polyploïdes reflète le dynamisme et les potentialités évolutives des groupes ; la plupart de ces genres à un seul nombre de base ont donc atteint un stade de maturité (et même de déclin pour quelques-uns). D'ailleurs, seules les espèces examinées des genres *Genista, Bromus, Crataegus* ont différencié des complexes polyploïdes dans le Sud de la France, *Cytisus sessilifolius* et *Epipactis helleborine* n'y offrant que des cytotypes aneuploïdes. Très fréquente chez les Angiospermes et affectant près de la moitié des espèces variables observées, l'aneuploïdie constitue un mécanisme régulateur (non aléatoire) fondamental dans la stabilisation de certains cytotypes. En parachevant l'oeuvre de diversification de la polyploïdie, ce phénomène s'avère un processus évolutif non négligeable d'adaptation et de différenciation, en particulier chez les Genisteae méditerranéennes (VERLAQUE, 1991).

Nombres chromosomiques et distribution géographique des genres

Durant nos recensements chromosomiques, il nous a paru indispensable de raisonner sur des entités biogéographiques assez homogènes afin d'éviter des amalgames faussant les résultats. Excepté les *Eryngium*, les genres étudiés montrent une différenciation bien supérieure dans le bassin méditerranéen et en Eurasie qu'en Amérique : plusieurs nombres de base primaires au lieu d'un seul (*Brachypodium, Vicia, Stachys*), dysploïdie infraspécifique plus active et complexes plus jeunes (*Euphorbia*), davantage de complexes polyploïdes (*Bromus*) et aneuploïdes (*Prunus, Crataegus*). Toutefois chez 6 des 9 genres dysploïdes, le phénomène le plus intéressant réside dans la localisation des nombres de base primaires récents sur le pourtour du bassin méditerranéen, en particulier dans les zones xériques ou écologiquement très contrastées. En outre, dans de nombreux genres caryologiquement assez stables, les seules variations constatées se situent dans cette région (reliques ou races néoformées chez les *Viburnum, Clinopodium* et *Centranthus* par exemple). Le bassin méditerranéen constitue donc un domaine priviligié où les processus évolutifs paraissent accélérés, l'explosion caryologique des Genisteae (2n=12 à 120) en fournit un brillant modèle.

ANALYSE DE LA POLYPLOIDIE

Depuis sa découverte, les scientifiques s'interrogent sur sa fréquence très variable (selon les groupes et les régions : 90 % des Ptéridophytes et environ 70 % des Angiospermes : LEWIS, 1980a ; GOLDBLATT, 1980), ses causes et ses effets. Les agronomes et les horticulteurs ont d'ailleurs montré son immense champ d'application : sélection de polyploïdes robustes, très plastiques, à forte floraison tardive ou précoce et à fructification abondante.

1. Origines de la polyploïdie

Tout d'abord, il convient de relativiser les termes d'autopolyploïdie (multiplication du même génome) et d'allopolyploïdie (hybridation interspécifique), compte tenu des concepts très flous de l'espèce végétale (phénétique, biologique, évolutive ou écologique), en général basée sur les diverses similitudes ou dissemblances flagrantes des taxons.

a) Allopolyploïdie

Cet important processus de spéciation trouve son origine dans les croisements entre espèces

bien distinctes ou proches, respectivement allopolyploïdie génomique ou segmentaire (STEBBINS, 1947). Cependant, le terme d'allopolyploïdie s'emploie souvent au sens large, car on connaît rarement le degré d'homologie des taxons et la genèse des divers polyploïdes. Dans notre matériel plusieurs «allopolyploïdes segmentaires» semblent exister :

- *Vicia tenuifolia* 2n=24 (= *V. incana* x *V. dalmatica*, 2 vicariants à 2n=12 : ROUSI, 1961, 1973) ;
- *Genista sagittalis* subsp. *undulata* 2n=88 (= subsp. *delphinensis* x subsp. *sagittalis* à 2n=44) ; [le rang de ces 6 taxons varie selon les auteurs : espèces ou sous-espèces] ;
- *Coronilla minima* subsp. *clusii* 2n=36 (= subsp. *minima* autotétraploïde à 2n=24 x taxon non identifié) ;
- *Centaurea scabiosa* subsp. *calcarea* 2n=40 (= subsp. *scabiosa* 2n=20 x taxon encore inconnu) ;
- *Euphorbia dulcis* pour certaines populations thermophiles de Toscane à 3X et 4X qui jumellent des caryotypes bien différents (CESCA, 1961), alors qu'ailleurs dans l'aire l'autopolyploïdie intervariétale domine (dans le subsp. *dulcis* à l'Est et le subsp. *purpurata* à l'Ouest, tous deux de forêts humides).

Chez *Tanacetum corymbosum* il existe deux diploïdes distincts : le subsp. *clusii* orophile (Alpes, Carpates, Rhodopes) à gros capitules (BIJOK, 1955) et un cytotype relictuel du subsp. *corymbosum* à petits capitules, au Portugal à basses altitudes (FERNANDES et QUEIROS, 1971). Largement répandus en Europe de 0 à 1000 m, les tétraploïdes (subsp. type) réalisent un continuum morphologique entre ces deux extrêmes. Ce complexe semble résulter de la création d'autotétraploïdes (par chacun des diploïdes) dont l'expansion aurait favorisé des croisements et la naissance d'allopolyploïdes très dynamiques.

Comme tant d'autres ces hybridations éventuelles sont peut-être une explication facile à la présence de taxons singuliers. Ainsi dans nos complexes, nous avons constaté l'improbabilité de certains croisements parfois proposés :

- *Genista pulchella* (2n=18) x *G. scorpius* (2n=40) -> *G. martinii* (= *G. pulchella* à 2n=24) ;
- *Geranium lucidum* (2n=20,40,60) x *G. robertianum* (2n=64) -> *G. purpureum* (2n=32) ;
- *Evonymus europaeus* (2n=32) x *E. latifolius* (2n=64) -> *E. europaeus* var. *macrophylla* (2n=32) ;
- entre divers *Crataegus* très fortement apomictiques (à 2n=51 ou 68).

b) Autopolyploïdie

Les ouvrages de caryologie qualifient souvent ce phénomène de très rare et sans avenir, car entraînant une forte stérilité (méiose perturbée par la formation de nombreux multivalents). Cette affirmation résulte sans doute de la découverte antérieure d'une quantité d'allopolyploïdes robustes et distincts de leurs parents, alors qu'en général les autopolyploïdes sont plus discrets. Or, l'autopolyploïdie intervariétale ou interécotypique (STEBBINS, 1947, 1971) semble dominer dans les complexes du Midi de la France. Dans une vaste étude comparative sur la flore orophile des Alpes et des Pyrénées, KÜPFER (1974) obtient des résultats analogues et écrit : «Bien que la frontière entre les deux types extrêmes (auto- et allopolyploïdie) soit de nos jours devenue floue (...) nos recherches montrent que dans la plupart des cas observés, les races polyploïdes se comportaient comme des autopolyploïdes. D'une part, la méiose présentait un nombre plus ou moins élevé de multivalents (...), d'autre part, les différences morphologiques séparant le diploïde du ou des polyploïdes de la même espèce étaient très faibles, voire insignifiantes».

Les preuves expérimentales et génétiques de la viabilité des autopolyploïdes stricts ont été données notamment pour *Lathyrus pratensis* (BRUNSBERG, 1977) et *Dactylis glomerata* (LUMARET, 1981, 1988 a,b), ces 2 complexes à 2n=14 (21) 28 (42) conservant leur allogamie et une bonne fertilité sur les valences paires. La stérilité d'une partie des polyploïdes proviendrait de mauvaises combinaisons alléliques et non de la similitude des génomes. Cependant, la genèse des autopolyploïdes pose un problème plus délicat que celle des allopolyploïdes, car on comprend mal dans ce cas la création de gamètes non réduits (à l'origine de la plupart des polyploïdes : DEWET, 1980 ; LEWIS, 1980b). Si dans des conditions normales un taxon en produit environ 1 % (KÜPFER, 1974), dans quelques populations en limite d'aire ou en déséquilibre génétique, ce taux peut dépasser 50 %. Certains Dactyles diploïdes engendrent ainsi, en une ou deux générations, une grande quantité d'autotétraploïdes fertiles (LUMARET, 1988b). De même dans le Midi, nous avons observé la formation de très nombreux macropollens non réduits chez *Genista pulchella* à 2n=24 au Mont Ventoux et, dans une moindre mesure, chez *Crataegus monogyna* à 2n=34 dans le Var.

Les polyploïdes ont donc des origines multiples, l'addition des génomes se réalise quel que soit leur degré d'homologie, en créant une gamme continue de l'alloploïdie génomique à l'auto-

ploïdie stricte. D'ailleurs, aucun taxon n'étant monolithique, entre espèces et dans un même complexe, selon la région, les croisements peuvent concerner différents écotypes ou races. *A priori*, rien ne permet de présumer de l'avenir des diverses combinaisons, les faits prouvent la pérennité de la plupart d'entre elles.

c) Facteurs externes

S'il existe une relation indéniable entre la présence de polyploïdes et les paramètres environnementaux (passés ou actuels), c'est un tout autre problème de savoir quand et comment ils agissent. L'incontestable augmentation progressive, avec la latitude, du taux de polyploïdes dans l'hémisphère Nord (N. Sahara 38 % -> N. Groenland 86 %) a suscité des interprétations divergentes, commentées par FAVARGER (1967) : «la plus grande résistance des polyploïdes aux climats rigoureux (froids surtout), les conditions extrêmes pouvant induire ce phénomène» (HAGERUP, 1932 ; LÖVE et LÖVE, 1949 ; TISCHLER, 1934, 1955) et «l'envahissement des territoires neufs par les polyploïdes» (STEBBINS, 1942, 1950 ; HASKELL, 1952 ; REESE, 1958). Délaissant l'hypothèse climatique au profit des facteurs dits historiques, la seconde théorie se base sur la supériorité adaptative des polyploïdes sur les diploïdes, avec pour corollaire : «un pourcentage de polyploïdes d'autant plus élevé que la flore du territoire concerné est plus jeune».

En fait, ces deux interprétations font appel aux divers effets des glaciations du Quaternaire et, en cela, elles sont complémentaires. Or, la région méditerranéenne a subi de façon modérée ces évènements et pourtant de nombreux polyploïdes anciens et récents y cohabitent. En outre, si les perturbations passées ont eu tant d'importance, pourquoi les variations actuelles ne pourraient-elles pas jouer le même rôle ? Malheureusement, même si les chocs thermiques induisent parfois la formation de polyploïdes, il n'a jamais été prouvé que le milieu agissait directement sur la différenciation des végétaux, son action semble plutôt réduite à la sélection des plantes les plus adaptées (BENNETT, 1987).

2. Effets de la polyploïdie

2.1. Morphologie

Les modifications liées à la polyploïdie dépendent des caractéristiques des parents : structures géniques, degré d'homologie et valences chromosomiques. Le complexe *Vicia cracca* illustre certains de ces aspects :

- dans la série à X=7 «*V. cracca s.s.*», les diploïdes à 2n=14 ont engendré des autotétraploïdes à 2n=28 similaires aux parents, mais plus robustes pour ceux (N-O. Europe, N. Amérique) issus de la race 2X de plaine, et plus petits pour les orophytes (aires disjointes) provenant des cytotypes 2X montagnards ;
- grâce à la dysploïdie descendante X=7 -> X=6, deux nouveaux taxons diploïdes bien typés (vicariants Est et Ouest méditerranéens: *V. dalmatica* et *V. incana* à 2n=12) se sont différenciés, puis ont produit un amphiploïde distinct et très vigoureux (*V. tenuifolia* à 2n=24) qui a colonisé un immense territoire.

Les différences morphologiques les plus flagrantes s'observent lors de la formation d'allopolyploïdes génomiques (en particulier à partir de vrais diploïdes) et, dans une moindre mesure, chez les allopolyploïdes segmentaires. En général, ils présentent tous un certain mélange de caractères parentaux et une vigueur hybride remarquable (accroissement de la plupart des organes, forte floraison et meilleure fructification). Tel est le cas notamment de *Vicia tenuifolia, Coronilla minima* subsp. *clusii* 6X érigé (subsp. *minima* : diploïdes et autotétraploïdes prostrés) et *Centaurea scabiosa*. Si l'allopolyploïdie s'avère un puissant facteur de spéciation, l'autopolyploïdie, par sa fréquence et ses effets non négligeables, assume également un grand rôle dans les processus de différenciation (LEWIS, 1980b). Les races autopolyploïdes assez discrètes n'offrant en général que de faibles critères morphologiques distinctifs, les ascendants et les descendants sont souvent maintenus au sein du même complexe, en dépit de leur interstérilité fréquente. Cependant, les conséquences peuvent être diverses et parfois inattendues, avec des autopolyploïdes :

= identiques aux parents : *Coronilla minima* subsp. *minima* 4X en Europe (var. *minima* : KÜPFER, 1974), ou plus hétérogènes : *Bromus erectus, Brachypodium rupestre* ;

= plus petits que les parents : *Genista cinerea, Vicia cracca s.s.* (orophyte 4X), *Coronilla minima* subsp. *minima* 4X au Maroc (var. *mairei* : GALLAND, 1988) ;

= plus robustes ou plus florifères : *Lathyrus pratensis, Evonymus europaeus, Amelanchier ovalis, Vicia cracca s.s.* (4X en plaine), *Geranium robertianum, Crataegus monogyna, Genista pulchella, G. radiata, G. pilosa* et *G. scorpius* ;

= ayant des variations qualitatives : *Crataegus monogyna* (stipules dentées) et *Genista* (bractéoles présentes ou non, port érigé ou prostré, coussinets foliaires dentés ou en bourrelets, spinescence, ...).

En outre, l'étude des divers cytotypes met en lumière des faits souvent ignorés. Les caractères morphologiques ne suivent pas une progression parallèle à celle de la polyploïdie (quelques traits apparaissent et disparaissent selon la valence, ou avec l'aneuploïdie). A un même nombre chromosomique peuvent correspondre plusieurs cytotypes, races morphologiques et/ou écologiques, selon les génotypes parentaux différenciés dans certains points de l'aire. L'origine polytopique probable de maints complexes auto- et/ou allopolyploïdes explique leur polymorphisme et la difficulté de trouver un sens précis à leur évolution. Enfin, il nous a semblé que l'impact morphologique maximal s'observait sur les faibles niveaux (2X -> 4X) et à un degré moindre sur les taxons «diploïdisés» (*Crataegus, Amelanchier, Sorbus* à X'=17). L'effet tend à s'estomper avec les races de hautes valences (Bromes, Brachypodes notamment).

Par ailleurs, si les critères macroscopiques n'apportent pas toujours les résultats espérés, à l'inverse les **caractères microscopiques** se révèlent fiables et très discriminants. Dans presque tous les cas, leur examen permet de séparer les différents taxons d'un complexe. Il s'agit :

* des pollens (dimensions, nombres d'apertures et pourcentages de micro-, macropollens, difformes et vides par rapport aux normaux),
* de la taille des stomates et, pour les Graminées, de l'anatomie des feuilles et de l'épiderme des principaux organes,
* des graines (dimensions et ornementations),
* et des caryotypes.

En fait, l'avantage sélectif le plus marquant de la polyploïdie réside dans l'accroissement du polymorphisme du complexe.

2.2. Biologie et Physiologie

L'aspect morphologique revêt une importance assez mineure comparée aux transformations biologiques et physiologiques qui constituent une des causes fondamentales de la réussite des polyploïdes. Cependant, les répercussions de la multiplication des génomes sont nombreuses, souvent contradictoires et encore mal connues, notamment en ce qui concerne l'activité génétique. S'il y a toujours des différences entre les valences, celles-ci dépendent des taxons, auto- ou allopolyploïdes, naturels ou expérimentaux, et des éléments testés (ARN, enzymes, protéines, hormones : TAL, 1980).

Développement : L'augmentation générale de la taille des cellules, et des stomates en particulier, provoque toujours un changement du taux d'évapo-transpiration (donc du bilan hydrique) et du rythme de croissance (accéléré ou plus lent). Par exemple, les feuilles et les entre-noeuds des octoploïdes à 2n=64 d'*Evonymus europaeus* se développent souvent plus vite que ceux des tétraploïdes à 2n=32. Toutefois, la progression de la taille des stomates ($L = m \pm s$) de *Brachypodium rupestre* s'observe seulement entre les diploïdes ($18 \pm 2\mu m$) et l'ensemble des polyploïdes (4X et 5X : 28 et $26 \pm 2\,\mu m$). Chez *Bromus erectus* leur longueur ($L \pm 4\mu m$) et leur densité moyennes reflètent les capacités adaptatives des 3 races : xérophiles méridionales pour les hexaploïdes ($L = 44\mu m$, $d = 5\text{-}9/mm^2$) et les décaploïdes ($45\ \mu m$, $10\text{-}13/mm^2$), et plutôt mésophiles chez les octoploïdes répandus dans toute l'Europe ($52\,\mu m$, $13\text{-}19/mm^2$).

Résistance aux stress : Les modifications déjà citées influent sur l'assimilation et les besoins des polyploïdes naturels ou induits ; certains d'entre eux deviennent plus résistants que les diploïdes, notamment au stress hydrique et à la salinité (TAL, 1980). Les résultats expérimentaux les plus surprenants résident dans la forte capacité des polyploïdes à survivre aux irradiations (SPARROW *et al.*, 1963, 1971), aux produits mutagènes (SWAMINATHAN *et al.*, 1962) et surtout aux herbicides (TOMKINS et GRANT, 1978). Cette tolérance serait due à leur redondance génétique et/ou à leur hétérozygotie.

Reproduction : Néanmoins, ce tableau idyllique est parfois entaché de problèmes de stérilité gamétique, longtemps attribués à l'autopolyploïdie (présence de multivalents) et qui se rencontrent aussi chez de nombreux allopolyploïdes (LUMARET, 1988a). D'après TAL (1980) la baisse de fertilité de certains autopolyploïdes stricts expérimentaux provient de dysfonctionnements physiologiques et non méiotiques. Ceci ne constitue d'ailleurs pas un réel handicap à leur pérennité, car souvent se met en place rapidement une reproduction apomictique (sous contrôle génétique). Assez fréquente chez les polyploïdes, avec de multiples modalités (multiplication végétative et agamospermie par apo- ou diplosporie : GUSTAFSSON, 1947), l'apomixie offre un «échappatoire» temporaire ou définitif à la stérilité (GRANT, 1971) et maintient d'innombrables combinaisons plus ou moins favorables (cas classiques des *Poa, Hieracium, Taraxacum*). De plus, la formation de multi- et d'univalents et leur nombre ne reflètent pas toujours le degré d'homologie des génomes. Des mécanismes génétiques de «diploïdisation» interviennent assez vite pour limiter leur création, en restituant une méiose presque régulière et une fécondité correcte aux polyploïdes *s.l.* (LEWIS, 1980b ; GORENFLOT et RAICU, 1980 ; LUMARET, 1988b).

En outre, avec la même valence, certaines espèces varient à travers leur aire, comme *Lathyrus pratensis* (BRUNSBERG, 1977) et *Centaurea scabiosa* (FROST, 1958) moins perturbés au Sud qu'au Nord, ou *Crataegus monogyna* à 2X'=34 très fertile sauf dans le Var où il a différencié un cytotype à 2n=3X'=51. Dans notre matériel, l'analyse des pourcentages d'anomalies polliniques, établis par divers auteurs et par nous-mêmes, montre plusieurs races autopolyploïdes pourvues d'un taux de fertilité similaire à celui des parents (65 à 90 % : *Vicia cracca s.s.* à X=7, *Coronilla minima* 4X, *Geranium robertianum*) ou un peu plus bas (*Eryngium campestre* 87-97 % -> 49-75 %) ; c'est-à-dire des pourcentages analogues à ceux des allopolyploïdes segmentaires recensés (sauf *Euphorbia dulcis*). Cependant, certains polyploïdes *s.l.* semblent assez stériles (*Genista scorpius*) ou apomictiques (*Euphorbia dulcis* : CESCA, 1961 ; *Sorbus aria* : WARBURG, 1952 ; *Evonymus europaeus, Crataegus monogyna*). Enfin, les taux de fertilité varient parfois selon les valences et/ou les régions :

Brachypodium rupestre :
2X : 30-80 % ; 4X : 75 % ; 5X : 30 %
Bromus erectus :
6X : 70-80 % ; 8X : 90-95 % ; 10X : 75 %
Genista pulchella :
2n=18,36 : 70 % et 2n=24 : 30-60 %
G. pilosa : 2n=22,24 : 80-98 % ;
2n=44 : 80 % (Catalogne) et 40 % (Provence)
Lathyrus pratensis (Nord -> Sud) :
2X : 80 -> 95 % et 4X : 35 -> 80 %.

D'autre part, les modalités de la reproduction sexuée peuvent aussi changer : les diploïdes (à cycle long) de *Mercurialis annua* sont dioïques et allogames stricts, tandis que les polyploïdes (4X à 14X, plus thermophiles, à cycle court) deviennent monoïques et plutôt autogames (DURAND, 1963).

Phénologie et Cycle biologique : De nombreux auteurs (*in* LUMARET, 1988 a,b) ont établi l'existence de décalages dans la période de germination, de floraison ou de fructification, par exemple chez *Anthoxanthum odoratum* les diploïdes fleurissent avant les tétraploïdes et l'inverse chez *Dactylis glomerata*. On imagine aisément l'avantage sélectif de tels asynchronismes, dans le domaine méditerranéen pour échapper à la sècheresse estivale ou, au contraire, dans des milieux plus continentaux pour s'affranchir des froids tardifs. Compte tenu des données bibliographiques, ce phénomène a pu être mis en évidence chez *Lathyrus pratensis, Viburnum tinus, Genista sagittalis* et *G. radiata*. De même, le cycle biologique peut aussi subir de profondes transformations comme en témoigne le cas déjà cité de *Mercurialis annua* et celui de *Geranium robertianum* subsp. *purpureum* (2n=32) annuel méditerranéen et subsp. *robertianum* (2n=64) bisannuel subcosmopolite.

Toutes ces variations permettent donc aux polyploïdes d'acquérir une compétitivité plus forte et de s'adapter à des conditions environnementales différentes de celles de leurs parents, en élargissant le spectre écologique de l'espèce et, par là-même, son aire de distribution.

3. Conséquences de la polyploïdie sur la répartition

3.1. Géographie

Ce problème a suscité une abondante littérature quant à ses causes et ses applications. STEBBINS (1971) attribue aux complexes polyploïdes un âge relatif, en fonction de la superficie des aires respectives de chaque race chromosomique (stades : initial, de jeunesse, de maturité, de déclin et de sénescence). Or, le pouvoir colonisateur d'un polyploïde ne dépend pas de son âge, mais de son dynamisme (combinaisons génétiques plus ou moins favorables), de ses exigences écologiques et surtout des opportunités offertes lors de sa formation (facteurs topographiques et historiques). Se basant sur la supériorité adaptative des polyploïdes sur les diploïdes, de nombreux biogéographes calculèrent leurs pourcentages afin de comparer la jeunesse de la flore de différents territoires. Comme l'a souligné FAVARGER (1961, 1975), cette conception soulève de graves problèmes : la distinction entre di- et polyploïdes, l'existence dans les deux catégories de divers stades évolutifs et la nécessité de confronter seulement des régions ayant eu un passé analogue. A ce sujet, il insiste sur les particularités du Bassin méditerranéen qui ne peuvent en aucun cas s'expliquer comme celles du reste de l'Europe.

En fonction de l'isolement phylétique des polyploïdes par rapport aux diploïdes apparentés (s'ils existent), FAVARGER (1961) distingue les paléo-, méso- et néopolyploïdes, respectivement l'élément ancien, d'âge moyen et récent ou subrécent d'une flore. Toutefois, malgré certaines hésitations, il range les diploïdes dans l'élément ancien, ce qui nous semble parfois inexact (pour quelques familles et genres très jeunes). Leur délimitation et leur âge demeurent donc problématiques et leur rôle toujours sous-estimé. Si dans un groupe, les diploïdes s'avèrent antérieurs aux polyploïdes apparentés, par contre rien ne permet *a priori* de dire qu'un polyploïde est plus récent qu'un diploïde taxonomi-

quement très éloigné. Les complexes examinés ici appartiennent presque tous à une composante récente, pourtant certaines races polyploïdes (peu dynamiques et assez stériles) ne montrent pas une compétitivité supérieure à celle de leurs ascendants : *Crataegus monogyna* 2n=51, *Genista pulchella* 2n=24, *G. pilosa* 2n=44 des Basses-Alpes, *G. scorpius* 2n=84, *Brachypodium rupestre* 2n=45. D'autres polyploïdes néoformés, découverts dans le Sud de la France dans des aires encore relativement réduites, semblent capables de s'étendre compte tenu des milieux déjà colonisés. Ce sont : *Centaurea scabiosa* subsp. *calcarea* 2n=40 (GARDOU, 1969), *Genista pulchella* 2n=36, *G. pilosa* 2n=44 (Pyrénées-Orientales) et *Bromus erectus* 2n=70. Les autres taxons polyploïdes occupent pour la plupart de larges territoires, d'ailleurs chez les *Lathyrus, Coronilla, Eryngium, Vicia, Geranium* et *Bromus*, les aires les plus vastes correspondent aux seuls complexes de ces genres.

Contrairement à d'autres régions d'Europe, aucun gradient géographique ne domine dans le Sud, comme le montrent les deux tableaux récapitulatifs des complexes étudiés. Les principaux types de pseudo-vicariance existent, même si certains relèvent plutôt de l'écologie (Nord-Sud) ou paraissent illusoires (Ouest-Est) et sous-représentés (alpino-planitiaire), en raison de la position excentrée de la France et du choix des espèces (de faible ou moyenne altitudes). Ce fait illustre bien l'origine composite de la flore méditerranéenne, enrichie d'éléments divers durant son histoire (QUEZEL, 1985). Toutefois, l'exemple le plus intéressant de gradient non orienté réside dans la «migration plus ou moins rayonnante» des polyploïdes à partir d'un ou plusieurs cytotypes parentaux souvent méridionaux. Cette stratégie évolutive sans doute assez courante correspond à une radiation adaptative, amplifiée par la polyploïdie ; la différenciation explosive de *Genista cinerea* subsp. *cinerascens* 2n=24 (C. Espagne) en 7 ou 8 taxons ouest-méditerranéens à 2n=48 en fournit un bon modèle. De même *Amelanchier ovalis* (FAVARGER et STEARN, 1983), *Euphorbia dulcis, Eryngium campestre* (REESE, 1969 ; QUEIROS, 1974 ; PERDIGO, 1981) et *Tanacetum corymbosum* illustrent la complexité et le polytopisme des polyploïdes, liés selon le lieu à l'isolement, à l'altitude, la latitude et aux aléas des divers croisements. Enfin, si les taxons de basses et moyennes altitudes peuvent avoir de vastes aires continues, les orophytes relictuelles (*Coronilla minima* 2X : Maroc et Pyrénées) ou néopolyploïdes (*Vicia cracca s.s.* 4X : arc alpin, Carpates, Caucase, Afghanistan) présentent en général des aires réduites et morcelées.

L'analyse de la distribution des **complexes polyploïdes à une seule valence dans le Sud de la France** (Tableau 1) met en évidence le rôle de l'isolement géographique et l'existence de zones de différenciation privilégiée : l'Inde pour *Ruscus aculeatus* (SEN, 1978) et *Epipactis helleborine* (VIJ et GUPTA, 1975), le Caucase chez *Prunus spinosa* (MATHER, 1937 ; BAIASHVILI, 1980) et *Coronilla varia* (MAGULAEV, 1980), l'Afrique du Nord et le Sud de la Péninsule Ibérique pour *Clinopodium vulgare* (FAVARGER *et al.*, 1979) et *Viburnum tinus* (EGOLF, 1962). De plus, les chaînes montagneuses paraissent avoir joué en Europe un rôle de filtre, que seuls les polyploïdes ont pu franchir dans un sens comme dans l'autre. Ainsi, les Alpes (et parfois l'Apennin) ont servi de frontière (Ouest<->Est) entre les 2 cytotypes d'*Evonymus europaeus* (2n=32 -> 64), *Lathyrus pratensis* (2n=28 <- 14) et *Genista radiata* (2n=96 <- 50 : FORISSIER, 1973). Il en est peut-être de même dans la Péninsule Ibérique et au Maghreb, mais dans les cas recensés il s'agit de stations relictuelles (*Genista cinerea* en Estremadure : SANUDO, 1979 ; *Tanacetum corymbosum* 2X au Portugal ; *Centranthus angustifolius* 2X au Maroc : QUEZEL, 1957), ou de sites de différenciation (*Genista sagittalis, G. pilosa* en Espagne : SANUDO, 1979 ; FORISSIER, 1973, 1975).

Les 3/4 de ces 17 complexes possèdent en Provence leur plus bas niveau de ploïdie, parmi lesquels une race relique (*Euphorbia dulcis*), un cytotype peu répandu (*Evonymus*) et 3 diploïdes seulement. Le dernier quart (à valence la plus forte de l'espèce) comprend une race endémique, une autre assez localisée (respectivement *Genista radiata* et *Lathyrus pratensis* : ascendants à l'Est) et 3 cytotypes très communs (parents relictuels plus au Sud). Ce groupe de taxons met donc en lumière «le rôle capital de conservation» dévolu à la zone (Nord) occidentale du Bassin méditerranéen. A ces exemples s'ajoute celui d'*Anthoxanthum odoratum* essentiellement tétraploïde, excepté quelques populations méridionales diploïdes (Corse, Estérel, Gênes, Naples, Sicile, Yougoslavie et Crète : Cf. FELBER, 1988).

De même, **dans les 10 complexes polyploïdes à plusieurs valences dans le Sud de la France** (Tableau 2), 2 seulement ne présentent pas dans notre dition le plus bas niveau de ploïdie : *Coronilla minima* (2X orophyte des Pyrénées et du Maroc) et *Bromus erectus* (4X en Bulgarie : KOZUHAROV et PETROVA, 1976 ; *B. variegatus* 2X au Caucase : SOKOLOVSKAYA *et al.*, 1979). Par contre, tous montrent une différenciation caryologique maximale en région méditerranéenne et parmi eux se trouvent 4

puissants colonisateurs : *Vicia cracca aggr.* 2n=24, 28, *Geranium robertianum* subsp. *robertianum* 2n=64, *Brachypodium rupestre* 2n=36 et *Bromus erectus* 2n=56. D'autre part, il convient de souligner la présence dans le Midi de la France de races relictuelles à faibles valences et à aires disjointes : *B. rupestre* 2n=18 (Ukraine : PETROVA, 1977 ; N. Italie : D'OVIDIO et LUCCHESE, 1986 ; Montagne de Lure), *B. erectus* 2n=42 (Catalogne, Var, Vaucluse, Piémont, Calabre), aux côtés de cytotypes polyploïdes :

- typiquement méditerranéens : *Geranium robertianum* subsp. *purpureum* 2n=32, *Coronilla minima* subsp. *clusii* 2n=36 (O.-méditerranéen), *Centaurea scabiosa* subsp. *calcarea* 2n=40 (S. France-E. Espagne) ;
- très rares : *Crataegus monogyna* 2n=51 (Crimée : GLADKOVA, 1968 ; Var) ;
- endémiques provençaux inconnus jusqu'ici : *Genista pulchella* 2n=24,36, *G. pilosa* var. *jordanii* 2n=44, *G. scorpius* 2n=84, *Brachypodium rupestre* 2n=45 et *Bromus erectus* 2n=70.

Tous ces exemples montrent à quel point la région méditerranéenne française constitue une zone exceptionnelle de différenciation où demeurent cependant certains cytotypes sénescents. Cette double fonction «novatrice et conservatrice» se retrouve d'ailleurs plus à l'Est, sur le pourtour de la Mer Noire pour *Prunus spinosa, Crataegus monogyna* et *Brachypodium rupestre.*

3.2. Ecologie

Comme pour la géographie, s'il existe souvent une relation entre les conditions écologiques et la distribution des polyploïdes, celle-ci n'est pas toujours évidente (FAVARGER, 1967). Compte tenu des multiples situations, quelques auteurs (comme LÖVE et LÖVE, 1971) nient l'existence de ce lien et sont loin de partager l'avis de BENNETT (1987) sur la considérable signification adaptative et écologique de la polyploïdie. Au sein d'un même complexe, la diversité des habitats occupés par certains cytotypes plaident en faveur d'une action indirecte de l'environnement. A travers nos résultats, nous avons pu constater qu'en écologie, comme dans tous les domaines, la seule règle semble être la diversification maximale. En outre, évaluer l'impact réel de chacun des paramètres du milieu s'avère une tâche fort délicate, car de nombreux phénomènes de compensation interviennent, auxquels s'ajoute le rôle primordial de la compétition. Comme l'écrit LUMARET (1981) pour les Dactyles : «Les différences semblent être nettement en relation avec la largeur des niches occupées par les deux entités : des niches étroites pour les «spécialistes» que sont les diploïdes, des niches plus larges pour les tétraploïdes qui seraient davantage des généralistes». Ceci semble s'appliquer à la plupart des complexes jeunes, car en vieillissant les polyploïdes se spécialisent aussi.

Aspect écologique : Pour le groupe de complexes à une seule valence dans le Sud de la France, souvent nous n'avons pas les éléments bibliographiques pour juger du facteur discriminant (races situées en Inde, au Caucase, ...), et parfois la pseudo-vicariance correspond déjà à un gradient écologique (Nord-Sud). Cependant, la répartition tranchée des races allopatriques de *Lathyrus pratensis* (2X : 0-1500 m, 4X : 0-2300 m : BRUNSBERG, 1977 ; CARTIER et BLAISE, 1981) et *Evonymus europaeus* illustre le rôle important du simple élargissement du spectre écologique d'un taxon. La barrière alpine a arrêté la progression initiale de ces espèces, mais grâce à leur plus grande tolérance (vis-à-vis de l'altitude en particulier), les polyploïdes ont pu franchir cet obstacle et se répandre seuls dans divers biotopes, à l'Ouest pour la Gesse et à l'Est pour le Fusain. Or, en situation sympatrique dans les Alpes, ces polyploïdes n'empiètent pas sur le territoire de leurs ascendants encore très dynamiques ; même s'ils s'en créent ailleurs dans l'aire, la compétition et le manque de conditions favorables semblent empêcher leur propagation. Toutefois, les cas les plus instructifs résident dans la différenciation écologique des complexes ouest-méditerranéens dont les races chromosomiques sympatriques cohabitent rarement dans le même milieu, comme l'ont montré de nombreux travaux (par exemple chez *Holcus mollis* : LAMADE, 1988). Ainsi, nous avons mis en évidence plusieurs grands types de répartition :

= **facteur édaphique** : en général, diploïdes ou faibles valences sur silice et polyploïdes sur calcaire : *Centranthus angustifolius, Genista cinerea, G. sagittalis* (2n=48 / 44,88), *Centaurea scabiosa* (dans le Midi), *Vicia cracca aggr.* (X=7 races de montagnes, X=6 en Europe), seule exception *Genista scorpius* (2n=ca40 sur calcaire, 2n=84 sur dolomie) ;

= **facteur altitudinal** : polyploïdes plus orophiles que les faibles valences chez *Genista radiata, G. pilosa, Vicia cracca aggr., Lathyrus pratensis* et peut-être *Centaurea scabiosa*, et l'inverse chez *Coronilla minima* (2X : 1200-2000 m, 4X : 500-1500 m, 6X : 0-700 m en Europe : KÜPFER, 1974) ;

= **facteur climatique** : basses valences plus thermophiles et parfois plus xérophiles que les polyploïdes pour *Euphorbia dulcis* (sauf en Toscane), *Geranium robertianum, Evonymus*

europaeus et l'inverse chez *Clinopodium vulgare, Lathyrus pratensis, Coronilla minima, Brachypodium rupestre* et *Centaurea scabiosa.* L'exposition peut également intervenir, ainsi au Mont Ventoux on rencontre *Globularia repens* à 2n=16 sur le versant Sud et l'espèce apparentée *G. cordifolia* à 2n=32 sur les crêtes et le flanc Nord (CONTANDRIOPOULOS, 1978).

En fait, il s'avère parfois difficile d'établir les paramètres déterminants, comme pour *Tanacetum corymbosum* à 2n=36 qui occupe une position écologique intermédiaire entre les deux diploïdes spécialisés et pour les rares *Crataegus monogyna* à 2n=51 dans une ripisylve du Var. De plus, compte tenu des caractéristiques des cytotypes originels et des milieux disponibles, les polyploïdes d'un complexe peuvent s'orienter selon l'endroit dans des directions opposées. Ceci s'observe chez : *Genista cinerea* et *G. pulchella* (races plus orophiles ou plus thermophiles), *Eryngium campestre* et *Amelanchier ovalis* (radiation adaptative vers le Nord, le Sud et l'Est), *Euphorbia dulcis* (races continentales en général, et méridionales thermophiles en Italie), *Genista pilosa* (variétés polyploïdes calcicoles dans les Alpes-de-Haute-Provence et silicicoles dans les Pyrénées-Orientales) et *Bromus erectus* (2n=56 : race mésophile répandue dans toute l'Europe ; 2n=42,70 : races xérophiles méridionales souvent situées au-dessus de 700 m dans le Vaucluse). Par ailleurs, l'impact de la compétition se remarque parfois nettement, comme chez *Vicia tenuifolia* 4X, calcicole dans le Sud de l'Europe où *V. incana* 2X occupe déjà les terrains siliceux, et indifférent à la nature du sol en Afrique du Nord où il est seul présent. De même, *Centaurea scabiosa* subsp. *scabiosa* 2X semble assez tolérant, sauf dans le Sud-Est de son aire où il se cantonne sur silice, concurrencé par le subsp. *calcarea* 4X calcicole.

Aspect phytosociologique : Comme le signalait GUINOCHET dès 1938 : «Chaque fois qu'une espèce participe à plusieurs associations bien distinctes, on peut et doit se demander si elle n'y est pas représentée par des types différents même si ceux-ci ne sont pas immédiatement discernables morphologiquement». BIDAULT (1971) écrit à ce propos : «On connaît plusieurs cas où des taxons pratiquement indistincts par leur morphologie se différencient facilement par leur écologie. En Bourgogne par exemple le *Festuca glauca* Lamk. comprend deux variétés très voisines dont l'une, tétraploïde, s'observe exclusivement dans les pelouses calcaires du *Xerobromion* Br.-Bl. alors que l'autre, diploïde, se localise dans les pelouses siliceuses du *Thero-Airion* Tx.» En effet, dans la plupart de nos complexes, la naissance de polyploïdes va de pair avec la conquête de nouvelles communautés végétales :

- des groupements primaires vers les secondaires chez *Vicia cracca* (races de plaines à X=7 : CHRTKOVA-ZERTOVA, 1973) ;
- des lieux chauds, secs et ensoleillés, vers d'autres plus humides, frais et ombragés chez *Geranium robertianum* ;
- des prés humides découverts, vers des milieux très variés parmi lesquels des forêts ou des lieux anthropisés pour *Lathyrus pratensis* ;
- de divers sous-bois en moyenne montagne, vers des zones découvertes thermophiles chez *Coronilla minima* (4X -> 6X) ;
- enfin chez *Genista cinerea aggr.*, chacun des 7 ou 8 taxons du groupe se rencontre dans une association phytosociologique particulière (RIVAS-GODAY et RIVAS-MARTINEZ, 1967 ; BOLOS et VIGO, 1984).

S'appuyant sur une série de constatations analogues, certains botanistes ont comparé différents biotopes avec leurs pourcentages de di- et polyploïdes. En dépit des aléas inhérents à ces calculs, les résultats obtenus démontrent que l'étude globale d'une flore masque des variations importantes entre les groupements végétaux. D'après PIGNATTI (1960) et EHRENDORFER (1962), les diploïdes anciens se rencontrent plutôt dans les associations spécialisées ou marginales, tandis que les polyploïdes correspondants colonisent de préférence soit les associations de la série progressive conduisant au climax, soit des séries régressives anthropo-zoogènes. POJAR (1973) au Canada (S. Colombie Britannique) a établi le taux de polyploïdes de divers groupements : tourbières 52 à 54 %, prairies subalpines 70 %, zones salées 81,5 % et dunes littorales 89 %. Il conclut que l'augmentation du pourcentage ne dépend pas des facteurs historiques (similaires dans les 4 cas), mais du degré d'instabilité et de perturbation du milieu.

Dans le Languedoc, les taux de polyploïdes suivants ont été calculés : groupements littoraux psammophiles 31 % (RASHID, 1969), zone halophile 36 % (LABADIE, 1974) et garrigue 37,5 % (NATARAJAN, 1977). D'après ces auteurs, ces chiffres assez stables et faibles traduisent l'absence de rapport entre la polyploïdie et les facteurs écologiques. Si les caractéristiques d'associations semblent souvent moins affectées par la polyploïdie que les espèces compagnes, les vivaces et les Monocotylédones sont 2 à 3 fois plus touchées que les annuelles et les Dicotylédones. Ceci explique, déjà selon nous, les fortes variations de certains milieux et souligne le rôle capital de l'échantillonnage. Or, l'examen des taxons de ces 3 biotopes particuliers montre qu'il

n'y a pratiquement jamais de complexes à plusieurs cytotypes sympatriques dans leur matériel. Les espèces toujours stables («éléments anciens») représentent 90 % de la végétation en zone halophile et 71,7 % de celle de la garrigue ; de plus, dans leurs rares complexes à races allopatriques les basses valences dominent largement, ce qui confirme nos résultats et les remarques de FAVARGER (1961) sur la spécifité et l'ancienneté de la végétation méditerranéenne.

Malgré nos réticences sur ces classements bien arbitraires, à titre comparatif, nous avons appliqué les méthodes de calculs des 3 chercheurs montpelliérains (diploïdes = 2X et 2X' : nombre le plus bas du genre) à la cinquantaine d'espèces de notre échantillonnage prélevées dans des chênaies pubescentes assez typiques. Les taux obtenus de moins de 25 % de polyploïdes et 75 % environ de taxons toujours stables montrent que leurs pourcentages ne sont pas faibles, d'autant que nous avions évité certaines espèces connues pour leur fixité. Ce résultat corrobore pleinement les hypothèses sur l'ancienneté et la fragilité actuelle des chênaies caducifoliées en région méditerranéenne (FAVARGER, 1961 ; PONS, 1984 ; QUEZEL, 1985 ; PONS et QUEZEL, 1985). En contre partie, les nombreuses races polyploïdes recensées dans le Sud de la France se situent presque toujours dans les stades de dégradation, sur les marges anthropisées des forêts (chênaies mixtes souvent) et dans des biotopes assez perturbés (zones pâturées, bords de chemin, ...), ou plus généralement dans des milieux différents de ceux occupés par le cytotype dominant. Ces groupements anthropo-zoogènes favorisent presque tous les polyploïdes, en particulier : *Geranium robertianum, Vicia cracca aggr., Genista sagittalis, Lathyrus pratensis, Bromus erectus*. Comme EHRENDORFER (1980), nous pensons que les néopolyploïdes trouvent leur origine dans des conditions environnementales plus ou moins instables non loin de leurs parents, car dans les milieux stables, la présence de nombreux diploïdes et paléopolyploïdes limite leur formation. Enfin, pour donner à tous ces pourcentages une véritable échelle reflétant l'importance de la polyploïdie chez les Angiospermes, il suffit de signaler que dans une étude (en cours d'achèvement) sur une centaine d'espèces rudérales envahissantes, nous avons recensé environ 26,5 % de diploïdes très jeunes (Asteraceae pour la plupart), 17 % de polyploïdes stables et 56,5 % de complexes à plusieurs valences.

La répartition des polyploïdes se révèle donc assez aléatoire, elle correspond à une adéquation complexe entre les capacités des taxons néoformés et les facteurs plus ou moins propices du milieu. En raison de la forte concurrence avec les parents, dans un premier temps, la seule possibilité offerte aux nouveaux cytotypes réside dans la conquête de biotopes différents. Passée cette phase de plasticité écologique, une spécialisation graduelle inévitable se réalise, les polyploïdes de basses valences se comportant presque comme des diploïdes vis-à-vis de leurs descendants de plus hauts niveaux (exemples : *Geranium, Evonymus*). En fait, la réussite des polyploïdes dépend avant tout de la diversité des races et des habitats disponibles à proximité. Ceci explique en partie la fréquence des taxons néoformés dans certains sites très particuliers du Sud de la France (Var, Vaucluse, Alpes-de-Haute-Provence). Au sujet du Mont Ventoux, BARBERO *et al.* (1978) écrivent d'ailleurs : «l'on y trouve réunies, sur une surface relativement réduite, la plupart des séries de végétation représentées en France méridionale calcaire (...) avec une végétation de type mésogéen en adret, de type médioeuropéen en ubac».

DISCUSSION ET CONCLUSION

A l'inverse du règne animal, dans le monde végétal les variations chromosomiques (dysploïdie, polyploïdie et aneuploïdie) assument une fonction prépondérante dans les mécanismes de différenciation et de spéciation. Nous avons tenté ici de mettre en évidence quelques-uns des aspects les plus intéressants de ces processus (en particulier leur diversité et leurs difficultés d'approche : chronologie, causes et conséquences) et leur parallélisme fréquent avec la différenciation morphologique et écologique. L'évolution des taxons résulte de multiples phénomènes parfois obscurs, et parmi eux la polyploïdie mérite une place d'honneur (CONTANDRIOPOULOS, 1982 ; JEANMONOD, 1984). Sa compréhension nécessite d'ailleurs des recherches complémentaires au niveau des complexes jeunes (EHRENDORFER, 1980), afin de parvenir à une explication synthétique (paramètres nombreux intervenant tour à tour ou simultanément).

Les capacités d'un polyploïde dépendent en premier lieu des caractéristiques des taxons parentaux (espèces, races ou écotypes). Les allopolyploïdes (*s.l.*), engendrés lors de mélanges de flores ou de simples chevauchements d'aires, offrent une différenciation morphologique et écologique souvent supérieure à celle des autopolyploïdes. Par contre, ces derniers, très nombreux dans notre région, peuvent naître en plusieurs points du territoire de l'espèce (polytopisme), à partir de populations en déséquilibre génétique, ou par croisements intervariétaux. Même si les facteurs extérieurs jouent peut-être

un rôle direct (les chocs thermiques favorisant la création de gamètes non réduits), l'impact maximal des perturbations du milieu réside dans l'accroissement des chances de survie et d'expansion données aux cytotypes néoformés. La polyploïdie confère une plus forte diversité génétique, souvent concrétisée par un simple changement ou une augmentation des potentialités des races (polymorphisme, plasticité) qui élargissent le spectre écologique et la distribution de l'espèce : conquête de milieux différents de ceux occupés par les parents. A ce niveau interviennent la pression sélective de l'environnement et le rôle prépondérant de la compétition (avec les parents et les autres espèces du couvert végétal).

Dans ces conditions, on comprend pourquoi les pulsations climatiques du Quaternaire ont laissé une empreinte indélébile sur la plupart des aires des espèces et déterminé un gradient de migration Sud -> Nord globalement dominant en Europe non méditerranéenne (invasion des territoires neufs). Les paramètres environnementaux actuels ne suffisent pas toujours pour comprendre la répartition géographique et écologique des différents cytotypes d'un complexe : localisation disjointe de certains diploïdes notamment, aires des polyploïdes plus vastes au Nord qu'au Sud, croisements curieux, ...). Chez *Mercurialis annua* DURAND (1963) a mis en évidence d'une part un parallélisme entre la distribution de la plupart des races (2X à 14X) et des bioclimats présents, et d'autre part l'existence d'aires en relation avec d'anciennes connexions Europe-Afrique du Nord. Ce recours au passé a permis d'élucider de nombreuses situations actuelles confuses, expliquées par le rôle des évènements paléogéographiques (dérive des blocs) pour la Corse (CONTANDRIOPOULOS, 1962, 1981, 1990) et la prépondérance des facteurs historiques sur la végétation orophile (FAVARGER, 1961, 1967, 1984 ; KÜPFER, 1974 ; GALLAND, 1988). En effet, durant les glaciations d'immenses surfaces furent dénudées puis, pendant les phases de réchauffement, recolonisées successivement par des taxons très dynamiques, parmi lesquels de nombreux polyploïdes et des hybrides créés par ce gigantesque mélange de flores. De ce fait, les taxons moins vigoureux souvent diploïdes restèrent cantonnés dans des aires plus ou moins relictuelles.

Dans le domaine méditerranéen, les pulsations climatiques du Quaternaire ont eu un effet direct moins marqué, mais capital par contrecoup en conférant à cette zone un rôle exceptionnel de conservatoire végétal (FAVARGER, 1971). Cependant, à l'inverse des flores orophiles ou insulaires, dans notre région les paramètres écologiques présents ou subactuels tiennent une place déterminante dans les processus de différenciation et la répartition des espèces. Les divers stades évolutifs constatés dans les complexes étudiés (nombreux cytotypes polyploïdes récents et/ou endémiques) et les distributions variées mises en évidence prouvent la pérennité et l'importance de la pression sélective dans notre région. Aux propres capacités adaptatives des taxons s'ajoutent donc les facteurs climatiques anciens et actuels, ainsi que les spécificités écologiques régionales. La grande différenciation caryologique rencontrée dans le Midi de la France semble refléter l'existence d'une forte compétition et la présence d'habitats très diversifiés (favorisant la création et l'installation de nouvelles races). De plus, dans cette zone méditerranéenne, ô combien perturbée par une action humaine très précoce (PONS, 1984), les agressions commises par l'Homme sur l'environnement opèrent des effets assez analogues à ceux des glaciations. Car, les déforestations, les incendies, les cultures, les pâturages, les réseaux routiers, l'urbanisation, l'introduction d'espèces étrangères, les végétalisations ou les reboisements plus ou moins judicieux, etc., occasionnent des recolonisations (parfois sur de vastes superficies) et des mélanges surprenants, propices à la formation et à l'extension des polyploïdes.

En raison du manque important de données caryologiques sur la végétation méditerranéenne, ce présent travail réalise un premier «débroussaillage» qui nous permet déjà de répondre à certaines questions :

= Dans le Sud de la France, les migrations n'ont pas obéi à un gradient préférentiel, il semblerait que la flore méditerranéenne se soit en partie différenciée sur place, tout en s'étant successivement enrichie de divers éléments.

= La quantité d'endémiques (diploïdes, paléo- et mésopolyploïdes), de races relictuelles et de cytotypes de basses valences recensés prouvent que cette région constitue un centre capital de conservation. Les reliques rencontrées dans le Sud de la France se situent presque toutes dans les zones montagneuses (Mont Ventoux, Lure, Luberon, Alpes de Provence, ...), et il en est de même pour celles de l'Italie, de la Péninsule Ibérique et du Maghreb.

= Enfin, nous avons pu montrer qu'à côté de cette composante floristique ancienne, une différenciation très active et récente se poursuivait dans de nombreux complexes. Ces néopolyploïdes se développent en général dans des milieux instables, perturbés ou anthropisés, en plaine ou en altitude. Ces races néoformées qui paraissent souvent liées au calcaire, sont pour la plupart des

autopolyploïdes *s.l.*

Notre dition se caractérise donc par une grande complexité, avec un endémisme passif, par sa vocation de «refuge», et un fort endémisme actif, grâce à son rôle de foyer «novateur». Dans le Sud de la France on rencontre, non loin les uns des autres, des taxons relictuels (à protéger car ils représentent un réservoir important de variations) et des cytotypes néoformés (plus ou moins dynamiques) en voie de différenciation.

REMERCIEMENTS

Nous tenons ici à exprimer notre sincère gratitude aux nombreuses personnes qui ont participé, à divers titres, à la réalisation de ce travail. Il s'agit de Mme SEIDENBINDER M., Mlles ABOUCAYA A. et CARTIER D., Messieurs QUEZEL P., FAVARGER C., BONIN G., DONADILLE P., MOUTTE P., BOREL L. et GIRERD B., pour les récoltes de matériel *in situ*, et de Mme SEIDENBINDER M., Mlle VIGNAL C. et Mme REYNAUD C. pour les longues recherches caryologiques et micromorphologiques.

Tableau I

COMPLEXES POLYPLOIDES A UNE SEULE VALENCE DANS LE SUD DE LA FRANCE

* nombres nouveaux ; en gras les nombres comptés dans le sud de la France

Nord -> Sud

Viburnum tinus L. 2n = **36** -> 72 (var. *lucidum* Aiton : Maghreb, Sud Péninsule Ibérique)

Clinopodium vulgare L. 2n = **20** -> 40 { subsp. *villosa* (De Noé) Bothm. : Maghreb, Sud Espagne
{ «*C. integerrimum* Boriss.» : Inde

Sud -> Nord

Centranthus angustifolius (Mill.) DC. 2n = 16 (Maroc, silicicole : subsp. *maroccanus* Maire)
2n = **32** (O.-Méditerranée, calcicole : 5 taxons)

Sorbus aria (L.) Crantz 2n = **34** -> 68 (*S. leptophylla* Warb. : Pays de Galles)

Ouest -> Est

Epipactis helleborine (L.) Crantz 2n = (20?), (36) **38**, **40** (44) -> 80 (N. Inde)

Ruscus aculeatus L. 2n = **40** -> 60 (var. *angustifolia* Boiss. : Caucase, N. Iran) -> 80 (N. Inde)

Prunus spinosa L. 2n = **32** (Eurasie) et (16,24)? - 40(43,44) - 48 - 56(53,59) - 64 (Caucase)

Coronilla varia L. 2n = **24** (subsp. *varia* : Europe) -> 48 (subsp. *libanotica* : Caucase-> Liban)

Evonymus europaeus L. 2n = **32*** (Nord Espagne, France) -> 64 (Alpes -> Caucase)

Est -> Ouest

Lathyrus pratensis L. 2n = 14 (C. Asie -> Alpes-Apennin : 0 - 1200 (1500) m)
2n = **28** (S. Italie, Espagne, France, Angleterre : 0 - 2300 m)

Genista radiata (L.) Scop. 2n = 48, 50 (Italie, 300 - 1500 m) -> **96** (S.-E. France, 800 - 2000 m)

Genista sagittalis L. 2n = 48 (Balkans, Calabre), **44** (Bohême -> N. Espagne)
2n = 88 (N. et S. Espagne : subsp. *undulata* (Ern) Greuter)

Migration rayonnante

Genista cinerea aggr. 2n = 24 (C. Espagne, silicicole : subsp. *cinerascens* (Lange) Rivas-Mart.)
2n = **48** (O.-Méditerranée, calcicole : 7-8 taxons)

Eryngium campestre L. 2n = **14** -> 28 { Sud : Péninsule Ibérique, Grèce, Turquie (var. *virens* Link)
{ Nord : Allemagne, Tchécoslovaquie, Hongrie (var. *campestre*)

Euphorbia dulcis L. 2n = **12** : Sud (C. Portugal, Provence, Ligurie, Tessin : subsp. *purpurata*)
2n = 18 : Allemagne, Savoie, Suisse, Italie, Pyrénées
2n = 24 : N. Portugal (subsp. *purpurata*) ; N. et E. de l'aire (subsp. *dulcis*)

Amelanchier ovalis Med. 2n = **34** (Centre de l'aire) : subsp. *ovalis*
2n = (51) 68 (N, E et S de l'aire) : subsp. *embergeri* Favarger & Stearn

Tanacetum corymbosum (L.) Schultz.-Bip. 2n = 18 { Alpes, Carpates, Rhodopes, vers 2000 m (subsp. *clusii*)
{ Portugal à basse altitude (subsp. *corymbosum*)
2n = **36** : Toute l'Europe, 0-1000 m (subsp. *corymbosum*)

Tableau II

COMPLEXES POLYPLOIDES A PLUSIEURS VALENCES DANS LE SUD DE LA FRANCE :

*nombres nouveaux

Vicia cracca aggr.

X = 7
- *V. cracca s.s.* 2n = 14 -> 2n = 28 autotétraploïdes :
  - race de plaine 2X (Eurasie, 100-600 m), groupements primaires -> 4X (N-O. Europe, 100-1000 m), groupements secondaires
  - race de montagne 2X silicicole, 700-1500 m -> 4X orophyte calcicole (Alpes, Carpates, Caucase)

X = 6
- 2n = 12 : *V. dalmatica* Kern., Nord-Est Méditerranée, rudérale
- 2n = 12 : *V. incana* Gouan, Nord-Ouest Méditerranée, silicicole
- 2n = 24 : *V. tenuifolia* Roth, amphiploïde très répandu, calcicole au Sud de l'Europe

Coronilla minima L. (Mt. -> Plaine)
- 2n = 12 : orophyte relictuel (Pyrénées, Maroc) subsp. *minima* prostré
- 2n = 24 : autotétraploïde de moyenne montagne
- 2n = 36 : amphiploïde O.-méditerranéen de plaine : subsp. *clusii* érigé

Geranium robertianum L. (Sud -> Nord)
- 2n = 32 : subsp. *purpureum* thermophile, méditerranéo-atlantique, annuel
- 2n = 64 : subsp. *robertianum* mésophile, eurasiatique subcosm., bisannuel

Centaurea scabiosa L.
- 2n = 20 : subsp. *scabiosa* eurasiatique, indifférent au sol en général (silicicole dans le Midi)
- 2n = 40 : subsp. *calcarea* Montagnes calcaires méridionales (Sud France, Est Espagne)

Crataegus monogyna Jacq.
- 2n = (32) 34 : Eurasie
- 2n = 51 : Crimée et Var (ripisylve, autopolyploïde apomictique)

Genista pulchella Vis.
- 2n = 18 : Sud France, Dalmatie
- 2n = 24* : Vaucluse, Mont Ventoux (assez stérile)
- 2n = 36* : Alpes-de-Haute-Provence et Var (Gorges du Verdon)

Genista pilosa L.
- 2n = (20)22 (Sud), 24 (Nord et Est de l'aire)
- 2n = 44
  - var. *alpina* : silicicole, Pyrénées-Orientales
  - var. *jordanii* : calcicole, Alpes-de-Haute-Provence

Genista scorpius (L.) DC. (Ouest -> Est)
- 2n = 40 (36 à 44*) : France, Espagne (fertile ; en général sur calcaire)
- 2n = 84* : Var (autopolyploïde assez stérile ; sur dolomie)

Brachypodium rupestre (Host) R. & S.
- 2n = 18 : Basses-Alpes ; N. Italie ; Ukraine
- 2n = 36 : partout dans son aire méditerranéo-atlantique
- 2n = 45* : Var, Bouches-du-Rhône (peu fertile)

Bromus erectus Hudson (Est -> Ouest)
- 2n = 28 : Bulgarie
- 2n = 42 : Catalogne, Var, Vaucluse, Piémont, Calabre
- 2n = 56 : partout en Europe
- 2n = 70* : Vaucluse (Luberon, Mont Ventoux)
- 2n = 84 : cultures expérimentales (Portugal ?)

BIBLIOGRAPHIE

BAIASHVILI I. (1980).- Towards the karyological study of *Prunus spinosa* L. *Bull. Acad. Sci. Gruzinsk,* SSR., 100 : 645-647.

BARBERO M., P. du MERLE, G. GUENDE et P. QUEZEL (1978).- La végétation du Mont Ventoux. *La Terre et la vie*, suppl. 1 : 21-38.

BENNETT M.D. (1987).- Variation in genomic form in plants and its ecological implications. *New Phytol.*, 106 : 177-200.

BIDAULT M. (1971).- *Variation et spéciation chez les végétaux supérieurs*. Doin éd., Paris.

BIJOK K. (1955).- Karyological studies in the critical species *Chrysanthemum subcorymbosum* (Schur) Beck. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 24 : 571-581.

BOLOS O. DE et J. VIGO (1984).- *Flora dels Països Catalans* : volume I. Barcino éd., Barcelone.

BRUNSBERG K. (1977).- Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex. *Opera Bot.*, 42 : 1-78.

CARTIER D. et S. BLAISE (1981).- Répartition des races chromosomiques chez le *Lathyrus pratensis* L. *Saussurea*, 12 : 143-155.

CESCA G. (1961).- Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle Euphorbiaceae. I : su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della Toscana. *Caryologia*, 14 : 79-110.

CHRTKOVA-ZERTOVA A. (1973).- Cytotaxonomic study of the *Vicia cracca* complex. Czechoslovak taxa. *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 8 : 67-93.

CONTANDRIOPOULOS J. (1962).- Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. I. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 32 : 1-350.

CONTANDRIOPOULOS J. (1978).- Contribution à l'étude cytogéographique du genre *Globularia* L. *Rev. Biol.- Ecol. médit.*, 5 : 3-14.

CONTANDRIOPOULOS J. (1981).- Endémisme et origine de la Flore de la Corse : Mise au point des connaissances actuelles. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.*, 20 : 187-230.

CONTANDRIOPOULOS J. (1982).- Remarques sur la spéciation. *Bot. Chron.*, 2 : 5-17.

CONTANDRIOPOULOS J. (1990).- Spécificité de l'endémisme corse. *In «Biological aspects of Insularity»*, Rome 1987. Atti dei Convegni Lincei, 85 : 393-416.

DEWET J.M. (1980).- Origins of polyploids. *In* LEWIS W. H. : *«Polyploidy : Biological relevance»*, p. 3-16. Plenum Press, New York.

D'OVIDIO R. et F. LUCCHESE (1986).- Chromosomal races in the *Brachypodium rupestre* complex in Italy. *Ann. Bot.*, 44 : 175-180.

DURAND B. (1963).- *Le complexe* Mercurialis annua *L.* s. lat. : *une étude biosystématique*. Thèse, Montpellier.

EGOLF D.R. (1962).- A cytological study of the genus *Viburnum. J. Arnold Arboretum*, 43 : 132-172.

EHRENDORFER F. (1962).- Cytotaxonomische Beïtrage zur genese der Mitteleuropaïschen Flora und Vegetation. *Ber. dt. bot. ges.*, 75 : 137-152.

EHRENDORFER F. (1980).- Polyploidy and distribution. *In* LEWIS W.H.,*«Polyploidy : Biological relevance»*, p. 45-60. Plenum Press, New York.

FAVARGER C. (1961).- Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique. *Ber. geobot. Forsch Inst. Rübel*, 32 : 119-146.

FAVARGER C. (1967).- Cytologie et distribution des plantes. *Biol. Rev.*, 42 : 163-206.

FAVARGER C. (1971).- Relation entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation sub-méditerranéenne d'Europe Centrale. *Boissiera*, 19 : 49-168.

FAVARGER C. (1975).- Données caryologiques concernant la flore des pays méditerranéens. Conclusions et suggestions pour l'avenir. *In «La flore du bassin méditerranéen, essai systématique synthétique»*. p. 239-244. Ed. C.N.R.S. Paris.

FAVARGER C., N. GALLAND et P. KÜPFER (1979).- Recherches cytotaxonomiques sur la flore orophile du Maroc. *Nat. monsp.*, sér. Bot., 29 : 1-64.

FAVARGER C. et W. T. STEARN (1983).- Contribution à la cytotaxonomie de l'*Amelanchier ovalis* Medikus (Rosaceae). *Bot. J. L. Soc.*, 87 : 85-103.

FELBER F. (1988).- Distribution des cytodèmes d'*Anthoxanthum odoratum* L. *s.l.* en France et dans les régions limitrophes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 135 : 281-293.

FERNANDES A. et M. QUEIROS (1971).- Contribution à la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. II : Compositae. *Bol. Soc. Brot.*, 45 : 5-122.

FORISSIER R. (1973).- *In* IOPB chromosome number reports. *Taxon*, 22 : 647-654.

FORISSIER R. (1975).- *Idem. Taxon*, 24 : 143-146 et 671-678.

FROST S. (1958).- The geographical distribution of accessory chromosomes in *Centaurea scabiosa*. *Hereditas*, 44 : 75-111.

GALLAND N. (1988).- Recherches sur l'origine de la flore orophile du Maroc (étude caryologique et cytogéographique). *Trav. Inst. Scient. Rabat*, Sér. Bot., 35 : 1-168.

GARDOU C. (1969).- Caryosystématique des Centaurées de la section *Acrocentron* (Cass.) O. Hoffm. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 116 : 29-38.

GLADKOVA V. N. (1968).- Karyological studies on the genera *Crataegus* L. and *Cotoneaster* Medik (Maloideae) as related to their taxonomy. *Bot. Zurn.*, 53 : 1263-1273.

GOLDBLATT P. (1980).- Polyploidy in Angiosperms : Monocotyledons. *In* LEWIS W. H.*«Polyploidy : Biological relevance»*, p. 219-239. Plenum Press, New York.

GORENFLOT R. et P. RAICU (1980).- *Cytogénétique et évolution.* Masson éd., Paris, 181 p.

GRANT V. (1971).- *Plant speciation.* Columbia Univ. Press, New York, 435 p.

GUINOCHET M. (1938).- *Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes).* Thèse, Lyon.

GUSTAFSSON A. (1947).- Apomixis in higher plants. Part II, III. *Acta Univ. Lundensis*, Avd. 2, 43 : 71-173 et 183-370.

HAGERUP O. (1932).- Über polyploidie in Beziehung zu Klima, Okologie und Phylogenie. *Hereditas*, 16 : 19-40.

HASKELL G. (1952).- Polyploidy, ecology and the British flora. *J. Ecol.*, 40 : 265-302.

JEANMONOD D. (1984).- La spéciation. *Candollea*, 39 : 151-194.

KOZUHAROV S. et A. PETROVA (1976).- Chromosome studies of the higher plants with euroasiatic distribution in Bulgaria. *Fragm. Florist. Geobot.*, 22 : 300-322.

KÜPFER P. (1974).- Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera*, 23 : 1-322.

LABADIE J. (1974).- *Contribution à l'étude caryosystématique des espèces halophiles du littoral languedocien.* Thèse, Montpellier.

LAMADE E. (1988).- *Comparaison des cytotypes tétraploïde et pentaploïde de l'espèce* Holcus mollis *L. en région parisienne. Aspect, biosystématique et écophysiologie.* Thèse, Université Paris-Sud, Centre d'Orsay.

LEWIS W.H. (1980a).- Polyploidy in Angiosperms : Dicotyledons. *In* LEWIS W.H., «*Polyploidy : Biological relevance*», p. 241-268. Plenum Press, New York.

LEWIS W.H. (1980b).- Polyploidy in species populations. *In* LEWIS W.H., *«Polyploidy : Biological relevance»*, p. 103-144. Plenum Press, New York.

LÖVE A. et D. LÖVE (1949).- The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. *Portugal. Acta biol.*, ser. A, R.B. GOLDSCHMIDT Vol. : 273-352.

LÖVE A. et D. LÖVE (1971).- Polyploïdie et géobotanique. *Nat. Canad.*, 98 : 469-494.

LUMARET R. (1981).- *Structure génétique d'un complexe polyploïde :* Dactylis glomerata *L.* Thèse, Montpellier.

LUMARET R. (1988a).- Adaptive strategies and ploidy levels. *Acta Oecologica / Oecol. Plant.*, 9 : 83-93.

LUMARET R. (1988b).- Cytology, genetics, and evolution in the genus *Dactylis*. *Critical Rev. Plant Sc.*, 7 : 55-91.

MAGULAEV A. J. (1980).- Chromosome numbers of some Fabaceae in the North Caucasus. *Bot. Zurn.*, 65 : 836-843.

MATHER K. (1937).- Notes on the cytology of some *Prunus* species. *Genetica*, 19 : 143-152.

NATARAJAN G. (1977).- *Contribution à l'étude caryosystématique des espèces de la garrigue languedocienne*. Thèse, Montpellier.

PERDIGO M.-T. (1981).- Contribution à l'étude cytotaxinomique du genre *Eryngium* L. *Rev. Biol.-Ecol. médit.*, 8 : 3-12.

PETROVA S. (1977).- *In* PROKUDIN Y. *et al.* : "*Grasses of the Ukraine*". Kiev.

PIGNATTI S. (1960).- Il significato delle specie poliploidi nelle associazioni vegetali. *Atti Istit. Venet., Sc. mat. et natur.*, 118 : 75-98.

POJAR J. (1973).- Levels of polyploidy in four vegetation types of south western British Columbia. *Can. J. Bot.*, 51 : 621-628.

PONS A. (1984).- «L'homme en tant que facteur écologique». *Bull. Ecol. humaine*, 2 : 27-35.

PONS A. et P. QUEZEL (1985).- The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *Geobotany*, 7 : 25-43.

QUEIROS M. (1974).- Contribuicao para o conhecimento citotaxonomico das Spermatophyta de Portugal. VII : Umbelliferae. *Bol. Soc. Brot.*, 48 : 171-186.

QUEZEL P. (1957).- Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. *Encyclop. Biogéogr. et Ecol.*, 10 : 1-143.

QUEZEL P. (1985).- Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. *Geobotany*, 7 : 9-24.

RASHID S. A. (1969).- *Contribution à l'étude caryosystématique des halophytes et psammophytes de la zone littorale languedocienne*. Thèse, Montpellier.

REESE G. (1958).- Polyploidie und Verbreitung. *Zeitsch. Bot.*, 46 : 339-354.

REESE G. (1969).- Cytotaxonomische untersuchungen an di- und tetraploiden sippen von *Eryngium campestre* L. *Österr. Bot. Z.*, 117 : 223-247.

RIVAS-GODAY S. et S. RIVAS-MARTINEZ (1967).- Matorales y tomillares de la Peninsula Iberica comprendidos en la clase *Ononido-Rosmarinetea* Br.-Bl. 1947. *An. Inst. bot. Cavanilles*, 25 : 1-197.

ROUSI A. (1961).- Cytotaxonomical studies on *Vicia cracca* L. and *V. tenuifolia* Roth. I : Chromosome numbers and karyotype evolution. *Hereditas*, 47 : 81-111.

ROUSI A. (1973).- *Idem.* III : The relation between karyotype and morphology. *Ann. Bot. Fenn.*, 10 : 89-96.

SANUDO A. (1979).- Chromosome variability in the Genisteae (Adams.) Benth. (Leguminoseae). *Webbia*, 34 : 363-408.

SEIDENBINDER M. (1989).- *Différenciation et adaptation de certaines Angiospermes en région méditerranéenne (Sud de la France)*. Thèse, Aix-Marseille I.

SEN S. (1978).- Evolution and affinity of the genera *Ruscus* and *Asparagus*. *J. Indian Bot. Soc.*, 57 : 232-238.

SOKOLOVSKAYA A. P. et N. S. PROBATOVA (1979).- Chromosome numbers of some grasses (Poaceae) of the USSR flora. III. *Bot. Zurn.*, 63 : 1245-1258.

SPARROW A.H., L.A. SCHAIRER et R.C. SPARROW (1963).- Relationships between nuclear volumes, chromosome numbers, and relative radiosensitivities. *Sciences*, 141 : 163-166.

SPARROW W.H., S.S. SCHEMMER et P.J. BOTTINI (1971).- The effect of external gamma radiation from radioactive fall-out on plants with special reference to crop radiation. *Radiation Botany*, 11 : 85-118.

STEBBINS G.L. (1942).- Polyploid complexes in relation to ecology and the history of floras. *Am. Nat.*, 76 : 36-45.

STEBBINS G.L. (1947).- Types of polyploids : their classification and significance. *Advanc. genet.*, 1 : 403.

STEBBINS G.L. (1950).- *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York.

STEBBINS G.L. (1971).- *Chromosomal evolution in Higher Plants*. Addison-Wesley ed., Massachusetts.

SWAMINATHAN M.S., V.L. CHOPRA et S. BHASKARAN (1962).- Chromosome aberrations and the frequency and spectrum of mutations induced by ethyl methane sulphonate in barley and wheat Indian. *Indian genet. Pl. Breed.*, 22 : 199-207.

SWANSON C.P. (1963).- *Cytology and cytogenetics*. Academic Press, New York.

TAL M. (1980).- Physiology of polyploids. *In* LEWIS W.H., *«Polyploidy : Biological relevance»*, p. 61-76. Plenum Press, New York.

TISCHLER G. (1934).- Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Arten Schleswig-Holsteins mit Ausblicken auf andere Florengebiete. *Bot. Jahrb.*, 67 : 1-36.

TISCHLER G. (1955).- Der Grad der polyploidie bei den Angiospermen in verschiedenen Grossarealen. *Cytologia*, 20 : 101-118.

TOMKINS D. J. et W. F. GRANT (1978).- Morphological and genetics factors influencing the response of weed species to herbicides. *Can. J. Bot.*, 56 : 1466-1471.

VERLAQUE R. (1991).- Modalités de la spéciation chez les Genisteae. *In Simposi Intern. Botanica «Pius Font i Quer»*, (Espagne, Lerida) 30 p. (sous presse)

VERLAQUE R., M. SEIDENBINDER et P. DONADILLE (1983a paru en 1987).- Recherches cytotaxonomiques sur la spéciation en région méditerranéenne. I : Espèces à nombre chromosomique stable. *Rev. Biol.-Ecol. médit.*, 10 : 273-289.

VERLAQUE R., C. VIGNAL et M. SEIDENBINDER (1983b paru en 1987).- *Idem*. II : Espèces dysploïdes. *Ibid.* : 291-313.

VERLAQUE R., M. SEIDENBINDER et C. REYNAUD (1983c paru en 1987).- *Idem*. III : Espèces aneuploïdes. *Ibid.* : 315-346.

VIJ S. P. et G. C. GUPTA (1975).- Cytological investigations into West Himalayan Orchidaceae. I : Chromosome numbers and karyotypes of taxa from Kashmir. *Cytologia*, 40 : 613-621.

WARBURG E. F. (1952).- *In* CLAPHAM A. R., T. G. TUTIN et E. F. WARBURG : *Flora of the British Isles*. Cambridge University Press.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 113-121

Le climat de l'Olivier (*Olea europaea* L.)

Charles BALDY*

RESUME

L'Olivier est souvent pris comme plante-repère des limites climatiques de la zone méditerranéenne. Il accepte bien des variations très importantes de pluviosité et de températures extrèmes, mais souffre des fortes gelées hivernales. On le rencontre aussi dans d'autres régions du monde, dont certaines ont des régimes climatiques bien différents, avec de bons rendements. L'arbre peut supporter de fortes sécheresses saisonnières, mais il ne peut produire de bons rendements qu'avec une alimentation en eau adéquate, de l'ordre de 0,3 ou 0,4 fois l'évapotranspiration potentielle.

MOTS-CLES : Olivier, *Olea europea* L., méditerranée, zonation, limites climatiques, pluie, température, rayonnement, bilan hydrique

SUMMARY

Olive tree is often taken as reference plant of climatic limites in mediterranean zone. It accepts well significant variations of rainfall and extreme temperatures, but suffers from severe frosting during winter. It is also found, with good yields, in other regions of the world, many of which have very different climatic regimes. The tree can support severe seasonal drought but it cannot produce good yield if not provided with adequate water in the order of 0,3 or 0,4 of potential evapotranspiration.

KEY WORDS : Olive tree, *Olea europea* L., zoning, climatic limits, rainfall, temperature, insolation, water balance

INTRODUCTION

L'Olivier est l'une des plus anciennes cultures caractéristiques du Bassin méditerranéen. Actuellement 98 % des olivettes s'y rencontrent, mais sa zone de culture s'étend aussi plus à l'est, du littoral de la Mer Noire aux contreforts de l'Himalaya.

Il a été introduit dès le seizième siècle, dans plusieurs régions : en Amérique du Nord, au SW des Etats Unis, au Mexique, et en Amérique du Sud, au Pérou, au Chili, au Brésil, en Uruguay et en Argentine. Ce dernier pays en compte environ 70 000 ha, presque totalement irrigués, dans les Provinces Andines (entre Mendoza et Jujuy) et à Córdoba. En fait, chaque pays latino-américain a des vergers d'oliviers dans les zones climatiques où sa culture est possible.

Plus récemment, l'olivier a été introduit en Australie, en Afrique du Sud, en Angola et en Chine, sous des climats souvent très différents de ceux du Bassin méditerranéen, ce qui montre la remarquable plasticité de l'espèce (LOUSSERT & BROUSSE, 1978 ; BALDY, 1986).

SITUATION DES PRINCIPALES ZONES OLEICOLES

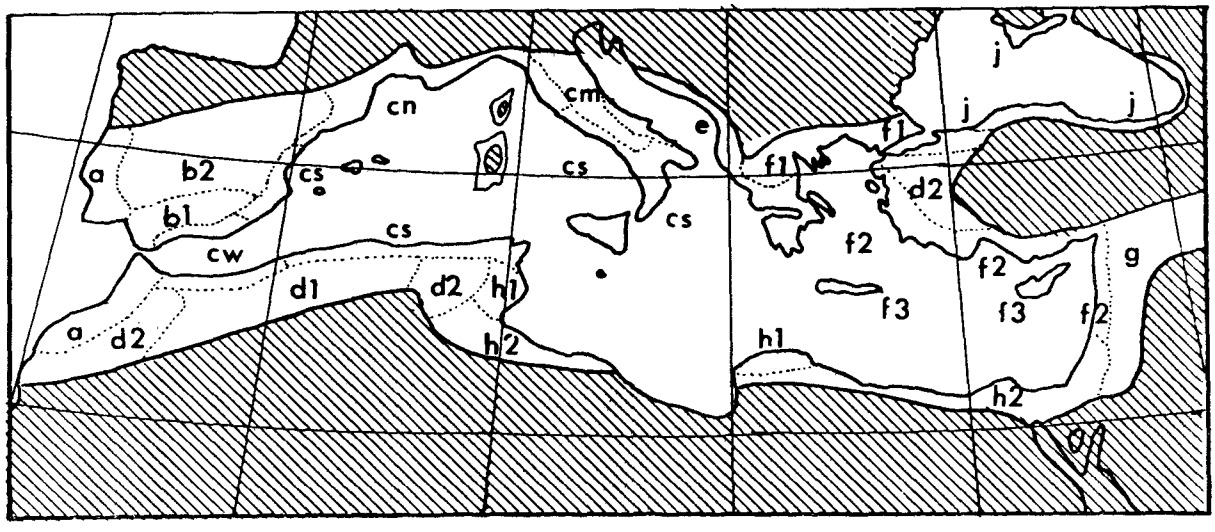
Nous les situerons par rapport aux grandes zones climatiques du Bassin méditerranéen, et

* Bioclimatologiste
INRA-LECSA, Place Pierre Viala
34060 MONTPELLIER Cedex 1

de ses extensions orientales, les régions Pontique et Irano-himalayenne. On verra ensuite ses zones *pseudo-méditerranéennes* d'introduction de Californie, du Chili, d'Afrique du Sud, et d'Australie, et enfin comment des oliviers prospèrent sous des climats à pluies estivales, au Mexique, dans diverses régions d'Amérique du Sud, mais aussi au Sud de l'Angola, ou en Chine (BALDY, 1984, 1986).

Le Bassin méditerranéen

La Carte 1 délimite les principales zones climatiques du Bassin méditerranéen. Quelques diagrammes ombro-thermiques, repérés sur la carte, explicitent les différences climatiques existant entre ces zones.



Carte 1.- Principales zones climatiques favorables à la culture de l'olivier en Méditerranée et en Mer Noire.

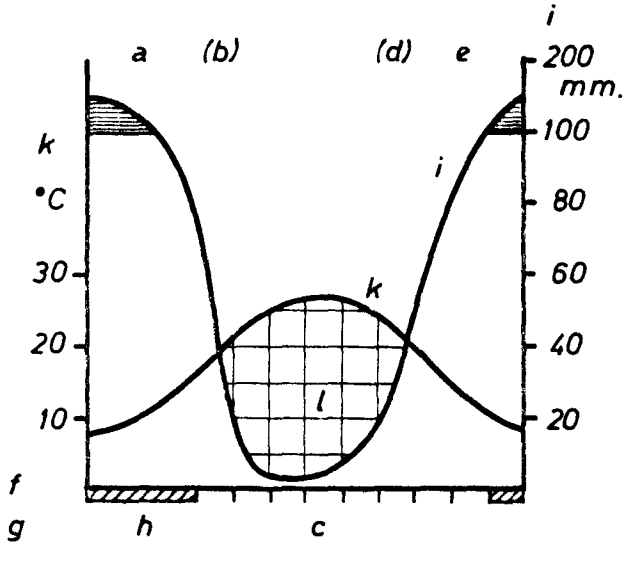


Figure 1.- Légende des climogrammes. (a) Nom de la station ; (b) altitude ; (c) mois ; (d) T. moyenne annuelle °C ; (e) Pluie moyenne annuelle ; (f) Température minimale du mois le plus froid ; (g) minimum absolu observé ; (h) durée du risque de gel ; (i) : Pluies mm; (k) températures °C ; (l) «déficit pluvial» mensuel (P = 2T).

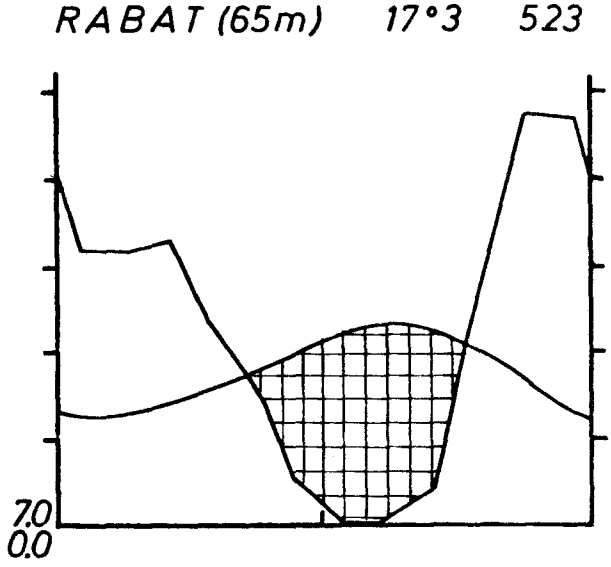


Figure 2.- RABAT. forte influence de l'Atlantique. Pluies d'octobre à mai, assez faible amplitude des températures annuelles.

(a) Franges atlantiques, du Sud du Portugal au Maroc : il s'agit d'un climat *quasi-méditerranéen,* car il se trouve sous l'influence dominante de l'Océan Atlantique et de ses courants marins, qui provoquent une humidité estivale de l'atmosphère. Celle-ci suffit à expliquer l'importance de maladies assez spécifiques à la zone, comme la «rogne» par exemple (figure 2, RABAT).

(b1) Le climat andalou peut être considéré comme l'un des plus favorables à l'olivier. Il comporte cependant des caractères différenciés entre Séville, Cordoue, Jaen et Grenade, par exemple (figure 3, GRENADE).

(b2) La Meseta espagnole présente des variations importantes du sud au nord et d'ouest en est. L'olivier y est limité par l'altitude (en gros 1000 m), et l'orientation des pentes : sud et sud-est sont plus favorables dans l'ensemble (figure 4, OCAÑA).

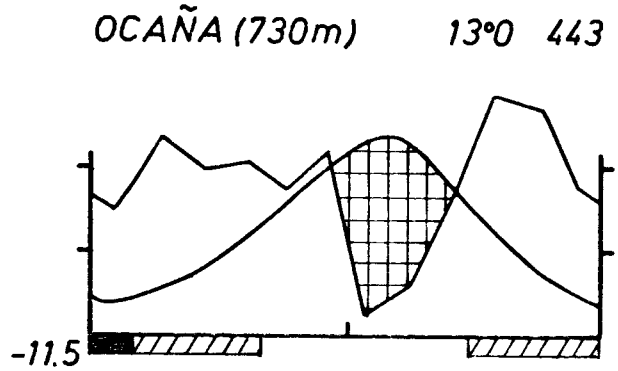


Figure 4.- OCAÑA. Situation en altitude sur la Meseta. Pluies faibles, réparties sur l'année, à minimum estival. Forte amplitude thermique et risques importants de gelées.

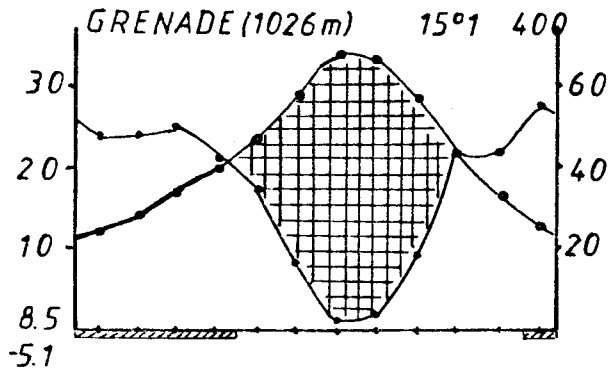


Figure 3.- GRENADE. climat andalou montagnard. Forte pluviosité, avec orages estivaux.

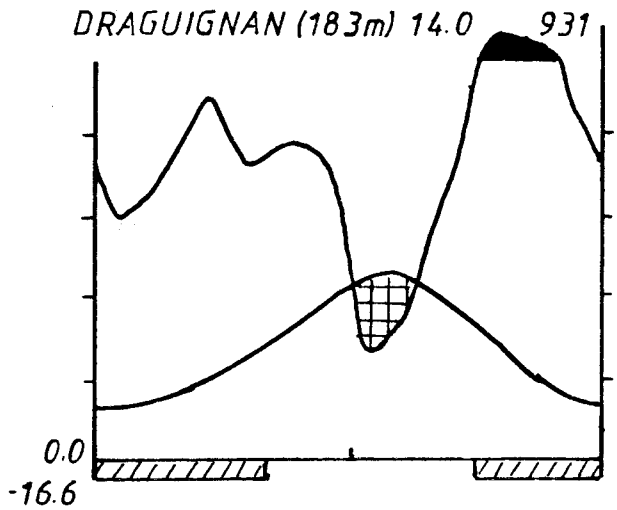


Figure 5.- DRAGUIGNAN. Climat de Méditerranée du nord. Eté sec, à orages violents assez fréquents. Noter la durée de la période de risque de gelée.

(c) Regroupe l'ensemble de la Méditerranée occidentale.

(cn) Correspond à la limite nord de l'Olivier. La zone s'étend de la Catalogne à la Toscane (en passant par la Provence) (figure 5, DRAGUIGNAN).

(cm) Recouvre les zones les plus continentales de l'Italie centrale, de la Sicile, de la Sardaigne et de la Corse ; elles se rapprochent à beaucoup d'égards des caractéristiques (b2) de la Meseta espagnole.

(cs) Cette vaste zone a un climat estival moins aride que la partie occidentale (cw) du Bassin. Elle s'étend de Valence (Espagne) à la Kabylie et au Nord de la Tunisie (figure 6, ALGER).

(cw) Comporte des zones sub-littorales de la Méditerranée occidentale, peu arrosées dans l'ensemble, en raison de l'abri dû à l'Atlas marocain et à la Chaine bétique (figure 7, ALMERIA).

(d) Les hautes Plaines d'Algérie sont marginales pour l'oléiculture, en raison de leur altitude (800 à 1000 m), mais plus encore de leur *continentalité.* Des plantations y existent en situations privilégiées. La Tunisie centrale, moins élevée (300 à 1000 m), plus influencée par la Méditer-

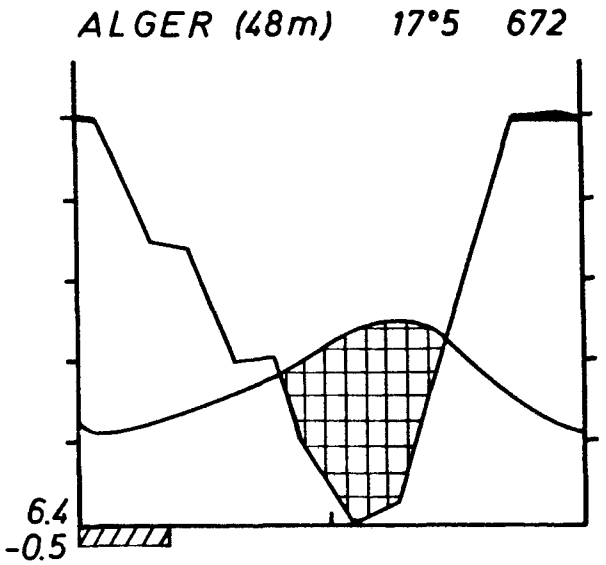


Figure 6.- ALGER. Régime de pluies assez bien réparti ; seul juillet est statistiquement sec.

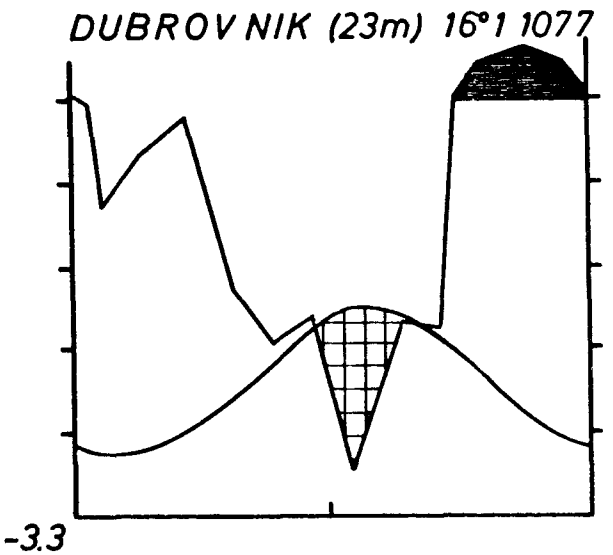


Figure 9.- DUBROVNIK. Régime de pluies automne-printemps, à fort maximum automnal ; on observe des pluies estivales.

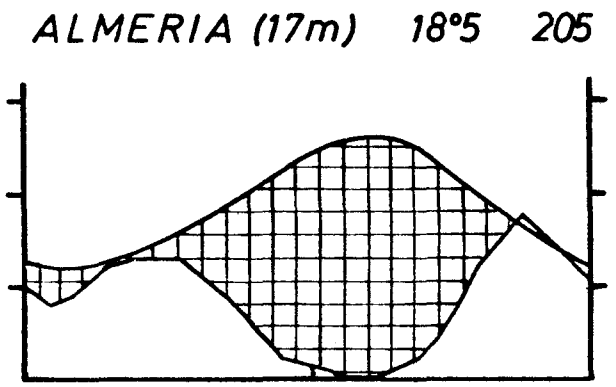


Figure 7.- ALMERIA. Situation très sèche ; effet de foehn dû à la cordillière bétique : forte amplitude thermique.

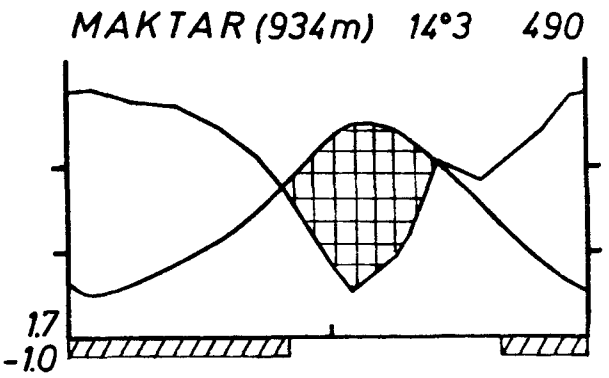


Figure 8.- MAKTAR. Pluies réparties sur toute l'année ; en été, orages fréquents. La forte amplitude thermique annuelle traduit la continentalité du lieu. Longue période

ranée Orientale, a porté pendant l'époque romaine une forêt d'oliviers importante. Erosion des sols, déboisement massif, accentuation des extrêmes climatiques et risques de grêle réduisent aujourd'hui son importance économique (figure 8, MAKTAR).

(e) Le climat dinarique se caractérise par une forte pluviosité, un simple *minimum pluvial* estival, et des froids hivernaux parfois très marqués ; l'oléiculture s'y concentre sur le littoral et les îles (figure 9, DUBROVNIK).

(f) Le climat de la Mer Ionienne peut être subdivisé en deux :

(f1) Au nord, les oliviers sont à la limite de leur zone de culture ; ils ne se développent réellement qu'en situations relativement protégées.

(f2) Au sud, on situe généralement l'origine de l'oléiculture méditerranéenne. Cette vaste région comporte des situations littorales et sub-littorales : Attique, Thessalie et Péloponèse, Sporades et Cyclades, Anatolie occidentale, plaines littorales d'Izmir à la Cilicie, montagne Alaouite et Mont Liban, et va jusqu'en Galilée : les caractéristiques communes sont des pluies essentiellement hivernales, et des étés généralement très secs, avec une forte humidité de l'air en zones maritimes ; les hivers, très doux sur le littoral, sont beaucoup plus froids dès qu'on

entre dans les terres, même à faible altitude. (figure 10, BEYROUTH).

(f3) Les îles de Crète et de Chypre, peuvent être séparées de l'ensemble précédent en raison des effets maritimes ; on peut y décrire différents micro-climats.

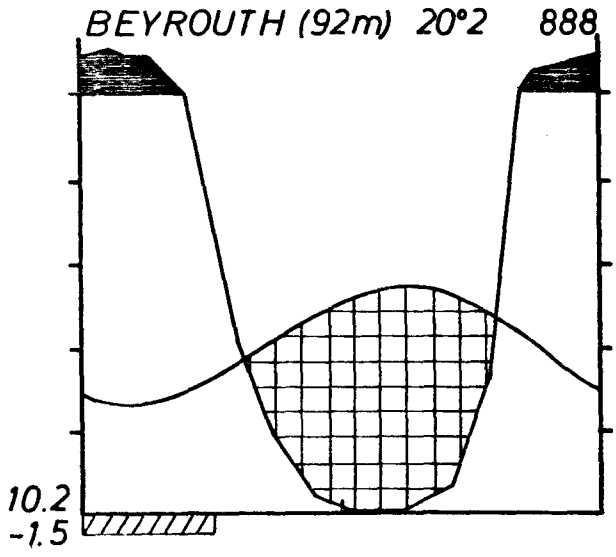


Figure 10.- BEYROUTH. Régime de pluies unimodal hivernal. Situation littorale à faible amplitude annuelle des températures moyennes. Un risque de gelée hivernale existe.

(g) A l'intérieur des terres, de l'est de la Méditerranée, jusqu'au pied du Zagros, la zone souvent nommée le «Croissant fertile» passe progressivement d'un climat méditerranéen semi-aride à aride, à été très sec et fortes amplitudes thermiques jour-nuit, à un climat sub-désertique. On y observe des effets de foehn dans sa partie occidentale comme au nord-est (Kurdistan turc). Les pluies estivales sont plus marquées dans les Kurdistan iraquien et iranien (figure 11, IDLIB).

(h1) La zone située au Sud-est de la Méditerranée orientale est généralement semi-aride ou aride, à l'exception d'îlots» comme le Djebel el Akhdar, en Lybie, ou les montagnes de Judée-Samarie, en Palestine (figure 12, JERUSALEM) et le Nord-ouest de la Jordanie. On observe une décroissance des pluies pendant le semestre estival d'ouest en est (figures 13 et 14, SFAX et GAZA).

(h2) En zones sahariennes, on trouve des cultures d'oliviers, particulièrement en Tunisie et en Egypte. Elles sont conduites à l'irrigation.

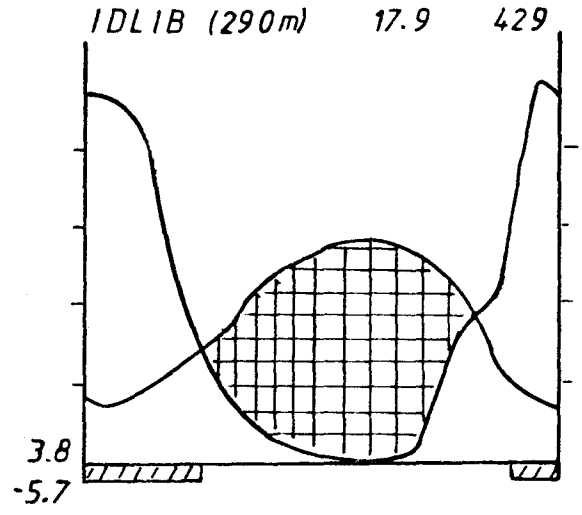


Figure 11.- IDLIB. Régime de pluies unimodal. Forte amplitude thermique annuelle et risque de gelée de décembre à mars.

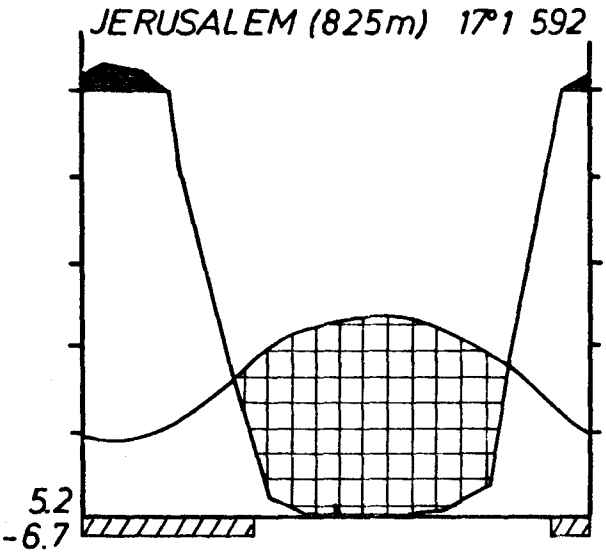


Figure 12.- JERUSALEM. Régime unimodal de pluies hivernales ; sécheresse estivale absolue. Risque de gel de décembre à avril

(j) Les littoraux de la Mer Noire le long de la Chaîne Pontique, au Sud, de la Chaîne Taurique de Crimée, au Nord, et du Caucase occidental, à l'est, ont des climats qui n'ont rien de méditerranéen, avec des pluies d'été importantes et des épisodes hivernaux souvent très froids. Ils constituent cependant un ensemble traditionnel de zones oléicoles.

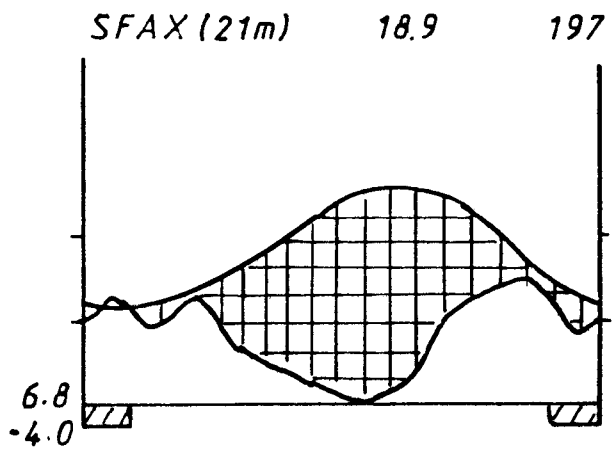


Figure 13.- SFAX. Pluies irrégulières tombant en toute saison, sauf en juillet. Faible risque de gelée en décembre et janvier.

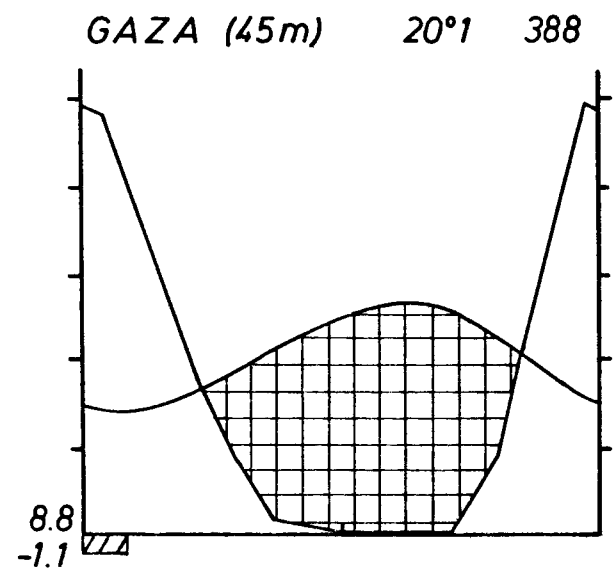


Figure 14.- GAZA. Climat comparable à celui de Jérusalem, plus littoral, moins pluvieux. Sécheresse totale pendant au moins 4 mois. Petit risque de gelée en janvier.

Les plateaux iraniens et afghan, jusqu'à l'Himalaya

Les zones oléicoles de l'ensemble Irano-Sindhien sont très marginales sur le plan des échanges internationaux : il s'agit surtout d'*oasis* irriguées ou de zones d'altitude.

Les climats pseudo-méditerranéens

Plusieurs zones des faces occidentales des continents : Californie, Chili, Afrique du Sud

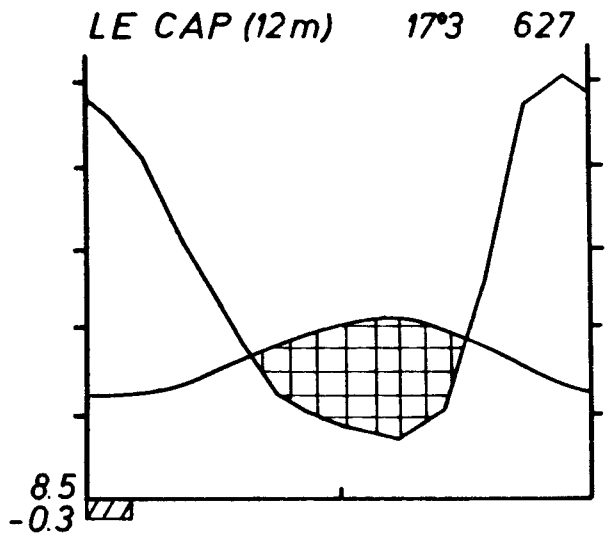


Figure 15.- LE CAP. Climat de type méditerranéen (dans l'hémisphère sud, l'année est représentée de juillet à juin). Faible risque de gelée en juillet.

(figure 15, LE CAP), et Australie occidentale, ont des climats pseudo-méditerranéens et on y rencontre logiquement des oliviers introduits par les colonisateurs, comme aussi dans certaines zones sub-tropicales : l'Angola, l'ensemble des Pays andins y compris le nord-ouest de l'Argentine, sud du Brésil et nord du Mexique. Il est probable que l'olivier pourrait croître dans d'autres zones analogues, comme par exemple le Sud de Madagascar.

L'olivier en Chine

Plusieurs zones ont été retenues récemment par le Gouvernement chinois pour y développer (ou tenter d'y développer) une oléiculture en climat de mousson à hiver froid et été très pluvieux. On possède peu d'informations sérieuses sur les résultats agronomiques de ces introductions.

LES EXIGENCES CLIMATIQUES DE L'OLIVIER

Les caractéristiques locales du climat influencent fortement le comportement de l'Olivier. On peut distinguer :

Des exigences photopériodiques

L'olivier croît normalement dans les zones sub-tropicales et méditerranéennes : on le rencontre entre 22 et 45 °N, dans l'hémisphère nord. En altitude, sa culture s'étend jusqu'à l'équateur, dans les Andes. Dans l'hémisphère sud, il

existe de l'Equateur (en altitude) au 37ème parallèle, au Chili, et en Argentine) ; il prospère aussi sur les hauts plateaux du sud de l'Angola, en Afrique du Sud et en Australie.

Il semble donc que l'espèce *Olea europea*, ou au moins certaines variétés ou cultivars bien adaptés, est susceptible de fructifier plus ou moins régulièrement, quel que soit le régime photopériodique de la région : plus qu'à la photo-période, l'espèce paraît sensible aux variations thermo-périodiques (extrêmes jour-nuit et amplitudes entre saisons).

Le rayonnement solaire

L'Olivier exige de fortes quantités d'énergie solaire pour assurer son développement reproductif et surtout une fructification normale. Dans les zones de production optimale, l'énergie solaire incidente décadaire moyenne pendant les phases de différenciation des bourgeons à fruit, de floraison puis de fructification, demeurent régulièrement supérieures à 1800 J cm^{-2} par jour (BALDY & TRIGUI, 1981 ; TRIGUI, 1987).

L'Olivier paraît bien profiter de périodes de ciel variable (passages nuageux) ou un peu brumeux, qui augmentent considérablement le pourcentage de rayonnement diffus dans le rayonnement global, car la pénétration du rayonnement dans la végétation est notablement améliorée. Rappelons que la majeure partie de la nouaison des olives s'effectue à moins de 50 cm de la périphérie de la frondaison, c'est-à-dire dans la zone de plus forte insolation (TRIGUI, 1987).

Les pluies

Il est difficile de citer un arbre fruitier plus plastique que l'olivier sur le plan de l'alimentation en eau par les pluies : on rencontre des vergers aussi bien dans des zones qui reçoivent plus de deux mètres de précipitations, comme en Dalmatie, que moins de 200 mm de pluies irrégulières, dans les régions de Sfax (Tunisie), de Marsah-Matrouh (Egypte), ou du Neguev (Israël).

Il ne semble pas que des pluies d'été soient réellement défavorables aux oliviers : on observe, les années assez ensoleillées, d'excellentes récoltes dans le bassin du Paraná, en Argentine comme en Uruguay ou au Brésil. Les olivettes implantées en Chine ont un régime de pluies analogue, comme aussi celles d'Angola ou du Pakistan.

Les olivettes irriguées des zones arides ou désertiques d'Argentine (entre 200 mm à Mendoza et moins de 50 mm dans certains secteurs de la Province de la Rioja) affichent des rendements spectaculaires avec la variété Arauco : jusqu'à 500 kg par arbre (et 30 ou 35 t/ha !) ; le saisonnement est très important, mais des méthodes de taille et de récolte peu soignées l'expliquent, au moins partiellement.

Les températures

Si l'olivier a une grande plasticité en ce qui concerne la photopériode et la quantité (et la répartition) des pluies annuelles, il n'en va pas de même des températures.

Il semble (encore qu'aucune expérimentation réellement probante ne soit actuellement disponible) que l'olivier a besoin d'amplitudes thermiques jour-nuit supérieures à 10°C, pendant au moins une partie de son cycle annuel : ces amplitudes doivent s'accompagner de températures minimales suffisamment basses pendant la phase d'induction florale et jusqu'à la floraison (inférieures à 7°C en indices actinothermiques) pendant au moins 2 ou 3 mois.

L'olivier est également sensible aux très fortes températures estivales, bien qu'il s'agisse d'un arbre *thermophile* : il ne commence à présenter des dommages (affectant surtout la durée de vie de son feuillage), qu'au delà de *températures de surface* nettement supérieures à 50°C. Ces dernières sont généralement alors supérieures de près de 10 °C de celles de l'air. Pendant ces périodes, il ferme ses stomates, et certains cultivars enroulent plus ou moins leurs limbes et/ou présentent la face «inférieure» pileuse de ceux-ci au soleil.

Comme la plupart des oléacées, le développement reproductif de l'olivier est donc étroitement lié à des rythmes thermopériodiques : *Olea europea* est la seule espèce de régions *tempérées* du genre ; sa *cousine*, *Olea chrysophylla*, supporte des contraintes thermiques très grandes dans certaines régions d'Afrique de l'Est.

L'olivier, plante sub-tropicale, est assez sensible au froid. Il a des troubles de comportement dès que les températures nocturnes restent inférieures à -5°C pendant plusieurs heures. Les dégâts augmentent avec l'aggravation du gel : perte de la plupart des feuilles à -12°C ; destruction des parties aériennes et éclatement du bois, à -17°C.

Le fait que l'olivier n'ait pas de vraie dormance hivernale explique que ses tissus libériens restent assez fortement hydratés ; ses faibles réserves hydro-carbonées font qu'il a des possibilités limitées de transformation d'amidons en

Tableau 1

Critères thermiques de l'Olivier
(LOUSSERT et BROUSSE, 1978, modifié)

Stades de développement	Températures sous abri
Mort de l'arbre par gel	<- 17 °C
Gelée des parties aériennes (en hiver)	<- 12 °C
Risque de gel des parties aériennes au printemps	-5 à -7 °C
Zéro de végétation	9 à 10 °C
Température moyenne pendant le développement des inflorescences	14 à 15 °C
Température moyenne optimale à la floraison	18 à 20 °C
Température moyenne optimale pendant la fécondation	20 à 25 °C
Arrêt de végétation : températures maximales acceptables	> 38 °C
Risque de brûlures des feuilles	> 40 °C

sucres à chaine courte qui augmenteraient la turgescence des feuilles. Cependant, si le froid s'établit puis disparaît lentement (temps couvert pendant le jour, ou chute de neige) les dégâts sont beaucoup plus faibles, à température minimale égale, que par temps clair. Le tableau 1 résume les effets connus de la température sur le développement de l'olivier.

Evapotranspiration réelle maximale

L'olivier, plante méditerranéenne bien adaptée à des situations semi-arides ou même arides, a un «comportement hydrique» très économe : diverses expériences conduites dans des conditions différentes, ont mis en évidence que l'arbre trouve son optimum de fonctionnement et de comportement à des niveaux d'évapotranspiration réelle maximale (ETRM) très inférieurs à l'évapotranspiration potentielle climatique (ETP) ; selon les cultivars, les régions climatiques, et probablement aussi les types et la fertilité des sols, les seuils d'ETRM varient de 0,2 à 0,5 ETP : il semble y avoir une certaine relation entre résistance au froid et faible capacité de résistance à la sécheresse. Mais ceci reste à confirmer.

Humidité de l'air

L'olivier paraît souffrir des fortes humidités estivales de l'air : si elles influent assez peu la floraison de façon directe, elles peuvent cependant limiter le transport anémophile du pollen. Quand de fortes hygrométries diurnes se maintiennent durant d'assez longues périodes, la plupart des variétés paraissent plus sensibles aux attaques parasitaires ; si dans ces conditions des blessures sont provoquées sur les rameaux par la grêle, une bactériose (la *rogne*) s'installe aisément, on le constate en Tunisie Centrale comme au Maroc.

Par contre, de fortes amplitudes thermiques en zones littorales ou sub-littorales peuvent provoquer la formation de brumes et de rosées abondantes, comme à Sfax ou dans le Nord du Neguev : ces *précipitations occultes* jouent un rôle important dans l'alimentation en eau de la plante ; mais leurs mécanismes d'absorption sont encore mal connus.

Vent

L'olivier est un arbre très résistant, mais que des vents forts déforment beaucoup, ce qui affecte fortement sa production : l'effet du Mistral en est un bon exemple. Sa résistance se traduit par un enracinement à la fois étendu en surface et profond (quand le sol et la pluviosité de la région le permettent), des feuilles aux pétioles solidement implantés, un port généralement plutôt «en boule»... La sensibilité de sa production s'explique notamment par des problèmes au moment de la floraison : c'est une essence anémophile, dont les fleurs peuvent souffrir de coups de vent trop forts et la plupart des fruits se forment du côté «sous le vent».

CONCLUSION

La zone climatique de l'Olivier s'étend au delà des limites du Bassin méditerranéen, mais l'essentiel des superficies et des productions se situent dans cette région. D'autres régions du

Monde sont susceptibles de produire massivement des olives et de l'huile d'olive. Mais les coutumes alimentaires, la réputation de croissance lente de la plante... font que peu d'arboriculteurs s'intéressent à cette culture. Le coût élevé de production de l'huile dans les conditions traditionnelles actuelles, lié au faible rendement d'arbres plus ou moins abandonnés à eux-mêmes, et peu *travaillés* sur le plan génétique, explique que peu d'efforts de recherches soient financés à son sujet, en dehors de ses zones de production traditionnelle et de quelques pays comme les U.S.A., l'Argentine et la Chine.

BIBLIOGRAPHIE

BALDY Ch., 1984. Utilisation efficace de l'eau par la végétation en climats méditerranéens. Bull. Soc. Bot. France, T. 131 (2-3-4), 491-499.

BALDY Ch., 1986a. L'agrométéorologie et le développement agricole des régions arides et semi-arides. INRA Edit. Coll. Agrométéorologie. 120 p.

BALDY Ch., 1986b. Comportement des blés en climats méditerranéens. Ecol. méditerranéenne T. XII (3-4), 73-88.

BALDY Ch., TRIGUI A., 1981. Propriétés optiques des limbes d'oliviers (*O. europea* L., cv. Picholine) en fonction de leur âge et de l'état de production des arbres pendant la phase physiologique de repos végétatif. in : Signatures spectrales d'objets en télédétection. Colloques INRA N° 5, 85-94.

LOUSSERT R., BROUSSE G., 1978. L'olivier. Coll. Techn. Agric. Prod. Méditerran. Maisonneuve et Larose Ed. 465 p.

TRIGUI A., 1987. Relations entre le climat et le sol et la production de la variété d'olivier Chemlali dans la région de Sfax (Tunisie). Thèse Doctorat ès Sc., Montpellier. 433 p. + annexes.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 123-143

Le problème des divisions bioclimatique et floristique au Sahara. Note XIII. Flore et végétation du Zemmour el Abiod (Mauritanie).

Jean-Paul BARRY*

RESUME

La flore du Zemmour blanc (Sahara occidental) est caractérisée par une forte proportion de l'élément floristique de liaison méditerranéo-saharo sindienne et par quelques endémiques remarquables ; la végétation par la juxtaposition de deux formations habituellement disjointes au Sahara septentrional algérien : la steppe buissonneuse à *Arthrophytum scoparium* et la steppe arborée à *Acacia-Panicum*. La première est élective du Thermoméditerranéen per-aride, la seconde de l'érémique saharien. Cette juxtaposition ne peut s'expliquer que par les variations climatiques et chorologiques du Quaternaire récent, car actuellement le climat thermoméditerranéen per-aride ne saurait convenir à cette steppe arborée.

MOTS-CLES : bioclimat, floristique, Sahara

SUMMARY

The flora of the White Zemmour (Western Sahara) is characterized by a high proportion of the floristical elements of the mediterranean-saharian sindian connection and by some noticeable endemic species. Its vegetation is characterized by the juxtaposition of two formations usually disjointed in the northern algerian Sahara : the *Arthrophytum scoparium* shruby steppe and the *Acacia-Panicum* woody steppe. The first one is elective of the per-aride thermomediterranean bioclimate, the second one of the eremic saharian bioclimate. This juxtaposition can only be explained by the late quaternary climatic and chorologic changes because, presently, the per-aride thermomediterranean climate could not be suitable to this woody steppe.

KEY WORDS : bioclimate, floristic data, Sahara

S'opposant à la platitude infinie des regs, les modestes reliefs du Zemmour paraissent puissants. Nulle part au Sahara occidental mauritanien semblable contraste n'est de mise, certes quelques guelbs parsèment les regs mais ils ne constituent jamais un pareil ensemble.

Ce massif isolé (cartes n° 1-2) au nord-ouest de la dorsale Réguibat constitue la bordure méridionale du bassin de Tindouf où se côtoient roches paléozoïques et roches archéennes qui émergent en îles ou archipels des immenses étendues plates du Yetti et du Ghallamane. Cette structure géologique n'est pas sans importance sur la biologie et la distribution des espèces végétales.

Le Zemmour est constitué par deux ensembles qui se distribuent de part et d'autre de la *falaise du Zemmour*, d'axe sud-ouest nord-est, se développant depuis le Djebilet et le massif de la Guelta au sud, vers les djebels Bou Dher, Metlani, el Mgacem au nord. A l'ouest de cette

* 25, Corniche André de Joly
06300 Nice

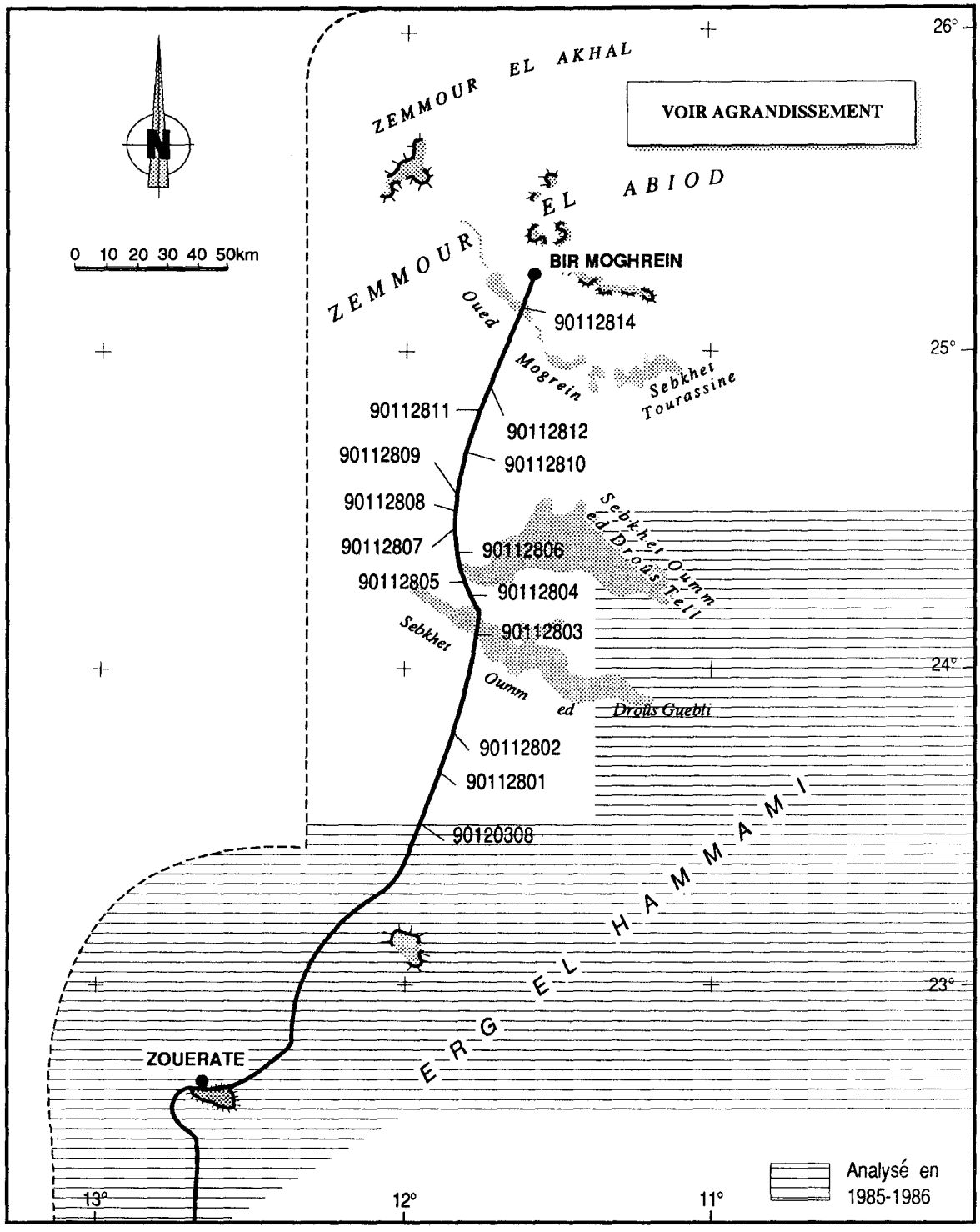


Figure 1.- Carte de la position des relevés entre Zouerate et Bir Moghrein

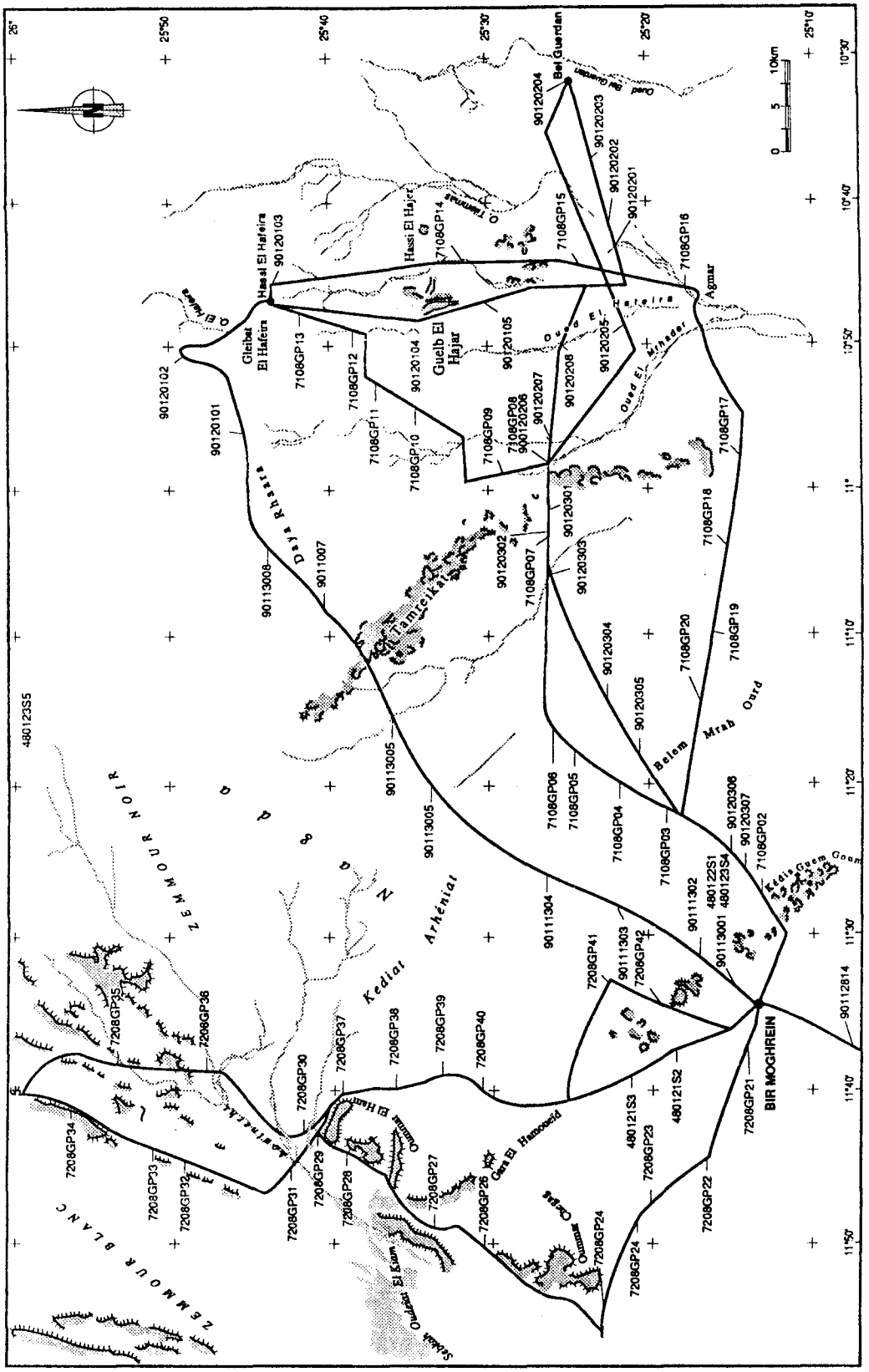


Figure 2.- Carte de la position des relevés au Zemmour. Numéros de huit chiffres commençant par 90 : relevés de Barry ; numéros de huit chiffres avec un S en 7ème position : relevés de Sauvage (1946-1949) ; numéros de huit chiffres avec GT en 5ème et 6ème position : relevés de Gauthier-Tilsters

falaise : le Zemmour noir constitué de roches sédimentaires paléozoïques, à l'est : le Zemmour blanc constitué de batholites granitiques infracambriens, de rhyolithes... C'est ce dernier, à substrat essentiellement siliceux, qui est , du point de vue biologique, le mieux connu ; c'est aussi celui que nous étudions.

En outre, du point de vue hydrologique, cette falaise définit la ligne de partage des eaux, à l'ouest exoréisme, à l'est endoréisme, phénomène qui est une constante édaphique saharienne.

LE CADRE BIOCLIMATIQUE

Le Zemmour reçoit des pluies méditerranéennes d'hiver généralement plus fines et de plus longue durée que les pluies d'été qui sont d'origine soudanaise... Les pluies de mars à juillet compris sont très rares et insignifiantes dans l'ensemble, celles de janvier et février sont plus fréquentes mais restent généralement faibles. C'est en août et septembre qu'il pleut le plus souvent tandis qu'en octobre, novembre, décembre, la moitié seulement des années a reçu des pluies qui étaient cependant plus importantes que celles tombées en août et septembre (GAUTHIER-PILTERS, 1975).

Un seul poste météorologique, celui de Bir Moghrein (359 m d'altitude) par 25°14 de latitude nord, 11°37 de longitude ouest avec une pluviosité annuelle de 57,4 mm et m = 8°8, souligne que le Zemmour bénéficie d'un climat saharien atténué (TOUPET et PITTE, 1977 ; GAUTHIER-PILTERS, 1975) et se situe dans le bioclimat thermo-méditerranéen per-aride (BARRY *et al.*, 1987).

Les traits essentiels de cette région sont :

- qu'elle ne connait pas d'années sans pluie (MONTEIL et SAUVAGE, 1949) ; *la durée maximale sans pluie est de sept mois environ* (SAUVAGE, 1946, p. 9) ;
- que l'atténuation du climat désertique vient de la nébulosité et de l'humidité atmosphérique liées à la proximité de l'océan Atlantique éloigné de trois cents kilomètres. *Les vents humides du Nord, appelés* tagout *par les indigènes, sont caractéristiques pour le Zemmour. Le ciel est entièrement couvert le matin de nuages sombres qui se dissipent dès que la chaleur augmente* (GAUTHIER-PILTERS, 1975, p. 559). *Les brouillards, dont la fréquence l'hiver caractérise le Sahara occidental, atteignent largement la falaise du Zemmour et la dépassent souvent venant lécher les* kédia, *les* guelb *et parfois se plaquant sur le* reg (SAUVAGE, 1946, p. 9).

Ce sont ces particularités qui font l'originalité de ce massif montagneux, particularités qui expliquent l'histoire de son peuplement.

L'HISTOIRE HUMAINE

Situé au milieu de vastes regs plus souvent dénudés, le Zemmour paraît exceptionnellement vert et boisé (GAUTHIER-PILTERS, 1975, p. 567). Il en fut probablement toujours ainsi. Sa richesse en outillage paléolithique et néolithique est grande, ses tombes préislamiques nombreuses. Ces témoins du passé attestent une permanente occupation humaine.

Une des plus anciennes voies commerciales du Sahara, le Triq Lemtouni, (GAUTHIER-PILTERS, 1975, p. 567) la route de l'ouest *cette route de la Pauvreté, de l'Ambition, de l'Espoir* (de PUIGAUDEAU, 1945) fut fréquentée par les Libyens montés sur des chars, empruntée par les Almoravides au XIe siècle dans leur conquête du Maroc (1053). Les Réguibats, ces nomades chameliers du désert installés depuis le XIIe siècle par leur ancêtre Sidi Ahmed Reguibi, dans le Zemmour et la Seguiet el Hamra, doivent une partie de leur richesse à l'exploitation conjointe de ces deux pays. C'est dire si le poids anthropique ne doit pas être négligé et c'est pourquoi l'on peut penser avec SAUVAGE (1946, p. 35) que *certaines formations sont presque à bout de souffle sous les coups du climat, du nomade et de ses troupeaux.*

LA FLORE

SOUGY (1964) a relevé trois cents espèces dans les deux Zemmour, SAUVAGE (1946, 1949) cent soixante dans le Zemmour blanc. Cette flore est *avant tout une flore saharienne dont l'atténuation est marquée par un contigent assez faible de l'élément méditerranéen et, pratiquement nul, de l'élément soudano-décanien. Par contre les groupements de liaison méditerranéo saharo-sindien et surtout saharo-sindien soudano-décanien y sont bien représentés* (SAUVAGE, 1946, p. 44). *Les frontières en ces pays ne peuvent être qu'incertaines, ce sont des zones de balancement entre deux mondes qui, insensiblement, passent de l'un à l'autre par touches hasardeuses, unissant ainsi le pays méditerranéen au pays africain* (BARRY, 1987, p. 140).

Les alternatives climatiques du Quaternaire ne doivent pas être négligées, car la flore est liée à ce passé incertain qui a permis la distribution

actuelle (BARRY et RISER, 1987). *Le Sahara occidental a dû sortir du Tertiaire avec une flore tropicale mélangée à celle de la Macaronésie ; les pluviaux du Quaternaire auraient provoqué alors une invasion de la végétation méditerranéenne vers le sud alors que les interpluviaux auraient favorisé les invasions saharo-sindiennes* (SAUVAGE, 1949, p. 51).

C'est pourquoi un certain nombre d'espèces appartenant au groupe de liaison méditerranéen-saharo-sindienne sont observés. Les plus notables sont : *Aizoon canariensis* L., *Andrachne telephoides* L., *Androcymbium gramineum* (Cav.) Macbride, *Arthrophytum scoparium* (Pomel) Iljin, *Asphodelus tenuifolius* Cav., *Erodium triangulare* (Forskal) Muschler, *Launaea arborescens* (Batt.) Maire, *Launaea nudicaulis* (L.) Hooker fil., *Periploca laevigata* Aiton, *Picris coronopifolia* (Desf.) DC., *Rhus tripartita* (Ucria) Grande, *Rumex vesicarius* L. ...

Il faut voir aussi dans la géomorphologie si particulière de ce pays, proche de l'Océan, une des raisons du maintien de cette flore plus mésophile. *Les pluies se localisent aux environs des montagnes dont les parois accrochent les vents humides* (GAUTHIER-PILTERS, 1975, p. 559) en outre, de tout temps, les vallées intérieures du Zemmour *furent abritées des vents violents du Sahara occidental* (SAUVAGE, 1949, p. 50), diminuant l'évaporation évaluée à 3 m/an (DUBIEF, 1943). C'est à ces particularités que l'on doit le maintien de la richesse et de la diversité de la flore.

Profitant d'une eau beaucoup plus constante qu'ailleurs, même par années de pénurie, sa végétation relativement dense s'oppose à la stérilité végétale des regs alentours.

C'est la variété de *ces ressources pacagères de ses riches pâturages d'hiver et surtout de printemps qui ont fait, depuis des siècles, sa réputation* (GAUTHIER-PILTERS, 1975, p. 570).

LA VEGETATION

SAUVAGE (1949), GAUTHIER-PILTERS (1975) reconnaissent trois formations importantes *correspondant chacune à une écologie différente :*

- *la savane à* Acacia raddiana *et* Panicum turgidum *réfugiée le long des oueds sablonneux,*
- *la steppe à* Aristida *sur reg,*
- *la savane à* Maerua crassifolia *et* Lasiurus hirsutus *cantonnée dans les guelb et les kedia.*

QUEZEL (1965) précise que cette savane ou association à *Maerua crassifolia* et *Ephedra rollandii* est élective des inselbergs granitiques, les autres milieux comme les regs et les hamadas le sont par un groupement à *Arthrophytum scoparium* et *Aristida obtusa* à statut phytosociologique malaisé à définir.

Ce n'est pas reconnaître cette distribution des formations végétales qui est essentiel, mais de constater que la végétation occupe pleinement le paysage et fait remarquable, exceptionnel au Sahara occidental, elle est soit lâche, soit diffuse, alors que partout ailleurs sur la Dorsale Reguibat, elle est contractée (BARRY *et al.*, 1987,1988).

ZOLOTAREVSKY et MURAT notaient dès 1938 qu'au Zemmour la plante la plus commune est *Haloxylon tamariscifolium* sans en tirer, et cela était logique, d'explication biogéographique, l'heure était alors aux constats et non aux synthèses qui ne pourront se réaliser qu'après l'analyse des corrélations flore/bioclimat à la frontière du Mésoméditerranéen et du Thermoméditerranéen per-aride aux alentours de $\pm$ 50 mm de pluie/an (BARRY et RISER, 1987 ; BARRY *et al.*, 1985, 1987, 1988). Le Zemmour est à ce propos exemplaire.

En fait, la steppe à *Arthrophytum scoparium* est un excellent exemple de cette corrélation. Le facteur déterminant n'est pas, comme pour la savane à *Acacia* et *Panicum*, le thermique ($m \geq + 3°C$), mais l'ombrique. En effet, cette steppe buissonneuse, élective du Sahara septentrional, connaît en Algérie son plein développement sur le revers sud de l'Atlas saharien pour des valeurs du facteur ombrique oscillant entre 166,5 mm/an pour Laghouat et 61,6 mm/an pour Ghardaia (BARRY et FAUREL, 1973). Elle se maintient sur le revers nord du Tademaït dans une structure proche de celle du Zemmour pour 40,3 mm/an pour El Goléa. Le facteur thermique n'intervient pas $m = + 1°9$ à Laghouat, $+ 4°8$ à Ghardaia, $+ 4°3$ à El Goléa ; à Bir Moghrein, $m = + 8°8$. C'est aussi le cas des formations observées par GUINET et SAUVAGE (1954) entre Colomb Béchar (85,2 mm/an, $m = 2°5$) et Tindouf (52,5 mm/an, $m = 5°6$).

La juxtaposition avec l'*Acacio-Panicion* qui s'observe au Tademaït, sur la hamada du Dra, est bien fonction de la température, m étant supérieur à + 3°C.

L'édaphisme ne doit pas être pour autant négligé. Ces ensembles floristiquement bien définis se côtoient, s'intriquent ; ce n'est qu'à la faveur de conditions de milieu bien précises que chaque phytocénose s'individualise en groupement s'apparentant à des individus d'associa-

tion. C'est la particularité du milieu et non du climat qui réalise cette discrimination. L'oued favorise la mixité des ensembles végétaux, le reg l'unicité.

C'est pourquoi dans ce massif on voit avec rigueur la distinction entre les Guelb et les interfluves. QUEZEL (1965) à la suite de SAUVAGE (1949), reconnaît une grande particularité à *la végétation des inselbergs granitiques qui hébergent un groupement végétal très spécial et singulièrement homogène : l'association à* Maerua crassifolia *et* Ephedra rollandii (p. 210) qui *se juxtapose sur les versants des thalwegs à l'association à* Arthrophytum scoparium *et* Aristida obtusa (p. 213). Cela rappelle beaucoup plus la distribution de la végétation des oueds de la hamada du Dra (GUINET et SAUVAGE, 1954) que celle du Tademaït (BARRY *et al.*, 1985).

On peut schématiquement considérer deux grands modèles de végétation : d'une part, les grands oueds de l'*Acacio-Panicion* et d'autre part, de vastes zones subhorizontales recouvertes d'une steppe buissoneuse lâche à *Arthrophytum scoparium* qui ne s'apparente guère avec celles décrites au Sahara septentrional algérien (BARRY *et al.*, 1973, 1976 ; QUEZEL, 1962, 1965).

C'est en partie pour essayer de mieux analyser les corrélations entre ces divers groupements que nous avons réuni sur un même tableau (Tableau n° III) les valeurs de constance/importance de l'ensemble des espèces des groupements présentant de l'*Arthrophytum scoparium* observés par ailleurs.

III I-II - reprenant les tableaux I-II de cette note,

III 3 - réunissant les types de végétation décrits par GUINET et SAUVAGE (1954),

III 4 - reprenant les relevés de QUEZEL (1965),

III 5 et 6 - reprenant nos tableaux IX et X des steppes à *Arthrophytum scoparium* (BARRY *et al.* 1985) du Sahara septentrional algérien.

Les tableaux I et II où nous avons réuni à nos relevés ceux de SAUVAGE (1946) et ceux de GAUTHIER-PILTERS (1975) soulignent la difficulté de séparer les relevés du Zemmour en ensembles homogènes ; ils offrent, à l'évidence, une telle intrication d'individus d'associations que nous nous trouvons la plupart du temps dans des phytocoénoses. On pourrait certes accuser l'échantillonnage mais, comme il est le fait de plusieurs auteurs, on constate qu'aucun n'a pu en effectuer de satisfaisant. C'est pourquoi il nous a paru raisonnable et nécessaire de séparer les individus d'association présentant de l'*Arthrophytum scoparium* (Tableau II) de ceux n'en présentant pas (Tableau I).

Tableau I - Un premier constat : l'*Acacio-Aristidion* est inexistant, un deuxième : on note une assez grande richesse spécifique, ce qui amène à distinguer divers cortèges dans l'*Acacio-Panicion* :

- Un premier, caractérisé par *Psoralea plicata* et *Lasiurus hirsutus*, qui semble exclusif à ce pays.

Nous avons observé d'autres groupements à *Psoralea plicata* au Sahara central et méridional : au nord du Mouydir, dans l'Ahnet, la dépression de Laouni, au sud et sud-ouest de Silet, sur les revers septentrionaux de l'Adrar des Iforas. Cette espèce, associée à d'autres, constitue des groupements (Associations) spécifiques :

- avec *Hyoscyamus muticus* subsp. *falezlez* et *Cornulaca monacantha,* élèments des oueds de l'érémique saharien du Sahara central mais toujours associés à l'*Acacio-Panicion* (BARRY *et al.*, 1981, Tab. III, IV). QUEZEL (1965, p. 171) décrit une association semblable à *Psoralea plicata* et *Hyoscyamus muticus* subsp. *falezlez* sur l'ensemble du Sahara central et occidental localisée aux lits d'oueds fortement limoneux, biotopes similaires aux nôtres ;

- avec *Pulicaria crispa.* Nous avions proposé (BARRY *et al.*, 1981, Tab. IV) une association à *Pulicaria crispa* et *Psoralea plicata* qui s'inscrit dans les alentours immédiats des reliefs se situant en amont des oueds aphanérophytiques. Cette association caractériserait les oueds du Sahara central.

Ce groupement, ne se retrouve pas dans l'Adrar T'Mar, le Hank, le Tiris, il est remplacé par

- Un second, qui s'organise autour de *Fagonia latifolia, Gaillonia reboudianum, Barleria schmittii* (BARRY *et al.* (1985). On peut le considérer comme caractéristique de l'Adrar.

- Un troisième, propre au Zemmour blanc, avec *Periploca laevigata, Perralderia coronopifolia, Trichodesma calcaratum* (Tableau n° III).

On constate que cette formation du Zemmour présente des espèces de la bordure saharienne qui se retrouvent dans la steppe à *Arthrophytum scoparium.*

Tableau II - Certains ensembles sont richement dotés en espèces de l'*Antirrhino-*

Pituranthion et de l'*Anvilleo-Zillion*, ensembles électifs de la bordure saharienne ; l'*Aervo-Fagonion* est bien représenté avec *Salsola foetida* et *Nucularia perrini* que nous avions observé par ailleurs (BARRY *et al.*, 1985, 1987, 1988) mais sa composition ainsi que sa structure empêchent de le rattacher aux oueds aphanérophytique de la dorsale Réguibat.

Par ailleurs, il faut aussi souligner qu'il n'y a guère de comparaison possible avec les groupements à *Arthrophytum scoparium* du Sahara septentrional (BARRY et FAUREL, 1973, Tab. V, VI) qui se déploient dans le Mésoméditerranéen et le Thermoméditerranéen aride et per-aride (BARRY *et al.*, 1985).

SAUVAGE (1949), QUEZEL (1965) ont décrit cette formation comme une steppe à *Aristida* ou à *Arthrophytum scoparium* et *Stipagrostis obtusa*, espèces qui se retrouvent au Sahara septentrional : *Stipagrostis obtusa* est présente dans la région de Ghardaia dans 20 relevés sur 40, *Salvia aegyptiaca* 8 fois sur 40. Si nous voulions préciser plus complètement ce groupement au Zemmour (Tableau II, III), on pourrait retenir trois espèces : *Matthiola maroccana* var. *puberula*, *Eragrostis barrelieri*, *Stipagrostis ciliata* var. *genuina*.

On pourrait retenir *Echium horridum*, *Polycarpaea akkensis*, *Limonium sinuatum* var. *akkense* observés aussi sur la Hamada du Dra (Tableau III).

Peut-être vaudrait-il mieux considérer que, du point phytosociologique, les steppes à *Arthrophytum scoparium* constituent une Alliance dont *Stipagrostis obtusa* et *Salvia aegyptiaca* seraient caractéristiques et présenteraient plusieurs associations, celle du Zemmour se caractérisant par : *Matthiola maroccana* var. *puberula*, *Eragrostis barrelieri*, *Stipagrostis ciliata* var. *genuina*, mais seule une étude générale de ce vaste groupement pourrait apporter quelques précisions.

BIBLIOGRAPHIE

BARRY J.-P., CELLES J.-C., MUSSO J., 1985 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note IV : Le plateau du Tademaït et ses alentours. *Ecologia mediterrannea*, XI, 2/3 : 123-181.

BARRY J.-P., JAOUEN X., MUSSO J., RISER J., 1987 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note VI : Entre Sahel et Sahara : l'Adrar mauritanien. Approches biogéographique et géomorphologique. *Ecologia mediterrannea*, XIII, 1/2 : 131-181

BARRY J.-P., COUREL M.-F., DECONINCK J.-N., JAOUEN X., MUSSO J., RISER J., ROLANDO C., 1988 - Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note X : Au Sahara occidental : la dorsale Réguibat et le Hank, approches biogéographique et géomorphologique. *Ecologia mediterranea*, XIV, 3/4 : 57-84.

BARRY J.-P., FAUREL L., 1973 - Notice de la feuille de Ghardaia. *Mem. Soc. Hist nat Af. nord*, 11 : 125.

BARRY J.-P., RISER J., 1988 - Relations entre le bioclimat et la distribution de la végétation au centre et au nord-ouest du Sahara. *Rec. 5th. Int. Conf. on Mediterranean Ecosystems, Times Scales and Water Stress* : 13-25.

CAPOT-REY R., 1953 - *Le Sahara français*. P.U.F. édit., Paris, 564 p.

DUBIEF J., 1943 - Note préliminaire sur le climat du Sahara nord occidental. *Bull. Soc. nat. du Maroc*, XXIII : 80-83.

DUBIEF J., 1959-1963 - Le climat du Sahara. *Inst. Rech. Sahar., Mém. Algérie*. I : 312 p.; II : 275 p.

GAUTHIER-PILTERS H. , 1975 - Observations sur la végétation d'été du Zemmour mauritanien *Bull. IFAN. ser. A, 37* : 555-604.

GAUTHIER-PILTERS H., 1977 - Contribution à l'étude écophysiologique du dromadaire en été dans son milieu naturel (Moyenne et Haute Mauritanie). *Bull. IFAN ser. A, 39* : 385-459.

GUINET Ph., SAUVAGE Ch., 1954 - Les hamadas sud-marocaines. 3° partie : Botanique. *Trav. Inst. Sc. Chérif. gén., 2* : 73-167.

MONTEIL V., SAUVAGE Ch., 1949 - Contribution à l'étude du Sahara occidental. *Inst. Htes études marocaines. Notes et Documents* V : 120 p.

PUIGAUDEAU O. de, 1945 - La route de l'Ouest. *Coll. Voyages et Aventures*, J. Susse édit. : 206 p.

QUEZEL P., 1962 - Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara. *Bull. soc. Sci. nat. Af. Nord Algérie,* 53 : 119-132.

QUEZEL P., 1965- *La végétation du Sahara.*Masson et Cie édit. Paris, 333 p.

SAUVAGE Ch., 1946 - Notes botaniques sur le Zemmour oriental (Mauritanie septentrionale). *Mém. Off. nat. anti acridien Alger, 2* : 5-45 et *Imp. La Typo-Litho J. Carbonel, 46 p.*

SAUVAGE Ch., 1949 - Nouvelles notes botaniques sur le Zemmour oriental (Mauritanie septentrionale). *Mém. Soc. Hist. nat. Afr. nord,* II : 279-289.

TOUPET Ch., PITTE J.-R. ,1977 - *La Mauritanie.* Que sais-je ? édit. P.U.F., 125 p.

Tableau 1

Ensemble des relevés ne présentant pas *Arthrophytum scoparium* de 90112802 à 7108GP06 : sans ***Acacio-Panicion*** de 90112801 à 7108GP20 : avec ***Acacio-Panicion*** de 421109s5 à 7208GP26 et 90112810 à 7209GP34 : groupe mauritanien de 421109s5 à 7208GP20 et 90113005 à 7208GP32 : groupe du Zemmour

| | Fréquence | Présence | Adm | Recouvrement | 90112802 | 90112803 | 90112804 | 90112805 | 90112806 | 90112811 | 90112812 | 90112815 | 90112816 | 7108GP06 | 7108GP23 | 7108GP31 | 7108GP38 | 7108GP40 | 7108GP42 | 7108GP43 | 7108GP45 | 7108GP55 | 7108GP56 | 7108GP61 | 7108GP63 | 7108GP65 | 7108GP66 | 7108GP67 | 7108GP68 | 7108GP69 | 7108GP70 | 7108GP71 | 7108GP72 | 7108GP73 | 7108GP74 | 7108GP75 | 7108GP76 | 7108GP77 | 7108GP78 | 7108GP79 | 7108GP80 | 7108GP81 | 7108GP82 | 7108GP83 | 7108GP84 | 7108GP85 | 7108GP86 | 7108GP87 | 7108GP88 | 7108GP89 | 7108GP90 | 7108GP91 | 7108GP92 | 7108GP93 | 7108GP94 | 7108GP95 | 7108GP96 | 7108GP97 | 7108GP98 | 7108GP99 | 7108GP100 | 7108GP101 | 7108GP102 | 7108GP103 | 7108GP104 | 7108GP105 | 7108GP106 | 7108GP107 | 7108GP108 | 7108GP109 | 7108GP110 | 7108GP111 | 7108GP112 | 7108GP113 | 7108GP114 | 7108GP115 | 7108GP116 | 7108GP117 | 7108GP118 | 7108GP119 | 7108GP120 | 7108GP121 | 7108GP122 | 7108GP123 | 7108GP124 | 7108GP125 | 7108GP126 | 7108GP127 | 7108GP128 | 7108GP129 | 7108GP130 | 7108GP131 | 7108GP132 | 7108GP133 | 7108GP134 | 7108GP135 | 7108GP136 | 7108GP137 | 7108GP138 | 7108GP139 | 7108GP140 | 7108GP141 | 7108GP142 | 7108GP143 | 7108GP144 | 7108GP145 | 7108GP146 | 7108GP147 | 7108GP148 | 7108GP149 | 7108GP150 | 7108GP151 | 7108GP152 | 7108GP153 | 7108GP154 | 7108GP155 | 7108GP156 | 7108GP157 | 7108GP158 | 7108GP159 | 7108GP160 | 7108GP161 | 7108GP162 | 7108GP163 | 7108GP164 | 7108GP165 | 7108GP166 | 7108GP167 | 7108GP168 | 7108GP169 | 7108GP170 |
|---|---|---

LES REGS ET OUEDS OMNI-SAHARIENS

Classe: Asterisco-Pergularietea tomentosi.

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).

| | | |

Sahara central et Sahara septentrional.					
Psoralea plicata Delile	14	II	+	59.4	. . . . . + ... + + . + + + + 2 + + 1 + + + ...
Lasiurus hirsutus (Forskal) Boiss.	5	I	+	5.2	. . . . . + ... + + ... + ... + ...
Farsetia aegyptiaca Turra	1	I	+	36.5	. . . . . 2 . . . .
Aristida caerulescens Desf.	4	I	+	4.2	. . . . . + ... + . + ... + ...
Cenchrus ciliaris L.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Pancratium trianthum Herbich	1	I	+	1.0	. . + ...
Lotus roudairei Bonnet	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Transition Saharo-Sahelienne.					
Maerua crassifolia Forskal	10	II	+	19.8	. . . . . + . . + . . + . . . + . + + . . . + ... + + ... 1 . . .
Euphorbia granulata Forskal	4	I	+	81.3	. . . . . 3 . . . . . + ... + ... + ...
Calotropis procera Willd.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Ziziphus lotus L. subsp. saharae Maire	1	I	+	1.0	. . . . + . .
Balanites aegyptiaca (L.) Delile	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Atractylis aristata Batt.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Aristida meccana Hochst. ex Trin. & Rupr.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Grewia tenax (Forskal) Fiori	2	I	+	2.1	. . . . . + ...
Acacio-Panicion (Groupe mauritanien).					
Lycium intricatum Boiss.	21	III	+	66.7	. . . . . + . + + + ... + . . + 1 2 + + + + + + . + + + . + + + ...
Barleria schmittii Benoist	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Caylusea hexagyna (Forskal) Maire	2	I	+	2.1	. . . . . + ...
Fagonia latifolia Delile	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Aizoon canariensis L.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Lotus sp.	3	I	+	3.1	. . . . . + ...
Launaea resedifolia O.Kuntze	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Lavandula coronopifolia Poiret	3	I	+	3.1	. . . . . + ...
Ephedra rollandii Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Pulicaria mauritanica Cosson	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Fagonia latifolia Delile subsp.isotricha(Murb.)Ozenda & Quezel	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Gaillonia reboudiana Cosson & Durieu	3	I	+	3.1	. . . . . + + ...
Acacio-Panicium (Groupe Zemmour).					
Periploca laevigata Aiton	9	II	+	9.4	. . . . . + + ... + + + ... + + . + + ...
Nitraria retusa (Forskal) Ascherson	6	I	+	15.6	. . . . . + ... + + 1 . + . . . + ...
Perralderia coronopifolia Cosson	2	I	+	2.1	. . . . . + ...
Trichodesma calcaratum Cosson	2	I	+	2.1	. . . . . + ...
Anethum foeniculoides Maire et Wilczek	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Limoniastrum ifniense (Caballero) Font-Quer	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Euphorbia echinus Cosson & Hooker	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Asparagus altissimus Munby var. asperulus Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Salsola tetrandra Forskal	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Globularia alypum L. subsp. arabica (Jaub.& Spach)Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Argyrolobium abyssinicum Jaub.& Spach	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Stipagrostis hirtigluma var. uzzararum Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Lotus glinoides Delile	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Anethum theurkauffii Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Digitaria commutata Schultes	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Volutaria leucantha (Cosson) Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...

| | | |

Tableau 2

Ensemble des relevés présentant *Arthrophytum scoparium* de 90112814 à 4801234 : sans ***Acacio-Panicion*** de 7208GP29 à 7208GP41 : avec ***Acacio-Panicion*** de 90113003 à 90120207 : groupe mauritanien de 7108GP02 à 7209GP42 ***Acacio-Panicum*** (groupe du Zemmour)

	Fréquence	Présence	Adm	Recouvrement	9081022	4781GP1	7710GP0	7712GP4	7712GP0	7901GP2	9900GP0	9900GP1	9900GP2	4802GP3	7902GP0	9901GP1	9901GP2	9901GP3	9901GP4	9901GP5	4722GP0	7701GP3	7702GP4	7902GP5	9901GP1	9901GP2	9901GP3	9701GP1	7711GP2	7712GP3	7712GP4	7712GP5	7712GP6	9401GP2	9701GP0	7401GP1	9900GP1	9900GP2	9900GP3	9900GP4	9702GP0	7711GP0	7711GP1	7711GP2	7711GP3	7711GP4	7711GP5	7711GP6	7712GP0	7712GP1
LeS GROUFEMENTS CLIMATIQUES																																																
GROUPE de la Bordure Saharienne.																																																
Ordre:Helianthemetalia lippiis.																																																
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.																																																
Salvia aegyptiaca L.	25	III	+	74.0	.	.	.	+	+	.	.	2	+	+	.	.	.	+	+	+	+	1	.	+	.	+	.	+	1	+	+	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Helianthemum lippii (L.) Pers.	2	I	+	1.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Paronychia arabica (L.) DC.	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis). Omni-Sahara.																																																
Stipagrostis obtusa (Delile) Nees	22	III	+	95.2	.	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	2	.	+	2	.	+	+	1	.	.	+	.	.	.	.	.
Anabasis articulata (Forskal) Moq.	19	III	+	196.2	3	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	2	2	+	.	.	.	+	+	1	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.
Lotus jolyi Batt.	6	I	+	14.4	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sahara central et Sahara septentrional.																																																
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu	2	I	+	1.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alliance: Arthrophytion scopariae.																																																
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.																																																
Arthrophytum scoparium (Pomel) Iljin	52	V	1	416.3	2	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	2	1	+	1	1	+	+	+	+	+	1	2	2	+	+	+	+	+	+	2	+	3	+	+	3	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+
Echium horridum Batt.	2	I	+	1.9	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Anabasis oropediorum Maire	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Androcymbium gramineum(Cav.)Macbride var. saharae Maire	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Malcolmia aegyptiaca Sprengel	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Matthiola maroccana Cosson var. puberula Maire)	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eragrostis barrelieri Daveau	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stipagrostis ciliata (Desf.) De Winter var. genuina Trin.& Rupr.	1	I	+	1.0	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ordre:Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloides.																																																
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.																																																
Fagonia glutinosa Delile	5	I	+	4.8	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Gymnocarpos decander Forskal	2	I	+	1.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ifloga spicata (Forskal) Schultz Bip.	2	I	+	1.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Launaea nudicaulis (L.) Hooker fil.	2	I	+	1.9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae.				
Sahara central et Sahara septentrional.				
Rhus tripartita (Ucria) Grande	4	I	+	3.8
Brocchia cinerea (Delile) Vis.	1	I	+	1.0
Pituranthos chloranthus(Cosson&Durieu)Bentham&Hooker intermedius Maire	2	I	+	1.9
Tricholaena teneriffae (L. fil.) Link var. sericea Maire	1	I	+	1.0
Alliance: Anvilleo - Zillion macropterae.				
Sahara central et Sahara septentrional.				
Anvillea radiata Cosson & Durieu	26	III	+	33.7
Launaea arborescens(Batt.)Maire	26	III	+	132.7
Centaurea pungens Pomel	3	I	+	2.9
Convolvulus trabutianus Schweinf.& Muschler	3	I	+	2.9
Catananche arenaria Cosson & Durieu	1	I	+	1.0
LES REGS ET OUEDS OMNI-SAHARIENS				
Classe: Asterico-Pergularietea tomentosi.				
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).				
Asteriscus graveolens (Forskal) DC.	31	III	+	55.8
Asteriscus graveolens (Forskal) DC. var. villosum (Thell.) Emberger	1	I	+	1.0
Heliotropium bacciferum Forskal	11	II	+	10.6
Pergularia tomentosa L.	21	III	+	28.8
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	7	I	+	6.7
Asphodelus tenuifolius Cav.	6	I	+	5.8
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset	5	I	+	4.8
Crotalaria saharae Cosson	2	I	+	1.9
Anastatica hierochuntica L.	1	I	+	1.0
LES REGS				
Alliance: Aervo-Fagonion.				
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).				
Sahara central et Sahara septentrional.				
Nucularia perrini Batt.	28	III	+	206.7
Salsola foetida Delile ex Sprengel	18	II	+	60.6
Salsola baryosma (Schultes) Dandy var. gaetula Maire	1	I	+	1.0
Randonia africana Cosson	3	I	+	2.9
Monsonia heliotropicides (Cav.)Boiss.subsp.nivea(Decne)Sauvage & Guine	2	I	+	1.9
Atractylis babelii Hochreutineur	1	I	+	1.0
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).				
Omni-Sahara.				
Stipagrostis plumosa(L.)Munro ex T.Anders. subsp.lanuginosa(Trabut)Maire	5	I	+	4.8
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders. subsp. eu plumosa Maire	1	I	+	1.0
Fagonia cretica L.	2	I	+	1.9

Transition Saharo-Sahelienne.				
Aerva javanica (Burm.fil.) Juss. ex Schultes	5	I	+	4.8
Lavandula coronopifolia Poiret	3	I	+	2.9
Tribulus ochroleucus Maire	2	I	+	1.9
Farsetia stylosa R.,Brown subsp. garamantum Maire	1	I	+	1.0
Zygophyllum simplex L.	1	I	+	1.0
LES OUEDS.				
GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum.				
Alliance: Acacio-Panicion.				
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).				
Omni-Sahara.				
Acacia tortilis (Forskal) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	40	IV	+	276.9
Acacia ehrenbergiana Hayne	5	I	+	63.5
Panicum turgidum Forskal	40	IV	1	446.2
Cymbopogon schoenanthus (L.) Sprengel	7	I	+	6.7
Lavandula stricta Delile	1	I	+	1.0
Sahara central et Sahara septentrional.				
Psoralea plicata Delile	11	II	+	99.0
Lasiurus hirsutus (Forskal) Boiss.	8	II	+	7.7
Aristida caerulescens Desf.	8	II	+	7.7
Farsetia aegyptiaca Turra	1	I	+	1.0
Cenchrus ciliaris L.	1	I	+	1.0
Cleome arabica L.	1	I	+	1.0
Aristida adscensionis L.	3	I	+	2.9
Pulicaria undulata (L.) DC.	1	I	+	1.0
Pancratium trianthum Herbich	1	I	+	1.0
Lotus roudairei Bonnet	1	I	+	1.0
Transition Saharo-Sahelienne.				
Maerua crassifolia Forskal	11	II	+	10.6
Euphorbia granulata Forskal	6	I	+	5.8
Balanites aegyptiaca (L.) Delile	1	I	+	1.0
Ziziphus lotus L. subsp. saharae Maire	1	I	+	1.0
Seetzenia africana R.,Br.	5	I	+	4.8
Atractylis aristata Batt.	3	I	+	2.9
Grewia tenax (Forskal) Fiori	3	I	+	2.9
Acacio-Panicion (Groupe Mauritanien)				
Lycium intricatum Boiss.	22	III	+	47.1
Lotus sp.	6	I	+	5.8
Barleria schmittii Benoist	1	I	+	1.0
Gaillonia reboudiana Cosson & Durieu	5	I	+	4.8
Caylusea hexagyna (Forskal) Maire	2	I	+	1.9
Fagonia latifolia Delile	2	I	+	1.0
Sclerocephalus arabicus Boiss.	1	I	+	1.0
Launaea resedifolia O.Kuntze	1	I	+	1.0
Chloris sp.	1	I	+	1.0

Acacio-Panicum (Groupe Zemmour)					
Periploca laevigata Aiton	8	II	+	16.3	. . . . . + ... + . + + . + 1 + . + ...
Asparagus altissimus Munby	4	I	+	3.8	. . . . . + ... + + ... + ...
Trichodesma calcaratum Cosson	3	I	+	2.9	. . . . . + + ... + ...
Panicum subalbidum Kunth	1	I	+	33.7	. . . . . 2 . . . . .
Globularia alypum L. subsp. arabica (Jaub.& Spach)Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Nitraria retusa (Forskal) Ascherson	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Anethum theurkauffii Maire	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Perralderia coronopifolia Cosson	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNeS.					
GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp. Alliance: Acacio-Aristidion mutabilae.					
Complexe Saharo-Sahelien.					
Enneapogon scaber Lehm.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Dichantium foveolatum (Del.) Roberty	4	I	+	12.5	. . . . . 1 . . . . . + ... + ... + ...
Complexe Sahelien.					
Tribulus longipetalus Viv. subsp. alatus (Delile) Ozenda & Quezel	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Andrachne telephioides L.	6	I	+	5.8	. + ... + . . . + . . . + ... + ... + ...
LES GROUPEMeNTS EDAPHIQUeS.					
LES ERGS.					
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis). Sahara septentrional.					
Moltkiopsis ciliata (Forskal) Johnst.	3	I	+	2.9	. . . . . + . + ... + ...
Salsola sieberi C.Presl var. glomerata Maire	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis). Omni-Sahara.					
Morettia canescens Boiss.	11	II	+	10.6	. . . . . + + ... + . + ... + + . + ... + + + ... + ...
Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Forskalea tenacissima L.	1	I	+	1.0	. . . . . + ...
LES GYPSES (gypso-sale,fech-fech).					
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis). Omni-Sahara.					
Tamarix sp.	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis). Sahara central et Sahara meridional.					
Traganum nudatum Delile	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Suaeda mollis (Desf.) Delile	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...
Atriplex halimus L.	2	I	+	1.9	. . . . . + ... + ...

Tableau 3
Constance/Importance

	I	II	3	4	5	6
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES						
GROUPE de la Bordure Saharienne.						
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES						
GROUPE de la Bordure Saharienne.						
Ordre:Helianthemetalia lippiis.						
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).						
Sahara septentrional.						
Salvia aegyptiaca L.	II	III		I	I	
Paronychia arabica (L.) DC.		I		I	I	
Helianthemum lippii (L.) Pers.		I	III		IV	IV
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).						
Omni-Sahara.						
Lotus jolyi Batt.	I	I	I	III	II	
Stipagrostis obtusa (Delile) Nees	I	III		I	I	I
Anabasis articulata (Forskal) Moq.	II	III			I	I
Sahara central et Sahara septentrional.						
Euphorbia calyptrata Cosson & Durieu	I	I		I	I	
Stipa capensis Thunb.			I			
Salvia verbenaca (L.) Briq. subsp. pseudo-jaminiana (Chevall.)Maire			II			
Plantago psyllium L. var. parviflora(Desf.)Batt.			I			
Helianthemum getulum Pomel			I			
Helianthemum ellipticum (Desf.) Pers.			I			
Hippocrepis multisiliquosa L.					I	
Medicago littoralis Rohde					II	
Matricaria pubescens(Desf.)Schultz Bip. subsp.eu-pubescens Maire			I			
Matricaria pubescens (Desf.) Schultz Bip.					II	I
Plantago ovata Forskal					II	II
Alliance: Arthrophytion scopariae.						
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).						
Sahara septentrional.						
Arthrophytum scoparium (Pomel) Iljin		V	II	III	V	V
Androcymbium gramineum(Cav.)Macbride var. saharae Maire		I	I	I	I	
Echium horridum Batt.		I	I	I		
Malcolmia aegyptiaca Sprengel		I		I		
Catananche arenaria Cosson & Durieu		I			I	I
Anabasis oropediorum Maire		I				I
Matthiola maroccana Cosson var. puberula Maire)		I				
Eragrostis barrelieri Daveau		I				
Stipagrostis ciliata (Desf.) De Winter var. genuina Trin.& Rupr.		I				
Atractylis prolifera Boiss.			I			
Pteranthus dichotomus Forskal			I			
Polycarpaea akkensis (Cosson) Pax			I			
Limonium sinuatum(L.)Miller var. akkense Maire subvar. glabrescens Mai			I			
Nollettia chrysocomoides Cassini			I			
Dipcadi serotinum (L.) Medicus			I		I	
Argyrolobium uniflorum Jaub.& Spach			I			I
Urginea noctiflora Batt.& Trabut			I			I
Rhanterium suaveolens Desf. subsp. intermedium (Pomel) Quezel & Santa			I			I
Rhanterium suaveolensDesf.adpressum(Cosson&Durieu)Quezel&Santa			I			I
Helianthemum kahiricum Delile					I	II
Calendula aegyptiaca Desf.					I	
Astragalus gyzensis Delile					I	
Helianthemum confertum Dunal subsp. brachypodium (Chevall.)Maire						II
Limoniastrum feei (Girard) Batt.						III
Asteriscus pygmaeus Cosson & Kral.						I
Genista saharae Cosson & Durieu						I
Ordre:Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloides.						
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).						
Sahara septentrional.						
Gymnocarpos decander Forskal	I	I	II		II	IV
Fagonia glutinosa Delile	I	I	III	II	III	I
Launaea nudicaulis (L.) Hooker fil.	I	I	I	I		
Launaea resedifolia O.Kuntze	I	I			II	
Ifloga spicata (Forskal) Schultz Bip.		I	II	I	III	I
Pituranthos chloranthus(Cosson&Durieu)Bentham&Hooker intermedius Maire		I			I	III
Plantago ciliata Desf.			III	I	II	I

Ephedra alata DC.			I	II	II	II	
Rumex vesicarius L.			I	I	I		
Medicago ciliata (L.) Miller			I		II		
Erodium glaucophyllum (L.) L'Her.			II		II		
Echium trygorrhizum Pomel			II		I		
Asphodelus refractus Boiss.			II		III	I	
Savignya parviflora (Delile) Webb			II			III	
Rumex cyprius Murb. subsp. conjungens Sam.			I				
Launaea angustifolia (Desf.) Muschler			I				
Salsola vermiculata L.					I	II	
Atractylis serratuloides Sieber					I		
Silene villosa Forskal					I		
Arthrophytum schmittianum (Pomel) Maire & Weiler						III	
Alliance: Antirrhino-Pituranthion scopariae.							
Sahara central et Sahara septentrional.							
Rhus tripartita (Ucria) Grande	I	I	I		I	I	
Brocchia cinerea (Delile) Vis.	I	I	II	I	I		
Reseda villosa Cosson	I			III	I		
Tricholaena teneriffae (L. fil.) Link var. sericea Maire	I	I		II			
Fagonia cretica L.		I	I				
Ziziphus lotus L.			I		I		
Cistanche violacea (Desf.) J.,Becker			I				
Antirrhinum ramosissimum Cosson & Durieu			II		III		
Retama raetam (Forskal)Webb			II		I	I	
Moricandia arvensis (L.) DC.			I		I	I	
Pituranthos scoparius (Cosson & Durieu) Bentham & Hooker			IV				
Elizaldia violacea(Desf.)Johnst. multicolor(Kunze G.)Maire			II				
Retama monosperma (L.) Boiss.	.	.	r				
Genista saharae Cosson & Durieu			I				
Vitex agnus-casti L.			I				
Fagonia kahirina Boiss.			I				
Eremophyton chevallieri Beguinot			I				
Daucus biseriatus Murb.			I				
Schismus barbatus (L.) Thell.			I				
Battandiera amaena (Batt.) Maire			I				
Pituranthos chloranthus(Cosson&Durieu)Bentham&Hooker intermedius Maire				II			
Atractylis carduus (Forskal)Christ.					I	I	
Daucus sahariensis Murb.					I		
Alliance: Anvilleo - Zillion macropterae.							
Sahara central et Sahara septentrional.							
Anvillea radiata Cosson & Durieu	II	III	III	I	V	I	
Anvillea radiata Cosson & Durieu subsp. genuina Maire	I						
Launaea arborescens(Batt.)Maire	III	III	II	II	III		
Centaurea pungens Pomel	I	I		I	II		
Convolvulus trabutianus Schweinf.& Muschler	I	I	I	I			
Catananche arenaria Cosson & Durieu			II				
Picris coronopifolia(Desf.)DC. subsp.saharae(Cosson)Maire			I	I			
Stephanochilus omphalodes (Cosson) Maire			I		I		
Zilla spinosa (L.) Prantl. subsp. macroptera (Cosson) Maire			II		III		
Zilla spinosa (L.) Prantl.					II		
Convolvulus supinus Cosson & Kralik			I		I		
Convolvulus trabutianus Schweinf.& Muschler			I		I		
Tourneuxia variifolia Cosson			II				
Catananche arenaria Cosson & Durieu			I				
Anabasis aretoides (Cosson & Durieu) Cosson & Moq.			I				
Matthiola maroccana Cosson			I				
Matthiola longipetala (Vent.) DC. subsp. livida (Delile) Maire					II		
LES REGS ET OUEDS OMNI-SAHARIENS							
Classe: Asterico-Pergularietea tomentosi.							
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).							
Bubonium odorum (Schousboe) Maire	I						
Asteriscus graveolens (Forskal) DC.	III	III	IV	II	III	I	
Asteriscus graveolens (Forskal) DC. var. villosum (Thell.) Emberger		I		I			
Pergularia tomentosa L.	II	III	I	II	II	I	
Crotalaria saharae Cosson	I	I	II	I	I		
Heliotropium bacciferum Forskal	II	II	I	II	I		
Linaria aegyptiaca (L.) Dum.-Courset	I	I	II	II	II		
Anastatica hierochuntica L.	II	I		II	I		
Asphodelus tenuifolius Cav.	I	I	II	I	I		
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	I	I	I	I			
Monsonia heliotropioides (Cav.)Boiss.subsp.nivea(Decne)Sauvage & Guine	I	I	II	II			
Monsonia heliotropioides (Cav.) Boiss.			I				

Trichodesma africanum (L.) Lehm.		I				I		III		II										
Farsetia occidentalis B.L.,Burtt						II		II		III		IV								
Artemisia judaica L. subsp. sahariensis Chevall.						I														
LES REGS																				
Alliance: Aervo-Fagonion.																				
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).																				
Sahara central et Sahara septentrional.																				
Salsola foetida Delile ex Sprengel		III		II						I										
Salsola baryosma (Schultes) Dandy						I		II		I										
Salsola baryosma (Schultes) Dandy var. gaetula Maire				I																
Randonia africana Cosson		I		I		I				II										
Atractylis babelii Hochreutineur		I		I		III		II												
Nucularia perrini Batt.		III		III				IV												
Cornulaca monacantha Delile		I				I														
Neurada procumbens L.		I				II		I												
Carduncellus eriocephalus Boiss.						I				I										
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).																				
Omni-Sahara.																				
Fagonia olivieri Boiss.		I																		
Stipagrostis plumosa(L.)Munro ex T.Anders. subsp.lanuginosa(Trabut)Mai		II		I		I				II		II								
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders. subsp. eu plumosa Maire				I		IV														
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anders.								II												
Linaria sagittata (Poiret) Hooker fil.								II												
Hyoscyamus muticus L. subsp. falezlez (Cosson) Maire										I										
Schouwia purpurea(Forskal)Schweinf.subsp.schimperi(Jaub.& Spach)Muschl										I										
Fagonia cretica L.										II										
Transition Saharo-Sahelienne.																				
Aerva javanica (Burm.fil.) Juss. ex Schultes		I		I				II												
Tribulus ochroleucus Maire		I		I																
Zygophyllum simplex L.		I		I																
Astragalus vogelii (Webb) Hutch.		I				I														
Farsetia stylosa R.,Brown subsp. garamantum Maire				I																
Tribulus terrester L.						I														
LES OUEDS.																				
GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum.																				
Alliance: Acacio-Panicion.																				
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).																				
Omni-Sahara.																				
Acacia tortilis (Forskal) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan		III		IV		II		I		I										
Acacia ehrenbergiana Hayne		I		I						I										
Panicum turgidum Forskal		IV		IV		II		II		I										
Cymbopogon schoenanthus (L.) Sprengel		I		I		I		I		II		I								
Seetzenia africana R.,Br.		I		I		I		II												
Lavandula stricta Delile		I		I				II												
Sahara central et Sahara septentrional.																				
Farsetia aegyptiaca Turra		I		I		II		I												
Lotus roudairei Bonnet		I		I		I		II												
Psoralea plicata Delile		II		II		I														
Lasiurus hirsutus (Forskal) Boiss.		I		II				II		II										
Cenchrus ciliaris L.		I		I						I										
Aristida caerulescens Desf.		I		II																
Pancratium trianthum Herbich		I		I																
Cleome arabica L.				I		III				I										
Aristida adscensionis L.				I		I														
Pulicaria undulata (L.) DC.				I																
Pennisetum divisum (Forskal ex Gmel.) Henri var. scabrum Maire & Weile						I														
Pulicaria crispa (Forskal) Bentham & Hooker						I				I		I								
Atractylis delicatula Batt. & Chevall.						I				I										
Pancratium trianthum Herbich										I										
Foleyola billotii Maire										I										
Chrysanthemum macrocarpum Cosson & Kral.subsp.eu macrocarpum Maire										I										
Transition Saharo-Sahelienne.																				
Calotropis procera Willd.		I																		
Aristida meccana Hochst. ex Trin. & Rupr.		I																		
Ziziphus lotus L. subsp. saharae Maire		I		I																
Maerua crassifolia Forskal		II		II																

| | | |

Stipagrostis pungens (Desf.) De Winter				II				
Fagonia microphylla Pomel var. fruticans(Cosson)Maire				I				
Astragalus gombiformis Pomel var. oranensis Maire				I				
Crotalaria vialattei Batt.				I				
Cyperus conglomeratus Rottb.				I				
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).								
Omni-Sahara.								
Morettia canescens Boiss.	II	II	II	I	I	I		
Forskalea tenacissima L.	I	I	I	I	III			
Stipagrostis acutiflora (Trin. & Rupr.) De Winter	I						I	
Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	I	I	I				I	
LES GYPSES (gypso-sale,fech-fech).								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).								
Omni-Sahara.								
Tamarix sp.		I						
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).								
Sahara central et Sahara meridional.								
Traganum nudatum Delile	II	I	I	I	I	I	I	
Suaeda mollis (Desf.) Delile	I	I						
Atriplex halimus L.	I	I						
Ormenis lonadioides (Cosson) Maire			I					
Suaeda monodiana Maire				I				
Salsola sieberi C.,Presl					I			
Tamarix gallica L.					I			
Oudneya africana R. Br.					I		I	
Fagonia microphylla Pomel					I		I	
Halogeton alopecuroides (Delile) Moq.					I		I	
LES ELEMENTS BIOGEOGRAPHIQUES.								
MEDITERRANEENNE.								
Cutandia dichotoma (Forskal) Trabut				I	I			
Diplotaxis virgata DC.								
Mediterraneenne à irradiation Saharo-sindienne.								
Astragalus gombo Cosson & Durieu				I				
Bassia muricata (L.) Ascherson				I				
Erodium triangulare (Forskal) Muschler				I		I	I	
SAHARO-SINDIENNE.								
Saharo-Sindienne mediterraneenne.								
Cistanche phelypaea (L.) Coutinho				I				
Astragalus akkensis Cosson				I				
Astragalus eremophilus Boiss.				I				
Diplotaxis pitardiana Maire				I				
Lifago dielsii Schweinf.& Muschler				II				
Reseda arabica Boiss.				II				
Euphorbia retusa Forskal				I				
Megastoma pusillum Cosson & Durieu				I				
Stipagrostis foexiana (Maire & Wilczek) De Winter				I				
Polycarpaea nivea (Aiton) Webb. var. genuina Maire				I				
Emex spinosa (L.) Campd.				I				
Orobanche muteli F.W.,Schultz				I				
Senecio flavus (Decne) Schultz Bip.				I	I			
Ammodaucus leucotrichus Cosson & Durieu				II	I			
Plantago akkensis (Cosson) Murb.				I	I			
Koelpinia linearis Pallas						I		
Astragalus cruciatus Link						I		
Launaea glomerata (Cass.) Hooker fil.						I		
Saharo-sindienne occidentale.								
Tourneuxia variifolia Cosson						I		
PLURIREGIONALe.								
Cynodon dactylon(L.)Pers.	I							
Plantago albicans L.						I		

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 145-150

Notes on the history of the genus *Betula* in Turkey during the Late Quaternary

Sytse BOTTEMA*

RESUME

La présence de *Betula* en Turquie au cours des derniers 15.000 ans a été envisagée sur la base des données pollenanalytiques. Il semble que les occurrences modernes de pollen de bouleau correspondent plutôt à un «bruit de fond», relevé principalement dans le nord, où le pollen transporté par le vent en provenance d'Europe peut précipiter sous l'effet de la pluie.

Les séquences plus anciennes montrent un glissement de la distribution de bouleau d'ouest en est probablement lié un déplacement vers le haut de la limité supérieure des forêts au cours de l'Holocène. Les conditions permettant le développement du bouleau au voisinage de cette limite ne se rencontrent aujourd'hui que dans les hautes montagnes de Turquie Orientale.

MOTS-CLES : bouleau, *Betula*, Turquie, Late Glacial, Holocène, palynologie, distribution

SUMMARY

The presence of *Betula* in Turkey over the last 15,000 years has been studied on the basis of the pollen record. It seems that modern birch pollen merely is "background noise", mostly noticeable in the north, where wind-borne pollen from Europe may be precipitated by rainfall. Subfossil evidence demonstrates that a shift in the distribution of birch took place from the west to the east, probably connected with an upward shift in the upper tree-line during the Holocene. Conditions for birch growth around this limit are nowadays found only on the high mountains in eastern Turkey.

KEY WORDS : birch, *Betula*, Turkey, Late Glacial, Holocene, palynology, distribution

INTRODUCTION

Turkey bio-climatically belongs to the Mediterranean area (QUEZEL & BARBERO, 1985). Yet birch, a pioneer species and very common in large parts of Europe, especially in higher latitudes, can be found forming stands at the upper tree-line in central and eastern Turkey. Acharacteristic of these locations is the low winter temperature. Some information on the former distribution of birch in Turkey is available (BOTTEMA, 1986a,b). In this contribution the history of *Betula* in Turkey during the Late Quaternary will be discussed on the basis of the pollen record.

*Biologisch-Archaeologisch Instituut,
State University of Groningen, the Netherlands

Modern distribution of *Betula* in Turkey

DAVIS lists five species of birch for Turkey: four in the initial chapter on *Betula* (DAVIS, 1982, volume 7) and an additional one in volume 10 (DAVIS, 1988). The majority of these records, indicated here in figure 1, concern *Betula pendula* Roth. They occur mostly east of 40° E together with the other, less numerous species. Of the two stands shown in figure 1 west of this meridian, *Betula pendula* is recorded at about 39° E near Tunceli and is found at 36° E on the high volcano of Erçiyas Dagi. Furthermore *Betula medwediewii* Regel, *B. litwinowii* Doluch, *B. lazistanica* Browicz, *B. recurvata* (Ig. Vassil) V. Vassil and *B. browicziana* A. Güner are described. The taxonomical status of these birches will not be discussed here, as it lies beyond the judgement of the author. Identification of birch pollen in general cannot be extended beyond the genus level;

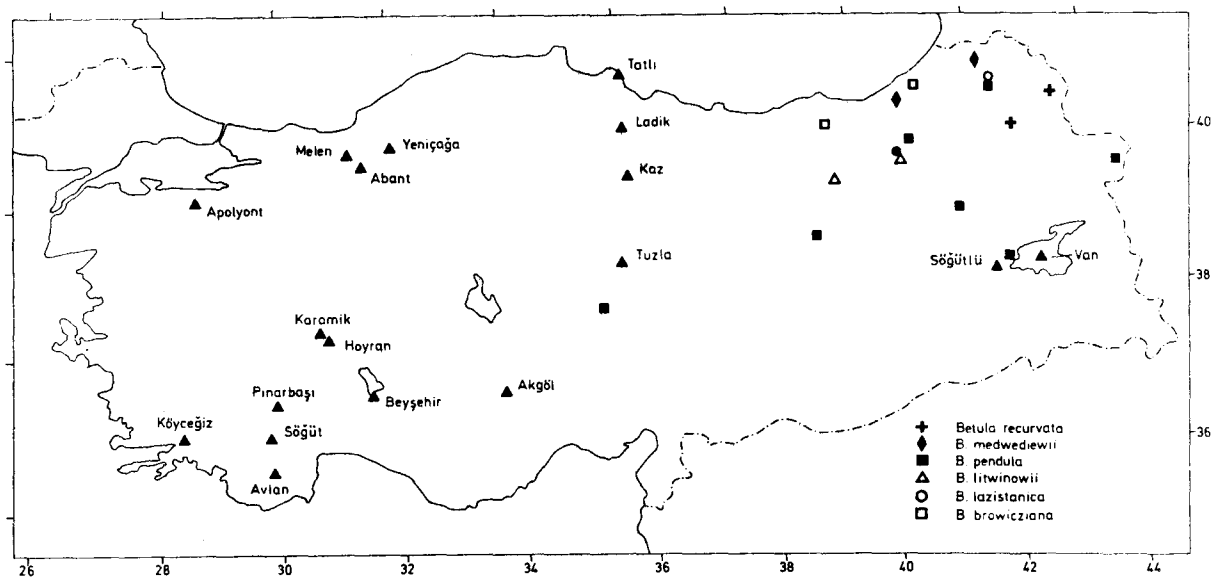


Figure 1.- Map of Turkey with core locations and birch stands taken from DAVIS (1982/88). Not all stands could be located in the Yeni Türkiye Atlasi (1977).

hence it will be of no support in unravelling the taxonomical problems of these trees in Turkey.

To inform the reader about the modern distribution of the various birch species as given by DAVIS (1982/88) a map has been compiled (figure 1). It must be stressed that not all sites listed in the DAVIS's Flora of Turkey could be located on the map taken from *Yeni Türkiye Atlasi* (1977). There are some explanations for this incompleteness. Turkey is a very large country and identical geographical names appear in many provinces. Thus, it is sometimes impossible to locate the find spot. In other instances it was impossible to trace a name in the index of the *Yeni Tü rkiye Atlasi*. It is therefore advisable to include latitude and longitude in the description of a site.

MAYER & AKSOY (1986) also give some locations where birches can be found. They define the species invariably as *Betula pendula*, a name also used by RIKLI (1943-1948) for the description of birch stands found between the Büyük Agri Dagi and the Küçük Agri Dagi (Ararat mountains). MAYER & AKSOY give a list of accompanying species which were encountered with birch of 2-4 m: *Sorbus aucuparia, Berberis integerrima, Juniperus communis, Ribes orientale, Rosa pimpinellifolia, Cotoneaster, Daphne oleoides, Epilobium angustifolium, Dactylis glomerata.* Low creeping birches are found on Mount Ararat up to 2780 m.

At an elevation of 1400-2100 m *Betula pendula* is found in a sheltered valley on the edge of a plateau in the Bingöl area (Hinis) northwest of Lake Van. Small, creeping forms of *B. pendula* are mentioned by Peman (in MAYER & AKSOY, 1986) for the snow-rich shadow side of the Nemrut Dagi at 2600-2800 m. There they grow in a vegetation which includes *Juniperus communis, Cotoneaster nummularia, Crataegus curvisepala, Rosa pulverulenta* and various *Astragalus* species.

Finally *Betula pendula* is found in the central west, forming the tree limit on the Erçiyas Dagi south of Kayseri, at an elevation of 2000-2200 m, where it adjoins the *Astragalus-Acantholimon* zone.

Modern birch-pollen precipitation

Moss samples in which the modern pollen rain has been trapped can be divided in two categories (figure 2), *viz.* a large category in which no *Betula* pollen is found and a smaller one where low percentages varying from 0.1- 0.4% have been identified. In the majority of the latter category a value of 0.1% was counted. Most samples in which *Betula* pollen is present nowadays are found in the northern mountain chains that run parallel to the Black Sea and to a lesser extent in the southwest of Turkey. The study on the pollen precipitation in eastern Turkey by van ZEIST *et al.*, (1968(1970)) does not show any birch pollen at all, and in southwestern Turkey this tree pollen type is rare (van ZEIST *et al.*, 1975). In northwestern Iran *Betula* is present in only two of the 60 samples that were counted. The distribution of *Betula* in the modern pollen

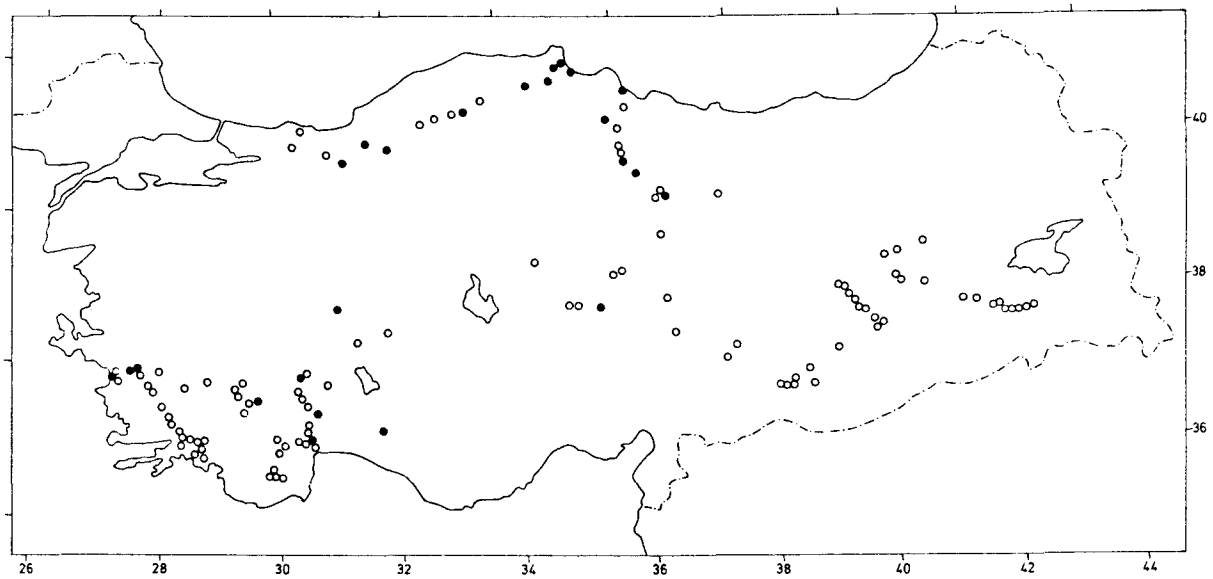


Figure 2.- Surface-sample locations. Closed circles indicate 0.1-0.4% *Betula* pollen. Open circles

precipitation does not tally with the actual distribution of the trees themselves. If this were the case we would have expected the focus of its pollen precipitation somewhere in eastern Turkey.

How can we explain the "background noise" in the samples from the northwestern mountain range and in the southwest ? Extensive forests including *Fagus/Abies* or *Pinus* are found in the north because of the climatic conditions that favour tree growth. Thus a considerable amount of arboreal pollen is produced. Among it, some birch pollen precipitates, although its producers are not found there. A possible explanation is that rain-carrying winds which reach the northern, southwestern and Mediterranean part of Turkey and which stimulate this forest growth, may also carry *Betula* pollen from central, western or northern Europe. This pollen is then washed out of the air by the frequent rains that fall in these mountains. By the time the air has passed the Black Sea coast or the southwest, such long-distance pollen has been washed out. More to the interior, *Betula* pollen may thus be no longer in evidence. The season and the amount of the rain and the peak in the flowering of European *Betula* must be decisive also. There are, of course, exceptions involving locally produced pollen. For instance, the presence of *Betula* pollen near Kayseri must be explained by the birches growing on Erçiyas Dagi.

The subfossil birch-pollen rain

From many locations in Turkey pollen records of Late-Glacial/Holocene age have been prepared. From such records the presence of *Betula* pollen has been taken and drawn against a time scale of *c.* 15.000 radiocarbon years (figure 3). The locations of the samples from which these values have been taken are shown in figure 1.

The upper part of figure 3 shows that the Younger Holocene representation of birch pollen in Turkey is very low. Only Van Gölü shows a higher value, which could have been produced by eastern Turkish birch stands. All other sites show a scatter of unimpressively low *Betula* pollen percentages that may be the "background noise" of a general long- distance effect. However, no clear prominence of *Betula* in northern Turkish pollen records is found that might parallel the suggested rainwashing effect on the modern pollen rain, as mentioned above. In some young Holocene cores of the southwest, Ova Gölü and Gölhisar (BOTTEMA & WOLDRING, 1984), and the southeast, Gölbai (Adiyaman Villayet) and Bozova (Urfa Villayet) (van ZEIST *et al.*, 1968(1970)), no *Betula* pollen was found.

The longer pollen records, which cover the Late-Glacial and the Holocene are of special interest for the history of the birch in this eastern Mediterranean country. Relative pollen values of *Betula* were highest during the Late Glacial and the first millennia of the Holocene. The subfossil pollen evidence combined with the present-day distribution of *Betula* indicates a shift in occurrence from west to east. Its earliest appearance is around 13.500 BP in the Yeniçaga

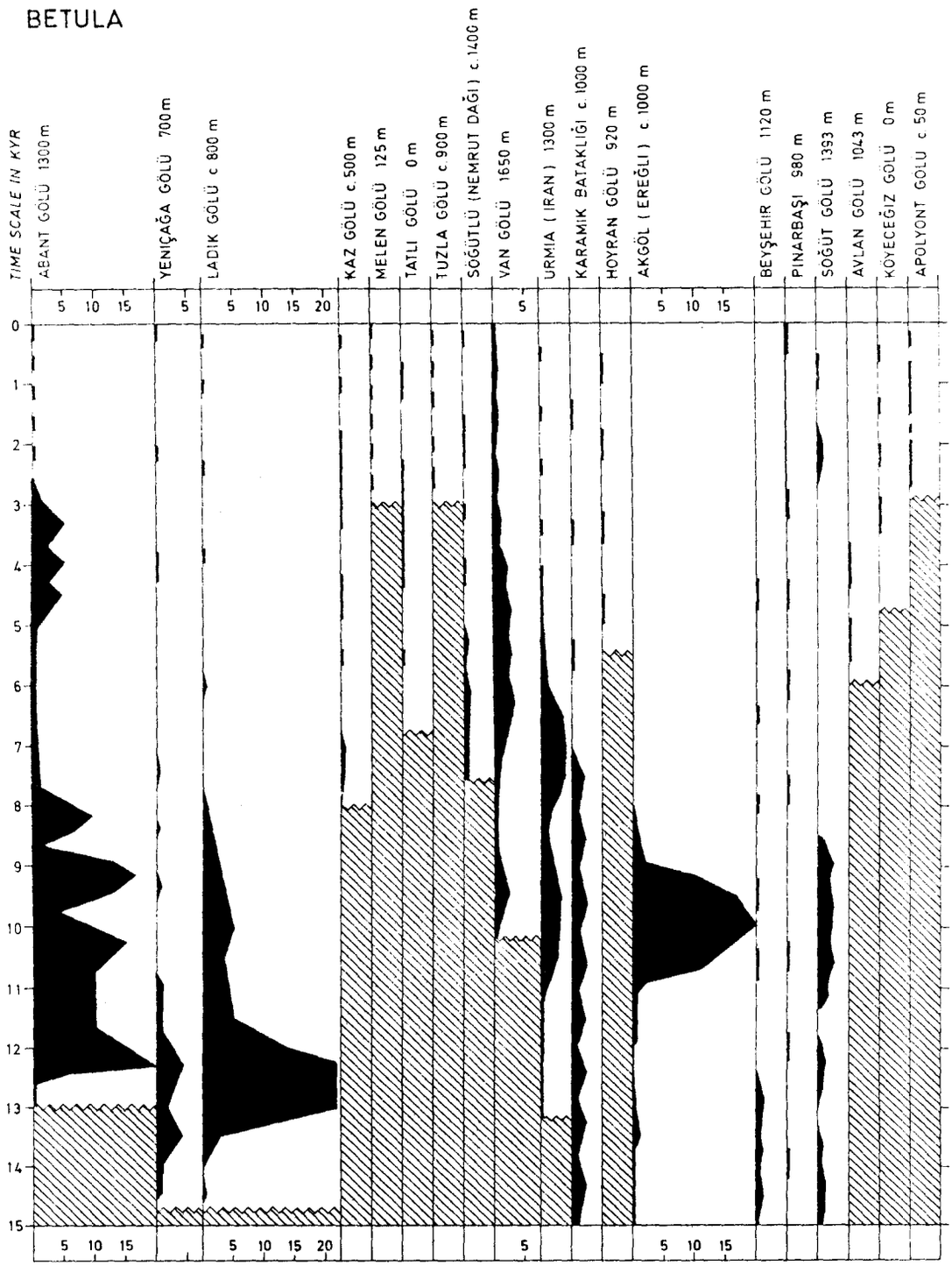


Figure 3.- Presence of *Betula* pollen in Turkish records, schematically drawn against time. Sites are shown on the map in figure 1, except Lake Urmia (N. Iran).

Gölü area in the northwest, the Ladik area in the central north and Karamik Batakligi in the central west. These sites are found at 700 m, 800 m and 1000 m, respectively. About 1000 years later birch pollen increased markedly in the Abant area and high values are found up to 9200 BP. Starting at about 11.000 BP, high birch-pollen values occur in the diagrams of Akgöl in the Konya plain and at Sögüt at elevations of c. 1000 and 1400 m, respectively. Around 11.000 BP, Yeniçaga Gölü is the first area where birch disappears. At the same time this tree has become less abundant in the Ladik area but at higher elevations in the Abant mountains it is still common. The stands in the eastern Konya plain, which produced a pollen maximum around 10.000 BP, rapidly decreased from then onwards. By about 8000 BP Betula pollen has disappeared or considerably decreased in the records available for Turkey west of 36°E.

After 8000 BP, values of some significance are found in the cores of Sögütlü (Nemrut Dagi area), Van Gölü and also in bordering Lake Urmia in northern Iran (BOTTEMA, 1986b). From about 5000-4000 BP the stands in eastern Turkey and adjacent Iran start to diminish. Finally very low birch pollen values occur as a possible "background noise" in the many cores that cover younger periods. Only in the Abant Gölü record do we find a revival of Betula pollen values from about 5000-3000 BP.

Which were the factors that ruled the occurrence of birches in Turkey ? In general it can be assumed that the taxon "birch" is (and was) made up of pioneer species, which under certain climatic conditions will thrive, especially where no other tree species is able to play a "competing" role. In central Europe, *Betula pendula* is the pioneer species appearing first in re-afforestation (HEGI, 1981), where original forest has been cut down or burned etc. The species has a wide ecological amplitude, being able to grow on very poor soil, and very little susceptible to frost or drought.

However, it needs light and will be outshaded when other species close in. The maximum age of the trees is about 100 years.

At about 13.500 BP a climatic change at elevations of 700-800 m in the northwestern Turkish mountain chains is deduced from the behaviour of *Betula* pollen. The appearance of birches was the first sign of an afforestation on treeless soil where at that time a grass-steppe vegetation prevailed. Trees or shrubs that took the opportunity to spread, together with the birches, were *Juniperus* and *Hippophae*.

The climate developed in such a way that conditions supporting tree growth in the higher mountains must have gradually improved. After about one millennium, at 12.500 BP, birch had reached an altitude of 1300 m in the Abant mountains.

Soon after 10.000 BP a very diverse deciduous forest developed around Abant Gölü, with birch probably growing on the tree-line. This phase lasted only for some centuries and soon fir (*Abies*) took over. The natural birch pioneer phase at Abant Gölü had finished and the tree limit had moved upward. A change from open water to a peatbog at the south side of Abant Gölü may have been caused by an increase in temperature, which also stimulated tree growth. A humic forest soil will have developed that retained much rainwater, which, together with increased evaporation, resulted in a lower water-table in the lake. A tree-line predominantly formed by birch must have occurred a few hundred meters higher.

The only return of *Betula* pollen found in the Turkish pollen diagrams in younger Holocene times is recorded for the Abant area. According to the radiocarbon dating and the pollen date supplied by the indicators of the so-called "Beyehir Occupation Phase" (BOTTEMA & WOLDRING, 1990) this secondary increase of *Betula* pollen took place between 5000 and 3000 BP. It is possible that the decrease of *Abies* pollen and the increase of *Betula* were caused by herding, which would have depressed the upper tree-line. Eventually birches would have become extinct by overgrazing at the man-made tree-line. However, good evidence for this hypothesis is lacking. At present, semi-humid *Abies* forest in this area is found from 900 to 2000 m with optimal growth between 1300 and 1600 m. On south-facing slopes this forest starts somewhat higher, at 1450-1500 m (MAYER & AKSOY, 1986).

CONCLUSION

The subfossil evidence demonstrates that *Betula* was far more common in Turkey during the Late-Glacial and the early Holocene than it has been since. Stands gradually shifted from the western part to the east, where sparse stands can be found nowadays. The explanation why birch disappeared from the western mountains can be found on the "Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne" by QUEZEL & BARBERO (1985). This map shows that the mountains bordering the Black Sea have no natural tree limit, deciduous and/or coniferous forest covering even the highest altitudes. Where the map indicates alpine vegetation with a tree-line at the lower edge on the Erçiyas Dagi and the area south of Trabzon and near Erzurum, birch is still present.

REFERENCES

BOTTEMA, S., 1986a. Late Quaternary and modern distribution of forest and some tree taxa in Turkey. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh 89B, 103-111.

BOTTEMA, S. 1986b. A Late Quaternary pollen diagram from Lake Urmia (northwestern Iran). Review of Palaeobotany and Palynology 47, 241-261.

BOTTEMA, S. & H. WOLDRING, 1984. Late Quaternary vegetation and climate of southwestern Turkey. Part II. Palaeohistoria 26, 123-149.

BOTTEMA, S. & H. WOLDRING, 1990. Anthropogenic indicators in the pollen record of the Eastern Mediterranean. In: S. BOTTEMA, G. Entjes-Nieborg & W. van ZEIST (eds.), Man's role in the shaping of the Eastern Mediterranean landscape, 231-264. Balkema, Rotterdam.

DAVIS, P.H. (ed.), 1982. Flora of Turkey and the East Aegean Islands, Volume 7, 689-691.

DAVIS, P.H. (ed.), 1988. Flora of Turkey and the East Aegean Islands, Volume 10, 215 p.

HEGI, G., 1981. Illustrierte Flora von Mitteleuropa, III.1, 145-152. Paul Parey, Hamburg.

MAYER, H. & H. AKSOY, 1986. Wälder der Türkei. Fischer Verlag, Stuttgart.

QUEZEL, P. & M. BARBERO, 1985. Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille no. 1: Méditerranée orientale. CNRS, Paris, 69 p.

RIKLI, M., 1943-1948. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Hans Huber, Bern.

Yeni Türkiye Atlasi, 1977. M.S.B. Harita Genel Müdürlügü, Ankara.

ZEIST, W. van, R.W. TIMMERS & S. BOTTEMA, 1968 (1970). Studies of modern and Holocene pollen precipitation in southeastern Turkey. Palaeohistoria 14, 19-39.

ZEIST, W. van, H. WOLDRING & D. STAPERT, 1975. Late Quaternary vegetation and climate of southwestern Turkey. Palaeohistoria 17, 53-143.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 151-161

Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel : 1. Renewal bud location and leaf attributes

M. KESHET*, A. DANIN* and G. ORSHAN*

RESUME

La répartition des types écomorphologiques selon un gradient de précipitations a été déterminée pour la flore pérenne et la végétation de 22 communautés végétales en Israel. Les phanérophytes et les chamaephytes sont plus fortement représentés dans les secteurs les plus secs du gradient. La taille moyenne des feuille augmente avec les précipitations. Il y a une tendance marquée au changement de couleur depuis le vert dans le secteur le plus arrosé jusqu'au glauque ou blanchâtre (à cause de la pilosité) dans le secteur le plus sec du gradient. Les végétaux malacophylles et sclérophylles sont plus fréquents dans le secteur humide du gradient. Le pourcentage de végétaux caduques en hiver augmente lorsque l'on se dirige vers le secteur humide du gradient qui correspond aussi aux régions froides du pays. Les résultats sont discutés à la lumière de l'adaptation des végétaux à la sécheresse ainsi qu'à d'autres facteurs du milieu.

MOTS-CLES : types écomorphologiques, précipitation, attributs foliaires

ABSTRACT

The distribution of ecomorphological types along precipitation gradient was determined for the perennial flora and vegetation of 22 plant communities in Israel. Phanerophytes and chamaephytes are relatively strongly represented in the drier parts of the gradient. The average leaf size increases with increasing precipitation. There is a prominent tendency for a change in leaf colour from green in the moister part to glaucous or whitish (due to tomentosity) in the dry part of the gradient. Malacophyllous and sclerophyllous plants are more frequent in the moist part of the gradient. The percentage of winter deciduous plants increases towards the moist part of the gradient, which is also the cold part of the country. The results are discussed in relation to plant adaptation to drought and other environmental factors.

KEY WORDS : ecomorphological types, precipitation, leaf attributes

INTRODUCTION

The use of ecomorphological (= monocharacter growth form) types was suggested by ORSHAN (1981, 1986) as a tool in describing vegetation and studying adaptation to the environment. It is suggested that investigating correlations between the distribution of growth form attributes and environmental factors, might be the first step in improving understanding of the adaptive value of the former. DANIN and ORSHAN (1990) analysed the floras of 27 geomorphological districts in Israel. They determined the distribution of renewal bud location types (= the main Raunkiaer's life form types) along rainfall and temperature gradients in Israel. ROMANE (1987) compared the distribution of different ecomorphological types in plant communities in southern France and found that renewal bud location best represents the distribution of the other types examined. One may therefore suggest that this attribute is fit to represent the adaptation of plants to their environment well. This points to Raunkiaer's insight in choosing it as a criterion for his life forms.

* Department of Botany
The Hebrew University of Jerusalem
Jerusalem, Israel 91904

In the present paper an attempt is made to look for correlations between the distribution of leaf attributes in plant communities and precipitation, and compare it to the correlation of renewal bud location.

MATERIALS AND METHODS

1. Vegetation

The ecomorphological analysis was based on BRAUN-BLANQUET association tables produced by RABINOVITCH-VIN (1979) in the Northern Galilee, SAPIR (1978) in the Judaean Foothills south of Jerusalem, and by DANIN (1970) in the Northern Negev. Only the persisting species-arido active sensu EVENARI *et al.* (1975) - were used for the analysis. Twenty two plant communities, covering a precipitation range of 90-900 mm of rainfall were analysed. Parameters that were present at a very low frequency, such as distribution of cryptophytes, were not included in the present paper.

2. Determination of the ecomorphological types

For each of the ca. 300 species recorded, the ecomorphological types according to ORSHAN (1981, 1986) were determined directly in the field or by personal knowledge of the authors.

3. Computation

For each community there are two computer files :

a) A plant information file where all the relevant ecomorphological types for each species are listed.

b) An environmental information file where precipitation for each plant community, according to ROSENAN *et al.* (1985), is listed.

Out of the above two files linear regression curves, expressing distribution of ecomorphological types against precipitation, were plotted and correlation coefficients calculated.

The three methods of analysis for the distribution of ecomorphological types, i.e. absolute presence, relative presence, and cover, as related to precipitation, showed the same tendency in the linear regressions (positive or negative), for the types examined. They differed in the scattering of dots around the regression line and accordingly in the significance of the correlation. The highest factor of linear regression (r) in most cases was that of relative presence ; the second was absolute presence, and the lowest was cover. Therefore only the relative presence data are presented below.

RESULTS

1. Location of renewal buds (Raunkiaer's life forms)

1 °) Hemicryptophytes (figure 1)

The proportion of persisting hemicryptophytes, in the plant communities analysed, decreases with increasing precipitation.

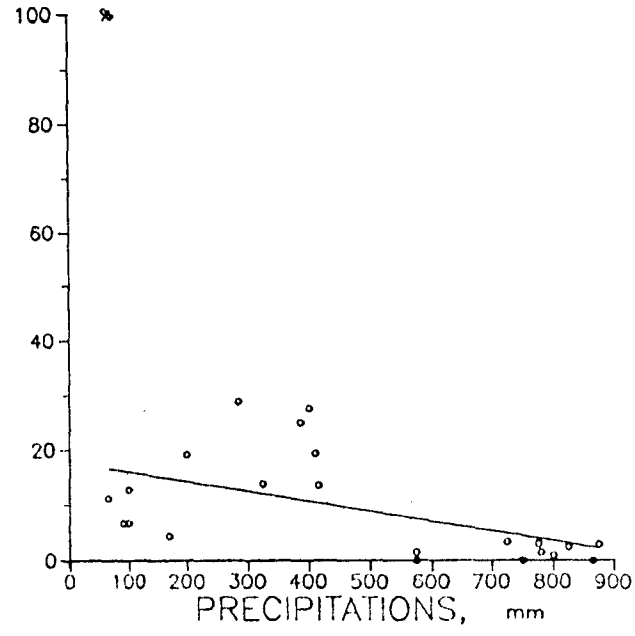


Figure 1.- Percentage of persistent hemicryptophytes in plant communities in relation to mean annual rainfall. Regression equation : Y = 17.7 - 0.02X (r = - 0.293 ns)

2 °) Chamaephytes (figure 2)

The proportion of chamaephytes is negatively correlated with precipitation. One can divide the diagram into two sections :

a. That of 90-550 mm annual rainfall, where linear decrease in the proportion of chamaephytes takes place.

b. That of 550-900 mm mean annual rainfall, where there is no change in the proportion of chamaephytes with change in precipitation.

3 °) Phanerophytes (figure 3)

It is difficult to divide the marked increase of phanerophytes with precipitation into sections, as was done with the chamaephytes discussed above. However, the value of 550 mm annual rainfall may be regarded as a threshold, beyond

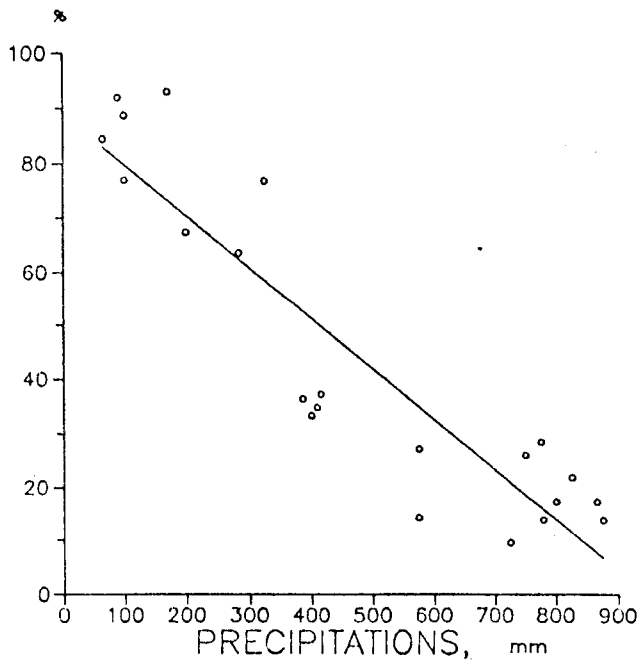


Figure 2.- Percentage of chamaephytes. See figure 1.
Regression equation : Y = 89.3 - 0.09X (r = - 0.834 ***)

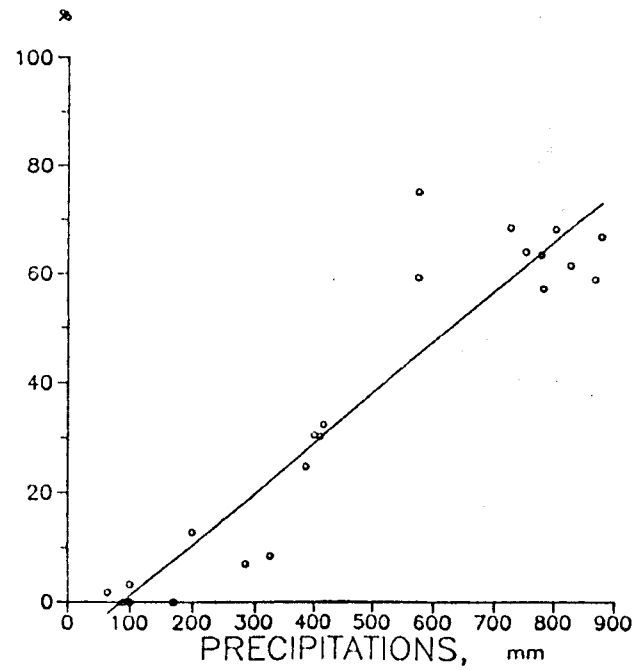


Figure 3.- Percentage of phanerophytes. See figure 1.
Regression equation : Y = - 8.0 + 0.09X (r = 0.886 ***).

which there is almost no increase in the proportion of phanerophytes.

The proportion of renewal bud location types in the list of species of the whole area is : therophytes - not included, cryptophytes - 3%, hemicryptophytes - 9%, chamaephytes - 40%, phanerophytes - 40%, amphiphytes - 8%.

2. Leaf attributes

1 °) Leaf Size (figures 4-8)

The percentages of small and medium-sized leaves (0.10-2.25 cm^2) decrease with increasing

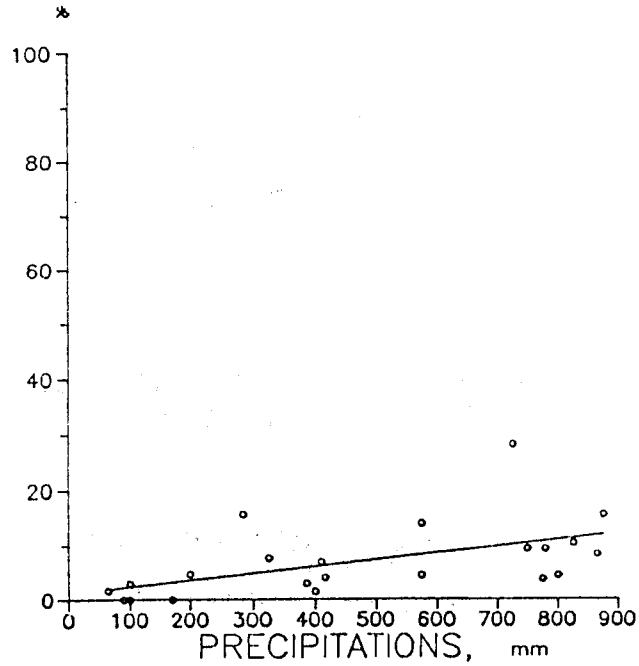


Figure 4.- Percentage of plants whose leaf size is 12.25-20.25 cm^2. See figure 1.
Regression equation : Y = 1.2 + 0.01X (r = 0.53 ***).

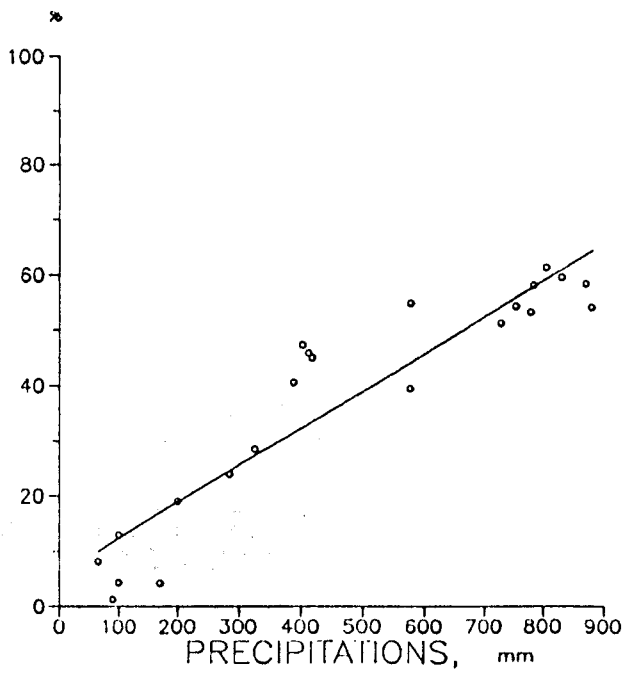


Figure 5.- Percentage of plants whose largest leaf size is 2.25-12.25 cm^2. See figure 1.
Regression equation : Y = 5.7 + 0.07X (r = 0.93 ***).

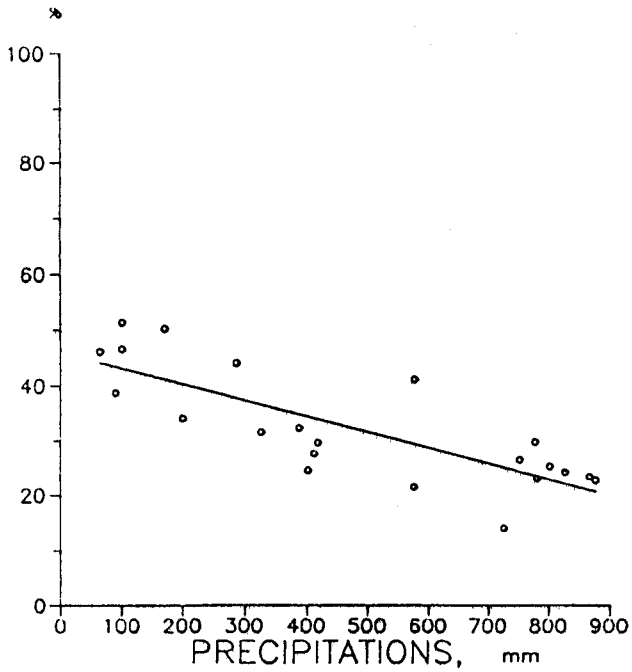


Figure 6.- Percentage of plants whose largest leaf size is 0.25-2.25 cm². See figure 1.
Regression equation : Y = 46.2 - 0.03X (r = 0.8 ***).

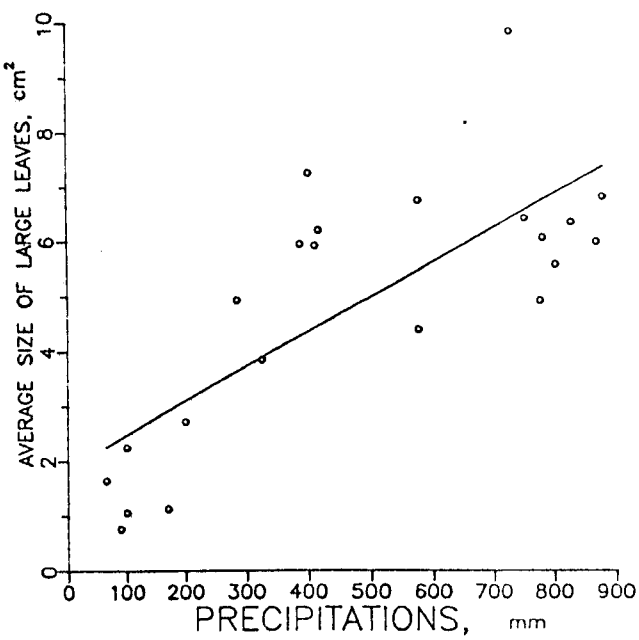


Figure 8.- Percentage of plants whose average leaf size is 0.25-10.0 cm². See figure 1.
Regression equation : Y = 1.9 + 0.01X (r = 0.76 ***).

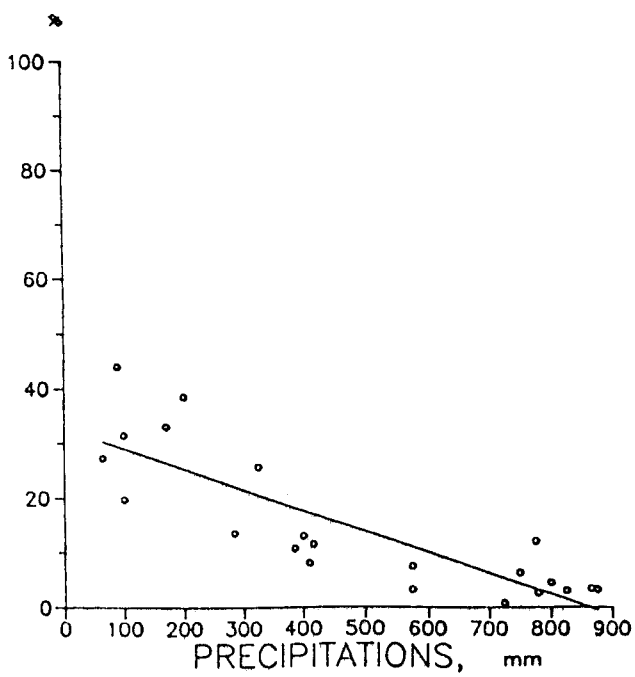


Figure 7.- Percentage of plants whose largest leaf size is 0.1-0.25 cm². See figure 1.
Regression equation : Y = 32.8 - 0.04X (r = - 0.84 ***).

precipitation (r= - 0.84), those of larger leaves (especially 2.25-12.25 cm²) increase rapidly (r = 0.93). The average leaf size clearly increases with increasing precipitation.

2 °) Leaf Colour (figures 9-10)

The most common leaf colours are green and glaucous. The percentage of green leaves increases and that of glaucous leaves decreases with increasing precipitation. It may be pointed out, that in the most arid sites, the percentages of green and glaucous leaves are almost equal, while in the humid ones the green leaves prevail.

3 °) Leaf Tomentosity (figures 11-12)

The percentage of non-tomentose leaves increases with the increase in precipitation but, with a low, nearly non-significant correlation coefficient (0.39). The percentage of lower side tomentose leaves increases with increasing precipitation, with a higher correlation coefficient (0.76). The percentage of leaves tomentose on both sides is rather low (less than 20%), and decreases with increasing precipitation.

Since tomentosity influences leaf colour, additional two diagrams combining leaf colour

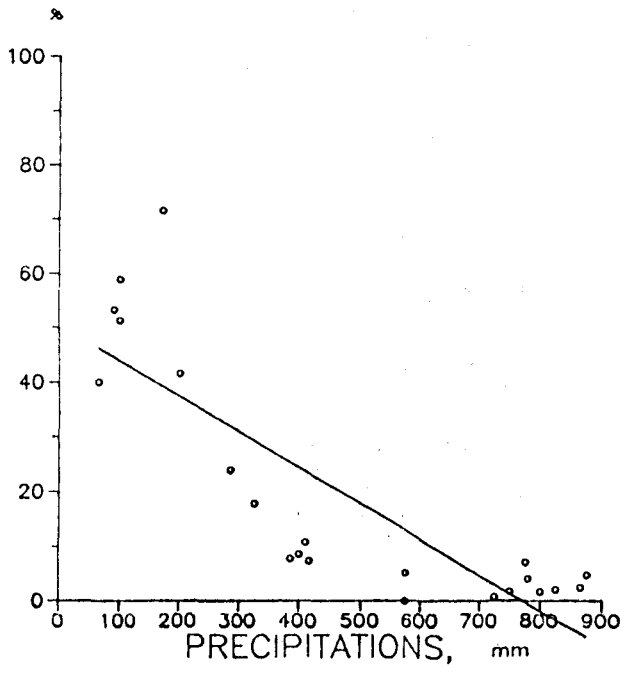


Figure 9.- Percentage of plants with glaucous leaves. See figure 1.
Regression equation : Y = 50.5 - 0.07X (r = - 0.84 ***).

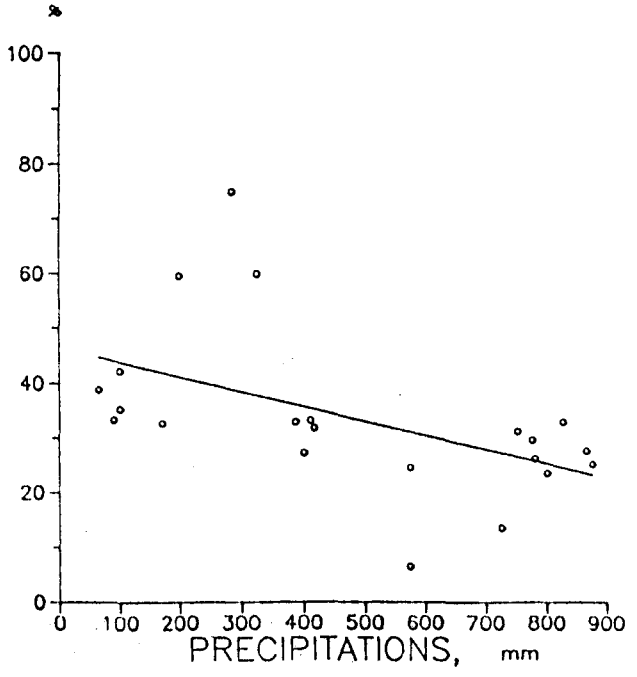


Figure 11.- Percentage of plants with leaves tomentous on both sides. See figure 1.
Regression equation : Y = 46.5 - 0.03X (r = 0.51 **).

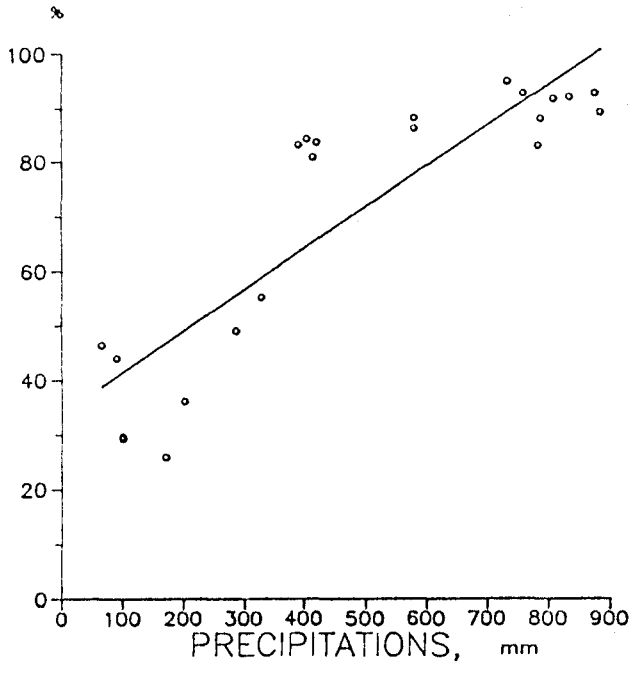


Figure 10.- Percentage of plants with green leaves. See figure 1.
Regression equation : Y = 33.8 + 0.08X (r = 0.88 ***).

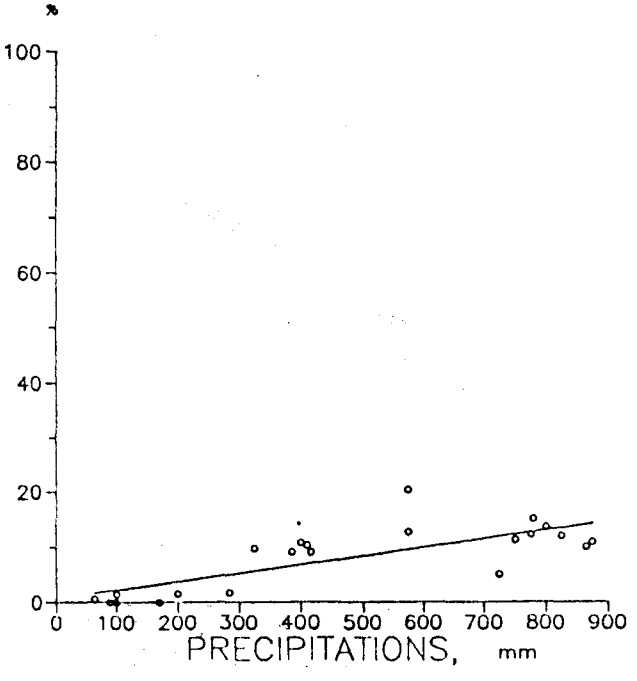


Figure 12.- Percentage of plants with leaves tomentous on lower side. See figure 1.
Regression equation : Y = 0.77 + 0.02X (r = 0.76 ***).

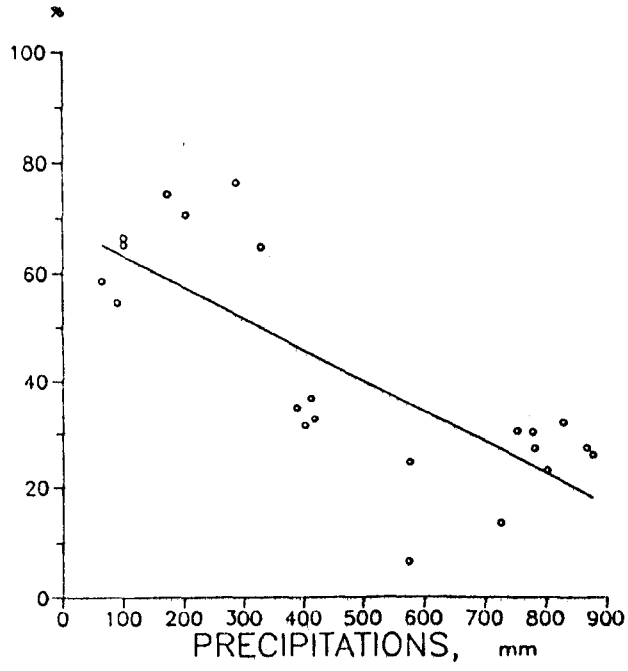


Figure 13.- Percentage of plants with leaves glaucous or tomentous on both sides. See figure 1.
Regression equation : Y = 69.1 - 0.06X (r = - 0.8 ***).

and tomentosity were drawn. Figure 13 shows the significant decrease of glaucous or tomentose leaves with increasing precipitation. Figure 14 displays the significant increase of green or glabrous leaves with increasing precipitation.

The proportion of tomentosity types in the list of species of the whole area is : glabrous - 50%, lower side - 9%, upper side - 1%, both sides - 33%, no leaves - 7%.

4 °) Leaf Consistency (figures 15-17)

The percentage of malacophyll leaves increases with increasing precipitation but not significantly (r = 0.25). Those of semi-sclerophyll and sclerohyll leaves increase markedly with increasing precipitation (r = 0.92). Water succulent leaves are totally absent where rainfall exceeds 300 mm.

The proportion of consistency types in the list of species of the whole area is : malacophylls - 58%, semi-sclerophylls - 14%, sclerophylls - 18%, semi-succulents - <1%, resin succulents -

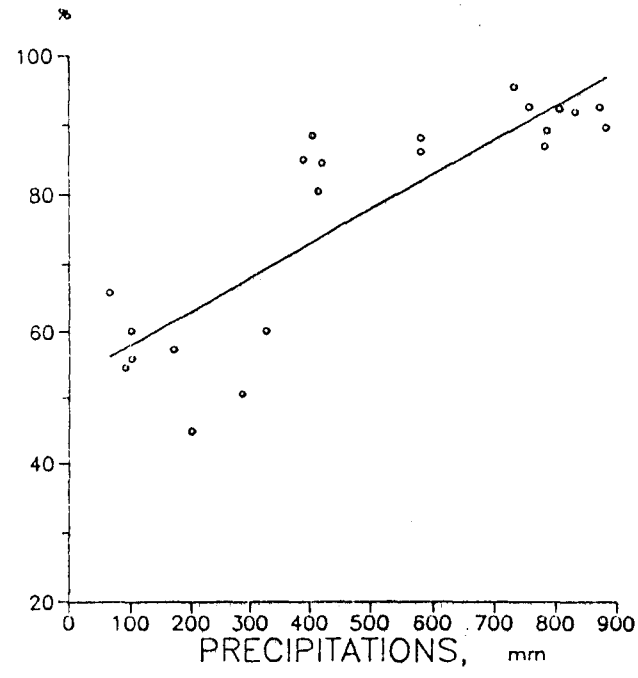


Figure 14.- Percentage of plants with green or glabrous leaves. See figure 1.
Regression equation : Y = 53.5 + 0.05X (r = 0.85 ***).

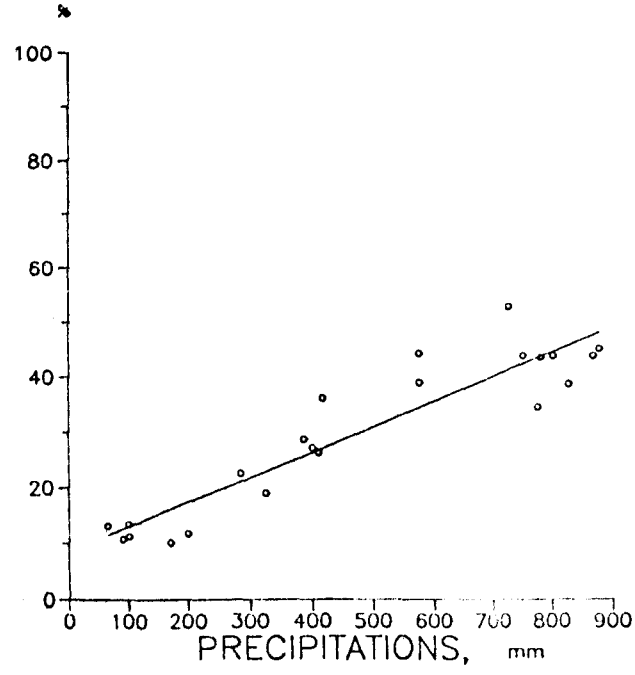


Figure 15.- Percentage of semi-sclerophyllous or sclerophyllous plants. See figure 1.
Regression equation : Y = 8.6 + 0.04X (r = 0.92 ***).

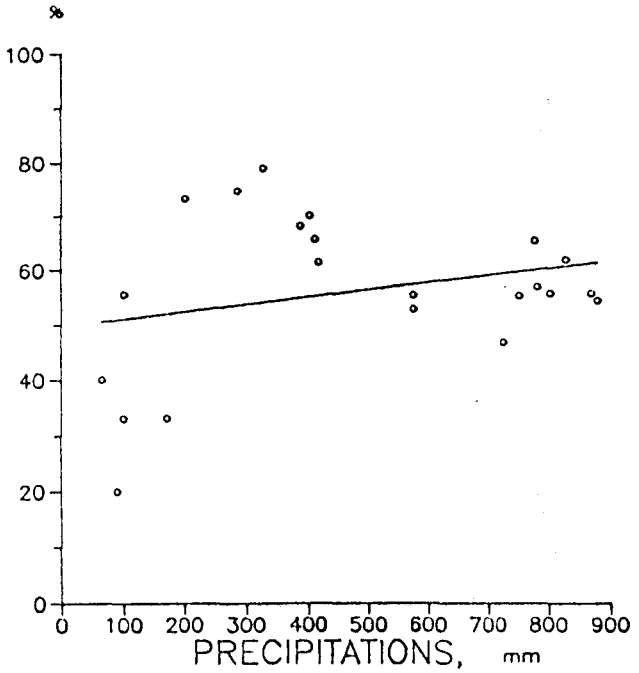


Figure 16.- Percentage of malacophyllous plants. See figure 1.
Regression equation : Y = 50.1 + 0.01X (r = 0.25 ns).

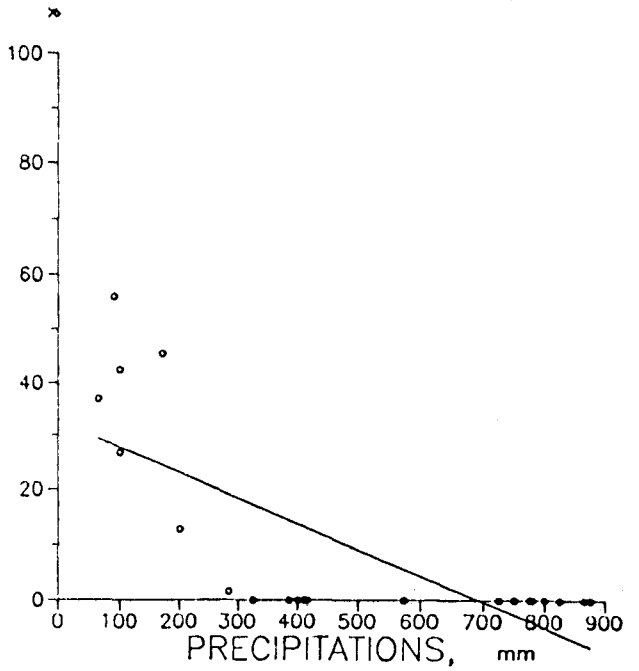


Figure 17.- Percentage of plants with water-succulent leaves. See figure 1.
Regression equation : Y = 32.5 - 0.05X (r = -0.73 ***).

<1% water succulents - 6% no leaves - 2 %.

5 °) Life Duration of Leaves (figures 18-20)

The percentage of plants with a life duration shorter than 6 months decreases significantly with decreasing precipitation (r = -0.85). The percentages of plants with a longer life duration, (up to 26 months), increase with increasing precipitation (r = 0.77 for life duration of 6-14 months and r = 0.89 for life duration of 14-26 months). The percentage of plants with leaves lasting 26-38 months is rather small. These clear-cut trends are also expressed by the average life duration graph (figure 21) which clearly shows an increase with increasing precipitation.

The proportion of life duration types (months) in the list of species of the whole area is : < 6 - 34%, 6-14 - 46%, 14-26 - 11% , 26-38 - 4%, 38-50 - <1%, no leaves - 2%.

6 °) Seasonality (figures 22-23)

Evergreens generally dominate the vegetation (60%-100%), but their percentages decrease with increasing precipitation (r = -0.82). Winter deciduous plants are totally absent from areas where rainfall is less than 350 mm. Their percentage increases markedly under higher amounts of rainfall (r = 0.94). The percentage of summer deciduous plants is small everywhere. It decreases insignificantly with increasing precipitation.

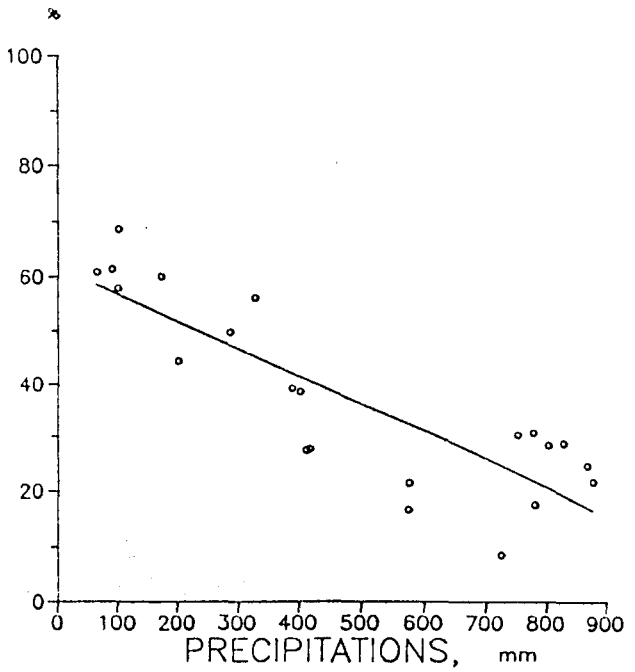


Figure 18.- Percentage of plants with leaves lasting less than 6 months. See figure 1.
Regression equation : Y = 61.9 - 0.05X (r = - 0.85***).

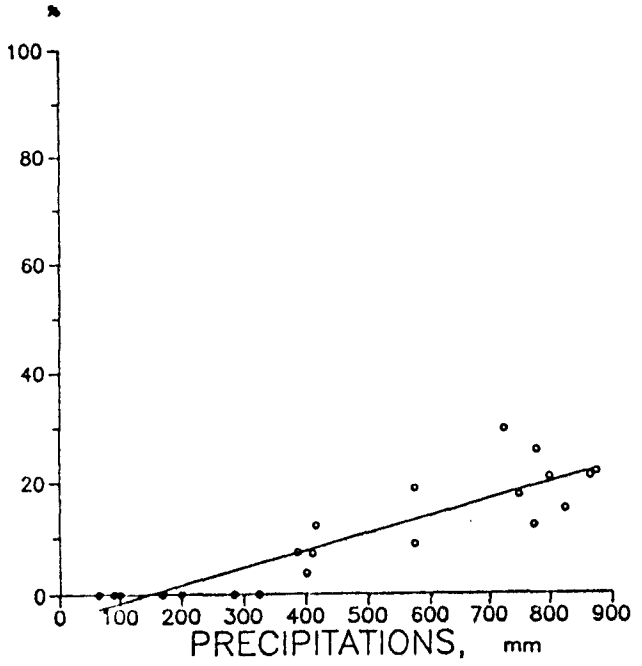


Figure 19.- Percentage of plants with leaves lasting 14-26 months. See figure 1.
Regression equation : Y = - 4.5 + 0.03X (r = 0.89***).

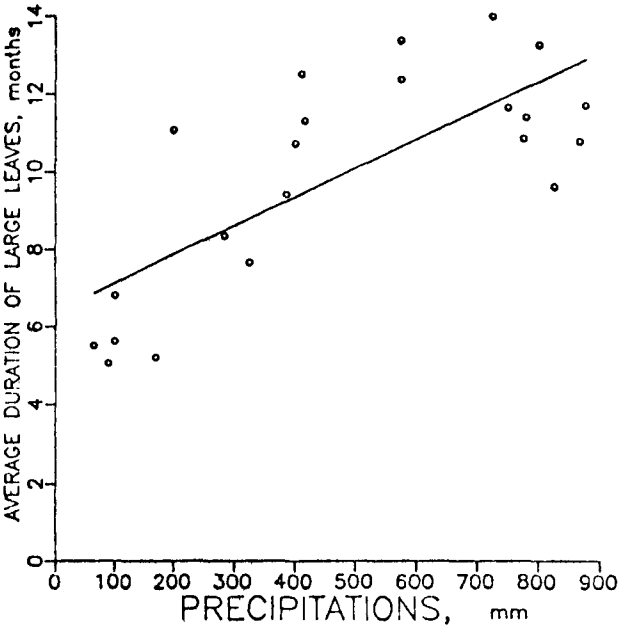


Figure 21.- Percentage of plants with average leaf duration of 5-15 months. See figure 1.
Regression equation : Y = 6.0 + 0.01X (r = 0.78***).

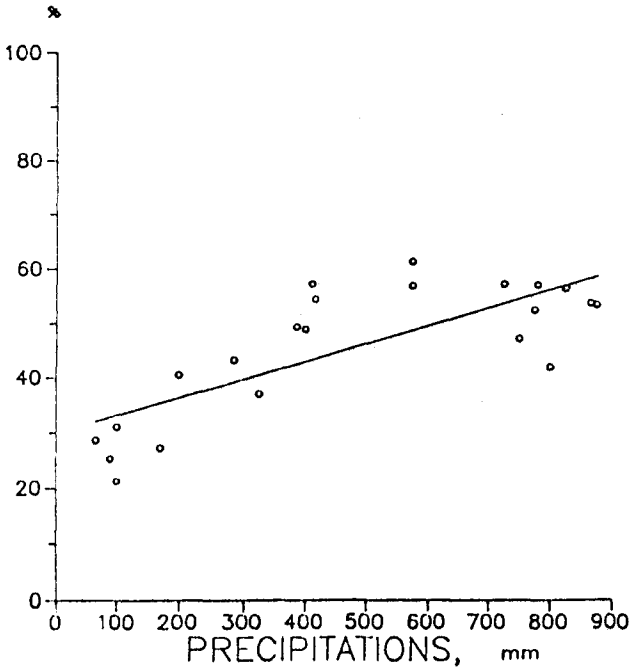


Figure 20.- Percentage of plants with leaves lasting 6-14 months. See figure 1.
Regression equation : Y = - 30.0 + 0.03X (r = 0.77***).

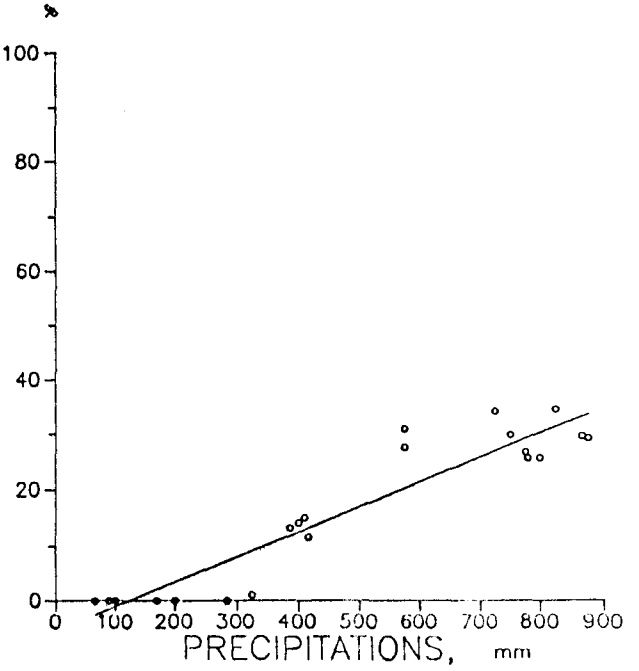


Figure 22.- Percentage of winter deciduous plants. See figure 1.
Regression equation : Y = - 5.5 + 0.04X (r = 0.94***).

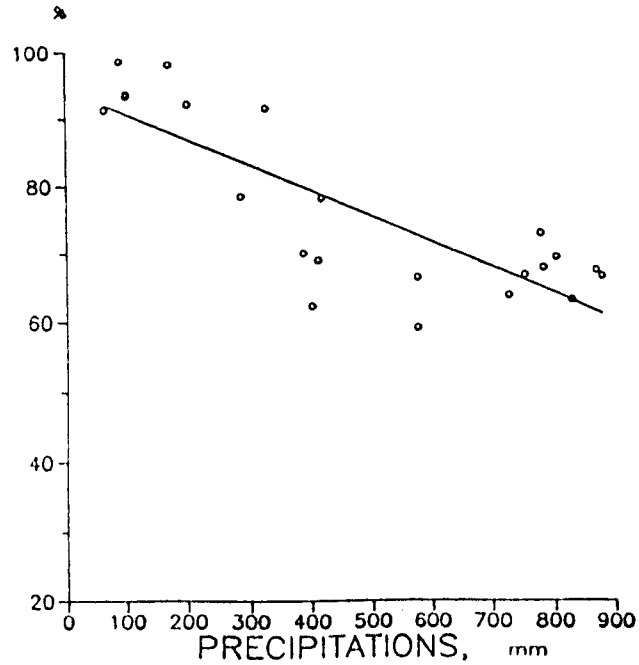


Figure 23.- Percentage of evergreen plants. See figure 1. Regression equation : Y = 94.6 - 0.04X (r = - 0.82***).

The proportion of seasonality types in the list of species of the whole area is : evegreen - 75%, winter deciduous 18%, summer deciduous -7%.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

In the present study we have analysed changes in morphological attributes of plants in plant communities along a precipitation gradient. We do not intend to characterise each plant community with a set of morphological properties but to study the changes in these parameters along the precipitation gradient. Before going into details it is worth quoting MOONEY *et al.* (1983) : «many structural and functional features of plants play multiple roles in adaptation to complex environments».

We shall first discuss the various attributes in the order of their presentation. The decreasing proportion of hemicryptophytes with increasing amounts of rainfall contradicts our findings in a previous study (DANIN and ORSHAN,1990). It seems that the differences are a result of the methods used. In our first study the entire flora of large areas was analysed, including all habitat types. In the present study we selected only plant communities, which developed on hard lime stones, that are close to the status of climax vegetation, and have a high cover of shrubs and trees. Open areas where hemicryptophytes are common in the mesic parts of the gradient were not included here.

The curve for chamaephyte percentage variation with increasing precipitation resembles our previous findings in its general trends. However, the threshold values are different in the two studies. It is possible that these differences result from the sampling methods, as discussed above for hemicryptophytes.

Decreasing size of leaves from mesic to xeric conditions is a fact that was demonstrated by many investigators of drought resistance in plants (LEVITT, 1980 ; OPPENHEIMER, 1960). Our findings confirm the significance of the changes in this character along the precipitation gradient. However, we cannot really prove that it is a morphogenetic adaptation to drought or a response to changes in light intensity along the climatic gradient. It is light intensity that causes the exchange of large winter leaves for small summer leaves in *Ononis natrix* (ORSHAN,1954).

The increasing proportion of light-coloured leaves towards areas with high insolation are caused by wax cover (glaucous leaves) or by hairs (tomentosity). Our findings agree with previous results on plant adaptation to drought (OPPENHEIMER, 1960 ; DANIN, 1983 ; LEVITT, 1980). Similar changes in the colour of organisms towards the desert were found in lichens (GALUN and REICHERT, 1960).

The absence of leaf succulence in areas with less than 300 mm annual rainfall may be explained by the type of vegetation analysed. In areas moister than 300 mm most succulents may be found in salt marshes, sea-spray zone, and rock crevices. None of these habitats was represented in our study.

Sclerophylly is a property that is typical of the Mediterranean type ecosystems. Many authors have tied this leaf property to drought resistance (GRIEVE, 1953) and regarded it as a xeromorphic attribute. However, LEVITT (1980) states : «xeromorphy is not necessarily always related to the aridity of the environment». It is evident that in Israel sclerophylly increases with precipitation and therefore cannot be associated with increasing drought. The idea that sclerophylly is related to nutrient-deficient soils (SABRADO *et al.*, 1980 ; MOONEY *et al.*, 1983) is more in accordance with the situation in our study area. Nutrient leaching seems to increase with increasing precipitation. This property is also related to leaf age ; sclerophyllous plants tend to have two years old leaves. Since in the dry parts of the

gradient plants replace leaves at about half year intervals, the low figures for sclerophylly there may be a result of the principle life strategy of the plants. Sclerophylly may also be a result of historical events that brought it to biota with no relation to environmental conditions of the present (WENT, 1971).

Seasonal shedding of leaves in the mesic part of the country is related to the cold winter that prevails there. Many of the winter deciduous trees are related to the Irano-Turanian plant geographical element. They have the property of winter leaf-shedding as an adaptation to the cold winter rather than to the dry summer. This agrees with the conclusions of MILLER *et al.* (1981) who compared the response of vegetation to Mediterranean type conditions mainly in California and Chile. They suggested that the geographic distribution of evergreen and deciduous plant growth forms is related to patterns of water availability and temperatures.

To conclude, the correlation of ecomorphological types frequency with precipitation may provide us with ways of thinking how to further investigate plant-environment relationships. So far we have no clues, using this method, to prove morphogenetic relationships of plants and environment. We still can not separate the adaptative value of certain attributes to the present environment from morphogenetic processes which took place in the past which might have been of adaptative value then.

BIBLIOGRAPHY

DANIN A. (1970). A Phytosociological-Ecological Study of the Northern Negev of Israel. Ph.D. thesis, The Hebrew University of Jerusalem (in Hebrew with an English abstract).

DANIN A. (1983). Desert Vegetation of Israel and Sinai. Cana, Jerusalem. p.148.

DANIN A., ORSHAN G. (1990). The distribution of Raunkiaer's life forms in Israel as related to environment. J. Veg. Sci. 1 : 41-48.

EVENARI M., SCHULZE E.D., KAPPEN L., BUSCHBOM U., LANGE O.L. (1975). Adaptive mechanisms in desert plants. In : VERNBERG E.J. (ed.) Physiological adaptation to the environment. 111-129. In text Educ. Publ., New York.

GALUN M., REICHERT I. (1960). A study of lichens in the Negev. Bull. Res. Counc. Israel. 9 : 127-148.

GRIEVE B.J. (1953). The physiology of sclerophyll plants. J. Roy. Soc. West Aust. 39 : 31-45.

LEVITT J. (1980). Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York, 2 : 1-607.

MILLER P.C., HAJEK E. (1981). Resource availability and environmental characteristics of Mediterranean type ecosystems. In : MILLER P.C. (ed.) Resource Use by Chaparral and Matorral. Springer, New York. 17-41.

MOONEY H.A., *et al.* (1983). Plant form and function in relation to nutrient gradients. In : DAY J.A. (ed.) Mineral nutrients in Mediterranean ecosystems. S. African Nat. Sci. Prog. Rep. 71 : 55-76.

OPPENHEIMER H.R. (1960). Adaptation to drought : xerophytism. In : UNESCO Arid Zone Res. Ser. 15 : 105-138.

ORSHAN G. (1954). Surface reduction and its significance as a hydro-ecological factor. J. Ecol. 42 : 442-444.

ORSHAN G. (1981). Monocharacter growth form types as a tool in an analytic-synthetic study of growth forms in mediterranean type ecosystems. A proposal for an inter-regional program. Ecol. Medit. 8 : 159-171.

ORSHAN G. (1986). Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. Ann. Bot. (Roma) 44 : 7-38.

RABINOVITCH-VIN A. (1979). Influence of parent rock on soil properties and composition of vegetation in the Galilee. Ph.D. thesis The Hebrew University of Jerusalem (in Hebrew with an English abstract).

ROMANE F. (1987). Efficacité de la distribution des formes de croissance de végétaux pour l'analyse de la végétation à l'échelle régionale. Cas de quelques taillis de chêne vert du

Languedoc. Thèse pour obtenir le grade de Docteur es Sciences. Université de droit, d'économie et de Sciences d'Aix-Marseille. 201 p.

ROSENAN N., GILEAD A. (1985). Maps of Mean Annual Precipitation and Temperature. Atlas of Israel, 14/1. 3rd ed. Department of Surveys, Ministry of Labour, Jerusalem.

SABRADO M.A., MEDINA E. (1980). General morphology, anatomical structure and nutrient content of sclerophyllous leaves of the «bana» vegetation of the Amazonas. Oecologia 45 : 341-345.

SAPIR G. (1978). Vegetation of the Judean Foothills. M. Sc. thesis, The Hebrew University, Jerusalem.

WENT F.N. (1971). Parallel evolution. Taxon 20 : 197-226.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 163-167

Approche Bioclimatique et Biogéographique du Djebel Akhdar (Cyrénaïque, Lybie)

Abdelmajid ELHAMROUNI*

RESUME

A partir des données de quatre stations climatiques du Djebel Akhdar (Libye), l'auteur met en évidence une étroite corrélation entre l'altitude et les précipitations et place la végétation dans son contexte bioclimatique et biogéographique.

MOTS-CLES : Cyrénaïque, Djebel Akhdar, bioclimatologie, biogéographie

SUMMARY

Using climatic data of four sites of Djebel Akhdar (Lybia) the author proposed a relationship betwen elevation and rainfall, and situated vegetation in its bioclimatic and biogeographic context.

KEY WORDS : Cyrenaic, Djebel Akhdar, bioclimatology, biogeography

INTRODUCTION

Lassé des paysages arides tout le long de la route littorale libyenne, le voyageur est soulagé de se trouver brusquement au contact de la forêt du Djebel Akhdar. C'est une «batha», formation du type matorral, quelquefois dense et fermée, parfois arborée, le plus souvent ouverte et dégradée, dérivant inexorablement vers une lande à xérophytes épineux en coussinets. Sa superficie s'est réduite de moitié environ dans l'espace d'un demi-siècle, soient 250.000 ha (MESSAOUDI, 1987, communication personnelle).

Dans ce qui suit, il est envisagé de faire une rapide esquisse des conditions du milieu et du paysage végétal de cette «montagne verte» qu'est le Djebel Akhdar. cette tache de verdure dans le désert libyen, qui culmine à 850 m, s'étend suivant une direction SO-NE de BENGHAZI à DERNA, surplombant la Méditerranée au Nord, et s'enfonçant lentement dans le désert, au sud.

* Institut des Régions Arides
4119 Médenine
Tunisie

1. Les conditions édapho-climatiques

Par rapport au reste de la Libye, le Djebel Akhdar jouit de conditions édaphiques et climatiques tout à fait exceptionnelles. Les sols, développés sur roche-mère calcaire, s'apparentent aux sols rouges vertiques. Leur texture est fine, alors que leur profondeur et leur richesse en matière organique varient en fonction de l'importance du couvert végétal et de l'intensité de l'érosion.

C'est la région la plus pluvieuse de tout le pays. Si le flanc sud du massif se situe entre les isohyètes 150-300 mm, le versant nord par contre se trouve copieusement arrosé. La pluviométrie y passe du simple au double suivant l'évolution de l'altitude, conformément aux données du tableau 1 :

Tableau 1

Altitude et pluviométrie

Station	Altitude (m)	Pluviométrie (mm)
Derna	8	265.8
Bénina	130	265.5
Elmerj	400	412.4
Chahat	621	569.9

Source : OADA, 1979

Tableau 2

Régime pluviométrique saisonnier

Station	H	A	P	E
Derna	142.3	79.8	39.6	4.1
Bénina	175.6	54.4	34.8	0.7
Elmerj	276.3	73.5	60.2	1.4
Chahat	325.6	141.5	97.1	5.7

Entre l'altitude et la pluviométrie de cette région existe une étroite relation. Déterminés à partir des données du tableau précédent le coefficient de corrélation r = 0.97638 est significatif au seuil de 95%, et la droite de régression est de la forme

$$Y = 0.515\ X + 229.278$$

avec : Y = Pluviométrie exprimée en millimètres

X = Altitude exprimée en mètres

Le régime pluviométrique saisonnier, de type HAPE, est le même pour l'ensemble des stations prises en considération, comme l'indique le tableau 2 :

BAGNOULS et GAUSSEN (1957) considèrent qu'un mois est froid si sa température moyenne est inférieure à 10°C, tempéré si elle est entre 10 et 20°C et chaud si elle dépasse cette valeur. Appliquée aux stations qui nous préoccupent, cette définition permet de constater après examen du tableau 3, qu'une moitié de l'année est constituée par une suite de mois chauds, allant de mai à octobre, et que l'autre moitié, représente des mois tempérés. Toutefois Chahat présente la particularité d'avoir quatre mois chauds (juin, juillet, août, septembre), six mois tempérés (mars, avril, mai et octobre, novembre, décembre) et deux mois froids (janvier, février).

Tableau 3

Températures moyennes mensuelles et type climatique

Station	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Derna	14.5	14.6	15.6	17.7	20.1	22.2	24.5	26.2	24.9	22.4	19.2	15.5
Bénina	12.5	13.1	14.9	18.7	22.4	25.5	25.9	26.5	25.1	22.2	18.2	14.1
Elmerj	10.4	11.5	12.9	16.2	20.0	22.7	23.6	23.8	22.7	20.1	16.6	12.2
Chahat	9.4	9.8	11.3	14.5	18.3	21.8	22.6	23.1	23.2	19.6	14.6	10.9
	Froid		Tempéré			Chaud				Tempéré		

Pour les mêmes auteurs le mois est sec si la valeur de la pluviométrie est inférieure au double de celle de la température moyenne. Compte tenu des données pluviométriques disponibles par ailleurs, la sécheresse s'étale sur 7 mois de mars à septembre, à Derna et Bénina, et sur 6 mois, d'avril à septembre, à Elmerj et à Chahat.

La valeur du coefficient pluviothermique calculée selon la formule d'EMBERGER (1955), à partir des données du tableau 4 permet de ranger :

-Bénina dans le bioclimat semi-aride inférieur à hiver chaud ;
-Derna dans le semi-aride supérieur à hiver chaud ;
-Elmerj dans le semi-aride supérieur à hiver tempéré ;
-Chahat dans le sub-humide à hiver tempéré.

Tableau 4

Données pluviothermiques et type bioclimatique

Station	P (mm)	M°C	m°C	Q2	Bioclim.	Variante
Bénina	265.5	31.8	8.3	38.55	S.A.I.	Chaude
Derna	265.8	29.1	10.6	48.33	S.A.S.	Chaude
Elmerj	412.4	31.6	5.1	53.41	S.A.S.	Temp.
Chahat	569.9	27.9	6.1	90.14	S.H.	Temp.

2. Séries et étages de végétation

Du bord de mer jusqu'au sommet, les séries de végétation s'individualisent comme suit :

2.1. Série de l'Oléo-lentisque à caroubier

Localisée au piémont jusqu'à 300-350 m d'altitude, elle colonise des sols généralement profonds, riches en matière organique, susceptibles d'être mis en valeur agricole. Elle a d'ailleurs été le théâtre d'un gigantesque défrichement, à l'aide de gros engins mécaniques qui extirpaient les racines à plus d'un mètre de profondeur. Elle est en voie de céder la place aux vergers et plantations de raisin de table dans le cadre d'un programme national de développement agricole.

Sur le versant sud et sous l'action sans doute climatique mais surtout anthropozoogène, elle est remplacée par une série steppique à *Ziziphus lotus* arborescent.

2.2. Série du Genévrier rouge

Largement dominante dans le paysage végétal, elle constitue l'essentiel de la végétation forestière. Elle se présente sous l'aspect d'un matorral dont la hauteur moyenne est de 3 m environ.

Par suite de délits de coupe, d'incendies répétés et de surpâturage, elle se trouve de plus en plus ouverte, de plus en plus dégradée. Dans les talwegs ou sur les pentes très fortes cependant, la densité et la hauteur des tiges prennent encore de l'importance.

2.3. Série du pin d'Alep

Elle est essentiellement littorale et occupe une bande de 200 km de long et 150 à 200 m de large, allant de Talmita à Soussa. Le cortège floristique du pin d'Alep est ici constitué entre autres par :

Rosmarinus officinalis
Globularia alypum
Helianthemum lavandulaefolium
Cistus salviaefolius
Pistacia lentiscus
Juniperus phoenicea
Rhamnus lycioides ssp. lycioides
Satureja graeca
Arbutus pavarii

Cette dernière espèce est une endémique de la Cyrénaïque.

2.4. Série du chêne kermès

Représentée au niveau du littoral sous l'aspect d'un matorral bas et clair.

2.5. Série du Cyprès toujours vert

Représentée par quelques individus épars de part et d'autre de la route Elmerj-Kharrouba, à partir de 400 m d'altitude, elle est surtout présente au plateau d'Elmessa-Elbeidha dans le parc de l'oued Elkouf. La densité des peuplements est faible et les sujets atteignent 5 à 6 m de hauteur.

Un rapide relevé a permis de noter en plus de *Cupressus sempervirens* les espèces suivantes :

Rhamnus lycioides ssp. lycioides
Asparagus horridus
Pistacia lentiscus
Urginea maritima
Dactylis glomerata
Arisarum vulgare
Poterium spinosum

Il convient de noter que *Poterium spinosum*, favorisée par les incendies et par son port en coussinet, prend ici une extension territoriale considérable.

2.6. Série du chêne calliprinos

Longtemps confondu soit avec *Quercus ilex*, soit avec *Quercus coccifera*, *Quercus calliprinos*, constitue au Djebel Akhdar une série de végétation à partir de 450-500 m.

C'est un matorral de 3-4 m de haut, avec un

taux de recouvrement d'environ 25-30% sur substrat souvent rocailleux. A ses côtés on note la présence de :

Prasium majus
Arbutus pavarii
Cistus incanus
Cyclamen rholfsianum
Asplenium adiantum-nigrum

Alors que *Lonicera persica* et *Laurus nobilis*, profitant de la protection se developpent dans les ruines de Chahat, *Viburnum tinus* se cantonne dans les endroits privilégiés, humides, et à sol profond.

Ces diverses série s'intègrent dans les étages de végétation tels que définis respectivement par OZENDA (1975-1982) et par QUEZEL (1976-1979).

Les étages individualisés par ces auteurs et qui intéressent la végétation de l'ensemble du bassin méditerranéen sont en fonction de l'altitude décroissante, et dans le cas du Djebel Akhdar :

- malgré la présence de certains sujets de Cèdre introduits et qui poussent bien, l'étage montagnard est absent du Djebel Akhdar ;

- le mésoméditérranéen pourrait intéresser le Djebel Akhdar, du moins dans sa partie sommitale par le Chêne calliprinos et le Cyprès qui s'y trouve ;

- le thermoméditerranéen correspondant aux formations végétales et aux conifères thermophiles, engloberait la série de l'oléo-lentisque à caroubier, celle du pin d'alep et celle du genévrier rouge.

3. Considérations phytogéographiques

Comme la Grèce pour la rive septentrionnale, la Cyrénaïque pour la rive méridionale, joue le rôle de point de contact, de charnière, entre la Méditerranée occidentale et la Méditerranée orientale. Si le genévrier rouge est commun au Maghreb (Tunisie, Algérie, Maroc) et au Machrek (Sinaï, Syrie, Irak), le pin d'alep spontané, très fréquent en Tunisie et surtout en Algérie, s'arrête précisément au djebel Akhdar, cédant ensuite la place au pin brutia. Et si certains autres éléments de la flore du bassin occidental de la Méditerranée tels que :

Viburnum tinus
Laurus nobilis
Pistacia lentiscus
Ceratonia siliqua

se retrouvent en Cyrénaïque, d'autres par contre sont soit endémiques, soit faisant essentiellement partie des taxons de la Méditerranée orientale. C'est le cas de :

Lonicera persica
Quercus calliprinos
Arbutus pavarii
Cyclamen rholfsianum
Poterium spinosum

servant de vicariants à :

Lonicera implexa
Quercus rotundifolia
Arbutus unedo
Cyclamen africanum

et à *Poterium spinosum*, dont quelques pieds existent encore en Tunisie à l'île de Zembra (ELHAMROUNI, 1986) constituant l'extrême limite ouest de l'aire de l'espèce, qui prend son développement au proche orient, précisément à partir du Djebel Akhdar et remplace *Bupleurum spinosum* dans son rôle écologique, en milieu forestier nord-africain dégradé d'altitude.

CONCLUSION

Le rôle que joue la végétation du Djebel Akhdar sur le plan phytogéographique n'échappe à personne. Connue surtout sous son aspect botanique, elle a aussi été l'objet de quelques études phytosociologiques et surtout bioclimatiques (LE HOUEROU, 1984). Toutefois ces études méritent d'être encore plus approfondies. Elles sont d'autant plus urgentes que la dégradation qui frappe cette végétation est plus accélérée et plus étendue. Car enfin que reste-t-il de cette formation forestière menacée par les défrichements ? La superficie du parc national de l'oued Elkouf a été limitée à dix mille hectares alors qu'initialement elle était prévue pour cent mille. Quelle que soit son étendue, il faut espérer que ce parc serve de foyer de conservation, de développement et de propagation à ses espèces forestières, sur l'ensemble des zones du pays et de la région, susceptibles encore d'être reboisées.

BIBLIOGRAPHIE

BAGNOULS F. et GAUSSEN H. 1957.- Les climats biologiques et leur classification. Annales de géographie 193-220.

ELHAMROUNI A. 1986.- Parcs nationaux et Réserves de la biosphère en Tunisie. Atelier MAB-UNESCO. Florac 9-12, Sept. 1986

EMBERGER L. 1955.- Classification biogéographique des climats. Recueil Travaux lab. Botanique, Montpellier, 7.

LE HOUEROU H. N. 1984.- An outline of the bioclimatology of Lybia. Bull. Soc. Bot. Fr., 131. Actual. Bot. 1984 (2/3/4) 157-178.

OADA 1979.- Agroclimatological study in the Arab Countries. Data Bank Lybia.

OZENDA P. 1975.- Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. Documents et cartographie écologiques. Vol XVI. Grenoble, 1-32.

OZENDA P. 1982.- Les végétaux dans la biosphère : Doin Editeurs, 480 p.

QUEZEL P. 1976.- Les forêts du pourtour méditerranéen : Ecologie, conservation, et aménagement. Note Tech. MAB 2 UNESCO Paris, 9-34.

QUEZEL P. 1979.- La végétation méditterranéenne française et ses essences forestière : Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. Forêt méditerranéenne. Tome I, Numéro 1, 7-18.

QUEZEL P. et BARBERO M. 1985.- Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n° 1. Méditerranée orientale, CNRS.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 169-193

Vingt cinq ans de recherche en analyse pollinique

Armand PONS*, Jacques Louis de BEAULIEU*, Joël GUIOT*, Maurice REILLE*

RESUME

Un bilan des recherches en analyse pollinique et paléoclimatologie conduites au sein du Laboratoire de Botanique historique et Palynologie parallèlement à l'approche actualiste de P. QUEZEL est présenté.

Sont mises en évidence les connaissances nouvelles appportées par l'analyse pollinique sur l'état des écosystèmes au cours du dernier glaciaire, leur distribution postglaciaire en région méditerranéenne et dans les montagnes périphériques ainsi que le rôle fondamental de l'homme depuis 8 millénaires dans la genèse des formations végétales actuelles, expliquant largement la «remontée» biologique observée depuis un quart de siècle.

En paléoclimatologie, l'exploitation de diagrammes polliniques provenant d'exceptionnelles longues séquences continentales (Les Echets, La Grande Pile, les maars du Devès), par des méthodes statistiques originales a permis les premières reconstitutions climatiques quantitatives portant sur les 140 derniers millénaires.

MOTS-CLES : analyse pollinique, écosystèmes, impact humain, paléoclimats, Holocène, Pléistocène

SUMMARY

Palynological and palaeoclimatological researches carried out in the Laboratoire de Botanique historique et Palynologie in parallel to the modern approach followed by P. QUEZEL and his team are presented.

Emphasis is laid on new pollen analytical results relating to the last glacial ecosystems, their postglacial distribution in the Mediterranean area and in the surrounding mountains and the determinant role of man during eight thousand years in the present vegetal structures, this explaining the «biological revival» observed for a quarter of century.

In palaeoclimatology, original statistical methods applied to pollen diagrams derived from exceptionally long continental sequences (Les Echets, La Grande Pile, the Devès maars) enabled the first quantitative reconstructions over the last 140 thousand years.

KEY WORDS : pollen analysis, ecosystems, human impact, palaeoclimates, Holocene, Pleistocene

Au cours des trente cinq dernières années, la recherche phytoécologique conduite par Pierre QUEZEL, d'abord seul puis entouré de son équipe, a notablement fait progresser la compréhension des écosystèmes méditerranéens.

Simultanément, depuis 1966, une recherche paléoécologique a été menée dans la région méditerranéenne et les régions périphériques par notre équipe, la plus proche, au moins géographiquement et administrativement, de celle qu'a animée notre Collègue.

Bien que ces deux démarches n'aient pas entretenu la concertation la plus étroite possible - qui eût pu être source d'enrichissement mais aussi de confusion - elles n'ont pas manqué de s'influencer mutuellement.

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, UA CNRS 1152
Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme
13397 MARSEILLE CEDEX 13

Il ne pouvait en être autrement puisqu'aucune approche du passé n'est possible sans référence au présent et que, réciproquement, l'héritage du passé constitue toujours un élément irremplaçable de l'explication du présent.

C'est ainsi qu'une bonne part du renouvellement que l'école de P. QUEZEL a apporté dans la conception du monde méditerranéen prend ses racines dans la connaissance renouvelée du passé.

1. PALEOECOLOGIE

En analyse pollinique - dont il sera exclusivement question ici, la dendroclimatologie faisant l'objet d'un article par ailleurs, une motivation puissante nous a été fournie par l'insuffisance des facteurs aujourd'hui en action (climats, sols, organismes vivants) pour rendre compte de l'état actuel des écosystèmes.

Sur l'ensemble de notre domaine géographique, trois difficultés sont exemplaires à cet égard :

L'évident allégement de l'action humaine depuis deux décennies suffit-il à expliquer que *Quercus pubescens* et ses compagnons soient en train d'envahir les chênaies à *Quercus ilex* des régions méditerranéennes françaises ? Si un changement climatique doit être mis en cause, l'éventuel réchauffement récent, résultant de la perturbation anthropogénique de l'effet de serre, ne devrait-il pas générer une dynamique inverse ?

Comment les forêts de pin sylvestre peuvent-elles constituer une même végétation monotone dans le sud-est du Massif Central correspondant à des entités naturelles (Velay, Margeride, Livradois) dont ni le climat ni les sols ne sont semblables ?

Comment expliquer que l'environnement de la région du Cézallier soit exclusivement caractérisé par des systèmes écologiques dépourvus d'arbres, alors que les altitudes ne dépassent pas 1.400 mètres et que la limite naturelle des forêts sous le même type de climat se situe vers 2.000 mètres dans des régions tout à fait comparables ?

Afin d'objectiver le seul facteur susceptible de répondre à ces interrogations - le passé - nous nous sommes attachés à exploiter les informations assurées sur la végétation, les écosystèmes, l'action ancienne de l'homme et le climat dans le passé que peuvent fournir les spores et grains de pollen contenus dans les sédiments.

Dans cette recherche, nous nous sommes efforcés de n'utiliser que des documents aussi sûrs que possible (par exemple en limitant la recherche concernant spores et pollen aux sédiments déposés en milieu humide dans lesquels les problèmes de conservation sont minimums), constituant des séquences aussi longues et continues que possible (donc se prêtant aux analyses de séries temporelles) et dont la signification dans le passé peut-être étalonnée, calibrée, grâce à des études expérimentales dans l'actuel (analyse des relations actuelles pluie pollinique-végétation).

C'est ainsi que de très nombreuses données soigneusement établies ont été acquises (quelque 350 diagrammes polliniques provenant de plus de 200 sites répartis depuis le Massif Central français, les Alpes françaises, la Provence, les Pyrénées jusqu'au Grand Atlas, l'Andalousie et la Calabre, le tout représentant quelque 10 000 spectres polliniques), des ensemble exceptionnels (trois des sept ou huit enregistrements continentaux complets du dernier cycle climatique, les 140 derniers millénaires, existant au monde).

Il importe de souligner le rôle majeur joué par Cl. GOEURY, biologiste au CNRS, aussi bien dans la mise au point des techniques d'enrichissement des sédiments (GOEURY et BEAULIEU, 1979) que, surtout, dans celles des logiciels de traitement des données (GOEURY, 1988) qui ont permis la mise en mémoire et le dessin assité par ordinateur de tous ces diagrammes.

Cette méthodologie se complète par la préoccupation constante de mettre en oeuvre des traitements quantitatifs de données originaux et inspirés par les grandes constantes de l'écologie.

Cette approche a d'abord permis de préciser, dans plusieurs cas, ce que l'environnement actuel d'une région doit à des événements naturels et des impacts humains bien précis qui ont impulsé la dynamique de grands systèmes écologiques. Dans le Massif Central, par exemple, l'effacement des glaciers, le rôle des éruptions volcaniques, de la formation et du comblement des lacs, des infléchissements climatiques et, surtout, de l'anthropisation a été identifié, et en Corse, ainsi que dans la région méditerranéenne en général (des Alpes du sud au Rif et à la Kroumirie), d'autres scénarios ont été décrits.

Mais au-delà, sur un plan plus général, nos résultats ont mis en évidence trois facteurs historiques majeurs des environnements actuels.

1.1. L'état des écosystèmes durant le dernier maximum glaciaire (entre environ 25 et 15 millénaires avant aujourd'hui) (PONS, 1989).

L'ensemble des données montre en effet pour l'Europe à cette période :

- que l'espace plus ou moins habité hors des calottes et appareils glaciaires et, au sud, des zones à forte empreinte glaciaire se partageait entre toundra au Nord-Ouest et steppes au Sud et à l'Est) ;
- que les végétaux ligneux et plus ou moins hygro- et thermophiles ont survécu dans deux situations exceptionnelles :

* sur le versant sud des montagnes situées aujourd'hui à la périphérie du domaine méditerranéen et dans la partie moyenne des vallées atlantiques, où il s'agissait de peuplements très aléatoires et pauvres en espèces ;
* dans la partie basse des thalwegs des fleuves méditerranéens, où il s'agissait de peuplement riverains beaucoup plus réguliers et plus riches en espèces (TRIAT-LAVAL, 1978) ;

Mais dans aucune de ces situations les écosystèmes plus ou moins thermohygrophiles n'ont survécu tels que nous les connaissons aujourd'hui. Il n'y a pas eu de véritables «refuges» pour eux : ce sont seulement des assemblages d'espèces (animales *et* végétales) plus ou moins aléatoires et fragmentaires qui ont pu subsister.

Une situation plus ou moins semblable a évidemment prévalu, mais avec des modulations très variées, au cours des épisodes glaciaires antérieurs.

Il en est résulté, au niveau des écosystèmes restaurés au Postglaciaire :

- des ensembles forestiers méditerranéens beaucoup plus riches et plus divers que dans le reste du continent ;
- d'une manière générale des biomes beaucoup plus pauvres dans les régions tempérées et froides que sous les basses latitudes.

Une clef pour la compréhension des systèmes écologiques actuels au niveau de leur diversité a été ainsi mise en évidence.

1.2. La reconquête forestière enclenchée par l'amélioration climatique des débuts de la période tempérée dans laquelle nous vivons depuis 10 millénaires - le Postglaciaire - a fortement conditionné la mise en place des écosystèmes actuels.

Du fait de leurs caractéristiques biologiques, les différentes essences ligneuses qui individualisent les grands systèmes écologiques se sont en effet partagé les rôles (BEAULIEU *et al.*, 1984a).

Certaines - les bouleaux et les pins - se sont répandues à partir de leurs refuges glaciaires bien localisés suivant un scénario simple et à une vitesse régulière.

Durant cette expansion, grâce à une maturité reproductrice précoce, à une dispersion à longue distance efficace et à de faibles exigences édaphiques, ces arbres ont successivement, et à un rythme rapide, couvert tout l'espace disponible du fait qu'ils ne se heurtaient à aucune concurrence d'autres végétaux déjà en place.

Il s'agit de végétaux «pionniers» dont le rôle actuel d'intérimaires dans les écosystèmes perturbés par l'homme ne peut être bien compris qu'à la lumière de leur histoire durant la toute première partie du Postglaciaire.

Au contraire, d'autres, dont les refuges ne sont pas bien localisés encore, ont parcouru des voies obscures avant de trouver des conditions favorables à leur expansion. C'est le cas en particulier pour :

- le chêne pubescent, qui était présent dans la basse vallée du Rhône et les collines varoises depuis 12 000 ans avant aujourd'hui et qui ne s'est solidement établi que 4 millénaires plus tard,
- le sapin qui, présent dans le Velay il y a 5 600 ans environ, n'y devient abondant que 24 siècles après.

Leur faible capacité de dispersion et leur modeste force de compétition, jointes à leurs exigences édaphiques spécialisées, a déterminé pour ces espèces une expansion souvent hésitante et toujours complexe. Par contre, celle-ci a préludé à leur installation en tant qu'édificateurs de systèmes écologiques très stables : ce sont des végétaux «climaciques».

Cette distinction, solidement étayée historiquement, constitue un élément d'analyse mais aussi de prévision et de gestion de premier ordre dans la dynamique de notre environnement actuel.

L'histoire de *Corylus* n'entre pas dans ce schéma.

Il connaît presque partout une expansion généralement postérieure à celle de *Quercus* et qui s'avère rapidement explosive au point de lui

assurer, un millénaire durant, une suprématie quasi exclusive bien que sa chorologie soit aussi modestement efficace que celle de son prédécesseur.

La cause de cette singularité fait d'autant plus problème que, d'une part, le développement de *Corylus* durant l'Interglaciaire antérieur au nôtre est beaucoup plus tardif, en harmonie avec son pouvoir de dissémination, et que, d'autre part, son évidente héliophilie lui vaut d'être souvent considéré aujourd'hui comme le type même des ligneux pionniers.

Une explication de nature purement historique pourrait être envisagée sur la base d'une remarque déjà ancienne de MARTIN et WRIGHT (1967) selon laquelle l'extermination de nombreux grands herbivores par les chasseurs préhistoriques a fortement perturbé les équilibres faunistiques dans les écosystèmes au bénéfice des petits rongeurs fouisseurs du sol. Ces derniers, grands consommateurs, et donc, inévitablement, disséminateurs efficaces de noisettes, n'auraient-ils pas joué un rôle -évidemment, sans précédent- dans l'établissement des Corylaies postglaciaires, rôle que l'action humaine sur les petits animaux depuis plusieurs siècles rend aujourd'hui difficilement discernable ?

1.3. Mais, surtout, nos recherches ont montré que la prééminence d'un facteur écologique depuis presque huit millénaires : l'homme, devenu sédentaire et cultivateur, ce qui a amorcé sa croissance démographique (BEAULIEU, 1977 ; BEAULIEU *et al.*, 1984b ; BEAULIEU *et al.*, 1985 ; BEAULIEU *et al.*, 1987 ; BEAULIEU *et al.*, 1988 ; BERNARD & REILLE, 1988 ; CLERC, 1988 ; COUTEAUX, 1984 ; COUTEAUX, 1985 ; NICOL-PICHARD, 1987 ; PONS, 1984 ; PONS & QUEZEL, 1985 ; PONS & THINON, 1987 ; PONS *et al.*, 1990 ; REILLE, 1976 ; REILLE, 1977 ; REILLE, 1979 ; REILLE, 1990 ; REILLE, 1975 ; REILLE, 1984 ; REILLE, 1988a ; REILLE, 1988b ; TRIAT-LAVAL, 1978).

Utilisant systématiquement et presque exclusivement le feu pour obtenir les surfaces déboisées dont il a toujours eu un besoin croissant, l'homme a été à l'origine de trois impacts quasi universels :

- interventions plus ou moins brèves d'écosystèmes à base d'arbres pionniers et se comportant comme des intérimaires, interventions dont la répétition a finalement induit de profonds changements forestiers (substitution de chênaies sclérophylles à des chênaies à feuillage caduc en région méditerranéenne ou gonflement des hêtraies dans l'ensemble de l'Europe, par exemple) ;
- formation d'écosystèmes à base de ligneux bas, écosystèmes dont la dynamique est toujours précocement bloquée tels que landes, garrigues et maquis ;
- surtout, l'action anthropique a provoqué l'expansion explosive de tous les écosystèmes à base d'herbacées exigeantes en lumière et en nitrates qui caractérisent les cultures, jachères, friches, bords des chemins et abords des habitats.

Tous ces écosystèmes ne sont pas la création de l'homme. Ils sont connus de l'histoire antérieure, «naturelle», de l'Europe sud-occidentale, mais les écosystèmes intérimaires et les landes n'apparaissent que fugitivement, durant les flexures climatiques, et les écosystèmes héliophiles seulement lors des stades froids et arides.

La gravité de l'action humaine provient du fait qu'elle a provoqué, à contretemps, en période interglaciaire tempérée très avancée, un éclaircissement forestier que la biosphère des régions tempérées et froides n'avait jamais connu.

De ce fait l'action humaine est responsable :

- de pédogenèses figées ou dévoyées d'où résultent beaucoup de nos sols dystrophiques actuels ;
- de la diversification biotypique, quelque peu anarchique, des organismes plus ou moins inféodés à l'humanité.

Le bilan final de ces impacts humains se solde par une oblitération du potentiel réel des milieux : dans la plupart des milieux, en effet, les écosystèmes aujourd'hui en place ne sont qu'une expression amoindrie des possibilités du climat et des substrats.

Cet appauvrissement est démontré *a contrario* sous nos yeux, depuis un tiers de siècle, par la «remontée biologique» (i.e. la reconstitution d'écosystèmes plus riches) observable dans tous les pays où le chauffage au mazout et le dépeuplement rural ont fait perdre tout intérêt à l'exploitation forestière comme l'ont bien détaillé P. QUEZEL et ses collaborateurs (BARBERO *et al.*, 1990).

Avec de telles bases peuvent se résoudre, entre beaucoup d'autres, les trois problèmes écologiques évoqués plus haut.

a) Dans les régions méditerranéennes, l'analyse pollinique a permis de montrer que la plupart des surfaces où se rencontre aujourd'hui un boisement en chêne yeuse ont été couvertes, durant des millénaires, de chênaies à chêne

pubescent. C'est l'homme qui, en mettant le feu de façon répétée au cours des siècles, a permis le remplacement de l'occupant naturel, le chêne pubescent, par un intrus, le chêne yeuse, qui se cantonnait jusqu'alors dans des endroits bien délimités (sur pentes fortes et affleurements rocheux avec peu de sol). Cette expansion, l'Yeuse l'a réalisée parce qu'il résiste fort bien à l'incendie grâce à une bonne capacité de reprise de souche que le chêne pubescent ne possède qu'à un degré bien moindre. Peu à peu, ce dernier a été évincé avec la répétition des incendies provoqués par l'homme-pasteur du néolithique et de l'âge du bronze, agriculteur de l'époque gallo-romaine, et ses successeurs, l'exploitation forestière... Mais il y a 35 ans, le fuel fournissant un chauffage à vil prix, les forêts méditerranéennes ont cessé d'être exploitées, et dans le même temps, du fait des conditions économiques, troupeaux et agriculteurs disparaissaient presque. Alors, par le simple jeu des causes naturelles, le chêne pubescent a commencé une lente mais sûre reconquête de son domaine - que l'analyse des cernes permet de suivre au niveau de l'évolution de la structure des peuplements (TESSIER, 1989) - sans qu'aucun changement de climat ne soit en cause.

b) Dans le Cézallier, l'homme préhistorique est intervenu très tôt massivement et plus que dans les régions voisines, peut-être grâce à une plus grande facilité d'accès et de communication sur ces terres peu accidentées ; il a fortement perturbé la mise en place de la hêtraie, commandée par l'évolution du climat de l'époque et qui a conquis tout le Massif Central il y a un peu plus de cinq millénaires. De cette façon, le manteau forestier de cette région de moyenne montagne ne s'est jamais normalement mis en place et il en résulte l'aspect presque alpin de ces terres de prairies et d'herbages (REILLE *et al.*, 1985).

c) En Velay, Margeride et Livradois, le pin sylvestre, que l'on voit installé partout, n'a pas toujours été le maître du pays (REILLE & PONS, 1982 ; BEAULIEU *et al.*, 1985) : pendant des millénaires, il n'a joué que le rôle très effacé d'un comparse complètement dominé par les feuillus - chênes ou hêtres - et le sapin, qui ne lui laissaient que quelques aplombs rocheux; par contre, aimant la lumière et se contentant de maigres sols, le pin a toujours été à l'affut de la conquête d'espaces laissés vacants : c'est ainsi que durant les quelques siècles qui suivent la fin de l'empire romain, une véritable explosion du pin se produit ; c'est ainsi, surtout, que vers le milieu du siècle dernier, au moment où au délabrement maximum des forêts (provoqué par une population paysanne qui n'a jamais été aussi nombreuse qu'alors dans tout le Massif Central) a succédé l'abandon rapide des terres résultant de l'exode rural vers les villes, le pin a conquis très rapidement les surfaces déboisées et les champs abandonnés : il en a résulté l'installation de la véritable nappe actuelle de pinèdes.

Il est bien évident que ces données paléoécologiques dictent une politique forestière à longue échéance, favorable aux feuillus caducifoliés en région méditerranéenne française, permettent d'espérer un bon succès d'éventuels reboisements dans le Cézallier et laissent penser que, sauf intervention têtue de l'homme à l'encontre de la tendance naturelle, les pins s'effaceront devant une forêt plus diversifiée et plus riche dans le Velay et les régions voisines.

D'une manière générale, la paléoécologie montre finalement qu'il est assez vain de prétendre analyser aussi bien les relations entre organismes et entre organismes et milieux que le fonctionnement des écosystèmes sans une solide connaissance du passé, tout particulièrement du passé de l'action humaine et de son bilan actuel.

2. PALEOCLIMATOLOGIE

Depuis dix ans, nous avons développé une recherche en paléoclimatologie quantitative pour répondre à la demande de la communauté scientifique. Celle-ci, préoccupée par les changements climatiques que ne peut manquer de produire l'augmentation des taux de CO^2 et autres gaz à effet de serre, a besoin de valeurs chiffrées pour des climats très différents de l'actuel afin de connaître la variabilité maximum des grands systèmes naturels dont dépend le climat et améliorer les modèles climatiques.

C'est ainsi que nous avons pu proposer (GUIOT, *et al.* 1989 ; GUIOT, 1990) la reconstruction des températures et des sommes de précipitations annuelles dans deux sites de France tout au long du dernier cycle climatique, c'est-à-dire au long des 140 derniers millénaires. La méthode alors mise en oeuvre, aujourd'hui affinée, permet d'obtenir des chiffres concernant les mois le plus froid et le plus chaud de l'année sur la même période, et donc d'aborder les variations de la saisonalité du climat. Tout laisse espérer qu'il sera bientôt possible d'obtenir des reconstructions de même type pour les trois derniers cycles climatiques, c'est-à-dire pour les 300 à 400 derniers millénaires.

Cette approche a d'abord impliqué l'accumulation d'un grand nombre de données à partir des trois enregistrements sédimentaires pratiquement complets connus en France (BEAULIEU et REILLE,

1984a ; BEAULIEU *et al.*, 1988 ; REILLE & BEAULIEU, 1988a et b, 1990 ; BEAULIEU & REILLE, 1989 et sous presse). Parallèlement, la première méthode expérimentée pour la reconstruction du climat (GUIOT & PONS, 1986 ; GUIOT, 1987) a été progressivement affinée. L'ensemble a conduit à une série de reconstructions des derniers 140 millénaires (GUIOT *et al.*, 1989 ; BEAULIEU *et al.*, sous presse; GUIOT, 1990 ; GUIOT *et al.*, sous presse ; PONS *et al.*, 1991).

Ce triple effort d'acquisition de données, de développement d'une méthodologie de reconstruction et de reconstructions elles-mêmes, épars dans la littérature, mérite d'être présenté de façon ordonnée et complète.

2.1. Les sites

Les trois séquences sédimentologiques concernées (figure 1) ont été obtenues dans des sites présentant deux types de conditions géologiques particulières.

La séquence du plateau du Devès correspond au remplissage lacustre de deux cratères de type maar (explosion magmatophréatique) : le lac du

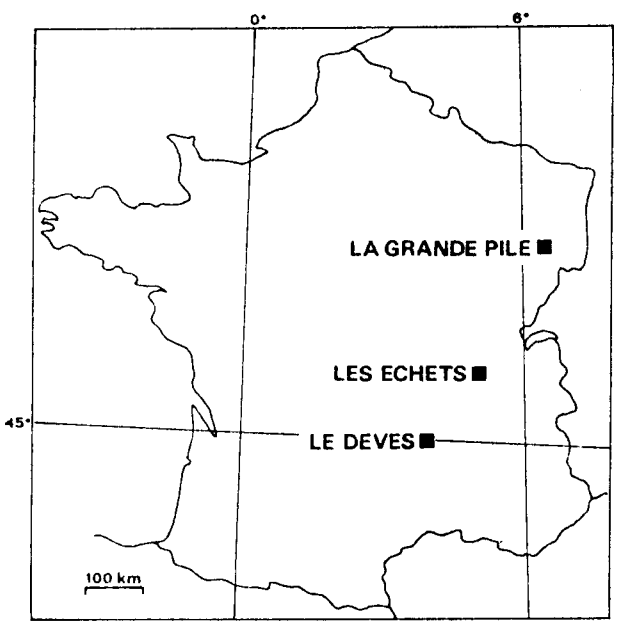


Figure 1.- Situation des trois séquences françaises contenant le dernier cycle climatique.

Bouchet (1200 m d'altitude, 28 m de profondeur d'eau, 700 m de diamètre) et l'ancien lac de Ribains, complètement comblé (occupé aujourd'hui par une tourbière postglaciaire, 1070 m d'altitude, 900 m de diamètre), une distance de 6 km séparant les deux sites.

Les dépôts sédimentaires proviennent de structures formées entre 1,5 et 0,5 millions d'années (MERGOIL, 1984) dans une couche basaltique déposée lors d'une éruption volcanique au début du Pléistocène. Le plateau du Devès, qui culmine à 1.423 m, ne présente pas d'indice d'ancienne couverture de glace : seules des neiges persistantes existaient au-dessus de 1300-1400 m durant le dernier glaciaire (BOUT, 1952).

La tourbière des Echets, située à 15 km au nord-est de Lyon (267 m d'altitude, 1300 ha) occupe une dépression creusée par le glacier rissien du Rhône dans la partie sud-ouest du plateau des Dombes. Les moraines externes, qui se trouvent à environ 2 km à l'ouest de la tourbière, sont attribuées à ce glacier (MANDIER, in BEAULIEU *et al.*, 1980). Le glacier du Würm s'étant arrêté juste au pied du plateau des Dombes (environ 20 km à l'est), cette dépression était susceptible *a priori* de contenir une séquence sédimentaire continue du Pleistocène supérieur.

La tourbière de La Grande Pile, à 330 m d'altitude sur le versant sud-ouest des Vosges, occupe une dépression creusée par le glacier de Linexert, avant le dernier Interglaciaire (SERET *et al.*, 1990). Elle est située à 2,5 km dans la zone de moraine externe formée pendant l'avant-dernière glaciation et à 4 km derrière le cordon morainique attribué (*ibidem*) à une glaciation survenue au début du dernier glaciaire. La situation géographique de la Grande Pile est identique à celle des Echets, mais avec des distances plus importantes entre les deux cordons morainiques dans la chaine des Alpes.

2.2. Les diagrammes polliniques

Les diagrammes polliniques simplifiés (figure 2, figure 3 et figure 4) révèlent une histoire de la végétation qui, dans ses grandes lignes, a été très homogène, malgré une dispersion des sites sur plus de 300 km, à des altitudes comprises entre 267 et 1200 m.

Les plus grandes similitudes concernent les six épisodes majeurs du cycle climatique.

a) Dans la partie inférieure des diagrammes, la présence d'espèces steppiques herbacées et l'installation d'arbustes pionniers (*Hippophae, Juniperus*) signalent la fin de la pénultième période glaciaire (Riss).

b) Au-dessus, une phase caractérisée par la succession suivante : arbres héliophiles à expansion rapide (*Betula* et *Pinus*), puis arbres mésohygrothermophiles à feuillage caduc et à développement plus lent (*Fraxinus, Ulmus, Acer, Quercus* à feuillage caduc, *Corylus*), suivis de végétaux dont la présence reflète un optimum

tant au niveau de la température que des précipitations (*Taxus, Alnus, Buxus, Hedera*) ; enfin, arbres signalant un refroidissement (*Carpinus*, puis *Abies*, puis *Picea*) et annonçant le retour final de *Pinus* et *Betula*.

Cette période de successions végétales continues a certainement duré plus longtemps que le Postglaciaire, puisqu'elle a été marquée par une dynamique végétale plus complète débutant et se terminant par les mêmes types de végétation.

Il s'agit là d'un exemple typique d'épisode tempéré majeur, c'est-à-dire d'Interglaciaire : l'Eémien.

c) La période suivante est complexe. Elle montre deux épisodes caractérisés par un type de végétation herbacée steppique (*Poaceae, Artemisia*, Chenopodiacées...) alternant avec deux épisodes de végétation arboréenne (*Quercus* à feuillage caduc, *Corylus, Carpinus* et *Picea*) reflétant un climat plus ou moins tempéré.

Le trait marquant de ces deux derniers épisodes est l'extension particulièrement rapide des arbres, indiquant la proximité de refuges pendant chacun des deux épisodes précédents. Il est donc probable que ces épisodes n'ont pas duré très longtemps et n'ont été ni très arides ni froids.

De plus, pendant ces épisodes tempérés, les pourcentages polliniques des arbres n'ont jamais été aussi élevés que ceux obtenus pendant l'Interglaciaire, sauf en ce qui concerne les arbres les moins nettement thermophiles comme *Picea* et *Carpinus*. De plus, les tranches sédimentaires correspondant à ces épisodes sont toujours plus fines que celles de l'Interglaciaire.

Ainsi, cette période complexe est caractérisée par l'alternance de deux stadials non extrêmes et relativement courts - Mélisey 1 et Mélisey 2, selon la nomenclature *princeps* de WOILLARD 1975 - et de deux interstadials - St-Germain 1 et St-Germain 2, selon cette même nomenclature.

Cette série d'épisodes constitue le Glaciaire précoce ou Préglaciaire.

Il est important de souligner que le premier interstadiaire est toujours interrompu par une brève phase durant laquelle les arbres mésothermophiles disparaissent presque complètement, au profit surtout de *Pinus* : cet événement abrupt et particulier - désigné sous le nom de «Montaigu» dans l'étude *princeps* de La Grande Pile - est l'une des principales caracteristiques de tous les diagrammes.

d) Aux Echets et sur le plateau du Devès, un épisode ambigu fait suite au Glaciaire précoce : malgré une faible représentation arboréenne, *Pinus* atteint des pourcentages polliniques témoignant de sa présence *in situ* ; des valeurs polliniques faibles et fluctuantes sont obtenues pour *Picea* ; les herbes et *Calluna* (Ericacée à affinité atlantique aujourd'hui) suggèrent une humidité édaphique relativement élevée (BEAULIEU et REILLE, sous presse).

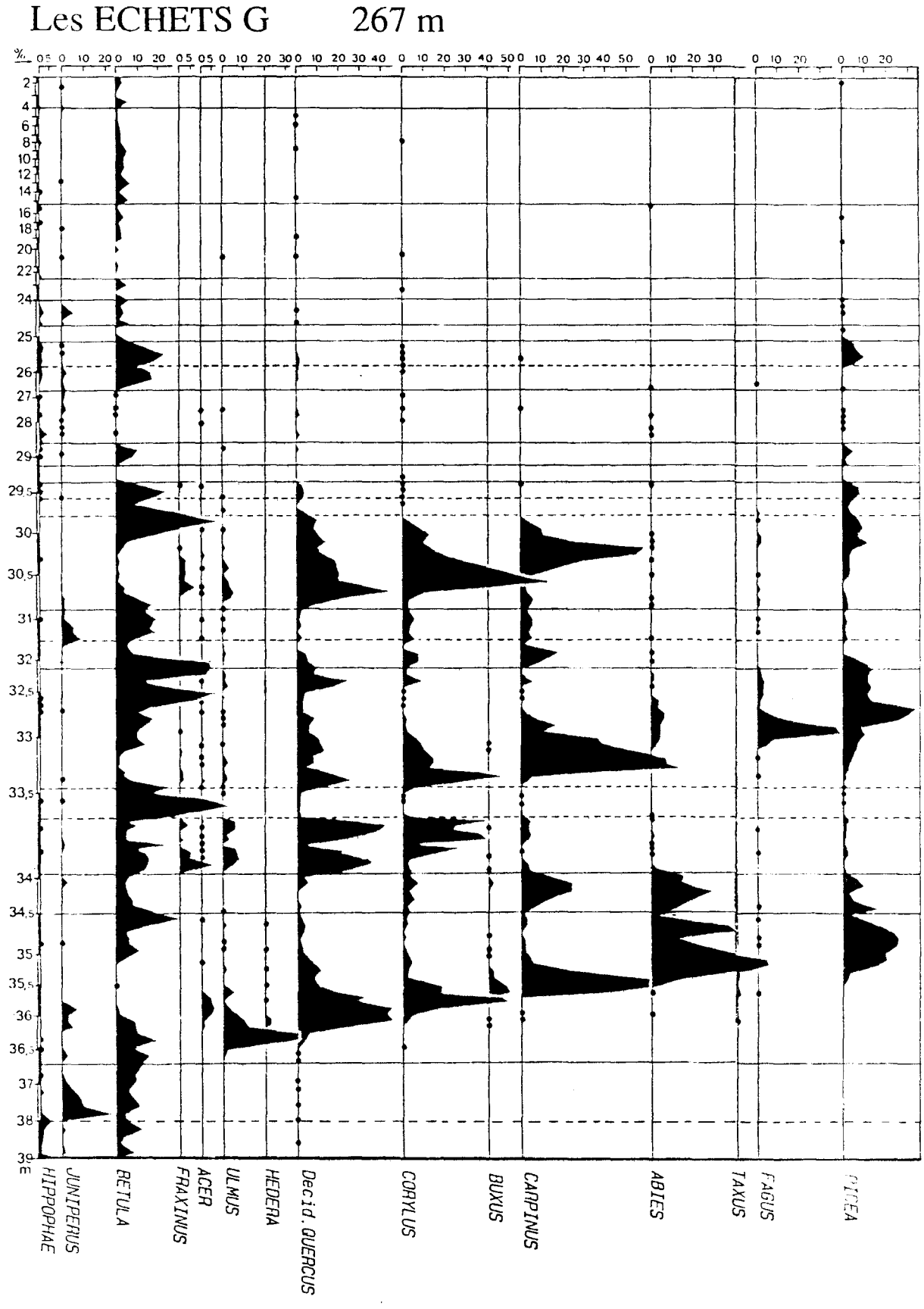
A la Grande Pile, l'enregistrement de cet épisode se complique de remaniements polliniques et sédimentaires ainsi que de hiatus (BEAULIEU & REILLE, sous presse).

e) Dans les trois diagrammes, l'épisode correspondant à la tranche de sédiment la plus épaisse est caractérisé par les seules courbes de trois taxons arboréens : *Betula* et *Pinus*, héliophiles, et *Picea*, microthermophile. De plus, le pollen arboréen (P.A.) atteint des valeurs égales ou supérieures à 50%, en raison de pics dans les pourcentages de *Pinus*. Au total, cette section reflète une végétation essentiellement froide et aride; elle correspond au Pléniglaciaire.

Trois parties peuvent être distinguées :

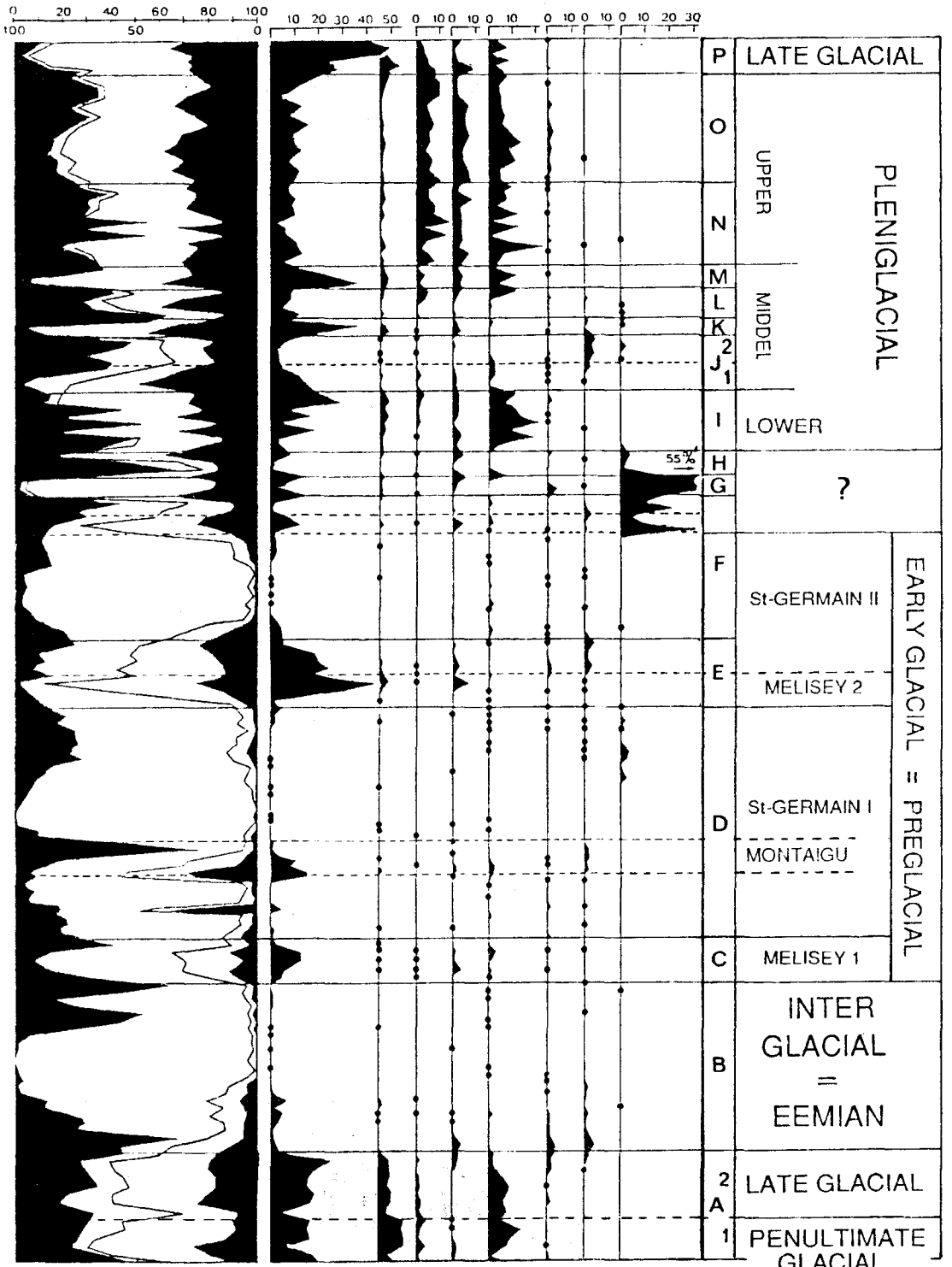
- dans la partie inférieure, les diagrammes ne montrent pratiquement pas de pollen arboréen, excepté *Pinus* dont les modestes pourcentages sont dus à la présence de petits peuplements régionaux ou à un flux pollinique provenant de refuges lointains et bien localisés ;
- dans la partie moyenne, plusieurs pics de *Pinus*, et quelques occurrences polliniques irrégulières de *Picea, Betula* et même *Quercus* à feuillage caduc, peuvent suggérer des périodes d'amélioration climatique. Toutefois leur signification est problématique. D'une part, leur synchronisme dans les différents sites est loin d'être vérifié. D'autre part, de nombreux arguments (BEAULIEU & REILLE, 1986) tendent à les faire considérer plutôt comme la conséquence de très brefs épisodes arides locaux ayant conduit à une augmentation de la production pollinique des herbes locales, dont le rôle dans les spectres polliniques est antagoniste de celui des arbres. Comme pour la période intermédiaire entre le Glaciaire précoce et le Pléniglaciaire, l'interprétation du Pléniglaciaire moyen en terme de végétation actuelle est difficile. Une mosaïque changeante de conditions édaphiques strictement localisées (VANDENBERGHE, 1981) est plus à même d'expliquer les diagrammes que de réelles fluctuations climatiques ;

- dans la partie supérieure, les diagrammes répètent les courbes de la partie inférieure avec encore moins de pollen arboréen.



After Beaulieu and Reille (1984).

Figure 2.- Diagramme pollinique «Les Echets G».



Simplified pollen diagram.

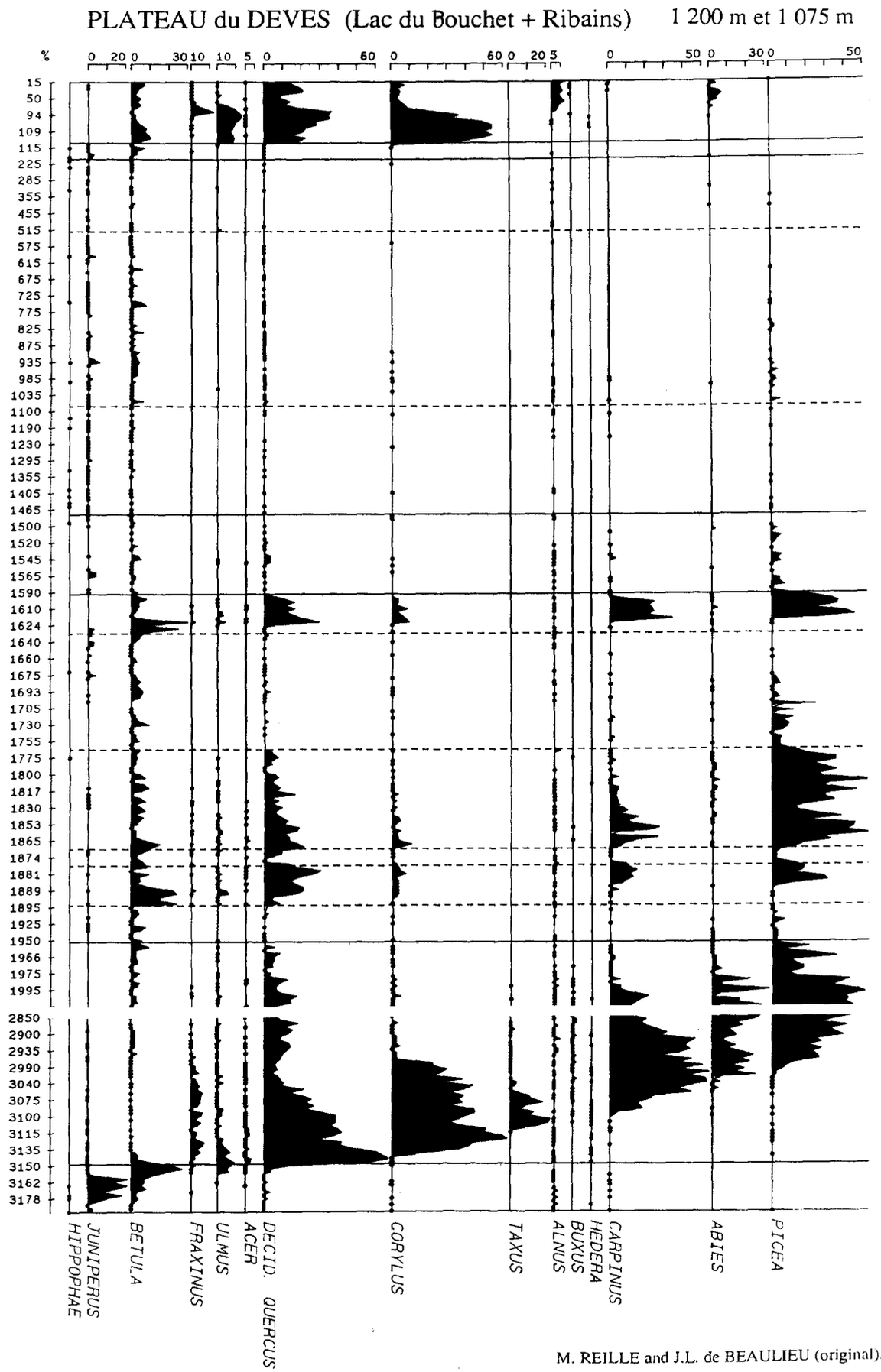
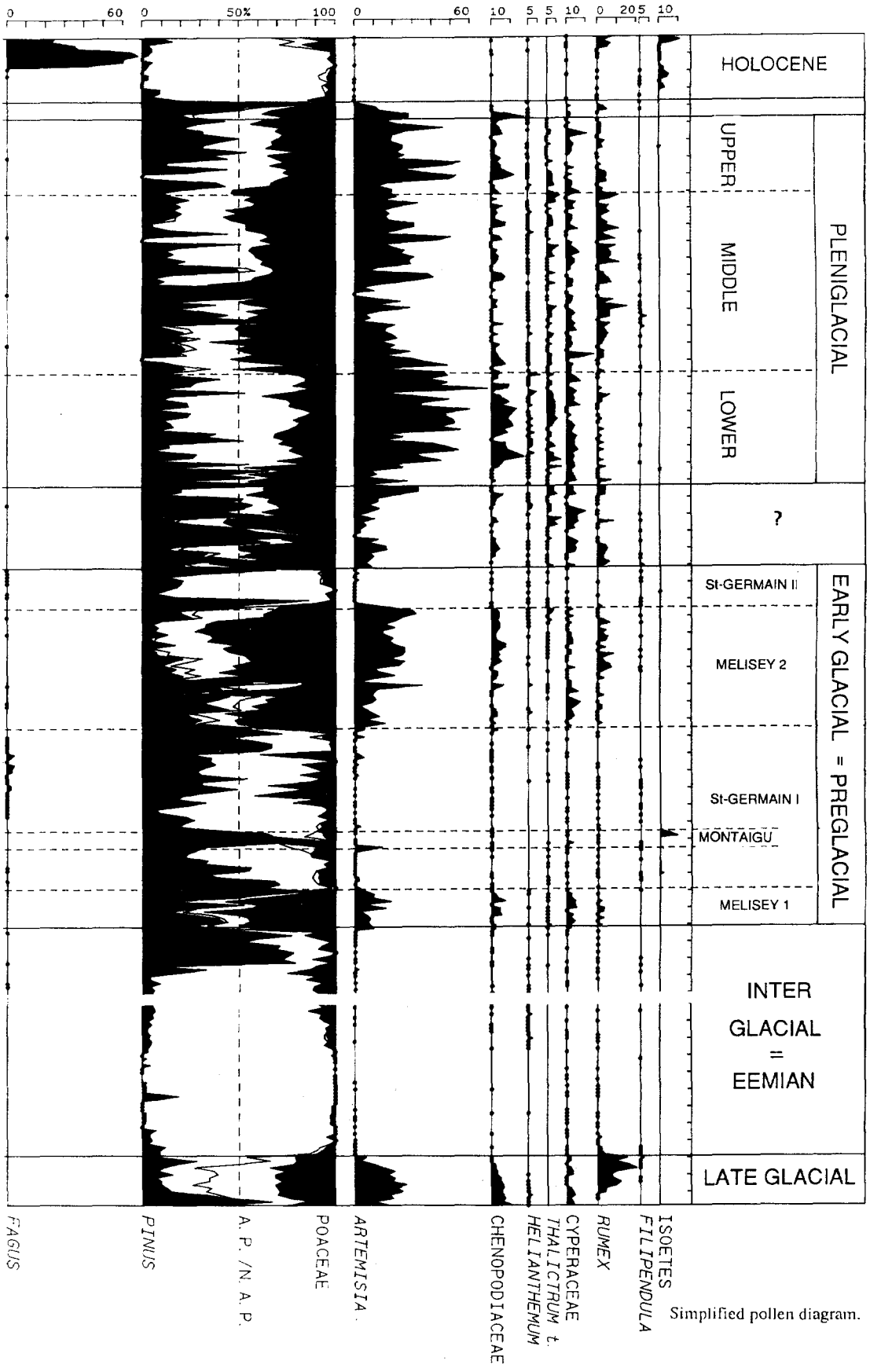
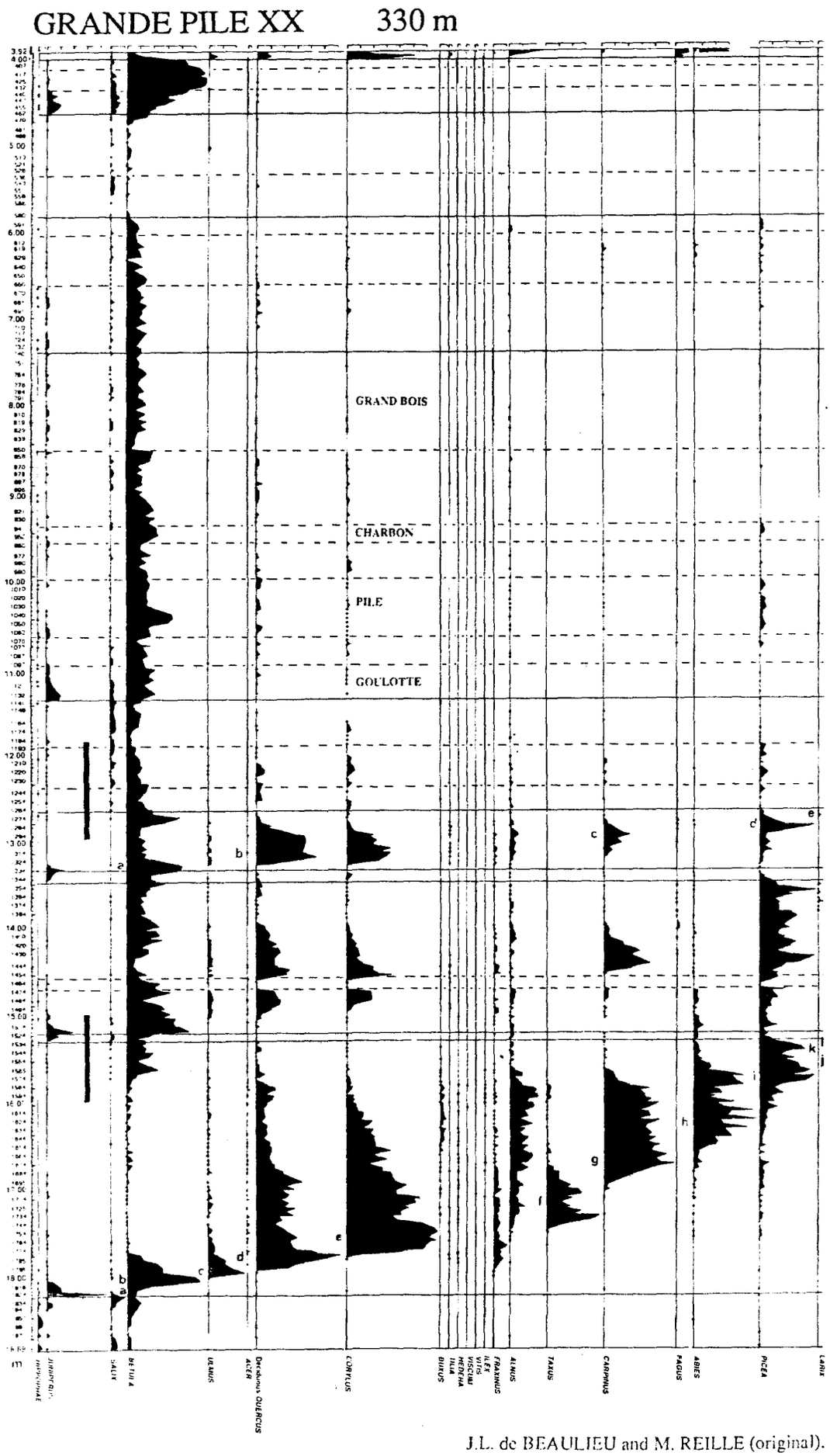


Figure 3.- Diagramme pollinique «Plateau du Devès».

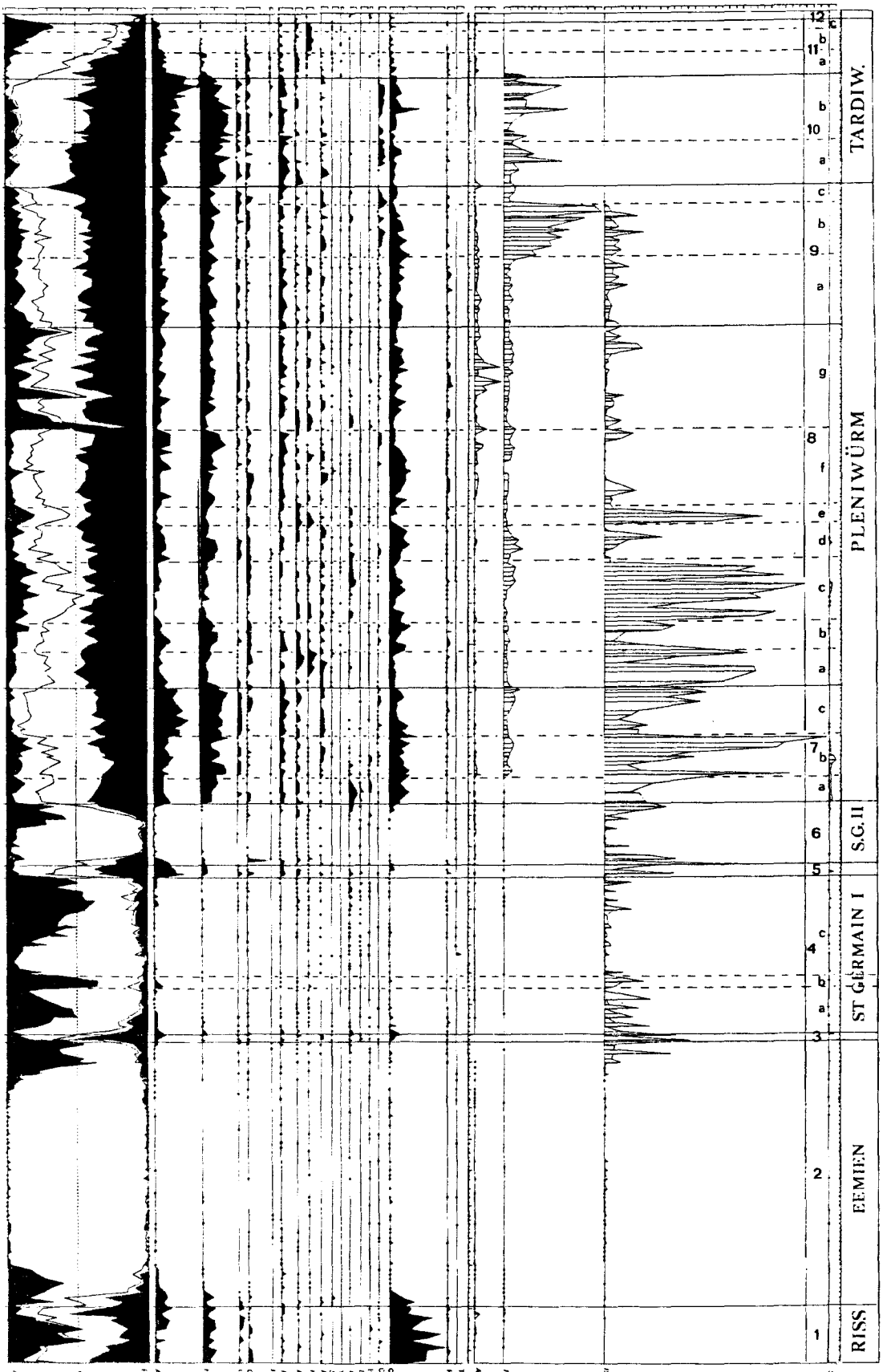


Simplified pollen diagram.



J.L. de BEAULIEU and M. REILLE (original).

Figure 4.- Diagramme pollinique «Grande Pile XX».



Simplified pollen diagram.

f) Dans tous les diagrammes, c'est la réapparition de buissons pionniers (*Juniperus* surtout) comme étape préliminaire de la première dynamique arboréenne à *Betula* et *Pinus*, qui caractérise le Tardiglaciaire, c'est-à-dire la fin du Glaciaire et du cycle climatique.

Malgré la ressemblance générale des diagrammes, chaque site est plus ou moins individualisé par deux types de particularités.

Un premier type de particularités est lié à la sédimentation. Par exemple, aux Echets, en raison de l'épaisseur exceptionnelle du sédiment correspondant au St-Germain 1, l'«événement du Montaigu», cette brutale fluctuation froide, est enregistré mieux que partour ailleurs. Alors que dans les autres séquences (Grande Pile, Devès) il apparaît comme une «catastrophe» pouvant faire douter de son origine climatique, aux Echets (où le début de l'événement fait, comme partout ailleurs, défaut), le rétablissement de conditions mésophiles fait intervenir une réelle dynamique progressive, faisant suite à la culmination d'*Artemisia*, qui met en jeu la classique succession *Betula, Pinus, Quercus, Corylus, Carpinus*.. De même, sur le plateau du Devès, l'épaisseur de la tranche de sédiment correspondant au Mélisey 2 permet de distinguer une phase forestière encore nettement boréale évoluant en une phase finale aride.

En revanche, des nombreux spectres polliniques obtenus dans l'épaisse tranche de sédiments correspondant au début du Pléniglaciaire se dégage une incohérence qui conduit à mettre en doute les interstadiaires définis par G. WOILLARD (1978) pour des périodes postérieures au St-Germain.

Réciproquement, la régularité du dépôt sédimentaire dans les deux sites du plateau du Devès (pas de remaniement au début des phases stadiaires et aucune trace de hiatus dans ces dépôts qui ont toujours été lacustres) confirme l'existence de la phase interglaciaire à *Taxus* mise en évidence à La Grande Pile mais non perçue aux Echets, en raison d'un hiatus dans la sédimentation.

Malgré ces problèmes de sédimentation, l'évidence botanique est manifeste. Elle nous permet, sur le Devès, de relier la base de la carotte de 20 m du lac du Bouchet au sommet de la carotte de Ribains, dans laquelle deux épisodes forestiers successifs se sont avérés être les équivalents exacts des St-Germain 1 et St-Germain 2 du lac du Bouchet (ces interstadiaires surmontent un Interglaciaire, et le premier d'entre eux est interrompu par l'événement de Montaigu).

Le second type de particularités relève de la paléogéographie.

Certaines résultent de la distribution des plantes dans le passé antérieur. C'est le cas des deux bons marqueurs botaniques (BEAULIEU & REILLE, sous presse) que sont *Bruckenthalia* mis en évidence uniquement à La Grande Pile, et *Larix*, présent à la fois à La Grande Pile et aux Echets, qui sont absents du Devès.

D'autres particularités paléogéographiques ne peuvent être élucidées que par une bonne connaissance des climats passés. C'est précisément notre objectif.

C'est le cas, par exemple, de *Carpinus*, dont la présence aujourd'hui est limitée à des altitudes inférieures à 800 m, alors qu'il est rencontré durant les interstades du Glaciaire précoce dans les sites du plateau du Devès, donc à 1200 m. Seule l'hypothèse d'un climat très différent de l'actuel du point de vue de la saisonnalité (plus forte continentalité) peut expliquer cette apparente anomalie.

Mais ceci concerne aussi le problème posé par *Fagus*, connu aujourd'hui comme taxon montagnard et qui ne joue aucun rôle dans toute la séquence du plateau du Devès, contrairement au site des Echets, plus bas de 1000 m en altitude. Ceci suggère une différence bioclimatique nette entre le dernier Interglaciaire et l'Interglaciaire actuel, encore qu'il soit impossible, dans l'état actuel des données, d'exclure l'intervention de l'homme dans l'expansion holocène du Hêtre (REILLE et BEAULIEU, 1990).

2.3. Développement méthodologique

Deux remarques doivent être faites concernant notre approche :

- La fonction de transfert (IMBRIE & KIPP,1971) consiste tout d'abord à établir une relation multivariée entre les caractéristiques d'un environnement (température, précipitation, salinité...) et les assemblages biotiques inféodés à cet environnement (foraminifères, végétaux représentés par leur pollen...). Cette relation est transposée au passé afin de dégager, à partir des assemblages fossiles, les caractéristiques de l'environnement passé.

En ce qui concerne la végétation continentale, cette approche est limitée dans la mesure où les relations climat actuel/végétation sont en partie artificielles et ne peuvent donc pas être tranférées de façon fidèle dans le passé. C'est pourquoi nous avons introduit dans ces relations

actuelles une correction qui, elle, est entièrement dérivée du passé. De ce fait, notre méthode n'est donc pas exactement une fonction de transfert.

- Contrairement aux autres méthodes (HUNTLEY & PRENTICE, 1988, par exemple) qui ne tiennent compte que du pollen des espèces dont les exigences climatiques sont bien connues - et qui ont fourni des reconstructions convaincantes pour les 15 derniers millénaires - notre méthode utilise l'ensemble du spectre pollinique.

Notre méthode comprend quatre étapes :

a) Etablissement d'un référentiel de spectres polliniques modernes représentatifs de la plus large gamme possible de climats.

Pour ceci, sont mis en oeuvre 650 spectres polliniques obtenus dans l'ensemble de l'Europe, en Afrique du Nord et en Sibérie, chacun de ces spectres reflétant les caractéristiques climatiques du site dont il provient. Ces spectres comprennent un nombre variable de taxons, en fonction de la littérature d'où sont tirés beaucoup de ces spectres. Ce nombre a varié entre 42 au départ et 28 aujourd'hui. Cette variation s'est avérée d'une importance mineure, du fait de la compensation qui existe entre le nombre de spectres et le nombre, inversement proportionnel, de taxons pris en compte dans tous les spectres.

Les spectres sont choisis parmi un nombre plus ou moins grand sur la base d'une analyse multivariée montrant qu'ils correspondent à une diversité maximum de climats. Les caractéristiques climatiques sont interpolées à partir d'un réseau d'environ 2000 stations météorologiques.

b) Mesure de la ressemblance existant entre chaque spectre fossile - à partir duquel le climat doit être reconstruit - et chaque spectre moderne.

Différents «poids» doivent être attribués aux différentes espèces car chacune d'elle a une relation plus ou moins spécifique avec le climat. Mais il n'existe aucun moyen sûr de calculer ces différents poids à partir des données modernes : l'action de l'homme depuis au moins cinq millénaires a profondément modifié les relations végétation/climat, et les pourcentages polliniques modernes des différents végétaux présents dans les spectres sont pour une bonne part non représentatifs de la végétation naturelle potentielle attendue dans les différents climats.

Aussi, lors de la mesure de la ressemblance entre spectres fossiles et spectres modernes (en utilisant une distance euclidienne classique) deux précautions doivent être prises :

- Il faut minimiser l'importance des végétaux qui sont les plus largement répandus aujourd'hui, et qui sont aussi les plus étroitement dépendants de l'homme (*Pinus* et graminées, par exemple). Dans les premières reconstructions (GUIOT & PONS, 1986 ; GUIOT, 1987 ; GUIOT *et al.*, 1989 ; GUIOT, 1990), cette minimisation a été obtenue en utilisant le logarithme des fréquences. Maintenant (BEAULIEU *et al.*, in press ; GUIOT *et al.*, accepté ; PONS *et al.*, 1991), cette minimisation est obtenue en appliquant aux fréquences de taxons de chaque spectre un exposant (se situant entre zéro et un) qui est le rapport entre le nombre de taxons obtenus dans ce spectre et le nombre total de taxons pris en compte dans l'ensemble de la reconstruction. L'effet pratique de cette transformation est d'être équivalente à la distance de CHORD (OVERPECK *et al.*, 1985) pour les spectres diversifiés et à la distance logarithmique pour les spectres pauvres.

- Les pourcentages correspondant à chaque taxon reçoivent un poids qui n'est pas calculé en fonction des relations climat actuel/végétation. Pour définir ce poids, nous tenons compte du rôle joué par le taxon tout au long de la période couverte par la reconstruction climatique, c'est-à-dire les variations des fréquences du taxons au cours du temps, et la coïncidence de ces variations avec celles des autres taxons. Un taxon qui a des fréquences constantes ou constamment fluctuantes n'a pas de signification climatique, non plus qu'un taxon dont les variations de fréquences montrent des relations anarchiques par rapport aux autres taxons. Afin de caractériser de telles situations, une analyse multivariée d'autocorrélation est effectuée entre les spectres successifs de chaque séquence. Ceci permet de distinguer trois groupes de taxons. Certains taxons, dont les variations sont erratiques, peuvent être considérés comme non affectés par le climat ; ils constituent le premier groupe. Le second groupe comprend la majorité des arbres, qui pour la plupart présentent des variations cohérentes entre elles. Le troisième groupe est constitué par les herbes - et même, dans certaines séquences, quelques arbres - dont les variations cohérentes entre elles sont en opposition aux variations du second groupe

Des poids proches de zéro sont attribués aux taxons du premier groupe. Dans le second et le troisième groupes, chaque taxon reçoit un poids (entre 0 et 1) qui est proportionnel à la cohérence entre ses propres variations et les variations combinées de l'ensemble du groupe auquel il appartient.

A ce stade de la procédure, nous attribuons le signe + aux poids des taxons du second groupe et

le signe - aux poids des taxons du second groupe.

Sur cette base, est établie une série temporelle des sommes des fréquences successives multipliées par le poids du taxon correspondant. Ainsi est obtenue une courbe qui s'avère être une image de l'expression biologique des variations climatiques (GUIOT *et al.*, 1989) : nous l'avons appelée «Paléobioclimat» (P.B.C.). Ce P.B.C. est particulièrement utile dans les corrélations biostratigraphiques.

Naturellement, le signe attribué aux poids n'a pas d'incidence sur la reconstruction puisque la similitude entre spectres fossiles et spectres modernes met en oeuvre le carré des poids.

c) Utilisation de la moyenne des caractéristiques climatiques des spectres modernes qui sont le plus semblables aux spectres fossiles - et peuvent dont être considérés comme «analogues» actuels - pour la «reconstruction» du climat correspondant au spectre fossile.

Les conditions climatiques passées ne sont pas toujours entièrement représentées aujourd'hui ; la reconstitution de certains paramètres climatiques peut donc être imparfaite. En particulier, il est difficile de rencontrer aujourd'hui des types de végétation rigoureusement semblables à ceux du dernier maximum glaciaire, même dans les steppes froides d'Asie. De même, les forêts à dominance de *Corylus* qui caractérisent la phase de brusque changement végétal du début du Postglaciaire sont très rares, voire même inexistantes aujourd'hui. Dans ces cas, les «meilleurs analogues» utilisés pour la reconstruction différent sensiblement les uns des autres et leur déviation standard est importante. Cette déviation standard est figurée de façon à exprimer l'imperfection irrémédiable du résultat (figure 5).

d) Vérification de la validité de la méthode de reconstruction dans son ensemble

Pour cela, la procédure de reconstruction dans sa totalité est appliquée aux spectres modernes dont les caractéristiques actuelles sont connues. La corrélation obtenue entre valeurs «reconstruites» et valeurs «observées» est toujours proche de 0.7. Cette valeur n'est pas très élevée mais très satisfaisante si on considère que les poids attribués aux fréquences dans les spectres modernes sont calculés seulement à partir de données indépendantes, tirées du passé.

Cette vérification, ajoutée à l'expresison de l'incertitude qui résulte de la difficulté de trouver de «bons analogues», soumet notre méthode à un double contrôle.

2.4. Les reconstructions

Cette méthodologie a été développée afin de reconstruire le dernier cycle climatique, pour lequel trois séquences assez bonnes et complètes existent en France (figure 1) dans les sites sédimentaires de La Grande Pile (Vosges) (WOILLARD, 1978 ; BEAULIEU & REILLE, sous presse), des Echets (BEAULIEU & REILLE, 1984a) et du lac du Bouchet (REILLE & BEAULIEU, 1990).

Une reconstruction des températures annuelles moyennes et de la somme des précipitations annuelles a été effectuée d'abord à La Grande Pile et au Echets (GUIOT *et al.*, 1989) puis au lac du Bouchet (BEAULIEU *et al.*, sous presse). Plus récemment, les températures moyennes mensuelles et les sommes des précipitations mensuelles ont été reconstruites (PONS *et al.*, 1991). Au total cinq étapes peuvent être distinguées.

2.4.1. La première reconstruction (GUIOT *et al.*, 1989) concerne les sites de La Grande Pile (données de WOILLARD, 1978) et des Echets (données de BEAULIEU & REILLE, 1984). Elle s'appuie sur une base de données polliniques modernes de 227 spectres seulement et met en oeuvre la première méthodologie décrite ci-dessus. Le résultat principal est la reconstruction de la variation de la somme annuelle des précipitations et de la température moyenne annuelle exprimée comme déviation des valeurs actuelles (figure 5).

Trois éléments principaux caractérisent cette reconstruction :

a) une bonne concordance entre les courbes des deux sites, ce qui montre bien leur valeur régionale et donc climatique ;
b) une bonne concordance générale entre les valeurs obtenues - grâce à l'utilisation d'une méthodologie strictement constante et malgré la variété des épisodes climatiques contrastés impliqués - et les valeurs généralement acceptées sur la base de différentes approches strictement qualitatives (WOILLARD, 1978 ; BEHRE, 1989 ; WELTEN, 1982) ;
c) la mise en évidence de périodes de transition à la fin du dernier Interglaciaire («Eémien») et des deux grands Interstades qui ont marqué le début du Glaciaire (St-Germain 1 et St-Germain 2) : ces épisodes (figurés par des croisillons dans la figure 5) déjà froids et encore humides ont favorisé l'extension de la glace en Europe.

Dans le détail, nos résultats montrent :

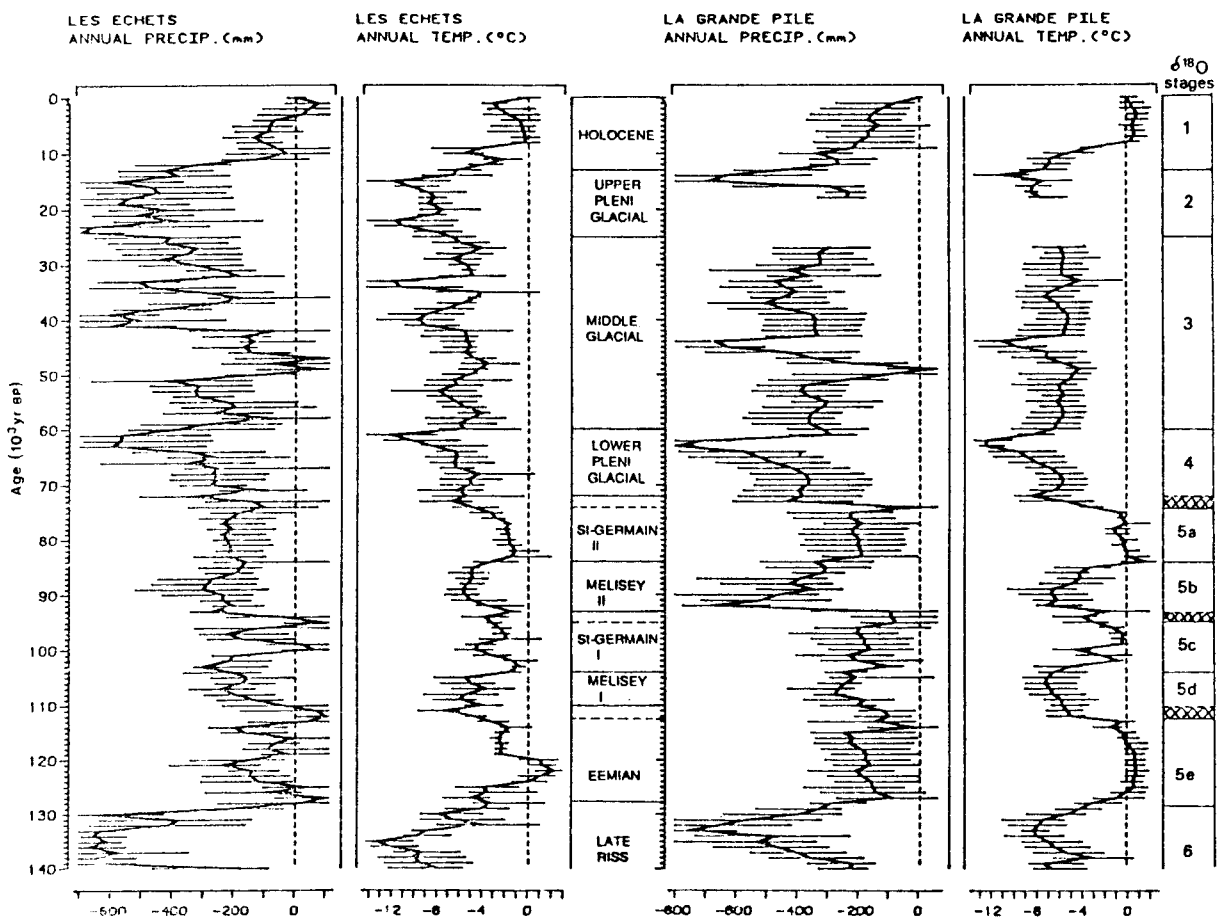


Figure 5.- Reconstructions des variations du total des précipitations annuelles et de la température annuelle au cours des 140 derniers millénaires d'après les séquences polliniques de La Grande Pile et des Echets. Les variations sont exprimées en différences par rapport aux valeurs actuelles (1.080 mm et 9.5°C à la Grande Pile, 800 mm et 11°C aux Echets). Les barres d'erreurs figurent la déviation standard des «meilleurs analogues» retenus. La chronologie, exprimée par l'axe vertical, est calée, pour les temps antérieurs à 30 Ka BP, sur des épisodes caractérisés et datés d'après la chronologie isotopique généralement admise. Pour les temps plus récents les dates ^{14}C des événements figurés sont prises en compte (les dates intermédiaires étant interpolées linéairement au pas de 1 ka). Figure extraite de *Nature*, 338, n°6213, p. 312, Macmillan Magazines Ltd, 1989.

- un élargissement des parties des séquences attribuables aux équivalents continentaux des sous-stades 5d et 5e et du stade 4 de la stratigraphie isotopique marine (GUIOT *et al.* 1989), c'est-à-dire une meilleure correspondance entre les chronologies marines et continentales ;
- un net retard de l'accrétion glaciaire du côté européen de l'Atlantique par rapport au nord ou à l'est de l'Atlantique à la fin de l'Eémien (le signal du début du refroidissement océanique précède le refroidissement enregistré sur le continent européen).

Cette reconstruction suggère pour le St-Germain 1 (104-95 ka BP : les épisodes et la chronologie adoptés dans les travaux auxquels il est fait référence ici sont représentés et explicités dans la figure 5) et pour le St-Germain 2 (84-74 ka BP) des conditions chaudes et humides qui aux latitudes septentrionales moyennes sont semblables à celles de l'Eemien et de l'Holocène. Ce résultat appelle une explication en termes de zonalité, car une telle ressemblance n'existe pas en Europe du Nord (BEHRE, 1989).

2.4.2. GUIOT (1990) fait une description détaillée de la méthode (surtout en ce qui concerne les problèmes liés à l'absence d'analogues modernes parfaits) et propose de nouvelles reconstructions à partir de deux ensembles de données polliniques déjà exploitées et basées sur une base de données moderne élargie (1200 spectres).

Ces deux reconstructions sont en accord avec les deux reconstructions précédentes, les reconstructions obtenues pour La Grande Pile et Les Echets étant suffisamment cohérentes pour que puisse être calculée la moyenne des valeurs obtenues pour chaque site.

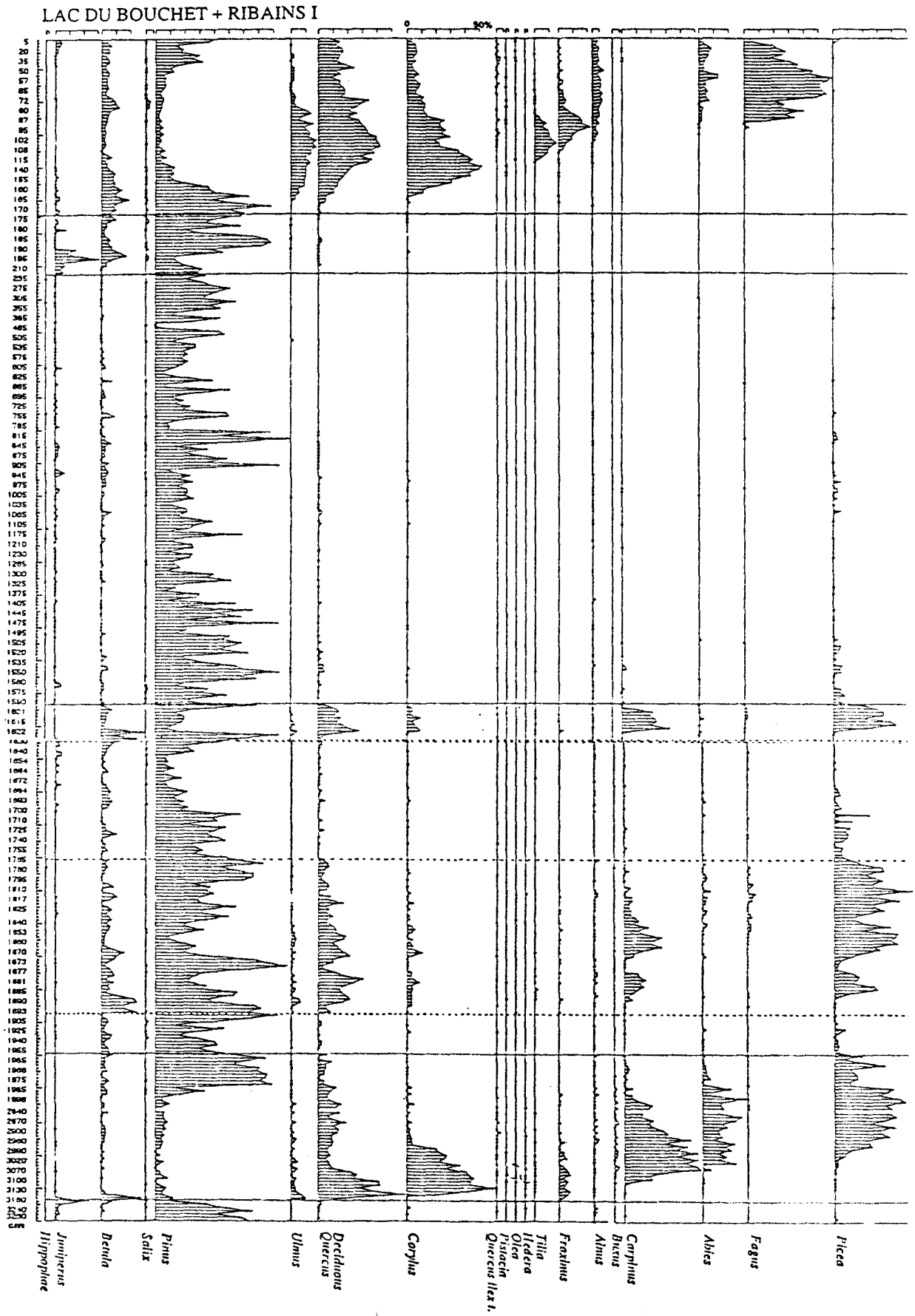
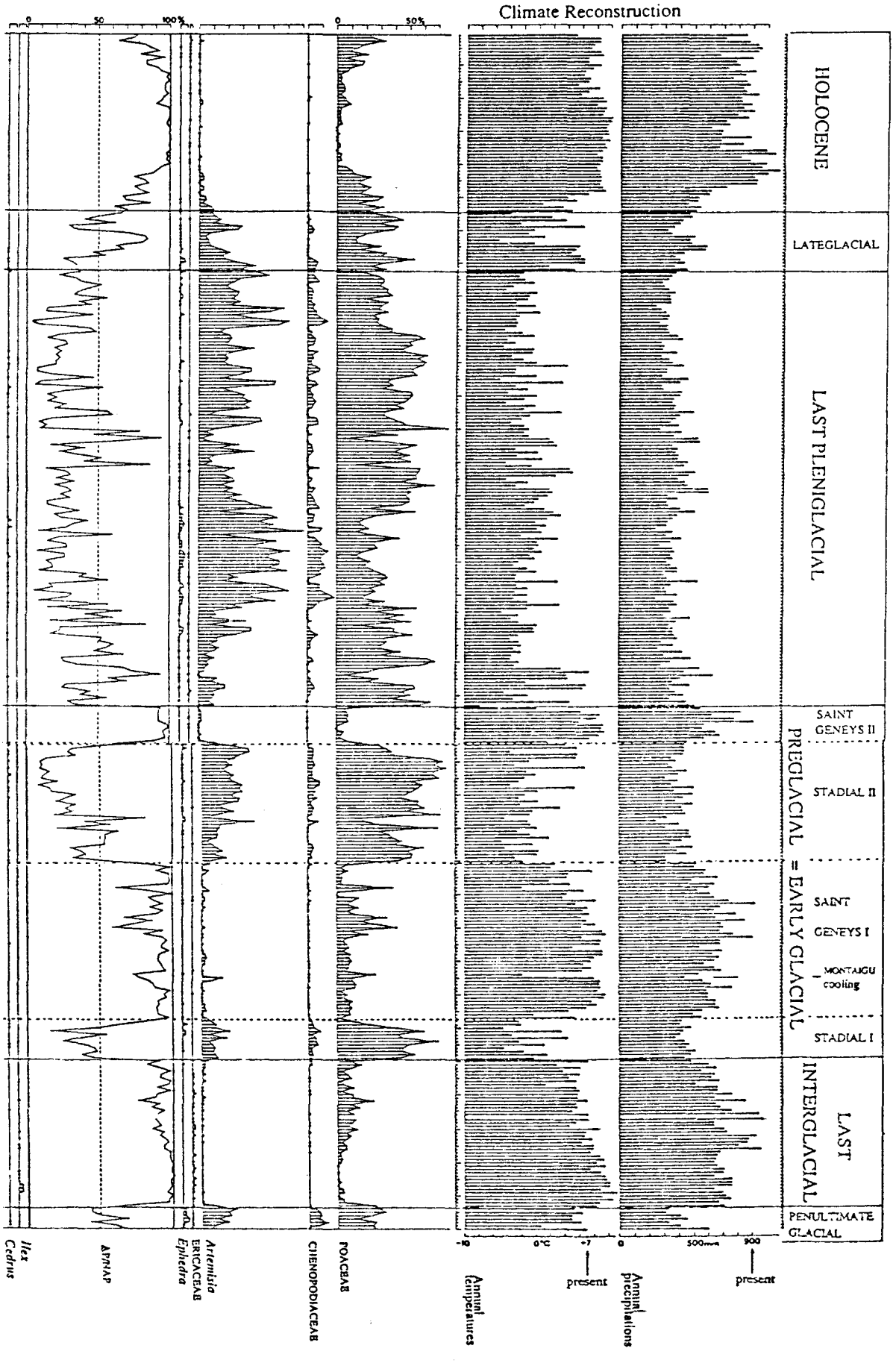


Figure 6.- Les principales courbes polliniques de la séquence des lacs du Devès (Le Bouchet + Ribains I) et la reconstruction du total des précipitations annuelles et des températures moyennes annuelles (exprimées en déviation par rapport aux valeurs actuelles qui sont indiquées).



Beaulieu, Guiot and Reille, in press

En conclusion les améliorations successives apportées à notre méthode de reconstruction ont fourni des résultats cohérents et plus précis. Des progrès ont été faits dans la compréhension des variations de la saisonalité, du rôle des masses d'air océaniques au cours du dernier cycle glaciaire, ainsi que de l'évolution climatique pendant les périodes tempérées. Cependant, restent à expliquer :

- les variations du gradient thermique pendant les grands Interstades du Glaciaire précoce et les brefs épisodes hypothétiques du Glaciaire moyen ;
- le rôle précoce ou plus tardif de *Corylus* selon l'interglaciaire ;
- le rôle actuel de *Fagus* dans l'étage montagnard.

Au total, les résultats de vingt cinq années de recherche en analyse pollinique et paléoclimatologie illustrent le caractère fondamental de la connaissance du passé en écologie et le potentiel de l'analyse pollinique dans le domaine de la reconstruction quantitative des climats passés.

BIBLIOGRAPHIE

BARBERO M., BONIN G., LOISEL R. & QUEZEL P., 1990.- Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. *Vegetatio*, 87, 151-173. Kluwer Academic publishers.

BEAULIEU J.L. de, 1977.- Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse ès Sciences, 38 p., 29 fig., 39 diag. h.t.

BEAULIEU J.L. de, EVIN J., MANDIER P., MONTJUVENT G. & REILLE M., 1980 - Les Echets : un marais capital pour l'histoire climatique du Quaternaire rhodanien. Mémoires du Muséum Nat. d'Histoire Naturelle, sér. B, t. XXVII, *Palynologie et Climats*, p. 123-136.

BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1984a.- A long upper-Pleistocene pollen record from Les Echets near Lyon, France. Boreas, 13, 111-132.

BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1984b.- The pollen sequence of Les Echets (France) : a new element for the chronology of the Upper Pleistocene. Géographie physique et Quaternaire, 38 (1), 3-9.

BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1986.- The problem of abrupt climatic changes in the Würm Pleniglacial. The example of Les Echets (France). - In Book of abstracts and reports from the Conference on Abrupt Climatic Change. SIO Reference series. 86-8, 102-103.

BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1989.- The transition from temperate phases to stadials in the long Upper Pleistocene sequence from Les Echets (France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72, 147-159.

BEAULIEU J.L. de & REILLE M., sous presse.- New pollenanalysis at La Grande Pile (Vosges, France) : the last climatic cycle. *Quaternary Science Review*, accepted.

BEAULIEU J.L. de, COUTEAUX M., PONS A. & TRIAT-LAVAL H., 1984a.- Première approche d'une histoire postwürmienne de quelques taxons arboréens dans le sud-est de la France. *Rev. Paléobiologie*, vol. spec., 11-24.

BEAULIEU J.L. de, PONS A. & REILLE M., 1984b.- Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation des Monts du Velay (Massif Central, France). *Diss. Bot.*, 72 (Festschrift Max Welten), 45-70.

BEAULIEU J.L. de, PONS A. & REILLE M., 1985.- Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des monts d'Aubrac (Massif Central, France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 44, 37-80.

BEAULIEU J.L. de, PONS A. & REILLE M., 1987.- History of vegetation, climate and human action in the French Massif Central over the last 15 000 years. *In* «Palaeohydrological changes in the temperate zone in the last 15 000 years». Symposium at Hoor, Sweden, 18-26 mai 1987, IGCP 158, 207-211.

BEAULIEU J.L. de, PONS A. & REILLE M., 1988.- Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahiers de Micropaléontologie*, N.S., 3 (4), 5-36.

BEAULIEU J.L. de, GUIOT J. & REILLE M., sous presse. - Long European pollen records and quantitative reconstructions of the last climatic cycle. *In* Proceedings of the International Workshop «Future Climate Change and

Radioactive Waste Disposal» *Nirex Safety Studies Series.*

BERNARD J. & REILLE M., 1988. - Nouvelles analyses polliniques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. *Pollen et Spores*, 29 (2-3), 225-240.

BEHRE K. 1989. - Biostratigraphy of the Last Glacial period in Europe. *Quat. Sc. Rev.*, 8, 25-44.

BOUT P., 1978. Problèmes du volcanisme en Auvergne et Velay. Brioude, France : Imprimerie Watel, 326 p.

BROECKER W.S. & DENTON G.N., 1989. - The role of ocean-atmosphere reorganization in glacial cycle. *Geochimica and Cosmochimica*, 53, 2465-2611.

CLERC J., 1988. - Recherches pollenanalytiques sur la paléoécologie tardiglaciaire et holocène du Bas-Dauphiné. Thèse ès Sciences, Univ. Aix-marseille III, 179 p., 14 diag.

COUTEAUX M., 1984. - Déboisement d'altitude par les charbonniers de l'Oisans : contribution pollenanalytique. 10e Congr. Soc. Savantes, 69-87.

COUTEAUX M., 1985. - Recherches pollenanalytiques au Lac d'Issarlès (Ardèche, France) : évolution de la végétation et fluctuations lacustres. *Bull. Soc. Roy. Belg.*, 117 (1), 197-217.

GOEURY C., 1988 - Acquisition, gestion et représentation des données de l'analyse pollinique sur micro-ordinateur. *Institut français de Pondichéry, Travaux de la Section des Sciences et Techniques*, 25 : 405-416.

GOEURY C. & BEAULIEU J.L. de, 1979 - A propos de la concentration du pollen à l'aide de la liqueur de Thoulet dans les sédiment minéraux. *Pollen et Spores*, 21 (1-2): 239-252.

GUIOT J., 1987. - Late Quaternary climatic changes in France estimated from multivariate pollen time series. *Quat. Res.*, 28, 100-118.

GUIOT J., 1990. - Methodology of the last climatic cycle reconstruction in France from pollen data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 46-69.

GUIOT J. & PONS A. 1986. - Une méthode de reconstruction quantitative du climat à partir de chroniques pollenanalytiques. Le climat de la France depuis 15.000 ans. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302, sér.II, 911-916.

GUIOT J., PONS A., BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1989. A 140,000-year continental climate reconstruction from two European pollen records. *Nature*, 338 (6213), 309-313.

GUIOT J., BEAULIEU J.L. de, REILLE M. & PONS A. , sous presse - Calibration of the climatic signal in a new pollen sequence from La Grande Pile. Accepté dans Climate Dynamics.

HUNTLEY B. & PRENTICE I.C., 1988. - July temperature in Europe from pollen data 6000 years before Present. *Science*, 241, 687-689.

IMBRIE, J. & KIPP, N.G., 1971. - A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology : application to a late Pleistocene caribeean core. *In* «The late Cenozoic Glacial Ages» (K.K. Turekian, Ed.).

MARTIN S. & WRIGHT Jr. H.E., 1967. Pleistocene Extinctions. The Search for a Cause. New Haven and London, Yale University Press, 453 p.

MERGOIL J., 1984. - Le volcanisme en Velay. *Petit Journal de l'exposition du Musée Crozatier*, n°2, 4 p., Le Puy-en-Velay.

NICOL-PICHARD S., 1987. - Analyse pollinique de sédiments tardi et postglaciaires de Tourves (Var) en Provence orientale. *Ecologia Mediterranea*, XIII (1,2), 29-42.

OVERPECK J.T., WEBB T. III, & PRENTICE I.C., 1985. - Quantitative interpretation of fossil pollen spectra : Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. *Quaternary Research*, 23, 87-108.

PONS A., 1984. - Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, 38, 427-439.

PONS A., 1989. - Les écosystèmes et les changements climatiques quaternaires en régions tempérées et froides. *In* : Réactions des Etres Vivants aux Changements de l'Environnement. Actes des Journées de l'Environne-

ment du C.N.R.S., Paris 30 nov.-1er déc. 1989, 65-82.

PONS A. & QUEZEL P., 1985. - The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *In* Gomez-Campo C. (edit.) : «Plant conservation in the Mediterranean area». Dr. W. Junk publ., Dordrecht, 25-43.

PONS A. & THINON M., 1987. - The role of fire from palaeoecological data. *Ecologia Mediterranea*, 12 (4), 3-11.

PONS A., COUTEAUX M., BEAULIEU J.L. de, REILLE M., 1990. - Plant invasions in Southern Europe from the Palaeoecological point of view. In «Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin» F. di Castri, A.J. Jansen & M. Debussche (eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p.169-177

PONS A., GUIOT J., BEAULIEU J.L. de & REILLE M., 1991. - Du pollen pour remonter le temps... climatique. *La Recherche*, 22 (231), 518-520.

REILLE M., 1975. - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse ès Sciences, Univ. Aix-Marseille, 206 p., 44 diag., 5 pl. h.t.

REILLE M., 1976. - Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut-Atlas Marocains : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, 2, 153-170.

REILLE M., 1977. - Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). Xème Congrès INQUA. Birmingham 1977. *Supplément au Bulletin AFEQ*, 50, 3-76.

REILLE M., 1979. - Analyse pollinique du lac de Sidi Bou Rhaba, littoral atlantique (Maroc). *Ecologia Mediterranea*, 4, 61-65.

REILLE M., 1984. - Origine de la végétation actuelle de la Corse sud-orientale; analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et Spores*, 26 (1), 43-60.

REILLE M., 1988a. - Recherches pollenanalytiques dans le Cap Corse : analyse pollinique du marais de Barcaggio. *Trav. Scientifiques du Parc Naturel régional et des réserves naturelles de Corse*, 18, 77-92.

REILLE M., 1988b. - Recherches pollenanalytiques sur le littoral occidental de Corse, région de Galeria : la place -naturelle d'*Erica arborea* et de *Quercus ilex*. *Trav. Scient. du Parc naturel régional et des réserves naturelles de Corse*, 18, 77-92.

REILLE M., 1990. - Leçons de palynologie et d'analyse pollinique, Ed. CNRS, Paris, 206 p.

REILLE M., BEAULIEU J.L. de & PONS A., 1985.- Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation du Cézallier, de la Planèze de St-Flour et de la Margeride (Massif Central, France). *Pollen et Spores*, 27 (2), 209-269.

REILLE M. & BEAULIEU J.L. de, 1988a. - History of the Würm and Holocene vegetation in western Velay (Massif Central, France) : a comparison of pollen analysis from three corings at Lac du Bouchet. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 54, 233-248.

REILLE M. & BEAULIEU J.L. de, 1988b. - La fin de l'Eémien et les interstades du Préwürm mis pour la première fois en évidence dans le Massif Central français par l'analyse pollinique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 306, sér.II, 1205-1210.

REILLE M. & BEAULIEU J.L. de, 1989. - The Velay maars (Massif Central, France) : key sites for the Middle and Upper Pleistocene pollen sequences. *In «Quaternary Type Sections : Imagination or Reality»*, Rose & Schlüchter (eds), Balkema, Rotterdam, 79-89.

REILLE M. & BEAULIEU J.L. de, 1990. - Pollen analysis of a long Upper Pleistocene continental sequence in a Velay maar (Massif Central, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 35-48.

REILLE M. & PONS A., 1982. - L'histoire récente de *Pinus silvestris* L. en Margeride (Massif Central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle. *C.R. Acad. Sc. Paris*, [illegible]

ROYER J.F., DECQUE M. [illegible], 19[illegible].- A sensitivity experiment to astronomical forcing with a spectra G.C.M. : simulation of the annual cycle at 125,000 BP and 115,000 BP. *In* A.L. Berger *et al.* (edit.), Milankowitch and Climate, Reidel, Dordrecht, 2, 733-763.

SERET G., DRICOT E., & WANSART G., 1990 - Evidence for an early glacial maximum in the French Vosges during the last glacial cycle. *Nature*, 346 (6283), 453-456.

TESSIER L., 1989. - Spatiotemporal analysis of climate-tree-ring relationships. *New Phytologist*, 111, 517-529.

TRIAT-LAVAL H., 1978. - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sciences, Université Aix-Marseille, 343 p., 34 fig., 5 t., 29 diag. ht.

VANDENBERGHE J., 1981. - Weichselian stratigraphy in the southern Netherlands and northern Belgium. *Quaternary Studies in Poland*, 3 (Polish Acad. Sci.), 111-118.

WELTEN, M., 1982. - Pollenanalytische Untersuchungen im jüngern Quartär des nördlichen Alpen-Vorlandes der Schweiz. - Beitr. geol. Karte Schweiz, 174 p. 44 diag. h.t.

WOILLARD G., 1975. - Recherches palynologiques sur le Pléistocène dans l'est de la Belgique et dans les Vosges Lorraines. *Acta Geogr. Lovaniensia*, 14, 118 p.

WOILLARD G., 1978 - Grande Pile peat bog : a continuous pollen record for the last 140.000 years, *Quaternary Research*,9, 1-21.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 195-207

Foliage structure and shoot growth in heathlands in the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa

R. L. SPECHT*, D. J. YATES*· J. E. M. SOMMERVILLE** and E. J. MOLL**

Submitted to the Jubilee Volume of *Ecologia Mediterranea*, in honour of Professor Pierre Quézel on his retirement, in recognition of his major contribution to the ecology of Mediterranean ecosystems.

ABSTRACT

Three distinct strata (with occasional emergent plants) can be distinguished in heathlands in the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa.

1. The upper stratum is composed of deep-rooted nanophanerophytes (up to 2 m tall) with evergreen, broad sclerophyllous leaves and internodes 2-5 mm long, longer in emergent species.
2. The mid stratum is composed of relatively shallow-rooted nanophanerophytes (0.5-1.5 m tall) with evergreen, narrow semi-sclerophyllous leaves and internodes less than 1 mm long.
3. The ground stratum contains a mixture of shallow-rooted chamaephytes, with densely-packed, small leaves, and evergreen, sclerophyllous "hemicryptophytes", with varying numbers of culms/leaves in each clump (depending on the species).

During calm, sunny days, the temperature of meristems on foliage shoots of dicotyledons increases above ambient air temperature, the increment being related to the density of packing of leaves on the foliage shoot. The temperature increment of meristems in rush-like, monocotyledonous clumps is related to the density of packing of the culms/leaves in the clump.

Those plants with the highest temperature increment at foliage meristems grow during late winter to early spring; plants with medium packing of foliage grow during spring; while plants with sparse packing begin foliage growth in late spring through summer. The last group of plants must be deep-rooted to extract water from the deeper layers of the soil during the summer drought of the mediterranean-type climate.

KEY WORDS : heathlands, foliage structure, internode length, phenology, stem-air temperature

RESUME

Dans les landes méditerranéennes du sud de l'Australie et de l'Afrique du Sud, trois strates distinctes (y compris les végétaux qui dominent occasionnellement) peuvent être distinguées.

1. La strate supérieure est composée de nanophanérophytes (jusqu'à 2m de haut) à enracinement profond avec des feuilles sempervirentes, sclérophylles larges et des entrenoeuds de 2 à 5 mm de long, parfois plus long chez les espèces qui dominent.
2. La strate moyenne est composée de nanophanérophytes (0,5 à 1,5 m) à enracinement relativement peu profond avec feuilles semi-sclérophylles étroites et des entrenoeuds de moins de 1 mm de long.
3. La strate au sol est composée d'un mélange de chamaephytes à enracinement peu profond, à feuilles denses

* Botany Department, The University of Queensland, St Lucia, Queensland 4072, AUSTRALIA
** Botany Department, University of Cape Town, Rondebosch 7700, SOUTH AFRICA

et étroites et d'«hémicryptophytes» sempervirents et sclérophylles contenant un nombre variable de tiges/feuilles par pied (selon les espèces).

Pendant les jours calmes et ensoleillés du mois d'octobre, la température des méristèmes des tiges feuillées des dicotylédones augmente plus que la température ambiante. Cet accroissement est proportionnel à la densité des feuilles sur la tige feuillée. L'accroissement de température des méristèmes dans les touffes à croissance rapide des monocotylédones est proportionnel à la densité de tiges/feuilles par pied.

Les végétaux qui présentent l'accroissement de température le plus important dans leurs méristèmes foliaires croissent pendant la fin de l'hiver ou le début du printemps. Ceux qui ont une densité de feuille moyenne croissent pendant le printemps alors que ceux qui ont une densité foliaire faible commence leur croissance à la fin du printemps et la poursuive pendant l'été. Ce dernier groupe de végétaux doit présenter un enracinement profond pour pouvoir pomper l'eau des niveaux profonds du sol durant l'été sec caractéristique du climat méditerranéen.

MOTS-CLES : lande, structure foliaire, longueur d'entrenoeud, phénologie, température de l'interface air-tige

1. FOLIAGE PROFILE AND STRUCTURE OF HEATHLANDS

Heathlands of both Australia and South Africa are found in the semi-arid climatic zone (with an evaporative coefficient lying between 0.035 and 0.045) on freely-drained, nutrient-poor soils (SPECHT & MOLL, 1983). Under these environmental conditions, small trees or tall shrubs (RAUNKIAER's (1934) life-form microphanerophyte) are rare or sparsely-distributed in the heathlands. Small shrubs (nanophanerophytes) dominate the vegetation, reaching 30-40 percent Foliage Projective Cover when the plant community attains maturity 20-50 years after fire (SPECHT *et al.*, 1958; SPECHT & MOLL, 1983).

Three distinct strata can be distinguished in Australian and South African heathlands (GEORGE *et al.*, 1979; KRUGER, 1979; SPECHT, 1979b; SPECHT *et al.*, 1981, 1988). The upper stratum (overstorey) is composed of evergreen, broad-leaved, sclerophyllous shrubs up to 2 metres tall (but sometimes taller). Narrow-leaved, semi-sclerophyllous (coriaceous), evergreen shrubs, 0.5-1.5 metres tall, form a distinctive heathy mid-stratum; members of the heath families (Ericaceae in South Africa and Epacridaceae in Australia) are often frequent. Low semi-sclerophyllous chamaephytes and evergreen, sclerophyllous hemicryptophytes form a ground stratum, less than 25 cm high. Herbaceous geophytes appear seasonally, scattered through the ground stratum, but annuals are virtually absent.

Several different families of monocotyledons are prominent as «*evergreen, sclerophyllous hemicryptophytes*» (SPECHT, 1979a) in the ground stratum. The family Restionaceae, with rush-like culms growing in a clump, is frequent in South African heathlands, but less common in Australian heathlands. In Australia, a number of other monocotyledonous families, with sclerophyllous leaves as well as culms, tend to supplant the Restionaceae - Cyperaceae, Haemodoraceae, Iridaceae, Liliaceae, Xanthorrhoeaceae. Great variation in the numbers of culms/leaves may be seen in clumps of the species of sclerophyllous hemicryptophytes which are found in both Australian and South African heathlands.

A distinctive gradient in leaf size and internode length (number of leaves per unit length of stem) can be observed in the foliage profile of heathlands (SPECHT *et al.*, 1988):

- Emergent shrubs: microphyll (> 12 cm^2), 5-10 leaves per 10 cm
- Tall nanophanerophytes: nano-microphyll (2-12 cm^2), 20-40 leaves per 10 cm
- Low nanophanerophytes: nanophyll (0.25-2 cm^2), 50-100 leaves per 10 cm
- Chamaephytes: leptophyll (< 0.25 cm^2), over 100 leaves per 10 cm
- Sclerophyllous hemicryptophytes: varying numbers of culms or leaves per clump.

The typical foliage profile of heathland vegetation is summarised in figure 1.

2. SEASONAL SHOOT GROWTH OF STRATA IN HEATHLAND

Seasonal phenology of heathland vegetation has been studied at a number of sites in the mediterranean-type climate of southern Australia and in South Africa (KRUGER, 1981; SPECHT & RAYSON, 1957, SPECHT *et al.*, 1981, 1983, 1988). Two heathlands, representative of the vegetation growing on aeolian sands in South Australia and in Cape Province, have been studied in depth.

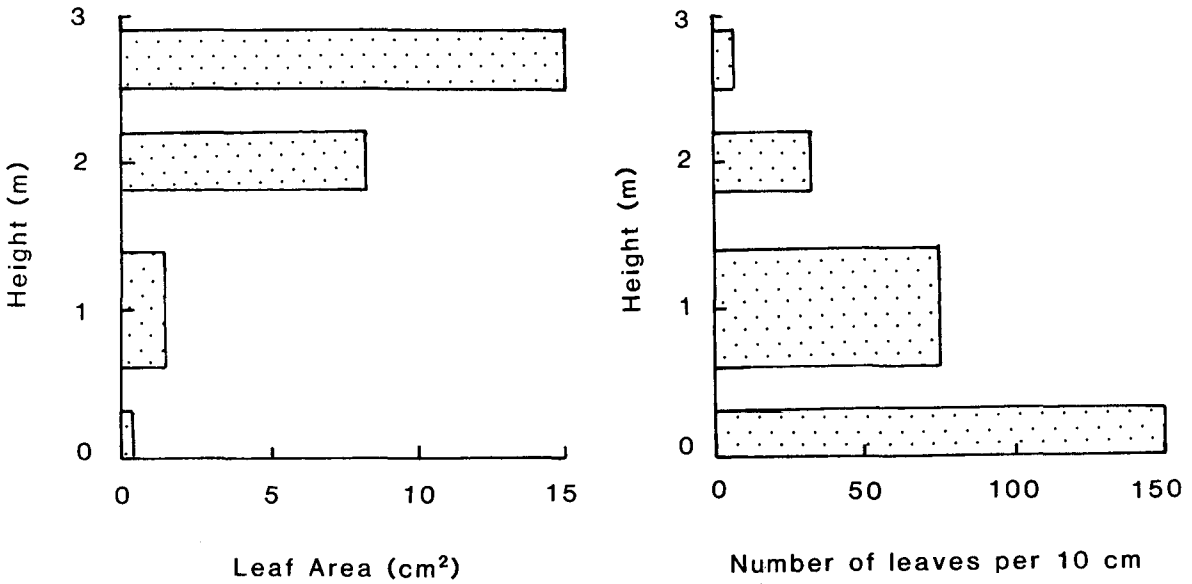


Figure 1.- Diagrammatic foliage profile (leaf area and number of leaves per 10 cm length of stem) of dicotyledonous species in the emergent, upper, mid and ground strata of Dark Island heathland, South Australia.

(1) Dark Island (36° 02' S, 140° 31' E) heathland, in the Ninety-Mile Plain of South Australia (SPECHT & RAYSON, 1957; SPECHT *et al.*, 1958).
(2) Pella (33° 31' S, 18° 32' E) coastal fynbos (heathland), 35 km NE of Cape Town, South Africa (SOMMERVILLE, 1983).

The seasonal shoot growth and flowering rhythms of dicotyledonous and monocotyledonous plants prominent in the upper, mid and ground strata of the heathlands were studied.

Methods

(1) *Dicotyledonous plants* - foliage shoots at the sunlit top of six randomly-located plants of each species, representative of each stratum in the heathland vegetation, were tagged. Changes in shoot growth, leaf loss and flowering on each tagged shoot were recorded at monthly intervals over a period of two years (SPECHT & RAYSON, 1957).

(2) *Monocotyledonous plants* - the culms of three restioid species - *Restio monanthus* (small clumps with few culms), *Staberoha distachya* (dense clumps), and *Thamnochortus punctatus* (many culms per clump) - which are common in the ground stratum of the Pella fynbos vegetation, were labelled on each of ten plants of each species (SOMMERVILLE, 1983). Culm length was measured, and reproductive activity (flower buds, anthesis and seed fall) was recorded, at approximately monthly intervals over two years. Wherever possible the same culms were measured throughout; some shoots of *Restio monanthus* had to be replaced due to death or damage. In all cases, only data from "active" culms, which elongated at some time during the investigation, were included in the calculation of monthly elongations.

Results

(1) *Dicotyledonous species* in Dark Island heathland show a continuous series of shoot growth and flowering from late winter into summer of the mediterranean-type climate of southern Australia (SPECHT & RAYSON, 1957; SPECHT *et al.*, 1981). Chamaephytes in the ground stratum begin growth in late winter; low nanophanerophytes during spring; tall nanophanerophytes and emergent plants in late spring and summer, provided subsoil water is in adequate supply (figure 2).

A similar sequence of growth and flowering has been observed in species in the fynbos vegetation in South Africa (KRUGER, 1981; SPECHT *et al.*, 1983).

(2) *Monocotyledonous species* in Dark Island heathland all possess only a few culms/leaves per plant which produce new shoots and flowers during late spring and summer. The only multi-leaved monocotyledon in Dark Island heathland is the large "grass-tree", *Xanthorrhoea austra-*

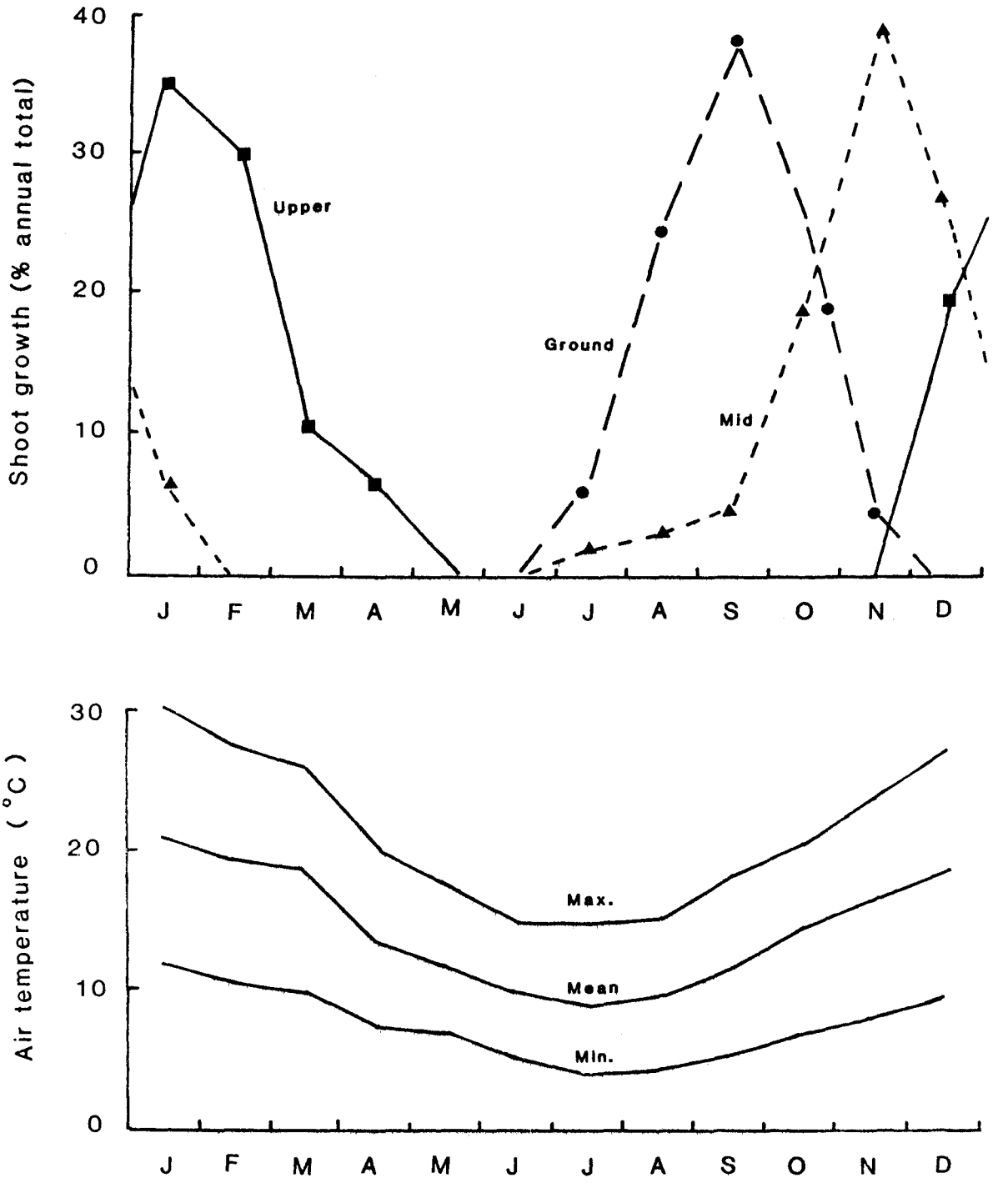


Figure 2.- Seasonal climatic and shoot growth rhythms of dicotyledonous species in the upper, mid and ground strata of Dark Island heathland, South Australia.

lis; This species begins to produce new leaves towards the end of the mediterranean-winter and continues to grow during spring (SPECHT & RAYSON, 1957).

In the South African fynbos, many species of Restionaceae abound. Three species of this large family of monocotyledons were selected for detailed growth studies.

Culm development (figure 3c) of *Thamnochortus punctatus*, with many culms per clump, was similar in both sexes. New culms emerged during May-June (autumn) and elongation continued until December-January (summer) with a maximum during September to November (spring). After December-January (summer), all undamaged culms produced inflorescences (which flowered in March) and elongated no further, although they remained green until at least the following June, 11 to 12 months after emergence. Browning of culms began 18 months after emergence, until, 32 to 34 months after emergence, all culms were presumably non-photosynthetic.

Culm elongation (figure 3a) in *Restio monanthus* (small clumps with few culms) occurred almost exclusively from September 1980 to January-February 1981 (spring and summer) and was confined to October-November 1981 (late spring) of the following season. Flower production is initiated after the period of active vegetative growth (KRUGER, 1981).

Because culm elongation was very variable throughout the investigation, it is difficult to define a growth period for *Staberoha distachya*

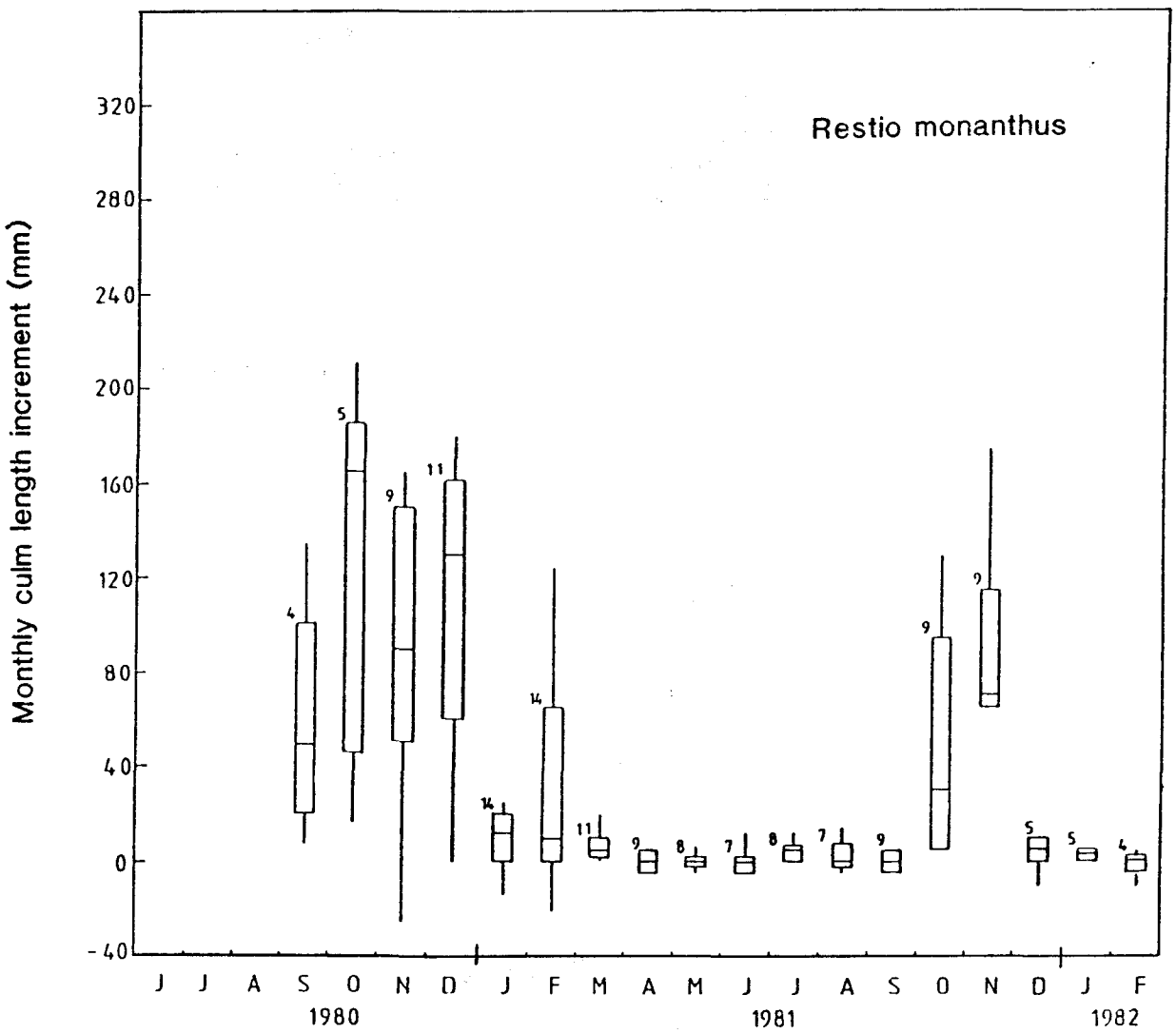


Figure 3a.- Monthly elongation of culms of *Restio monanthus* in coastal fynbos at Pella, South Africa. [The "box" indicates upper and lower quartiles about the median value; "whiskers" extend the quartiles "box" to the extreme values; number of culms measured is indicated above the "box"]. Reproductive cycles of the restioid species are shown on the diagram.

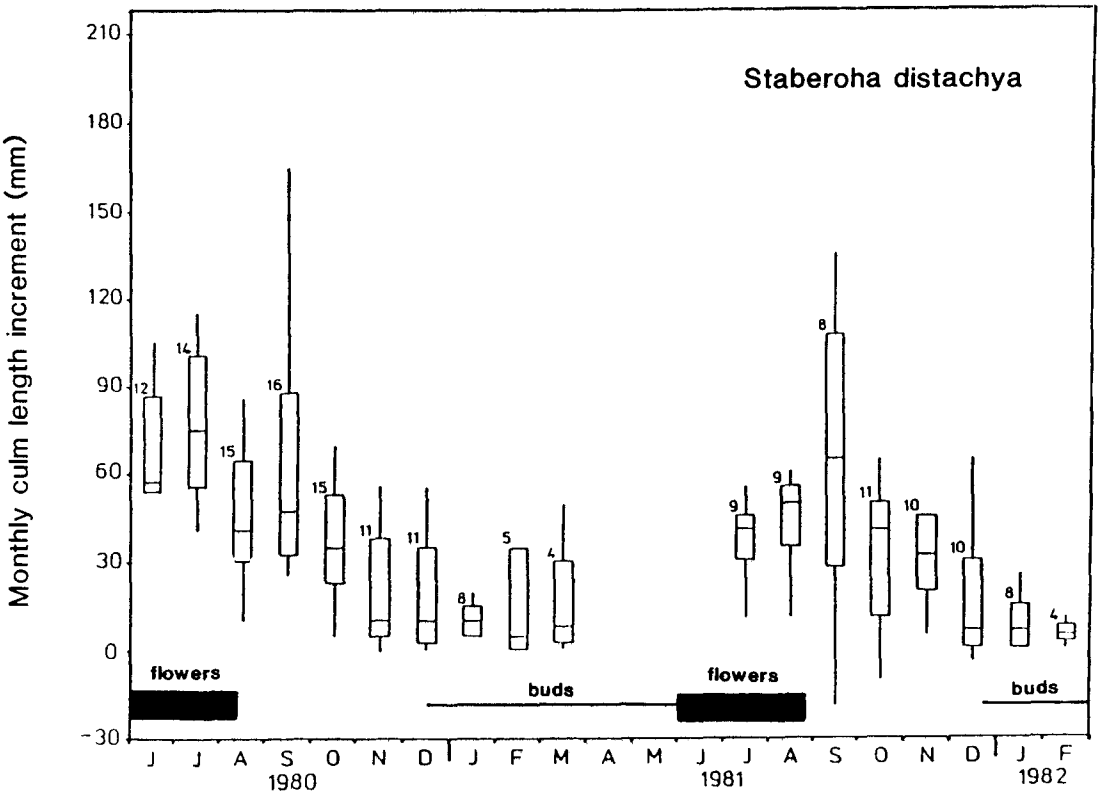


Figure 3b.- Monthly elongation of culms of *Staberoha distachya* in coastal fynbos at Pella, South Africa. [The "box" indicates upper and lower quartiles about the median value; "whiskers" extend the quartiles "box" to the extreme values; number of culms measured is indicated above the "box"]. Reproductive cycles of the restioid species are shown on the diagram.

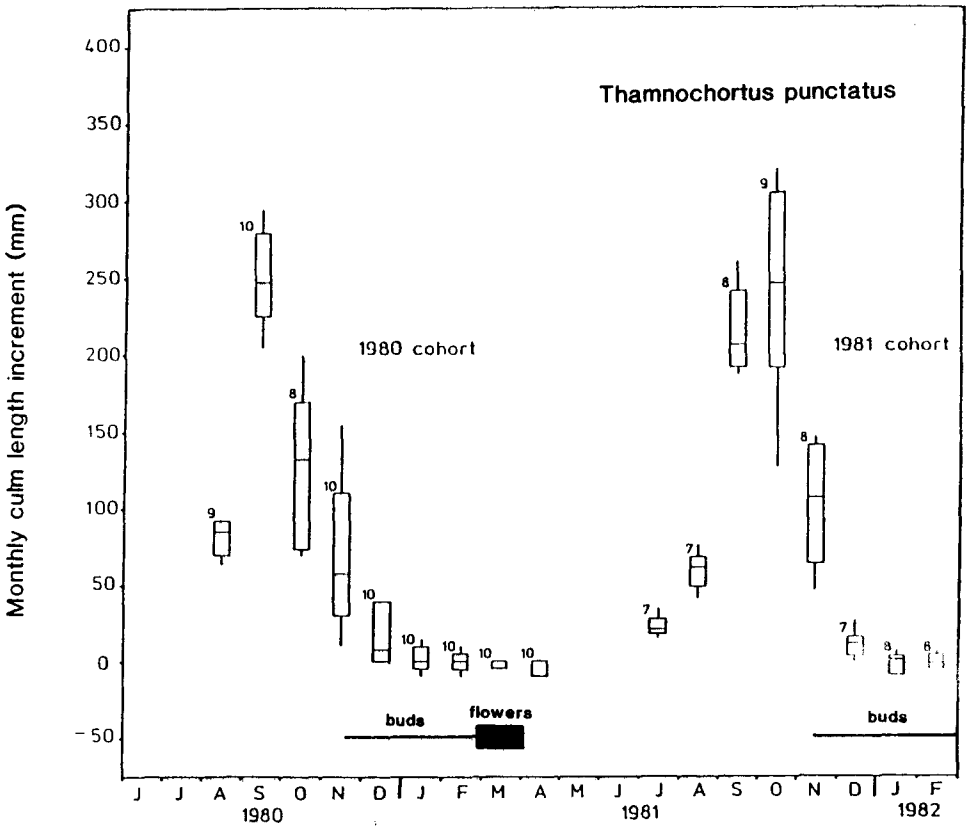


Figure 3c.- Monthly elongation of culms of *Thamnochortus punctatus* in coastal fynbos at Pella, South Africa. [The "box" indicates upper and lower quartiles about the median value; "whiskers" extend the quartiles "box" to the extreme values; number of culms measured is indicated above the "box"]. Reproductive cycles of the restioid species are shown on the diagram.

(which grows in dense clumps). Maximum elongation (figure 3b) appears during winter-spring (July to October) with a minimum elongation during summer (especially February). After the period of active vegetative growth during winter-spring, the culms produce inflorescence-buds which continue to develop during summer and autumn, eventually flowering in winter (before vegetative growth recommences).

Discussion

(1) *Dicotyledonous species* - mean monthly values of shoot growth (expressed as a proportion of the total annual shoot growth) of representative dicotyledonous species in the upper, mid and ground strata of Dark Island heathland, South Australia, are plotted against mean monthly air temperature (figure 4, SPECHT, 1984). The different phenological rhythms of the three strata are separated seasonally in the field, with the ground stratum producing new foliage shoots during late winter and early spring; the mid stratum growing during spring; and foliage shoots of the upper stratum sprouting during late spring through the mediterranean-type summer until stored soil water is depleted.

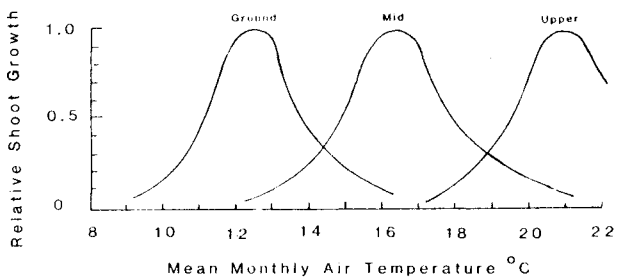


Figure 4.- Monthly elongation of foliage shoots (relative to the maximum monthly growth) of dicotyledonous species in the upper, mid and ground strata of Dark Island heathland, South Australia, plotted against mean monthly air temperature.

(2) *Monocotyledonous species* - for the three restioid species, mean values of culm elongation per month (figure 3a-c) have been plotted against mean monthly temperatures in figure 5. *Restio monanthus*, which appears to be a pioneer species in post-fire succession, forms only small clumps composed of a few culms. Culm elongation in these loosely- packed clumps is initiated when mean air temperatures lie between 15 and 20°C during late spring, reaching maximum elongation at 17-18°C. Flower production, from terminal buds, is initiated after shoots reach maximum extension at 18°C in November to December (KRUGER, 1981) as the mean air temperature climbs towards 20°C. The lower rainfall during spring of 1981 (c. 50 mm between October to December) resulted in lower monthly culm extension than that observed in the previous year (c. 160 mm between October to December).

The clumps of *Thamnochortus punctatus* range in size from few to many culms per clump (roughly in the median density-packing of culms of the three restioid species studied). Culms of this species elongate when the mean air temperatures lie between 13° and 18°C during spring, with maximum growth at 15°C (figure 5). Floral meristems develop on the culms during summer, after vegetative growth ceases. In this species, culm growth was less in 1980 (with 120 mm of rainfall between August to October) than in 1981 when the rainfall (200 mm) was higher during the growing season.

Staberoha distachya forms very dense clumps of culms, which grow rapidly during winter and early spring (mean air temperatures from 11-15°C), with a peak of growth at 12-13°C. Culm growth continues, at a reduced rate throughout spring, with mean air temperatures rising to over 18°C. When culm growth ceases, floral buds develop at the top of the culms throughout summer and autumn. Little water stress was apparent during the winter-early spring period of maximum growth but the drier conditions during the spring of 1980 reduced growth. Spring growth of *Thamnochortus punctatus* was also reduced during this period.

In summary, in the Pella fynbos, restioid clumps with few culms grow in late spring with maximum growth at 17-18°C; clumps with many culms, during spring with maximum growth at 15°C; clumps with dense culms, during winter-early spring with maximum growth at 12-13°C (figure 5). The species of Restionaceae and Cyperaceae in Dark Island heathland all possess very few culms/leaves per clump and grow from late spring into summer. The "grass-tree", *Xanthorrhoea australis*, with many densely-packed leaves per plant, grows during winter and spring.

The amount of rainfall during the periods of active vegetative growth of the shallow-rooted restioids appears to influence the magnitude of culm-elongation but not the seasonal rhythm which appears to be temperature-controlled.

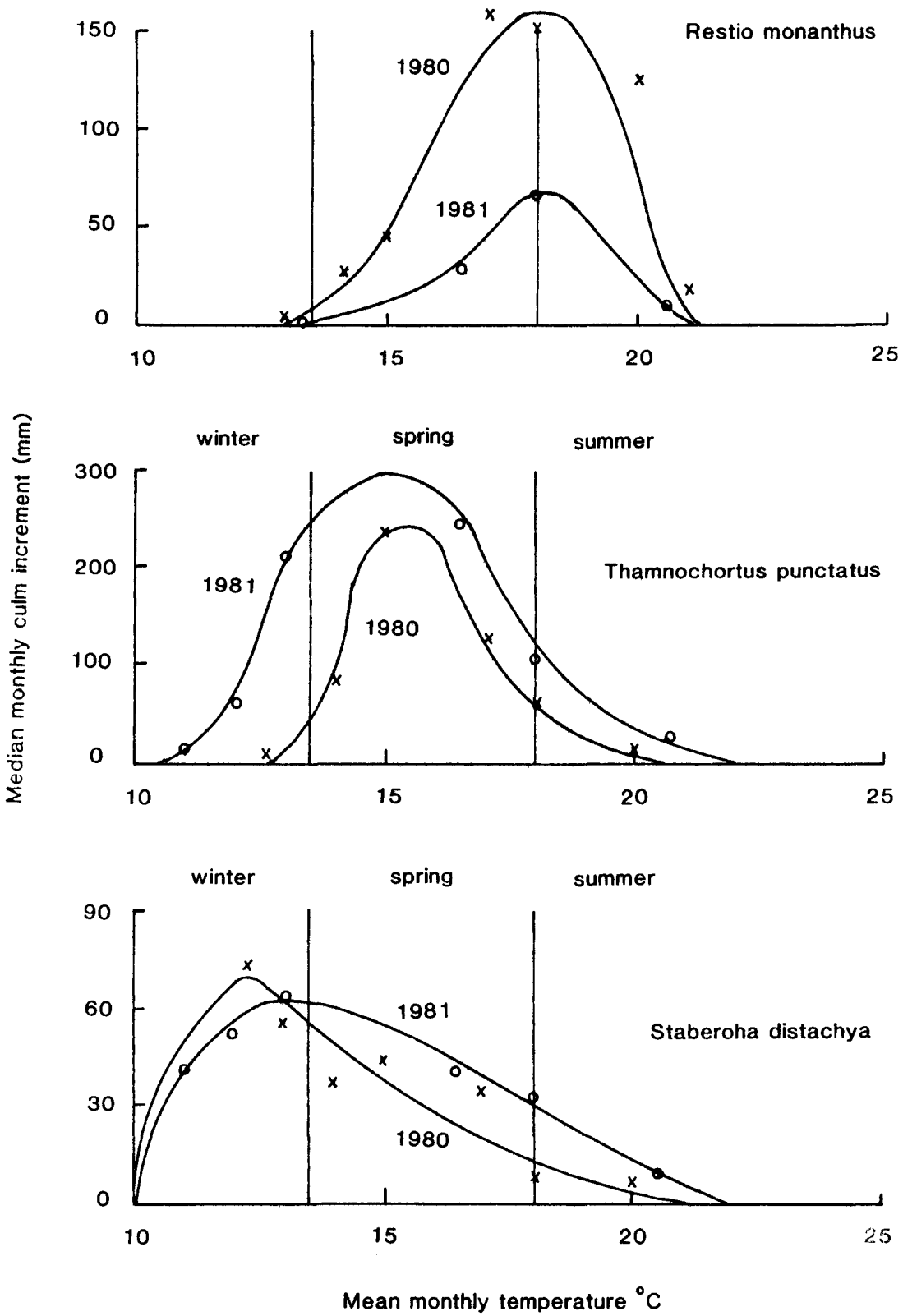


Figure 5.- Monthly elongation of culms of *Restio monanthus, Staberoha distachya* and *Thamnochortus punctatus* in coastal fynbos at Pella, South Africa, plotted against mean monthly air temperature.

3. TEMPERATURE AT GROWTH MERISTEMS

Introduction

YATES (1981) observed that broad-leaved plants, characteristic of the upper stratum of subtropical heathlands, have a high short-wave reflectivity of 0.20, whereas narrow-leaved species, characteristic of the mid stratum, may show reflectivity as low as 0.14. Erect graminoid species, common in the low sclerophyllous ground stratum, show a reflectivity of 0.15. Heathland plants in the mid and ground strata appear to "trap" some 5-6 percent more short-wave energy than the broad-leaved overstorey species. This observation suggests that the micro-environment of the growing apices of foliage shoots in the understorey may be at temperatures above ambient air temperatures. The importance of the structure of foliage shoots in trapping this radiant energy, and its possible relationship to the development of shoot and floral apices, are explored below.

Materials

(1) *Foliage shoots of dicotyledonous species* - a range of species was selected to cover the variation in both size of leaf and the number of leaves per unit length of foliage shoot, observed in heathlands (see figure 1). Mature shoots 15 cm long were cut from representative species and immediately placed in a phial of water to ensure continuation of transpiration.

(2) *Clumps of rush-like culms* of monocotyledonous species were simulated by arranging bundles of freshly-cut culms 30 cm tall, packed vertically in a dish of water. The density of the clump was changed by packing 6, 18, 36, 60, and 90 culms within the same basal diameter of 2.7 cm.

Methods

(1) *Thermocouple* - a thermocouple of approximately 0.5 mm length was prepared by soldering the ends of 38 Standard Wire Gauge copper and constantan wires together and then stretching the wires horizontally between two supports. From 5 mm on either side of the thermocouple, the wires were painted white to reduce absorption of radiation when they were exposed to a photoflood lamp (Osram, 500 W) in a draught free room. The use of a paint would also have the effect of increasing emissivity over that of bare wires.

Most of the measurements were performed in still air (a typical situation in the field on sunny days). Experiments with wind speeds of 1-2 m/s^{-1} rapidly disrupted the boundary layer around the stem (SPECHT & YATES, 1990).

(2) *Illumination* - incident short-wave radiation flux density of 658 W m^{-2} was achieved from a photo flood lamp held at 40 cm from the shoots, at a constant angle of 0 and 70° above the horizontal. A value of 1,000 W m^{-2} is approximately equivalent to midday irradiance recorded at Sydney, New South Wales, latitude 34°S, during October to January (spring into summer).

(3) *Temperature increments at stem-air interface of dicotyledonous foliage shoots* - a sample shoot was carefully positioned behind the thermocouple wire with the thermocouple junction in close contact with an internode section of the stem, which was still fully exposed to the direct rays of the lamp.

After several minutes of equilibration in darkness, the lamp was switched on and the increase in temperature of the thermocouple junction was recorded at 0.5 minute intervals. The temperature of the stem-air interface reached a fluctuating equilibrium within 2-3 minutes which was recorded for another 5-6 minutes before the lamp was switched off. Fluctuations in temperature were apparently caused by vertical air movement associated with free convection-upward air movement being recorded as 0.1 m/s^{-1}. After switching off the lamp, shoot temperature was followed to ensure that it fell to ambient air temperature.

The increase in temperature (approximately 1.7°C) of the thermocouple when exposed to the lamp in the absence of a foliage shoot was deducted from all measurements. It was considered that the presence of a shoot had negligible effect on the process of energy loss by the thermocouple.

(4) *Temperature increments within monocotyledonous clumps* were measured above and within bundles of culms 30 cm tall, at varying densities of packing, by moving the thermocouple wire downwards in the centre of the bundle. The techniques to measure any increase in temperature are described above for the measurement of stem-air temperatures of dicotyledonous foliage shoots.

Results

(1) *Temperature increments at stem-air interface of dicotyledonous foliage shoots* - When dicotyledonous foliage shoots are illuminated in still air with a lamp at 40 cm (658 W m^{-2}), either at right angles to the shoot or at an angle of 70°

to the horizontal, the temperature at the stem-air interface equilibrates at several degrees above ambient air temperature (SPECHT & YATES, 1990).

The temperature increment in the boundary layer of the stem-air interface is dependent on the radiant energy intercepted by the foliage shoot, in a 15 mm radius from the stem. This is determined by the density of packing of the leaves in the leaf-air volume of the shoot, plus the diameter of the stem itself. The temperature increment (T°C) at the surface of the stem (figure 6) is related to the profile area (A cm^2) of silhouettes of the central 25 cm section of leafy shoots, 20 mm long, at right angles to the incident radiation.

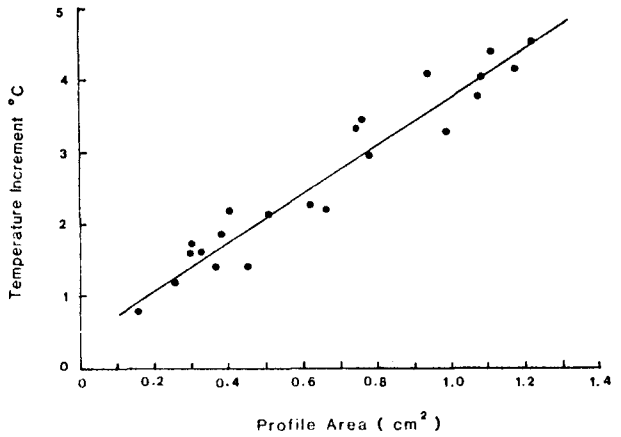


Figure 6.- Increment in temperature within the stem-air boundary layer surrounding leafy stems of dicotyledonous species when exposed to solar radiation on calm days. The temperature increment (T°C) at the surface of the stem is related to the profile area (A cm^2) of silhouettes of the central 25 mm section of leafy shoots, 20 mm long, normal to the incident radiation.
$T = 3.4\ A + 0.38$ $(n = 23, r^2 = 0.90)$

(2) *Temperature increments within monocotyledonous clumps* - In still air in the laboratory, rush-like monocotyledonous plants of the ground stratum of heathlands experience a marked temperature increment in that portion of the culm where floral buds are buried (figure 7a); the magnitude of the temperature increment depends on the density of packing of the culms in the bundle (figure 7b).

Wind disrupts the boundary layers around the culms, thus reducing the temperature increment to a value only a little above ambient air temperature (SPECHT & YATES, 1990).

Discussion

In heathlands, which are characteristic of the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa, short-wave reflectivity (0.20) of the broad-leaved upper stratum (with relatively long internodes) is much higher than the reflectivity (0.14) of the narrow-leaved, densely-packed dicotyledonous mid and ground stratum (YATES, 1981).

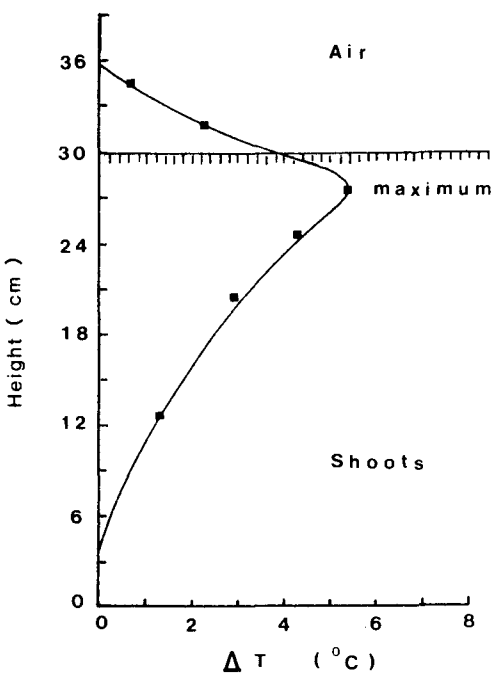


Figure 7a.- Profile of temperature increments recorded above and within a dense clump of 90 culms of a rush-like sedge (30 cm tall, basal diameter 2.7 cm, crown diameter 9.0 cm) when exposed to radiation of 658 W m^{-2} in still air, at an elevation of 70° above the horizontal.

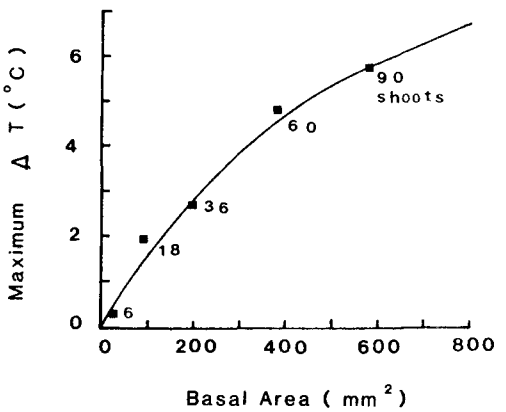


Figure 7b.- Temperature increments recorded at the maximum position (figure 7a) within the clumps of 90, 60, 36, 18 and 6 culms (30 cm tall) of a rush-like sedge when exposed to radiation of 658 W m^{-2} in still air, at an elevation of 70° above the horizontal.

The foliage shoots of the dicotyledonous mid and ground strata possess small (leptophyll), closely-packed, narrow leaves which absorb more solar energy than the larger (nanophyll-microphyll), loosely-packed, broad leaves of the upper stratum. In still air, the temperature of the boundary layer of the stem-air interface rises several degrees Celsius above ambient air temperature, the magnitude of the increment being related firstly to the intensity of incident radiation, secondly to the volume of the leaves packed into the foliage shoot (figure 6, SPECHT & YATES, 1990). The increase in temperature in the stem-air boundary layer influences the temperature of terminal and axillary shoot apices located on the foliage shoot.

Rush-like monocotyledonous plants of the ground stratum of heathlands "trap" incident solar energy, the magnitude of the temperature increment depending on the density of packing of the culms in the clump. In the field, little disruption of the boundary layers around the culms occurs in the calm conditions near the ground; the upper part of the culms would experience a rise in temperature of several degrees Celsius above ambient air temperature whenever it receives solar radiation (figure 7). If the clump contains few culms, the daily cycle of temperatures of the vegetative meristems (shoot apices and intercalary meristems) at the base of the clump, and of the floral meristems (near the summit of the culm), is at or near mean ambient air temperature. As the density of the culms in the clump increases, the temperatures around floral meristems may increase several degrees above ambient air temperature (figure 7b).

Little or no increase in air temperature may be expected in the shaded base of the clump of culms (figure 7a), where short-wave radiation rarely penetrates. However, as the temperature of the culms at the top of the clump increases (figure 7 a and b), long-wave radiation is emitted, both upwards into the air above, and downwards into the base of the clump, where some 5-6 percent of the incident short-wave radiation is "trapped" as heat in a dense graminoid-heathland (YATES, 1981). This heat energy will increase the temperature of the shoot apices, located on the rhizomes, bulbs or tubers, also of the intercalary meristems at the base of the clump of culms/leaves.

4. CONCLUSIONS

Three distinct strata may be distinguished in the heathlands, which grow on nutrient-poor soils in the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa:

Upper stratum: deep-rooted nanophanerophytes (up to 2 m tall) and emergent shrubs, with evergreen, broad sclerophyllous leaves (usually petiolated), with internode lengths of 2-5 mm (up to 20 mm in the emergent shrubs), which have a temperature growth-response curve activated at about 17°C (mean air temperature), reaching a peak at about 21°C in summer.

Mid stratum: relatively shallow-rooted nanophanerophytes (0.5-1.5 m tall) with evergreen, narrow, semi-sclerophyllous leaves, closely-packed (internode length less than 1 mm), with seasonal shoot growth activated at about 14°C with maximum growth at about 17°C in spring.

Ground stratum: shallow-rooted chamaephytes (dicotyledons) and "evergreen hemicryptophytes" (monocotyledons), with evergreen, narrow, sclerophyllous leaves. Shoot growth in the chamaephytes (with densely-packed leaves) tends to be activated at mean temperatures as low as 10°C, with a peak at 13°C in early spring. Seasonal growth of the culms/leaves of the "evergreen hemicryptophytes" depends on the number of culms/leaves in each clump - densely-packed clumps grow in late winter to early spring; clumps with medium packing produce new shoots during spring; while clumps with few culms/leaves grow in late spring into summer.

In most of the understorey species, flowering tends to occur towards the end of the period of active shoot growth (SPECHT & RAYSON, 1957; KRUGER, 1981; SPECHT *et al.*, 1981). Flowering tends to be delayed for some months (until autumn) in overstorey species which produce new foliage shoots during late spring, through summer, the period of mediterranean drought.

It has been demonstrated under controlled conditions in the laboratory that:

(1) the temperature increment experienced by terminal and axillary shoot apices on foliage shoots of dicotyledonous plants on calm, sunny days is directly proportional to the density of packing of leaves on the foliage shoot (figure 6).

(2) the temperature increment experienced in clumps of rush-like monocotyledons (affecting shoot apices on rhizomes, *etc.*; intercalary growth at the base of the culms; and floral apices near the apex of the culms) is proportional to the density of packing of the culms in the clump (figure 7).

It would appear from long-term meteorological records in southern Australia that, throughout the year, more than 10 percent of the days are calm, with little wind to disturb the boundary layer of the overstorey plants. On windy days,

thermal energy will dissipate rapidly from the stem-air boundary layer of foliage shoots in the overstorey; in the relatively still air near the ground, thermal energy transfer from the stem-air boundary layer of foliage shoots of understorey plants will be reduced considerably. Under these conditions, terminal and axillary buds of dicotyledonous plants and growth meristems in monocotyledonous, rush-like clumps may experience temperatures *many* degrees above that of the general atmosphere. Depending on the temperature increment, which results at the meristems, the plant will produce new foliage shoots in late winter, spring, late spring, or summer. Only deep-rooted plants, capable of exploiting water stored deep in the soil, can produce new foliage shoots during the dry summer conditions of the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa.

5. REFERENCES

GEORGE A. S., HOPKINS A. J. M. & MARCHANT N. G., 1979. - The heathlands of Western Australia. In: *Ecosystems of the world.* Vol. 9A. *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 211-230.

KRUGER F. J., 1979. - South African heathlands. In: *Ecosystems of the world.* Vol. 9A. *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 19-80.

KRUGER F. J., 1981. - Seasonal growth and flowering rhythms: South African heathlands. In: *Ecosystems of the world.* Vol. 9B. *Heathlands and related shrublands. Analytical studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 1-4.

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

SOMMERVILLE J. E. M., 1983. - *Aspects of coastal fynbos phenology.* M. Sc. Thesis, University of Cape Town.

SPECHT R. L., 1979a. - Heathlands and related shrublands of the world. In: *Ecosystems of the world..* Vol. 9A. *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 1-18.

SPECHT R. L., 1979b. The sclerophyllous (heath) vegetation of Australia: The eastern and central States. In: *Ecosystems of the world.* Vol. 9A. *Heathlands and related shrublands. Descriptive studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 125-210.

SPECHT R. L., 1984. - The mediterranean climate of Australia and its impact on the structure and distribution of vegetation. Bull. Soc. Bot. Fr., 131, 225-234.

SPECHT R. L. & MOLL E. J., 1983. - Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. In: *Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients.* KRUGER F. J., MITCHELL D. T. & JARVIS J. U. M. (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 41-65.

SPECHT R. L. & RAYSON P., 1957. - Dark Island heath (Ninety-Mile Plain, South Australia). I. Definition of the ecosystem. *Aust. J. Bot.*, 5, 52-85.

SPECHT R. L. & SPECHT A., 1989. - Canopy structure in *Eucalyptus*-dominated communities in Australia along climatic gradients. *Acta Oecologia, Oecol. Plant.*, 10, 191-213.

SPECHT R. L. & YATES D. J., 1990. Climatic control of structure and phenology of foliage shoots in dicotyledonous overstorey and understorey strata of subtropical plant communities in southeast Queensland. *Acta Oecologia*, 11, 215-233.

SPECHT R. L., RAYSON P. & JACKMAN M. E., 1958. - Dark Island heath (Ninety-Mile Plain, South Australia). VI. Pyric succession: changes in composition, coverage, dry weight and mineral nutrient status. *Aust. J. Bot.*, 6, 59-88.

SPECHT R. L., ROGERS R. W. & HOPKINS A. J. M., 1981. - Seasonal growth and flowering rhythms: Australian heathlands. In: *Ecosystems of the world..* Vol. 9B. *Heathlands and related shrublands. Analytical studies.* SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 5-13.

SPECHT R. L., MOLL E. J., PRESSINGER F. &

SOMMERVILLE J., 1983. - Moisture regime and nutrient control of seasonal growth in mediterranean ecosystems. In: *Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients*. KRUGER F. J., MITCHELL D. T. & JARVIS J. U. M. (Eds.). Springer-Verlag, Berlin, 120-132.

SPECHT R. L. *et al.*, 1988. - Natural vegetation - ecomorphological characters. In: *Mediterranean-type ecosystems. A data source book*. SPECHT R. L. (Ed.). Kluwer Academic Publ., Dordrecht, 13-61.

YATES D. J., 1981. - Optical properties of heathlands. In: *Ecosystems of the world.*. Vol. 9B. *Heathlands and related shrublands. Analytical studies*. SPECHT R. L. (Ed.). Elsevier, Amsterdam, 91-97.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 209-221

Chênes caducifoliés en région méditerranéenne : relations cerne-climat

Lucien TESSIER*, Françoise SERRE-BACHET*

RESUME

Les fonctions de réponse aux précipitations et aux températures de l'épaisseur des cernes de croissance sont comparées sur plusieurs populations du genre *Quercus* étudiées par des auteurs divers au nord au sud de la Méditerranée occidentale. La comparaison concerne plus spécialement les espèces *afares, canariensis, pubescens et robur*, représentées au total par 67 populations distinctes. Ces populations ont été échantillonnées sur des secteurs plus ou moins représentatifs de l'extension géographique de l'espèce étudiée, elles correspondent par ailleurs à des biotopes variés. Le total mensuel des précipitations d'octobre à septembre et la moyenne mensuelle des températures minimales et maximales des mêmes mois ont dans chaque cas été utilisés dans la recherche des relations cerne-climat.

La réponse moyenne à chacun de ces paramètres climatiques peut être considérée comme propre à l'espèce dès lors que, pour le plus grand nombre de populations de cette espèce, la réponse est commune et de même sens et que les populations sont représentatives de l'aire d'extension de l'espèce, au moins sur un substrat donné. L'analyse comparée de toutes les fonctions de réponse souligne la réponse commune directe de toutes les populations, et donc du genre *Quercus*, aux précipitations estivales couplée à une réponse inverse aux températures, surtout minimales, de la même période. Les variations de détail entre espèces tiennent presque exclusivement aux caractéristiques des biotopes des populations analysées.

MOTS-CLES : dendroécologie, dendroclimatologie, région méditerranéenne, *Quercus*

SUMMARY

Comparisons are made between ring-width response functions relating to precipitation and temperature in several *Quercus* populations situated to the north and to the south of the western mediterranean region and previously investigated by several authors. This study concerns in particular *Quercus afares, Q. canariensis, Q. pubescens* and *Q. robur*, for which 67 populations involving various habitats have been sampled in areas that are more or less representative of the geographical distribution of the species studied. For each population, the monthly sum of october to september precipitation and the monthly mean of minimal and maximal temperatures for these same months have been used in the analysis of ring-width/climate relationships.

For each climatic parameter, the mean response may be considered as characteristic of the species when the greatest number of populations respond in the same manner, either negatively or positively, to this climatic parameter. Moreover these populations must be representative of the distribution area of the species, at least on a given substratum. Analysis and comparison of all the response functions make clear the common direct response of all the populations, and hence of the *Quercus* genus as a whole, to the summer precipitation and the inverse response to the temperatures, especially minimales ones, for the same period. Variations from one species to another are mostly due to the characteristics of the habitats of the analysed populations.

KEY WORDS : dendroecology, dendroclimatology, mediterranean area, *Quercus*

* Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie
UA CNRS D1152, Faculté des Sciences, St Jérôme,
13397 MARSEILLE Cedex 13.

INTRODUCTION

La série des cernes du bois des arbres des régions tempérées est un enregistrement de l'ensemble des fluctuations des facteurs extrinsèques et intrinsèques qui modulent la croissance de l'espèce en général et la croissance en diamètre en particulier. Une analyse *a posteriori* des relations entre les séquences de cernes et les séquences synchrones des paramètres représentatifs du climat permet de caractériser les populations d'arbres dans leur biotope. Une **fonction de réponse** de l'arbre au climat (FRITTS, 1976) est ainsi établie.

L'ensemble des études menées autour de ce concept de fonction de réponse (FRITTS, 1976 ; GUIOT, 1981 ; GUIOT *et al.*, 1982 ; FRITTS et SWETNAM, 1986 ; TESSIER, 1989 ; SERRE-BACHET et TESSIER, 1990) constitue un des axes majeurs de la **dendroécologie**. En région méditerranéenne, des recherches dendroécologiques sont engagées depuis de nombreuses années (SERRE, 1973). Elles concernent, entre autres, la plupart des espèces caducifoliées du genre *Quercus* : *Quercus robur* (L), *Q. pubescens* (Willd), *Q. canariensis* (Willd), *Q. afares* (Pomel), *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl.), *Q. pyrenaica* (Willd.). Nous avons choisi de faire le point sur l'ensemble de ces études sur le chêne, qui pour la plupart ont fait l'objet de thèses jugées par Mr. le Professeur Quézel, dans le but de voir dans quelle mesure la fonction de réponse caractérise l'espèce, voire le genre.

MATERIEL et METHODES

Les résultats rassemblés (tableau 1) proviennent, pour une part, de l'ensemble des études dendroécologiques menées dans le cadre de l'I.M.E.P. (ALOUI, 1982 ; ALOUI et SERRE-BACHET, 1987 ; SERRE-BACHET, 1982 ; TESSIER *et al.*, 1982, TESSIER, 1984 ; RAOUANNE, 1985 ; MESSAOUDENE, 1989.), pour une autre part, de deux études effectuées en Italie, l'une à Vitterbo (ROMAGNOLI, 1989) l'autre à Pavie (NOLA, 1992). Ces deux dernières études mettent en oeuvre nos propres méthodes d'échantillonnage puis d'analyse des données quantitatives (GUIOT, 1981 et 1990 ; GUIOT *et al.*, 1982 ; TESSIER, 1984 et 1990 ; SERRE-BACHET et TESSIER,1990). Les populations échantillonnées couvrent un large éventail de variantes climatiques au nord et au sud de la Méditerrannée occidentale. Le tableau 1 et la figure 1 permettent de situer géographiquement et écologiquement les 72 populations étudiées au total. L'échelonnement dans le temps de l'ensemble des études et l'évolution des méthodes de traitement des données ont nécessité, pour rendre ces études comparables, une homogénéisation, au demeurant mineure, de l'expression de leurs résultats quantitatifs.

Dans tous les cas, pour chaque population, 10 à 15 arbres ont été échantillonnés ; ils sont représentés par autant de sections ou un total de 30 à 45 carottes prélevées sur le tronc, à la tarière de Pressler. Après interdatation, les 30 à 45 séries élémentaires correspondantes d'épaisseurs de cernes sont mesurées au 1/100 de mm. La série moyenne des mesures de l'épaisseur des cernes de toutes les séries élémentaires représente la population.

Les premières études réalisées (ALOUI, 1982) utilisent une transformation des séries d'épaisseurs en indices. Chaque indice est le rapport de l'épaisseur mesurée à la valeur correspondante de la courbe théorique la mieux ajustée à la série mesurée (FRITTS, 1976). Une correction est ensuite effectuée afin d'éliminer les effets de la persistance (GUIOT, 1981). Les études les plus récentes (TESSIER, 1984 et 1986 ; RAOUANNE, 1985 ; MESSAOUDENE, 1989 ; NOLA, 1992 ; ROMAGNOLI, 1990) mettent en oeuvre une modélisation de la croissance faisant appel aux processus ARMA (Auto Regressive Moving Average) (GUIOT *et al.*, 1982 ; GUIOT, 1990). A chaque épaisseur est substitué un résidu qui ne représente que la partie aléatoire de la variation du cerne annuel. Une analyse comparée de la valeur relative des indices et des résidus vis à vis de la réponse aux facteurs climatiques (GADBIN, 1992) montre que ces valeurs fournissent des résultats tout à fait semblables.

Chacune des populations, c'est-à-dire chacune des séries moyennes d'indices ou de résidus, donne lieu au calcul d'une fonction de réponse. Dans ce calcul, chaque série est confrontée à deux séries synchrones de paramètres mensuels représentatifs du climat, les précipitations et les températures de la période de 12 mois qui va du mois d'octobre de l'année précédant la formation du cerne au mois de septembre de l'année même de cette formation.

Deux fonctions de réponse sont calculées, correspondant respectivement aux combinaisons Précipitations-Températures minimales (P-Tmin) et Précipitations-Températures maximales (P-Tmax). La fonction de réponse est le résultat de la régression sur un nombre fini d'années, entre l'indice ou le résidu et les 24 paramètres climatiques mensuels ; elle est exprimée par 24 coefficients partiels correspondant aux 24 paramètres climatiques. Ces coefficients, positifs ou négatifs, plus ou moins significatifs, renseignent

Tableau 1

Localisation, altitude et série de végétation correspondante (d'après QUEZEL, 1979) des populations de *Quercus* étudiées

Quercus canariensis

Pays, Site	altitude	Série de végétation
ALGERIE Akfadou03	1150m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou08	1280m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou10	1100m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou11	740m	Méso-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri3	950m	Méso-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri5	780m	Méso-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri6	740m	Méso-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri7	920m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri8	1000m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri9	1400m	Supra-méditerranéen
MAROC M-A (Ben-Smine)	1600m	Supra-méditerranéen
MAROC M-A (Jaabaa)	1500m	Supra méditerranéen
MAROC M-A (Toumliline)	1600m	Supra-méditerranéen
MAROC Rif (Bouhachem)	1100m	Méso-méditerranéen
MAROC Rif (Jbel Alam)	750m	Thermo-méditerranéen
MAROC Rif (Jbel Khizana1)	1200m	Méso-méditerranéen
MAROC Rif (Jbel Outka)	1100m	Méso-méditerranéen
MAROC Rif (Perdicaris)	150m	Thermo-méditerranéen
TUNISIE Ain zana	950m	Supra-méditerranéen
TUNISIE Dar fatma	850m	Supra-méditerranéen
TUNISIE El Mrij	725m	Méso-méditerranéen
TUNISIE Oued dalma	350m	Thermo-méditerranéen
TUNISIE Tabarka1	250m	Thermo-méditerranéen

Quercus afares

ALGERIE Akfadou01	1150m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou02	1150m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou04	1160m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou05	1020m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou06	1350m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou07	1280m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Akfadou09	1060m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Beni Ghobri1	1110m	Supra-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri2	950m	Méso-méditerranéen
ALGERIE Beni-Ghobri4	780m	Méso-méditerranéen

Quercus pubescens

FRANCE Bourdeaux1	680m	Collinéen
FRANCE Buis les Baronnies1	370m	Eu-méditerranéen
FRANCE Buis les Baronnies2	390m	Eu-méditerranéen

Quercus pubescens

Pays, Site	altitude	Série de végétation
FRANCE Etoile1	700m	Eu-méditerranéen
FRANCE Etoile2	550m	Supra-méditerranéen
FRANCE Gardiole de Rians1	500m	Eu-méditerranéen
FRANCE Gardiole de Rians2	550m	Supra-méditerranéen
FRANCE La Valbonne1	100m	Eu-méditerranéen
FRANCE Luberon1	1000m	Supra-méditerranéen
FRANCE Luberon2	700m	Supra-méditerranéen
FRANCE Luberon3	850m	Supra-méditerranéen
FRANCE St Maurice1	730m	Supra-méditerranéen
FRANCE St Maurice2	860m	Supraméditerranéen
FRANCE St Maurice3	920m	Montagnard
FRANCE Ste Baume1	700m	Supra-méditerranéen
FRANCE Ste Baume2	950m	Supra-méditerranéen
FRANCE Ventoux1	1250m	Supra-méditerranéen

Quercus robur

ITALIE Monza1	100m	Collinéen
ITALIE Pavia1	65m	Collinéen
ITALIE Pavia2	75m	Collinéen
ITALIE Pavia3	77m	Collinéen
ITALIE Pavia4	76m	Collinéen
ITALIE Pavia5	76m	Collinéen
ITALIE Pavia6	76m	Collinéen
ITALIE Pavia7	67m	Collinéen
ITALIE Pavia8	76m	Collinéen
ITALIE Pavia9	72m	Collinéen
ITALIE Pavia10	70m	Collinéen
ITALIE Pavia11	70m	Collinéen
ITALIE Milano1	100m	Collinéen
ITALIE Milano2	100m	Collinéen
ITALIE Milano3	100m	Collinéen
ITALIE Milano4	100m	Collinéen
ITALIE Milano5	100m	Collinéen
ITALIE Milano6	100m	Collinéen

Quercus petraea (1), cerris (2), pyrenaica (3)

ITALIE Monza2 (1)	100m	Collinéen
FRANCE Valbonne (1)	100m	Eu-méditerranéen
ITALIE Paola17 (2)	100m	Collinéen
ITALIE Monte Romano (2)	65m	Collinéen
MAROC Rif (Khizana2) (3)	100m	Collinéen

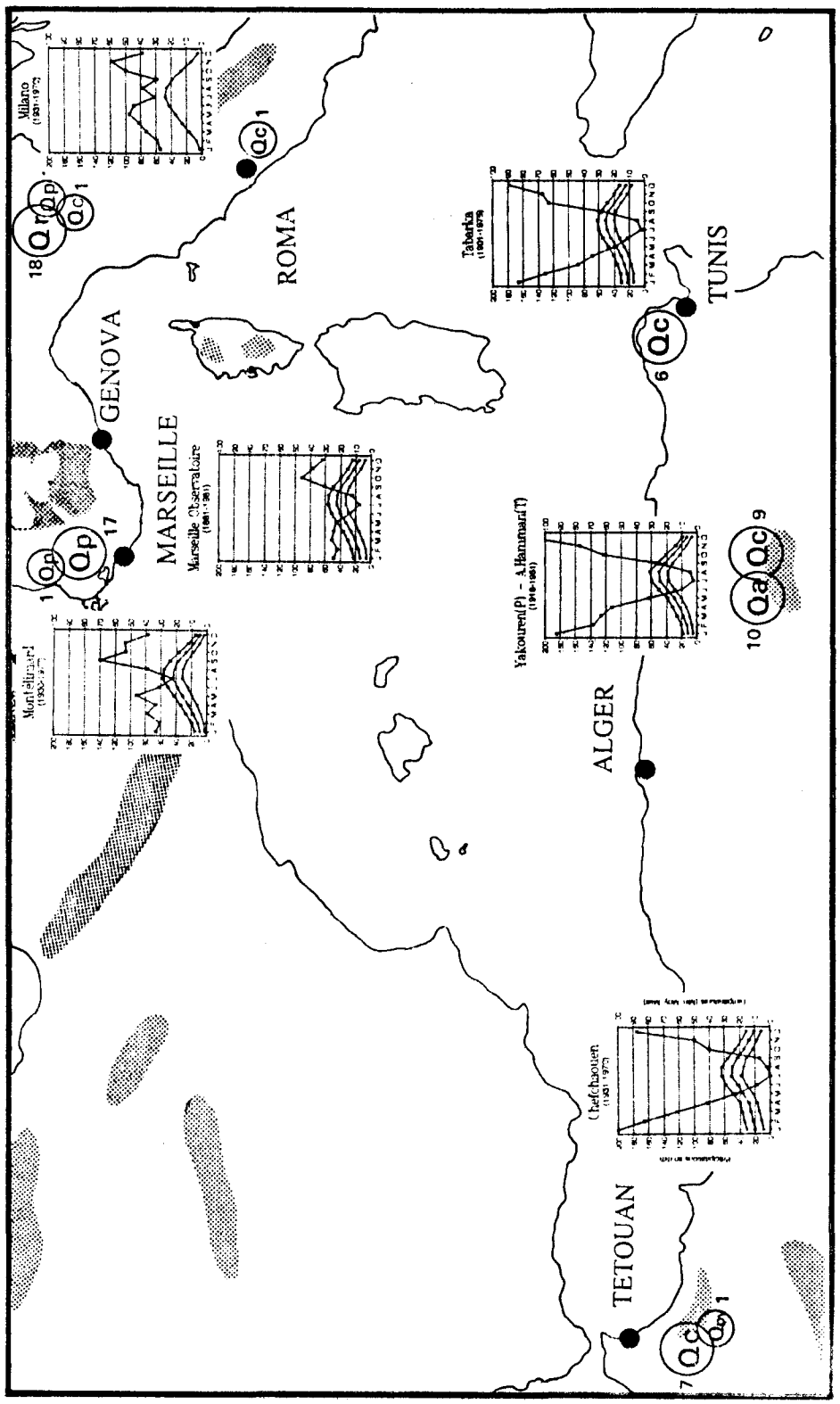


Figure 1.- Localisation des populations de *Quercus* étudiées, (grands cercles : populations retenues dans l'analyse comparée des fonctions de réponse, Qa = *Q. afares*, Qc = *Quercus canariensis*, Qp = *Q. pubescens*, Qr = *Q. robur*), Qp = *Q. petraea*, Qc = *Q. cerris*, Qpy = *Q. pyrenaica*. Diagrammes ombrothermiques du ou des postes météorologiques les plus représentatifs de chaque zone d'échantillonnage.

sur le sens et l'intensité de la relation entre la croissance radiale et les paramètres mensuels du climat introduits dans la régression.

Les résultats de la fonction de réponse sont ensuite exprimés sous forme codée (TESSIER, 1984) : sont successivement codés 1, 2, ou 3, les coefficients de la régression dont la signification est égale ou supérieure à 90, 95 ou 99%. Le signe plus exprime une relation directe, le signe moins une relation inverse. Les coefficients significatifs à un seuil inférieur à 90% sont codés 0. Les premières études (ALOUI, 1982 ; TESSIER, 1984 ; RAOUANNE, 1985) font appel au test de Student pour établir le degré de signification des coefficients de régression partiels. Les études plus récentes (MESSAOUDENE, 1990 ; ROMAGNOLI, 1990 ; NOLA, 1992) mettent en oeuvre la méthode «Boot-strap» dans laquelle le calcul de la régression se fait sur des années tirées au sort, une cinquantaine de tirages au sort étant effectués. La signification de chaque coefficient de régression est alors fournie par un écart type estimé à partir des résultats des 50 tirages (GUIOT, 1990) ; à 1, 2, 3 et 4 écarts types correspondent les codes 1, 2, 3 et 4. Dans ce travail, les codages 4 ont été ramenés à 3 afin d'harmoniser les résultats obtenus par les deux méthodes.

L'analyse comparée des résultats obtenus pour l'ensemble des populations étudiées porte au total sur deux groupes de 72 fonctions de réponses établies sur les deux couples P-Tmin et P-Tmax. Des fonctions de réponse moyennes, pour l'espèce puis le genre, sont calculées par cumulation des codes attribués à chaque paramètre mensuel, la somme étant ensuite rapportée au nombre de populations impliquées dans la sommation. Pour chaque espèce et pour le genre les relations moyennes cerne-climat sont établies, d'une part en traitant séparément les relations directes et inverses, d'autre part en calculant la somme algébrique des relations directes (D) et inverses (I). Dans ce dernier cas, la signification de la relation est appréciée en deux étapes : sélection d'une valeur moyenne significativement différente de 0 au seuil 95%, puis rejet des valeurs pour lesquelles $I < 2D$ ou $D < 2I$.

RESULTATS

Les résultats obtenus avec chacun des couples P-Tmax et P-Tmin sont successivement analysés au niveau de chacune des espèces, *Q. canariensis, Q. afares, Q. pubescens, Q. robur*, puis au niveau de l'ensemble des espèces étudiées. Les espèces *Q. petraea, Q. cerris, Q. pyrenaica*, représentées par une ou deux populations seulement ont été écartées de l'analyse qui porte donc sur 67 populations (tableau 1).

La relation cerne-climat au niveau de l'espèce (figures 2 et 3)

Quercus canariensis

Les relations les plus nettes apparaissent en période estivale ; elles concernent les précipitations de mai-juin-juillet-août (relations directes) et plus accessoirement, les températures de mai-juin-juillet (relations inverses). Les relations directes avec les précipitations apparaissent plus nettement lorsqu'elles sont couplées aux températures maximales que lorsqu'elles sont couplées aux minimales. Corrélativement, les relations inverses avec les températures apparaissent plus nettement dans le couple P-Tmin.

Quelques autres paramètres mensuels du climat interviennent modérément : précipitations de décembre-janvier-février, températures maximales de janvier et avril ou minimales de février. Le rôle des précipitations est surtout mis en évidence dans la combinaison P-Tmin.

Les précipitations des mois d'octobre-novembre, de mars-avril et les températures maximales ou minimales de novembre-décembre peuvent jouer un rôle non négligeable sur certaines populations, mais elles interviennent, tantôt de façon directe, tantôt de façon inverse. Ce phénomène de compensation entre relations directes et inverses traduit une hétérogénéité des populations représentant l'espèce.

Quercus afares

Comme pour *Q. canariensis*, des relations très significatives (directes avec les précipitations et inverses avec les températures maximales ou minimales) caractérisent la période estivale, de mai à juillet.

Les précipitations interviennent par ailleurs très significativement, de façon inverse, en octobre-novembre-décembre et en mars-avril, quel que soit le couple P-Tmax ou P-Tmin envisagé.

Outre la période estivale, les températures n'interviennent directement qu'en octobre et au seul niveau des minimales.

Les différentes populations de *Q. afares* répondent de façon homogène aux facteurs climatiques mensuels. On ne constate en effet, pour chaque paramètre mensuel pris isolément et d'une population à l'autre, aucun phénomène de compensation entre relations directes et relations inverses.

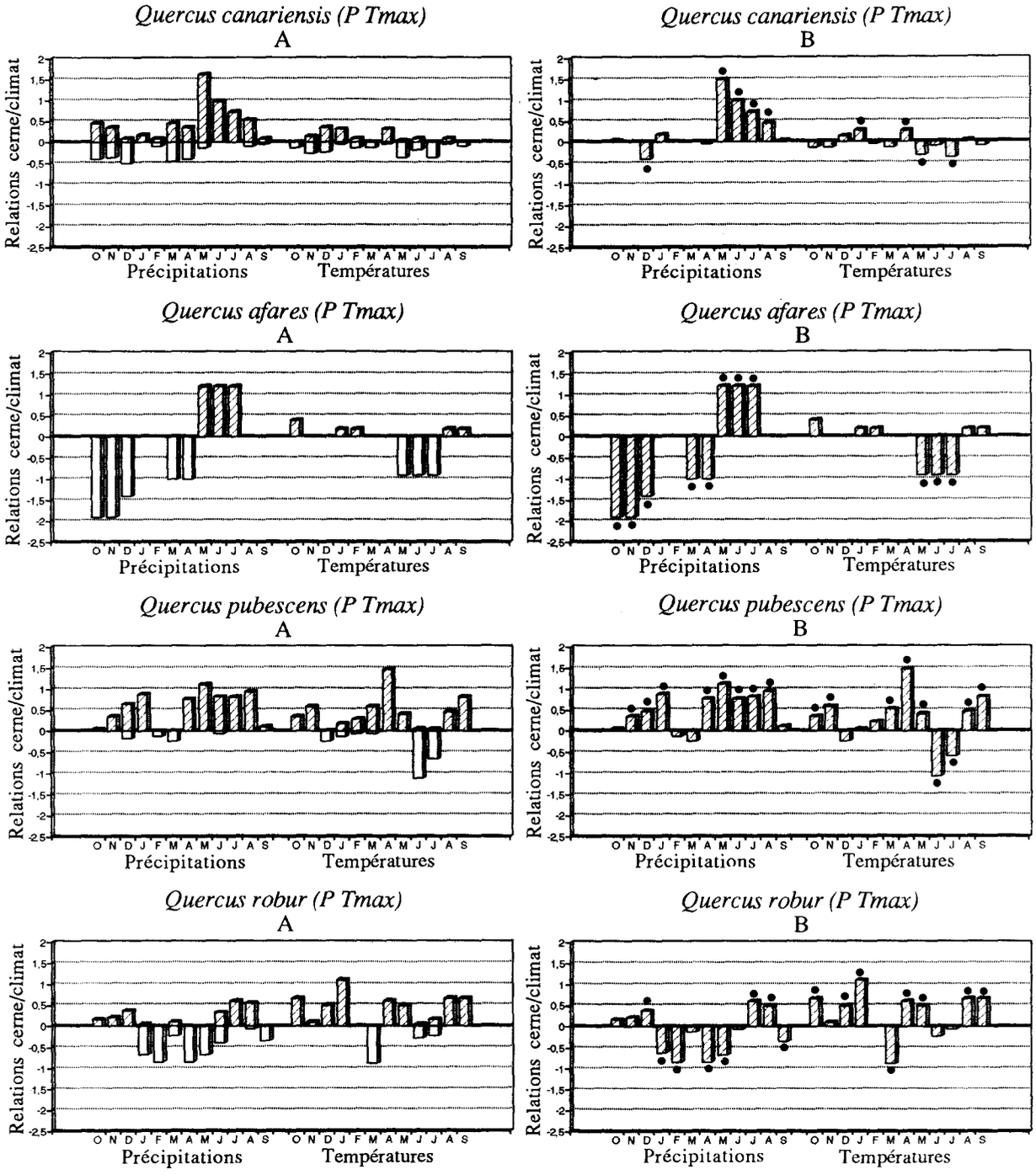


Figure 2.- Relations moyennes cerne-climat, par espèce, établies avec le couple de paramètres P-Tmin. A : Relations directes et inverses. B : Moyenne algébrique de ces mêmes relations. Les relations retenues comme significatives sont marquées d'un point.

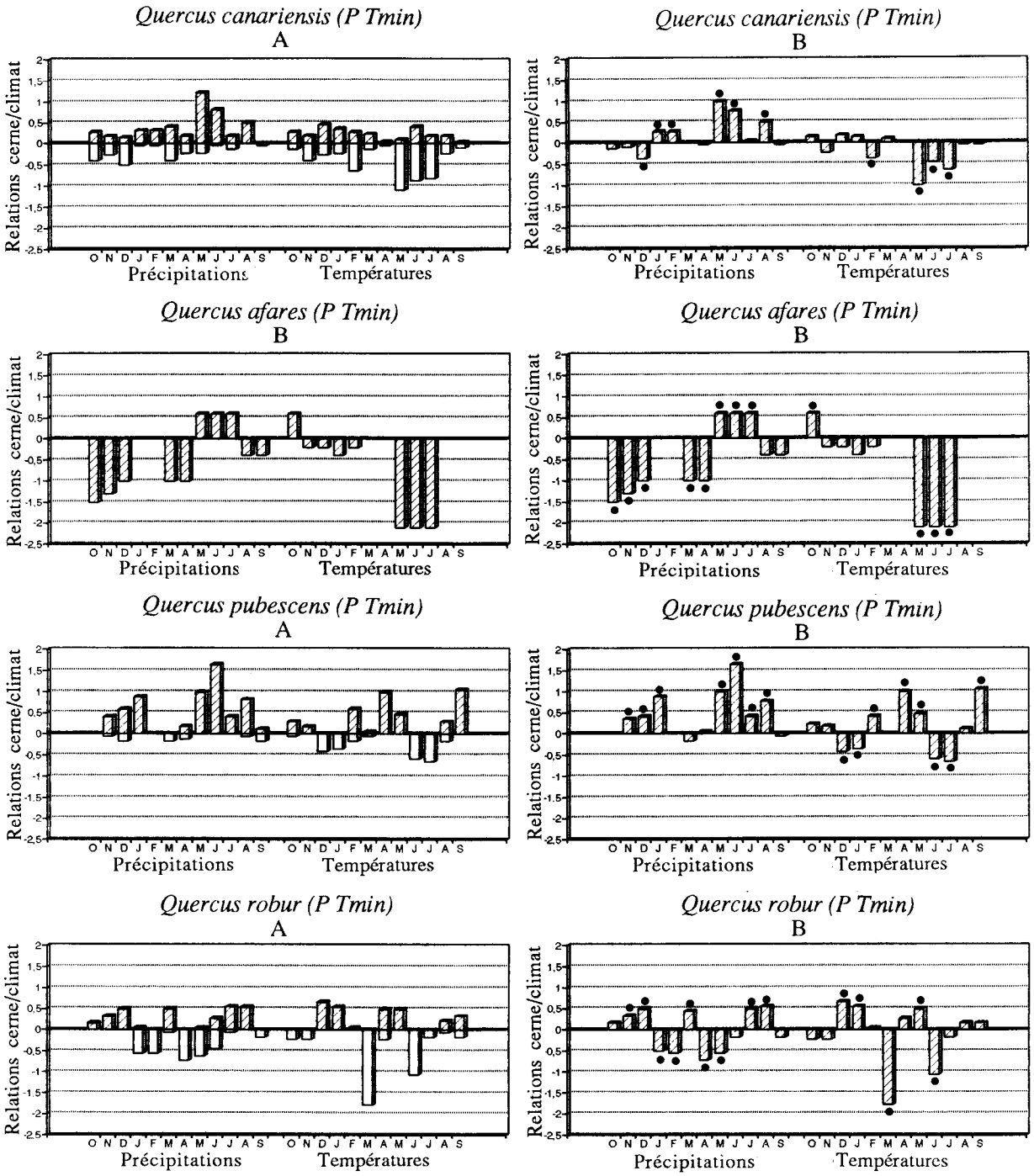


Figure 3.- Relations moyennes cerne-climat par espèce établies avec le couple de paramètres P-Tmax. A : Relations directes et inverses. B : Moyenne algébrique de ces mêmes relations. Les relations retenues comme significatives sont marquées d'un point.

Quercus pubescens

La relation avec les précipitations est caractérisée par une prédominance nette des relations directes sur deux périodes : novembre-décembre-janvier et avril-mai-juin-juillet-août, avril n'intervenant que dans le couple P-Tmax.

Sur l'ensemble de cette dernière période, les températures minimales comme maximales interviennent d'abord directement (avril-mai) puis inversement (juin-juillet) et à nouveau directement (août-septembre). Le couplage relations directes avec les précipitations et relations inverses avec les températures concerne seulement la période juin-juillet.

Sur la période qui va d'octobre à mars, les températures maximales d'octobre-novembre et de mars sont directement corrélées à la croissance alors que les températures minimales de décembre-janvier le sont de façon inverse, celles de février interviennent directement aussi bien avec T-min qu'avec T-max.

Comme pour *Q. afares* l'absence de compensation entre relations directes et relations inverses pour un même paramètre mensuel et d'une population à l'autre traduit l'homogénéité de réponse de ces populations.

Quercus robur

Les relations avec les précipitations sont peu marquées, mais elles concernent la presque totalité de la période. Elles sont tantôt directes (novembre-décembre, mars, juillet-août), tantôt inverse (janvier-février, avril-mai). Les relations sont plus significatives dans la combinaison P-Tmax.

Aucun couplage estival relations directes avec les précipitations-relations inverses avec les températures n'apparaît.

Les relations avec les températures sont sensiblement différentes lorsque l'on considère les températures maximales ou les températures minimales. Les températures maximales interviennent surtout de façon directe en octobre, décembre-janvier, avril-mai et août-septembre. Elles n'interviennnent de façon inverse qu'en mars. Les températures minimales interviennent directement en décembre-janvier et en mai ; elles interviennnent de façon inverse et très fortement en mars et juin.

Les populations prises en compte ont un comportement homogène vis-à-vis des paramètres climatiques puisqu'aucun phénomène de compensation n'apparaît entre relations directes et relations inverses.

La relation cerne-climat au niveau du genre (figure 4)

La prise en compte de l'ensemble des populations, toutes espèces confondues, fait ressortir l'hétérogénéité plus ou moins grande de la réponse de ces populations. Cette hétérogénéité de comportement est surtout évidente au niveau des précipitations, pour lesquelles la combinaison des relations directes et inverses conduit à des relations globalement non significatives sur la période octobre-avril. En revanche les relations de type direct avec ces mêmes précipitations sur la période mai-août ressortent comme une caractéristique du genre, comme sont également caractéristiques les réponses inverses aux Tmin et Tmax de juin-juillet et les réponses directes aux Tmin et Tmax d'avril et de septembre. Sur les autres mois, une distinction s'établit entre les réponses aux T-max, positives en octobre, janvier, août et les réponses aux T-min négatives en mars et mai.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Chacune des études dendroécologiques effectuées, à ce jour, en région méditerrannéenne, sur les chênes caducifoliés, porte sur une espèce distincte. Les populations représentant cette espèce sur une aire plus ou moins restreinte, se différencient essentiellement par les caractéristiques de leur biotope et ce, en fonction des problématiques de chaque auteur. L'analyse discriminante des différentes fonctions de réponse calculées dans une même étude met souvent effectivement en évidence, l'intervention des facteurs du biotope dans le déterminisme de la relation cerne-climat (SERRE-BACHET et TESSIER, 1990). L'ensemble des études se rapportant à une même espèce ne peut donc prétendre représenter le comportement de l'espèce en général que dans la mesure où l'échantillon représente au mieux l'aire d'extension de cette espèce.

D'une espèce à l'autre, les échantillons considérés ont des caractéristiques très différentes (tableau 1). Ainsi, les populations représentant *Q. robur* (NOLA, 1992), dont l'aire de répartition est très vaste, n'occupent qu'une aire réduite et ne correspondent qu'à des biotopes de plaine et à un unique type de climat régional. L'étude de *Q. pubescens* (TESSIER, 1984) porte sur un ensemble de populations représentant à la fois des biotopes variés et un gradient climatique couvrant l'essentiel des variantes du climat méditer-

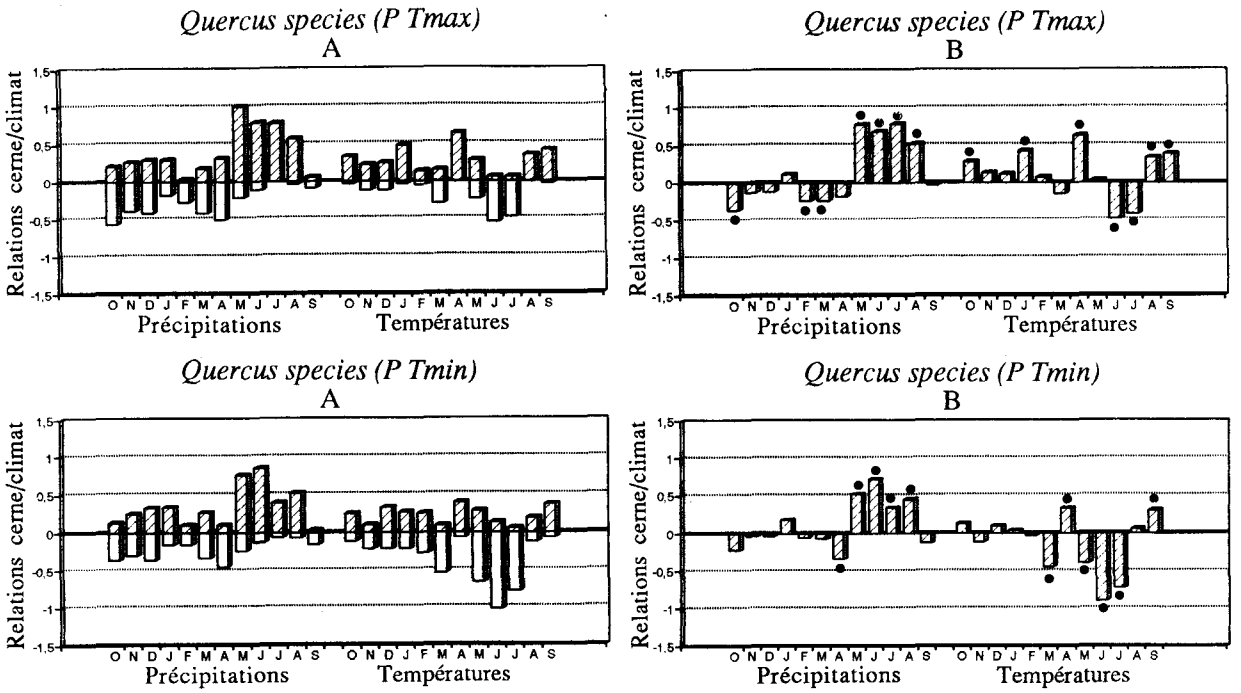


Figure 4 - Relations moyennes cerne-climat pour le genre établies avec les couples de paramètres P-Tmin et P-Tmax. A : Relations directes et inverses. B : Moyenne algébrique de ces mêmes relations. Les relations retenues comme significatives sont marquées d'un point.

ranéen français tout en restant limité à la Provence calcaire. En revanche, les populations de *Q. afares* (MESSAOUDENE, 1989), prises sur une surface relativement restreinte, sont représentatives de presque toute l'aire d'extension de cette endémique. Les populations de *Q. canariensis* enfin (ALOUI, 1982 ; RAOUANNE, 1985 ; MESSAOUDENE, 1989), dispersées sur toute l'étendue du Maghreb, de la Tunisie au Maroc, couvrent elles aussi, mais de façon très lache, presque toute l'aire d'extension de l' espèce.

Ces remarques constituent autant de facteurs restrictifs quant à la pertinence des conclusions que l'on peut attendre d'une synthèse des différentes études réalisées sur le chêne. Les constantes qui se dégagent d'une telle synthèse, tant au niveau de l'espèce qu'à celui de l'ensemble des populations considérées doivent donc être appréciées en fonction de ces restrictions. Ces constantes peuvent être appréhendées sur la figure 5, récapitulation des figures 2B, 3B et 4B où seules figurent les relations retenues comme significatives selon les deux critères présentés dans la méthodologie.

Les deux espèces les mieux représentées (*Q. canariensis* et *Q. afares*) sont essentiellement caractérisées par leur comportement estival vis à vis du stress hydrique. Pour l'une et l'autre, la relations directe avec les précipitations de mai à juillet et la relation inverse avec les températures maximales et minimales de la même période, traduisent la régulation du métabolisme par les phénomènes d'évapotranspiration, eux mêmes liés à la longueur et l'intensité de la saison sèche (figure 1). Dans les deux cas, ce couplage précipitations-température fait ressortir le rôle prépondérant des températures minimales qui interviennent en phase nocturne, sur la respiration. Sur cette période, le comportement des deux espèces ne diffère que très peu : relations avec les températures plus nette pour *Q. afares* et relations avec les précipitations se prolongeant en août pour *Q. canariensis*.

En revanche, sur la période qui précède le démarrage de la croissance, que l'on peut situer en moyenne en avril (ALOUI, 1982 ; RAOUANE, 1985 ; MESSAOUDENE, 1989), les comportements se différencient, avec des relations rares et peu significatives pour *Q. canariensis* et des re-

lations très significatives pour *Q. afares*. La réponse inverse de *Q. afares* aux précipitations des périodes octobre-novembre-décembre et mars-avril est liée par MESSAOUDENE (1989) à la sensibilité particulière de cette espèce aux phénomènes d'hydromorphie. Il faut ajouter que le caractère endémique de *Q. afares* accentue sa différence de comportement global vis à vis de *Q. canariensis* représenté par des biotopes beaucoup plus diversifiés, à la fois édaphiquement et climatiquement.

Le comportement de *Q. pubescens* s'apparente à celui des espèces précédentes au niveau de la période estivale, dans la mesure où les relations directes avec les précipitations de mai à août interviennent couplées aux relations inverses avec les températures de juin-juillet. Cependant, sur l'ensemble de la période de végétation, le comportement de *Q. pubescens* se différencie puisque, d'une part les relations inverses avec les températures se limitent à deux mois, d'autre part les températures interviennent directement en avril-mai et en août-septembre. Ceci traduit vraisemblablement la caractéristique des biotopes représentant l'espèce car, par rapport aux espèces du Maghreb, l'échantillon inclut des populations en extrême limite de l'aire climatique méditerranéenne à saison sèche réduite (figure 1) encadrée par des périodes où la température peut être un facteur limitant.

Sur la période qui précède le démarrage de la croissance et surtout au niveau des précipitations, le comportement de *Q. pubescens*, qui présente une réponse directe aux précipitations de novembre-décembre-janvier, est opposé à celui de l'ensemble des populations de *Q. afares* et d'un certain nombre de populations de *Q. canariensis*. qui réagissent inversement aux précipitations de cette même période. Cette différence pourrait être moins due à l'espèce qu'au substrat, le plus souvent calcaire pour *Q. pubescens* et siliceux, de type hydromorphe, pour *Q. afares* et *Q. canariensis*. Dans ces conditions la relation directe de *Q. pubescens* avec les précipitations exprimerait les possibilités de stockage des sols.

Des quatre espèces étudiées, *Q. robur* est certainement la moins méditerranéenne. Ce n'est donc pas un hasard si son comportement apparaît comme le plus singulier.

Toutefois, sur la période estivale, les relations directes avec les précipitations, qui ne concernent que juillet-août, et la relation inverse avec les Tmin de juin restent semblables à celles de l'ensemble des autres chênes. Les températures maximales interviennent aussi, comme pour *Q. pubescens*, surtout avant (avril-mai) et après (août-septembre) la période estivale.

Pour tous les autres paramètres mensuels du climat, le comportement de *Q. robur* est totalement singulier. Les données fournies pour cette essence concernent une étude en cours et très partiellement publiée, il n'est donc pas possible de pousser très loin l'interprétation. On peut cependant penser qu'une bonne part des relations avec les paramètres mensuels du climat, telles qu'elles apparaissent, est déterminée par la nature très particulière des biotopes échantillonnés (tableau 1). D'autre part, l'étude préliminaire publiée (NOLA, 1992) fait état d'une instabilité temporelle de la relation cerne-climat. Compte tenu du caractère fragmentaire de l'échantillon par rapport à l'aire d'extension de l'espèce, la fonction de réponse moyenne serait donc ici plus représentative du biotope et de son évolution dans le temps que d'un comportement moyen de l'espèce. Une comparaison avec les fonctions de réponse obtenues sur la même espèce dans les Iles Britaniques (HUGHES *et al.* 1978 ; PILCHER & GRAY, 1982) ne permet pas de dégager des similitudes plus nettes.

Pour l'ensemble des populations, toutes espèces confondues (figure 5), il y a prédominance des relations de type direct avec les précipitations sur les relations, le plus souvent de type inverse, avec les températures. Cette prédominance est plus forte pour les trois essences les plus méditerranéennes (*Q. canariensis, Q. afares, Q. pubescens*).

La relation directe avec les précipitations de la période estivale (mai-juin-juillet-août) est une constante. Elle est couplée à une relation inverse avec les températures minimales surtout, et maximales, à un moindre degré, de juin-juillet. Il ne fait pas de doute que ces relations traduisent la régulation des phénomènes d'évapotranspiration qui, directement liés à la respiration et à la photosynthèse, déterminent le bilan métabolique. Ce type de relation, qui n'apparait pas avec *Q. robur* pris isolément, traduit la réponse à la caractéristique majeure du climat méditerranéen qui est la présence d'une saison sèche mise en évidence par le diagramme ombrothermique (figure 1).

En conclusion, malgré les restrictions énoncées, la synthèse effectuée sur les relations cerne-climat établies par la fonction de réponse dans le genre *Quercus* en région méditerranéenne conduit à des résultats cohérents.

Il existe en effet, vis à vis des paramètres mensuels du climat, un comportement moyen de l' espèce, malgré les différences que l'on pour-

rait attendre, compte tenu de la diversité des biotopes, les *«tree-site complex»* selon HUGHES *et al.* (1978), des populations considérées. Ce comportement peut effectivement être attribué à l'espèce dès lors que les populations échantillonnées sont représentatives de l'aire d'extension de cette espèce, c'est le cas pour *Q. canariensis* et *Q. afares*. C'est également le cas pour *Q. pubescens* à la condition de ne l'envisager que sur substrat calcaire. Ce n'est plus le cas pour *Q. robur* représenté dans notre analyse par un biotope trop singulier vis à vis de la variété des milieux que peut occuper l'espèce.

Il existe aussi un comportement semblable de toutes les espèces envisagées, et donc du genre, vis à vis surtout des précipitations de la période estivale avec, en corollaire, une réponse inverse mais moins affirmée aux températures de la même période.

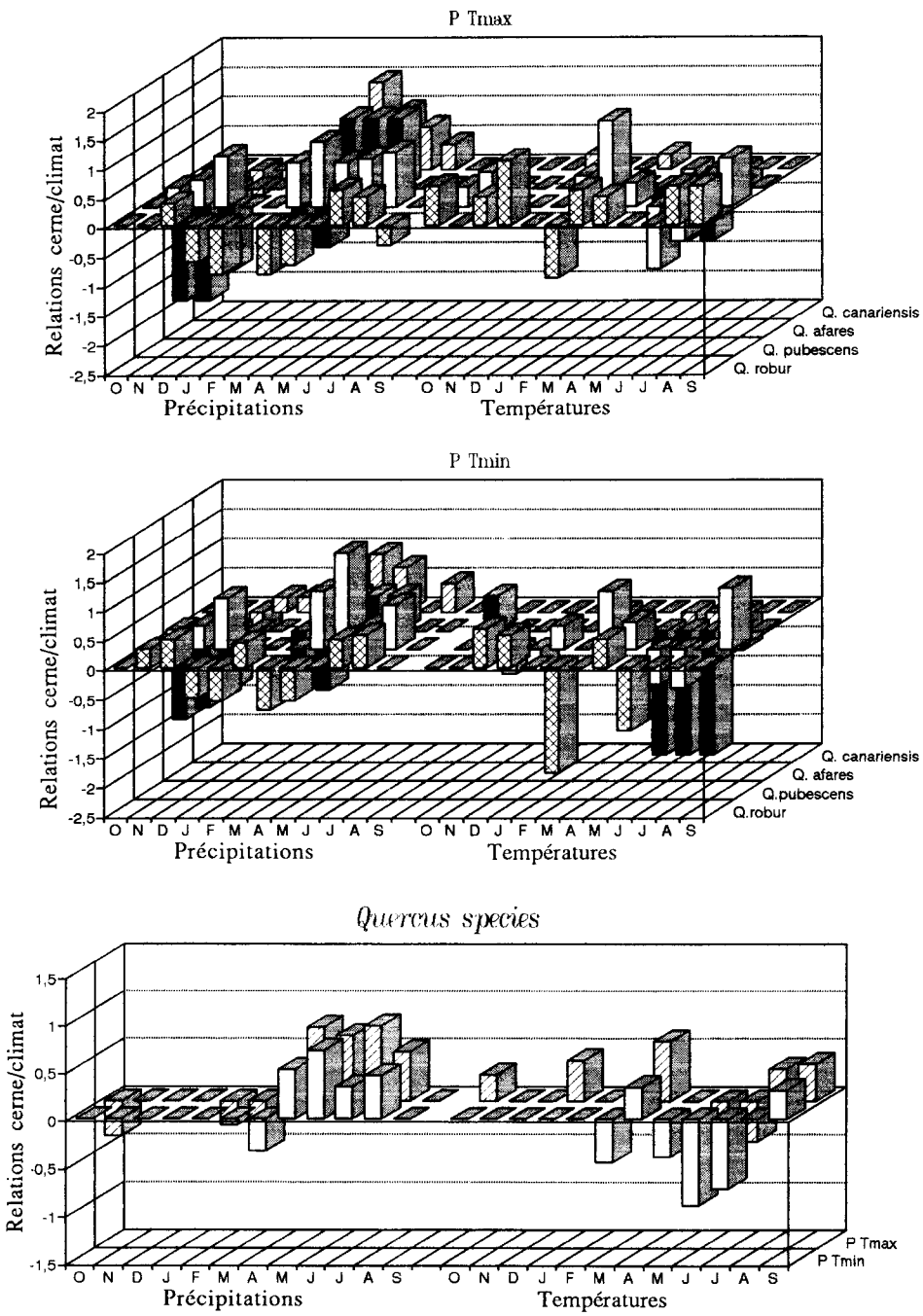


Figure 5 - Cette figure récapitule les seules relations moyennes cerne-climat significatives des figures précédentes. Elle visualise essentiellement l'évolution des réponses entre espèces différentes avec P-Tmax et P-Tmin ainsi que l'évolution des réponses du genre, toutes espèces confondues, à ces mêmes facteurs climatiques.

BIBLIOGRAPHIE

ALOUI A., 1982. - Recherches dendroclimatologiques en Kroumirie (Tunisie). Thèse de Docteur-ingénieur. Univ. Aix-Marseille III, 109 p., Cartes, figures et tableaux 48 p.

ALOUI A. & SERRE-BACHET F., 1987. - Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de chêne zéen et d'une population de pin maritime du nord-ouest de la Tunisie. *Ecol. Medit.*, XIII, fasc.3, 56-73.

FRITTS H.C., 1976. - *Tree-rings and climate.* Academic Press, London, 567p.

FRITTS H.C. & SWETNAM T.W., 1986. - Dendroecology. A tool for evalutating variations in past and present forest environments. *Advances in ecological research*, **19**, 111-188.

GADBIN C., 1992. - Influence of data and calibration processing of response functions : the exemple of *Pinus pinea* L. *LUNDQUA Report*, 3p. (in press).

GUIOT J., 1981. - Analyse mathématique de données géophysiques. Application à la dendroclimatologie. Thèse de Docteur ès Sciences, Univ. Cathol. de Louvain. Faculté des Sciences, Louvain-la-Neuve, vol. 1, 176 p.

GUIOT J., 1990. - Methods and Programs of Statistics for Paleoclimatology and Paleoecology. J. Guiot & L. Labeyrie eds. (with a disquette for PC, Programs package), 252 p.

GUIOT J., TESSIER L., SERRE-BACHET F., 1982. - Application de la modélisation ARMA en dendroclimatologie. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **294**, sér.3, 133-136.

HUGHES M.K., GRAY B., PILCHER J., BAILLIE M., LEGGET P., 1978 - Climatic signals in British Isles tree-ring chronologies. *Nature*, Vol. **272**, 605-606.

MESSAOUDENE M., 1989. - Dendroécologie et productivité de *Quercus afares* Pomel et *Quercus canariensis* Willd. dans les massifs forestiers de l'Akfadou et de Beni-Ghobri en Algérie. Thèse de Docteur en Sciences. Univ. Aix-Marseille III, 123 p.

NOLA P., 1992. - Primo approcio alla dendroclimatologia della quercia (*Quercus robur* L. e *Quercus petraea* Mattuschka Liebl.) in Pianura Padana. *Dendrochronologia* **9** (sous-presse)..

PILCHER J.R. & GRAY B., 1982. - The relationships between oak tree growth and climate in Britain. *Journal of Ecology*. **70**, 297-304

QUEZEL P., 1979 - La région méditerranéenne française et ses essences forestières, signification écologique dans le contexte circumméditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, **1**, 7-18.

RAOUANE M., 1985. - Etude dendroclimatologique du chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.) du Rif occidental et du Moyen Atlas au Maroc. Thèse de Docteur de troisième cycle, Ecologie méditerranéenne. Univ. Aix-Marseille III, 125 p.

ROMAGNOLI M., 1990 - Nuove metodologie di endagine dendrocronologica. Un esempio di applicazione delle funzioni di riposta sul cerro (*Quercus cerris* L.). Thesi di laurea in Tecnologia ed Utilizzazione forestale. 218p.

SERRE F., 1973. - Contribution à l'étude dendroclimatologique du Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mills.). Thèse de Docteur ès Sciences. Univ. Aix-Marseille III, 244 p.

SERRE-BACHET F., 1982. - Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de la Gardiole près Rians (Var, France). *Ecol. Medit.*, **VIII**, fasc.3, 167-183.

SERRE-BACHET F. & TESSIER L., 1990. - Response functions for ecological study. In «Methods of Tree Ring Analysis : applications in the Environmental Sciences». Eds. E. Cook & L. Kairiukstis, 394 p.

TESSIER L., PONS A., SERRE-BACHET F., 1982.- Analyse dendroclimatologique comparée de quelques populations de chêne pubescent (*Q. pubescens* Willd.) de [illegible] Var. *Ecol. Medit.*, **VIII**, fasc. [illegible]

TESSIER L., 1984. - Dendroclimatologie et Ecologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le Sud-Est de la France. Thèse de Docteur ès Sciences. Univ. Aix-Marseille III, 275 p.

TESSIER L., 1986. - Dendroclimatologie et Ecologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le Sud-Est de la France. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, **Vol. 7**, (21), n°4, 339-355.

TESSIER L., 1989. Spatio-temporal analysis of climate tree rings relationships. *The New Phytologist*, **111**, 517-529.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 223-230

Etude de la végétation steppique des montagnes d'Aydos située au Nord-Ouest d'Ankara

Y. AKMAN*

RESUME

L'auteur décrit la végétation steppique de la région d'Aydos à 30 et 40 km au Nord-Ouest d'Ankara. L'alliance nouvelle d'***Arenario Ledebouriani - Astragalion plumosi*** se rapporte à l'ordre des ***Onobrycho - thymenetalia leucostomi*** et sous-ordre des ***Onobrycho-Thymenetalia leucostomi.*** Six associations nouvelles sont également décrites.

MOTS-CLES : syntaxonomie, phytosociologie, Nord-Ouest de l'Anatolie, ***Onobrycho-Thymenetalia leucostomi*** (Turquie)

SUMMARY

The author studied the vegetation of Aydos mountains situated in 30-40 km north-west of Ankara. In the study, six associations, a new alliance ***Arenario ledebouriani - Astragalion plumosi*** included in the order ***Onobrycho - Thymenetalia leucostomi*** and the suborder ***Onobrycho - Thymenetalia leucostomi*** were described.

KEY WORDS : syntaxonomy, phytosociology, Nord-West Anatolia, ***Onobrycho-Thymenetalia leucostomi*** (Turkey)

INTRODUCTION

Nous avons étudié depuis dix ans la végétation de steppe de l'Anatolie Centrale avec des projets réalisés dans les parties Ouest, Sud et Est et nous en avons publié quelques parties.

Ce travail est réalisé dans le but d'étudier la végétation de steppe des montagnes d'Aydos qui se trouve dans la partie nord-ouest d'Ankara.

Au point de vue phytogéographique les montagnes d'Aydos se trouvent entre les régions de la Méditerranée et de la Mer Noire, dans la région prépontique. La plupart de ces montagnes ont une altitude moyenne. Elles sont d'une certaine manière dégradées car leurs versants sont à fortes pentes et il y a beaucoup d'endroits habitatés et surpâturés. La végétation forestière se trouve dans les endroits humides du versant nord. La composition floristique de ces associations de forêts à aspect rare sont généralement dégradées en grande partie.

Cette étude a été réalisée grâce au financement obtenu auprès de «Ankara universitesi Arastirma Fonu n° : 88-05-03-02».

* University of Ankara, Science Faculty, Biology department, Turkey.

APERCU GEOGRAPHIQUE, GEOLOGIQUE ET CLIMATOLOGIQUE

Les Montagnes d'Aydos se situent à 35 km environ au nord-ouest d'Ankara. Cette chaîne s'étend sur une longueur de 20 à 25 km. Elle est formée par une série de chaînons orientés sud-sud-ouest et nord-nord-est. Les plus hauts sommets de ce massif sont le plateau d'Uluagaç (1700 m), de Keltepe (1650 m), Kibaroglu (1600 m), village de Hacilar, Kaletepe (1700 m).

Au point de vue géologique, ce massif est d'origine volcanique surtout dasite et andésite. Au-dessous il est constitué par des affleurements de calcaires en bloc et marnes ou marno-gypseux 700 et 1100 m.

Le climat

Le climat de la dition est apprécié suivant les données climatiques des stations de Cubuk et de Cankiri.

Au point de vue thermique et sans entrer dans le détail, la température moyenne du mois le plus chaud est de 30,3°C à Cankiri (751 m) et 28,2°C dans la station Cubuk (940 m). La température moyenne du mois le plus froid (m) est de -3,9°C à la station de Cankiri et -5,4°C à Cubuk.

La moyenne maximale et minimale de la station du Cubuk qui est plus près des montagnes d'Aydos est plus basse ; Cubuk est donc plus froid que Cankiri d'environ 3°C en moyenne.

Les précipitations annuelles (P) sont de 406,8 mm à Cankiri et de 451,1 mm à Cubuk. Donc les parties ouest des montagnes d'Aydos qui sont près de Kizilcahamam reçoivent 50 mm de plus que Cankiri. Ceci est dû en partie à l'influence de la végétation de l'ouest de cette chaîne qui est plus développée, la végétation forestière domine. Même vers les bas des montagnes d'Aydos aux environs de Karagöl, une végétation à caractère mésophile s'est développée comme *Populus tremula, Corylus avellana, Carpinus orientalis, C. betulus, Quercus petraea* subsp. *iberica, Sorbus torminalis, S. umbellata* et *Acer Hyrcanum.*

Les saisons les plus pluvieuses sont le printemps à Cankiri et l'hiver à Cubuk. Les régimes pluviométriques sont donc du type méditerranéen oriental deuxième variante à Cankiri (P.H.A.E.) et première variante à Cubuk (H.P.A.E.).

D'après l'analyse des données météorologiques, les valeurs de P, PE, S, M, m et Q_2 (cf. tableau ci-dessous) montrent que la région d'Aydos dag se situe en bioclimat méditerranéen semi-aride inférieur très froid à Cankiri et semi-aride supérieur à Cubuk.

Station	Altitude (m)	P (mm)	PE (mm)	S	M	m	Q	Bioclimat
Cubuk	940	451,1	58,2	2,1	28,5	-5,4	47	semi aride sup. très froid
Cankiri	751	406,8	73,2	2,4	30,3	-3,9	41	semi-aride inf. très froid

LA VEGETATION

L'interprétation générale des structures phytosociologiques

Les Montagnes d'Aydos qui se trouvent dans le nord-ouest de l'Anatolie Centrale étant incluses dans la région Irano-Touranienne du point de vue phytogéographique sont en relation avec la région prépontique. Cette relation se fait sentir dans la végétation forestière à feuillus *(Carpinus orientalis, Corylus avellana, Quercus petraea* subsp. *iberica* etc.).

Une grande partie de la chaîne des Aydos est représentée par la végétation à caractère Irano-Touranien. La végétation xérophytique épineuse à *Astragalus et Acantholimon* est dominante sur une grande partie de ce massif et donne sa physionomie à la végétation.

Dans la dition, la classe des ***Astragalo-brometea*** (QUEZEL, 1973) et ses ordres d'***Onobrycho - Thymetalia leucostomi*** (AKMAN, KETENOGLU et QUEZEL, 1985) avec les sous-ordres ***Onobrycho - Thymenetalia leucostomi*** et ***Asperulo phrygiae - Thymenetalia chaubardii*** (AKMAN, KETENOGLU, BARBERO et QUEZEL, 1988) sont bien représentées. Pour cette raison, la végétation steppique de la région d'Aydos est accordée aux unités phytosociologiques ci-dessus sans aucun problème.

Dans la région d'Aydos dag, l'étude de l'échantillon floristique nous a permis de décrire une nouvelle alliance : ***Arenario ledebouriani - Astragalion plumosi.***

Cette alliance s'étend dans la partie nord et nord-ouest d'Ankara, c'est-à-dire dans les régions de Cubuk et Cankiri sur les substrats volcaniques, mais elle supporte les rochers calcaires et marnes. Elle colonise des sols plus ou moins érodés quelquefois assez profonds. Son extension altitudinale est de 1300 à 1800 m. Parmi les caractéristiques nous citerons : *Astragalus plumosus* subsp. *plumosus Arenaria ledebouriana* subsp. *ledebouriana, Thymus longuicaulis* subsp. *subisophyllus, Galium verum* subsp. *glabrescens, Stachys iberica, Sideritis germanicapolitan* subsp. *germanicapolitan.*

Les structures de la végétation

1. Associations végétales liées à l'alliance de l'***Arenario ledebouriani - Astragalion plumosi.***

Dans cette alliance quatre associations ont pu être individualisées à partir d'un échantillon de 40 relevés.

1.1. Association type : association à *Arenaria ledebouriana* subsp. *ledebouriana* et *Astragalus plumosus* subsp. *plumosus* ***(Arenario - Astragaletum plumosi)*** Holotype (tableau 1, relevé 10).

Cette association se distingue des espèces qui caractérisent l'alliance à laquelle elle appartient. Elle se rencontre à des altitudes comprises entre 1400-1600 m au niveau de l'étage montagnard méditerranéen. L'espèce dominante est un xérophyte épineux en coussinet : *Astragalus plumosus* subsp. *plumosus*. Elle se localise préférentiellement aux expositions ouest et sud et sur des pentes variant de 15 à 40 %. Le substrat est constitué de roches volcaniques surtout dasite et andésite.

1.2. L'association à *Veronica thymoides* subsp. *pseudocinerea* et *Astragalus angustifolius* subsp. *angustifolius* (***Veronico pseudo-cineriae - Astragaletum angustifolii***) Holotype (tableau 1, relevé 32).

Ce sont 8 relevés qui ont été sélectionnés pour cette association. Elle s'étend dans les régions situées au nord et nord-ouest vers Elveren, Uluagaç yayla, Aktepe, Asagi Cavundur, Kibaroglu et Hacilarköy avec une altitude comprise entre 1600 et 1750 m.

Les xérophytes épineux en coussinet sont ici *Astragalus angustifolius et Onobrychis cornuta* qui sont des orophiles largement répartis sur les massifs de l'Anatolie.

Le recouvrement est ici encore important, entre 70 et 80 %. Le substrat dominant rencontré est indiscutablement constitué de calcaire compact. Les inclinaisons sont de 10 à 60 %.

Parmi les caractéristiques de l'association indiquons : *Astragalus angustifolius* subsp. *angustifolius, Veronica thymoides* subsp. *pseudocinerea, Astragalus leucotrix, Tanacetum armenum, Onobrychis cornuta et Erysimum diffusum.*

Cette association dérive probablement par substitution de forêts méditerranéo-montagnardes anciennement dégradées de *Pinus nigra* subsp. *pallasiana.*

1.3. L'association à *Allium Huber-Morathii - Astragalus microcephalus* ***(Allio Huber-Morathii - Astragaletum microcephali)*** Holotype (tableau 1, relevé 60).

Elle se développe en général à la partie inférieure d'Aydos dag entre 1000 et 1400 m (très rare 1700 m) sur des zones à inclinaison moyenne à forte (40-60 %). Les substrats qu'elle colonise sont constitués à part égale de marne et de serpentine.

Cette association s'étend à Meseliköy, Hacilarköy, Kazan et Cubuk.

L'espèce dominante est un xérophyte en coussinet : *Astragalus microcephalus*. Les caractéristiques de l'association sont : *Astragalus microcephalus, Hypericum avicularifolium* subsp. *depliatum* var. *depliatum* et *Allium Huber-Morathii*. Cette dernière espèce étant endémique régionale.

1.4. L'association à *Centaurea olympica - Hypericum heterophyllum* ***(Centaureo olympicae - Hypericetum heterophylii)*** Holotype (tableau 1, relevé 15).

Neuf relevés de cette association ont été effectués. Elle occupe les régions Karatepe et Karagöl-Cubuk. Son amplitude altitudinale optimale se situe entre 1250 et 1350 m et se développe sur des pentes très faibles (5-10 %). Le recouvrement du tapis végétal est faible, de 50 à 60 %).

Cette association est étroitement liée aux sols siliceux de faible épaisseur sur les substrats volcaniques qui sont de type dasite et andésite à réaction acide et de couleur ocre-pâle.

Cette steppe où *Hypericum heterophyllum* très largement répandue est l'espèce caractéristique dominante. Parmi les autres caractéristiques d'association, indiquons : *Centaurea olympica, Acantholimon reflexifolium et Scorzonera eriophora*. Ce sont des espèces surtout endémiques régionales.

2. Les associations végétales liées à l'alliance du ***Phlomido armeniacae - Astragalion microcephali***

Cette alliance est bien représentée au nord et sud-ouest d'Ankara sur différentes roches-mères (AKMAN, KETENOGLU et QUEZEL, 1984). Au sein de cette alliance, une sous-alliance ***Astragalenion lycii*** a été décrite sur sols flysch et marne.

Dans la région d'Aydos dag cette sous-alliance contient deux associations et deux sous-associations nouvelles.

2.1. Association à *Thymus sipyleus* subsp. *sipyleus - Scabiosa pseudograminifolia* ***(Thymo sipylii - Scabietum pesudograminifoliae)*** Holotype (tableau 2, relevé 49).

Cette association dont nous présentons 16 relevés se développe au nord d'Ankara dans des localités différentes : memlikköy, Sarilarköy, Kitleler Köy et Sürsefa-Baglum.

Le recouvrement n'est pas important ; entre 40 et 50 % et se développe sur des pentes variant de 10 à 20 % sur des sols marneux ou marno-gypseux assez profonds.

Les espèces caractéristiques de cette association sont : *Thymus sipyleus* subsp. *sipyleus, Scabiosa pseudograminifolia* (endémique local), *Minuartia anatolica* subsp. *arachnoides, Astragalus anthylloides et Euphorbia petrophila* subsp. *petrophila*.

Dans cette association deux unités peuvent être distinguées :

- La première où participent plus fortement en recouvrement les espèces *Linum flavum* subsp. *scabrinerve, Scorzonera tomentosa* et *Helichrysum arenarium* subsp. *aucheri* (sous-association ***linetosum)***.

- La deuxième sous-association ***Astragaletosum macrocepii*** peut être décrite avec comme différentielle *Astragalus macroscepus* endémique de l'ouest de la Turquie qui joue un rôle physionomiquement important dans la sous-association.

2.2. L'association à *Astragalus micropterus* et *Astragalus strictifolius* var. *kutepovi* ***(Astragalo micropteri - Kutepovii)*** Holotype (tableau 2, relevé 26).

Quatre relevés de cette association ont été effectués. Celle-ci occupe la même région mais est moins répandue que la précédente. Son amplitude altitudinale se situe entre 850 et 1000 m et elle affectionne particulièrement les versants nord et ouest du massif sur des pentes moyennes entre 15 et 30 %. Elle préfère les sols marneux et marno-gypseux assez profonds à réaction alcali et de couleur gris-blanc.

Le recouvrement de cette association varie entre 60 et 70 %. La structure végétale est dominée ici encore par les chamaephytes et plus particulièrement *Astragalus micropterus*.

Les caractéristiques de l'association sont *Astragalus strictifolius* var. *kutepovi, Salvia wiedemanniana* et *Astragalus micropterus*.

Astragalo micropteri - kutepovi occupe pour l'essentiel l'étage supra-méditerranéen pré-steppique et constitue un ensemble secondaire résultant de la dégradation des systèmes pré-forestiers semi-arides à *Quercus pubescens* encore présents à l'état de lambeaux épars dans la région.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les Montagnes d'Aydos se trouvent du point de vue phytogéographique en grande partie dans la région Irano-Touranienne mais sont aussi importantes dans les parties marginales de la province pontique ou prépontique de la région euro-sibérienne.

Du point de vue climatique, les structures de la végétation d'Aydos dag se situent en climats méditerranéens semi-arides dans leurs variantes thermiques très froides (*m* comprise entre -3,9 et -5,4°C).

Les structures de végétation dans la grande majorité des situations étudiées ici, de la dégradation des forêts supraméditerranéennes s'encartent la végétation steppique qui est d'origine secondaire. La végétation forestière se trouve seulement dans l'est des Montagnes d'Aydos.

L'ensemble des relevés étudiés ici appartient sans conteste à l'ordre des ***Onobrycho - Thymetalia leucostomi*** et sous-ordre ***Onobrycho - Thymenetalia leucostomi*** décrit par AKMAN, KETENOGLU, QUEZEL et BARBERO (1985, 1989)

qui réunit l'ensemble des stepppes de plus basse altitude de l'Anatolie Centrale et la végétation des hauts sommets de cette région. Autrement dit toutes les unités phytosociologiques qui appartiennent à la classe d'***Astragalo - brometea*** sont bien représentées dans les montagnes d'Aydos.

L'endémisme est présent également au niveau de plusieurs des nombreuses associations nouvelles décrites.

Dans les Montagnes d'Aydos nous avons mis en évidence une nouvelle alliance et six associations nouvelles se rapportant à l'ordre et sous-ordre que nous avions décrits plus haut.

- L'alliance nouvelle d'***Arenario ledebouriani - Astragalion plumosi*** s'étend dans la partie nord ou nord-ouest d'Ankara surtout sur les rochers volcaniques à des altitudes entre 1300 et 1800 m. Cette alliance contient 4 associations nouvelles :

- Association à ***Arenario - Astragaletum plumosi***
- Association à ***Veronico - Astragaletum angustifolii***
- Association à ***Allio - Astragaletum microcephali***
- Association à ***Centaureo - Hypericetum heterophylii***

L'alliance à ***Phlomido armeniacae - Astragalion microcephali*** et sous-alliance d'***Astragalenion lycii*** contient deux associations et deux sous-associations nouvelles :

- Association à ***Thymo-Scabietum pseudograminifoliae***
  - Sous-associations ***Linetosum*** et ***Astragaletosum macroscepii***
- Association à ***Astragalo Micropteri - Kutepovii.***

Ces associations possèdent un riche cortège d'espèces de souche Irano-Touranienne.

BIBLIOGRAPHIE

AKMAN Y. (1976). - Etude phytosociologique du massif d'Isik. Commun. Fac. Sci. Ank. Ser. C, Tome 20.

AKMAN Y. (1982). - Climats et bioclimats méditerranéens en Turquie. *Ecologia mediterranea.* Tome VIII, Fasc. 1/2.

AKMAN Y., DAGET P. (1971). - Quelques aspects synoptiques des climats de la Turquie. *Bull. Soc. Languedoc.* Géog., 5 (3).

AKMAN Y., KETENOGLU O. (1978). - The phytosociological investigation of Köroglu mountain. Commun. Fac. Sci. Ank. Sér. C, Tome 22.

AKMAN Y., QUEZEL P., BARBERO M. (1988). - La végétation du Keltepe (région de Karabük). *Ecologia mediterranea.* Tome XIV (1/2).

BARBERO M., QUEZEL P. (1975). - Les pelouses écorchées des montagnes circum-méditerranéennes. *Phytocoenologia,* 1 (4).

KETENOGLU O., QUEZEL P., AKMAN Y., AYDOGDU M. (1983). New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. *Ecologia mediterranea.* Tome IX (3-4).

QUEZEL P. (1973). Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. *Phytocoenologia,* (152), 22-231.

Tableau 1

Numéro du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	36	37	38	64	19	20	21	24	31	32	34	39	29	30	33	22	23	56	58	59	60	61	présence	classe de présence
Altitude (m)	1600	1600	1700	1600	1550	1400	1500	1590	1600	1550	1500	1450	1400	1300	1350	1300	1350	1250	1450	1350	1350	1350	1750	1800	1800	1650	1600	1600	1700	1750	1050	1050	1050	1750	1750	1000	1450	1450	1450	1450		
Inclinaison (%)	15	20	40	25	35	30	25	25	30	30	20	25	20	10	15	10	15	10	5	5	3	3	15	10	10	40	60	60	35	25	60	60	60	50	50	60	40	35	35	35		
Exposition	E	ES	W	S	SW	S	W	W	W	E	W	S	W	N	N	NW	N	N	E	E	E	E	W	E	NE	SS	W	N	NW	E	E	E	E	S	S	N	W	N	N	W		
Surface (m2)	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	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40		
Substrat	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	volc	calc	calc	calc	calc	ads	arp	arp	arp	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr		
Caractéristiques des associations	Arenario - Astragaletum plumosii													Centaureo-Hyperi[illegible]um heterophilii									Vermico-Astragaletum angustifo								Allio-Astragaletum microcephalii										
Hypericum heterophyllum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	34	34	34	34	34	44	44	44	44	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	II
Centaurea olympica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	12	12	12	11	11	11	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	II
Acantholimon reflexifolium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	.	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
Scorsonera eriophora	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Veronica thymoides ssp. pseudocinereas	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	2+	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
Tanacetum armenum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Erysimum diffusum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Astragalus leucotrix	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Onobrychis cornuta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	22	.	.	23	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Hypericus aviculariifoli ssp. depilatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	.	.	.	.	1+	1+	1+	1+	6	II
Allium huber-morathii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	1+	1+	4	II
Caractéristiques du Arenario-Astragalion plumosi																																										
Arenaria ledebouriana var. ledebouriana	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	2+	2+	2+	2+	2+	12	12	12	12	12	12	12	12	.	.	.	.	.	.	2+	.	2+	12	.	.	.	.	29	IV
Thymus sipyleus ssp. rosulans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	23	23	23	23	23	12	12	12	12	22	23	23	11	.	.	33	22	.	.	22	11	11	.	33	33	33	33	22	IV
Astragalus plumosus ssp. plumosus	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	.	.	.	.	.	.	1+	1+	1+	2+	.	.	.	12	11	11	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	21	V
Thymus longicaulis ssp. subisophyllus	11	22	.	12	12	.	12	22	22	23	23	12	.	11	.	12	.	22	11	.	.	.	11	.	.	22	22	.	.	.	11	.	.	.	.	.	12	.	.	11	.	21	V
Stachys iberica ssp. stenostachya	.	2+	.	.	2+	.	2+	.	2+	.	.	2+	2+	2+	2+	2+	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	17	IV
Galium verum ssp. glabrescens	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	15	III
Sideritis germanicopolitan ssp. germanicopolitan	.	.	11	.	11	.	.	1+	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	8	II
Caractéristiques des Onobrycho-Thymenetalia leucostomi																																										
Alyssum pateri ssp. pateri	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	31	12	.	.	12	11	11	22	.	12	12	2+	22	22	.	12	12	12	12	28	IV
Onobrychis armena	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	13	.	11	.	.	.	.	.	12	12	2+	.	.	2+	.	19	IV
Dianthus anatolicus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	1+	1+	1+	.	.	.	.	2+	12	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	.	.	.	.	.	10	II
Paronchia kurdica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	II
Marrubium parviflorum ssp. oligodon	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	.	.	.	1+	11	11	11	11	7	II
Stachys cretica ssp. anatolica	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	.	.	.	.	2+	2+	.	2+	.	2+	.	.	7	II
Globularia orientalis	.	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	II
Fumana aciphylla	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	II
Polygala anatolica	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	.	.	11	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	II
Alyssum sibiricum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	2+	2+	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
Anthemis tinctoria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Centaurea virgata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	2+	.	3	I
Allium scradoprarum ssp. rotundum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Caractéristiques des Onobryco-Thymenetalia leucostomi																																										
Thymus leucostomus ssp. leucostomus	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	23	.	.	.	.	14	III
Lappula barbata	.	.	.	.	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	1+	1+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	5	III
Phlomis pungens ssp. pungens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	11	11	11	11	5	II
Onobrychis hypargyrea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	1	I
Caractéristiques des Asperulo-thymenetalia chaubardii																																										
Achillea teretifolia	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	2+	2+	2+	2+	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	III
Erysimum symimaeum	2+	2+	.	2+	2+	.	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	II
Asperula tlaciflora ssp. phyrgia	.	.	2+	.	.	.	2+	.	2+	.	.	2+	.	2+	.	2+	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	2+	9	II
Plantago holosteus	.	.	2+	2+	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	8	II
Centaurea pischleri ssp. pischleri	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	1+	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Fumana procumbens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	12	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Astragalus parnasi ssp. parnasi	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Caractéristiques des Astragalo-Brometea																																										
Festuca valasiaca	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	12	12	12	12	12	22	22	22	23	34	33	33	12	.	12	.	34	.	.	22	22	22	22	.	.	.	.	32	VI
Bromus tomentellus	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	12	12	12	12	12	.	.	.	.	12	.	.	11	11	11	22	.	1+	1+	.	.	.	34	12	12	12	12	30	VI
Koeleria kristata	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	2+	.	.	.	2+	2+	2+	12	.	11	11	12	.	.	12	12	32	32	33	.	.	.	22	22	22	22	29	VI
Astragalus angustifolius ssp. angustifolius	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	.	.	.	.	.	.	.	.	.	34	33	33	33	33	33	33	44	.	.	.	12	12	.	.	.	.	.	29	VI
Anthemis cretica ssp. anatolica	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	11	.	.	.	1+	.	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	2+	.	11	.	1+	1+	1+	1+	28	VI
Astragalus microcephalus	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	33	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	22	22	44	23	23	.	.	33	33	34	44	44	34	44	44	44	44	28	VI
Scutellaria orientalis	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	.	.	2+	2+	2+	.	2+	.	1+	12	12	2+	.	1+	2+	.	.	.	.	27	VI
Phlomis armeniaca	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	23	.	.	.	.	2+	.	.	2+	.	.	11	11	11	.	11	11	11	.	.	12	.	.	.	1+	1+	1+	1+	25	VI
Teucrium chamaedris	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	2+	2+	2+	2+	11	11	11	.	.	2+	2+	2+	12	12	2+	.	11	11	2+	2+	2+	11	.	11	.	.	.	22	V
Galium incanum ssp. elatius	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	.	.	2+	2+	.	2+	.	.	.	.	.	.	19	IV
Marrubium astrocanicum	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2+	11	11	.	.	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18	IV
Minuartia hirsuta ssp. falcata	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	2+	.	.	.	.	.	.	.	11	.	2+	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	16	IV
Acantholimon acerosum ssp. acerosum	2+	1+	2+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	14	III
Leontodon asperrimus	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	11	.	.	.	.	.	2+	.	2+	2+	2+	.	2+	.	2+	.	.	.	.	.	.	2+	.	.	.	2+	12	12	12	12	14	III

Tableau 1 (suite)

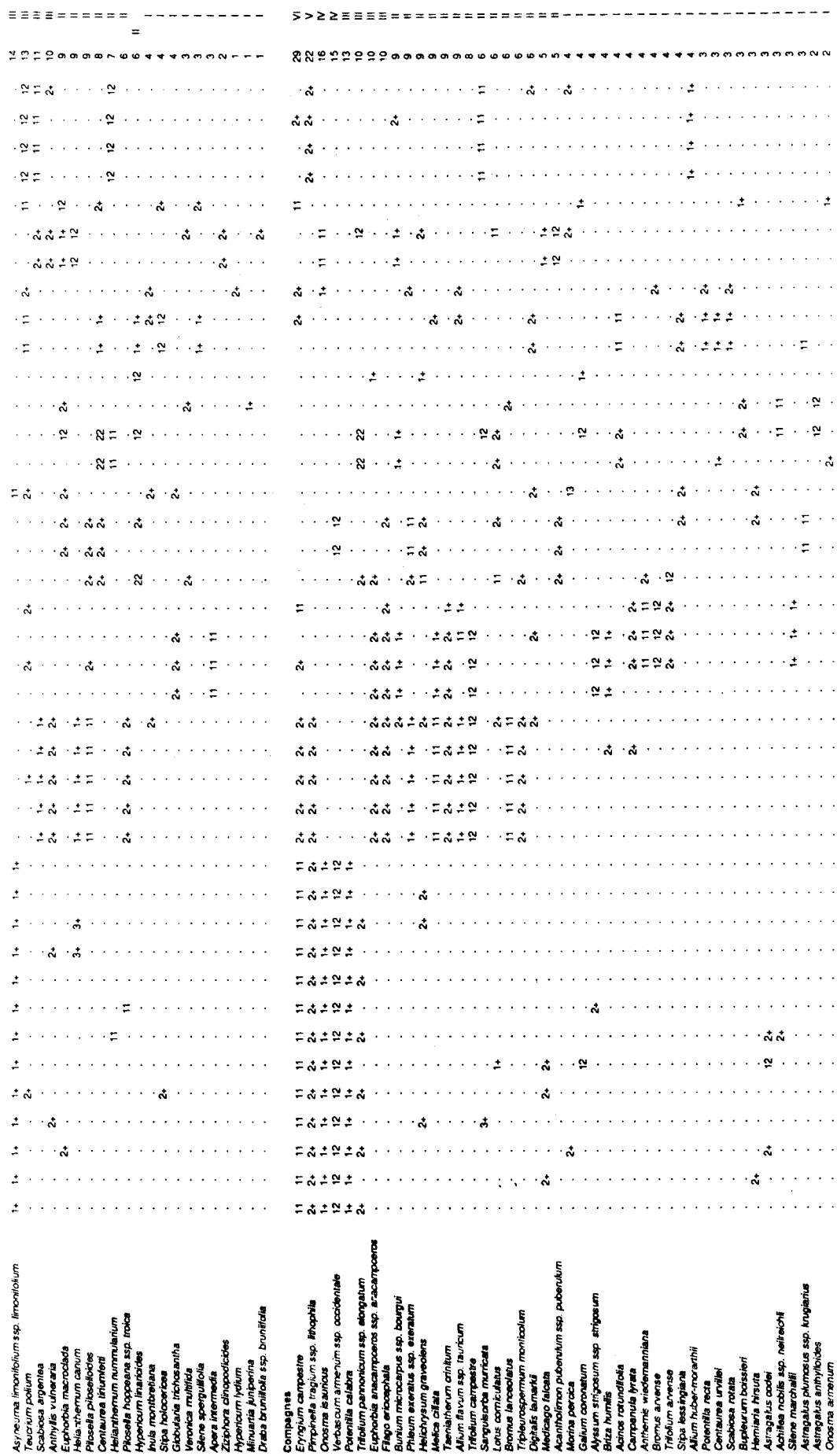


Tableau 2

Numéro du relevé	46	48	49	50	51	52	53	54	55	40	41	42	43	44	25	26	27	28	Présence	classe en présence
Altitude (m)	1150	1200	1200	1300	1400	1100	1100	1100	1100	1000	1000	1000	1000	1000	950	950	950	950		
Inclinaison (%)	10	15	15	15	15	60	60	60	60	15	20	15	15	20	20	150	20	30		
Exposition	S	S	E	E	E	N	N	N	N	E	E	E	E	N	N	E	E	E		
Surface (m2)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40		
Substrats	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mr	mj	mj	mj	mr		
Caractéristiques de l'association et de la sous-association	Thymo - Scabietum pseudograminifoliae									Astragaletum micropteri-strictifolii										
Thymus sipyleus ssp. sipyleus	43	34	34	34	34	33	33	33	33	33	33	33	33	33	.	.	.	.	14	IV
Scabiosa pseudograminifolia	12	++	++	++	++	11	11	11	11	22	22	22	22	22	.	.	.	.	14	IV
Minuartia anatolica var. arachnoidea	12	.	.	.	.	12	12	12	12	12	12	12	12	12	.	.	.	.	10	IV
Astragalus anthylloides	++	.	11	11	11	11	.	11	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	11	IV
Euphorbia petrophila ssp. petrophila	.	3+	3+	3+	3+	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	9	III
Linum flavum ssp. scabrinerve	.	++	++	++	++	11	11	11	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	II
Scorzonera tomentosa	11	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	II
Helichrysum arenarium ssp. aucheri	.	11	11	11	11	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	II
Astragalus macroscepus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	11	.	.	.	.	5	II
Astragalus strictifolius var. kutepovii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	4	II
Astragalus micropterus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	4	II
Salvia viedemannii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	4	II
Caractéristiques de l'alliance du Phlomido-Astragalion *microcephali et sous alliance Astragalenion lycii*																				
Alyssum pateri ssp. pateri	12	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	++	11	11	11	11	10	III
Teucrium chamaedrys	.	++	++	++	++	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	++	.	10	III
Salvia hypargyreia	.	12	12	12	12	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	9	III
Helianthemum canum	++	.	11	++	++	.	.	.	.	11	11	11	11	11	.	.	++	.	10	III
Astragalus plumosus var. plumosus	.	.	.	.	.	11	11	11	11	.	.	.	.	.	12	12	12	12	8	II
Astragalus microcephalus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	34	34	34	34	4	I
Astragalus lycius	.	.	+1	.	.	+1	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Paranchia kurdica	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
Caractéristiques des Onobrycho-Thymetalia leucostomi																				
Onobrychis armena	++	.	.	.	.	33	33	33	33	11	11	11	11	11	44	44	44	44	14	IV
Globularia orientalis	++	23	23	23	23	11	11	11	11	12	12	12	12	12	.	.	.	.	14	IV
Polygala pruinosa	11	12	12	12	12	.	.	.	.	12	12	12	12	12	.	.	.	.	10	III
Anthemis tinctoria	11	.	+1	.	.	.	11	.	.	.	.	.	++	.	12	12	12	12	8	II
Silene supina ssp. pruinosa	++	.	.	.	.	++	++	++	++	.	.	++	.	.	.	.	.	.	6	II
Alyssum sibiricum	.	.	.	.	.	22	22	22	22	.	.	.	.	.	.	11	.	.	5	II
Minuartia hamata	.	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	II
Polygala anatolica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	3	I
Caractéristiques des Onobrycho-Thymenetalia leucostomi																				
Salvia cryptantha	22	.	.	.	11	22	22	22	22	++	++	++	++	++	22	22	22	22	15	V
Onobrychis hypargyrea	12	.	+1	.	.	11	11	11	11	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	11	IV
Convolvulus holosericeus ssp. holosericeus	11	11	11	11	11	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7	II
Bungea trifida	++	.	.	.	++	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	11	.	.	7	II
Onosma taurica	++	.	+1	.	.	.	.	.	++	.	++	.	.	.	.	.	.	.	4	II
Phlomis pungens ssp. pungens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	++	6	II
Thymus leucostomus ssp. leucostomus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	23	23	23	23	4	II
Astragalus lydius	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	11	11	11	4	II
Salvia tehihatcheffii	12	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Caractéristiques des Asperulo-Thymenetalia chaubardii																				
Fumana procumbens	.	22	.	.	22	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	3	I
Asperula lilaciflora ssp. phrygia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	1	I
Plantago holosteum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	1	I
Centaurea pichleri ssp. pichleri	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
Caractéristiques des Astragalo-Brometea																				
Bromus tomentellus	22	11	11	11	11	34	34	34	34	12	12	12	12	12	22	22	22	22	18	V
Teucrium polium	11	11	11	11	11	.	.	.	++	11	11	11	11	11	11	11	11	11	15	V
Koeleria krstata	12	.	.	.	11	12	12	12	12	++	++	++	++	++	.	.	.	++	12	IV
Festuca valesiaca	12	.	.	++	.	22	22	22	22	.	.	11	.	.	22	22	22	22	11	IV
Euphorbia macroclada	++	++	++	++	++	12	12	12	12	.	.	.	.	.	22	22	22	22	13	IV
Linum hirsutum ssp. anatolica	12	.	+1	.	.	12	12	12	12	11	11	11	11	11	.	.	.	.	11	IV
Scutellaria orientalis	11	.	.	.	11	.	.	.	++	++	++	++	++	++	.	.	.	++	9	III
Anthemis cretica ssp. anatolica	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	++	+1	+1	+1	+1	10	III
Leontodon asperrimus	.	++	++	++	++	.	.	.	++	.	++	.	.	.	11	11	11	11	10	III
Scabiosa argentea	.	++	++	++	++	.	.	.	.	.	++	.	.	.	11	11	11	11	9	III
Globularia trichosantha	.	12	12	12	12	.	.	.	.	11	11	11	11	11	.	.	.	.	9	III
Asyneuma limonifolium ssp. limonifolium	++	.	.	.	++	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	II
Veronica multifida	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	5	II
Stipa holoceritea	.	.	.	.	.	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	II
Silene spergulifolia	.	.	.	.	.	.	.	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
Centaurea triumfetti	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
Inula montbretiana	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	1	I
Compagnes																				
Jurinea pontica	11	++	++	++	++	++	.	.	++	.	.	++	.	.	+1	+1	+1	+1	12	IV
Eryngium campestre	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	++	++	++	++	++	++	++	++	++	11	IV
Centaurea urvillei	11	++	++	++	++	.	11	+1	+1	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	9	III
Cousinia stapliana	.	.	.	.	.	++	++	12	12	.	.	.	.	.	11	11	11	11	8	II
Onobrychis argyrea ssp. argyrea	.	.	.	.	.	11	11	11	11	.	.	.	.	.	++	++	++	++	8	II
Asphodelina taurica	.	22	22	22	22	++	++	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	II
Morina persica	.	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	++	.	5	II
Pimpinella tragium ssp. lithophila	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	++	.	.	.	.	5	II
Scabiosa rotata	.	.	.	.	.	++	++	++	++	.	++	.	.	.	.	.	.	.	5	II
Galium verum ssp. glabrescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	++	4	II
Onosma armenum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	12	12	12	12	4	II
Centaurea carduiformis ssp. carduiformis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	22	22	22	22	4	II
Astragalus hornsus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	22	22	22	22	4	II

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 231-244

Syntaxonomie des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride

Salah DJEBAILI*

RESUME

L'auteur présente une synthèse des travaux sur la syntaxonomie des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride. Caractérisée par une diversité floristique et une grande variabilité des conditions de milieu, la région d'étude s'étend sur près de vingt (20) millions d'hectares.

S'agissant du déterminisme de végétation, l'auteur met en relief le net parallélisme entre la distribution des types physionomiques d'une part, l'aridité globale du climat, les types géomorphologiques et les conditions édaphiques d'autre part.

En syntaxonomie les nombreux travaux de ces deux dernières décennies n'ont pas pu aboutir à une diagnose satisfaisante. Cela semble dû essentiellement à la structuration spécifique des groupements, intriqués en véritable mosaïque intégrant les deux communautés «vivaces» et annuelles. La prise en compte de cette structuration a permis à KAABECHE (1990) de proposer provisoirement une diagnose plus satisfaisante pour chacune des deux phytocenoses «vivaces» et «annuelles».

MOTS-CLES : Algérie - steppe - phytoécologie - phytosociologie

SUMMARY

The author presents a synthesis of the syntaxonomy of pre foresty and steppic groupings in arid Algeria. Characterized by a floristic diversity and a high variability of environmental conditions, the area strenches upon twenty millions hectares.

The author, concerning the vegetation enphasizes upon the distinct paralelism between, on the one hand, the ditribution of the physionomical types and on the other hand, the global aridity of climate, the geomorphological types and the soil conditions. The various studies of syntaxonomy within the ten past years did not come to a satisfactory diagnosis. That seems due to the specific structuration of groupings imbricated in a real mosaic integrating the two communities of perrenial and annual plants. This structuration being taken into account allows KAABECHE (1990) to propose, temporary, a more satisfactory diagnosis for each of the two groupings separating the annual and the perenial components.

KEY WORDS : Algeria - steppe - plant ecology - plant sociology

*Professeur à l'U.S.T.H.B - Fax (02) 76.43.11 - BP. 32
El Alia - BAB EZZOUAR - ALGER

CARACTERISTIQUES DU MILIEU ET DETERMINISME DE LA VEGETATION

Le paysage des Hautes Plaines est par excellence celui des formations steppiques à base d'Alfa, Armoise blanche et sparte regroupées le plus souvent en mosaïques. Ce véritable complexe occupe plus de 60% des 20 millions d'ha de la zone steppique de l'ALGERIE du Nord.

Du point de vue économique, cette zone reste le support vital de l'élevage ovin et de l'exploitation des nappes alfatières.

Du point de vue phytogéographique, du Nord au Sud et d'Ouest en Est, elle assure la transition entre d'une part les flores méditerranéenne et saharo-sindiennne et d'autre part, les flores occidentale et orientale. A cette diversité floristique s'ajoute une grande variabilité des conditions du milieu. C'est ainsi que, du point de vue bioclimatique (figure 1) et au sens de EMBERGER, on y rencontre les trois étages semi-aride, aride et saharien.

Si l'on considère le Sud Oranais et le Sud Algérois, l'étage dominant est l'aride, variante à hivers frais, couvrant presque la totalité des Hautes Plaines. L'étage aride variante à hivers froids, apparait sur les piémonts de l'Atlas saharien et se continue à l'Ouest entre Mecheria et El-Aricha. Néanmoins, les sommets de l'Atlas Saharien et les versants Nord, sont situés sous bio-climat semi-aride variante à hivers froids. Cet étage se retrouve également sur les sommets de quelques reliefs isolés dans les Hautes Plaines.

Dans le Sud constantinois, la dominante est surtout semi-aride frais à doux avec le subhumide froid au sommet des Djebels ; l'aride doux, avance profondément vers le Nord dans la région de Bou-Saâda.

Plus au sud, dans les deux cas, nous passons à l'étage saharien frais et doux.

Du point de vue géologique et lithologique, les Hautes Plaines sont formées essentiellement par le Tertiaire Continental qui se présente généralement sous forme de matériaux meubles (argiles sableuses) auxquels se superposent des matériaux consolidés : calcaires lacustres, conglomérats et croûte calcaire.

Pour l'Atlas saharien, le faciès gréseux, celui surtout du Jurassique et du Crétacé inférieur prédomine particulièrement à l'Ouest alors qu'à l'Est on retrouve surtout des calcaires, des marnes et des marnes calcaires du Crétacé supérieur et du Paléocène.

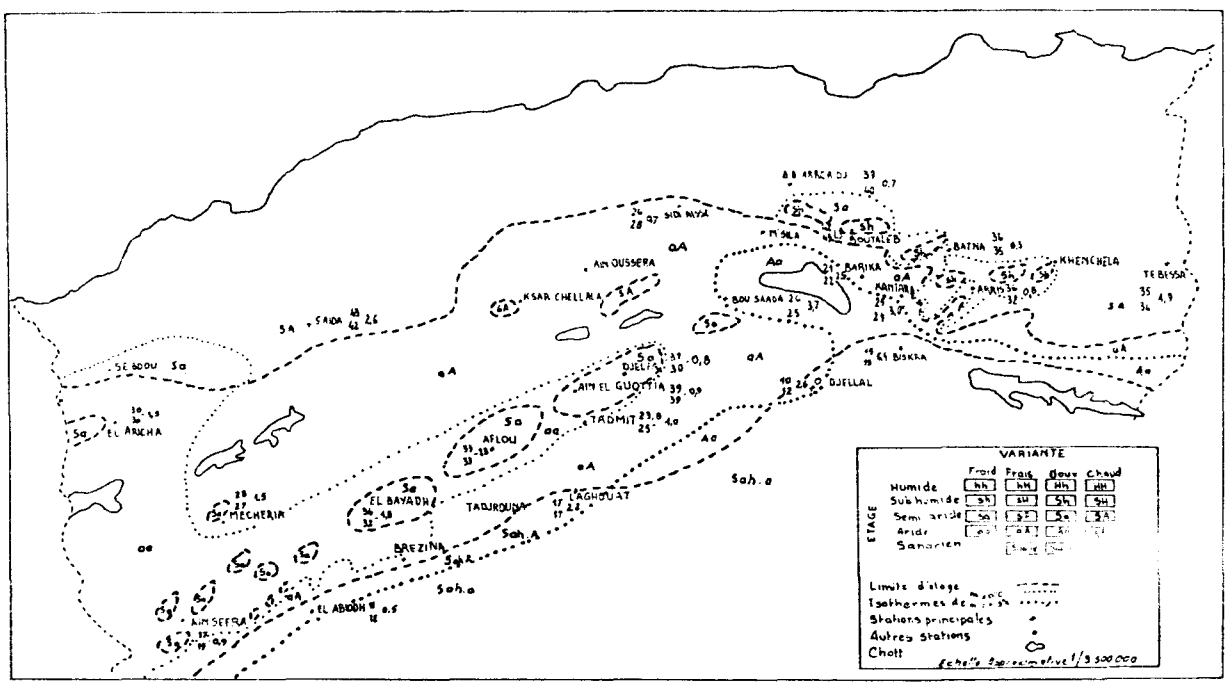


Figure 1.- Carte bioclimatique de l'Algérie steppique, d'après P. STEWART (1974), légèrement modifié par DJEBAILI (1976)

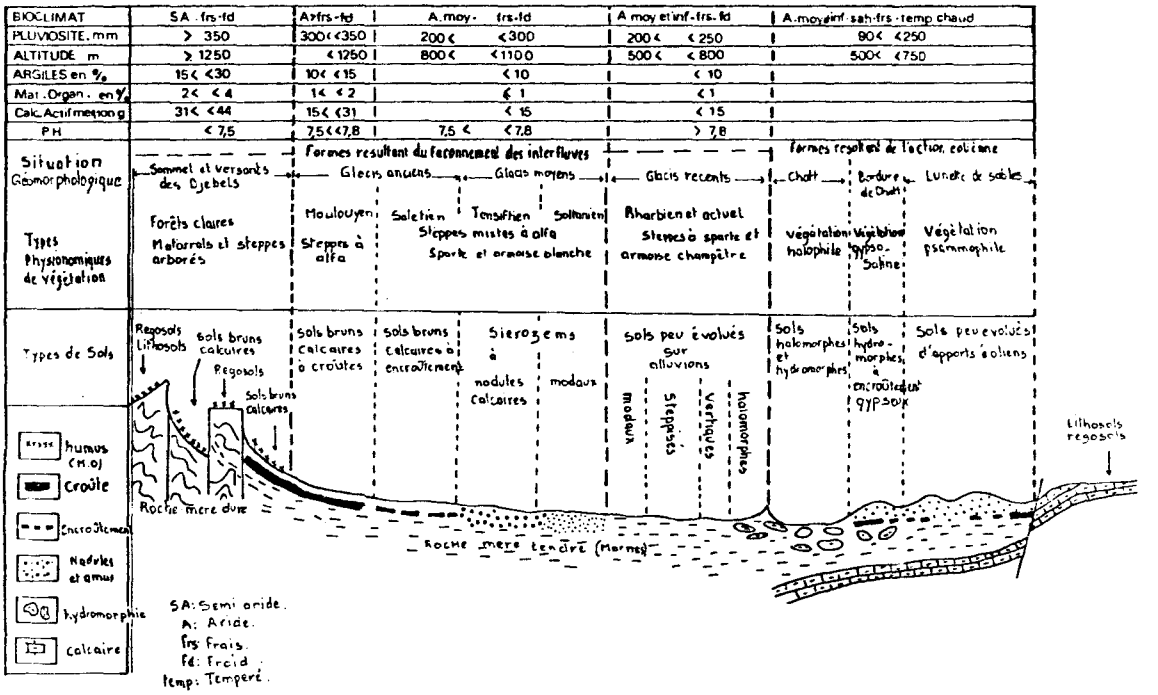


Figure 2.- Toposéquence théorique illustrant les correspondances entre variables écologiques et types physionomiques de végétation

Du point de vue géomorphologique, ne pouvant donner ici une présentation détaillée, nous renvoyons aux travaux de DJEBAILI (1978) et POUGET (1979). Cependant, nous en soulignerons les principaux traits.

C'est ainsi que nous distinguerons :

- Les reliefs, localisés surtout au niveau de l'Atlas Saharien, de quelques djebels orientés vers les chotts et les Monts de Némentchas. La forme des versants varie en fonction de la dureté du substratum géologique ;

- Les glacis qui peuvent être classés en fonction de leur âge (glacis du Quaternaire ancien, moyen et récent, l'encroûtement calcaire étant d'autant plus important que le glacis est ancien) ou de l'importance du matériel détritique qui les recouvre (glacis d'érosion, glacis de couverture) ;

- Les dépressions qui sont ouvertes (talwegs) ou fermées ; dans ce dernier cas, nous distinguons celles non salées (dayas) de celles à sols gypso-salins (mekmenes, chotts) ;

- Les accumulations éoliennes qui, en fonction de l'importance des dépôts se répartissent en piégeages sableux, micro-dunes, dunes.

Quand au déterminisme de la végétation, comme le montre la toposéquence théorique (figure 2), il y a un net parallélisme entre la distribution des types physionomiques, l'aridité globale du climat, les formes géomorphologiques et les caractères édaphiques.

DIAGNOSE PHYTOSOCIOLOGIQUE

En Algérie, les travaux de type phytosociologique relatifs aux groupements steppiques remontent à MAIRE (1926), KILLIAN (1950), DUBUIS, SIMONEAU (1954), OZENDA (1954). La phytoécologie et la phytosociologie de ces mêmes groupements connurent un développement conséquent durant les deux dernières décennies avec notamment les travaux de LE HOUEROU (1969), CELLES (1975), MANIERE (1975), DJEBAILI (1978, 1982), LAZARE et ROUX (1979), POUGET (1980), ABDELKRIM (1984), BOUZENOUNE (1984), AIDOUD (1983) et KAABECHE (1990).

Ces auteurs ont décrit des unités syntaxonomiques mais le cadre général notamment celui des unités de rang supérieur à l'alliance reste à préciser. Il relève d'une synthèse portant sur tous les groupements steppiques du Maghreb. A noter que, dans la péninsule Ibérique, du fait de la similitude floristique entre les steppes du centre

de l'Espagne et celles du Maghreb, BRAUN-BLANQUET et DE BOLOS (1954, 1957) ont proposé de rattacher les groupements steppiques maurétaniens à un ordre nouveau des ***Lygeo-Stipetalia*** rattaché aux ***Thero-Brachypodietea,*** BRAUN-BLANQUET (1947).

Il faut rappeler qu'au plan dynamique il est admis par de nombreux auteurs que les formations steppiques découlent de la dégradation des formations forestières et préforestières répandues sur l'Atlas Saharien.

1. Les groupements préforestiers de l'Atlas Saharien

La flore de ces formations est essentiellement méditerranéenne, mais dans sa variante la plus xérique. Au plan phytosociologique leur rattachement aux ***Ononido-Rosmarinetea*** est admis par de nombreux auteurs notamment LE HOUEROU (1969), CELLES (1975) et DJEBAILI (1978). Ce dernier (figure 3) a décrit une alliance à *Pinus halepensis* et *Quercus ilex* répandue sur les sommets de l'Atlas Saharien en ambiance macroclimatique correspondant au semi-aride à hivers froids.

Il y rattache deux associations :

- Celle à *Phillyrea augustifolia* subsp. *media* et *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *suffruticosum* répandue dans les forêts denses où régne une ambiance sylvatique correspondant au semi-aride supérieur voire au sub-humide à hivers froid et frais. Selon le degré d'ouverture du couvert végétal, la nature lithologique et l'altitude, il y décrit deux sous associations.

- Celle à *Pinus halepensis* et *Juniperus phoenicea* colonisant les mi-versants d'exposition Sud-Est où régne le semi-aride ou l'aride supérieur à hivers froids et frais. Il lui rattache l'association à *Coronilla juncea* subsp. *pomelii* et *Centaurea incana* subsp. *amourensis* répandue dans les steppes arborées ouvertes à base de *Stipa tenacissima* et *Launaea acanthoclada* avec ici et là quelques pieds de *Juniperus phoenicea,* le plus souvent sous forme de nanophanérophyte. Selon le niveau altidutinal et la nature lithologique il y décrit quatre sous-associations.

2. Les groupements à *Stipa tenacissima*

Les groupements à alfa s'étendent sur plus de 4 millions d'ha. De par la grande amplitude écologique de *Stipa tenacissima* qui se développe depuis le semi-aride jusque dans le saharien, à des altitudes variant de 450 à 1800 m aussi bien sur les Hautes Plaines que sur les versants de l'Atlas saharien, ces groupements se particularisent par le fait que *Stipa tenacissima* retenue comme caractéristique de l'alliance précédente, présente également des classes de présence élevées dans les groupements à *Artemisia herba-alba* et *Lygeum spartum*. Ceci a conduit à distinguer deux types d'alfa :

* Un alfa forestier issu de la dégradation des forêts xérophiles marquées par un cortège floristique accompagné de nombreuses reliques forestières répandues entre 1200 et 1600 m d'altitude, dans le semi-aride froid et sur des sols généralement plus profonds et plus riches en matière organique.

* Un alfa steppique caractérisé par l'absence d'espèces forestières. Là, en absence d'un couvert forestier protecteur et d'un sol humifère l'Alfa ne se régènère plus que par semis naturels.

En conséquence, les groupements à alfa ne constituent qu'un stade de transition entre les steppes arborées et les steppes à armoise et sparte.

3. Les groupements à *Artemisia herba-alba* et *Lygeum spartum*

Les groupements à armoise blanche avec 3 millions d'ha. et ceux à sparte avec environ 2 million d'ha dominent le paysage steppique de l'étage aride. Les premiers groupements sont essentiellement répandus dans les dépressions non salées, sur les glacis à sols limoneux et à ruissellement important du fait de la présence à la surface du sol d'une pellicule de glaçage. Quant aux seconds groupements, ils colonisent de préférence les glacis encroûtés recouverts généralement d'un léger voile éolien avec parfois des traces de gypse. Ces derniers par l'intermédiaire de leur faciès sableux assurent la transition avec les groupements psammophiles.

Au plan phytosociologique DJEBAILI (1978) rattache ces groupements à l'alliance à *Artemisia herba-alba* et *Plantago albicans* à laquelle il rattache deux associations :

* La première à *Lygeum spartum* et *Noea mucronata* colonise de préférence les glacis à sols limono-sableux situés à une altitude moyenne égale à 900 m. Sur sols squelettiques à croûte calcaire avec des traces de gypse apparaît la sous-association à *Sclerocaryopsis spinocarpos*.

* La seconde à *Lygeum spartum* et *Cutandia divaricata* avec de nombreuses psammophiles est liée aux glacis sur sols à texture plus sableuse

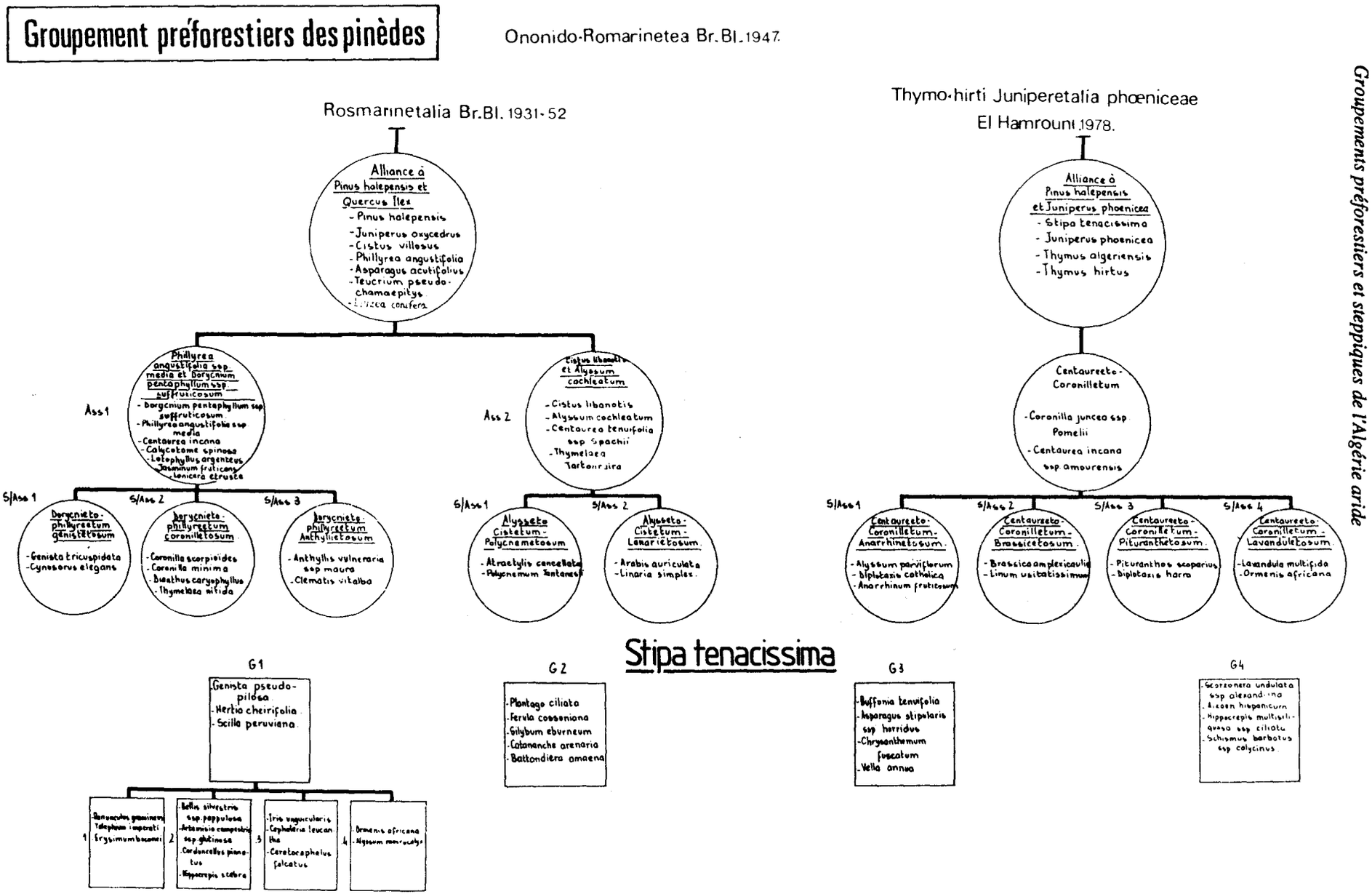


Figure 3 (première partie). - Diagnose phytosociologique des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride (DJEBAILI, 1978)

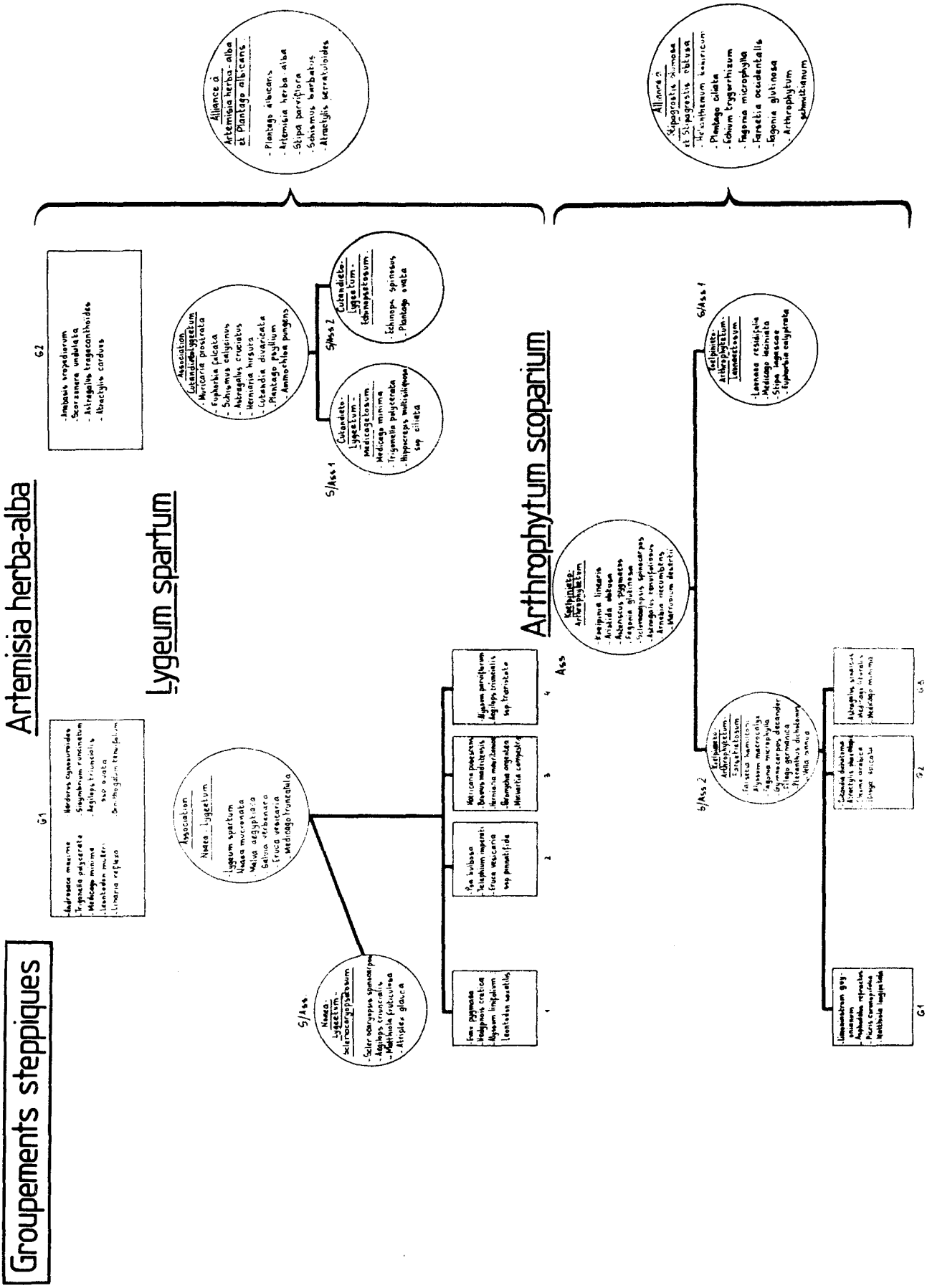


Figure 3 (deuxième partie).- Diagnose phytosociologique des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride (DJEBAILI, 1978)

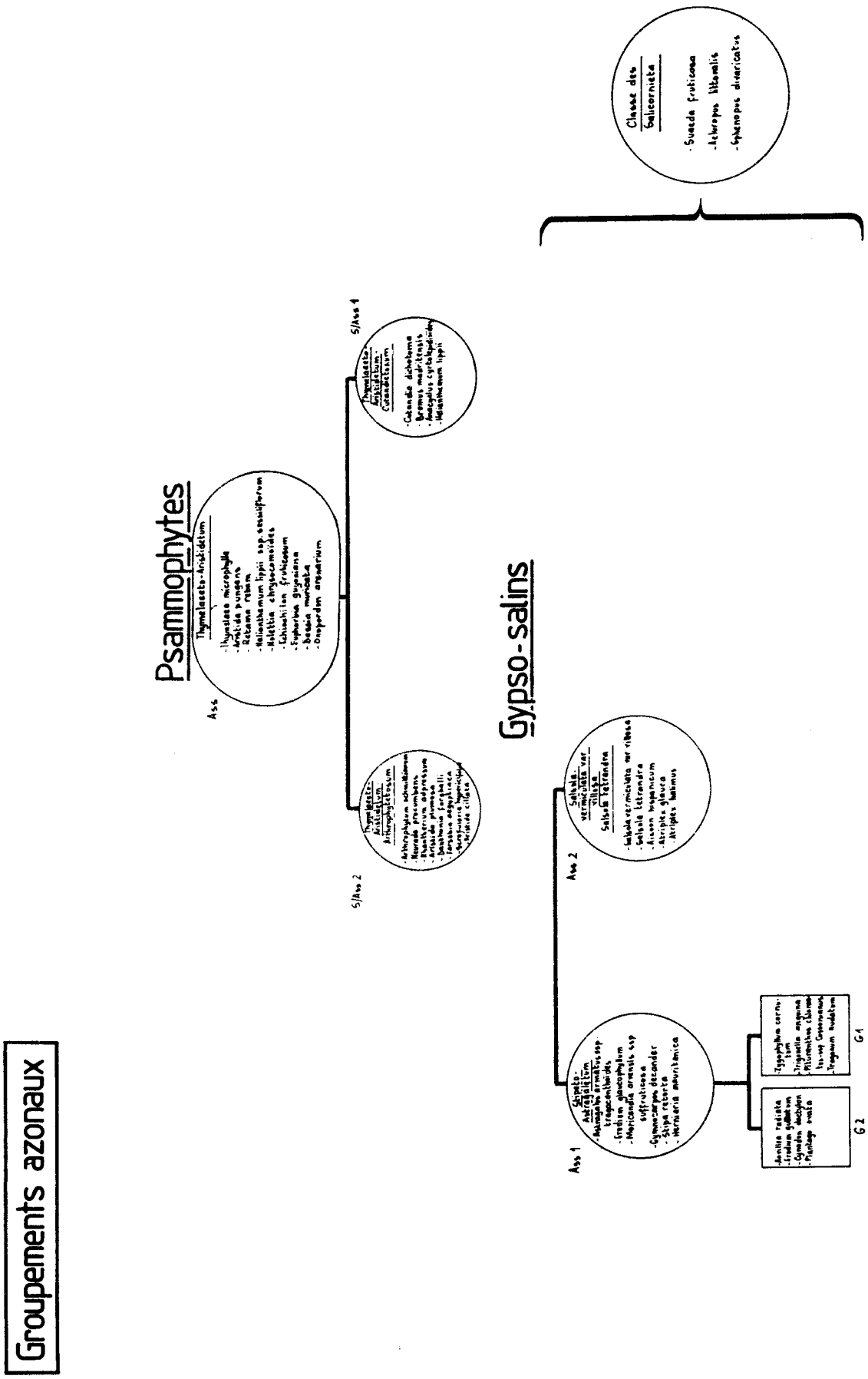


Figure 3 (troisième partie).- Diagnose phytosociologique des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride (DJEBAILI, 1978)

et aux dépots sablonneux des pieds de djebels.

La sous association à *Medicago minima* se développe dans les dépressions limoneuses.

Au pied des djebels à substrat gréseux apparaît la sous-association à *Echinops spinosus*.

Plus récemment AIDOUD (1983) a présenté une diagnose phytosociologique plus détaillée sur les groupements de l'aride et du semi-aride dans le Sud Oranais. L'auteur rattache ces groupements au ***Lygeo-stipetalia*** BRAUN BLANQUET et DE BOLOS (1957) enrichi par l'apport du cortège floristique spécifique au Maghreb, avec de nombreuses thérophytes et psammophytes telles : *Ammochloa pungens, Cutandia divaricata* et *Schismus barbatus*.

Les groupements mixtes à *Artemisia herba-alba* et *Noaea mucronata* et ceux à *Lygeum spartum* et *Atractylis serrratuloïdes* sont rattachés à l'alliance à *Artemisia herba-alba* et *Noaea mucronata* caractérisée par l'importance des chamephytes et la présense d'espèces de l'élément irano-touranien.

Sur les glacis du quaternaire moyen et ancien à croûte calcaire et sur sols peu profonds à texture fine se développe l'association à *Noaea mucronata* et *Artemisia herba-alba* avec deux sous-associations :

- La sous-association à *Atractylis serratuloïdes,* suite au surpâturage, est marquée par l'importance des thérophytes et des saharo-sindiennes et moins de méditerranéennes se développant sur des sols peu profonds à texture limino sableuse.

La dégradation plus accentuée des groupements à *Artemisia herba-alba* est soulignée par la présence de la sous-association à *Poa bulbosa* marquée par la présence de nombreuses géophytes.

- Quant aux groupements à *Lygeum spartum* et *Stipa tenacissima* et ceux à *Lygeum spartum* et *Thymelaea microphylla,* AIDOUD (1983) les rattache à une nouvelle alliance à *Astragalus cruciatus* et *Muricaria prostrata* dont le cortège floristique est marqué par une plus grande richesse en thérophytes et l'importance des saharo-sindiennes. C'est à cette alliance que se rattache l'association la plus septentrionale à *Hippocrepis bicontorta* et *Hedysarum spinosissimum* décrite par LAZARE et ROUX (1979)

Suite aux cultures et au surpâturage, sur les dépôts sableux liés à la déflation, se développe la sous-association à *Eruca vesicaria* découlant de la dégradation des groupements à *Lygeum spartum* et *Stipa tenacissima* relictuel.

La sous-association à *Thymelaea microphylla* colonise les dépôts sableux plus ou moins importants et relativement plus récents.

Il est à rappeler que la difficulté d'aboutir à un cadre syntaxonomique cohérent semble essentiellement due à l'intrication en une véritable mosaïque des deux communautés «vivaces» et «annuelles». Celles-ci constituent en fait, des groupements complexes ayant valeur de phytocénoses sensu GUINOCHET (1973). C'est précisément la prise en compte de cette structuration spécifique qui a permis à KAABECHE (1990) de proposer une diagnose phytosociologique pour les phytocénose préforestières du semi-aride et pour les phytocénoses steppiques de l'aride.

Sur le tableau 1, les groupements vivaces steppiques maghrébins de l'aride sont rattachés au ***Lygeo-stipetea*** de RIVAS-MARTINEZ (1977) avec un lot d'espèces (*) de cette classe ou celles signalées comme caractéristiques (+) d'unités supérieures par LE HOUEROU (1969) ; CELLES (1975) ; DJEBAILI (1978).

Une sous-classe, l'***Atractylenea-serratuloides***, caractérisée par un lot d'espèces absentes dans les steppes ibériques, est proposée comme spécifique aux groupements vivaces, steppiques maghrébins de l'aride.

Le ***Stipetalia tenacissimae***, nouvel ordre caractérisé par un lot d'espèces d'amplitude plus large s'infiltrant dans le saharien regroupe l'ensemble des groupements vivaces steppiques du Maghreb. Ceux à alfa pur et ceux des steppes arborées sont réunis dans une nouvelle alliance la ***Stipo-Launaeion Acanthocladae.***

Les groupements mixtes à armoise blanche et sparte restent rattachés au ***Noaeo-Mucronatae-Artemision-Herba-Albae*** AIDOUD-LOUNIS (1983)

Sur le tableau 2, les groupements annuels therophytiques se rattachent au ***Tuberarietea guittatae*** de RIVAS-MARTINEZ (1977) mais enrichi par un lot d'espèces couvrant les deux régions méditerranéenne et saharo-arabique.

Le ***Brachypodietalia distachyae*** de RIVAS-MARTINEZ (1977) semble plus spécifique aux groupements des bioclimats arides et semi-arides. Cet ordre couvre trois alliances :

- Le ***Therobrachypodion (Trachynion distachyae)*** de BRAUN-BLANQUET (1952) et RIVAS-

MARTINEZ (1977) regroupe l'ensemble des groupements maghrébins préforestiers, matorrals et steppes arborées à base d'alfa et ayant des affinités avec les ***Ononido Rosmarinetea*** de BRAUN-BLANQUET (1947).

Les groupements annuels et thérophytiques des steppes à Alfa pur sont rattachés à une nouvelle alliance : le ***Scabiosion - stellatae.***

Enfin, ceux des steppes à Armoise blanche et à Sparte se rattachent au ***Lonchophorion capiomontanae*** nouvelle alliance.

BIBLIOGRAPHIE

ABDELKRIM H., 1984 - Approche phytoécologique et phytosociologique de quelques nappes alfatières de la région de Djelfa et Tébessa. Thèse de Magister, Int. Nat. Agron., Alger, 128 p. + Ann.

AIDOUD LOUNIS F., 1983 - Contribution à la connaissance des groupements à sparte (*Lygeum spartum* L.) des Hauts Plateaux Sud-Oranais ; étude phytoécologique et syntaxonomique. Thèse 3ème cycle, Univ. Sci. Technol. H. BOUMEDIENE, ALGER, 253 p. + Ann.

BOUZENOUNE A., 1984 - Etude phytogéographique et phytosociologique des groupements végétaux du Sud-Oranais. (Wilaya Saida). Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Sci. Technol. H. BOUMEDIENE, ALGER, 225 p. + ann.

BRAUN-BLANQUET J. et DE BOLOS O., 1957 - Les groupements végétaux du bassin moyen de l'Ebre et leur dynamisme. Ann. Estac ; Exp. de Aula dei, 5 (1-4), 266 p., + tabl. h.t.

BRAUN-BLANQUET J. et BOLOS O., 1954 - Datos sobre las communidates terofiticas de Las Lanuras del Ebro medio. Collect. Bot. (Barc.), 4, 235-242.

BRAUN-BLANQUET J., 1949 - Premier aperçu phytosociologique du Sahara tunisien. Mém. H. sér. Soc. Hist. Afr. Nord, IV, 3, 182-194.

BRAUN-BLANQUET J., 1952 - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S, Montpellier, 297 p. + l. h.t.

CELLES J.C., 1975 - Contribution à l'étude de la végétation des confins saharo-constantinois (ALGERIE). Thèse Doct., Univ., Nice, 366 p. + ann.

DJEBAILI S., 1978 - Recherches phytoécologiques et phytosociologiques sur la végétation des Hautes Plaines steppiques et de l'Atlas Saharien Algérien. Thèse Doct., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 229 p. + ann.

DJEBAILI S., ACHOUR H., AIDOUD F. et KHELIFI H., 1982 - Groupes écologiques édaphiques dans les formation steppiques du Sud-Oranais. Biocenoses, 1(1), 8 - 59.

DUBUIS A. et SIMONNEAU P., 1954 - Contribution à l'étude de la végétation d'Aïn Skhouna (Chott Chergui Oriental) S.E.S., Alger, 124.

GUINOCHET M., 1973 - Phytosociologie, Masson, Paris, 277 p.

KAABECHE M., 1990 - Les groupements végétaux de la région de Bou Saâda (ALGERIE). Essai de synthèse sur la végétation steppique du Maghreb. Thèse Doct., Univ. - Paris-Sud, Centre Orsay, 104 p. + Ann.

KILLIAN Ch., 1954 - Plantes fourragères types des Hautes Plaines Algériennes : leur rôle particulier en période sèche. Ann. Amélior. Plant. Paris, 4, 505-527.

LAZARE J.J. et ROUX G., 1979 - Quelques groupements végétaux des Hauts Plateaux au Sud-Ouest de Bou-Saâda (Algérie). Doc. Phytosociol. N.S. IV, 585-596.

LE HOUEROU H.N, 1969 - La végétation de la Tunisie steppique. Ann. Inst. Nat. Agron. Tunis, 42 (5), 624 p.

MAIRE R., 1926 - Carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie (Notice). Baconnier, Alger, 78 p.

MANIERE R., 1957 - Approche phytoécologique et phytosociologique de la Steppe à *Rhanterium suaveolens*. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Nice, 140 p.

OZENDA P., 1954 - Observation sur la végétation d'une région semi-aride : les Hauts-Plateaux du Sud-Algérois. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, 45 (3-4), 189-223.

POUGET, 1973 - Les relations sol-végétation dans les steppes du Sud algérois. Travaux Doc. ORSTOM, 116. Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille 1979, 555 p.

RIVAS-MARTINEZ S., 1977 - Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de l'Europe occidentale. In : La végétation des pelouses sèches à thérophytes. Coll. Phytos., Vol. VI, 55-71.

Tableau 1

Groupement du *Lygeo-Stipetea* Rivas-Martinez 1977

Espèces exclusives de l'Ereapyro-Lygeion Br.-Bl. et O. de Bolos 1957						
Euphorbia humifusa	VI	.	.	.	.	.
Brachypodium ramosum	V	.	.	.	.	.
Asphodelus fistulosus	III	.	.	.	.	.
Valerianella multidentata	III	.	.	.	.	.
Allium sphaerocephalum	III	.	.	.	.	.
Convolvulus lineatus	III	.	.	.	.	.
Gypsophila hispanica	III	.	.	.	.	.
Agropyron cristatum	III	.	.	.	.	.
Campanula erinus	II	.	.	.	.	.
Camphorosma monspeliaca	II	.	.	.	.	.
Thymus vulgaris	II	.	.	.	.	.
Thymus zygis	II	.	.	.	.	.
Helianthemum squamatum	II	.	.	.	.	.
Teucrium gnaphalodes	II	.	.	.	.	.
Phlomis lychnitis	I	.	.	.	.	.
Ononis pusilla	I	.	.	.	.	.
Reseda phyteuma	I	.	.	.	.	.
Caractéristiques de l'Atracylion babelii Quezel 1965						
Launaea arborescens	.	IV	I	.	.	.
Limoniastrum feei	.	IV	I	.	.	.
Carduncellus duvauxii	.	II	II	.	.	.
Atractylis babelii	.	II	I	.	.	.
Cymbopogon schoenanthus	.	II	I	.	.	.
Fagonia longispina	.	II	.	.	.	.
Centaurea maroccana	.	I	.	.	.	.
Perralderia coronopifolia	.	I	.	.	.	.
Trichodesma calcaratum	.	I	.	.	.	.
Centaurea pungens	.	I	.	.	.	.
Fagonia zilloides	.	I	.	.	.	.
Caractéristiques du Thymeleao-Herniarion Quezel 1965						
Thymelaea microphylla	.	.	VI	.	I	I
Herniaria fontanesii	.	.	III	1	.	.
Pituranthos chloranthus	.	.	II	.	I	I
Fagonia kahirina	.	.	I	.	I	.
Aristida papposa	.	.	I	.	.	I
Aristida plumosa	.	.	I	.	.	.
Oudneya africana	.	.	I	.	.	.
Anthyllis sericea	.	.	I	.	.	.
Fagonia olivieri	.	.	I	.	I	.
Helianthemum confertum	.	.	I	.	.	.
Caractéristiques des Gymnocarpo-Arthrophytetalia scopariae Ord. Nov.						
Arthrophytum scoparium	.	IV	VI	.	I	.
Gymnocarpos decander	.	IV	V	.	I	I
Linaria aegyptiaca	.	V	I	.	I	I
Echium trygorrhizum	.	III	II	.	.	I
Antirrhinum ramosissimum	.	III	II	.	.	.
Aristida obtusa	.	III	II	.	I	.
Helianthemum kairicum	I	II	IV	.	.	I
Helianthemum ellipticum	.	II	I	.	.	.
Aristida caerulescens	.	.	I	.	I	.
Caractéristiques transgressives des Asterisco-Forsskhaletea Quezel 1965						
Farsetia hamiltonii	.	IV	III	.	.	.
Asteriscus graveolens	.	V	I	.	.	.
Farsetia aegyptiaca	.	II	I	.	.	.
Forskholea tenacissima	.	I	I	.	.	.
Reseda villosa	.	I	.	.	.	.

Caractéristiques du Stipo-Launaeion acanthocladae St. nov.

Launaea acanthoclada	.	II	I	V	I	I
Pallenis spinosa	.	I	.	II	I	.
Caralluma europaea	.	.	.	I	.	.
Oropetium africanum	.	.	.	I	.	.

Caractéristiques de l'alliance à Artemisia campestris et Lavandula multifida Le Houerou 1969

Artemisia campestris	.	.	I	I	VII	III
Lavandula multifida	.	.	I	I	III	.
Carduncellus pinnatus	.	.	.	.	II	I
Rhaponticum acaule	.	.	.	.	II	I
Alkanna tinctoria	.	.	.	.	II	I
Convolvulus cantabricus	.	.	.	.	II	.
Eragrostis papposa	.	.	.	.	II	.

Caractéristiques du Noaeo mucronatae mucronatae-Artemision herba-albae Aidoud-Lounis 1984

Noaea mucronata	.	.	I	I	I	IV
Centaurea acaulis	.	.	.	.	I	I
Marrubium supinum	.	.	.	.	.	I
Telephium imperati	.	.	.	.	.	I
Telephium sphaerospermum	.	.	.	.	.	I
Thesium mauritanicum	.	.	.	.	.	I

Caractéristiques des Stipetalia tenacissimae ord. nov.

Stipa tenacissima	.	I	I	II	III	IV
Helianthemum virgatum	.	.	I	II	III	III
Iris sisyrinchium	.	.	I	I	I	II
Poa bulbosa	I	.	.	I	II	I
Astragalus tenuifoliosus	.	.	I	I	I	I
Astragalus incanus	.	.	I	I	I	I
Paronychia argentea	.	.	I	I	I	I
Allium cupani	.	.	.	I	I	I
Centaurea tenuifolia	.	.	.	I	I	I
Podospermum laciniatum	.	.	.	I	I	I

Caractéristiques des Atractylenea serratuloidis

Helianthemum lippii	.	VI	III	I	III	I
Paronychia arabica	.	IV	II	I	II	II
Atractylis serratuloides	.	II	V	II	V	IV
Scorzonera undulata	.	II	I	III	I	II
Salvia aegyptiaca	.	II	I	I	II	II
Argyrolobium uniflorum	.	I	II	I	III	I
Helianthemum hirtum	.	I	I	III	III	IV
Anabasis oropediorum	.	.	II	I	I	III
Moricandia arvensis	.	I	I	I	I	I
Atractylis carduus	.	I	I	I	I	I

Caractéristiques des Lygeo-Stipetea Riv. Mart. 1977 em.

Plantago albicans	VIII	I	III	IV	VIII	VI
Artemisia herba-alba	V	IV	V	V	V	VII
Lygeum spartum	VII	.	II	II	III	VI
Stipa lagascae	VI	.	I	I	I	I
Stipa parviflora	III	I	IV	III	V	VII
Dactylis glomerata	VI	.	.	V	III	I
Paronychia capitata	I	I	I	V	III	II
Salvia verbenaca	III	.	I	I	I	III
Atractylis humilis	II	.	I	III	III	III
Stipa barbata	II	.	I	I	I	I

Tableau 2

Groupements du ***Tuberarietea guttatae*** Rivas-Martinez 1977

aA : Groupements hispaniques
aB : Groupements maghrébins sahariens
aC : Groupements maghrébins arides et semi-arides
aD : Groupements maghrébins océaniques

Ensembles	.		.	-	a	-	.						
	a	a	a	-	D	-	a	a	a	-	A	-	a
	B	B	B	-		-	C	C	C	-	A	-	C
Groupes	1	2	3	-	.	-	3	4	2	-	.	-	1
Caractéristiques de l'association à Briocchia cinerea et Plantago tunetana Guinochet 1951													
Centaurea furfuracea	I	VII	.	.	.	.	.	.	.				
Astragalus gyzensis	I	V	.	.	.	.	.	.	.				
Ammodaucus leuchotrichus	.	VI	.	.	.	.	.	.	.				
Brocchia cinerea	.	II	.	.	I	.	.	.	.				
Caractéristiques du Trigonello-Althaeetum ludwigii Lemée 1953 ea													
Morettia canescens	.	.	VI	.	.	I	.	.	I				
Linaria peltieri	.	.	III	.	.	.	.	.	.				
Astragalus corrugatus	.	.	III	.	.	.	.	.	.				
Reseda villosa	.	.	III	.	.	.	.	.	.				
Aristida adscencionis	.	.	II	II	.	I	.	.	.				
Lotononis dichotoma	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Althaea ludwigii	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Matthiola maroccana	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Senecio flavus	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Trigonella anguina	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Volutaria leucantha	.	.	II	.	.	.	.	.	.				
Caractéristiques de l'Echieto-Selenion villosae Lemée 1953													
Silene villosa	II	III	IV	.	.	.	.	.	.				
Euphorbia cornuta	II	III	III	.	.	.	.	.	.				
Savignya parviflora	.	VI	III	.	.	.	.	.	.				
Asphodelus refractus	.	V	III	.	.	I	.	.	.				
Neurada procumbens	.	III	IV	II	.	.	.	.	.				
Cleome arabica	.	II	III	.	.	I	.	.	.				
Atractylis delicatula	.	II	III	.	.	I	.	.	.				
Picris coronopifolia	.	I	V	II	.	I	.	.	.				
Caractéristiques d'association et d'alliance à Crassula muscosa Négre 1959													
Leysera leyseroides	.	.	I	III	.	.	.	.	I				
Vulpia geniculata	.	.	.	III	.	.	.	.	.				
Anacyclus maroccanus	.	.	.	III	.	.	.	.	.				
Spergula rubra	.	.	.	II	.	.	.	.	.				
Nardurus halleri	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Crassula muscosa	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Linaria bipartita	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Brachyapium involucratum	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Filago heterantha	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Lotus arenarius	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Sideritis cossoniana	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Evacidium discolor	.	.	.	I	.	.	.	.	.				
Caractéristiques d'association à Medicago truncatula et Astragalus cruciatus ass. nov.													
Medicago truncatula	.	.	.	.	III	I	I	.	II				
Astragalus cruciatus	.	.	I	.	III	II	I	.	III				
Sclerocaryopsis spinocarpos	.	I	.	.	II	II	I	.	I				
Herniaria hirsuta	.	I	.	.	II	I	I	.	I				
Caractéristiques de l'Hippocrepido-Hedysaretum Lazare et Roux 1979													
Anacyclus cyrtolepidioides	.	II	I	.	IV	III	.	.	III				
Erodium triangulare	I	I	I	I	III	II	I	.	I				
Hedysarum spinosissimum	.	.	.	.	III	I	.	.	III				
Hippocrepis bicontorta	.	.	I	.	II	I	I	.	I				

Caractéristiques du Scabiosion stellatae all. Nov.

Scabiosa stellata	.	.	I	I	VI	I	I	III	III
Koeleria pubescens	.	.	I	.	VI	II	I	.	IV
Hippocrepis unisiliquosa	.	.	.	.	IV	I	I	.	I
Reichardia tingitana	.	.	I	.	III	I	I	.	III

Caractéristiques d'association à Limonium thouini et Astragalus sinaicus ass. Nov.

Limonium sinuatum	.	.	I	I	I	I	I	I	III
Astragalus sinaicus	.	I	.	.	I	II	.	.	I
Arnebia decumbens	.	.	I	.	I	II	.	.	.
Limonium thouini	.	.	.	.	.	II	.	.	I

Caractéristiques de l'association à Nonnaea micrantha ass. Nov.

Nonnaea micrantha	.	.	.	.	I	IV	.	I	I
Scabiosa arenaria	.	.	.	.	II	II	.	.	I
Hedysarum carnosum	I	.	.	.	.	II	.	.	.
Filago exigua	.	.	.	.	.	II	.	.	.

Caractéristiques du Lonchophorion capiomontianae all. Nov.

Lonchophora capiomontiana	.	.	.	.	I	IV	.	.	I
Malva aegyptiaca	.	.	.	.	I	IV	.	I	I
Muricaria prostrata	.	.	.	.	I	III	.	.	I
Cutandia divaricata	.	.	.	.	I	I	.	.	I
Astragalus hamosus	.	.	.	.	I	I	.	.	I

Caractéristiques de l'association à Minuartia montana ass. Nov.

Minuartia montana	.	.	.	.	.	.	IV	.	I
Helianthemum apertum	.	.	.	.	.	I	.	.	.
Sideritis montana	.	.	.	.	.	III	.	IV	I
Alyssum scutigerum	.	.	.	.	.	II	.	.	I

Caractéristiques du Lygeeto-Stipetum lagascae et de l'Eregyro-Lygeetum Br-Bl. et O de Bolos 1957

Rochelia disperma	.	.	.	.	.	I	I	IV	I
Wangenhelmia lima	.	.	.	.	.	.	I	V	.
Ziziphora hispanica	.	.	.	.	.	.	I	II	I
Chaenorhinum minus	.	.	.	.	.	I	.	III	.
Trisetum paniceum	.	.	.	.	.	.	.	II	.
Trosetaroa cavanillesii	.	.	.	.	.	.	.	II	.
Astragamis epiglotis	.	.	.	.	.	.	.	II	.
Campanula fastigiata	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Caractéristiques du Théro-Brachypodion (Trachynion distachyae Br.-Bl.) et O de Bolos 1957

Euphorbia falcata	.	.	.	I	I	.	III	VIII	III
Euphorbia sulcata	.	.	.	.	.	I	III	VII	I
Minuartia campestris	.	.	.	.	.	I	II	IV	I
Lithospermum apulum	.	.	.	I	.	I	II	IX	I
Callipeltis cuccularia	.	.	.	III	.	.	I	.	I
Hutchinsia petraea	.	.	.	.	.	.	I	I	I
Ononis reclinata	.	.	.	I	I	.	I	I	II
Astragalus stella	.	.	.	.	.	.	.	VI	.

Caractéristiques des Brachypodietalia distachyae Riv.-Mart. 1977

Micropus bombycinus	.	.	.	I	II	II	VI	II	II
Brachypodium distachyum	.	I	I	IV	VI	I	III	VIII	III
Bupleurum semicompostum	.	.	.	I	II	I	III	VII	I
Echinaria capitata	.	.	.	I	IV	I	II	VII	I
Atractylis cancellata	.	.	.	II	IV	I	II	I	III
Euphorbia exigua	.	.	II	.	II	I	I	I	I
Linum strictum	.	.	.	.	.	.	I	VII	II
Micropus supinus	.	.	.	.	I	I	.	.	I
Bufonia tenuifolia	.	.	.	.	.	I	I	II	.
Clypeola jonthlaspi	.	.	.	.	.	.	I	V	II
Galium parisiense	.	.	.	.	.	.	I	IV	I
Crucianella patula	.	.	.	.	.	I	.	IV	I
Arabis auriculata	.	.	.	.	.	.	I	II	.
Polygala monspeliaca	.	.	.	.	.	.	.	II	.
Sideritis romana	.	.	.	.	.	.	I	.	II
Valerianella eriocarpa	.	.	.	.	V	I	III	V	I
Xeranthemum inapertum	.	.	.	.	V	.	.	VI	.

Caractéristiques des Tuberarietea guttatae Riv.-Mart. 1977

Hippocrepis multisiliquosa	.	I	II	I	II	I	III	VIII	III
Filago spathulata	.	I	.	.	II	III	III	XI	I
Filago germanica	.	.	II	.	I	I	I	.	III
Medicago minima	.	.	.	.	I	I	II	IX	III
Hedypnois rhagadioloides	.	.	.	.	I	I	II	VI	III
Crucianella angustifolia	.	.	.	II	I	.	II	III	I
Evax pygmaea	.	.	.	.	I	I	I	.	.
Medicago littoralis	.	.	.	.	.	I	.	II	I
Hypochoeris aetnensis	.	.	.	.	.	I	I	.	I
Hypochoeris glabra	.	.	.	.	.	I	I	.	II
Helianthemum ledifolium	.	.	.	.	.	I	I	I	II
Arenaria serpyllifolia	.	.	.	.	.	.	.	V	I
Asterolinun stellatum	.	.	.	.	.	.	.	VII	.
Cerastium pumilum	.	.	.	.	.	.	.	V	.
Helianthemum salicifolium	.	.	.	.	.	.	.	VIII	I
Stipa tortilis	VIII	III	VI	VII	I	IV	I	.	V
Schismus calycinus	II	III	V	I	I	VI	III	I	I
Launaea nudicaulis	IV	I	IV	I	II	II	.	.	.
Asteriscus pygmaeus	VIII	I	V	I	I	I	I	.	.
Echium pycnanthum	II	II	I	I	V	II	II	.	III
Plantago ovata	III	III	II	II	I	II	.	.	II
Eryngium tlicifolium	III	I	V	V	I	I	.	.	II
Chrysanthemum fuscatum	VII	IV	I	I	I	II	.	.	.
Matricaria pubescens	VI	II	VII	I	I	I	.	.	.
Plantago psyllium	.	.	VI	III	I	I	II	IV	I
Eruca vesicaria	IV	.	.	.	III	V	I	IV	III
Calendula aegyptiaca	II	.	II	.	I	II	.	.	.
Filago spicata	.	V	VI	.	.	II	I	.	.
Medicago laciniata	.	II	VI	IV	I	II	.	.	I
Catananche arenaria	.	II	IV	III	.	I	I	.	I
Koelpinia linearis	.	II	II	.	I	II	.	I	III
Launaea resedifolia	.	II	I	.	I	II	.	I	III

Caractéristiques du Psychino-Ceratocnemetum rapistroidis Launaeion nudicaulis El Antri 1985

Scleropoa rigida	.	.	.	.	.	I	I	IX	I
Aizoon hispanicum	.	.	.	.	I	I	.	III	I
Reseda alba	.	.	.	.	.	I	I	.	I
Sonchus oleraceus	.	.	.	.	I	.	.	III	I
Anacyclus tomentosus	.	.	.	.	I	.	.	I	I
Medicago orbicularis	.	.	.	.	I	I	.	.	.
Calendula algeriensis	.	.	.	.	I	.	.	.	III
Psychine stylosa	.	.	.	.	I	.	.	.	III
Diplotaxis catholica	.	.	.	.	I	.	.	.	II
Lolium multiforum	.	.	.	.	I	.	.	.	I
Phalaris minor	.	.	.	.	.	I	.	.	I
Sherardia arvensis	.	.	.	.	.	.	.	IV	I
Lamium amplexicaule	.	.	.	.	.	.	.	I	.
Carlina racemosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Malva hispanica	.	.	.	.	.	.	I	.	.
Ceratocnemum rapistroides	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Cladanthus arabicus	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Diplotaxis assurgens	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Matthiola parviflora	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Picris cupuligera	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Rhagadiolus stellatus	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Spergula flaccida	.	.	.	.	.	.	.	.	I

Caractéristiques des Stellarietea mediae R. TX. et des Secalinetea El Antri 1985

Alyssum campestre	.	.	.	I	I	I	II	V	I
Vicia calcarata	I	.	.	.	I	I	.	.	I
Lolium rigidum	.	.	.	.	I	I	I	.	II
Papaver dubium	.	.	.	.	.	I	I	.	I
Rumex bucephalophorus	.	.	.	.	I	I	.	.	I
Polycarpon tetraphyllum	.	.	.	.	I	I	.	.	I
Scorturus subcatus	.	.	.	.	I	.	.	.	III
Malva parviflora	.	.	.	.	.	I	.	.	I
Delphinium halteratum	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Galium setaceum	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Bunium incrassatum	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Vicia sativa	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Brassica adpressa	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Emex spinosa	.	.	.	.	.	.	.	.	I
Amni majus	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 245-253

A propos de quelques groupements de pelouses halophiles de Corse

Jacques GAMISANS*

RESUME

L'auteur décrit cinq groupements de pelouses halophiles de Corse dont trois sont inédits. Ils sont riches en thérophytes et se rapportent essentiellement à la classe des ***Saginetea maritimae*** et à l'ordre méditerranéen des ***Frankenietalia pulverulentae*** au sein duquel ils individualisent deux alliances particulières.

MOTS-CLES : phytosociologie, pelouses côtières halophiles, Corse

SUMMARY

The author describes five plants communities of halophilous lawns of Corsica, three of which are new. They are dominated by annual plants and they belong mainly to the ***Saginetea maritimae*** class and to the mediterranean order of ***Frankenietalia pulverulentae*** in which they individualize two particular alliances.

KEY WORDS : phytosociology, halophilous coastal lawns, Corsica.

INTRODUCTION

Plusieurs séjours sur le littoral corse entre 1984 et 1990 ont permis d'observer, entre autres, la végétation des pelouses soumises à l'influence maritime (aspersion d'embruns salés, inondation par la mer en cas de fortes tempêtes). Cet article est plus particulièrement consacré à l'étude des pelouses nitro-halophiles riches en annuelles d'une part et, d'autre part, de divers groupements où est présente l'endémique cyrno-sarde *Spergularia macrorhiza*. La nomenclature botanique utilisée est celle qui figure dans GAMISANS (1985).

1. Les pelouses nitro-halophiles riches en annuelles

Trois associations ont pu être distinguées dans ces pelouses qui ne sont pas constantes sur les côtes corses mais sont disséminées en particulier sur le littoral relativement plat (anciennes plateformes d'abrasion marine) comme par exemple le long de la côte comprise entre Campou-moru et le golfe de Ventilegne et dans les régions de Bonifaziu et de Portu-Vecchju, essentiellement sur des substrats granitiques. Elles s'y présentent souvent en mosaïque avec le ***Thymelaeo-Helichrysetum*** et le ***Crithmo-Limonietum*** (voir GAMISANS, 1991) ou bien avec certains groupements de marais salés.

1.1. Le *Polypogonetum subspathacei*, assoc. nov. (holosyntypus relevé n°3, tableau 1)

Le tableau 1 donne la composition floristique de ces pelouses qui se développent sur des terrains assez plats ou en cuvettes, à proximité immédiate (généralement moins de 200 m) de la mer, sur des sols argilo-limoneux à sablo-limoneux, relativement peu épais, humides une grande partie de l'année mais se desséchant complètement en été. Elles sont régulièrement pâturées par les ovins et bovins. Les plantes qui les constituent doivent être adaptées à vivre sur des sols humides en hiver et au printemps (accumulation d'eau de pluie et de mer), desséchés en été, plus ou moins riches en chlorures (embruns,

* Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne
Faculté des Sciences de Saint-Jérôme
13397 Marseille cedex 13

Tableau 1

Polypogonetum subspathacei assoc. nov.

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8
Surface (m2)	25	9	16	2	10	4	10	25
Recouvrement (%)	90	80	70	60	30	50	90	90
Pente (°)	10	0	0	0	0	0	10	0
Altitude (m)	30	5	4	4	2	2	6	2
Caractéristiques de l' association								
Polypogon maritimus subsp. *subspathaceus*	.	12	33	11	.	12	12	12
Bupleurum semicompositum	13	.	11	.	.	.	.	12
Caractéristiques des unités supérieures								
Plantago coronopus subsp. *humilis*	22	11	+	+	11	11	.	33
Parapholis incurva	11	33	.	.	11	22	34	12
Desmazeria marina	11	12	.	.	.	11	22	.
Sagina maritima	+	12	11	11	.	.	.	.
Hainardia cylindrica	.	.	.	.	+	.	.	12
Centaurium tenuiflorum subsp. *acutiflorum*	11	.	+	.	.	.	.	.
Hordeum marinum subsp. *gussoneanum*	.	.	.	.	.	.	.	12
Spergularia heldreichii	.	11	.	.	.	.	.	.
Frankenia laevis	12	22	11	22	12	12	22	.
Spergularia macrorhiza	.	.	22	22	12	12	22	.
Espèces des *Crithmo-Limonietea*								
Lotus cytisoides subsp. *cytisoides*	.	12	.	11	+	+	12	.
Euphorbia pithyusa	+	.	.	.	.	.	.	.
Crithmum maritimum	.	.	.	.	.	+	.	.
Daucus carota subsp. *hispanicus*	.	.	.	+	.	+	.	.
Limonium articulatum	.	.	12	.	.	.	.	.
Senecio bicolor subsp. *cineraria*	.	.	.	+	.	+	.	.
Autres compagnes								
Cynodon dactylon	33	22	22	.	.	13	.	.
Crepis bellidifolia	11	.	.	12	.	23	22	.
Reichardia picroides	.	+	.	+	+	+	11	.
Rostraria litorea	.	.	.	11	12	12	.	.
Bellium bellidioides	.	.	+	.	.	.	.	13
Plantago weldenii	.	.	21	.	.	.	.	.
Artemisia caerulescens subsp. *densiflora*	33	.	.	.	.	.	.	.
Dactylis glomerata subsp. *hispanica*	12	.	.	.	.	+	.	.
Anagallis arvensis	+	.	.	.	.	.	.	.
Anthoxanthum ovatum	.	.	.	.	.	.	.	22

inondations d'eau salée au cours des tempêtes) et en dépôts organiques (débris d'algues et de posidonies, fréquentation du bétail). Ces facteurs expliquent la dominance de plantes annuelles halophiles et nitrophiles dans ces pelouses n'excédant guère 20 cm de hauteur et où le recouvrement est souvent supérieur à 70%.

1.2. Le *Centaurio-Hordeetum*, assoc. nov. (holosyntypus relevé n°2, tableau 2)

Cette association (voir sa composition floristique sur le tableau 2) est caractéristique de conditions écologiques (sol, humidité temporaire, pâturage) tout à fait proches de celles du ***Polypogonetum*** mais marquées par un éloignement plus important de la mer ou tout au moins par une influence maritime moins directe et moins intense. Si l'humidité du substrat est en partie d'origine maritime (embruns), elle est plus largement due à l'accumulation d'eau de pluie. Ainsi, bon nombre d'espèces des mares temporaires à isoètes y sont présentes, alors qu'elles sont exclues du ***Polypogonetum*** en raison d'une trop grande concentration en sel. Le recouvrement y est compris entre 80 et 100%.

1.3. Le *Catapodio-Evacetum rotundatae* Géhu & *al.* 1989 (*Evacetum rotundatae* Gamisans 1991, nom. nud.)

Relativement aux deux groupements précédents, cette association s'installe sur des substrats plats ou légèrement convexes, à sols beaucoup plus arénacés, parfois caillouteux-graveleux, compacts, peu épais et retenant bien moins l'eau (pauvreté relative en limons et argiles). Elle se situe à quelques mètres au dessus du niveau de la mer et reçoit constamment des embruns. Le recouvrement herbacé y est compris entre 20 et 80% , mais le plus souvent inférieur à 50%. Il s'agit de pelouses rases, très maigres, moins fréquentées par les troupeaux et moins riches en déchets azotés. Les 7 relevés du tableau 3 viennent compléter les 16 relevés publiés par GEHU & *al.* (1989) et dont la localisation précise n'a pas été donnée.

1.4. Affinités et unités supérieures

Leur composition floristique permet de rapporter ces associations à la classe des ***Saginetea maritimae*** qui rassemble les pelouses thérophytiques soumises aux embruns salés dans les régions méditerranéo-atlantiques (voir les divers groupements décrits dans les travaux de GEHU & FOUCAULT, 1977a,b, LAHONDERE, 1987, RIVAS-MARTINEZ & *al.* 1980). Elles peuvent être incluses dans l'ordre méditerranéen des ***Frankenietalia pulverulentae*** au sein duquel elles permettent de définir une alliance, le ***Polypogonion subspathacei*** Gamisans, all. nov. (Holosyntypus: ***Polypogonetum subspathacei***), caractérisée par *Polypogon maritimus* subsp. *subspathaceus*, *Bupleurum semicompositum*, *Plantago coronopus* subsp. *humilis*, *Hordeum marinum* subsp. *gussoneanum*, *Centaurium tenuiflorum* subsp. *acutiflorum*, de répartition cyrno-sarde ou peut-être plus large.

2. Les groupements à *Spergularia macrorhiza*

Dans un travail récent, GEHU & *al.* (1989) ont décrit une association nommée ***Frankenio-Spergularietum macrorhizae***, incluse dans la classe des ***Crithmo-Limonietea***. Ces auteurs précisent: «Ecologiquement *Spergularia macrorhiza* est préférentiellement une espèce chasmophyte de l'étage aérohalin avec cependant la possibilité de se développer sur les replats des petites falaises granitiques et même de germer dans les clairières de pelouses à Dactyle et *Helichrysum*...». Cet éventail de milieux qu'occupe *Spergularia macrorhiza*, peut, à mon avis, être encore étendu vers les pelouses du ***Polypogonetum subspathacei*** où cette espèce est très bien représentée (voir tableau 1), ainsi que vers un groupement de sols salés sablo-limoneux ou arénacés, peu profonds, où figurent souvent *Spergularia heldreichii* et *Atriplex portulacoides* (***Spergulario-Frankenietum laevis***, voir tableau 4).

Ainsi, l'optimum de développement de *Spergularia macrorhiza* ne me paraît pas se faire dans les groupements chasmophytiques des ***Crithmo-Limonietea***, comme l'écrivent GEHU & *al.* (1989 : p. 132), mais plutôt sur des sols salés sablo-limoneux ou arénacés, de replats plus ou moins vastes, domaine d'une végétation appartenant aux ***Saginetea maritimae***. *Spergularia macrorhiza*, *Spergularia heldreichii*, *Frankenia laevis* caractérisent l'alliance ***Spergularion macrorhizae*** Gamisans, all. nov. (Holosyntypus: ***Spergulario-Frankenietum laevis*** Gamisans), alliance qui peut être incluse dans les ***Saginetea maritimae*** mais qui a aussi des affinités avec les ***Crithmo-Limonietea*** et même les ***Arthrocnemetea***. Outre sa présence dans les associations du ***Polypogonion***, *Spergularia macrorhiza* intervient aussi dans les groupements cités ci-dessous.

2.1. Le *Crithmo-Limonietum* Malcuit 1931, *frankenietosum* (Géhu & *al.* 1989) Gamisans, stat. & comb. nov. (= *Frankenio-Spergularietum macrorhizae* Géhu & *al.* 1989), tableau 5.

Ce groupement à faible recouvrement (20-60%) se développe sur des substrats rocheux ou

Tableau 2

***Centaurio-Hordeetum gussoneani*, assoc. nov.**

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6
Surface (m2)	2	4	4	50	10	25
Recouvrement (%)	90	100	95	90	80	95
Pente (°)	0	0	0	0	0	0
Altitude (m)	2	2	1	2	2	6
Caractéristiques de l'association						
Hordeum marinum subsp. *gussoneanum*	22	44	+	12	+	.
Centaurium tenuiflorum subsp. *acutiflorum*	.	11	11	11	+	11
Caractéristiques des unités supérieures						
Polypogon maritimus subsp. *subspathaceus*	22	22	34	22	33	12
Plantago coronopus subsp. *humilis*	11	22	11	22	11	+
Bupleurum semicompositum	.	12	12	12	.	.
Hainardia cylindrica	.	.	.	.	34	12
Frankenia laevis	.	+	.	+	.	.
Spergularia macrorhiza	.	.	.	+	.	.
Différentielles vis-à-vis du *Polypogonetum*						
Trifolium resupinatum	22	33	.	22	12	.
Trifolium lappaceum	.	+	+	11	.	23
Anthoxanthum ovatum	11	12	.	.	+	.
Agrostis pourretii	11	+	.	.	.	.
Mentha pulegium	22	+	12	22	12	.
Anagallis arvensis subsp. *parviflora*	.	+	+	22	12	.
Juncus hybridus	.	+	.	11	.	12
Lythrum hyssopifolia	13	.	+	+	.	.
Centaurium maritimum	.	+	.	.	.	+
Lotus subbiflorus	+	+	+	.	+	+
Scirpus cernuus	11	12	+	.	.	.
Espèces des Crithmo-Limonietea						
Euphorbia pithyusa subsp. *pithyusa*	.	+	+	.	.	.
Crithmum maritimum	.	.	11	.	.	.
Autres compagnes						
Cynodon dactylon	22	12	22	12	11	22
Bellium bellidioides	+	+	24	.	.	.
Plantago weldenii	.	.	+	.	.	34
Carex divisa	34	12	.	.	.	.
Lolium perenne	.	.	.	.	+	11
Bromus hordaceus	.	.	+	.	12	.
Dactylis glomerata subsp. *hispanica*	.	.	.	.	+	.
Parapholis filiformis	.	.	.	.	.	11

rocailleux-sablonneux peu inclinés ou plats, presque constamment soumis aux embruns salés. Il remplace souvent le ***Crithmo-Limonietum limonietosum*** sur les côtes où le relief littoral est peu accusé. Il peut parfois cohabiter en mosaïque avec lui ou d'autres groupements halophiles (GAMISANS, 1991).

En fonction de ce qui a été précédemment exposé, *Spergularia macrorhiza* ne semble pas présenter son développement optimal dans ce groupement que je préfère considérer comme une sous-association du ***Crithmo-Limonietum*** plutôt que comme une association distincte comme l'ont fait GEHU *& al.* (1989).

Tableau 3

Catapodio-Evacetum rotundatae Géhu & al. 1989

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6	7
Surface (m2)	40	9	10	25	25	2	10
Recouvrement (%)	60	70	30	45	80	40	30
Pente (°)	5	5	5	0	0	0	0
Altitude (m)	5	2	3	6	4	4	3
Caractéristiques de l'association et des unités supérieures							
Evax rotundata	12	22	22	23	12	22	22
Desmazeria marina	11	22	.	11	34	11	13
Plantago coronopus subsp. *humilis*	.	11	11	21	22	.	22
Spergularia macrorhiza	22	22	22	.	+	12	+
Frankenia laevis	22	22	+	.	.	13	.
Sagina maritima	.	.	.	11	12	.	12
Bupleurum semicompositum	.	34	12	.	.	.	.
Parapholis incurva	13	.	.	.	.	.	.
Polypogon maritimus subsp. *subspathaceus*	11	.	.	.	.	.	.
Espèces des Crithmo-Limonietea							
Senecio leucanthemifolius	+	.	.	.	.	+	+
Lotus cytisoides subsp. *cytisoides*	11	.	.	.	.	+	.
Helichrysum italicum subsp. *microphyllum*	.	.	11	22	.	.	.
Limonium articulatum	22	.	.	.	.	.	.
Crithmum maritimum	.	.	.	.	.	+	.
Autres compagnes							
Reichardia picroides	+	11	.	+	.	12	.
Silene sericea	11	11	.	+	+	.	.
Evax pygmaea	.	11	11	.	22	.	.
Crepis bellidifolia	.	11	.	+	+	.	.
Cynodon dactylon	.	22	.	.	12	.	.
Dactylis glomerata subsp. *hispanica*	.	.	.	12	12	.	.
Rumex bucephalophorus	22	.	.	.	.	11	.
Logfia gallica	.	.	.	11	.	.	13
Romulea requienii	.	.	.	.	.	.	11
Rostraria litorea	.	.	.	.	.	+	.
Bellium bellidioides	.	.	.	12	.	.	.
Plantago weldenii	12	.	.	.	.	.	.

2.2. Le *Spergulario-Frankenietum laevis* Gamisans, assoc. nov. (Holosyntypus: relevé n°8, tableau 4)

Cette association fait la transition floristique et écologique entre les pelouses nitrohalophiles des ***Saginetea maritimae***, classe dans laquelle elle peut être incluse et les marais à salicornes des ***Arthrocnemetea***. Elle se développe sur des sols salés, sablo-limoneux, peu profonds, plus ou moins inondés, mais se desséchant vers la fin du printemps. Ces sols sont trop peu profonds et trop sablonneux pour permettre l'installation de peuplements denses de salicornes. On y trouve quelques espèces vivaces à système racinaire peu puissant et un certain nombre d'annuelles

Tableau 4

Spergulario-Frankenietum laevis assoc. nov.

Numeros des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8
Surface (m2)	5	5	10	15	9	9	25	9
Recouvrement (%)	80	60	80	40	60	70	25	70
Pente (°)	0	0	0	0	0	0	0	0
Altitude (m)	1	1	1	1	1	1	5	3
Caractéristiques d'association et d'alliance								
Frankenia laevis	22	22	12	23	11	22	13	34
Spergularia macrorhiza	.	22	.	.	22	22	11	23
Spergularia heldreichii	22	+	11	.	.	.	22	+
Caractéristiques des unités supérieures								
Parapholis incurva	.	.	.	12	12	22	.	22
Plantago coronopus subsp. *humilis*	.	.	.	.	12	12	.	11
Parapholis marginata	.	21	11	.	.	.	.	.
Desmazeria marina	.	.	.	11	.	.	.	22
Sagina maritima	.	.	.	.	.	12	.	12
Polypogon maritimus subsp. *subspathaceus*	.	.	.	.	.	.	.	11
Espèces des *Sarcocornietea*								
Atriplex portulacoides	13	.	33	.	11	22	+	.
Sarcocornia fruticosa var. *deflexa*	.	.	33	.	.	.	.	.
Espèces des *Crithmo-Limonietea*								
Senecio leucanthemifolius	.	.	.	11	11	.	.	+
Lotus cytisoides subsp. *cytisoides*	.	.	.	+	.	.	+	.
Limonium articulatum	.	.	.	.	11	.	11	.
Crithmum maritimum	.	.	.	.	+	.	+	.
Autres compagnes								
Sporobolus pungens	33	23	.	.	.	.	.	.
Cynodon dactylon	13	.	.	.	.	.	.	12
Romulea requienii	11	11	.	.	.	.	.	.
Rostraria litorea	.	.	.	.	.	12	.	.
Silene sericea	.	.	.	.	.	.	.	+

halophiles (recouvrement de 40 à 80%). Le ***Spergulario-Frankenietum*** est bien développé sur l'île Lavezzu et plus ponctuellement sur les côtes planes du sud de la Corse où il est souvent en contact avec les pelouses du ***Polypogonetum*** et du ***Centaurio-Hordeetum***.

Tableau 5

Crithmo-Limonietum frankenietosum

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6
Surface (m2)	50	50	50	100	50	9
Recouvrement (%)	20	20	40	30	50	30
Pente (°)	3	5	3	3	3	5
Altitude (m)	5	5	5	2	5	2
Caractéristiques de l'association et des unités supérieures						
Crithmum maritimum	11	12	.	12	12	+
Limonium articulatum	11	11	11	12	.	12
Lotus cytisoides subsp. *cytisoides*	.	+	.	12	12	12
Daucus carota subsp. *hispanicus*	.	12	.	.	+	.
Senecio leucanthemifolius	.	.	.	+	.	.
Euphorbia pithyusa subsp. *pithyusa*	.	.	12	.	.	.
Différentielles de la sous-association *frankenietosum*						
Frankenia laevis	21	12	34	22	12	22
Spergularia macrorhiza	.	.	.	.	22	11
Desmazeria marina	.	.	.	12	+	.
Plantago coronopus subsp. *humilis*	.	+	.	.	+	.
Sagina maritima	.	.	+	.	.	.
Compagnes						
Helichrysum italicum subsp. *microphyllum*	.	.	.	.	33	.
Reichardia picroides	.	.	.	11	.	.
Dactylis glomerata subsp. *hispanica*	.	.	11	.	22	.
Sporobolus pungens	.	.	.	12	.	.
Cynodon dactylon	.	.	.	.	22	.
Bellium bellidioides	.	.	.	.	12	.

SCHEMA SYNTAXONOMIQUE

SAGINETEA MARITIMAE Westh. *& al.* 1961
Frankenietalia pulverulentae Rivas-Martinez. in Rivas-Martinez. & Costa 1976
Polypogonion subspathacei Gamisans all. nov.
Polypogonetum subspathacei Gamisans, assoc. nov.
Centaurio-Hordeetum gussoniani Gamisans, assoc. nov.
Catapodio-Evacetum rotundatae Géhu *& al.* 1989
Spergularion macrorhizae Gamisans, all. nov.
Spergulario-Frankenietum laevis Gamisans, assoc. nov.

CRITHMO-LIMONIETEA Br.-Bl. 1947
Crithmo-Limonietalia R. Mol. 1934
Crithmo-Limonion R. Mol. 1934
Erodenion corsici Gamisans & Muracciole 1985
Crithmo-Limonietum dictyocladi Malcuit 1931, ***frankenietosum*** (Géhu *& al.*) Gamisans, stat. et comb. nov.

CONCLUSION

Les pelouses littorales des *Saginetea maritimae* sont essentiellement représentées en Corse par trois associations rassemblées dans l'alliance *Polypogonion subspathacei*. L'endémique cyrno-sarde *Spergularia macrorhiza*, largement présente dans les pelouses précitées, offre son développement optimal dans le *Spergulario-Frankenietum*, association définissant l'alliance *Spergularion macrorhizae* et pouvant être également intégrée à la classe des *Saginetea maritimae*.

BIBLIOGRAPHIE

GAMISANS, J. (1985). *Catalogue des plantes vasculaires de la Corse*. Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio.

GAMISANS, J. (1991). *La végétation de la Corse,* in Jeanmonod, D. & Burdet, H.-M., Compléments au Prodrome de la flore corse, annexe n°2, 1-391. Genève.

GEHU, J.-M. & FOUCAULT, B. de (1977a). Les pelouses thérophytiques halophiles des falaises de la Manche orientale (de la Seine-Maritime au Pas-de-Calais). *Colloques Phytosoc.* 6: 239-249.

GEHU, J.-M. & FOUCAULT, B. de (1977b). Une association nouvelle des Saginetea maritimae, le Parapholiso strigosae-Hordeetum marini. *Colloques Phytosoc.* 6: 251-253.

GEHU, J.-M., GEHU-FRANCK, J. & BIONDI, E. (1989). Synécologie d'espèces littorales cyrno-sardes rares ou endémiques: *Evax rotundata* Moris, *Spergularia macrorhiza* (Req. ex Loisel.) Heynh. et *Artemisia densiflora* Viv.. *Bull. Soc. Bot. France,* 136, *Lettres Bot.*: 129-135.

LAHONDERE, C. (1987). La classe des ***Saginetea*** sur les côtes saintongeaises. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest,* nov. ser. 18: 67-71.

RIVAS-MARTINEZ, S., COSTA, M., CASTROVIEJO, S. & VALDES, E. (1980). Vegetación de Doñana (Huelva, Espana). *Lazaroa* 2: 1-189.

LOCALISATION DES RELEVES (figure 1)

Tableau 1
1- Bonifaziu, Le Faziu, côte calcaire en face de l'îlot (11.7.3.84).
2- Portu-Vecchju, La Chiappa, replats au NE du phare (15.5.5.87).
3- Au S de Campu-moru, 500 m au S de Canosellu, pelouse à 50 m de la mer (4.6.11.86).
4- Isula Lavezzu, côte NNW, pelouse submaritime (16.5.16.88).
5- ibid., côte NW, pelouse à 5 m de la mer (16.5.18.88).
6- ibid., plus à l'W, pelouse à 8 m de la mer (16.5.19.88).
7- Au N de Bonifaziu, Capu di Fenu, pelouse à 6 m de la mer (10.5.5.90).
8- Au N de Bonifaziu, Tonnara plage, arrière-plage, pelouse (29.6.8.87).

Tableau 2
1- Au S de Campu-moru, Canosellu, pelouse 100 m en arrière de la plage (4.6.4.86).
2- ibid., plus à l'E, à 120 m de la mer (4.6.2.86).
3- Au S de Campu-moru, 500 m au S de Canosellu, pelouse dans une dépression à 120 m de la mer (4.6.10.86).
4- Au S de Campu-moru, Salina, pelouse dans une vaste dépression à 20 m de la mer (4.6.15.86).
5- ibid., plus au S (4.6.16.86).
6- Désert des Agriates, au N de Saleccia, dépression humide près de la mer (10.6.12.86).

Tableau 3
1- Au N du phare de Senetosa, rive S de Cala di Conca (6.6.4.86).
2- Golfe de Sant'Amanza, Punta di a Nava, arènes et graviers (16.5.3.87).
3- ibid., zone plus rocheuse (16.5.4.87).
4- Golfe de Sant'Amanza, presqu'île au S de la Punta di a Nava, graviers et arènes granitiques (16.5.9.87).
5- Golfe de Sant'Amanza, Punta di a Nava, arènes granitiques et sable plus fin (16.5.5.87).
6- Isula Lavezzu, replat arénacé près de la mer, sur la côte N (16.5.15.88).
7- Cala di Rocapina, 1 km au SW de la cala, replat arénacé (arènes grossières) sur une bordure maritime (18.4.4.91).

Tableau 4
1- Isula Lavezzu, pelouse inondée d'eau salée au SW de l'île (16.5.3.88).
2- ibid., zone exondée (16.5.4.88).
3- ibid., zone à obione (16.5.5.88).
4- ibid., zone plus sableuse (16.5.6.88).
5- ibid., zone à arènes grossières (16.5.7.88).
6- ibid., zone à sol sablo-limoneux (16.5.8.88).
7- Portu-Vecchju, La Chiappa, au NE du phare, replats arénacés sur dalles maritimes (15.5.4.87).
8- Isula Lavezzu, à l'E de la Cala di Grecu (6.5.6.91).

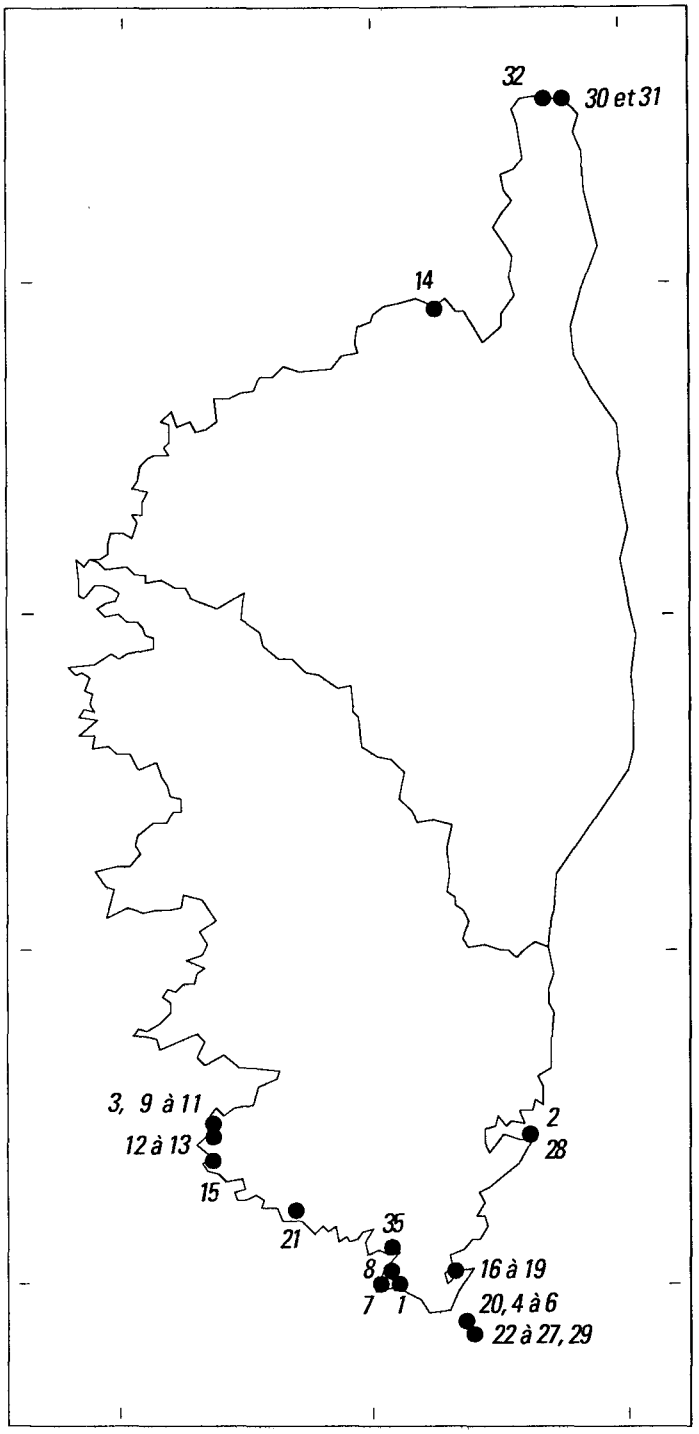


Figure 1.- Localisation des stations citées

La carte ci-dessus est obtenue directement par un logiciel de cartographie disponible au Laboratoire de botanique et écologie méditerranéenne, après avoir simplement affecté à chacune des stations des coordonnées en grades et milligrades (BRISSE H. et de RUFFRAY P., 1990.- Cartographie de la Flore et de la Végétation de la France par micro-ordinateur, Mus. Nat. d'Hist. Nat., Paris, 34 p.)

Tableau 5
1- Capu Corsu, extrémité NE, cala immédiatement à l'W de la tour d'Agnellu (27.6.3.87).
2- Capu Corsu, cap à l'W de la tour d'Agnellu (27.6.9.87).
3- Capu Corsu, premier cap à l'E de Barcaggiu (27.6.13.87).
4- Au NW de Bonifaziu, Tonnara-plage, replat caillouteux sur dalle granitique (29.6.6.87).
5- ibid., plus loin de la mer (29.6.7.87).
6- Au SW du pont de Ventilegne (29.6.13.87).

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 255-267

Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de la Crau (France méridionale)

Roger LOISEL*, Hervé GOMILA* et Christiane ROLANDO*

RESUME

Dans la plaine de la Crau (Bouches-du-Rhône), est analysée la diversité des pelouses. L'analyse factorielle des correspondances appliquée à 120 relevés phytosociologiques permet de reconnaître les groupements végétaux décrits par R. MOLINIER et G. TALLON (1949) mais également d'individualiser divers syntaxons nouveaux. Les facteurs édaphiques de la diversité du tapis végétal sont précisés.

MOTS-CLES : France, plaine de la Crau, analyse factorielle des correspondances, phytosociologie, déterminisme édaphique de la diversité

ABSTRACT

The diversity of the grasslands in the plain of the Crau (Bouches-du-Rhône, France) is analyzed. The correspondence analysis applied to 120 phytosociological relevés leads to distinguish the vegetal groupings described by R. MOLINIER and G. TALLON (1949) but also to specify various new syntaxa. The edaphic factors of the plant-cover diversity are defined.

KEY WORDS : France, plain of the Crau, factorial correspondence analysis, phytosociology, edaphic determinism of the diversity

INTRODUCTION

En Provence, l'analyse du tapis végétal a fait l'objet de très nombreuses publications et notamment des essais de synthèse de René MOLINIER (1935) et Roger LOISEL (1976).

La quasi totalité des botanistes ayant travaillé dans le sud- est de la France ont intégré la plaine de la Crau dans leurs études. Si l'on peut, par suite, considérer que la description des structures de végétation différenciées dans cette région est réalisée, au moins dans ses grandes lignes, il n'en est pas de même pour l'analyse de leur déterminisme et en particulier de la mise en évidence des relations pouvant exister entre les divers états des paramètres édaphiques et la diversité du tapis végétal.

Il nous a donc paru intéressant de réaliser l'étude dont les résultats sont proposés ici, pour tenter d'objectiver les hypothèses avancées sur le déterminisme édaphique de certaines associations végétales de la plaine de la Crau (RIEUX *et al.*, 1977 ; DEVAUX *et al.*, 1983).

Cette étude rentre dans le cadre des recherches plus générales sur la végétation circum-méditerranéenne réalisées au Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne et à l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie - UA 1152 CNRS -, dirigés depuis leur création par Pierre QUEZEL auquel deux générations d'élèves, à travers les auteurs de cette publication, témoignent de leur reconnaissance et de leur profonde admiration.

* Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne (Case 461)
Faculté de Saint Jérôme, Avenue Escadrille Normandie-Niemen
13397 Marseille Cedex 13

CHAMP GEOGRAPHIQUE-METHODOLOGIE

L'étude ne porte pas sur la totalité de la plaine de la Crau mais sur un territoire admettant comme limites Mas Thibert, l'étang des Aulnes, celui d'Entressen et La Fossette ; vers le Rhône nous nous sommes intéressés aux zones non marécageuses de Coustière. Cet ensemble réunit la quasi totalité des pelouses de la Crau sèche.

Le but principal de l'étude a été d'identifier objectivement les diverses structures de pelouses existantes. 120 relevés phytosociologiques ont été réalisés dans un premier temps, sur plusieurs périodes de l'année et dans des situations floristiques homogènes (les surfaces de relevés sont souvent réduites à quelques m^2).

Après traitement de ces données, par l'analyse factorielle des correspondances (AFC), et individualisation d'ensembles floristiques homogènes, ont été effectués des prélèvements de sol sur l'emplacement de certains relevés afin de couvrir la totalité de la diversité des groupements végétaux identifiés. La végétation étudiée étant de type pelouse à majorité de thérophytes, seuls ont été prélevés les premiers centimètres de chaque sol (correspondant au développement de la rhizosphère).

La recherche de corrélations existant entre la répartition des relevés sur les axes issus de l'analyse factorielle des correspondances et les caractéristiques des sols correspondants, a permis de mettre en évidence les liens existant entre l'hétérogénéité du tapis végétal et la variabilité édaphique.

RESULTATS

ANALYSE FLORISTIQUE

L'analyse factorielle des correspondances appliquée aux données floristiques a permis :

- d'individualiser des ensembles de relevés affines donc de préciser les structures de végétation différenciées au niveau des pelouses de Crau,
- d'avancer des hypothèses, en analysant les espèces à fortes contributions dans les AFC, sur les facteurs écologiques de la diversité du tapis végétal (BONIN et ROUX, 1979).

Deux groupes d'AFC ont été réalisés :

- une analyse globale portant sur l'ensemble des relevés ;
- des analyses partielles permettant de rechercher les variations éventuelles au sein des ensembles distingués par l'analyse globale.

Toutes les analyses ont été effectuées en prenant en compte la présence ou l'absence des espèces.

1. Analyse globale

1.1. Valeurs propres des premiers axes factoriels

Les valeurs propres sont relativement élevées sur les deux premiers axes (respectivement 0.63 et 0.58), voire le troisième (0.44), ce qui traduit une bonne structuration du nuage des points-relevés et des points-espèces sur ces directions ; seuls ces trois axes seront analysés.

1.2. Différenciation des ensembles de relevés affines

L'examen des figures 1 et 2 illustrant les projections du nuage des points-relevés sur les plans 1/2 et 1/3, et l'utilisation des résultats d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) complémentaire permettent de distinguer divers ensembles de relevés présentant plus d'affinités floristiques entre eux qu'ils n'en présentent avec les autres.

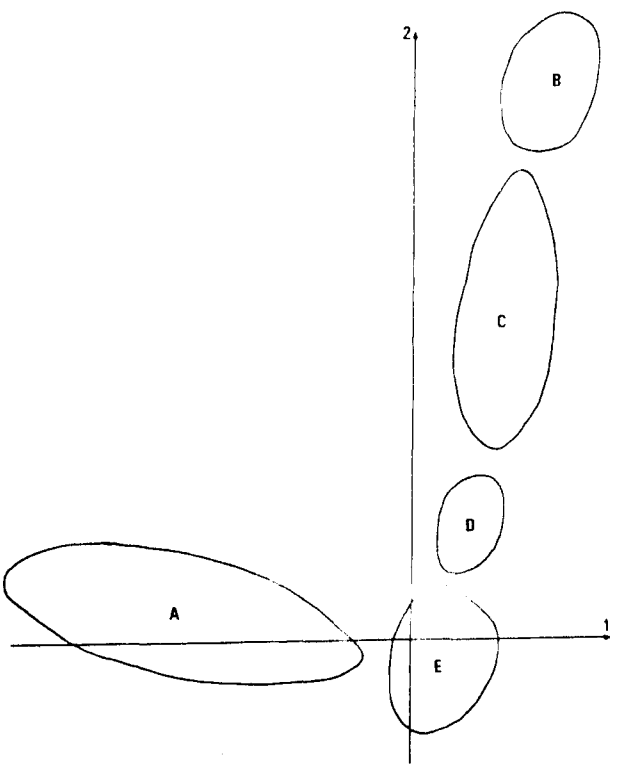


Figure 1.- Projection sur le plan principal des ensembles de relevés affines (analyse globale)

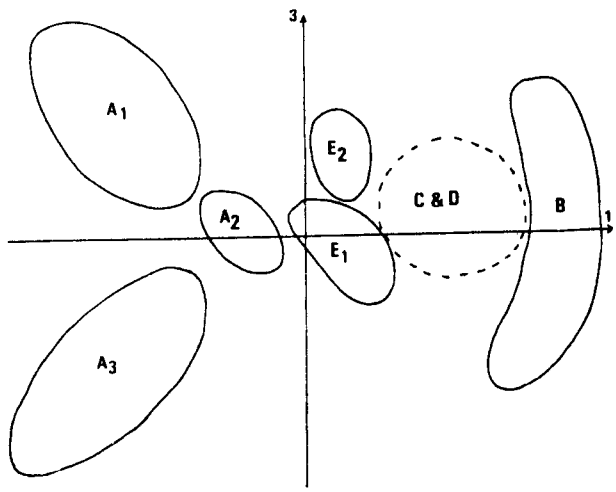


Figure 2.- Projection sur le plan 1/3 des ensembles de relevés affines (analyse globale)

Plan 1/2

Sur le plan principal, cinq groupes de relevés sont individualisés.

Dans la partie négative de l'axe 1 s'étire l'ensemble A qui réunit des relevés que nous avons rattachés (cf. infra) soit au ***Brachypodietum phoenicoidis*** Br.-Bl. 1924, soit à des pelouses physionomiquement dominées par *Deschampsia media.*

Le long de l'axe 2 s'observent successivement, du pôle positif au pôle négatif :

- un ensemble B réunissant les relevés effectués à la périphérie immédiate des bergeries et des maisons des bergers ;
- un ensemble C dont les relevés constitutifs sont voisins des précédents, mais sensiblement plus éloignés des constructions ;
- un ensemble D de relevés établissant autour des bergeries la transition entre les groupes précédents et la pelouse à Asphodèle ;
- un ensemble E.

L'examen de la projection du nuage des points-espèces sur ce même plan permet de constater que l'ensemble B est essentiellement caractérisé par *Chenopodium album, Ch. vulvaria* et diverses espèces d'*Urtica. Onopordum illyricum,* associé notamment à *Hordeum murinum* subsp. *leporinum* et *Alyssum maritimum,* individualise l'ensemble C, alors que le D réunit notamment *Trifolium subterraneum* et *Camphorosma monspeliaca.* Il n'est pas possible, à ce niveau de l'analyse, d'identifier des groupements particuliers de relevés au sein de l'ensemble E.

Plan 1/3

La projection du nuage de points-relevés sur ce plan complémentaire conduit à en préciser la structure.

En effet, l'ensemble A se trouve ici subdivisé en trois sous-ensembles :

- A1 correspondant aux pelouses à *Deschampsia media* associé à *Lythrum hyssopifolia,* divers Joncs, *Polypogon maritimum* et *Trifolium resupinatum* ;
- A2 réunissant les relevés présentant conjointement *Deschampsia media, Hieracium pilosella* et *Achillea odorata,* et ;
- A3 rassemblant les formations herbacées physionomiquement identifiables par la présence de *Brachypodium phoenicoides.*

Il est également possible de distinguer au sein de l'ensemble E :

- un sous-ensemble E1 réunissant les pelouses dominantes du coussou dans la zone étudiée, c'est-à-dire les formations à *Crassula tillaea* et celles à *Asphodelus fistulosus* sans qu'il soit possible cependant de les discriminer ;
- un sous-ensemble E2 différencié essentiellement par *Plantago coronopus, Sedum acre,* S. *caespitosum* et *Trifolium nigrescens.*

Remarquons que, si l'ensemble B précédemment observé peut encore nettement s'identifier sur ce plan, il n'en est plus de même pour les ensembles C et D dont les relevés constitutifs sont lâchement dispersés entre E1-E2 d'une part et B d'autre part.

En conclusion de cette analyse globale, considérant la relative complexité du nuage des points-relevés, nous avons été conduits à réaliser diverses AFC partielles, afin d'essayer d'y voir plus clair dans les différents ensembles discriminés. Nous avons donc réalisé une AFC portant sur l'ensemble A, une AFC pour les ensembles B, C et D et une enfin pour l'ensemble E (cf. chap. 2).

1.3. Essai d'interprétation de la signification écologique des axes

L'étude des espèces présentant pour chaque axe les plus fortes contributions et les plus fortes fréquences, permet, en comparant leurs exigences écologiques, d'avancer des hypothèses sur

les facteurs écologiques présidant à leur ordination, ainsi qu'à celle des relevés, le long de cet axe.

Axe 1

S'opposent sur cet axe, du côté négatif *Dorycnium gracile, Juncus lamprocarpus, Scirpus holoschoenus, Polypogon maritimum, Lythrum hyssopifolia, Hypericum tomentosum, Chlora perfoliata, Carex contigua* et du côté positif *Erodium cicutarium, Alyssum alyssoides* et *Poa bulbosa.*

Le côté négatif de l'axe, correspondant à l'ensemble A précédemment individualisé, se différencie essentiellement par des espèces connues pour leur méso-hygrophilie et, en particulier, par des espèces des ***Molinio-Arrhenatheretea.***

Le côté négatif réunit à la fois des espèces de pelouses nitratophiles (*Erodium cicutarium*), de pelouses sèches (*Alyssum alyssoides*) et de sols tassés (*Poa bulbosa*). Remarquons que ces espèces trouvent leur optimum de développement dans des milieux non humides.

Il semble donc que l'axe 1 corresponde, de sa partie négative à sa partie positive, à un gradient d'humidité édaphique décroissant.

Axe 2

Du côté négatif de cet axe se situent *Sanguisorba minor, Thymus vulgaris, Evax pygmaea, Filago minima, Crassula tillaea, Sherardia arvensis, Vulpia sciuroides, Galium divaricatum, Aira cupaniana, Brachypodium ramosum* et *Cerastium umbellatum* c'est-à- dire des taxons caractérisant essentiellement les pelouses à annuelles acidophiles des ***Helianthemetea annua*** ou des pelouses xériques des ***Thero-Brachypodietea*** ; ces formations herbacées sont le plus souvent associées à des sols oligotrophes.

Du côté positif se positionnent *Malva silvestris, Hordeum murinum, Marrubium vulgare, Ecballium elaterum, Rumex pulcher, Urtica pillulifera, Onopordon illyricum, Carduus tenuiflorus, Carduus pycnocephalus, Chenopodium vulvaria* et *Sinapis arvensis.*

Parmi ces espèces figurent de nombreux végétaux caractéristiques de la classe des ***Stellarietea mediae***, unité phytosociologique réunissant des pelouses se développant sur des sols caractérisés par des teneurs en matière organique, et notamment en nitrates, plus élevées qu'au niveau des pelouses précédentes.

Cet axe paraît donc correspondre à un gradient de nitratophilie croissant du pôle négatif au pôle positif.

Axe 3

Holcus lanatus, Festuca pratensis, Brachypodium phoenicoides, Arrhenatherum elatius, Rubus ulmifolius, Daucus carota, Carex contigua et *Schoenus nigricans* marquent le pôle négatif et s'opposent à *Juncus bufonius, Lythrum hyssopifolia, Scirpus savii, Polypogon maritimum, Ranunculus sardous, Cynodon dactylon* et *Alopecurus bulbosus* dont les coordonnées sont positives.

Au pôle positif sont réunies certaines des espèces caractérisant le pôle négatif de l'axe 1 correspondant à la plus grande hygrophilie : *Alopecurus bulbosus, Juncus bufonius, Ranunculus sardous* et *Lythrum hyssopifolia.* Cependant certaines espèces marquant ce même pôle de l'axe 1 (*Festuca pratensis, Carex contigua*) se retrouvent au pôle négatif de l'axe 3, associées à d'autres taxons exigeants quant à l'humidité du substrat, comme *Schoenus nigricans* et *Juncus acutus.* S'observent, en outre, au niveau de ce pôle, divers végétaux bien représentés dans les pelouses mésophiles à *Brachypodium phoenicoides.*

A ce niveau de l'analyse, on peut tout au plus remarquer que le pôle positif de cet axe 3 semble réunir des espèces un peu plus exigeantes en humidité que celles situées du côté positif.

2. Analyses partielles

2.1. Traitement de l'ensemble A

Les valeurs propres des trois premiers axes sont respectivement de 0.54, 0.49 et 0.33 ; compte tenu de ces valeurs, nous ne retiendrons pour l'analyse que les axes 1 et 2.

L'examen de la figure 3 correspondant à la projection du nuage des points-relevés sur le plan principal permet de retrouver les sous-ensembles A1, A2 et A3, nettement différenciés le long de l'axe 1, A1 et A2 se retrouvant dans la partie positive de l'axe 2.

Les relevés du ***Brachypodietum phoenicoidis*** et les formations à *Deschampsia media* et *Hieracium pilosella* se séparent donc nettement d'un ensemble plus hygrophile à *Deschampsia media, Polypogon maritimum* et divers joncs.

L'examen du plan 1/3 (non figuré ici) nous a conduit à constater que l'ensemble A1 était

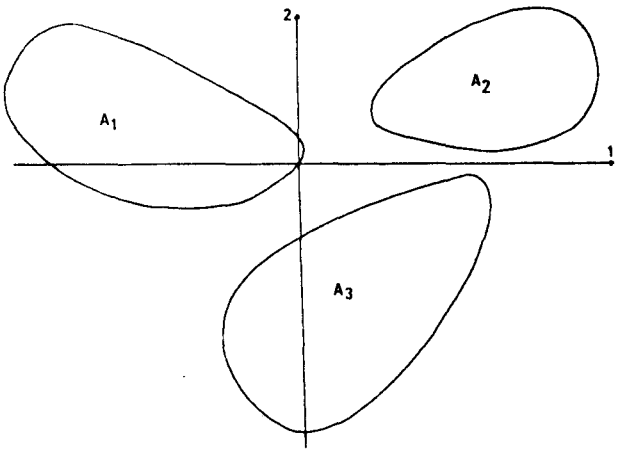


Figure 3.- Projection sur le plan principal des sous-ensembles de relevés affines (analyse de l'ensemble A)

relativement hétérogène. Pour faciliter son analyse, nous avons donc effectué une nouvelle AFC partielle portant sur l'ensemble des formations de type pelouses à *Deschampsia media.*

L'étalement relatif de l'ensemble A3 semblait également témoigner d'une certaine hétérogénéité ; nous avons pensé qu'une AFC portant sur ce seul ensemble complèterait notre information.

2.1.1. Pelouses à *Brachypodium phoenicoides*

Le tableau phytosociologique Ia été établi en rangeant les relevés d'après leur position le long de l'axe 1 résultant de l'analyse effectuée sur cet ensemble.

L'examen de ce tableau autorise à ranger ces pelouses dans le ***Brachypodietum phoenicoidis*** Br.-Bl. 1924 et l'alliance ***Brachypodion phoenicoidis*** Br.-Bl. 1931, ces deux unités étant représentées dans les relevés par de nombreuses espèces dont *Phleum pratense* subsp. *pratense, Ononis antiquorum, Geranium dissectum, Echium pustulatum, Carex contigua,* etc.Les espèces caractéristiques de l'ordre et de la classe sont également bien représentées.

Comme le soulignent R. MOLINIER et G. TALLON (1949), le ***Brachypodietum phoenicoidis*** de Crau se révèle plus pauvre en espèces caractéristiques que les pelouses homologues du Languedoc et du reste de la Provence (absence par exemple de *Phlomis herba-venti*) (SOROCEANU, 1936).

Il convient cependant de constater qu'au sein des pelouses de Crau peuvent être distingués deux aspects ayant valeur de sous-associations et se différenciant par des espèces montrant des exigences différentes quant au taux d'humidité édaphique :

- ***scirpetosum holoschoeni*** s'individualisant par la présence de nombreuses espèces mésohygrophiles transgressives des ***Molinio-Arrhenatheretea*** telles que *Scirpus holoschoenus, Festuca pratensis, Arrhenatherum elatius, Potentilla reptans, Thrincia hispida,* etc., et correspondant à un taux d'humidité plus élevé des substrats ; cette sous-association dont le relevé type est le relevé 67, se localise en Coustière, entre le taillis de Chêne vert et la ripisylve ;
- ***scleropoetosum rigidae*** se distinguant par diverses transgressives des ***Thero-Brachypodietea*** comme *Scleropoa rigida, Petrorhagia prolifera, Linum strictum* (relevé type 71) ; cet aspect plus xérique de l'association est vraisemblablement lié à une dégradation de la couverture végétale et se rencontre dans la partie nord de la zone étudiée.

On remarquera enfin que l'ensemble de ces pelouses renferme quelques espèces transgressives des ***Stellarietea mediae***, en relation avec le pâturage.

2.1.2. Pelouses à *Deschampsia media*

A. Analyse des sous-ensembles A1 et A2

Rappelons que par l'analyse globale, il avait été possible de différencier au sein de l'ensemble A, à côté du groupe de relevés s'identifiant au ***Brachypodietum phoenicoidis***, deux sous-ensembles A1 et A2 présentant en commun, entre autres espèces, *Deschampsia media.*

La figure 4 illustre la projection des points-relevés sur le plan principal résultant de l'analyse.

On remarquera que le sous-ensemble A1 est différencié en deux groupes de relevés a et b ; de même c et d constituent le sous-ensemble A2.

Sans entrer dans le détail, nous préciserons que le long de l'axe 1 (valeur propre 0.64), l'ordination des relevés se fait suivant un gradient d'humidité décroissant du pôle négatif vers le pôle positif. A titre d'exemple, du côté négatif sont réunis *Juncus bufonius, Lythrum hyssopifo-*

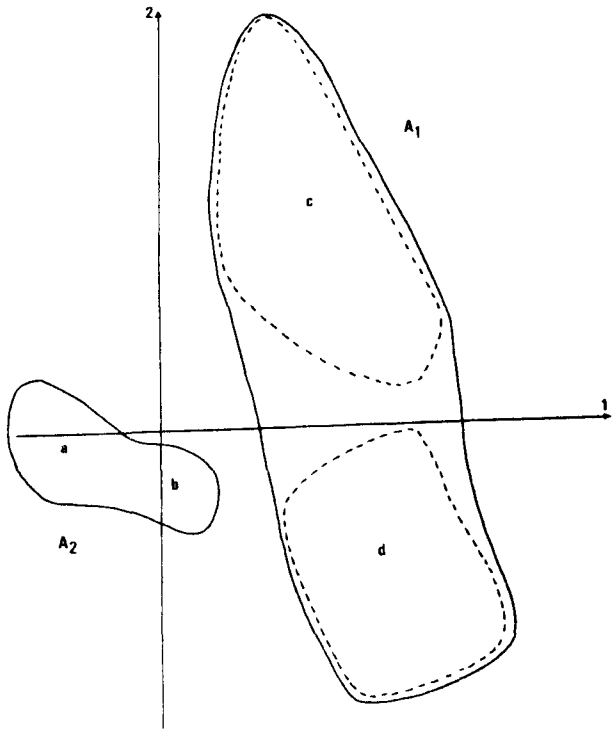


Figure 4.- Projection sur le plan principal des groupes de relevés affines (analyse des sous-ensembles A1 et A2)

lia, Polypogon maritimum, Scirpus setaceus, etc., le côté positif étant marqué par *Achillea odorata, Hieracium pilosella, Cerastium semidecandrum, Evax pygmaea*, etc.

Sur l'axe 2 (valeur propre 0.41) s'opposent des espèces nitratophiles comme *Poa bulbosa, Bromus rubens, Hordeum murinum*, etc., au pôle positif, et des espèces telles que *Alopecurus bulbosus, Scirpus setaceus, Juncus pygmaeus, Thrincia hirta*, etc., du côté négatif.

B. Analyse phytosociologique des sous-ensembles

Le tableau II illustre la composition floristique et les affinités phytosociologiques des divers groupements discriminés.

a. ***Hieracio pilosellae-Deschampsietum mediae*** *ass. nova*

Cette association dont le relevé type est le relevé 44, correspond à des tonsures dispersées dans le ***Brachypodietum phoenicoidis scleropoetosum rigidae*** précédent décrit. Elle admet comme caractéristiques et différentielles *Plantago lagopus, Hieracium pilosella* et *Achillea odorata*.

Les espèces du ***Brachypodion phoenicoidis*** et des unités supérieures sont bien représentées, ce qui justifie de son rattachement à cet ensemble phytosociologique.

Ainsi défini, ce syntaxon présente deux aspects majeurs :

- ***deschampsietosum mediae***, essentiellement répandu dans le nord de la région étudiée et se différenciant par la présence à son niveau de nombreuses espèces transgressives des ***Thero-Brachypodietea*** telles que *Evax pygmaea, Trifolium scabrum* et *Trigonella monspeliaca* (relevé type 42) ;

- ***centaurietosum umbellati*** (relevé type 84) se distinguant par quelques transgressives méso-hygrophiles telles que *Centaurium umbellatum, Juncus pygmaeus, Carex chaetophylla* et *Chlora perfoliata*, mais aussi par la rareté des transgressives des ***Thero-Brachypodietea*** et la moindre représentation des espèces des ***Brachypodio-Brometea.*** Cette sous-association se développe sur de petites buttes hautes de 15 à 20 centimètres, dispersées au sein des pelouses humides correspondant à l'association suivante, ce qui explique la présence des espèces méso-hygrophiles.

b. ***Hyperico tomentosi-Deschampsietum mediae***

Cette association a été décrite par R. MOLINIER et G. TALLON (1949) qui précisent qu'elle «apparaît en tonsure dans le ***Brachypodietum phoenicoidis*** ou le ***Molinietum*** ». Compte tenu de nos observations, il convient de préciser que le ***Brachypodietum phoenicoidis*** mentionné par les auteurs correspond très probablement à notre sous-association ***scirpetosum holoschoeni,*** largement représentée en Coustière, en bordure de la zone marécageuse.

Les caractéristiques et différentielles de l'association et de l'alliance sont *Polypogon maritimum, Trifolium lappaceum, Chlora imperfoliata, Trifolium resupinatum, Linaria elatine* et *Hypericum tomentosum*. Précisons que nos relevés sont relativement plus pauvres en espèces caractéristiques que ceux réalisés par MOLINIER et TALLON (il manque notamment *Centaurea timbali, Plantago serpentina* et *Centaurium pulchellum*).

Cette différence est vraisemblablement liée au déficit hydrique caractérisant l'année au cours de laquelle ont été réalisés les relevés. Cette constatation rappelle les observations faites sur les variations du cortège floristique des associa-

tions des ***Isoeto-Nanojuncetea*** (AUBERT et LOISEL, 1971 ; LOISEL, 1976).

Il convient également de remarquer que cette association se différencie de la précédente par la quasi absence à son niveau des espèces des ***Helianthemetea annua***, abondamment représentées dans le ***Hieracio-Deschampsietum*** ; la plus grande richesse en limons et en calcaire des sols du ***Deschampsietum*** humide explique cette différence.

L'***Hyperico-Deschampsietum*** présente deux aspects majeurs différents :

- sous-association ***juncetosum pygmaei***, différenciée par de très nombreuses espèces hygrophiles et méso-hygrophiles, dont certaines transgressives des ***Isoeto-Nanojuncetea*** (relevé type 75). Le taux d'humidité plus important du substrat à ce niveau est lié à une plus grande richesse en limons ;
- sous-association ***plantaginetosum coronopi*** développée sur de petites plages sablonneuses et qui se différencie notamment par *Plantago coronopus, Sagina apetala* et la raréfaction des espèces hygrophiles et méso-hygrophiles (relevé type 57).

2.2. Pelouses à nitratophilie marquée

Les ensembles B, C et D discriminés dans l'analyse globale ont été réunis dans un même traitement partiel.

La figure 5 illustre la projection du nuage des relevés sur le plan principal et confirme les observations faites précédemment : l'ensemble des pelouses à nitratophilie marquée peut être scindé en trois groupes se répartissant le long de l'axe 1. La prise en compte de la position des relevés sur cet axe a permis d'établir le tableau phytosociologique III.

A. *Silybo-Urticetum*

La partie gauche du tableau réunit sept relevés que l'on peut rattacher au ***Silybo-Urticetum*** Br.-Bl. 1931 que R. MOLINIER et G. TALLON avaient reconnu au pourtour immédiat des bergeries.

Cette association est caractérisée au niveau de nos relevés par *Carduus tenuiflorus, Urtica pillulifera, Ballota foetida* et *Arctium minus*. On remarquera l'absence de *Silybum marianum* et de diverses autres espèces que nos prédécesseurs avaient observées dans ce groupement. Il ne nous est pas possible, en l'état actuel de nos connaissances, de préciser la cause de cette dis-

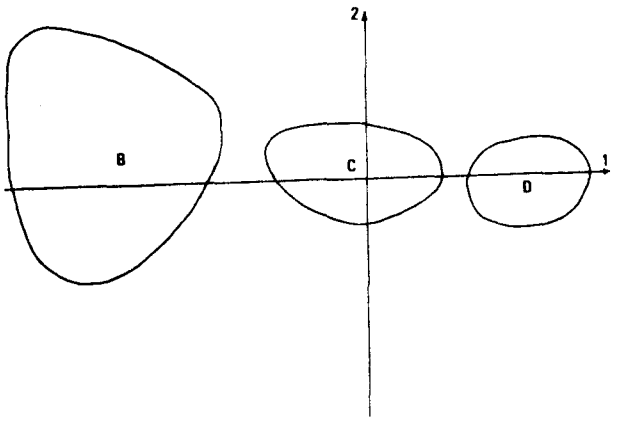


Figure 5.- Projection sur le plan principal des ensembles B, C et D

parition ; s'il ne s'agit pas d'une conséquence de conditions climatiques particulières, cette absence est peut-être en liaison avec une modification du comportement des bergers que nous nous proposons d'analyser ultérieurement.

La position phytosociologique du ***Silybo-Urticetum*** de Crau pose également problème. Précédemment rangée par BRAUN-BLANQUET *et al.* (1952) et MOLINIER et TALLON (1950) dans l'alliance ***Chenopodion muralis*** (Br.-BL. 1931) O. de Bolos 1967, cette association est incluse par divers auteurs espagnols dont RIVAS-MARTINEZ (1977) dans l'alliance ***Silybo-Urticion*** (Sissingh 1950) O. de Bolos, regroupant des «thérophytes de grande taille, la plupart piquantes, et à floraison pré-estivale» comme le précise RIVAS-MARTINEZ.

Or, l'examen du tableau montre que les caractéristiques du ***Silybo-Urticion*** - *Artemisia verletorum, Carex divulsa, Cynoglossum creticum, Emex spinosa, Fumaria capreolata, Galium aparine* subsp. *aparine, Hyoscyamus albus, Lactuca seriola* et *Oxalis cernua* - sont quasiment absentes du groupement de Crau. En revanche les espèces caractéristiques du ***Chenopodion muralis*** sont bien représentées ; c'est donc à cette unité que nous rattacherons le groupement de Crau.

B. ***Hordeo leporini - Onopordetum illyrici*** *ass. nova*

En situation plus éloignée par rapport aux bergeries, s'étendent des pelouses à recouvrement faible où *Onopordum illyricum* différencie

une association particulière (relevés 111 à 90) au sein de laquelle les espèces du *Chenopodion* et des ***Chenopodietalia muralis*** sont beaucoup moins bien représentées ; par contre, les caractéristiques de l'***Hordeion leporini*** Br.-Bl (1931) 1947 et des ***Brometalia rubenti-tectori*** jouent un rôle plus important.

Cette association correspond à une teneur des sols en matière organique, et notamment en nitrates, plus faible que celle que l'on a pu mesurer dans les sols couverts par le ***Silybo-Urticetum.***

Le relevé type de ce groupement est le relevé 108.

C. ***Camphorosmo monspeliacae- Trifolietum subterranei***

Les relevés 93 à 96 (partie droite du tableau) correspondent à des pelouses rases se développant le plus souvent à la périphérie de l'***Hordeo-Onopordetum*** par rapport aux bergeries et établissant la transition avec les formations à Asphodèle.

Trifolium subterraneum et *Camphorosma monspeliaca*, bien qu'apparaissant sporadiquement dans d'autres groupements, constituent de bonnes caractéristiques de cette association décrite par R. MOLINIER et G. TALLON. Ces auteurs l'ont rattachée à l'***Helianthemion guttati*** Br.-Bl. 1931 représenté dans leurs relevés par *Hypochoeris glabra, Filago gallica, Vulpia sciuroides, Cerastium semi-decandrum* et *Trifolium subterraneum*, qu'il nous semble plus logique de ranger parmi les caractéristiques des ***Helianthemetea annua.*** L'examen du tableau et des listes correspondant aux cinq relevés effectué par MOLINIER et TALLON nous pousse à rattacher cette association à la classe des ***Thero-Brachypodietea*** dont les éléments caractéristiques sont largement dominants au sein de ce syntaxon. On remarquera encore que les espèces caractéristiques des ***Stellarietea mediae***, ainsi que des unités subordonnées, sont moins fréquentes dans ce type de pelouse que dans les groupements précédents, ce qui justifie encore son rattachement à une classe différente.

2.3. Traitement de l'ensemble E

Les valeurs propres des deux premiers axes (0.39 et 0.38) témoignent de la faible hétérogénéité de cet ensemble de relevés. Néanmoins, l'examen des figures 6 et 7 combinant les résultats de l'AFC et de la CAH complémentaire, permet de distinguer divers sous-ensembles (de E3 à E7) correspondant à des discontinuités floristiques.

Avant d'entrer dans le détail de la composition de ces sous- ensembles, nous pouvons brièvement préciser que :

- l'axe 1 représente, du pôle négatif au pôle positif, un gradient de teneurs en sable croissantes associées à des teneurs en argile décroissantes ;
- l'axe 2 correspond à un gradient croissant des teneurs en calcaire (total et actif) associées à une augmentation des valeurs du pH.

A. Sous-ensemble E3

L'analyse du tableau IV correspondant à ce sous-ensemble montre que les relevés le constituant se rattachent à l'***Asphodelo fistulosi-Stipetum capillatae*** Molinier et Tallon 1949.

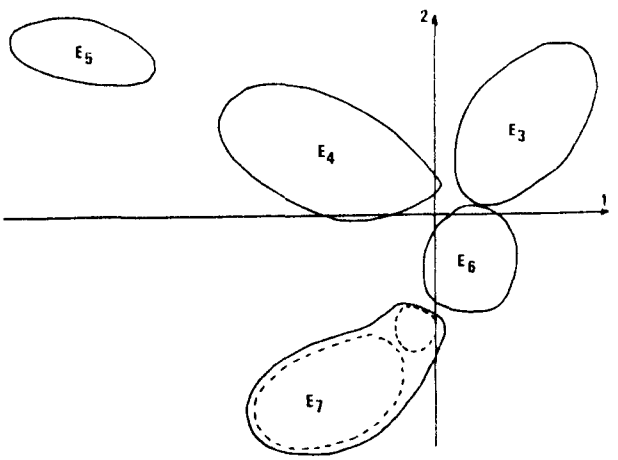


Figure 6.- Projection sur le plan principal des groupes de relevés affines (analyse des sous-ensembles E1 et E2)

Il s'agit de l'association la plus caractéristique du coussou de Crau, parfaitement décrite par MOLINIER et TALLON (1949) et sur laquelle il ne convient pas de s'attarder. Nous remarquerons simplement qu'à côté de nombreuses espèces caractéristiques de la classe des ***Thero-Brachypodietea,*** sont présentes également quelques transgressives des ***Helianthemetea annua*** et des ***Stellarietea mediae.***

B. Sous-ensembles E4 et E5

Nous avons réuni dans un même tableau V les relevés se rapportant à ces deux sous-ensembles qui constituaient lors du traitement global le sous-ensemble E2, différencié notamment par la

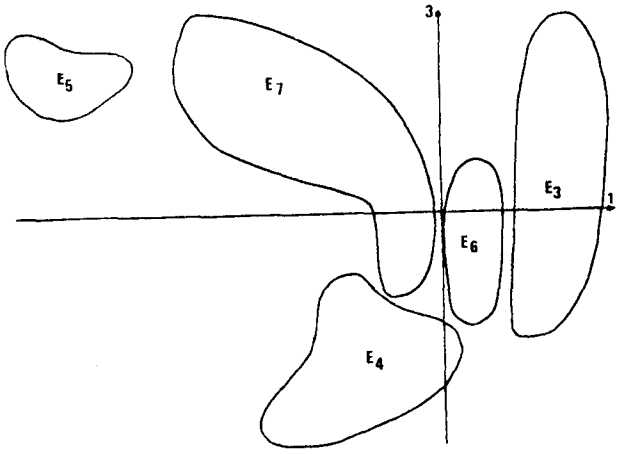


Figure 7.- Projection sur le plan 1/3 des groupes de relevés affines (analyse des sous-ensembles E1 et E2)

fréquence de *Plantago coronopus, Sedum caespitosum* et *Sedum acre.*

- ***Psiluro aristati-Plantaginetum coronopi*** *ass. nova*

Au sein du coussou, et notamment en bordure des voies de passage, se développe une pelouse très ouverte, physionomiquement identifiable par la présence de *Plantago coronopus*. La fréquence, à son niveau, d'espèces telles que *Psilurus aristatus* (présent dans d'autres formations avec une fréquence plus faible), *Polygonum aviculare* et *Spergularia rubra* conduit à considérer ce type de pelouse comme une association originale issue de l'***Asphodelo-Stipetum*** par dégradation et se rattachant, comme ce dernier, au ***Thero-Brachypodion*** et aux unités supérieures correspondantes.

La présence de nombreuses espèces transgressives des ***Stellarietea mediae*** témoigne de la localisation particulière de cette pelouse.

Le relevé type de cette association est le relevé 35.

- ***Trifolio nigrescentis-Sedetum caespitosi*** *ass. nova*

En tonsure au sein du ***Brachypodietum phoenicoidis*** du Mas Thibert, se développent sur quelques mètres carrés des pelouses très ouvertes, reconnaissables à la présence de *Sedum caespitosum* et *Sedum acre.*

L'originalité de cette association tient à la présence simultanée de *Sedum acre, Sedum caespitosum, Trifolium nigrescens, Herniaria glabra* et *Plantago lagopus* que l'on peut admettre comme caractéristiques et différentielles du groupement (relevé type 31).

Très pauvre en espèces et très xérophile, cette association paraît devoir être rattachée aux ***Thero-Brachypodietea*** ; les espèces caractéristiques de cette unité y sont peu représentées mais restent néanmoins plus fréquentes que celles d'autres classes comme les ***Brachypodio-Brometea*** Barbero et Loisel 1971, les ***Helianthemetea annua*** ou encore les ***Stellarietea mediae.***

C. Sous-ensembles E6 et E7

Les relevés se rapportant à ces deux sous-ensembles sont réunis dans le tableau IV. Ils correspondent manifestement sur le plan phytosociologique au ***Crassuletum tillaeae*** décrit par R. MOLINIER et G. TALLON (1949). Ces auteurs définissent l'association comme un groupement à développement vernal, correspondant à des remontées du poudingue et se rattachant à la classe des ***Helianthemetea annua.***

Au sein de cette association, l'analyse factorielle des correspondances permet de distinguer deux sous-ensembles se différenciant par leur cortège floristique mais aussi leur localisation géographique.

- La partie gauche du tableau (relevés 21 à 18) illustre la composition floristique de ces tonsures dans le coussou, au sein de l'***Asphodelo-Stipetum.*** Ces pelouses se différencient par la fréquence de diverses espèces transgressives des ***Thero-Brachypodietea*** et notamment *Evax pygmaea, Lithospermum apulum, Trifolium scabrum, Asphodelus fistulosus* et *Trigonella monspeliaca,* qui révèlent l'existence d'un substrat rapidement asséché. Cet aspect de l'association peut être considéré comme une sous- association inédite - ***evacetosum pymaeae*** - dont le relevé type est le relevé 6.

- Les relevés 11 à 24 (partie droite du tableau) ne renferment qu'exceptionnellement les espèces différentielles de la sous-association précédente et se distinguent en outre par la présence de *Myosotis hispida, Helianthemum guttatum* et *Ranunculus chaerophyllos.*

Cette sous-association (***helianthemetosum guttati*** : relevé type 26) se développe dans les clairières parsemant le taillis de Chêne vert.

- Les relevés 10 à 12 (partie centrale du tableau), s'ils n'individualisent pas de sous-asso-

ciation particulière, semblent correspondre à un faciès appauvri de l'association.

3. Conclusion de l'analyse floristique

L'utilisation de l'AFC (traitements global et partiels) a permis de confirmer dans leurs grandes lignes les descriptions faites antérieurement au niveau des pelouses de Crau.

Elle nous a également conduits à identifier divers aspects (associations ou sous-associations nouvelles) du tapis végétal, qui restaient méconnus.

L'examen de la figure 8, correspondant au plan 1/3 du traitement global et sur laquelle nous avons limité les associations végétales reconnues, appelle deux remarques majeures.

- Les groupements à *Deschampsia media,* à *Crassula tillaea,* à *Plantago coronopus* et à *Sedum* ont tendance à se localiser dans la partie supérieure du plan alors que les groupements à *Brachypodium phoenicoides* et *Asphodelus fistulosus* en occupent la partie inférieure. Les tonsures prennent dans le plan, donc dans le nuage des points-relevés, une position identique par rapport aux groupements dans lesquels elles sont dispersées.

- Les groupements à *Trifolium subterraneum* et *Camphorosma monspeliaca* n'ont pas valeur de tonsure par rapport aux formations nitratophiles : ils se situent au même niveau que ces dernières.

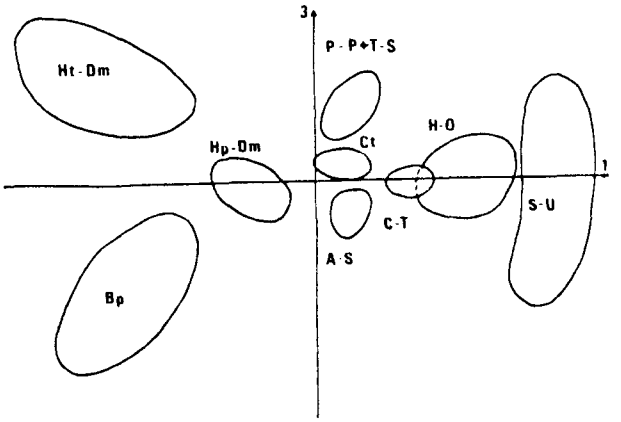


Figure 8.- Répartition des syntaxons sur le plan 1/3 (analyse globale) - Ht-Dm = ***Hyperico tomentosi-Deschampsietum mediae*** - Hp-Dm = ***Hieracio pilosellae-Deschampsietum mediae*** - Bp = ***Brachypodietum phoenicoidis*** - P-P = ***Psiluro-Plantaginetum*** - S-U = ***Silybo-Urticetum*** - A-S = ***Asphodelo-Stipetum*** - Ct = ***Crassuletum tillaeae*** - C-T = ***Camphorosmo-Trifolietum*** - H-O= ***Hordeo-Onopordetum***

RELATIONS SOL-VEGETATION

La confrontation des données floristiques et des données édaphologiques permet de mieux cerner l'incidence des divers paramètres du sol sur la répartition de la flore et la diversité de la végétation.

La recherche de corrélations éventuelles entre l'ordination des relevés sur chaque axe et les valeurs des variables édaphiques prises en compte, est une méthode simple de mise en évidence de l'importance des divers facteurs édaphiques.

L'analyse ne concerne que les données se rapportant au traitement global.

Axe 1

Les variables montrant les plus fortes corrélations avec la répartition des relevés phytosociologiques sont : limons fins (r = -0.76), limons totaux (-0.72), sables grossiers (0.68), calcaire actif (0.68). Rappelons que lors de l'analyse floristique, par la simple confrontation des exigences écologiques des espèces à forte contribution, nous avions constaté que l'axe 1 paraissait correspondre à un gradient d'humidité décroissante. Cette hypothèse est donc vérifiée.

Axe 2

Nous avions constaté que sur le plan floristique se différenciaient, le long de cet axe, les groupements en fonction de leur nitratophilie.

Les plus fortes corrélations observées concernent le carbone organique (r = 0.71), l'azote (0.70), les acides humiques (0.62) et les composés humiques totaux (0.60).

Axe 3

L'interprétation floristique de cet axe a été difficile. Celle des relations sol-végétation l'est également. En effet les variables présentant les plus fortes corrélations sont le calcaire actif (r = -0.62), limons fins (-0.50) et acides humiques (-0.50). On remarquera que ces valeurs sont relativement faibles. Nous ne pouvons que tenter

d'avancer une hypothèse pour interpréter cet axe 3. L'abondance de limons issus d'un colluvionnement relativement ancien par les eaux du Rhône, associée à une forte teneur en calcaire actif des sols pourrait expliquer, du moins en partie, l'opposition floristique observée lors de l'AFC. Néanmoins, l'examen dans le détail des états de variables sur l'ensemble des groupements ne nous permet pas d'être entièrement convaincus et satisfaits de cette interprétation. Il nous semble que la discrimination de la flore et de la végétation le long de cet axe 3 relève d'un facteur non pris en compte dans cette analyse, et qui pourrait être la profondeur du substrat. En effet, la position respective des groupements de tonsure dans la partie positive de l'axe et des groupements à Asphodèle et à *Brachypodium phoenicoides* dans la partie négative nous conduit à penser que la profondeur du sol, ou plus exactement l'éloignement du poudingue par rapport à la surface du sol, pourrait avoir une incidence sur la qualité physico-chimique des sols.

CONCLUSIONS

En conclusion de ce travail, plusieurs remarques s'imposent.

- La végétation des pelouses de la Crau est avant tout caractérisée par son hétérogénéité.

Au sein du coussou, à côté de l'***Asphodelo-Stipetum***, association très largement dominante quant à l'espace occupé, se développent des pelouses denses à *Brachypodium phoenicoides*, des tonsures à *Deschampsia media*, des tonsures à *Plantago coronopus*, des tonsures à *Sedum acre* et des tonsures à *Crassula tillaea*.

En coustière, dispersé au sein du ***Molinietum*** et du ***Brachypodietum phoenicoidis***, se différencie le ***Deschampsietum mediae*** sous deux formes.

En outre, et en liaison directe avec le troupeau, il existe autour des bergeries des ceintures de végétation correspondant à des teneurs différentes en matière organique.

- Le pâturage est le facteur expliquant la teinte de nitratophilie observée dans l'ensemble des groupements analysés.
- L'hétérogénéité du tapis végétal trouve la plus grande part de son déterminisme dans l'hétérogénéité des sols.

Si les groupements à tendance xérophile restent les mieux représentés, la partie étudiée de la Crau montre également des formations végétales liées à une teneur élevée en eau du substrat ou à un taux important de matière organique. Ces deux paramètres (humidité-sécheresse et matière organique) sont les variables les plus discriminantes de la diversité du tapis végétal. Cependant, au niveau des formations ayant rang de sous-associations, ce sont des nuances dans la teneur en limons ou en sables qui semblent jouer un rôle prédominant.

BIBLIOGRAPHIE

AUBERT G. et LOISEL R., 1971 - Contribution à l'étude des groupements des ***Isoeto-Nanojuncetea*** et des ***Helianthemetea annua*** dans le sud-est méditerranéen français. Ann. Univ. Provence, XLV : 203- 241.

BARBERO M. et LOISEL R., 1971 - Contribution à l'étude des pelouses à Brome méditerranéennes et méditerranéo-montagnardes. Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles, 28 : 1-166.

BONIN G. et ROUX M., 1975 - Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude écologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. Oecol. Plant., 13 (2) : 121-138.

BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N. et NEGRE R., 1952 - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. Ed. CNRS, 297 p.

DEVAUX J.-P., ARCHILOQUE A., BOREL L., BOURRELY M., 1983 - Notice de la Carte phytoécologique de la Crau (B. du Rh.). Biol.Ecol. méd., X (1-2) : 5-54.

LOISEL R., 1976 - La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. Thèse Doctorat d'état - Université Aix-Marseille III- 384 p. + annexe

LOISEL R., AUBERT G., BERKANI A., GOMILA H. et ROLANDO Ch., 1990 - Relations sol-végétation dans le vignoble de Vidauban (Var) - 1 - Analyse phytoécologique. Ann. Soc. Sc. Nat. Toulon et du Var, 42 : 35-53.

MOLINIER R., 1975 - Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. SIGMA, n°35, 274 p.

MOLINIER R. et TALLON G., 1949-1950 - La végétation de la Crau (Basse-Provence). Rev. Gén. Bot., 6 : 525-636

RIEUX R., RITSCHEL G. et ROUX Cl., 1977 - Etude écologique et phytosociologique du ***Crassuletum tillaeae*** Mol. et Tal. 1949. Rev. Biol. Ecol. Méd., IV (3) : 117-143.

RIVAS-MARTINEZ S., 1977 - Datos sobre la vegetacion nitrophila espanola. Acta Bot. Malacitana, III : 159-167.

RIVAS-MARTINEZ S. et IZCO M., 1977 - Sobre la vegetacion terofitica subnitrophila mediterranea (***Brometalia rubenti-tectori***). Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles, XXXIV (I) : 1-118.

SOROCEANU E., 1936 - Recherches phytosociologiques sur les pelouses méso-xérophiles de la plaine languedocienne (***Brachypodietum phoenicoidis***). S.I.G.M.A., n° 41, 192 p.

Compléments aux tableaux phytosociologiques

TABLEAU I : ont été observés

3 fois : Carlina vulgaris (relevés 64, 70, 68), Lotus corniculatus (70, 72, 73), Linum gallicum (59, 60, 122), Hieracium pilosella (122, 68, 69), Silene inflata (68, 69, 71)
2 fois : Aira cupaniana (60,71), Cynosurus echinatus (60,122), Vulpia sciuroides (59,122), Prunella vulgaris (59,60)
1 fois : relevé 64 (Asperula cynanchica, Myosotis hispida), 67 (Serratula tinctoria, Lathyrus hirsutus, L. nissolia, Galium aparine), 70 (Melilotus officinalis, Cerastium brachypetalum, Hedera helix), 73 (Medicago lupulina , Vicia sativa, V. villosa), 60 (Medicago sativa, Bromus mollis, Trifolium glomeratum, T. lappaceum, Alchimilla microcarpa Torilis nodosa, Lithospermum arvense, Prunella laciniata), 59 (Carex divulsa, Linum narbonense), 68 (Phillyrea angustifolia), 71 (Galium murale, Osyris alba, Thymus vulgaris, Lavandula latifolia, Cerastium semi-decandrum), 66 (Medicago praecox, Helianthemum hirtum , Plantago coronopus, Hypochoeris radicata)
- localisation des relevés : relevés 59 et 60 Mas des Trinitaires - 62 et 64 Mas d'Icard - 66 et 67 Mas Thibert - 68 à 73 Etang des Aulnes - 122 Mas de Chauvet

TABLEAU II - ont été observés
- 5 fois : Bromus rubens (47, 48, 45, 58, 57), Erodium cicutarium (47, 48, 46, 45, 58), Lolium rigidum (42, 57, 53, 74, 75), Lepturus incurvatus (57, 53, 74, 81, 80)
- 4 fois : Thymus vulgaris (44, 47, 43, 46), Vulpia ciliata (44, 49, 42, 48), Bellis perennis (48, 49, 82, 83), Lolium perenne (48, 50, 42, 58), Bromus mollis (58, 53, 56, 75), Convolvulus arvensis (58, 56, 63, 55)
- 3 fois : Polygala vulgaris (44, 51, 43), Trifolium stellatum (49, 42, 48), T. angustifolium (51, 43, 48), T. glomeratum (42, 82, 63), Medicago hispida (47, 48, 49), Filago spathulata (49, 57, 58), Sherardia arvensis (83, 84, 85), Verbena officinalis (81, 82, 83), Myosotis hispida (55, 56, 63)
- 2 fois : Trifolium scabrum (46, 47), Lotus villosus (50, 51), Taraxacum officinale (51, 49), Festuca ovina (43, 82), Hypochoeris radicata (48, 69), Catapodium loliaceum (48, 49), Daucus carota (49, 50), Medicago disciformis (42, 85), Prunella laciniata (82, 85), Fumana thymifolia (82, 85), Sonchus oleraceus (69, 58), Agrimonia eupatoria (82, 84), Cerastium glutinosum (83, 84), C. triviale (57, 58), Bromus madritensis (57, 58), Herniaria glabra (54, 55)
- 1 fois : relevé 44 (Geranium molle), 47 (Koeleria phleoides , Lagoseris sancta, Psilurus aristatus), 43 (Plantago lanceolata), 48 (Scabiosa stellata), 49 (Trifolium tomentosum), 45 (Erophila verna), 42 (Camphorosma monspeliaca, Avena sterilis), 69 (Holcus lanatus, Silene inflata, Melilotus arvensis), 82 (Medicago lupulina), 84 (Helianthemum hirtum), 58 (Linum narbonense, Veronica arvensis, Silybum marianum, Hordeum murinum), 63 (Cornus sanguinea, Cirsium monspessulanum, Rumex crispus), 74 (Polygonum aviculare), 77 (Romulea columnae)
- localisation des relevés : 44, 47, 51, 43, 46, 48, 49, 45, 50, 42 Mas de Chauvet - 69 Etang des Aulnes - 52 à 58 Mas des Trinitaires - 74 Mas Thibert - 75 à 84 Port St-Louis (station de pompage)

TABLEAU III - ont été observés
- 2 fois : Carthamus lanatus (87, 89), Torilis nodosa (95, 90)
- 1 fois : relevé 110 (Plantago lanceolata), 99 (Parietaria officinalis, Avena bromoides), 89 (Bromus mollis), 86 (Caucalis leptophylla), 112 (Herniaria cinerea), 90 (Sherardia arvensis, Brachypodium ramosum), 105 (Plantago lanceolata, Trifolium lappaceum), 93 (Anthemis arvensis, Bellis silvestris), 92 (Erophila verna), 96 (Rapistrum rugosum)

- localisation des relevés : 86 à 90 Grosse du Sud - 91 et 92 Grosse du Couchant - 93 Coulibris - 94 à 96 Grand Carton - 97 à 99 Limouse - 105 à 108 Bergerie du Ventilon - 110 à 113 Figuières

TABLEAU IV - ont été observés
- 2 fois : Taraxacum officinale (38, 118), Centaurea solsticialis (102, 103), Podospermum laciniatum (118, 124), Tragopogon australis (118, 117), Trifolium angustifolium (118, 116), T. resupinatum (115, 116)
- 1 fois : relevé 38 (Trifolium lappaceum), 101 (Polycarpon tetraphyllum, Calendula officinalis), 104 (Lepturus incurvatus, Bromus mollis), 118 (Astragalus hamosus, Silene gallica, Erigeron canadensis, Lotus corniculatus), 114 (Veronica arvensis, Festuca ovina)
- localisation des relevés : 38 Grosse du Couchant - 101 à 104 Ventillon - 114 Cossuro - 115 Terme blanc - 116 et 117 Nouveau Carton - 118 Mas de Chauvet - 123 et 124 Grand Carton - 125 Grosse du Sud

TABLEAU V - ont été observés
- 2 fois : Herniaria cinerea (19, 34), Brachypodium ramosum (33, 36), Sherardia arvensis (40, 36)
- 1 fois : relevé 32 (Cerastium glutinosum), 40 (Teucrium chamaedrys), 36 (Trifolium lappaceum, Thymus vulgaris, Bellis silvestris, Alyssum maritimum, Hypochoeris radicata), 19 (Asperula cynanchica), 30 (Trifolium maritimum)
- localisation des relevés : 19, 33 à 36 Grosse du Sud - 32 Mas de Chauvet - 37 Grosse du Couchant - 39 Grosse du Centre - 40 Grosse du Levant - 29, 30, 31 et 66 Mas Thibert

TABLEAU VI - ont été observés
- 3 fois : Aegilops triuncialis (20, 21, 22), Geranium molle (8, 11, 26)
- 2 fois : Avena barbata (21, 22), Medicago gerardi (20, 21), Lolium rigidum (8, 20), Calendula vulgaris (13, 20), Koeleria vallesiana (1, 2), K. phleoides (8, 11), Teucrium polium (4, 18), Veronica arvensis (14, 27), Taraxacum officinale (11, 16), Centranthus calcitrapa (25, 26), Poa annua (24, 26)
- 1 fois : relevé 20 (Hordeum murinum), 1 (Alyssum maritimum), 8 (Trifolium lappaceum), 18 (Plantago lanceolata, Avena bromoides), 14 (Phillyrea angustifolia), 9 (Vicia tetrasperma), 25 (Bartsia trixago, Valerianella coronata, Trifolium tomentosum, T. angustifolium, Paronychia argentea), 17 (Hieracium pilosella),24 (Nardurus salzmanii, Clematis flammula, Catapodium loliaceum, Plantago coronopus)
- localisation des relevés : 1 à 8 Grosse du Couchant - 9 à 13 Grosse du Sud - 14 à 16 Négrès - 7 Tenque - 18 Retour des Aires - 20 à 22 Ventillon - 24 La Fossette - 25 et 26 Coucou - 27 et 28 Etang des Aulnes

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 269-277

Sur la distribution altitudinale de la végétation méditerranéenne : de la côte du Pacifique aux crêtes de la Sierra San Pedro Martir, Basse Californie, Mexique

On the altidudinal distribution of the mediterranean vegetation : from the Pacific coast to the ridges of the San Pedro Martir range, Baja California, Mexico

Gilbert LONG*

RESUME

Les principales formes de végétation et leurs relations avec le milieu (altitude, position topographique, roche-mère, impact des activités humaines) sont décrites sur un gradient d'altitude de 0 à 2830 m entre l'Océan Pacifique et les sommets de la Sierra San Pedro Martir, c'est-à-dire pour le versant majeur soumis au climat méditerranéen (aride à subhumide), dans sa position la plus méridionale du sous-continent nord-américain.

MOTS-CLES : végétation et climat méditerranéens, gradient d'altitude, Basse Californie, Mexique

SUMMARY

The main vegetation forms and their relations to the environment (altitude, topographical situation, mother-rock, impact of human activities) are described in an altitudinal transect from 0 to 2830 m between the Pacific Ocean and the ridges of the San Pedro Martir range, i.e. for the main slope which is under the mediterranean climatic regime, the more southern part of a such climate for the north-american sub-continent.

KEY WORDS : mediterranean vegetation and climate, altitudinal gradient, Baja California, Mexico

INTRODUCTION

Nous présentons dans cet article une brève description des paysages végétaux les plus caractéristiques, identifiables sur un transect situé le long d'un itinéraire dont le point de départ est à 10 km à l'Est du littoral de l'Océan Pacifique, plus précisément à 40-50 m d'altitude, au niveau du croisement entre la route de Tijuana à La Paz, qui relie le Nord et le Sud de la péninsule de Baja California, et la piste qui permet de rejoindre le grand télescope de l'Observatoire astronomique de l'UNAM (Université Nationale Autonome de Mexico), dont la base est à 2830 m d'altitude, sur l'une des crêtes de la Sierra San Pedro Martir, celle-ci culminant au Picacho del Diablo (3095 m).

* CEFE/CNRS, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex, France
Tél. : (33) 67 61 32 24, Fax. : (33) 67 41 21 38

Les figures 1 et 2 donnent la localisation géographique de Baja California et de l'itinéraire prospecté.

Cet itinéraire, d'une longueur de 100 km, le seul accessible assez facilement en voiture, suit sensiblement une direction ouest-est, approximativement au niveau du 31° de latitude nord ; il permet, dans un délai très court, une reconnaissance phyto-écologique des grands paysages végétaux du versant occidental majeur de la Cordillère de San Pedro Martir, le massif batholitique le plus élevé de Baja California et dont les crêtes, orientées Nord-Sud, sont à environ 70 km, à vol d'oiseau, de la côte du Pacifique. Il s'agit, en l'occurrence, du versant influencé par des régimes de précipitations (pluies, neige, brouillards, ...) principalement de type méditer-

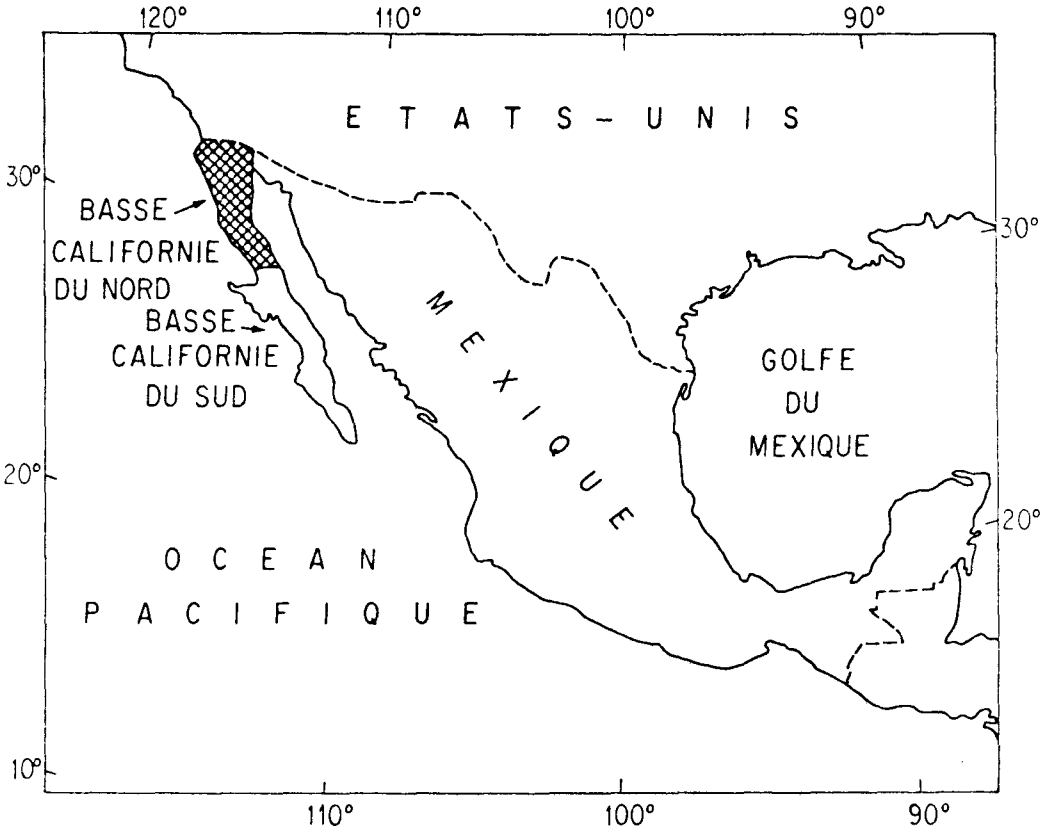


Figure 1.- Localisation de la Basse Californie du Nord, au Mexique

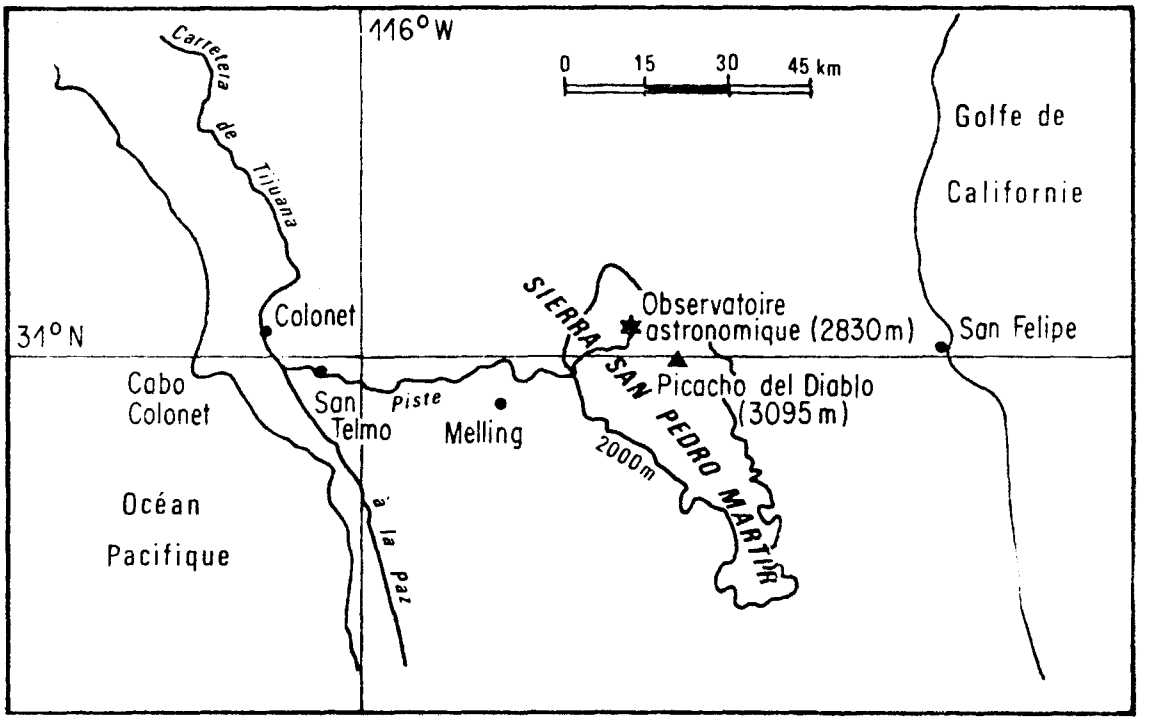


Figure 2.- Localisation de la Sierra San Pedro Martir et de la piste joignant la Carretera à l'Observatoire astronomique de l'UNAM

ranéen, alors que le versant oriental, tourné vers le Golfe de Californie, très abrupt, est de type tropical (type sonoran, aride à très aride). C'est aussi le territoire le plus méridional de l'hémisphère nord et du continent nord-américain où l'on peut observer des végétations sclérophylles de type méditerranéen. Enfin, le fort gradient d'altitude permet de passer de l'étage méditerranéen aride (précipitations moyennes annuelles de l'ordre de 100 à 200 mm) à l'étage méditerranéen sub-humide (précipitations moyennes annuelles estimées de l'ordre de 600 à 800 mm, y compris les précipitations occultes et neigeuses). La proportion des pluies d'été croît de la rive du Pacifique à la ligne des crêtes de 0-5% à 20-30% à partir de 1000 m d'altitude (LE HOUEROU, en prép.).

Les conditions générales du milieu sont décrites et représentées sur des cartes thématiques à moyenne échelle (1:250.000) éditées au cours des années 80 par le Secrétariat de la Programmation et du Budget du Gouvernement mexicain. Seule la carte de «l'utilisation du sol et de la végétation» (SPP, 1980) donne les limites et une très brève description de quelques-unes des unités de végétation et de milieu que nous avons pu identifier et désigner succinctement dans cet article. On trouve aussi une description générale de la végétation de Basse Californie dans l'ouvrage de synthèse publié par RZEDOWSKI (1978). Par ailleurs, les travaux non publiés de la COTECOCA (Commission chargée de déterminer les coefficients de valeur pastorale) fournissent d'utiles indications sur les ressources végétales à usages pastoraux.

L'une de nos intentions était de préparer un travail d'échantillonnage des relations entre la végétation et le milieu et, notamment, de souligner les hétérogénéités immédiatement repérables sur le terrain et qui suggèrent des relations particulières avec des changements significatifs du milieu. L'accent est mis sur les seuils altitudinaux à partir desquels les changements de végétation semblent les mieux perçus. On rapprochera notre tentative de la description des étages de végétation de la Sierra Nevada méridionale, en Californie américaine, publiée par QUEZEL et SHEVOCK (1981). On trouvera aussi dans un travail de MOONEY et HARRISON (1972) une tentative de même nature pour la partie basse (0-800 m) du transect que nous avons étudié, ces auteurs mettant l'accent sur les différences de composition floristique et de formes de végétaux à trois niveaux altitudinaux (100, 400 et 800 m).

Pour certaines portions du transect, nous avons indiqué les impacts identifiables des activités humaines sur la végétation et le milieu ; ces activités s'expriment par des pratiques agricoles (C), principalement céréalières en sec, et par des pratiques pastorales (P) liées à des systèmes d'élevage très extensifs (bovins, équins). La partie supérieure du transect est intégrée dans un Parc National, dont le caractère forestier (forêts de conifères) est le signe le plus apparent ; les forêts sont constituées de belles futaies pluriséculaires, conservées en l'état, dont la régénération pourrait poser à terme quelques problèmes ; ces forêts, non exploitées pour l'essentiel, sont parcourues par des herbivores domestiques (bovins en faible charge) et sauvages (ongulés). La partie forestière a fait l'objet d'inventaires phyto-écologiques dans le cadre du programme en coopération (1985-1990) entre le CEPE/CNRS (France) et le CICESE/CONACYT (Mexique) ; les premiers résultats de ces inventaires ont été publiés par PASSINI *et al.* (1989) dans le cadre d'une étude comparative des formations forestières de la Sierra Juarez et de la Sierra San Pedro Martir. On doit aussi à MINNICH (1987) des indications précieuses sur la distribution des arbres forestiers en Basse Californie (Nord). Les données climatiques de Baja California (Nord) ont, par ailleurs, fait l'objet de traitements appropriés dans le cadre du programme en coopération susindiqué. Les premiers résultats ont été présentés par DAGET et REYES (1989) ; le territoire couvert par le transect étudié est considéré par ces auteurs comme appartenant au type méditerranéen intermédiaire, avec une faible tropicalité. Une étude bioclimatique complémentaire et plus détaillée est en cours (H.N. LE HOUEROU, comm. pers.) basée sur l'analyse détaillée des données d'une centaine de stations météorologiques et d'environ 200 relevés de végétation.

Les informations géologiques que nous donnons dans le texte qui suit sont extraites des cartes géologiques à l'échelle de 1:250.000 publiées par le Secrétariat de la Programmation et du Budget, au cours des années 80. Ces cartes sont cependant beaucoup trop simplifiées pour donner une image exacte des réalités rencontrées. Chaque fois que cela était possible, nous avons donc apporté des précisions sur la nature des altérites qui conditionnent principalement les relations sol-végétation. La carte des sols (édaphologie) à l'échelle de 1:250.000 est également trop généralisée ou simplifiée pour que nous puissions l'utiliser. Les régosols seraient dominants sur la majeure partie du transect, à l'exception des zones forestières où sont repérables des sols bruns forestiers (désignés cambisol sur la carte). De fait, c'est plus la capacité hydrique des différents substrats, et donc l'importance du profil meuble exploitable par les systèmes racinaires, qui semble marquer une relation significative avec certains changements

de végétation observés. Ceci reste à démontrer par des études de fonctionnement des principaux systèmes écologiques identifiés au cours de notre prospection.

La reconnaissance phyto-écologique de l'itinéraire a été effectuée les 12 et 13 octobre 1985, c'est-à-dire à une période de l'année au cours de laquelle nous pouvions nous attendre à observer une végétation «méditerranéenne» en dormance estivale, à cause de la sécheresse. De fait, les arbustes à feuilles caduques de régime estival, si caractéristiques de la flore méditerranéenne de cette partie du monde (*Aesculus parryi*, *Euphorbia misera*, *Lotus scoparius*, *Fraxinus trifoliata*...) étaient bien présents dans la phase phénologique attendue. Nous avons cependant relevé des phases de floraison active de certaines espèces qui suggèrent des réponses climatiques et physiologiques qu'il faudrait pouvoir expliquer ultérieurement.

La tournée sur le terrain a été organisée et dirigée par le professeur Paulino ROJAS (Université Autonome de Baja California, Ecole des Sciences biologiques) et avec la collaboration de José DELGADILLO, enseignant-chercheur à la même Université, pour la partie phytotaxonomique. Le texte qui suit bénéficie de cette collaboration, laquelle s'inscrit dans la phase initiale d'un programme de coopération scientifique, auquel nous avons consacré beaucoup de temps et que le CNRS a interrompu prématurément.

En 1986, nous avions convenu de publier avec P. ROJAS, J. DELGADILLO et Mme M.F. PASSINI, un article plus documenté sur l'ensemble des formations végétales du transect dont il est question ici. Un article, en langue espagnole, devait ainsi être soumis par P. ROJAS au «Boletin de la Societad de Botanica de México». Ce projet n'ayant pas abouti, nous pensons qu'il est encore utile de faire paraître le texte que nous avions préparé à cette fin et dont nous assumons principalement la responsabilité ; en soulignant toutefois que la version actuelle bénéficie des apports complémentaires de J. DELGADILLO, grâce aux déterminations floristiques qu'il a pu faire ultérieurement et qu'il nous a aimablement communiquées. Les désignations taxonomiques se réfèrent essentiellement à la nomenclature de la Flore de Baja California (Mexique) de WIGGINS (1980).

Comme c'est l'usage dans un travail de prospection sur piste, nous nous sommes servis du compteur kilométrique du véhicule et d'un altimètre pour localiser les zones et les sites observés. Le point de départ (ou **km** 0), à 40-50 m d'altitude, correspond au croisement de la Carretera Tijuana - La Paz avec la piste de Rancho Meling/Observatoire astronomique. Le **km** 100 correspond au site du grand télescope de l'Observatoire à 2830 m d'altitude.

Les principales **formes de végétation** ont été désignées par leurs types de végétaux dominants (LH : végétaux ligneux hauts ; LB : végétaux ligneux bas ; H : espèces herbacées ; S : espèces succulentes), leur stratification verticale s'il y a lieu (combinaison de strates de LH, LB, H, S), le recouvrement et la hauteur des strates de végétation, les espèces dominantes ou représentatives (aspect paysager), l'impact des activités humaines (C, pour activités agricoles, le plus souvent céréaliculture en sec ; P, pour activités pastorales en systèmes extensifs). Les formes de végétation ont été situées par rapport à leurs positions topographiques respectives (entre autres : l'exposition des versants, lorsqu'elle joue un rôle discriminant), les types de roches-mères et d'altérites, les modes d'agencement (mosaïques). On a essayé de souligner les seuils à partir desquels des changements significatifs de paysages végétaux s'opéraient, sans toujours être en mesure de déterminer les raisons de ces changements.

Au total, nous proposons de repérer 27 unités majeures désignées par une série de codes en chiffres romains de I à XXVII.

DESCRIPTION DU TRANSECT

Km 0. Croisement de la Carretera (route) de Tijuana à La Paz avec la piste de Rancho Meling/Observatoire astronomique de l'UNAM ;

Environ 25 km au Sud du village de **Colonet**, à 10 km du littoral de l'Océan Pacifique. Altitude, 40-50 m. Partie la plus aride du transect, tempérée par les influences océaniques ; précipitations moyennes annuelles *estimées* entre 100 et 150 mm ; moyenne des températures minimas du mois le plus froid (janvier), *estimée* entre + 5°C et +7°C. Terrasses alluvio-colluviales du Quaternaire (Qs), sablo-calcaires ; sédiments sableux du Tertiaire (Tar) ; collines granitiques du Crétacé (Klgea et Klgia sur la carte géologique). En général, sols sableux fins et altérites meubles de divers granites. Horizons de surface présentant une faible pédogénèse à pH supérieur à 7, voire proche de 8.

UNITE I. Matorral côtier (matorral rosetofilo costero), caractérisé par la co-dominance physionomique d'arbustes (LB), souvent sclérophylles, et de végétaux succulents (S) : LB (1 m ; 20-

30%) + S (0,5-3 m ; 5-10%) ; exposition Sud (plus chaud).
LB : *Eriogonum fasciculatum, Ephedra californica, Euphorbia misera, Simmondsia chinensis, Rhus laurina, Salvia apiana, Isomeris arborea* (floraison), *Harfordia macroptera, Ambrosia chenopodifolia...*
S : *Agave shawii, Dudleya lanceolata, D. pulverulenta, Bergerocactus emoryi, Echinocereus maritimus, Myrtilocactus cochal, Ferocactus acanthodes, Mammilaria dioica....*

UNITE II. Chaparral côtier, caractérisé par l'absence d'espèces succulentes et la dominance de LB (< 1 m ; 50-60%) ; exposition Nord ; altitude 50-100 m. Usage pastoral diffus (P) ; 20% de l'espace sont utilisés pour la céréaliculture en sec (C).
LB : *Adenostoma fasciculatum, Rhus integrifolia...*

Km 5,5. Rancho El Eucalipto

Altitude 80 m. Unité II, avec usage P plus important entraînant une ouverture du chaparral et une plus grande abondance des espèces herbacées (H) qui, pour la plupart, sont des xénophytes importées du Vieux Monde (*Erodium* sp.pl., *Bromus* sp.pl., *Avena* sp.pl., etc). Une partie du chaparral de l'Unité II a été défrichée pour libérer récemment des terres occasionnellement cultivées (C), puis abandonnées à la succession post-culturale herbacée offrant alors quelques ressources pastorales (P).

Km 6,4. San Telmo (station météorologique) ; altitude 100 m

Chaparral côtier (Unité II) dégradé par surpâturage et collecte de ressources ligneuses à proximité des lieux habités ; on observe alors une dominance localisée de *Opuntia* sp. exprimant une forte dégradation ; il y a semble-t-il une tendance à la «matorralisation» (dans ce cas : augmentation des espèces succulentes) du chaparral côtier. Il y aurait là le signe évident d'un processus de désertisation lié à l'impact des activités humaines. A noter que la séparation des Unités I et II, telles qu'elles peuvent être reconnues sur la carte de l'utilisation du sol et de la végétation publiée par SPP (1980) est sujette à critique.

Km 18. Ejido Hacienda Sinaloa ; altitude 150-200 m

UNITE III. Unité complexe C + P. Oliviers et céréales (blé) en sec ; maïs irrigué ; jachères post-culturales pâturées et espace pastoral issu du chaparral surpâturé par bovins et équins. Dynamique agro-pastorale sur les terrasses alluvio-colluviales basses.

Km 23

UNITE IV. Chaparral bas, très ouvert (< 1 m ; < 20%) à *Ambrosia chenopodifolia, Rosa minutissima*, représentant un stade de dégradation de l'Unité II que l'on observe sur les parties supérieures des versants.

Km 30. Altitude 220 m ; bas de versant, exposition Nord ; collines ; sables grossiers.
UNITE V. Chaparral pluristrate de ligneux bas (LB < 1 m, 10% ; LB = 1 m, 30% ; LB > 1 m, 1%) **et herbacées** (H = 5-10%).

Ambrosia chenopodifolia (LB dominant), *Simmondsia chinensis, Eriogonum fasciculatum, Euphorbia misera, Haplopappus venetus, Aesculus parryi, Ephedra californica.* Une petite Fougère : *Woodsia plummerae* ; une Selaginelle : *Selaginella bigelovii.*
Dans les ravins (fonds d'oueds) : *Rhus laurina.*

Km 35. Altitude 300 m
UNITE VI. Chaparral pluristrate (cf. Unité V) avec, en plus, *Rhus laurina* qui apparaît sur les versants (formation ligneuse basse complexe). On rencontre aussi *Ornithostaphylos oppositifolia, Arctostaphylos patula* subsp. *platyphylla, Xylococcus bicolor*, 3 arbustes de la famille des Ericacées.

Km 39. Altitude 400 à 500 m. Zone de changement de végétation en fonction de l'opposition des versants. Sur les versants exposés au Sud (chauds) : Unité VI (cf. supra). Sur les versants exposés au Nord (frais) :

UNITE VII. Chaparral de haute taille et dense (LB = 2 à 3 m ; 75-100%) dont les espèces les plus représentatives sont : *Adenostoma fasciculatum, Arbutus menziesii, Heteromeles arbutifolia, Rhamnus californica, Fraxinus trifoliata* ; mais aussi : *Rhus laurina, Aesculus parryi, Xylococcus bicolor, Euphorbia misera* (en pleine floraison et début de feuillaison), *Salvia pachyphylla...*

A l'altitude de 600 m, on observe une relative abondance de *Fraxinus trifoliata* sur les versants exposés au Nord.

Km 41. Altitude 700 m
UNITE VIII. Chaparral monostrate de taille moyenne (LB 1 à 2 m ; > 50% de couvert) avec *Eriogonum fasciculatum* dominant sur toutes les expositions des versants, suggérant soit une banalisation mésoclimatique à ce niveau, juste

avant d'atteindre une position topographique dominante de plateau ; ou bien, une dégradation généralisée du chaparral (impacts antérieurs des feux ? du pâturage ?).

Km 43. San José-Mesa El Barrial ; altitude 700-750 m. Plateau avec sédiments sableux (altérites des granites du Crétacé ?), très meubles. Complexe des Unités II, III, IV avec phases culturales (C) et pastorales (P).

Km 46. Entrée du **Rancho Meling** ; même altitude
UNITE IX. Chaparral type (LB 1-2 m et 2-3 m), à *Adenostoma fasciculatum* dominant (recouvrement supérieur à 90%).

Faible proportion de chaparral bas (LB < 1 m), type Unité V, à *Ambrosia chenopodifolia.* Changement important vers 800 m d'altitude ; granite grossier, blanc (gros blocs) et arènes très grossières, souvent profondes, sur des reliefs à faible pente ou plats :

UNITE X. Chaparral de moyenne altitude, à 2 strates plus ou moins ouvertes (LB 2-3 m et LB < 1 m), dominé par *Adenostoma fasciculatum* et *Artemisia tridentata* ; avec, en plus, *Juniperus californica, Yucca schidigera, Arctostaphylos oppositifolia, Fraxinus trifoliata, Ambrosia chenopodifolia...* L'ouverture de ce chaparral, par des bovins en pâturage libre conduit à une mosaïque entre l'Unité X et des pelouses herbacées fortement pâturées (bovins, lapins). On peut observer que les strates de ligneux bas jouent un rôle synergique net à l'égard de la strate herbacée qui est plus développée sous le couvert, et dispersée et rase hors du couvert, l'ensemble étant également accessible aux herbivores. Il convient de noter (comm. orale de D. GENIN) que ce type de chaparral se développe sur schistes (et non sur arènes granitiques) au-dessus de 1000 m d'altitude, à la Sierra Juarez.

Km 48. Même altitude
UNITE XI. Végétation rudérale des terres cultivées en sec (céréales) et des jachères pâturées, co-existant avec le chaparral de l'Unité VIII en toutes expositions, dominé par *Eriogonum fasciculatum, Salvia pachyphylla...* Ce chaparral semble représenter un stade de dégradation de l'Unité X (chaparral à *Adenostoma fasciculatum* et *Artemisia tridentata*) ou, sans doute, un stade de la succession écologique progressive vers le chaparral type.

Km 50. Croisement de la piste, conduisant en direction du Sud à **Rancho Meling**

Km 53. Altitude 800 m ; granite en boules ; arènes granitiques grossières

UNITE XII. Chaparral à LB 1-2 m, plus ou moins ouvert, à *Eriogonum fasciculatum, Yucca schidigera, Rhus* sp., *Salvia* sp.

Km 56-58. Vers 1100 m d'altitude. Changement important de lithologie avec apparition des schistes et gneiss du complexe métamorphique du Mésozoïque.

Deux types de chaparral à strate LB de 2 à 3 m, dense :

UNITE XIII. Versants les plus secs, chaparral à *Adenostoma fasciculatum* dominant, avec *Fraxinus trifoliata, Eriogonum fasciculatum,...*

UNITE XIV. Versants les plus frais, chaparral à *Adenostoma sparsifolia* dominant. La distribution écologique contrastée de *A. fasciculatum* et *A. sparsifolia* a fait l'objet de remarques critiques dans un article de BEATTY (1987) pour la Californie américaine.

Km 61. Altitude 1200 m. Lithologie très complexe. Fort contraste des versants. Chaparral de l'Unité XII sur les versants exposés au Sud, dominés par *Eriogonum fasciculatum* (LB < 1 m) ; chaparral de l'Unité XIII sur les versants exposés au Nord, dominés par *Adenostoma fasciculatum.*

Km 64. Altitude 1280 m. Gneiss et schistes durs. Contraste de versant.
UNITE XV. Versants exposés au Sud, chaparral (LB 1-2 m) à *Adenostoma fasciculatum* et *Ceanothus cuneatus.*

Sur les versants exposés au Nord, chaparral (LB 2-3 m, tendance arborescente) à *Adenostoma sparsifolia* (Unité XIV).

Km 65. Altitude 1280 m. Présence des premiers individus de *Pinus quadrifolia* et *Pinus jeffreyi* (très rare) dispersés dans le chaparral à *Adenostoma fasciculatum* et *Ceanothus cuneatus* (Unité XV) ; dans son ensemble, cette végétation peut être décrite comme une unité distincte :
UNITE XVI. Chaparral faiblement boisé (LB 2-3 m, > 75% ; LH : 4-8 m, < 10%).

Il est intéressant d'observer qu'à cette altitude, on rencontre encore *Simmondsia chinensis* qui supporte alors les rigueurs des températures hivernales (*m* estimée voisine de 0°C ?).

Km 67,5. Granite (boules ; arènes grossières, blanches). Unité XII.

Km 69. Gneiss et schistes. Unité XV.

Km 71-72. Altitude 1650 m
UNITE XVII. Chaparral d'altitude à *Arctosta-*

phylos patula subsp. *platyphylla*, *Adenostoma fasciculatum*, *A. sparsifolium* (cette espèce est dominée par *A. fasciculatum*), *Pinus quadrifolia*...

Km 73. Altitude 1800 m. *Pinus jeffreyi* devient progressivement plus présent dans le paysage, d'abord sous la forme d'arbres de petite taille (environ 3 m), puis de plus grandes tailles. Il participe alors à des formations ligneuses complexes :
UNITE XVIII. Forêts plus ou moins claires de *Pinus jeffreyi* (10-20 m), *Quercus agrifolia* (10-20 m) et chaparral d'altitude (Unité XVII). Granites en boules et arènes profondes du Crétacé (Klgia). Quelques microsites humides avec eaux courantes.

Km 77. Altitude 2000 m. Unité XVII, avec plusieurs variantes.

Km 77,5. Altitude 2100 m. **Limite inférieure significative des belles futaies** de *Pinus jeffreyi*. Entrée du **Parc National de la Sierra San Pedro Martir** (campement forestier).
UNITE XIX. Haute futaie (> 15-20 m) de *Pinus jeffreyi* (avec *Libocedrus decurrens*) et sous-bois d'*Arctostaphylos patula* subsp. *platyphylla*.

Km 79. Altitude 2300 m
UNITE XX. Haute futaie de *Pinus jeffreyi* et *Abies concolor*. A l'altitude de 2550 m, *P. jeffreyi* et *A. concolor* atteignent des hauteurs supérieures à 25 m et des diamètres (à hauteur de poitrine) de 1 m à 1,50 m. Dans cet environnement de belles forêts de conifères, J. DELGADILLO avait relevé : *Artemisia palmeri*, *Erigeron foliosus* var. *stenophyllus*, *Eriogonum parishii*, *Clematis ligustifolia* var. *californica*, *Adenostoma sparsifolia*, *Heteromeles arbutifolia*, *Rosa californica*, *Ceanothus greggii* var. *perplexans*.

Pour une approche floristique des forêts de conifères de la Sierra San Pedro Martir, on trouvera des compléments indispensables dans l'article de PASSINI *et al.*, 1989. Cet article donne aussi des indications utiles sur les densités des arbres dominants dans les divers peuplements, sur les hauteurs et les surfaces terrières mesurées. Le faciès à *Abies concolor* (avec peu d'individus de *Pinus jeffreyi*), le plus productif, présente une surface terrière variant de 48 à 61 $m^2 . ha^{-1}$ avec 220 à 440 tiges. ha^{-1} de diamètre > à 10 cm.

La première chute de neige de l'année biologique 1985/1986 a été enregistrée le 8 octobre 1985 à partir de 2200-2300 m ; certaines accumulations sont encore visibles le 12 octobre 1985 lors de notre reconnaissance de la futaie dominée par *Abies concolor*.

Km 85. Le Corona de Arriba. Altitude 2200-2300 m. Plateau
UNITE XXI. Futaie claire de *Abies concolor*, *Pinus jeffreyi* et *Pinus murrayana*, avec clairières herbacées (H), pâturées (bovins). Arènes granitiques grossières.

UNITE XXII. Petits bosquets de *Populus tremuloïdes* dans les lieux humides et les creux froids.

Km 87. Vallecitos. Jusqu'à **Km 93**. Altitude 2440 m. Plateau
UNITE XXIII. Mosaïque de pelouses pastorales (dominées par des espèces herbacées) et de bosquets de conifères rattachés à l'Unité XXI et souvent dominés par *Pinus murrayana*. Plusieurs phytocénoses herbacées occupent un gradient d'arènes granitiques sèches jusqu'à des lieux humides permanents. J. DELGADILLO a établi la liste suivante d'espèces représentatives : *Trifolium wigginsii*, *Agrostis* sp.pl., *Sisyrinchium bellum*, *Linanthus melingii*, *Galium martinense*, *Sanicula crassicaulis*, *Potentilla luteoserica*, *P. wheeleri* var. *rimicola*, *Achillea millefolium* var. *lanulosa*, *Plantago erecta*, etc (voir aussi liste *in* PASSINI *et al.*, 1989).

A la sortie du plateau de Vallecitos, à l'Est, vers 2600 m d'altitude, sur les versants en pente, secs, et sur gneiss :

UNITE XXIV. Futaie de *Pinus jeffreyi* avec sous-bois clair de *Arctostaphylos glauca* et *Nolina palmeri*.

Altitude 2640 m. **Camp de base de UNAM-Observatoire astronomique**, dans une belle futaie de *Pinus jeffreyi* (dominant) et *Abies concolor*.

Km 98. Altitude 2650 m. Hautes futaies (20-30 m) de *Pinus jeffreyi* et *Abies concolor*, Unité XX. Peupleraies à *Populus tremuloïdes* localisées dans les situations fraîches et humides, Unité XXII. Clairières forestières avec de bonnes aptitudes à la régénération (confirmées dans le travail de PASSINI *et al.*, 1989). Cet ensemble forestier remarquable se situe principalement sur les altérites du gneiss (et schistes ?) de la mosaïque paléozoïque-mésozoïque qui présente, au sommet des crêtes de la Sierra, des granites en bloc du Crétacé. Les sols issus de ces types lithologiques sont peu évolués (sol brun forestier acide, pH de 5,5 à 6,5) et à faible potentiel de fertilité, compensé par l'épaisseur des altérites meubles et les positions de bas de versant (gradient oligotrophe-mésotrophe ?).

De 2650 à 2800 m, en direction du grand télescope (base à 2830 m), sur un versant orienté au Sud-Ouest, sur gneiss, on traverse un ensemble forestier complexe :

UNITE XXV. Futaie haute de *Pinus jeffreyi* et *Abies concolor* (Unité XX) avec un sous-étage de Chênes, *Quercus chrysolepis* et *Q. peninsularis* (endémique de Baja California), accompagnés de *Castilleja martinii*, *Cercocarpus* sp., *Penstemon spectabilis*, *Arctostaphylos glandulosa* var. *crassifolia*, *Monardella macrantha*, etc. La canopée des conifères est relativement claire (50-60% de couvert) et occupe des niveaux élevés (plus de 10-20 m au-dessus du sol), ce qui donne l'impression d'une forêt ouverte. La forêt est parcourue par des bovins (très faible charge) qui ne semblent pas brouter les jeunes pins et sapins assurant la régénération dans les espaces les plus ouverts (les chèvres y sont interdites depuis plus de 10 ans). Des troncs d'arbres jonchent la surface (sénescence naturelle de la forêt pluriséculaire). Les sols sont recouverts d'une épaisse couche de litière d'aiguilles, obstacle relatif à la germination. On n'observe pas de traces d'exploitation forestière.

Km 100. Grand télescope (2,12 m). Altitude 2830 m. Fin du transect.

A l'extrême limite des crêtes, sur le versant Sud-Ouest, la présence de l'Unité XXV suggère l'absence d'effet de crête et montre que la limite supérieure des forêts serait située au-delà de cette altitude de 2830 m.

Hors du couvert forestier, sur les pierriers de la crête, on observe :

UNITE XXVI. Végétation d'espèces herbacées et de petits chaméphytes, toutes espèces en phases de floraison et de fructification (incidence climatique tropicale : précipitations estivales ?). J. DELGADILLO a relevé : *Gnaphalium microcephalum*, *Monardella macrantha*, *Salvia pachyphylla*, *Amorpha californica*, *Lotus scoparius* var. *brevialatus*, *Phoradendron bolleanum* subsp. *pauciflorum*, *Camissonia pallida*, *Eriogonom wrightii*, *Holodiscus* cf. *dumosus*, *Thalictrum polycarpum*, *Galium wrightii*, etc.
Sous les crêtes du sommet, en exposition Nord-Est (la plus froide ?), le versant très abrupt est occupé, en partie supérieure, par :

UNITE XXVII. Futaie claire de *Abies concolor*.

L'état général des forêts d'altitude laisse penser que les précipitations (pluie, neige, brouillard...) doivent approcher un total annuel moyen de 600 à 800 mm. Par ailleurs, la moyenne des minima du mois le plus froid (janvier ?) doit être comprise entre -5°C et -10°C. Dans un article en préparation, H.N. LE HOUEROU apportera des précisions complémentaires à ce sujet.

CONCLUSION

Au terme de cette présentation plutôt descriptive, je dois manifester mon insatisfaction devant l'impossibilité où je me suis trouvé d'expliquer certaines répartitions des formes de végétation identifiables, voire la présence ou l'absence de certaines espèces remarquables dans des situations écologiques particulières.

La position latitudinale et bioclimatique singulière de la Sierra San Pedro Martir en fait un territoire tout à fait remarquable pour saisir, dans le futur, des changements climatiques importants dans cette partie de la planète. En effet, on dispose ici d'un vaste système en position d'écotone qui présente une gamme assez large de formes de végétation et de situations écologiques, faiblement influencées par l'homme, et que l'on peut qualifier cependant de très sensibles aux moindres changements de l'environnement.

Ainsi, on observe bien un étagement de la végétation en fonction du gradient d'altitude (de 0 à 3000 m), ce qui a aussi été démontré sur d'autres chaînes californiennes (QUEZEL et SHEVOCK, 1982). Il est clair cependant que les changements de végétation repérables sont beaucoup plus la résultante des interactions entre facteurs climatiques (décroissance des températures minimas des mois les plus froids, de la côte vers les sommets ; inversement, accroissement des précipitations, à propos desquelles il conviendrait de préciser les parts qui reviennent à la pluie, à la neige, aux brouillards dans l'économie globale de l'eau), facteurs édaphiques (degré d'altération des roches-mères ; types d'altérites ; profondeur des sols meubles exploitable par les racines, définissant ainsi les potentiels hydriques et trophiques des divers substrats) et autres facteurs (histoire des feux de végétation, naturels ou induits par les activités humaines ; transformation agro-pastorale de certains milieux...).

Les végétaux succulents sont strictement limités (si l'on exclut *Yucca schidigera*) aux très basses altitudes dominées par le matorral «rosetofilo» côtier. Une forte pression agro-pastorale du chaparral côtier, lorsqu'il existe, semble produire des changements en direction du matorral à succulentes. Cette même pression sur les chaparrals de moyenne et haute altitudes aboutit à l'ouverture des strates ligneuses basses et à l'émer-

gence des strates herbacées dont certaines conservent encore leur caractère baja-californien (présence d'espèces de la flore locale en abondance ; faible pouvoir de compétition des espèces herbacées xénophytes, sans doute en raison de l'histoire récente de l'appropriation des terres et des pratiques agro-pastorales).

On constate une grande diversité des formes de végétation dans les chaparrals qui sont présents, en tant que formations ligneuses basses sempervirentes, sur presque la totalité du gradient d'altitude étudié. On observe aussi des réponses biologiques contrastées (liste des espèces dominantes ; stratification plus ou moins complexe) à certaines expositions dominantes (Nord et Sud) des versants (mésorelief), à des types d'altérites des roches-mères dominantes (granites, gneiss, schistes) et à des profondeurs de sol meuble (en rapport probablement avec les bilans hydriques et trophiques).

Les conifères forestiers *Pinus quadrifolia, P. jeffreyi* apparaissent (individus isolés ; bosquets) dès 1250-1300 m d'altitude. Mais la limite inférieure des belles futaies de conifères (surtout *P. jeffreyi*) se situe aux environs de 2000 m. Toute la partie supérieure de la Sierra est couverte de futaies de conifères (*P. jeffreyi* et *Abies concolor* à partir de 2500 m) jusqu'aux crêtes (3000 m) du versant majeur tourné vers le Pacifique. Ces futaies pluriséculaires semblent aptes à une autorégénération dans des conditions encore difficiles à préciser.

La Sierra San Pedro Martir justifie amplement d'être considérée comme un site privilégié pour une «Réserve de la Biosphère» du réseau international créé par le Programme MAB de l'Unesco. Il faut souhaiter pour terminer que les autorités mexicaines aboutissent rapidement dans leur projet de soumettre ce dossier au Conseil International de Coordination du MAB où il recevra certainement un très bon accueil, à condition que le futur territoire de la Réserve de Biosphère ne soit pas seulement celui du Parc National de la Sierra San Pedro Martir, mais qu'il intègre aussi des zones (tampon, ou de transition) où des activités humaines sont présentes.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos plus vifs remerciements à Paulino ROJAS qui a dirigé notre mission de reconnaissance de la Sierra San Pedro Martir et à José DELGADILLO pour le précieux concours qu'il a apporté dans la détermination des espèces.

BIBLIOGRAPHIE

BEATTY, S.W. (1987). Spatial distribution *of Adenostoma* species in Southern California Chaparral : An analysis of niche separation. *Annals of the Association of American Geographers*. Univ. of California. *77(4)*: 255-284..

DAGET, Ph., REYES, S. (1989). Sur la variabilité des précipitations dans la Basse Californie du Nord (Mexique). *Geofis. Int., 28(4):* 693-720.

MINNICH, R.A. (1987). The distribution of forest trees in Northern Baja California, Mexico. *Madroño, 34(2):* 98-127.

MOONEY, H.A., HARRISON, A.T. (1972). The vegetational gradient on the lower slopes of the Sierra San Pedro Martir in Northwest Baja California. *Madroño 21*:439-445.

PASSINI, M.F., DELGADILLO, J., SALAZAR, M. (1989). L'écosystème forestier de Basse Californie : composition floristique, variables écologiques principales, dynamiques. *Acta Oecologica, Oecol. Plant., 10(3):* 275-293.

QUEZEL, P., SHEVOCK, J. (1982). Essai de mise en parallèle de la zonation altitudinale des structures forestières de végétation entre la Californie méridionale et le pourtour méditerranéen. *Ecologia Mediterranea, VIII (1-2):* 389-408.

RZEDOWSKI, J. (1978). *Vegetación de Mexico.* Limusa, Mexico.

S.P.P. (1980). Carta «Uso del suelo y vegetación». 1:250.000. Secretaria de Programacion y Presupuesto. Coordinación General de los Servicios Nacionales de Estadistica, Geografia e Informatica. Dirección General de Geografia del Territorio Nacional. México. Hoja H 11,5-6, Lazaro Cardenas (sont aussi disponibles à la même échelle : cartes topographiques ; cartes des effets climatiques ; cartes géologiques ; cartes édaphologiques).

WIGGINS, I. (1980). *Flora of Baja California.* Stanford University Press, Stanford, California. 1025 pp.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 279-290

Cynaro-Cichorietum pumili, un exemple de diversité floristique exceptionnelle dans les environs de Rome (Italie)

(***Cynaro-Cichorietum pumili***, an example of extremely high floristic diversity, from the vicinity of Rome, Italy)

Fernando LUCCHESE*, Sandro PIGNATTI**

RESUME

Les Auteurs ont étudié la végétation des pâturages sur argiles des alentours de Civitavecchia (Latium, Italie). Cette végétation présente une richesse floristique exceptionnelle : au cours de l'analyse phytosociologique, il a été possible d'observer, dans plusieurs cas, plus de 100 espèces dans un même relevé. La végétation peut être attribuée à l' ***Echio-Galactition***, avec toutefois prépondérance d'espèces des ***Thero-Brachypodietea***, tandis que les espèces des ***Chenopodietea*** sont concentrées dans les surfaces où les conséquences du pâturage sont plus marquées. Plusieurs espèces qui caractérisent cette végétation sont rares et ne se retrouvent nulle part ailleurs en Italie Centrale.

MOTS-CLES : ß- diversité, pâturages, végétation de l'Italie, *Echio-Galactition*

ABSTRACT

Phytosociological investigation of pastures on clayey soil near Civitavecchia (prov. Roma) gives evidence for an extremely high floristic richness : in several cases over 100 species are occurring on a single relevé surface. Vegetation can be referred to the ***Echio-Galactition*** alliance, but with prevalence of species from the ***Thero-Brachypodietea***, whereas species from the ***Chenopodietea*** are concentrated in areas with heavy grazing pressure. Many of the species characterizing this vegetation are rare in Central Italy and localized in the investigated area.

KEY WORDS : ß- diversity, pastures, vegetation of Italy, *Echio-Galactition*

INTRODUCTION

Les pelouses permanentes des environs de Rome sont des surfaces d'importance secondaire qui se forment par suite de l'abandon des cultures et du fait qu'on n'y pratique aucune forme d'aménagement. Ces pelouses sont des lieux de pâturage pour bovins et ovins. Elles sont généralement situées en marge de l'aire de la végétation méditerranéenne toujours verte ou dans l'étage de végétation de la forêt mélangée de chênes à feuilles caduques. Ces zones ont été peu étudiées jusqu'à présent, pour différentes raisons : leur situation marginale, leur faible valeur économique, leur aspect général qui est celui des surfaces soumises à une intense action de dérangement et, également, à cause de la difficulté d'interpréter les problèmes écologiques et syntaxonomiques de la végétation.

La zone de Civitavecchia et les collines de la Tolfa ont une tradition pastorale ancienne, attesté par des structures sociales particulières qui gèrent encore aujourd'hui l'utilisation du territoire, et un artisanat prospère. Nous avons entrepris l'étude floristique et phytosociologique de la végétation de ces zones de pâturage depuis 1985.

* Facoltà di Agraria, Università del Molise. via Cavour 50. 86100 Campobasso. Tel. 0874 / 9874314
** Dipartimento di Biologia Vegetale Università di Roma «La Sapienza» Città Universitaria - Roma. Tel. 06 / 4469902

Les données publiées sur la végétation de cette zone sont rares : elles sont contenues dans les articles concernant la zone montagneuse voisine de la Tolfa (CONTOLI, 1980 ; SPADA, 1980), zone qui présente toutefois des caractéristiques géologiques et géographiques très différentes. La bande côtière des alentours de Civitavecchia, qui représente le versant orienté vers la mer de la Tolfa, doit encore être étudiée du point de vue floristique et de la végétation.

L'étude de MENICHETTI et PETRELLA (1986) sur la végétation des pâturages des Colli Albani (100 Km environ à l'est de la zone étudiée) contient une analyse phytosociologique soignée et propose l'encadrement des pâturages dans le ***Brachypodion phoenicoidis***. Bien que les substrats volcaniques des Colli Albani soient très différents de ceux de la Tolfa, de nombreuses espèces sont toutefois communes aux deux zones.

Les collines de Civitavecchia et de la Tolfa sont broutées intensément depuis un temps immémorial. Les animaux pâturants sont généralement la vache maremmatique (une race très ancienne, représentée sur les pièces de monnaie de l'époque romaine) et le mouton. Des populations pastorales vivaient dans le Latium déjà, et peut être même avant l'âge du bronze ; l'exploitation des pelouses se poursuit donc depuis trois millénaires.

Les recherches effectuées jusqu'à présent ont permis de reconnaître certaines associations, distribuées dans différents milieux des environs de Rome, qui semblent pouvoir être attribuées au ***Brachypodion phoenicoidis***. Cette alliance, décrite par BRAUN-BLANQUET (1931) pour les cultures abandonnées du Languedoc, est représentée de facon optimale et avec une grande richesse floristique dans l'aire autour de Rome, de sorte que l'on peut penser qu'elle a pu se former comme conséquence de la permanence du pâturage.

Dans cet article, nous décrirons l'association qui se développe sur les sols argileux. Cette association présente un intérêt particulier dû à la diversité floristique très élevée que l'on y rencontre, cas unique dans le bassin méditerranéen, et au nombre élevé, inhabituel pour une végétation sans aucun doute sinanthropique, d'espèces rares ou localisées. Il s'agit d'une association nouvelle qui n'a pas encore été décrite pour d'autres localités de la Méditerranée, pour laquelle nous proposons le nom de ***Cynaro-Cichorietum pumili***, tiré du nom de l'espèce dominante (*Cynara cardunculus* subsp. *cardunculus* et de celui de l'espèce caractéristique plus fréquente (*Cichorium pumilum*).

CARACTERES DU TERRITOIRE ETUDIE

L'aire du ***Cynaro-Cichorietum*** est située dans le Latium nord-occidental, aux alentours de la ville de Civitavecchia (figure 1). Elle est constituée par des affleurements d'argiles et d'arènes du Crétacique qui se développent sur le versant méridional de la Tolfa, au dessus des agglomérations de S. Marinella et S. Severa ; une aire plus restreinte et isolée occupe les collines au nord de Tarquinia. Il s'agit de collines doucement modelées, qui généralement ne dépassent pas 150-200 m de hauteur et atteignent 400 m de hauteur environ que sur les pentes méridionales de la Tolfaccia. Des cours d'eau importants manquent dans toute l'aire ; le Rio Fiume qui débouche entre S. Marinella et S. Severa et la Marta qui traverse le territoire de Tarquinia n'ont qu'un débit réduit et un régime torrentiel.

Le substrat est formé par la «Pietraforte», arène quartzeuse riche en calcaire recouverte généralement par des couches riches en argile de couleur allant du gris au jaune («argilliti varicolori») datant du Crétacé. L'étude récente de CIVITELLI et CORDA (1982) montre que ces formations sont étroitement liées au flysch argileux-calcaire de l'aire tolfétienne avec présence d'un revêtement abondant de manganèse. La végétation que nous avons étudiée se développe sur des argiles riches en eau pendant la saison humide mais qui sèchent en été et se fendent en surface.

Le climat de la zone est de type méditérannéen, avec une température moyenne de 16° et une pluviosité de 500-800 mm. La durée de la période de sécheresse est de 3-4 mois. Le passage au type subméditérannéen s'observe seulement dans les parties les plus élevées et sur les versants exposés au nord. La végétation climatogène est constituée par un bois à *Quercus ilex*, essentiellement du type ***Orno-Quercetum ilicis***, type de transition vers la végétation à feuilles caduques du ***Quercetum pubescentis***.

STRUCTURE FLORISTIQUE

Le ***Cynaro-Cichorietum*** est caractérisé par une extraordinaire richesse floristique : parmi les espèces présentes un peu partout rappelons *Cynara cardunculus* (dominante), *Anagallis arvensis, Bellis perennis, Cynodon dactylon, Coleostephus myconis, Dactylis glomerata, Galactites tomentosa, Hedysarum coronarium* (souvent co-dominante), *Hypochoeris achyrophorus, Lolium perenne, Medicago hispida, M. muricoleptis, Plantago lanceolata, Ranunculus bulbosus, Sherardia arvensis, Salvia verbenaca,*

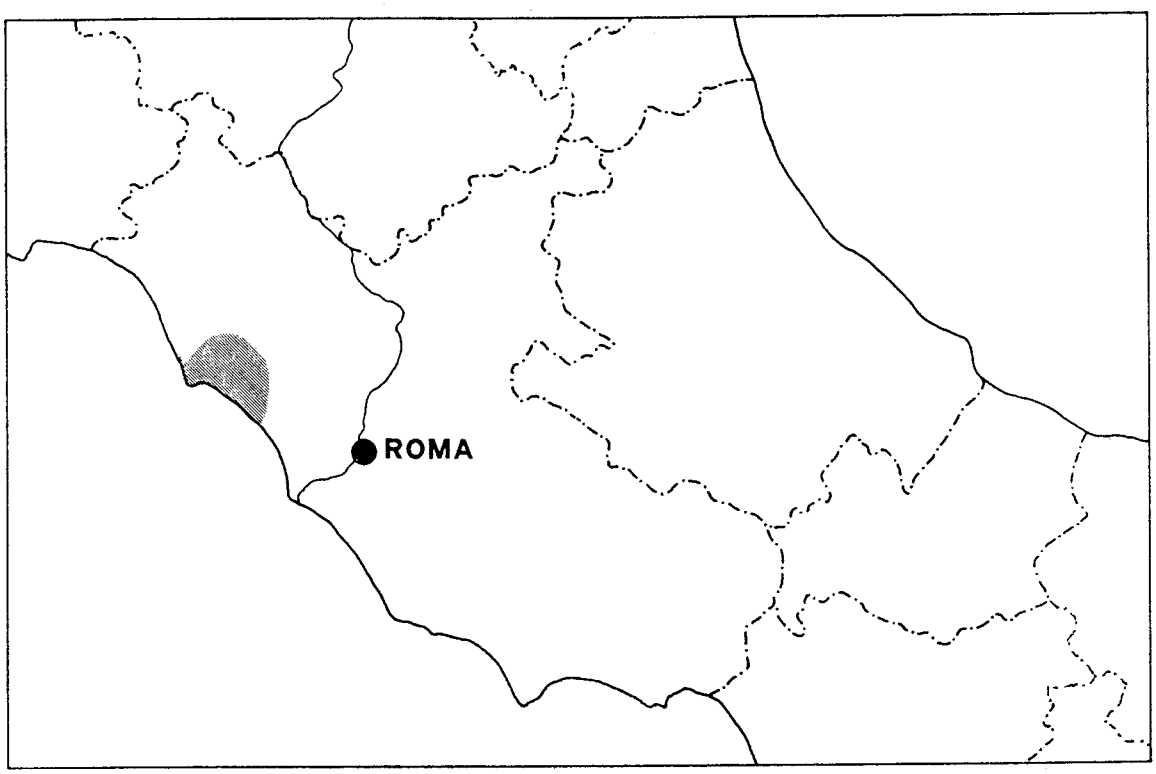


Figure 1.- Aire de l'étude

Trifolium repens. L'artichaut cultivé (*Cynara cardunculus* subsp. *scolymus*) est originaire de l'Orient et son introduction est probablement récente (Moyen Age), comme indique le nom de provenance arabe. *Cynara cardunculus* subsp. *cardunculus* est la souche à l'état sauvage de l'artichaut, dont l'origine indigène en Italie est douteuse (PIGNATTI, 1982).

Les espèces suivantes peuvent être considérées caractéristiques du ***Cynaro-Cichorietum*** :

Achillea ageratum
Carduncellus coeruleus
Carlina lanata
Catananche lutea
Cichorium pumilum
Centaurea napifolia
Cynara cardunculus
Kickxia spuria
Podospermum laciniatum
Trifolium echinatum
Trifolium maritimum
Trifolium squarrosum
Xeranthemum inapertum

En outre, *Allium roseum, Cerinthe major, Euphorbia exigua, Hedypnois cretica, Hedysarum coronarium, Malope malacoides, Ornithogalum narbonense* sont des espèces préférantes de cette association sans en être toutefois des espèces exclusives.

Nous avons distingué dans cette association trois aspects fondamentaux, bien différenciés du point de vue floristique, même s'il est impossible de les décrire comme des sous-associations distinctes :

a) le faciès des «argilliti varicolori» (rel. 1-8) qui atteint une richesse floristique extrême, avec environ 100 espèces par relevé et où toutes les espèces caractéristiques et préférantes atteignent la fréquence maximale (ici le rel. 5 comme type de l'association).

b) le faciès des calcaires marneux (rel. 9-15), très semblable au précédent, mais moins riche en espèces (50-80 espèces par relevé), où les espèces caractéristiques ne sont présentes que sporadiquement.

c) le faciès intensément pâturé (rel. 16-21) qui se forme sur des «argilliti» ou sur des calcaires marneux, mais où, à cause du pâturage intense, la végétation est constituée essentiellement par des espèces nitrophiles ; les espèces caractéristiques manquent presque toutes et *Cynara cardunculus* devient l'espèce dominante.

Un problème se pose en ce qui concerne la position syntaxonomique de cette association. Elle pourrait être en relation avec le ***Brachypodion phoenicoidis***, qui comprend la végétation

des cultures abandonnées de la France méditerranéenne ; BOLOS et MOLINIER (1969) ont distingué, dans cette alliance, l'***Echio-Galactition***, caractérisé par la présence d'un nombre élevé d'espèces de pâturage (nitrophiles et épineuses). L'***Echio-Galactition*** a donc été transféré à la classe ***Stellarietea mediae*** (IZCO, 1977 ; IZCO et RIVAS MARTINEZ, 1977). Cette classe a été justement critiquée par OBERDORFER (1983) pour son hétérogénéité. L'***Echio-Galactition*** devrait appartenir au ***Chenopodietea*** qui comprend les associations nitrophiles des cultures sarclées et des milieux rudéraux. Sur la base des espèces qui le caractérisent comme par son écologie, le ***Cynaro-Cichorietum*** doit être inclus dans l'***Echio-Galactition***. Toutefois, dans nos relevés, les espèces liées aux ***Thero-Brachypodietea*** prévalent nettement sur les espèces nitrophiles ***(Chenopodietea)***. Les espèces rudérales prévalent seulement dans le troisième faciès mais ce faciès qui comprend peu d'espèces caractéristiques est appauvri et par conséquent n'est pas représentatif. Nos observations sembleraient donc confirmer la validité de l'***Echio-Galactition*** comme syntaxon qui relie ***Thero-Brachypodietea*** et végétation rudérale. Etant donné que la zone que nous avons étudiée est relativement restreinte, nous ne pouvons toutefois exprimer une opinion bien définie sur la question.

ECOLOGIE

Le ***Cynaro-Cichorietum*** se développe seulement sur les «argilliti varicolori». Ces argiles sont riches en eau durant la saison des pluies ; les plantes ne sont exposées à la sécheresse que durant l'été. Ces argiles sont parfois légérement salées, comme le prouve la présence (bien que rare) de quelques espèces faiblement halophiles telles que *Parapholis strigosa* et *Beta vulgaris* subsp. *maritima*. La présence de *Podospermum laciniatum*, espèce halo-tolérante, pourrait aussi indiquer la présence de sel dans le terrain. Le milieux argileux est donc relativement favorable à la vie des végétaux durant la période d'humidité et, par contre, très défavorable durant l'été, ce qui pourrait peut-être expliquer l'abondance des thérophytes dans cette végétation, plantes qui achèvent leur cycle pendant la saison humide et passent l'été sous forme de graines.

Le pâturage est un facteur écologique très important. Il maintient la végétation jeune et empêche l'implantation d'espèces ligneuses ; le gazon semble ne pas en souffrir puisque la couverture herbeuse est, en général, totale et la richesse en espèces indique que les conditions ne sont pas vraiment prohibitives pour la majorité des espèces. Les légumineuses prévalent dans la composition de la végétation et le pâturage du ***Cynaro-Cichorietum*** a une bonne valeur alimentaire. En particulier, *Hedysarum coronarium* doit être considérée comme une excellente espèce fourragère : cette espèce est très répandue dans l'Italie Centrale et Méridionale en condition de demi-culture, mais, dans le milieu étudié, elle est en général naturelle. Les espèces épineuses sont relativement rares (à l'exception de *Cynara cardunculus* qui porte des épines sur les capitules et sur les feuilles) et les espèces vénéneuses sont pratiquement absentes.

La composante élevée en légumineuses contribue sûrement à enrichir le sol en azote tout comme l'apport direct dû à l'accumulation du fumier abandonné par les animaux. Cette dernière action prévaut dans le faciès intensément pâturé (rel. 16-21).

DYNAMISME

Le ***Cynaro-Cichorietum*** est une association pionnière qui se maintient seulement parce que la série est bloquée par le pâturage. Dans presque toutes les stations étudiées nous avons observé des individus appartenant à des espèces arbustives de taille et de vitalité réduite, gravement endommagés par la morsure des animaux. Il s'agit en géneral de *Spartium junceum, Prunus spinosa, Rosa canina, Rubus ulmifolius, Quercus pubescens, Crataegus monogyna, Pyrus amygdaliformis*, ce dernier très caractéristique dans ce milieu.

En ce qui concerne l'origine de ces peuplements nous n'avons pas de données définitives, mais dans la plupart des cas, il pourrait s'agir de surfaces où l'on cultivait le froment pendant la «bataille du blé» (1937-1942) et qui ont été plus tard abandonnées. Si l'on fait cesser le pâturage, le repeuplement par les espèces buissonneuses serait rapide sauf dans les endroits où l'artichaut spontané forme un peuplement pur ou presque pur. La succession continue probablement avec un stade à *Prunus spinosa* et *Pyrus amygdaliformis* jusqu'à la formation d'un bois. Dans le voisinage immédiat du ***Cynaro-Cichorietum*** on rencontre en général des bois caducifoliés qui pourraient être attribués au ***Cercidi-Aceretum monspessulani***, une association du ***Quercion pubescentis*** qui n'a pas encore été décrite ; elle présente beaucoup d'éléments méditerranéens, tels que *Pistacia lentiscus, Euphorbia characias, Phillyrea latifolia, Smilax aspera* et *Rosa sempervirens* mais les espèces du bois caducifolié dominent largement. Des bois toujours verts du type ***Quercetum ilicis*** manquent complète-

ment au voisinage du ***Cynaro-Cichorietum***. On peut vraisemblablement supposer que la série puisse progresser jusqu'à la formation du bois dense du ***Quercion pubescentis***.

DIVERSITE

La végétation décrite est caractérisée par un degré de diversité très élevé. Dans la végétation méditerranéenne, nous ne connaissons aucune autre association où les espèces présentes dans les relevés atteignent ou dépassent le nombre de 100. En outre, bien qu'il s'agisse d'une végétation soumise à l'action de dérangement du pâturage, les espèces qui la composent ne sont pas des espèces ubiquistes banales (comme c'est normalement le cas dans ces conditions) et beaucoup d'entre elles sont relativement rares, tout au moins dans la végétation de l'Italie Centrale.

Trifolium avec 17 espèces différentes est le genre le plus représenté suivi par *Medicago* avec 11 espèces. Dans l'ensemble plus de 200 espèces composent cette végétation.

Un facteur qui favorise une diversité élevée est représenté par la différentiation de niches écologiques à l'intérieur de la végétation : la couverture végétale est généralement discontinue et les espèces annuelles peuvent germer et croître sur les surfaces découvertes. D'autre part, les plantes épineuses de grande taille représentent une protection pour les espèces herbacées qui autrement seraient broutées : c'est le cas des individus de *Prunus spinosa, Rosa sempervirens, Carduus* et *Galactites*. Par contre, *Cynara* avec ses feuilles étalées tend à étouffer la végétation environnante, ce qui explique que, lorsque *Cynara* devient dominante, la diversité diminue.

En ce qui concerne le mode de formation du ***Cynaro-Cichorietum*** nous ne pouvons formuler que des hypothèses. L'artichaut cultivé a un nom arabe : il est donc possible qu'il ait été introduit en Europe au Moyen Age, durant la période de l'expansion arabe en Méditerranée. La souche à l'état sauvage, subsp. *cardunculus*, a pu arriver en Italie de la même façon : ce serait donc une plante néophyte. Cette explication toutefois n'est pas convaincante. Le nom d'origine arabe ne concerne que la souche cultivée ; le nom populaire de la subsp. *cardunculus*, dérive en fait de «cardo» et a donc une origine latine (cardare). Si l'on considère en outre que l'artichaut cultivé n'est pas très fréquent dans la zone de Civitavecchia, il est plus vraisemblable de supposer que la subsp. *cardunculus* soit, au contraire, une plante spontanée de nos régions, récoltée sporadiquement à l'époque romaine. La subsp. *scolymus*, plante qui existe seulement en culture, serait arrivée jusqu'à nous postérieurement. Une autre hypothèse est que la subsp. *cardunculus* provienne d'Orient mais qu'elle ait été introduite en Italie depuis très longtemps (peut-être par les Etrusques). L'exceptionnelle richesse floristique du ***Cynaro-Cichorietum*** semblerait confirmer cette hypothèse, une plante néophyte ne pouvant s'insérer aussi bien dans une végétation où la diversité est très élevée et les espèces très bien adaptées au milieu particulier des argiles «varicolori» manganésifères.

CONCLUSIONS

La végétation des pâturages sur argiles «varicolori» des environs de Civitavecchia présente une composition floristique exceptionnellement riche : nous ne connaissons aucun autre exemple de végétation méditerranéenne qui comprenne plus de 100 espèces dans un même relevé. En outre, bien qu'elle soit soumise à l'action de dérangement du pâturage, cette végétation présente de nombreuses espèces rares.

Les causes de cette diversité floristique élevée sont multiples : un substrat riche en substances nutritives, plus particulièrement en nitrates, qui maintient un bon état d'humidité ; la couverture herbacée différenciée en petites niches ; des stades dynamiques différenciés fréquents. Il est probable que l'espèce dominante, *Cynara cardunculus* subsp. *cardunculus*, (l'artichaut sauvage) ait aussi une certaine influence. Quatre hypothèses peuvent être formulées :

- la sous-espèce *cardunculus* représente un type régressé, retourné à l'état sauvage, de la plante cultivée, *Cynara cardunculus* subsp. *scolymus* ;
- la sous-espèce *cardunculus* est d'origine orientale et a été introduite par les Arabes en même temps que la subsp. *scolymus* ;
- la sous-espèce *cardunculus* est d'origine orientale et a été introduite à l'époque pré-romaine, peut-être par les Etrusques ;
- la sous- espèce *cardunculus* est native du territoire de Civitavecchia.

Les deux dernières hypothèses nous semblent les plus probables, mais nous n'avons aucune preuve décisive en leur faveur.

BIBLIOGRAPHIE

BOLOS O. de, MOLINIER R., 1969 - Vue d' ensemble de la végétation des Iles Baléares. Vegetatio 17 : 251-270.

BRAUN-BLANQUET J., 1931 - Aperçu des groupements végétaux du Bas Languedoc. Comm. SIGMA 9.

BRAUN-BLANQUET J., 1952 - Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne. CNRS, Paris, 297 pp.

BRULLO S., 1982 - Le associazioni nitrofile dell' ***Echio-Galactition tomentosae*** in Sicilia. Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat. 15 : 405-452.

CIVITELLI G., CORDA L., 1982 - Nuovi dati sulla pietraforte : sue caratteristiche e rapporti con i flysch calcarei dell' area tolfetana. Geologica Rom. 21 : 191-216.

CONTOLI L., LOMBARDI G., SPADA F., 1980 - Piano per un parco naturale nel territorio di Allumiere e Tolfa. Ist. Poligr. Stato, Roma, 268 pp.

FAZZINI P., GELMINI R., MANTOVANI M. P., PELLEGRINI M., 1972 - Geologia dei Nonti della Tolfa (Lazio Settentrionale). Mem. Soc. Geol. Ital. 11 : 65-144.

IZCO J., 1977 - Revision sintetica de los pastizales del suborden ***Brometalia rubenti-tectori***. Coll. phytosoc. 6 : 37-54 .

MENICHETTI A., PETRELLA P., 1986 - Ricerche fitosociologiche sui pascoli dei Colli Albani. Annali di Bot. 44, - Suppl. Studi sul Terr. 77-86.

OBERDORFER E., 1983 - Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil III. Jena, 455 pp.

PIGNATTI S., 1982 - Flora d' Italia, 3 voll. Edagricole, Bologna.

RIVAS MARTINEZ S., IZCO J., 1977— Sobre la vegetacion terofitica subnitrofila mediterranea ***(Brometalia rubenti-tectori)***. Anal. Inst. Bot. Cavanillles 34 : 355-381.

SPADA F., 1980 - Escursione ai Monti della Tolfa. Inform. Bot. Ital. 12 : 21-26.

REMERCIEMENTS

Nous sommes très reconnaissant à M.e dr. Nadia Abdelahad (Rome) pour la traduction du texte et la révision critique du manuscrit.

DONNEES METEOROLOGIQUES DE CIVITAVECCHIA (1969-1984)

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
températures													moyenne
	9.2	9.8	11.7	13.8	16.9	21.2	24.0	24.0	21.6	17.9	13.8	10.5	16.2
pluviosité													total
	77	75	61	42	37	20	8	27	59	76	77	83	651

Localisation des relevés

1:	Rio Fiume.	10.5.87	
2:	Tolfa.	13.5.88	
3:	Rio Fiume.	1.5.91	
4:	Tolfaccia.	1.5.91	
5:	Fosso Cupo,	17.5.91	
6:	M. Bischero.	7.5.91	
7:	S. Marinella.	8.6.85	
8:	Rio Fiume.	8.6.85	
9:	M. Bischero.	7.5.91	
10:	M. Bischero.	7.5.91	
11:	Bagni di Traiano	11.5.91	
12:	M. Bischero.	7.5.91	
13:	S. Severa, Torara.	7.5.91	
14:	Tolfa, M. Ferrara.	11.5.91	
15:	S. Marinella.	1.5.91	
16:	Tolfa, M. Ferrara.	11.5.91	
17:	Fornace Aurelia,	17.5.91	
18:	Fosso Cupo,	17.5.91	
19:	Fosso Cupo,	17.5.91	
20:	Fosso di Castelsecco,	17.5.91	
21:	Fontanile delle Bucacce,	28.4.90	
22:	M. Bischero.	11.5.91	

Tableau 1

Cynaro-Cichorietum pumili ass. nova

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Altitude	150	350	75	400	135	40	50	100	45	50	260	55	35	300	50	320	50	120	100	50	150	40
Inclinaison	5	10	3	1	3	10	2		10	3	10	2	10	5	3	5			3	2	5	5
Exposition	E	SW	E	E	SW	SW	WNW		SW	E	NE	E	W	SW	SW	SW			SE	S	S	SW
Couverture	95	100	100	90	95	90	95	95	90	100	100	80	80	100	100	90	100	100	100	100	95	100
Surface	200	200	50	200	250	200	100	100	200	250	150	100	150	100	200	250	100	200	50	50	100	150
N. espèces	102	101	106	95	106	79	64	66	61	62	64	51	50	55	46	34	36	36	32	32	35	18
Esp. guide de Association																						
Cynara cardunculus	4.3	3.2	2.2	3.2	2.1	3.4	2.2	2.2	3.4	3.3	3.4	3.3	3.4	2.2	2.1	3.4	4.5	4.5	4.4	5.5	4.2	5.5
Hedysarum coronarium	+	1.1	3.3	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	1.2	+	+	1.2	+	1.2	+	+	2.2	.	1.2	.	+	.
Cichorium pumilum	+	1.1	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Malope malacoides	+	.	+	+	.	1.2	+	+	+	+	1.2	.	.	1.3	.	+	.	.	.	.	+	.
Carduncellus coeruleus	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Carlina lanata	.	.	+	+	.	+	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Kickxia spuria	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Catananche lutea	.	.	+	+	.	.	.	.	1.2	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium echinatum	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Podospermum laciniatum	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Achillea ageratum	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Centaurea napifolia	+	.	.	.	+	.	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Trifolium maritimum	+	.	.	.	.	.	2.2	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Xeranthemum inapertum	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Convolvulus pentapetaloides	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium squarrosum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
THERO-BRACHYPODIETALIA																						
Sherardia arvensis	+	1.1	1.1	1.1	1.1	1.3	+	+	1.3	+	+	1.3	2.2	+	1.1	1.2	+	1.2	+	+	1.1	+
Hypochoeris achyrophorus	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	+	+
Medicago hispida	+	.	1.1	+	+	1.2	+	1.1	+	+	+	+	1.3	+	+	.	.	.	.	.	1.2	.
Crepis vesicaria	+	+	1.1	+	+	+	.	.	+	1.2	1.1	1.2	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.
Tordylium apulum	+	+	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.	+	.
Urospermum dalechampii	+	1.1	+	+	1.1	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	.	.
Medicago truncatula	1.2	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	+	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.
Hedypnois cretica	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	1.3	1.2	+	.	.	.	.	.	+	.	.
Catapodium rigidum	+	1.1	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Dactylis hispanica	.	.	.	.	1.2	+	.	.	1.3	1.2	2.3	1.2	.	2.2	.	2.3	.	.	.	.	.	.
Linum bienne	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Medicago muricoleptis	1.2	.	+	+	.	+	.	.	+	+	.	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Linum strictum	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Aegylops geniculata	.	1.1	+	+	1.1	+	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.
Trifolium stellatum	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1.3	+	+	.	.	.	.	.	.
Reichardia picroides	+	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Carlina corymbosa	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	1.1	1.2	.	.	.	.	.	.
Sideritis romana	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Avena barbata	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Lotus ornithopodioides	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Stachys ocymastrum	+	.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lathyrus cicera	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Medicago rigidula	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium lappaceum	.	.	+	.	.	.	1.2	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Convolvulus cantabrica	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Evax pygmaea	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium angustifolium	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hyoseris radiata	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1.3	.	.	.	.	.	.	.	.
Hyoseris scabra	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium campestre	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gastridium ventricosum	.	.	.	.	.	.	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium glomeratum	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Medicago praecox	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhagadiolus stellatus	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Onobrychis caput-galli	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hippocrepis multisiliquosa	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Valerianella microcarpa	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Valerianella eriocarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Medicago murex	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Serapias lingua	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Silene vulgaris	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Filago pyramidata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ophrys bertolonii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
BRACHYPODION PHOENICOIDIS																.	.	.	.	.	.	.
Picris echioides	+	+	+	+	+	+	+	.	+	1.2	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Phalaris coerulescens	+	+	+	.	.	+	1.1	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.
Erodium malacoides	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	.	+	+		.	.	.	.	.	.	+	.
Scabiosa maritima	.	+	1.1	+	+	.	.	1.1	+	.	+	.	.	2.3	+	+	.	.	+	.	.	.
Salvia verbenaca	+	.	+	+	.	+	.	.	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Cerinthe major	+	.	+	+	1.2	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Verbascum sinuatum	.	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
Medicago orbicularis	+	1.1	.	.	.	.	1.2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Medicago arabica	.	.	+	.	.	+	.	.	2.2	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ononis spinosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.2	.	.	.	.	.	.	.
Echium vulgare	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
THERO-BRACHYPODION																.	.	.	.	.	.	.
Scorpiurus muricatus	+	+	+	+	.	+	1.2	+	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Euphorbia exigua	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.
Trifolium scabrum	+	1.1	+	.	+	+	1.2	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plantago afra	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Brachypodium distachyon	.	2.1	1.2	+	2.1	+	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.
Hippocrepis unisiliquosa	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Ajuga iva	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium nigrescens	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cerastium glomeratum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Lotus edulis	.	+	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Hedypnois rhagadioloides	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
Ranunculus flabellatus	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Plantago lagopus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
CHENOPODIETEA																						
Foeniculum vulgare ssp. piperitum	.	+	.	+	+	1.2	1.1	.	+	+	+	+	+	+	1.1	.	+	+	+	+	.	+
Sonchus asper	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+
Bromus madritensis	.	+	+	.	+	+	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	1.1	1.1	+	+	+	.
Dasypyrum villosum	+	.	.	.	1.1	+	.	.	+	.	+	.	.	+	+	+	1.1	2.1	1.1	1.1	+	+
Euphorbia helioscopia	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.
Geranium dissectum	+	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Hordeum leporinum	.	.	+	.	+	+	.	1.1	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Sanguisorba minor	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sonchus oleraceus	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carduus pycnocephalus	.	.	+	.	+	+	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Borago officinalis	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+
Bromus sterilis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Bromus rigidus	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Avena sterilis	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1	1.1	+	.	.
Rumex pulcher	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Beta maritima	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Malva parviflora	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.
Cichorium intybus	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Raphanus raphanistrum ssp. landra	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Veronica persica	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Notobasis syriaca	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
ECHIO-GALACTITION																						
Asphodelus microcarpus	1.1	1.2	1.1	.	.	+	1.2	1.1	+	.	+	+	+	1.1	+	1.1	2.2	1.2	.	1.2	.	.
Coleostephus myconis	1.1	+	+	+	+	+	+	+	+	2.4	+	+	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.
Allium roseum	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	.
Galactites tomentosa	+	+	+	+	1.1	+	+	+	+	+	+	.	.	.	1.1	+	1.1	1.1	1.1	1.1	.	.
Ornithogalum narbonense	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.
Echium italicum	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bromus rubens	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
TUBERARIETEA																						
Trifolium subterraneum	+	1.2	+	.	.	+	2.2	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	1.2	.
Hymenocarpos circinnatus	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1.3	.	+	.	.	.	.	.	.
Andryala integrifolia	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Silene gallica	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
FESTUCO-BROMETEA																						
Carex flacca ssp. flacca	.	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Eryngium campestre	.	+	.	+	+	+	1.2	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Medicago minima	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Anthemis tinctoria	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
HOLOSCHOENETALIA																.	.	.	.	.	.	.
Trifolium fragiferum	1.2	1.1	.	+	.	.	1.2	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Centaurium tenuifolium	.	.	+	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Polygala monspeliaca	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Blackstonia perfoliata	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prunella vulgaris	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex divisa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
ONOPORDETALIA																.	.	.	.	.	.	.
Cynoglossum creticum	+	+	.	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	1.1	.
Geranium molle	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+
Carduus nutans	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	.	.
Echium plantagineum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.
Silybum marianum	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.
ARRHENATHERETALIA																						
Lolium perenne	1.2	1.1	+	1.1	1.1	2.3	2.3	2.3	+	+	+	1.2	.	+	.	.	.	1.1	+	+	.	.
Ranunculus bulbosus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1.2	+	.	.	.	1.1	.	.	.	.	+
Bromus hordeaceus	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Trifolium pratense	1.2	+	+	+	.	+	.	.	2.3	+	+	+	2.3	.	.	+	.	.	.	.	.	+
Bellis perennis	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Dactylis glomerata	+	+	+	+	.	2.1	1.2	+	.	2.1	1.2	.	.	+	3.2	.	1.1	.	1.1	.	.	.
Trifolium repens ssp. repens	+	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	1.2	+	.	.	.	.
Poa trivialis	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	1.3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Medicago lupulina	1.2	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1.1	.
Ornithogalum umbellatum	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gaudinia fragilis	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Poa pratensis	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
SECALINETEA																						
Anagallis arvensis	+	+	+	.	1.1	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.
Vicia sativa ssp. nigra	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	+	+	.
Anthemis arvensis	+	+	+	+	+	.	1.1	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	1.1	.
Torilis nodosa	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	1.2	.	.	.	+
Adonis annua	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Rapistrum rugosum ssp. orientale	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Calendula arvensis	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	+	.	+	+	.
Scandix pecten-veneris	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Convolvulus arvensis	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+
Bunias erucago	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Lathyrus ochrus	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.
Gladiolus italicus	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sinapis arvensis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lathyrus aphaca	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Chrysanthemum segetum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.
Ranunculus muricatus	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vicia lutea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.
Anchusa hybrida	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
COMPAGNES																						
Plantago lanceolata	+	+	+	+	1.1	+	+	+	+	+	+	1.1	1.2	1.2	+	+	+	+	+	+	1.1	+
Daucus carota ssp. carota	.	.	+	.	.	+	+	+	+	1.2	+	1.2	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.
Cynodon dactylon	2.3	+	+	+	1.2	.	1.2	2.3	+	+	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	+
Althaea hirsuta	.	.	.	+	.	+	+	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Pallenis spinosa	.	.	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.
Romulea bulbocodium	+	+	+	+	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium resupinatum	.	.	+	+	.	+	.	.	.	+	.	1.2	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.
Centaurea calcitrapa	+	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Poa annua	+	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Poa bulbosa	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Arisarum vulgare	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
Oenanthe peucedanifolia	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Astragalus hamosus	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Erodium cicutarium	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Knautia integrifolia	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rumex crispus	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
Bellevalia romana	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Theligonum cynocrambe	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
Salvia multifida	.	+	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	.	.
Leontodon tuberosus	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Parentucellia viscosa	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.
Crataegus monogyna	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carthamus lanatus	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Calamintha nepeta	.	+	.	+	1.2	.	.	+	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Tragopogon pratensis	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Urospermum picroides	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rosa canina	.	.	.	+	r	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stachys salviifolia	.	.	.	+	.	.	.	r	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pyrus amygdaliformis	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Leopoldia comosa	+	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Muscari atlanticum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Vicia bithynica	+	.	.	.	+	r	r	.	r	.	r	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Clematis flammula	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.							
Hypochoeris radicata	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.3	.	.	.	.	.	.
Prunus spinosa	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium tomentosum	+	+	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Crepis foetida	+	.	.	.	r	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prunella laciniata	r	+	.	.	.	.	r	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Haynardia cylindrica	.	.	.	.	.	.	2.2	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Orlaya kochii	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vicia hybrida	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Geranium columbinum	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.
Spartium junceum	.	.	.	.	r	.	1.1	+	.	.	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Orobanche ramosa	.	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Rubia peregrina	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Mentha pulegium	.	.	r	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Oenanthe pimpinelloides	.	.	r	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nigella damascena	+	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rubus ulmifolius	.	.	.	+	+	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Verbascum blattaria	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
Crepis neglecta	.	+	.	r	.	r	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Inula viscosa	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.
Crepis sancta	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Anacyclus radiatus	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Agropyron repens	.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Agrimonia eupatoria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Anthemis cota	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Brachypodium rupestre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Anthemis praecox	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Arundo pliniana	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Vulpia ciliata	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Senecio erraticus	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lactuca serriola	.	.	.	.	r	.	.	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Tragopogon porrifolius	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Tetragonolobus purpureus	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus millefoliatus	.	r	.	+	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lactuca viminea	.	r	.	.	r	.	.	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vulpia ligustica	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.
Sinapis alba	.	r	.	+	.	r	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium strictum	r	.	r	r	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lavatera cretica	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lavatera punctata	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
SPORADIQUES	4	6	8	0	14	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	2	1	0

Localisation des relevés

1: Rio Fiume. 10.5.87
2: Tolfa. 13.5.88
3: Rio Fiume. 1.5.1991
4: Tolfaccia. 1.5.1991
5: Fosso Cupo, 17.5.1991
6: M. Bischero. 7.5.1991
7: S. Marinella. 8.6.85
8: Rio Fiume. 8.6.85
9: M. Bischero. 7.5.1991
10: M. Bischero. 7.5.1991
11: Bagni di Traiano. 11.5.1991
12: M. Bischero. 7.5.1991
13: S. Severa, Torara. 7.5.1991
14: Tolfa, M. Ferrara. 11.5.1991
15: S. Marinella. 1.5.91
16: Tolfa, M. Ferrara. 11.5.1991
17: Fornace Aurelia, 17.5.1991
18: Fosso Cupo, 17.5.1991
19: Fosso Cupo, 17.5.1991
20: Fosso di Castelsecco, 17.5.1991
21: Fontanile delle Bucacce, 28.4.1990
22: M. Bischero. 11.5.1991

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 291-298

Mediterranean vegetation in the Cape province, South Africa : a review of recent concepts

Eugene J. MOLL*

SUMMARY

A modern perspective of the biogeographic and floristic relationships of the shrubland vegetation types of the southwestern and southern Cape show that these shrublands are not all true mediterranean types. In the past the literature was confused because the complex vegetation of the Cape Floral Kingdom was thought to be synonymous with that of the prevailing mediterranean. It is only in the last 20 years that studies have unravelled the true relationships elucidating the major differences between the four major shrubland associations, thus allowing a better understanding of their ecological, biogeographic and floristic relationships.

KEY WORDS : biogeography, ecology, Cape mediterranean shrublands, heathlands

RESUME

Une perspective moderne sur les relations biogéographiques et floristiques des types de végétation du sud-ouest et du sud de la province du Cap montre que ces fruticées ne constituent pas tout à fait des végétations type méditerranéen. Dans le passé, la littérature comportait des confusions dues au fait que la végétation complexe de l'Empire Floristique du Cap était considérée comme synonyme de celle qui prévalait en Méditerranée. C'est seulement depuis vingt ans que des études ont mis en évidence les véritables relations et les différences majeures existant entre les quatre plus importantes associations de fruticées, ce qui a permis de mieux connaître leur écologie, leur biogéographie et leurs relations floristiques.

MOTS-CLES : biogéographie, écologie, fruticées méditerranéennes de la province du Cap, landes

INTRODUCTION

An analysis of most modern literature indicates that the evergreen sclerophyllous shrublands of the south and southwestern Cape Province, South Africa, comprise the Cape Floral Kingdom (GOLDBLATT, 1978). Geographically this approximately corresponds to the Fynbos Biome (KRUGER, 1979), and to the «Capensis» region (TAYLOR, 1978). The Cape Floral Kingdom is the smallest of the six floral kingdoms of the world, covering some 0.04% of the earth's surface (TAKHTAJAN, 1969), yet it contains some 8 550 species of vascular plants, of which 73% are endemic. Of the 957 genera, 198 are endemic and seven families, namely the Bruniaceae, Penaeaceae, Grubbiaceae, Roridulaceae, Retziaceae, Stilbaceae and Geissolomataceae are endemic (GOLDBLATT, 1978).

The vegetational richness and complexity of the region are, therefore, beyond dispute. Undoubtedly this has made the task of biogeographers difficult, and certainly has resulted in some confused interpretations. Recent ecological and biogeographical studies have enabled us to gain a clearer understanding of this complex region. This paper seeks to clarify a number of these new concepts. In summary they are that the Cape Floral Kingdom extends east well past the all year rainfall region into the summer rainfall area, and that the terms Cape Floral Kingdom and Cape Mediterranean Vegetation are not synonymous. Secondly, recent phytogeographic interpretations have included the shrublands of the winter rainfall karoo in an expanded notion of the Cape Floral Kingdom, and that these karoo shrublands are related ecologically and biogeographically to the Cape's mediterranean shrublands. Still contentious, yet fundamental to a holistic understanding of the region's complex mosaic of vegetation types, is the notion that not all vegetation

* Department of Botany, University of Cape Town, P. Bag Rondebosch 7700, Republic of South Africa.

zones within the mediterranean climate zone are true mediterranean shrublands, but that within the winter rainfall climatic area there are both mediterranean shrublands and heathlands. Analyses show that these mediterranean shrublands are climatically controlled and the true heathlands are essentially edaphically controlled, and that these shrublands are also distinguished by a number of other ecological features (MOLL, 1987).

THE PHYSICAL SETTING

Because the region is situated in a transition zone between two markedly different meteorological systems, the high degree of seasonality of weather is due to the seasonal dominance of one or other of these systems. North of 32°S the sub-tropical anti-cyclones dominate with the position of three high pressure cells determining weather patterns over the sub-continent. Off the Cape south coast the dominant circulation system is the circumpolar westerly system with its associated low-pressure cells. During the summer the sub-tropical highs move south pushing the westerly system away from the coast and bring dry, windy weather which often reaches gale force along the coast and in the mountains. In winter the subsidence of continental air causes strong northerly winds to blow and these hot, dry winds may persist for up to five days. When the sub-tropical highs move north the low pressure cells cross the west and south coast bringing rain and lower temperatures (SCHULZE, 1972; FUGGLE,1981).

The region is characterized by two pronounced climatic gradients (FUGGLE & ASHTON,1979). These, superimposed on the mountainous topography, give the region a complex mosaic of spatially diverse climates. For example, the west coast forelands may receive some 400 mm rainfall and the adjacent mountains receive in excess of 2 000 mm (SCHULZE,1972), while the interior lies in a rain shadow and receives <200 mm.

The mediterranean climate zone in southern Africa originated some 3 to 7×10^6 years ago (DEACON, 1983) when the present pattern of ocean currents became established. The size of this winter rainfall zone has fluctuated considerably in geological time, as have the climatic parameters. The most recent trend is that the extent of the winter rainfall zone is contracting and the climate in general is becoming drier (DEACON & LANCASTER, 1984). Today the distribution of Köppen's climatic classification of *Cs* (KÖPPEN & GEIGER, 1936), which is generally accepted as defining the mediterranean climatic regions, is, relatively restricted in the Cape (SCHULZE & MCGEE, 1978). The total area within the Cape that receives rainfall in winter is more extensive, but much is too arid to be classified as *Cs* (figure 1). Most of the vegetation in the adjacent area to the east, where summer rainfall begins to predominate, has strong affinities to that occurring in the winter rainfall zone, but only to the heathland (fynbos) component. It is my contention that this much more ancient heathland vegetation type, which is not climatically constrained, is the core of the Cape Floral Kingdom, and that the much more recently evolved, climatically constrained shrublands show affinities with both fynbos (a South African heathland) and summer rainfall karoo vegetation types to the north and east.

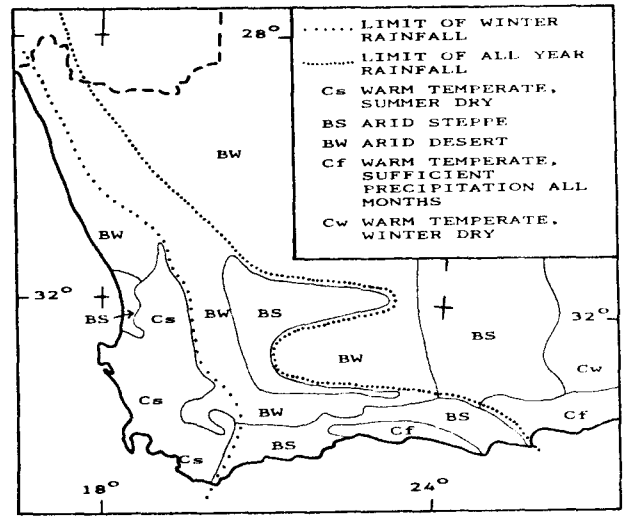


Figure 1.- Map of the major climatic zones of the southwestern and southern Cape (after KÖPPEN & GEIGER, 1936).

The dominant features of the terrain are the mountain ranges of the Cape Folded Belt. These quartzitic ranges are extremely resistant to erosion and have formed part of the landscape since the break-up of Gondwanaland, some 100×10^6 years ago. Although the mountains are not high (some 1 500 to 2 000 m) they are steep and form a large central block in the west running almost north-south, while in the south they form two parallel ranges running east-west. Along the south and west coast the rolling coast forelands are derived from Bokkeveld and Malmesbury shales respectively, and in parts are overlain by recent aeolian sands. The sediments in the inter-

montane valleys and in the interior are derived from shales, mudstones and tillites of the Karoo sediments, and the topography is flat to gently undulating with occasional hills (THERON, 1983).

In general the soils of the region are poorly developed. The mountain soils are oligotrophic quartzitic lithosols. They are thus acid (a pH of 5 to 4 is average) and extremely poor in plant available nutrients. Over a large part of the remaining lowland region the soils are weakly developed and shallow, a feature characteristic of arid regions. Where there are deeper pockets of soil on the lowlands, these are fertile and have good agricultural potential (LAMBRECHTS, 1983). However, most of the natural vegetation on all such soils has long been cleared (MOLL & BOSSI, 1983 & 1984).

THE BIOGEOGRAPHY

In recent years much attention has been given to the biogeography of southern Africa (GOLDBLATT, 1978; WERGER, 1978; WHITE, 1983). The nucleus of the biota are generally considered to be of Gondwana origin (VAN ZINDERN BAKKER, 1976). As our knowledge of taxa and phylogenetic relationships grow, we have realised that the modern biotas of southern Australia and South America are more closely related to each other than either is to that of southern Africa (KEAST,1973).

In early phytogeographical subdivisions of southern Africa (GRISEBACH, 1872) the Karoo-Namib region was not recognised as being distinct. Subsequent authors recognised the karoo as a separate phytogeographical unit (WERGER, 1978; WHITE, 1983) and were more concerned with the separation of the Cape Floristic Kingdom (GOOD, 1974) from neighbouring phytochoria (WEIMARCK, 1941). Most of these classifications emphasised physiognomic criteria rather than floristic distributions, and placed the Karoo and Namib regions in the Palaeotrophic Floral Kingdom. In the most recent review (HILTON-TAYLOR, 1987) it is suggested that there are at least five centres of endemism in the Western Cape Domain of the Karoo-Namib (WERGER, 1978). These essentially karroid vegetation types have strong affinities to the vegetation of the Cape Floristic Kingdom and in fact may form a part of it (MOLL *et al.*, 1984). These five karroid centres of endemism are collectively called the Succulent Karoo (HILTON-TAYLOR, 1987), and because the karroid like shrublands are often dominated by succulents (the most important family being the Mesembranthemaceae, though other succulents belonging to the Aizoaceae, Euphorbiaceae, Crassulaceae, Portulacaceae, Liliaceae (*sensu lato*), Asteraceae and Geraniaceae also occur, and are often locally dominant). The Succulent Karoo is confined to the winter rainfall and all-year rainfall region and the flora shows marked affinities with the adjacent mediterranean shrublands, so although the Succulent Karoo is not within Köppen's *Cs* climate type (figure 1), it has been convincingly argued by BAYER (1984), that these two vegetation formations (Succulent Karoo and mediterranean shrublands) should be combined to form a Winter Rainfall Biome.

THE ECOLOGY

In the past all shrublands in the Cape's mediterranean climate zone were treated as being biogeographically and ecologically similar. As our understanding of the ecological functioning of these shrublands increased, it became apparent that the Cape presents a particularly complex regional mosaic with two quite distinct shrubland formations being juxtaposed and interdigitated. Moreover, scattered throughout the region are islands of Afromontane forest (MOLL & BOSSI, 1983). One of the Cape shrubland formations is a true mediterranean vegetation type and comprises three distinct shrubland types known locally as Renosterveld and Strandveld, with Succulent Karoo occurring on the more arid fringe. The other shrubland formation is a true heathland (Fynbos) (figure 2). True heathlands are edaphically determined and not climatically constrained as are mediterranean shrublands (MOLL & JARMAN, 1984a & 1984b). Whilst this crucial difference has been the main cause of past confusion a careful analysis of the seminal works on heathlands by SPECHT (1979) and on mediterranean shrublands by DI CASTRI *et al.* 1981) supports this interpretation (MOLL, 1987).

I. HEATHLANDS

Fynbos

Fynbos is the local name for the heathland communities of the Cape which once occupied some 20% of the area (today fynbos occupies 17% of the area as some areas, particularly in the east, have been cleared for agriculture). Fynbos only occurs on nutrient poor sandy, laterite and calcareous soils, and most species have specialized root adaptations to enhance nutrient uptake (MALAJCZUK & LAMONT, 1979; LAMONT, 1979). Structurally they are characterised by the almost ubiquitous presence of the family Restionaceae, members of which are aphyllous hemicryptophytes, usually <1m high. The presence of

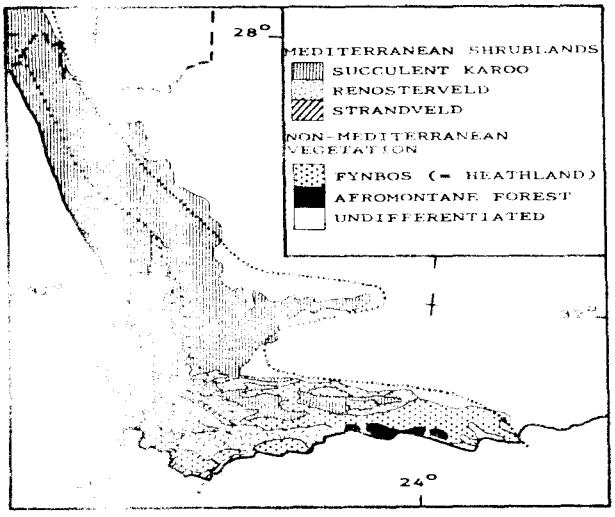


Figure 2 - The distribution of major vegetation types in the southwestern and southern Cape prior to European settlement (after MOLL & BOSSI, 1983 & 1984).

picophyllous, ericoid-leafed dwarf shrubs is also a feature, and in arid sites these are often dominant (CAMPBELL, 1985). Many families occur, the most common and widespread being Asteraceae and, in wetter sites, Ericaceae. The presence of an overstorey of usually microphyllous, isobilateral-leafed Proteaceae is today fairly restricted to local sites because of historically frequent fire regimes. These large, essentially obligate seed regenerating species, often with weakly serotinous fruits, can form a continuous layer up to four metres high. In addition to these major elements geophytes may be locally common, especially in seepage areas and at lower elevations, often on the quartzite and granite, or shale, contact zone. Except for the arid fringe annuals are rare in Fynbos (MOLL *et al.*, 1984).

Fire is the most important ecological factor determining the structure and composition of Fynbos and is, therefore, the most important management tool (BANDS, 1977; KRUGER & BIGALKE, 1984). The post fire successional stages of various Fynbos sites are well documented, and most are characterised by a rapid growth of resprouting hemicryptophytes (restios, grasses and sedges), and some shrubs from woody bases. In addition there are a suite of specially evolved, short-lived (<10 years) re-seeding dwarf shrubs that occupy the early post-fire communities. These short-lived plants are eventually replaced by long-lived dwarf and taller shrubs (KRUGER, 1976). The use of fire as a management tool has caused considerable controversy, some researchers believe that no fires should be set and that when natural fires occur these should be allowed to burn uncontrolled. Other researchers believe in a very carefully developed controlled burning programme to allow a mosaic of vegetation of different post-fire ages and histories to dominate the landscape.

II. NON-HEATH MEDITERRANEAN SHRUBLANDS

2.1 Renosterveld

Some 12% of the region was once Renosterveld, which in pre-historical times was probably dominated by grasses, especially *Themeda triandra, Ehrharta* spp., *Merxmuellera* spp. and *Eragrostis* spp. Today this vegetation formation is dominated by *Elytropappus rhinocerotis*, the renosterbos, from which it derives its name. Other common small-leaved shrubs belong to genera such as *Eriocephalus, Anthospermum, Passerina, Relhania, Aspalathus, Helichrysum, Pteronia, Selago, Felicia* and *Hermannia* (MOLL *et al.*, 1984). The Renosterveld communities occur throughout the region, often fringing the Fynbos communities but are restricted to the more nutrient rich shale and granite derived soils (BOUCHER & MOLL, 1981). Since they occur on the more nutrient rich sites with a gentle topography much has been cleared for agriculture, particularly on the west coast forelands (MOLL & BOSSI, 1984), and the remaining remnants occupy 7.5% of the region today.

2.2 Strandveld

This shrubland is almost entirely restricted to the recent, calcium rich, deep coastal sands of the winter rainfall region. They once occupied only some 2% of the region and consist of a complex mosaic of different growth forms (today half has been cleared for agricultural purposes, mainly on the west coast). In some areas Strandveld is dominated by evergreen and or deciduous, often spinescent, shrubs which form open or closed communities, often forming an impenetrable tangle interwoven by woody climbers with Cape, Karoo and Indian Ocean Coastal Belt affinities. Some of the dominant characteristic phanerophytes are the endemic species *Olea exasperata* and *Euclea racemosa*. In the more moist environments restios such as *Thamnochortus* and *Willdenowia* may form localized patches, but these are never dominant. In drier areas stem, leaf and even deciduous succulents are a feature, and grasses can be prominent in lightly grazed sites (BOUCHER & MOLL, 1981;

MOLL *et al.*, 1984).

A feature of Strandveld is that the gaps between the shrubs become filled with annuals and geophytes in spring, and the show of flowers is remarkable. When Strandveld burns the fires tend to be limited to patches of a few hectares in extent.

2.3 Succulent Karoo

By far the most extensive shrubland, covering some 65% of the region, is the Succulent Karoo. These dwarf open shrublands are today dominated by succulent-leafed plants, and were once thought to have had a significant grass component (ACOCKS, 1953). Today the dominant succulent families are Mesembranthemaceae and Euphorbiaceae, with local patches dominated by Crassulaceae and Aizoaceae. Because of the large area and diversity of environments occupied by Succulent Karoo there are an expected large number of community types (HILTON-TAYLOR, 1987).

In the arid north the perennial shrubs are widely scattered and in good spring seasons the flowering annuals form spectacular displays. Most of this region is known locally as Namaqualand, famed for its spring flowers. Many families occur here, but most important are the Asteraceae and Mesembranthemaceae.

In the central and eastern regions the spectacular show of annuals is not such a feature, but the more densely packed shrubs, particularly those in the Mesembranthemaceae, may form spectacular displays in early spring.

The plant growth forms in this Succulent Karoo are indeed diverse and the region is one of the most understudied area in South Africa. Very few, and then only small areas, of Succulent Karoo have been conserved, and currently there is an urgent research programme underway aimed at establishing conservation priorities in the region (HILTON-TAYLOR & LE ROUX, 1989). A recent analysis of the threatened flora of the Succulent Karoo indicates that some 558 species are known to be threatened. The total flora has not been properly analysed, but initial estimates put this at some 4 000 plant species which means that some 14% of the flora is threatened compared to some 14.5% in the Fynbos Biome. No analyses of plant endemics for the Succulent Karoo are available, but it is known that there are many, possibly in the region of 50-70% (HILTON-TAYLOR, *pers. comm.*).

Because the area is arid very little of the vegetation has been cleared for agriculture and Succulent Karoo still covers 52% of the region. However, it is grazed extensively by sheep and this has had a major impact on the floristic and structural composition (ACOCKS, 1953).

III. ISLANDS OF AFROMONTANE FOREST

The smallest vegetation type of the region is forest, occupying some 1% of the area, particularly in the warm temperate all year rainfall zone in the east. These rain forests can yield excellent hardwood timber and are exploited on a rational basis. In addition these forests have recently yielded many tonnes per year of a fern, *Rumohra adiantiformis*, which has earned more revenue per annum than the timber (MILTON, 1987a & 1987b).

Generally these evergreen forests consist of three strata, a closed canopy of evergreen sclerophyllous leptophyllous trees to 30 m with *Podocarpus* spp., *Ocotea bullata, Olinia cymosa* and *Olea* spp. being among the most widespread and common. Beneath this canopy is a poorly developed short tree and shrub layer, and finally there is usually a well developed herbaceous understorey often dominated by ferns. The most extensive single block of Afromontane forest occurs in the Knysna region and covers some 900 km^2 (MOLL & BOSSI, 1983). The remaining area of forest occurs as scattered small islands, usually on south-facing slopes of the coastal mountains as far west as the Cape Peninsula. This forest vegetation type is floristically poor and there are a total of only some 1 000 forest species, of which < 5% are endemic and few are threatened (GELDENHUYS, 1989).

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Possibly the major reason why earlier workers included fynbos as a mediterranean shrubland was that since most of the vegetation of the lowlands on the seaward side of the mountains has long been cleared for agriculture (cereals, deciduous fruit and vineyards), the floristic and physiognomic relationships between the four major shrubland associations is obscure. Most of the 22% of land that has been cleared in the mediterranean climate region is in these lowlands. In addition the lowland vegetation was subjected to increased fire regimes by the original hunter-gatherers (for thousands of years BP), and then over the last 2 000 years or so by herders (DEACON *et al.*, 1983). Over the last 300 years these early inhabitants were decimated by the European settlers, and these settlers changed the land-use practices from a nomadic form of use to

one of permanent settlements.

In an attempt to clarify the relationships summarized in this paper in a world context I have prepared a diagram indicating the major biogeographic and physiognomic relationships between the Cape shrubland associations and those in other mediterranean regions, and for heathlands in general (figure 3). From this diagram it is clear that the Western Australian mediterranean shrublands are also essentially heathlands.

In Australia the true non-heath mediterranean shrublands have long since been cleared for agriculture, and since the Australian landscape is essentially flat there are very few Mallee remnants to compare with the vegetation in the other mediterranean climatic zones (DI CASTRI *et al.*, 1981). The main aim of this diagram is to clarify the relationships so that future comparative studies on convergent evolution will be a comparison of similar vegetation types, not those determined by climate alone, but also those determined by soils (particularly soil nutrient status).

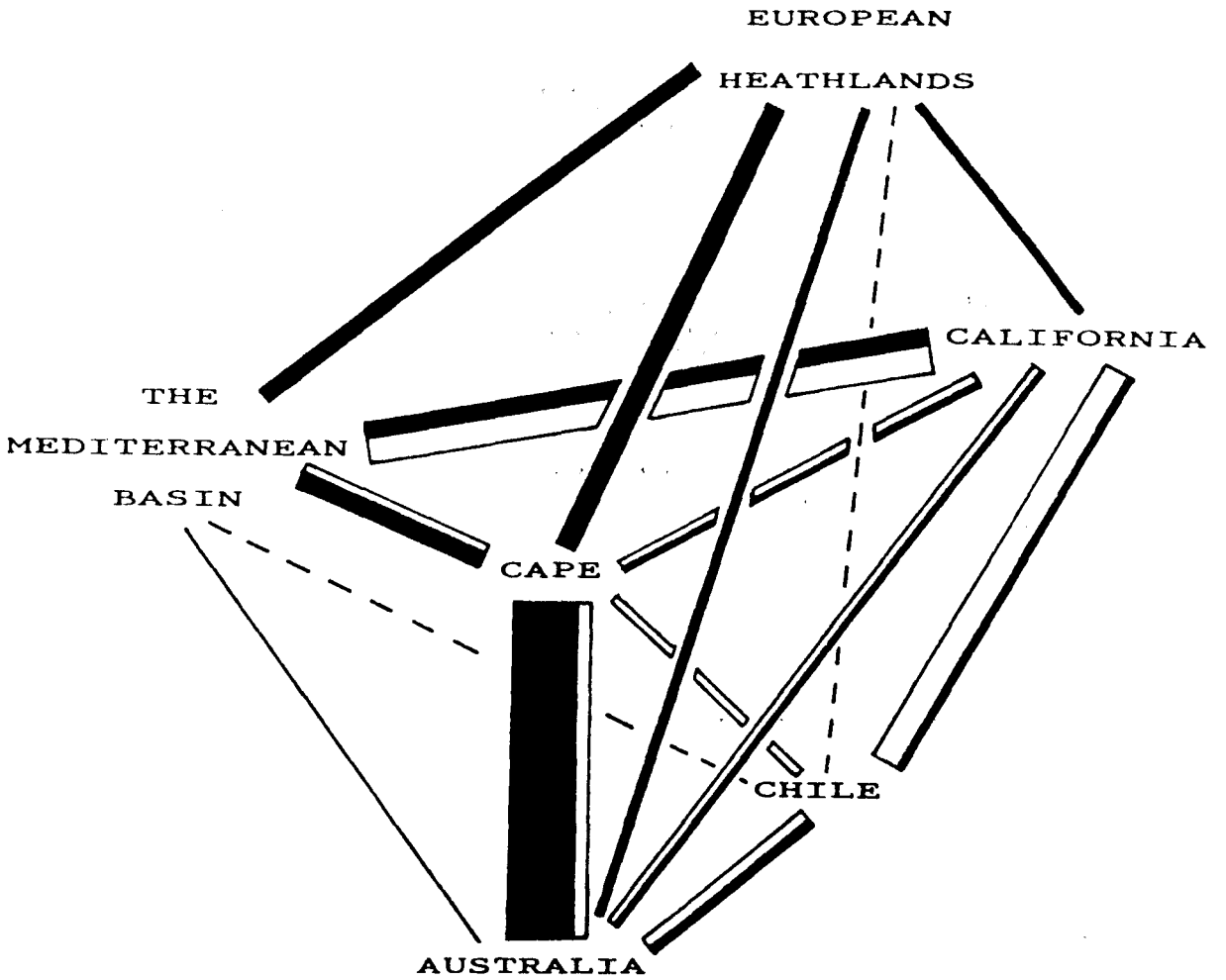


Figure 3.- The general biogeographic and physiognomic relationships between the shrublands occurring in the various mediterranean terrestrial ecosystems of the world. Since some mediterranean climate areas have heathlands the relationships to these and European heathlands are also shown. The thickness of the connecting lines indicates the degree of relationship, with the black portion indicating heathland and the clear portion the non-heath relationships.

BIBLIOGRAPHY

ACOCKS J. P. H. (1953). Veld types of South Africa. *Mem. Bot. Surv. S. Afr. 28*. 192 pp.

BANDS D. P. (1977). Prescribed burning in Cape Fynbos catchments. In: Mooney, H. A. and Conrad, C. E. (eds.). Proceedings of the symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in mediterra-

nean ecosystems. *USDA Forest Service General Technical Report WO-3*. 245-256 pp.

BAYER M. B. (1984). The Cape Flora and the Karoo - a winter rainfall biome versus a fynbos biome. *Veld and Flora 70*. 17-19 pp.

BOUCHER C. and MOLL E. J. (1981). South African mediterranean shrublands. In di Castri F., Goodall D. W. and Specht R. L. (eds.), Mediterranean-type shrublands. *Ecosystems of the World, Vol 11, Amsterdam: Elsevier*. 233-248 pp.

CAMPBELL B. M. (1985). Montane vegetation structure in the fynbos biome: structural classification and adaptive significance of structural characters. *Ph.D. thesis, University of Utrecht, The Netherlands*. 205 pp.

DEACON H. J. (1983). An introduction to the fynbos region, time scales and palaeoenvironments. In: Deacon H. J., Hendey Q. B. and Lambrechts J. J. N. (eds.) Fynbos palaeoecology: a preliminary synthesis. *S. Afr. Nat. Sci. Prog. Report 75*. 1-20 pp.

DEACON H. J., HENDEY Q. B. and LAMBRECHTS J. J. N. (eds.). (1983). Fynbos palaeoecology : a preliminary synthesis. *S. Afr. Nat. Sci. Prog. Report 75*. 216 pp.

DEACON J. and LANCASTER N. (1984). A synthesis of the evidence for climatic change in southern Africa over the last 125 000 years. *Report Nat. Prog. Weather, Climate and Atmosphere, CSIR, Pretoria*. 283 pp.

DI CASTRI F., GOODALL D. W. and SPECHT R. L. (eds.). (1981). Mediterranean-type shrublands. *Ecosystems of the World. Vol. 11. Amsterdam, Elsevier*. 643 pp.

FUGGLE R. F. and ASHTON E. R. (1979), Climate. In: Day J, Siegfried W. R., Louw G. N. and Jarman M. L. (eds.). Fynbos ecology: a preliminary synthesis. *S. Afr. Nat. Sci, Prog. Report 40*. 7-15 pp.

FUGGLE R. F. (1981). Macro-climatic patterns within the Fynbos Biome. *Final report Nat. Prog. Environ. Sci.* 116 pp.

GELDENHUYS C. J. (1989). Environmental and biogeographic influences on the distribution and composition of the southern Cape forests (Veld Type 4). *Ph.D. thesis, University of Cape Town, South Africa*. 324 pp.

GOLDBLATT P. (1978). Analysis of the flora of southern Africa: its characteristics, relationships and origins. *Ann. Missouri Bot. Gdns. 65*. 369-436 pp.

GOOD R. (1974). The geography of flowering plants. *4th ed. Longman, London*. 557 pp.

GRISEBACH A. (1872). De Vegetation der Erde nach ihrer Klimatischen Anordung. *2 Bde. Engelmann, Leipzig*.

HILTON-TAYLOR C. (1987). Phytogeography and origins of the Karoo flora. In: Cowling R. M. and Roux P. W. (eds.). The Karoo Biome a preliminary synthesis, Part 2 - vegetation and history. *S. Afr. Nat. Sci. Prog. Report 142*. 70-95 pp.

HILTON-TAYLOR C. & LE ROUX A. (1989). Conservation status of the fynbos and karoo biomes. In: Huntley B. J. (ed.). Biotic diversity in southern Africa : concepts and conservation. *Oxford University Press, Cape Town*. 202-223 pp.

KEAST A. (1973). Contemporary biotas and the separation sequence of the southern continents. In: Tarling D. H. and Runcorn S. K. (eds.). Implications of continental drift to the Earth Sciences. *Academic Press, New York*. 309-343 pp.

KÖPPEN W. and GEIGER R. (1936). Handbuch der Klimatologie. *Borntraeger, Berlin, Band 1, Teil C, pp. C42-43*.

KRUGER F. J. and BIGALKE R. C. (1984). Fire in Fynbos. In: Booysen, P. de V. and Tainton N. M. (eds.). Ecological effects of fire in South African ecosystems. *Springer-Verlag, Berlin*. 67-114 pp.

KRUGER F. J. (1976). Fynbos communities. *Conference Proceedings 2: Mountain Environments, Council for the Habitat. Arcadia, Pretoria*.

KRUGER F. J. (1979). South African heathlands. In: Specht R. L. (ed.). Heathlands and related shrublands, Vol. 9A, Descriptive studies. *Ecosystems of the World, Elsevier, Amsterdam*. 19-80 pp.

LAMBRECHTS J. J. N. (1983). Soils, soil processes and soil distribution in the fynbos region: an introduction. In: Deacon H. J., Hendey Q. B., and Lambrechts J. J. N. (eds.). Fynbos

palaeoecology: a preliminary synthesis. *S.Afr.Nat.Sci.Prog.Report 75*. 21-34 pp.

LAMONT B. B. (1979). Specialized roots of non-symbiotic origin in heathlands. In: Specht, R. L. (ed.). Heathlands and related shrublands, Vol. 9B, Analytical studies. *Ecosystems of the World, Elsevier, Amsterdam*. 182-196 pp.

MALAJCZUK N. and LAMONT B. B. (1979). Specialized roots of symbiotic origin in heathlands. In: Specht R. L. (ed.). Heathlands and related shrublands, Vol. 9B, Analytical studies. *Ecosystems of the World, Elsevier, Amsterdam*. 165-182 pp.

MILTON S. J. (1987a). Effects of harvesting on four species of forest ferns in South Africa. *Biol. Conserv. 41*. 133-146 pp.

MILTON D. J. (1987b). Growth of seven-week fern (*Rumohra adianthiformis)* in the southern Cape forest: implications for management. *S. Afr. J. Forestry 143*. 1-4 pp.

MOLL E. J. and BOSSI L. (1983). 1:1 000 000 Vegetation map of the Fynbos. *Chief Director Surveys and Mapping, Mowbray.*

MOLL E. J. and BOSSI L. (1984). Assessment of the extent of the natural vegetation of the Fynbos Biome of South Africa. *S.Afr.J.Sci. 80*. 355-358 pp.

MOLL E. J. and JARMAN M. L. (1984a). A clarification of the term fynbos. *S. Afr. J. Sci. 80*. 351-352 pp.

MOLL E. J. and JARMAN M. L. (1984b). Is Fynbos a Heathland? *S.Afr.J.Sci. 80(8)*. 352-355 pp.

MOLL E. J., CAMPBELL B. M., COWLING R. M., BOSSI L., JARMAN M. L. and BOUCHER C. (1984). A description of major vegetation categories in and adjacent to the fynbos biome. *S. Afr. Nat. Sci. Prog. Report 83*. 28 pp.

MOLL E. J. (1987). Review of some new concepts in «fynbos» ecology. In: Parkington J. and Hall M. (eds.). Papers in the prehistory of the Western Cape, South Africa. *BAR 5332*. 120-131 pp.

SCHULZE B. R. (1972). South Africa. In: Griffiths J. F. (ed.). World survey of climatology, Vol. 10, Climates of Africa. *Elsevier, Amsterdam*. 501-586 pp.

SCHULZE R. E. and MCGEE O. S. (1978). Climatic indices and classification in relation to the biogeography of southern Africa. In: Werger M. J. A. (ed.). Biogeography and ecology of southern Africa. *Junk, The Hague*. 19-52 pp.

SPECHT R. L. (ed.). (1979). Ecosystems of the World. Heathlands and related shrublands of the world: Vol. 9A Descriptive studies, and Vol. 9B Analytical studies. *Amsterdam, Elsevier*. 1-497 & 1-385 pp. respectively.

TAKHTAJAN A. (1969). Flowering plants: origin and dispersal. *Oliver and Boyd, Edinburgh and London*. 310pp.

TAYLOR H. C. (1978). Capensis. In: Werger, M. J. A. (ed.). Biogeography and ecology of southern Africa. *Junk, The Hague*. 171-229 pp.

THERON J. N. (1983). Geological setting of the fynbos. In: Deacon H. J., Hendey Q. B. and Lambrechts J. J. N. (eds.). Fynbos palaeoecology: a preliminary synthesis. *S. Afr.Nat. Sci. Prog. Report 75*. 21-34 pp.

VAN ZINDERN BAKKER E. M. (1976). The evolution of Late Quaternary palaeoclimates of southern Africa. *Palaeoecology of Africa 9*. 160-202 pp.

WEIMARCK H. (1941). Phytogeographical groups, centres and intervals within the Cape Flora. *Lunds Univ. Arsskrift. NF Adv. 2 Bd. 37 Number 5*. 143 pp.

WERGER M. J. A. (ed.). (1978). The biogeography and ecology of southern Africa. *Junk, The Hague*. 1439 pp.

WHITE F. (1983). The vegetation of Africa. *Unesco, Paris*. 1:5 000 000 map & 356 pp.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 299-315

Sur les divisions phytoécologiques de l'Europe

Paul OZENDA*

RESUME

Les recherches actuelles sur les conséquences écologiques des changements de climat, et notamment sur la possibilité de déplacements des écosystèmes, ont fait apparaître l'intérêt de disposer de cartes écologiques à l'échelle du continent européen. Il est d'autre part reconnu qu'une approche efficace pour l'élaboration de telles cartes consiste à combiner les données écologiques quantitatives existantes avec les cartes de la végétation.

Cette étude préliminaire propose, dans sa première partie, une carte révisée des divisions géobotaniques de premier ordre (biomes) et de second ordre pour l'ensemble de l'Europe, établie d'après les cartes de végétation synthétiques les plus récentes. La seconde partie expose quelques exemples de données de températures et d'aridité concernant en particulier les limites entre les grandes divisions.

MOTS-CLES : cartographie, écologie, Europe, géobotanique, végétation

SUMMARY

The present researches on the ecological implications of climat changes, namely on the possibility of ecosystems shifts, made obvious the lack of ecological maps at an European scale. On the other hand it is today admitted that crossing the quantitative ecological information with vegetation maps would represent an accurate approach of such an ecological mapping.

This provisional paper proposes in its first part a check-map of the main geobotanical regions (biomes) and subregions for the whole Europe, drawn from the most recent synthetic vegetation maps. In the second part are discussed some examples of temperature and aridity parameters, relating the borders between the geobotanical units.

KEY-WORDS : mapping, ecology, Europe, geobotany, vegetation

L'ampleur que présentent actuellement les problèmes liés à l'environnement et à ses transformations justifierait qu'un effort important soit fait pour développer une cartographie écologique dont les principes ont été élaborés au cours des vingt dernières années et sont susceptibles d'applications concernant les questions les plus actuelles. Ainsi par exemple les conséquences, sur les milieux naturels ou transformés, des changements climatiques possibles dans les prochaines décennies pourraient être mieux évalués si l'on pouvait confronter les modèles prédictifs de ces changements avec une représentation cartographique des écosystèmes et des facteurs qui régissent leur répartion ; il serait alors possible d'effectuer des simulations de ces effets écologiques en fonction des différentes hypothèses de modifications du climat. La question s'est posée en particulier pour l'interprétation de «scenarios» climatiques établis à l'échelle du continent européen.

Il est maintenant établi que la cartographie de la végétation, aujourd'hui bien au point, constitue une approche efficace (OZENDA, 1979 et

* Laboratoire de Biologie Alpine
Université Joseph Fourier, Grenoble

1986) pour réaliser le plus rapidement une représentation spatiale des écosystèmes (du moins en dehors des milieux urbanisés), et en particulier à l'échelle régionale ou géographique. Malheureusement il n'existe pas encore de système général et normalisé de carte de la végétation pour l'ensemble de l'Europe ; et ce qui est plus gênant encore, c'est que les cartes synthétiques existantes (figure 1) ou en projet sont d'inspiration floristique ou phytosociologique et ne prennent pas, ou très peu, l'écologie en compte. Réciproquement, quelques tentatives de cartographie dite écologique entreprises sur le plan international, parfois avec des moyens considérables, se sont révélé reposer sur des bases biologiques assez légères et n'être en fait que des cartes physionomiques.

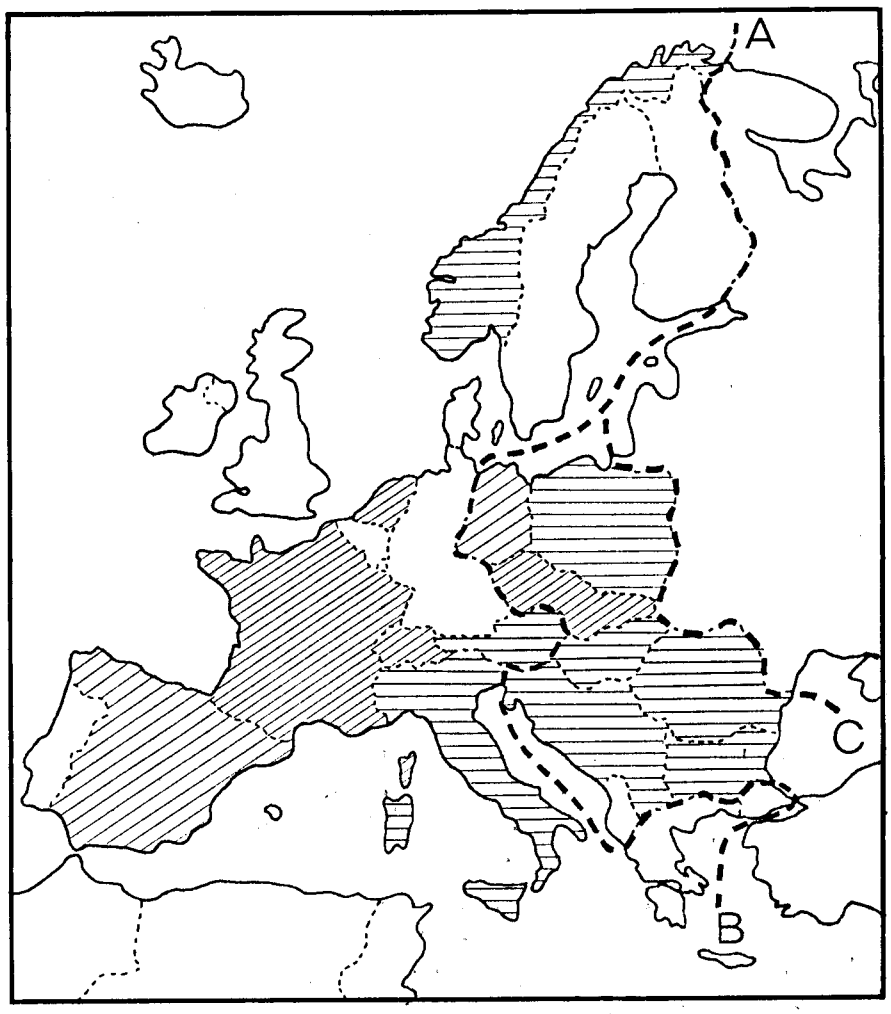


Figure 1.- Plan d'assemblage des Cartes de Végétation les plus synthétiques (petite et moyenne échelle) en Europe. AB, limite orientale de la Carte de la Végétation des Pays membres du Conseil de l'Europe à 1/3.000.000 (1979 et 1987). AC, limite occidentale de la Carte de la Végétation de la partie européenne de l'URSS et du Caucase à 1/2.000.000, 1986. En hachures, les pays pour lesquelles il existe une couverture totale à échelle plus détaillée : Pays-Bas, France, Suisse et Tchécoslovaquie, à 1/200.000 ; Espagne, 1/400.000 ; Allemagne orientale, 1/500.000 ; Italie, Autriche, Hongrie, Roumanie, Bulgarie, Yougoslavie, 1/1.000.000 ; Norvège, 1/1 500.000 ; Pologne, 1/2.000.000. A ajouter (non figuré ici) la Carte des pays danubiens, 1/2.000.000, et une carte des Balkans, 1/3.000.000. Les couvertures partielles ne sont pas représentées ; à signaler toutefois l'Allemagne du Sud (Bavière, 1/900.000, BadeWurtemberg, 1/1.000.000), Tyrol à 1/100.000, et d'importantes feuilles dans l'ouest de l'Allemagne et l'Italie centrale à 1/200.000.

Une authentique cartographie écologique du continent européen paraît cependant réalisable à condition d'en définir au préalable et d'une manière pragmatique les grandes lignes et la marche à suivre :

- établir une typologie des grandes divisions géobotaniques *à l'aide des travaux les plus synthétiques* (repartir des innombrables documents de base serait au contraire risquer l'enlisement dans les détails et les différences méthodologiques) ;
- réaliser, à l'aide de ces cartes synthétiques, une première représentation qui soit un moyen terme entre la perception à l'échelle continentale et une précision régionale suffisante ;
- rechercher, pour chacune des unités retenues, une définition écologique comportant des paramètres précis (en moyenne et en dispersion) tirés de tables de données suffisamment denses, et de signification biologique claire.

Les pages qui suivent ont seulement pour objectif de proposer quelques réflexions. Une première partie rappelle quelques-uns des schémas de division du continent en grandes unités géobotaniques et retient un compromis. Une seconde partie tente une représentation cartographique de ces divisions principales, à une échelle nécessairement réduite mais en proposant les bases d'une délimitation plus fine. Quelques exemples de *paramètres écologiques simples* sont ensuite donnés, démarche pragmatique que la mode des formules compliquées et la vénération des ordinateurs ont fait quelque peu oublier.

LES GRANDES DIVISIONS GEOBOTANIQUES DE L' EUROPE

La plus ancienne représentation de l'ensemble européen utilisable à l'échelle du présent travail est semble-t-il celle de SOTCHAVA et LAVRENKO (1964) qui distinguent, à l'échelle de 1/10.000,000, 77 unités regroupées en six divisions de premier ordre : Toundras, Boréal, Némoral, Steppique, Méditerranéen (dit ici Subtropical), Hautes montagnes.

C'est sensiblement le même schéma que donne WALTER (1979). En fait sa nomenclature est établie pour l'ensemble du globe, qu'il divise en grandes zones ou «Zonobiomes» séparées par des zones de transition ou «Zonoécotones». En ne retenant que ce qui s'applique à l'Europe, la liste est la suivante :

- IX : Zonobiome des toundras
- VIII-IX : Zonoécotone de la toundra arborée
- VIII : Zonobiome tempéré froid ou Boréal
- VI-VIII : Zonoécotone boréo-némoral
- VI - Zonobiome tempéré ou Némoral
- VI-VII : Zonoécotone de la steppe arborée
- VII : Zonobiome aride (semi-aride en Europe)
- Zonobiome des pluies d'hiver (méditerranéen en Europe).

La représentation cartographique (à très petite échelle) donnée par WALTER est assez confuse.

A noter que dans ces deux systèmes une seule zone, le Némoral, regroupe la quasi-totalité des forets caducifoliées, entre le Boréal à forêts de conifères et le Méditerranéen à feuillus sempervirents. Ce point de vue est encore celui de beaucoup de biogéographes, confortés par le fait que la plytosociologie regroupe aussi tout cet ensemble en une classe unique des ***Fagetea***.

MEUSEL *et al.*, 1965 (cité par MAYER, 1984) donnaient, sur des bases floristiques, sensiblement la même division de l'Europe, mais séparaient déjà du Némoral une zone subméditerranéenne caractérisée par le Chêne pubescent (dont JAKUKS avait donné une étude détaillée en 1961). En revanche la délimitation des zones (MAYER, 1984, figure 10) est sommaire et inutilisable.

Enfin TRAUTMANN et BOHN (1980) proposent un schéma en accord avec les précédents : 1 Toundras ; 2 Etage alpin ; 4 Forêts de Conifères (= Boréal) ; 5 Forêts mixtes (= Boréonémoral) ; 6 Forêts caducifoliées mésophiles, en partie avec Conifères (= Némoral proprement dit) ; 7 Forêts caducifoliées thermophiles (= Némoral sud) ; 8 Méditerranéen ; 10 Steppe arborée ; 11 Steppes ; 12 Semi-déserts.

10, 11 et 12 correspondent à l'ensemble zone steppique *s.l.* Une division 9, forêts xérophiles de conifères, paraît très hétérogène et ne peut être assimilée à une unité zonale, car elle groupe des types relevant les uns du Subméditerranéen, les autres des différentes niveaux du Méditerranéen.

Il ne peut être évidemment question de détailler ici de quelle manière les divisions précédentes ont été adaptées dans les différentes cartes citées dans la figure 1, ni à plus forte raison dans les cartes de végétation à plus grande échelle.

Dans la nomenclature de WALTER, les divisions de premier ordre considérées jusqu'ici sont appelées Zonobiomes ; et d'une manière plus générale le terme de Biome a été utilisé par différents auteurs dans ce sens. Nous le conserverons ici dans la suite de l'exposé.

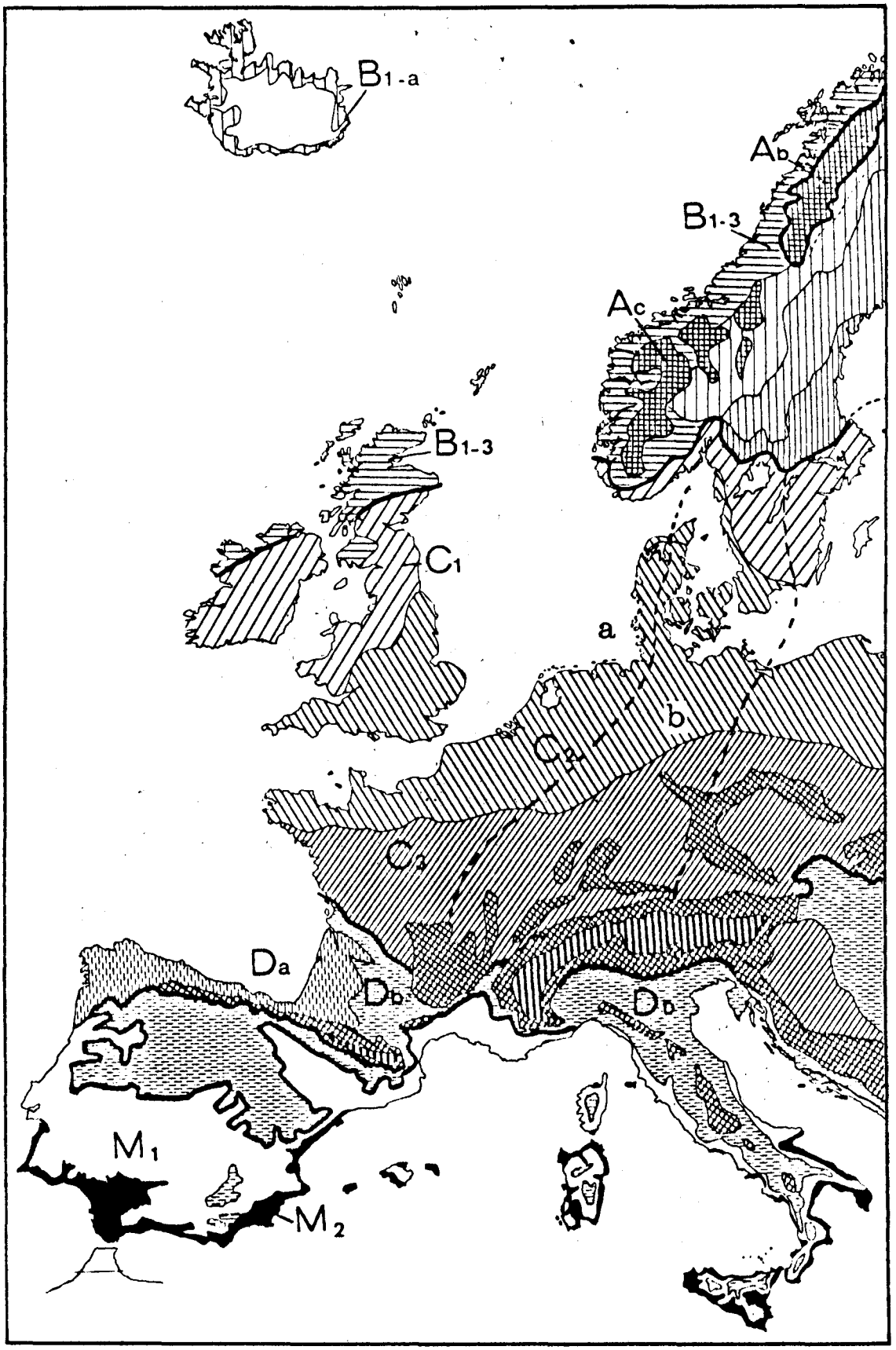
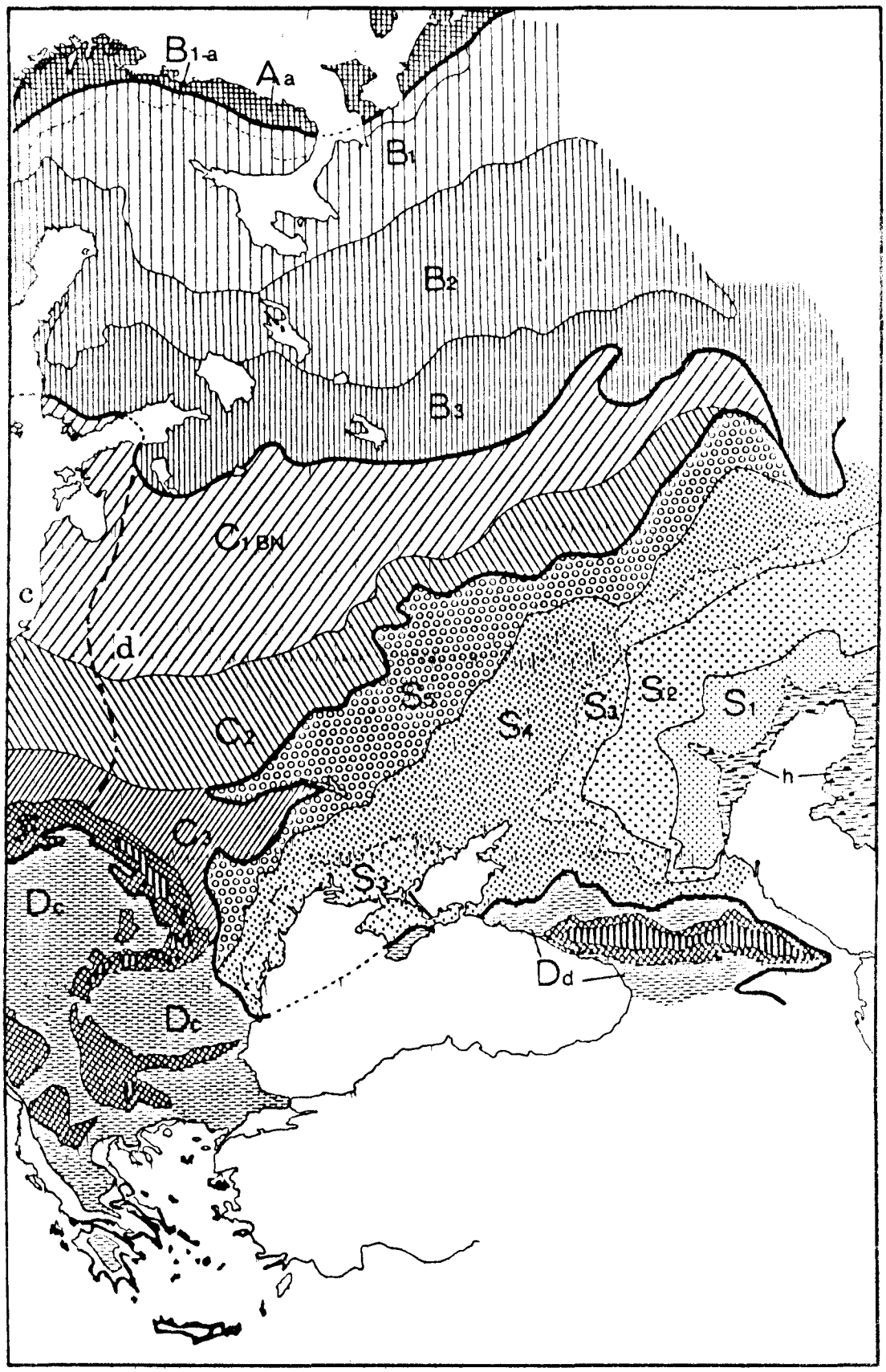


Figure 2.- Esquisse d'une Carte des Biomes du continent européen (Ech. 1/14.000.000 environ). Explications dans le texte.


B1-a
Aa
B1
B2
B3
C1 BN
c
d
C2
C3
S5
S4
S3
S2
S1
h
Dc
Dc
Dd

CARTE DES BIOMES

Sur la figure 2 ont été représentés les biomes et leurs subdivisions principales. Les biomes eux-mêmes sont séparés entre eux, pour plus de clarté, par un trait de force et désignés chacun par une lettre majuscule ; leurs divisions principales sont désignées par des numéros, en allant du nord au sud. Les limites ont été déterminées d'après des cartes de végétation synthétiques récentes, en utilisant en particulier les cartes «nationales» établies pour des pays entiers, lorsqu'elles existent, et les cartes plus générales publiées par le Conseil de l'Europe, d'une part, et pour les Pays danubiens et balkaniques d'autre part. Le plan d'assemblage et la référence de ces cartes sont donnés par la figure 1 et par sa légende.

Il est par contre hasardeux de se fier aux limites données par les cartes à petite échelle plus anciennes, car les contours des formations risquent d'avoir été, fautes d'informations suffisantes sur la végétation, en partie interpolés à l'aide de données climatiques ce qui constituerait, pour le but recherché ici, un cercle vicieux.

La carte générale à 1/14.000.000 de la figure 2 n'a pas été rédigée directement, mais chaque biome a fait l'objet d'une cartographie «intermédiaire» à l'échelle de 1/6.000.000 assortie d'une révision critique d'après la bibliographie. Ce travail intermédiaire a été publié ailleurs (OZENDA, 1990) pour l'un des biomes, le Némoral xérotherme, et un résumé en est donné plus loin par la figure 4 et sa légende.

Voici maintenant des indications succinctes sur le traitement des autres biomes dans cette phase intermédiaire, non reproduite ici.

A - Zone subarctique (A)

Conformément à la nomenclature établie par ALEKSANDROVA pour l'ensemble de la végétation des hautes latitudes, le terme subarctique a été employé ici, plutôt que celui d'arctique utilisé par une partie des auteurs scandinaves pour cette zone. A la zone subarctique proprement dite (a) a été rattaché l'axe de la chaîne des Scandes, dont les deux parties nord (b) et sud (c) n'ont pas été séparées sur la carte et dont les contours ont été tracés d'après ceux de l'unité A3 (Etage orocalédonien) de la seconde édition de la Carte du Conseil de l'Europe.

B - Zone boréale (B)

Elle correspond essentiellement à la grande ceinture forestière dite des taïgas, et comporte les trois divisions classiques, taïgas du nord (B1), du centre (B2) et du Sud (B3).

En Suède et en Finlande, ces divisions ont été conservées telles qu' elles figurent dans *Naturgeografisk regionindelning av Norden,* 1977, et dans les deux éditions successives de la carte du Conseil de l'Europe. La partie septentrionale de B1, correspondant à la forêt de Bouleau sans Conifères (en Fennoscandie) et à la toundra arborée (en Russie) et dite souvent subarctique, a été maintenue ici dans le Boréal et notée B1a.

Les formations boréales de l'ouest de la Norvège ne sont pas séparables à l'échelle utilisée ici ; les différents niveaux du Boréal (et les enclaves boréonémorales) ont été groupés sous une représentation commune, dite B1-3. Sur la base de la Carte du Conseil de l'Europe, et aussi en raison de la présence de nombreuses espèces boréales ou arctico-alpines, les Higlands d'Ecosse, le Lake District anglais et les reliefs du nord-ouest de l'Irlande ont été rattachés à cette unité boréale composite. (Par contre les autres montagnes d'Irlande, la Basse-Ecosse, la Chaîne pennine et le Pays de Galles ont été placés dans la sous-zone boréo-némorale).

Les contours de la partie russe ont été tracés d'après diverses sources : Atlas Mir (1964), Carte de la partie européenne de l'URSS (1986), ouvrages de WALTER et BRECKLE (1986) et de MAYER (1984).

La sous-zone B3 (taïgas du Sud) a été suivant l'usage maintenue dans le biome boréal, bien que la présence de feuillus, la pénétration de culture de blé et de pomme de terre, les types de tourbière et de sols, puissent conduire à rapprocher plutôt cette sous-zone du Boréo-némoral ; cette question complexe ne peut être discutée ici (figure 3).

C - Zone némorale

Rappelons que de l'ensemble némoral au sens large (zone des forêts caducifoliées) a été exclue ici la partie méridionale, dite des forêts caducifoliées xérothermes, qui forme la zone suivante D.

Le Némoral proprement dit, tel qu'il figure ici en C, correspond dans la moitié occidentale de l'Europe à la dominance de quatre espèces : *Fagus silvatica, Carpinus betulus, Quercus petraea* et *Q. robur*. Dans la moitié Est, le chêne rouvre reste seul.

Les divisions de premier ordre de la zone némorale varient suivant les auteurs. Les uns privilégient une division thermique en sous-zones latitudinales, les autres une division basée sur la

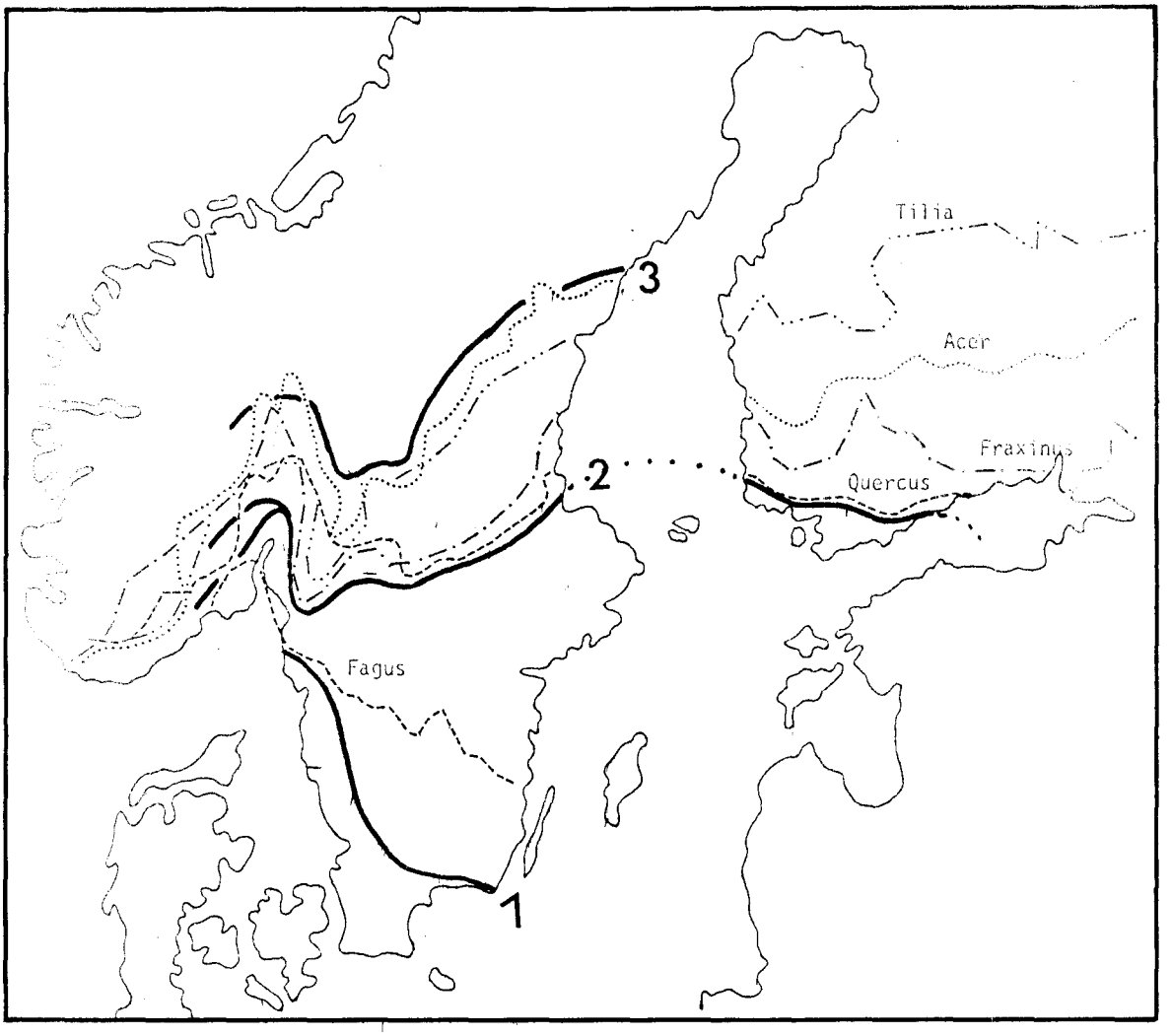


Figure 3.- Limite nord des feuillus dans les forêts du sud de la zone boréale (d'après HULTEN, 1950). 1, limite entre némoral et boréo-némoral. 2 et 3, limites du Boréal sud. Les limites des principaux feuillus s'échelonnent dans cette zone sud-boréale ; *Quercus robur* est celui dont la limite définit le mieux le passage du Boréo-némoral au Boréal.

continentalité croissante d'Ouest en Est et qui conduit à distinguer habituellement quatre domaines : atlantique, subatlantique, subcontinental et continental (ou sarmatique).

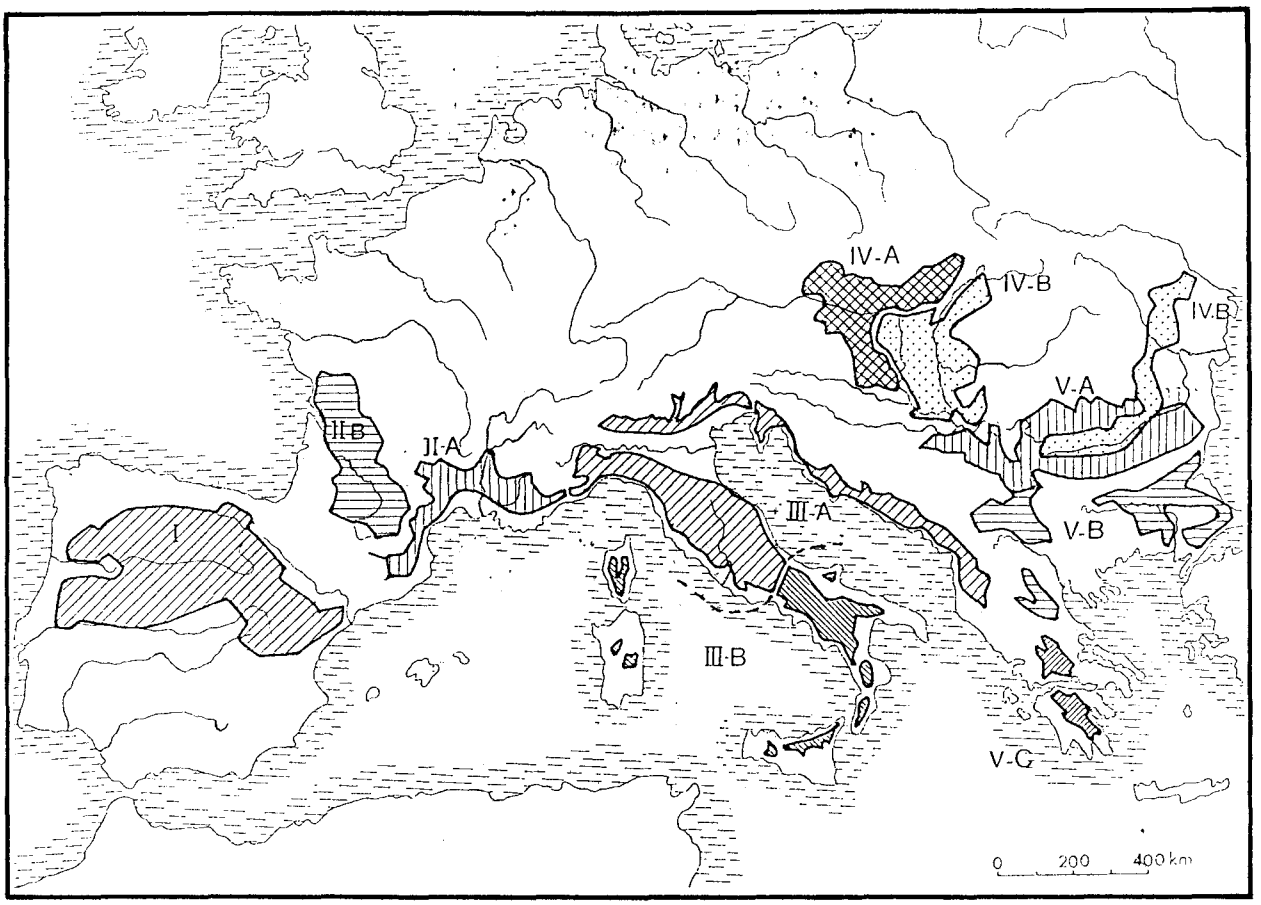
1°) Ici ont été maintenues en premier lieu les divisions thermiques, que l'on peut en première approximation caractériser ainsi :

C1, sous-zone boréo-némorale, à dominance de forêts mixtes Conifères-Feuillus ;
C2, sous-zone médiane, à dominance de Hêtraies ;
C3, sous-zone sud, à dominance de chênaies mésothermes.

La limite entre C1 et C2, c'est-à-dire la limite sud du boréo-némoral, est sensiblement la même dans toutes les cartes : elle longe la côte sud-ouest de la Suède, passe dans l'angle nord-est de la Pologne, puis au sud de Minsk et remonte ensuite vers le nord-est. La limite entre C2 et C3 n'est pas classique : elle est introduite ici, et d'après les éléments suivants.

En France, elle passe d'abord entre les hêtraies armoricaines et normandes, d'une part, et les chênaies des pays de Loire et du Bassin Parisien, d'autre part. En Lorraine et en Allemagne de l'Ouest, elle est moins nette et a été tracée au mieux ; ensuite, les cartes de végétation de SCAMONI *et al.* (1975) pour l'Allemagne orientale et de MATUSZKIEWICZ (1984) pour la Pologne permettent de poursuivre le tracé jusqu'à la rencontre avec la zone steppique.

Dans la sous-zone C3, une unité spéciale Cm est constituée par les montagnes centre-euro-



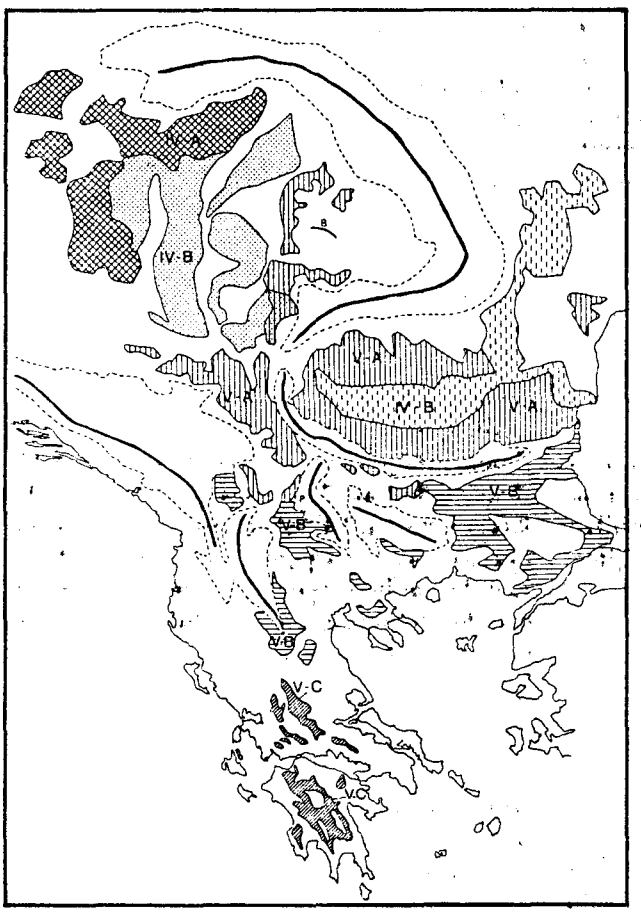


Figure 4.- Le biome «Némoral xérotherme», ou des chênaies caducifoliées thermophiles (d'après OZENDA, 1990). Cette formation n'est pas continue, mais fragmentée par les reliefs qui déterminent des pénétrations du Némoral nord (Cm de la figure 2). Les chiffres et les lettres se rapportent aux subdivisions principales. La partie thermo-atlantique n'a pas été figurée ici. La figure de droite représente le détail des groupes pannonique (IV) et balkanique (V) ; en pointillés, les parties substeppiques ; les traits épais représentent l'axe des Carpates et des principales chaînes balkaniques. Cette partie orientale a été établie à l'aide des cartes de NIKLFELD, de HORVAT, de MICHALKO et de FUKAREK.

péennes («Système alpin», OZENDA, 1985) dont la végétation peut être considérée comme un complexe de toutes les zones et sous-zones situées plus au nord. Sans entrer dans les détails, ni dans la discussion de la validité d'un parallélisme entre zones et étages, rappelons la correspondance approximative suivante :

Etage collinéen - sous-zone C3
Etage montagnard - C2 et C1
Etage subalpin - Boréal
Etage alpin - Subarctique
Etage nival - Arctique

Le contour externe des montagnes représentées correspond (aux imprécisions près dues à l'échelle) à la base de l'étage montagnard. D'autre part la zone «interne», plus continentale, des grandes chaînes (Alpes surtout ; Pyrénées centrales, Carpates, Rila-Pirin) a été distinguée par un figuré différent. Le Caucase a été représenté suivant les mêmes conventions.

2°) Les divisions méridiennes, correspondant aux «Domaines» de continentalité croissante, ont été séparées par des pointillés : respectivement, atlantique (a) ; subatlantique (b) ; subcontinental (c) ; continental (d).

D - Zone némorale xérotherme

Elle a été étudiée, sous cette dénomination, dans une publication précédente (OZENDA, 1990). La figure 4 et sa légende résument de quelle manière cette zone a été définie, analysée et cartographiée à l'aide des cartes synthétiques les plus récentes et des descriptions phytosociologiques des unités qui la constituent.

Comme la zone némorale nord, la zone des chênaies caducifoliées xérothermes peut être divisée, d'ouest en est, en plusieurs domaines. Ils ont été regroupés ici en quatre subdivisions seulement, que l'on pourrait appeler thermo-atlantique (Da), subméditerranéen (Db), substeppique (Dc), précaucasien (Dd). La plaine du Pô, bien qu'appartenant théoriquement au climax du *Carpinion*, a été rattachée au domaine Db en raison de ses enclaves thermophiles (subméditerranéen de la région gardésane ; rizières).

S - Zone steppique

Elle est étudiée plus loin, notamment à l'aide des figures 9 et 10 et de leurs légendes.

M - Zone méditerranéenne

Cette zone, dont la représentation précise est impossible à l'échelle de notre carte en raison de la fragmentation et de l'étirement de la région méditerranéenne, est seulement divisée ici en deux sous-zones thermiques correspondant aux notions maintenant classiques d'étage mésoméditerranéen (M1) et d'étage thermoméditerranéen (M2). La végétation de montagne a été réunie à la formation subméditerranéenne (comprise dans D). Les contours sont ceux de la Carte du Conseil de l'Europe, 2e édition.

QUE PEUT-ON TIRER DES TEMPERATURES MOYENNES ?

La température est le seul facteur écologique qui varie à la fois en fonction de la latitude et de l'altitude d'une manière simple, univoque et parallèle :

- *Simple* : la variation est pratiquement linéraire en fonction de l'altitude (0,55 pour 100 m d'élévation pour la moyenne annuelle) et en fonction de la latitude (0,60° environ par degré de latitude).

- *Univoque* : en faisant abstraction des irrégularités locales, la variation se fait toujours dans le sens d'une décroissance régulière vers le haut et vers le Nord.

- *Parallèle* : les effets sur la végétation se traduisent par l'existence d'étages en montagne et de zones dans les grandes plaines, formant des successions que l'on a un peu vite considérées autrefois comme comparables et que l'on a ensuite tout aussi vite considérées comme n'ayant rien à voir entre elles.

L'exposé ci-après est limité à quelques cas simples.

De très nombreuses tentatives ont été faites pour mettre en relation des limites d'espèces (et notamment des grandes espèces forestières) avec des isothermes saisonniers. Ainsi il est connu que la limite nord de l'Epicéa suit sensiblement l'isotherme 10°C de juillet, celle du Chêne pédonculé la ligne correspondant à 4 mois d'été au-dessus de 10°C, la limite orientale du Hêtre l'isotherme -2°C de janvier. Les isothermes annuels sont moins utilisés et passent pour donner des indications trop frustes. Pourtant la figure 5 par exemple montre la dilatation des zones thermiques dans la région atlantique (à rapprocher de la figure 7) et permet d'avoir une idée approchée des températures à la limite entre zones. Ainsi la ligne 15°C paraît passer peu au nord de la limite entre le Méso- et le Thermoméditerranéen ; on sait que celle-ci peut, à petite échelle, être placée sensiblement suivant une ligne oblique allant de Barcelone à Izmir.

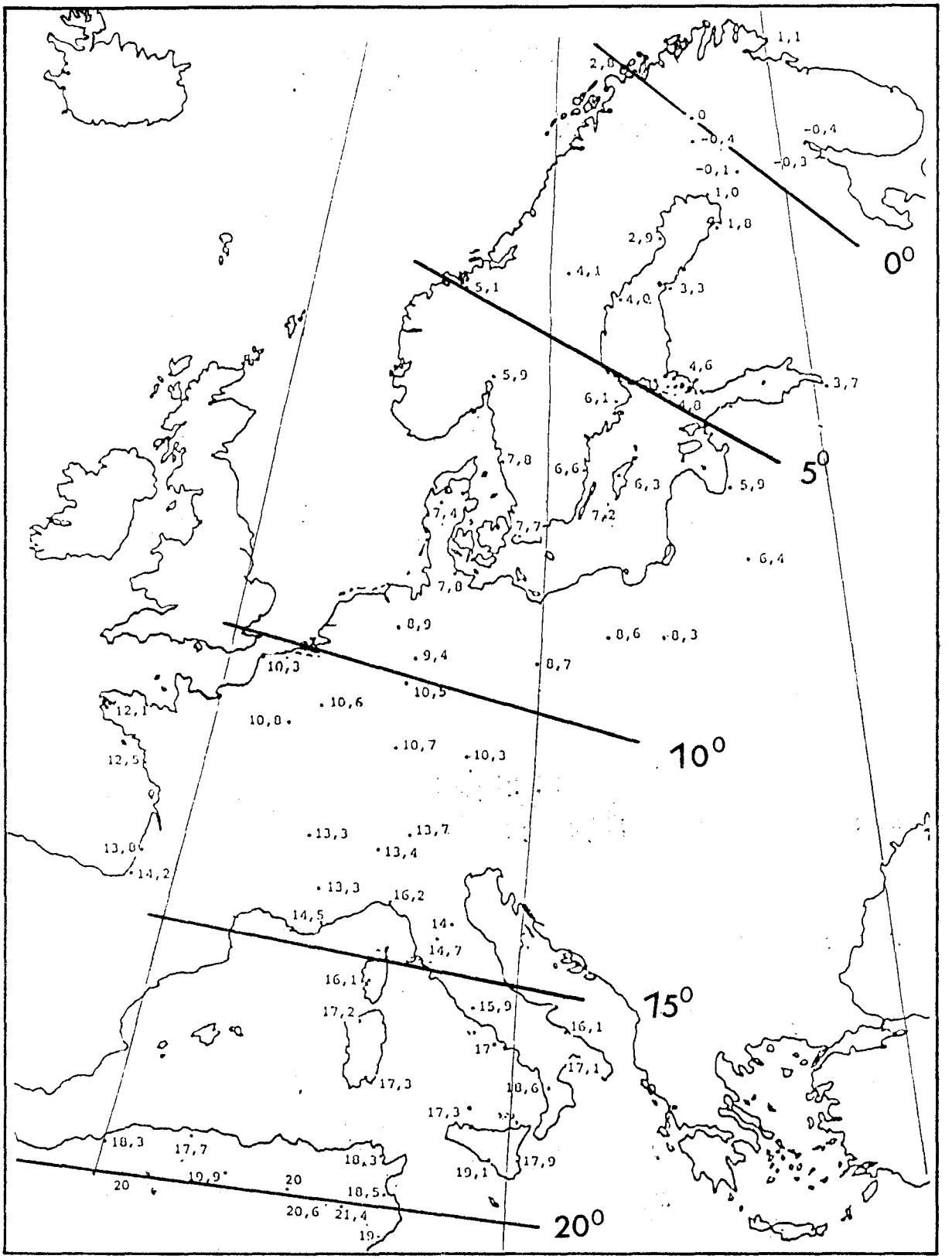


Figure 5.- Températures moyennes annuelles (réduites à l'altitude zéro) en Europe occidentale (d'après des données de l'Atlas climatique de WALTER-LIETH, 1960) et emplacement approximatif (supposé ici rectiligne) des isothermes 0, 5, 10, 15 et 20 (original).

Plus précisément en pointant sur les cartes de végétation les stations les plus septentrionales du Thermoméditerranéen, on constate que sa limite nord correspond sensiblement à la moyenne annuelle de 16°C (17°C peut-être dans la partie la plus orientale) :

Lisbonne	15,9	Ile du Levant	16
Barcelone	16	Dubrovnik	16
Bari	15,9	Terracine	16
Monaco	16,1	Volos	16,9
Sassari	16	Mytilène	17

Un des caractères des climats continentaux est le grand écart de température entre l'hiver et l'été. Une carte des écarts entre les moyennes de janvier et de juillet montre une famille de courbes qui traversent l'Europe du Nord au Sud (figure 6) comme le font les limites entre les domaines a à d du biome némoral. La ligne correspondant à un écart de 16°C correspond sensiblement à la limite est du domaine atlantique et aussi (carte non reproduite ici) à la limite des régions connaissant moins d'un mois de gelées ; tandis que la ligne 20°C est voisine de la limite ouest du domaine sarmatique et des régions subissant plus de quatre mois de gelées.

QUE PEUT-ON TIRER DE LA VEGETATION ELLE-MEME ?

L'exemple des cartes phénologiques est bien connu. Ce sont des documents qui permettent de déduire des données climatologiques (températures essentiellement) à partir de l'observation de stades de développement (date moyenne de floraison, de maturation, de chute des feuilles) d'espèces judicieusement choisies ; ces observations, plus aisées à faire en grandes quantités que les mesures météorologiques, permettent des interpolations entre ces dernières. La figure 7 présente une évidente parenté de ses contours avec ceux de la figure 3 et montre comme la figure 5 une remontée vers le nord des limites dans la région atlantique, attribuable au Gulf Stream,

L'étude des cartes phénologiques du nord de l'Europe, où les données de ce type abondent, permet de préciser et même d'évaluer quantitativement (figure 8) cette dilatation des zones thermiques au voisinage de l'Atlantique.

A) La carte des dates de floraison de la Linnée boréale montre un gradient nord-sud dans la partie continentale (Est de la Suède, Finlande, Russie) et au contraire des courbes parallèles à la côte (et à la haute chaîne) dans la partie océanique. De nombreuses espèces présentent dans ces régions une carte phénologique analogue *(Caltha palustris, Trollius europaeus, Filipendula ulmaria, Prunus padus, Rubus chamaemorus, Vaccinium vitis-idaea)*. Il n'est pas nécessaire de souligner la similitude avec les contours des grandes divisions écologiques.

B) La carte de la durée de la période végétative (exprimée par le nombre de jours ayant une température moyenne au-dessus de 4°C) présente des contours très semblables ; dans la partie est , on voit que la variation de la longueur de cette période est de l'ordre d'une semaine environ par degré de latitude.

C) Les lignes d'égale continentalité thermique (plus détaillées ici que sur la figure 6) présentent un tracé analogue.

D) Il est intéressant de rapprocher ces deux réseaux de courbes de la carte de la limite supérieure des arbres (formée ici par le Bouleau) : en faisant abstraction des modifications introduites par le haut massif norvégien, et si l'on considère l'espace compris entre le bord septentrional de ce massif, vers 63°N, et le nord du pays vers 70°N, on voit que la limite arborée s'abaisse là de 400 mètres environ, soit 60 mètres seulement par degré de latitude, alors que la moyenne dans les grandes chaînes à orientation nord-sud comme l'Oural ou les Rocheuses est de 110 mètres environ par degré de latitude (OZENDA, 1988).

DE L'INTERET DES DIAGRAMMES OMBROTHERMIQUES

Considérons maintenant le biome «Steppes» du sud-est européen. Les contours représentés sur la figure 3, et qui sont repris dans la figure 9 avec les mêmes numéros, sont un compromis entre ceux qui figurent sur les diverses cartes de végétation de l'URSS ; plus précisément les cinq bandes d'aridité décroissante à partir de la Caspienne qui sont figurées correspondent (à quelques détails près) aux unités 62 à 89 de la carte à 1/2.000.000 de 1986 :

0 (pour mémoire) : formations halophytiques
1 ; Semi-désert à *Artemisia,* à *Anabasis* et autres Chenopodiacées : n°83 à 89
2 : Steppe désertique à *Artemisia lerchiana :* n°77 à 80
3 : Steppe à *Stipa dominants :* n°69 à 74
4 : Steppe à *Stipa* et Dicotylédones : n°66 et 67
5 : Steppe arborée : n°62.

La figure donne des valeurs des précipitations annuelles, pour des stations situées de préférence sur les limites de zones. Pour des raisons de

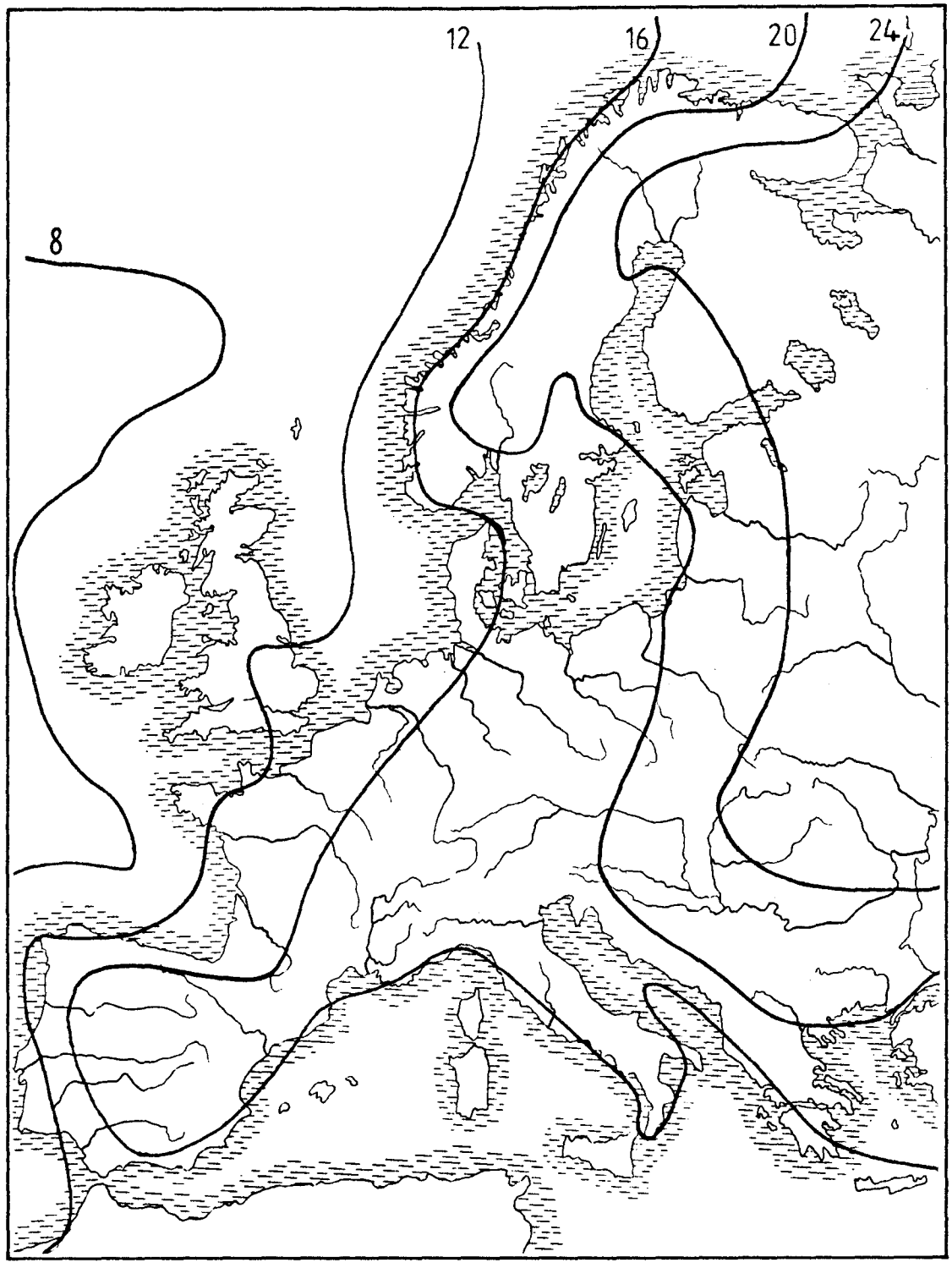


Figure 6.- Lignes de continentalité (écart entre les moyennes de température de juillet et de juin) (d'après LEHMAN, in MAYER, 1984).

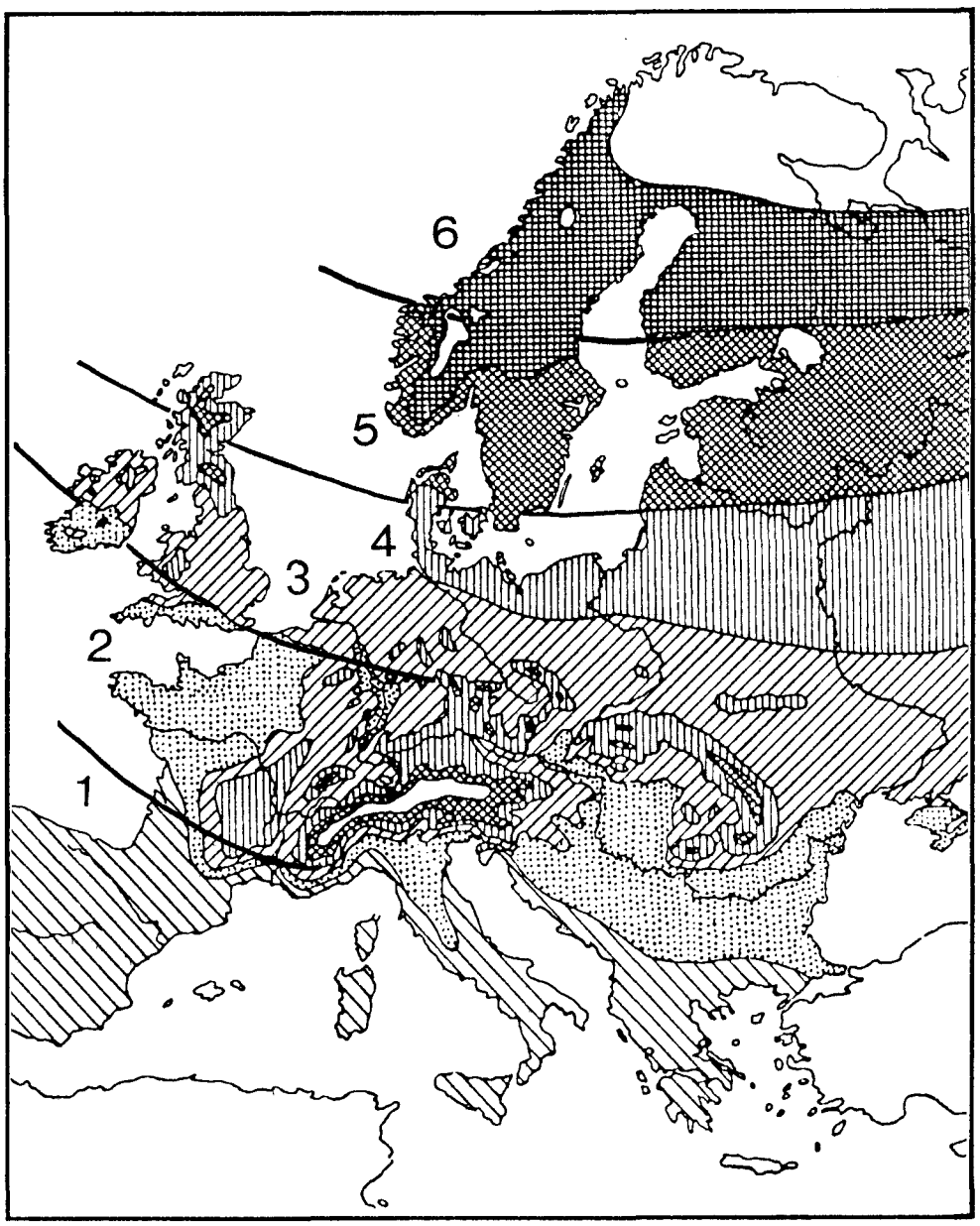


Figure 7.- Phénologie de la floraison du Lilas en Europe (d'après IHNE, in WALTER et BRECKLE, 1986). 1, avant le 16 avril ; 2, 16-30 avril ; 3, 1-15 mai ; 4, 16-31 mai ; 5, 1-15 juin ; 6, après le 15 juin.

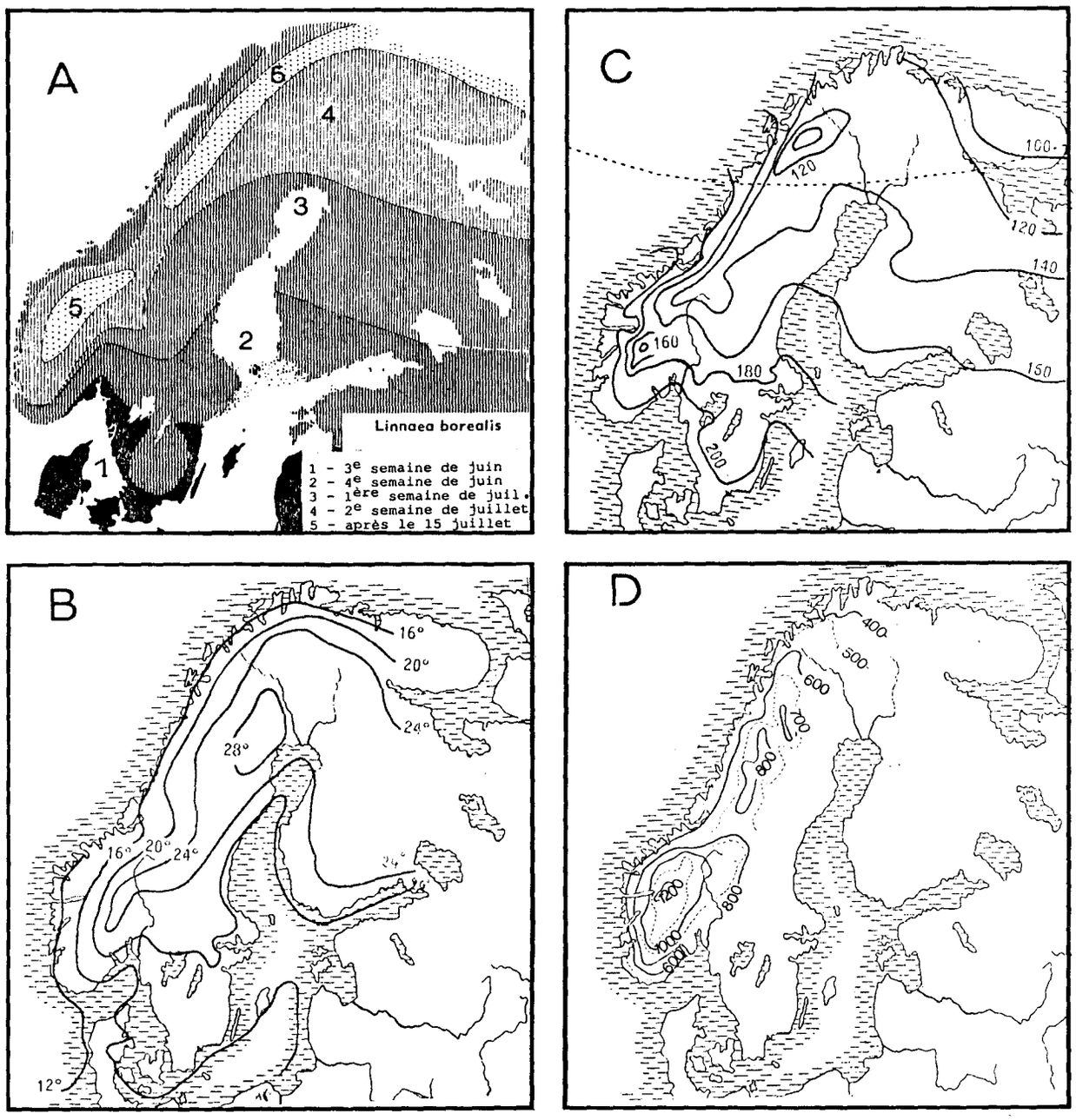


Figure 8.- Quelques aspects de la phénologie de la végétation scandinave. A, dates de floraison de *Linnaea borealis*. B, lignes de continentalité (cf. figure 6). C, Durée de la période végétative, en jours. D, limite altitudinale du Bouleau. (A et C d'après HULTEN ; B d'après SOEMME et D d'après FAEGRI, in MAYER, 1984).

clarté, une partie seulement des noms de ville ont été maintenus. On voit que les limites des zones semblent correspondre approximativement à :

- limite Semi-désert/Steppe désertique : 250 mm/an
- limite Steppe désertique/Steppe proprement dite : 300
- limite entre les deux niveaux de steppe : 380
- limite Steppe/Steppe arborée : 420
- limite Steppe arborée/forêt némorale : 500

Cependant la concordance n'est qu'approximative, et présente même de notables anomalies, comme les précipitations supérieures à 400 mm/an de la zone steppique S1 dans la région du Bas-Don.

Une meilleure approche est donnée par l'usage des diagrammes ombro-thermiques mensuels de WALTER-LIETH (figure 10). Ces diagrammes, dont le principe est supposé connu du lecteur, ont

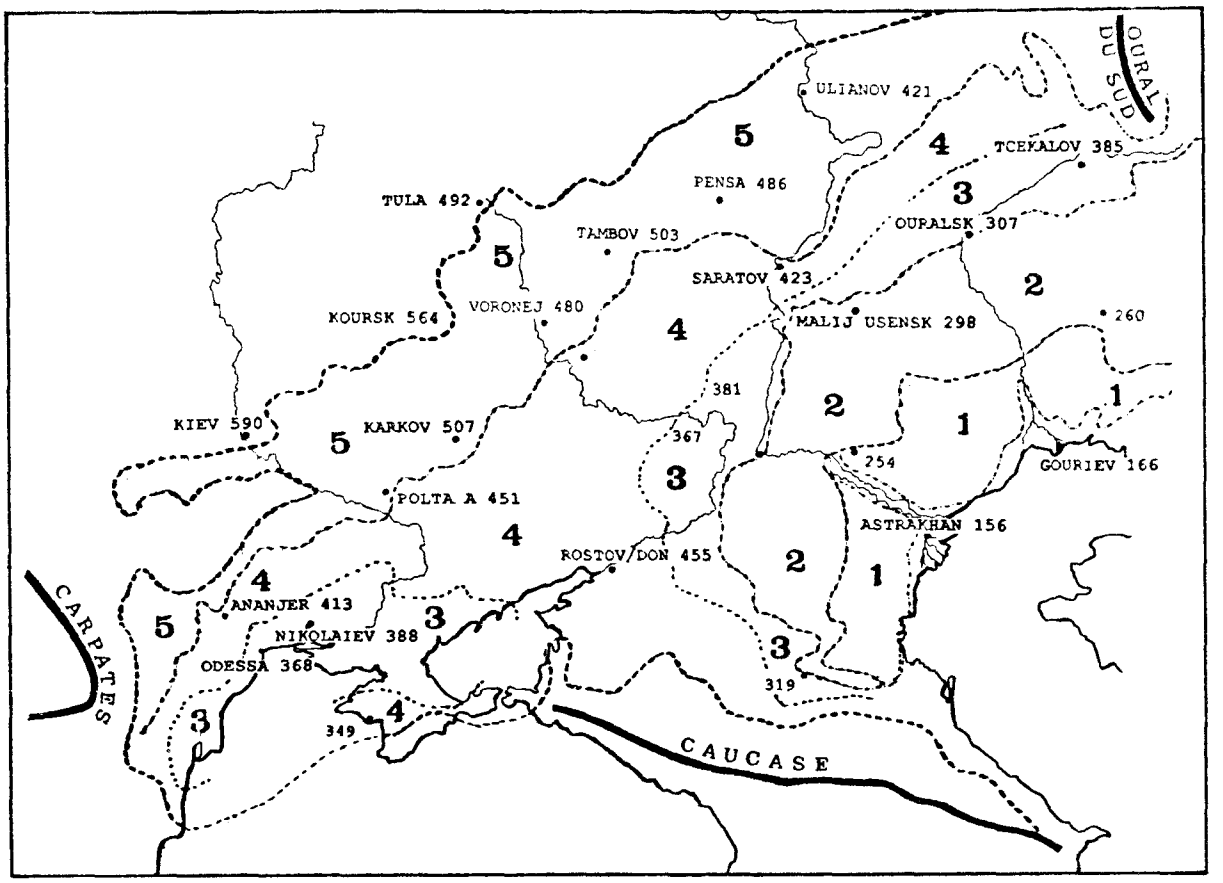


Figure 9.- Zones d'aridité (mêmes notations que dans la figure 2) et totaux mensuels de précipitation, dans le Biome Steppes (original).

été réduits ici aux éléments essentiels : course annuelle des températures et des précipitations, période humide hachurée, période sèche ponctuée, période de gel en bande noire horizontale.

Dans la zone semi-désertique 1, la période sèche est très accentuée mais elle ne concerne cependant que sept mois environ ; c'est pourquoi nous parlons seulement de semi-désert (dans les déserts vrais, la période sèche s'étend sur la quasi totalité de l'année).

Elle est encore très marquée dans la steppe désertique 2, et même à la limite extrême de celle-ci (MALY USENSKI, URALSK) où elle ne dure toutefois que cinq mois environ.

Dans la zone steppique 3, la période xérique se réduit à trois mois et se déplace vers la fin de l'été. La permanence de cette période critique pour la végétation explique l'anomalie signalée ci-dessus de l'existence d'une steppe malgré un total annuel de précipitations pouvant approcher (ODESSA) ou dépasser (ROSTOV) 400 mm.

La même période, atténuée et dissymétrique

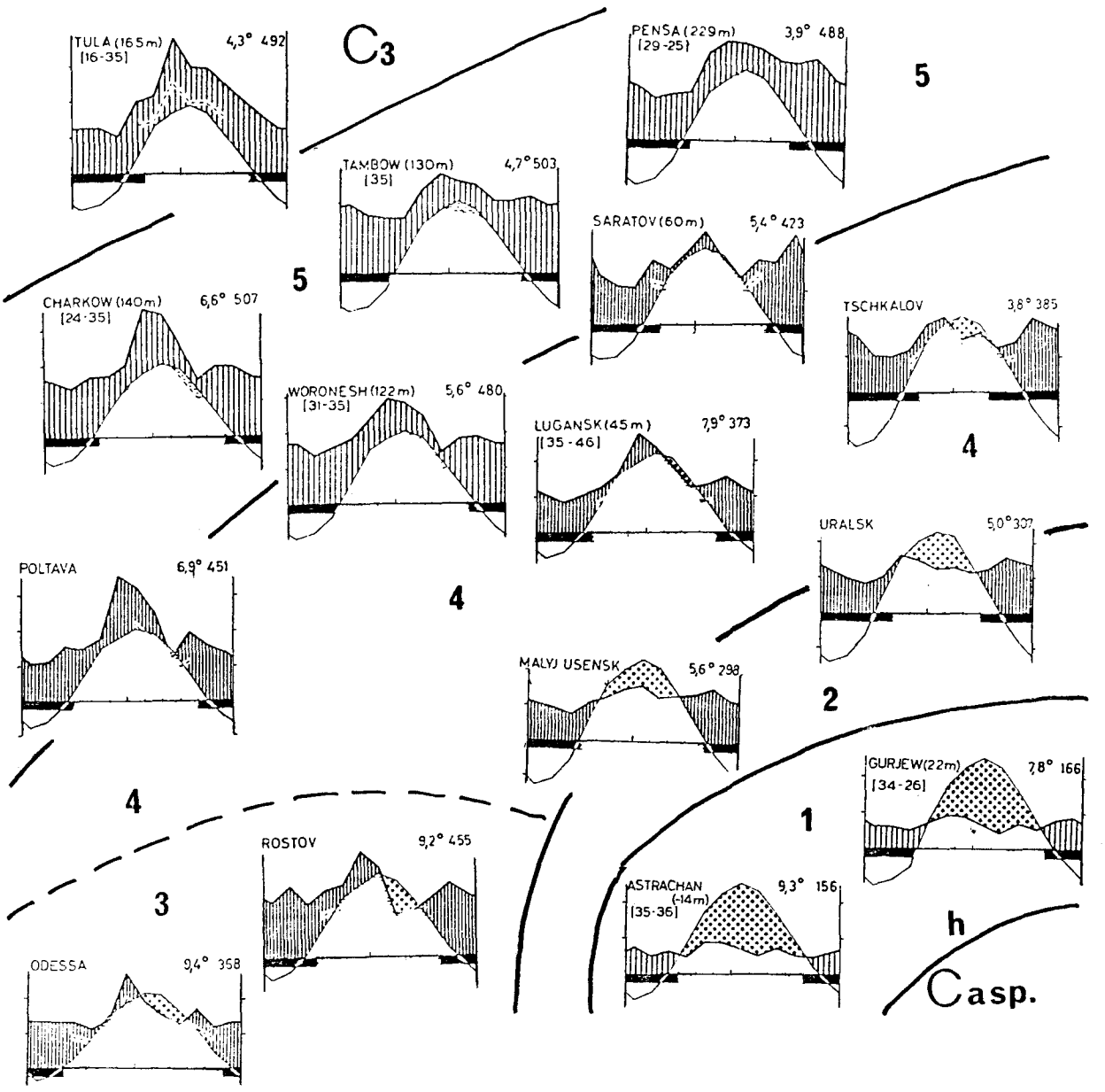


Figure 10.- Relations entre zones d'aridité et diagrammes climatiques mensuels (composé d'après les diagrammes originaux de WALTER-LIETH).

par rapport au maximum des températures, persiste dans la steppe 4 (TSCHKALOV). Mais elle devient ponctuelle sur la limite de cette zone et de la steppe arborée 5. Elle n'existe plus dans la zone 5, bien que l'excédent pluvial reste relativement faible pendant les mois d'été.

Il est probable aussi que l'existence d'une longue période de gel (barre horizontale noire), liée à la continentalité, est un caractère déterminant de la formation des steppes et de l'élimination de l'arbre, car sous d'autres climats une pluviosité de 400 mm par an est compatible avec un climax forestier.

La confrontation des diagrammes d'un nombre plus élevé de stations serait toutefois nécessaire pour vérifier l'hypothèse que leur similitude à l'intérieur d'une même zone de végétation est plus caractéristique de cette zone que la fourchette des totaux de précipitation qui présente, elle, une certaine dispersion.

BIBLIOGRAPHIE

ABRAHAMSEN, J., DAHL, E., JACOBSEN, N. K., KALLIOLA, R., PAHLSSON, L. & WILBORG, L., 1977.- Naturgeografisk Regionindelning av Norden. Stockholm, 130 p.

CONSEIL DE L'EUROPE, 1979.- Carte de la Végétation des Etats membres.- *Coll. Sauvegarde de la Nature*, n°16, Strasbourg.

Id. et Commission des Communautés européennes, 1987.- Carte de la Végétation des Etats membres, 2e éd.- Off. publ. Commun. Europ., Luxembourg.

FUKAREK, P., JOVANOVIC, B. et R. et ZUPANCIC, M., 1986.- Prirodna potencijalna vegetacija Jugoslavije 1/1 000 000. Ljubljana.

HORVAT, I,, GLAVAC, V. et ELLENBERG, H., 1974.- Vegetation Südosteuropas.- Fischer, Stuttgart, 768 p.

HULTEN, E., 1950.- Atlas of the distribution of vascular plants in NW Europe. Stockholm, 511 p.

JAKUKS, P., 1961.- Die phytozönologischen Verhältnisse der Flaumeichen-Buschwälder Südostmitteleuropas.- Akad.-Kiado, Budapest, 314 p.

MATUSZKIEWICZ, W., 1984.- Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen.- Braun-Blanquetia, I, 5-99.

MAYER, H., 1984.- Wälder Europas.- Fischer, Stuttgart, 691 p.

MICHALKO, J., DEZIDER, M. et BRETA, J., 1987.- Geobotanical Map CSSR (Slovaquie).- Veda, Bratislava, 167 p., 12 cartes.

NIKLFELD, H., 1973.- Natürliche Vegetation, in Atlas der Donaulander.

OZENDA, P., 1975.- Sur les étages de végétation des montagnes du Bassin méditerranéen. *Doc. Cart. Ecol.*, XVI, 1-32.

OZENDA, P., 1979.- The emergence of the ecological cartography. *CNRS Res.*, 7, 40-48.

OZENDA, P., 1985.- La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris, 344 p.

OZENDA, P., 1986.- La cartographie écologique et ses applications. Paris, Masson, 160 p.

OZENDA, P., 1988.- Le déplacement vertical des étages de végétation en fonction de la latitude : un modèle simple et ses limites.- *Bull. Soc. géol. de France, V*, 535-540.

OZENDA, P., 1990.- La zone némorale xérotherme sud-européenne. *Giorn. Bot. ital.*, 124, 759-780.

SCAMONI, A. et al., 1975.- Natürliche Vegetation, in Atlas der DDR.- Acad. Wiss., Leipzig.

SOTCHAVA, V.B. et LAVRENKO, E.M., 1964.- Cartes de la Végétation, *in* Atlas de Géographie physique, feuilles 65 à 242. Moscou (en russe).

TRAUTMANN, W. et BOHN, V., 1980.- Probleme der Herstellung einer Vegetationskarte Europas. *Folia geobot.*, 15/2, 160-165. WAGNER, H., 1985.- Die naturliche Pflanzendecke Oesterreichs. Acad. Wiss, Vienne, 63 p.

WALTER, H., 1979.- Vegetation und Klimazonen.- Ulmer, Stuttgart, 342 p.

WALTER, H. et BRECKLE, S.W., 1986.- Oekologie der Erde, 3. G. Fischer, Stuttgart, 587 p.

WALTER, H. et LIETH, 1960.- Klimadiagramme Weltatlas. Fischer, Jena.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 317-357

Recherches pollenanalytiques dans l'extrémité orientale des Pyrénées : données nouvelles, de la fin du Glaciaire à l'Actuel

(New pollenanalytical researchs in the eastern Pyrénées (France), from the end of the last Glacial to the Present)

Maurice REILLE*

RESUME

Dans l'extrémité orientale des Pyrénées 10 sites échelonnés de 850 m à 2.100 m ont été sondés à l'aide du carottier russe. Les 14 séquences polliniques issues de ces sondages (784 spectres polliniques) ont permis, avec l'aide d'une étude des relations pluie pollinique-végétation actuelle et l'utilisation de 40 nouvelles dates ^{14}C, une critique des données antérieures et une synthèse cohérente de l'histoire de la végétation régionale depuis le Dryas ancien.

MOTS-CLES : analyse pollinique, Pléistocène, Holocène, Pyrénées

ABSTRACT

In the eastern part of Pyrenees, 10 sites distributing from 850 m to 2.100 m altitude were sampled with the Russian peat-borer. Forteen pollen records (784 pollen spectra) were obtained which, added to a study of pollen rain/vegetation relationships and with the support of 40 new ^{14}C dates, led to a critical discussion of results previously obtained in the same region and to a coherent synthesis of the regional vegetation since the Oldest Dryas.

KEY WORDS : pollen analysis, Pleistocene, Holocene, Pyrénées

INTRODUCTION

Après quelques travaux de pionniers consacrés à la tourbière de Pinet (figure1, KELLER, 1929, 18 spectres ; DUBOIS et DUBOIS, 1946, 10 spectres) les données pollenanalytiques concernant l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène dans l'extrémité orientale des Pyrénées sont dues à COHEN (*in* VAN CAMPO et JALUT, 1967, 37 spectres) JALUT (1974, 651 spectres) et récemment DENEFLE (*in* ALLEE et DENEFLE, 1989, 18 spectres).

Cinquante trois datations radiométriques illustrent ces données. Dans cet ensemble, la part réservée au Tardiglaciaire est faible puisque le complexe Interstade-Dryas récent n'est connu que par 11 spectres à Balcère (COHEN, 1969, *in* VAN CAMPO et JALUT) et 7 spectres au ruisseau de Laurenti (JALUT, 1974).

Ces recherches ont souffert de plusieurs handicaps :

- 87 % des spectres sont issus de sondages faits avec la sonde de HILLER et les inévitables pollutions qu'entraîne ce procédé (BEAULIEU et REILLE, 1978) ont constamment été sous-estimées (JALUT, 1974) ou niées (JALUT, in CAUVET-MARC *et al.*, 1985) même dans les essais de réinterprétation récente (JALUT et VERNET, 1989).
- Bon nombre de hiatus ont été ignorés.
- 77 % des datations ^{14}C sont issues de «prélèvements faits en plusieurs fois» à la sonde HILLER

* Laboratoire de Botanique historique et Palynologie,
U.R.A. C.N.R.S. D1152 , Faculté des Sciences de St-Jérôme,
13397 Marseille cedex 13.

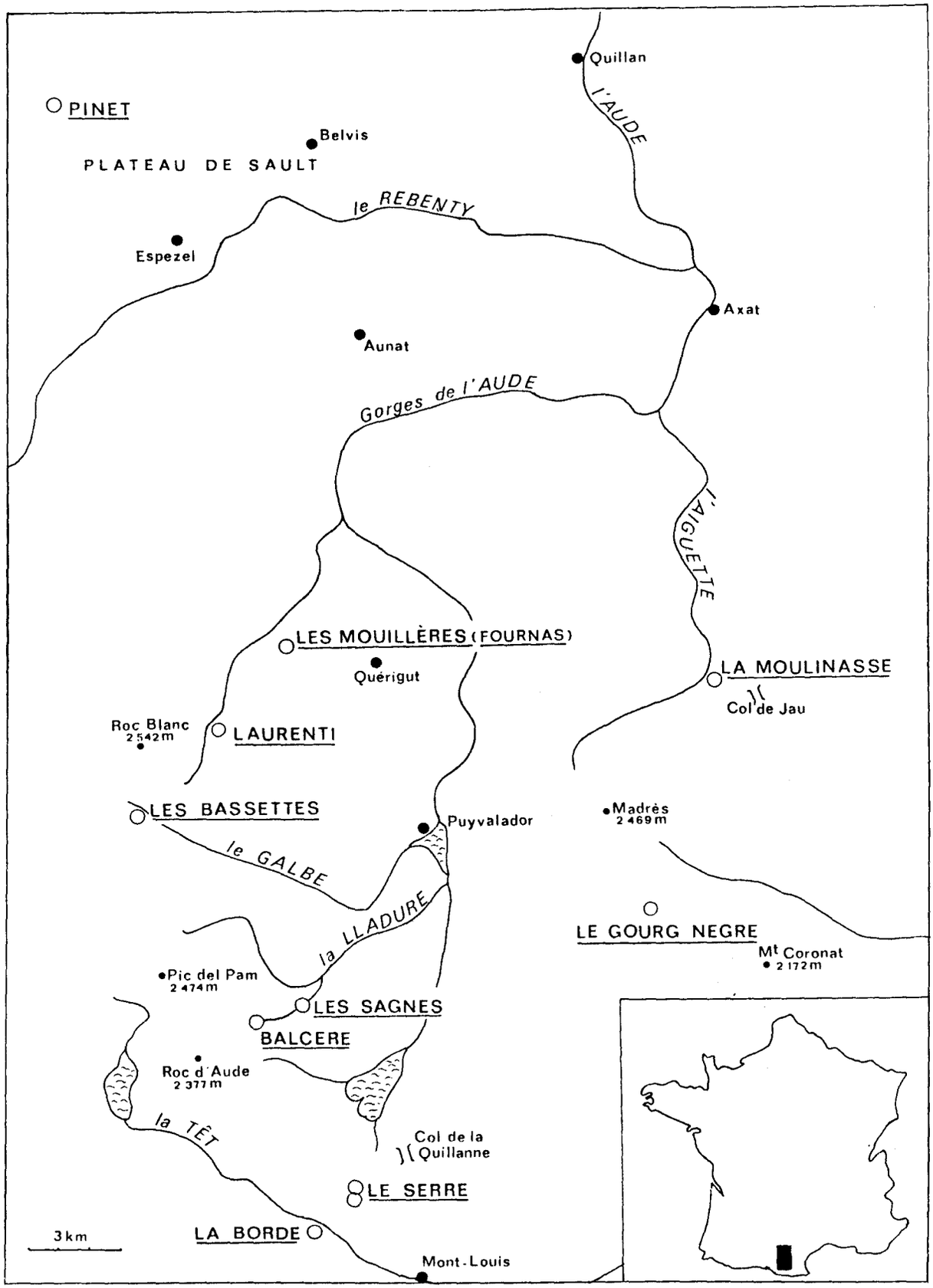


Figure 1

Carte de localisation des sites étudiés

(JALUT, 1974, p.155) et les résultats des mesures, nécessairement peu sûrs n'ont jamais été critiqués par référence à une histoire de la végétation cohérente du point de vue écologique.

- De graves incohérences qui affectent les données provenant de deux profils du même site (La Moulinasse, JALUT, 1973) ou de sites très proches (Ruisseau du Fournas, Ruisseau de Laurenti, JALUT, 1974) n'ont jamais donné lieu à aucune explication.

Ces faiblesses ont déjà été relevées, (REILLE, 1975, p. 149 ; 1988 et 1991a). C'est sur ces bases fragiles que repose un essai de synthèse dont le résultat est exprimé par un «tableau synthétique de la mise en place des arbres dans les Pyrénées françaises « (JALUT, 1988 p. 611). Dans cette synthèse qui veut intéresser l'ensemble du versant nord de la chaîne, dont l'étude est pourtant loin d'être complète, nous ne critiquerons, pour l'instant, que ce qui relève de l'extrémité orientale, à partir d'exemples empruntés à l'histoire de quelques taxons :

* ABIES

«C'est dans les Pyrénées méditerranéennes (Nohèdes 9.800 ± 100, Balcère 9.250 ± 210, La Moulinasse 9.150 ± 210 VAN CAMPO et JALUT,1969 ; JALUT, 1974) que le sapin s'installe en premier à partir de ses refuges proches» (JALUT, 1988, p. 613) mais «ce n'est que vers 7.000 B.P. que le sapin s'étend dans les Pyrénées méditerranéennes et en Ariège» (id., p. 613). «La période d'installation est assimilée au début de la courbe continue ou partiellenment continue et la phase d'extension à la période de nette augmentation des pourcentages» (ibid., p. 610).

Mais sur la base des gisements retenus par l'auteur (JALUT, 1988, figure 1, p. 612) apparaît une incompatibilité entre les données publiées (JALUT, 1974) et l'expression graphique à laquelle elles donnent lieu (JALUT, 1988, tableau 1). C'est ainsi qu'au Ruisseau de Laurenti (Ariège), un niveau bien situé au début de la période d'extension du sapin, a livré un âge de 8.230 ± 180 B.P., jugé en «bonne corrélation avec l'analyse pollinique» (JALUT, 1974, p. 158) et accepté dans une réinterprétation récente (JALUT et VERNET, 1989, p. 25). Des remarques plus formelles peuvent être faites au sujet des âges d'installation et d'expansion d'*Abies*:

- à Nohèdes (niveau 107-109 cm) les quelques occurrences de pollen d'*Abies* datées de 9.800 ± 100 sont probablement de simples pollutions par percolation qu'a permises la nature sableuse du sédiment (MUNAUT, 1967 ; COUTEAUX, 1977). A ce niveau, les fréquences de *Pinus* de l'ordre de 15 % sont incompatibles avec une attribution au Préboréal, alors qu'à Balcère (JALUT, 1974) à la même époque, ce taxon y connaît, comme dans toutes les régions à *Pinus* du sud de l'Europe (BEAULIEU, 1977 ; REILLE, 1975 ; TRIAT-LAVAL, 1978 ; PONS et REILLE, 1988), des taux optimums atteignant 80 %. Le contenu des spectres des zones III (sous-jacente à la date) et IV (dans laquelle se situe la date) du diagramme de Nohèdes (JALUT, 1974) est plutôt en faveur d'une attribution au Würm ou au Tardiglaciaire anté Alleröd. Dans ce site la date de 9.800 ± 100 B.P., vraisembablement affectée par les percolations au même titre que les spectres, ne peut donc pas être acceptée.

- à Balcère la date de 9.250 ± 210 B.P. des niveaux 155-165 du diagramme *princeps* (COHEN, *in* VAN CAMPO et JALUT, 1969) «replacée dans le diagramme entre les niveaux 180-190 après comparaison des spectres polliniques du diagramme et de l'échantillon daté» (JALUT, 1974, p. 150) ne peut évidemment pas caractériser la «période d'installation» d'*Abies* puisque le niveau daté, qui ne contient aucun grain de pollen de cet arbre, surmonte une portion de «courbe continue ou partiellement continue» (JALUT, 1988, p. 610) caractéristique de la «période d'installation» (*id.*) qui apparaît dans le diagramme au niveau d'une zone attribuée à l'Alleröd. En dépit de ces faits un âge de 10.000 B.P. a été attribué à ce début de courbe (*l.c.*, tableau 1, p. 611). L'usage de la sonde HILLER, dont on connaît les imperfections, pour le prélèvement du profil de ce diagramme, fait peser une lourde suspicion sur la prise en compte inconditionnelle de telles faibles fréquences d'*Abies* dans le Tardiglaciaire.

- à La Moulinasse enfin, il a été montré (REILLE, 1988 et 1991a) que la date 9.150 ± 210 B.P. ne pouvait pas être retenue, la présence d'*Abies* dans les niveaux correspondants étant due à des pollutions.

* ALNUS

Concernant ce taxon dont l'âge figuré pour l'expansion dans les Pyrénées méditerranéennes est 7.000 B.P., le «tableau synthétique de la mise en place des taxons» (JALUT, 1988, p. 611) est une fois encore en contradiction avec les données qui le fondent (*l.c.*, p. 612) et celles-ci sont incohérentes entre elles :

- à Nohèdes, l'extension est datée de 4.540 ± 130 B.P.!
- à Balcère, aucun fait botanique concernant ce taxon n'est caractérisé .
- à La Moulinasse, dans le diagramme 2, dont les données n'ont jamais été exploitées, l'instal-

Tableau I

Pourcentages de quelques taxons le long d'un transect de surface des "Sagnes de Balcère" au "Puig del Pam"

Sampled sites	Pinus	Quercus	Fagus	Abies	Corylus	Olea	Poaceae	Cerealia
1 1670 m. Sagnes de Balcère *Pinus uncinata* forest	77	1,3	+	+	1	+	6	
2 *Id.* Peat bog	59	2,6	+	+	2,3	1,5	10	+
3 1764 m, Balcère, border of the lake *Pinus uncinata* forest	78	1	+	+	1	1,3	7,8	+
4 1869 m *Pinus uncinata* forest	93	1	+	+	2	+	2	+
5 1950 m, *id*	88	1,3	+	+	1,7	+	2,6	+
6 2000 m, 50 m below the timberline	84	1,6	+	+	+	+	7,4	
7 2100 m, timberline	81	1,5	+	+	+	1,2	7,2	
8 2120 m, timberline	75	1,8	+	+	+	1	6,2	
9 2200 m	69	1,3	1	+		1	11,7	+
10 2250 m	51	2	1	+	1,4	1,2	17,5	+
11 2350 m	58	2,6	1,5	+	1,5	1,5	12,3	+
12 2400 m	59	2,4	1	+	+	1,7	14	+
13 2470 m Top of the Puig del Pam	59	4,6	+	+	2,8	2,6	10,6	+

lation eût dû être notée comme pour *Fagus* au début du Préboréal (± 10.000 B.P.). Mais en fait, l'âge de l'extension ne peut être documenté dans ce site à cause d'évidents hiatus (REILLE, 1988 et 1991a).

* TILIA

En mettant en oeuvre les critères de l'auteur, dans aucun des trois sites des Pyrénées méditerranéennes pris pour références, les données n'autorisent la distinction entre phase d'installation (de 9.100 à 7.100 B.P. et phase d'extension, de 7 100 à l'Actuel), pourtant séparées dans le «tableau synthétique de la mise en place des arbres».

Dans aucun des diagrammes servant de références, les taux polliniques de *Tilia* ne sont plus élevés que dans celui de La Moulinasse 2, au début d'une zone attribuée au Préboréal, soit vers 10.000 B.P., selon la chronologie assez unanimement admise en Europe (BEAULIEU *et al.*, 1988).

L'énoncé de toutes les incohérences contenues dans «le tableau synthétique de la mise en place des arbres dans les Pyrénées françaises» (JALUT, 1988, p.611) serait aussi inutile que fastidieux. Les quelques exemples qui précèdent ont montré que les données acquises jusqu'à présent ne peuvent fonder le schéma de l'installation des principaux taxons forestiers qui reste encore à établir.

Des données fiables, issues de procédés de carottage irréprochables, fournissant du même coup la matière à des datations plus sûres des principaux événements botaniques sont nécessaires.

La présente note ne concerne que l'extrémité orientale de la chaîne (Aude, Pyrénées orientales, partie orientale de l'Ariège) où aucune donnée pollenanalitique n'était apparue depuis 1974, à part les 18 spectres récemment publiés par DENEFLE (*in* ALLEE et DENEFLE, 1989).

LES SITES DANS LA REGION

Les douze sites étudiés (figure1) sont situés aux confins des trois départements de l'Aude, de l'Ariège et des Pyrénées orientales. Tous sont tributaires de la Méditerranée par les vallées de l'Aude ou de la Têt. Leur altitude s'étage de 850 m (Pinet) à 2.080 m (Gourg Nègre). Ils sont soumis à un climat pluvieux qui évolue du nord au sud vers un type continental avec maximum pluviothermique d'été.

A 880 m d'altitude, la tourbière de Pinet occupe environ 4,5 hectares à l'extrémité orientale de la plaine d'Espezel, très cultivée. Elle est entourée de forêts d'*Abies* mêlés d'épicea au nord et de chênaies de *Quercus pubescens* et de bois de *Pinus sylvestris* au sud. *Fagus* est présent sous la forme de petits peuplements. La tourbière presque complètement envahie par *Calluna*, porte un peuplement de *Pinus uncinata* découvert par Charles FLAHAULT en 1925 (GAUSSEN, 1926) dont la signification a été discutée (REILLE, 1990b et 1991b).

Les plus vieux individus de ces arbres, dont la taille chétive surprend, n'ont pas plus de 150 ans ; un incendie de la tourbière survenu en 1964 (GUIBAL, communication personnelle) est probablement la cause, par l'apport minéral qu'il a constitué, d'une active régénération de *Pinus uncinata*.

Sur le versant nord du Madrès, à 1.330 m d'altitude, La Moulinasse est une tourbière de pente, très exiguë. Elle correspond à la partie terminale, bordée de gros blocs, d'une loupe de solifluxion. Elle est située au milieu d'une forêt d'*Abies* qui s'élève jusqu'à 1.600 m environ pour céder la place à une forêt de *Pinus uncinata* dont la limite supérieure se situe aux environ de 2.100 m. *Fagus* est abondant en contrebas du site jusque vers 1.000 m, parfois mélangé à *Abies*.

Sur le versant sud du même massif à 2.080 m d'altitude, le site du Gourg Nègre est un diverticule entièrement comblé d'un lac d'origine glaciaire, retenu par une moraine.

A cette altitude la végétation est celle de la limite supérieure de la forêt de *Pinus uncinata*, partout assez dégradée. Quelques arbres isolés d'*Abies* se rencontrent jusque vers 2.000 m.

Les sites du Fournas et du Laurenti distants de 3 km seulement sont situés dans la même vallée, celle du ruisseau de Laurenti. Le premier (1.510 m) est une tourbière à *Sphagnum* au milieu d'une forêt de *Fagus* mêlée de *Pinus uncinata* qui pousse jusque sur la tourbière même ; le second (1.860 m) correspond à un ancien lac minuscule, complètement comblé, retenu par une petite moraine probablement tardiglaciaire, en contrebas de l'étang du Laurenti. Il occupe une zone dégradée de la forêt de *Pinus uncinata* qui est en contact à partir de 1.750 m avec la forêt d'*Abies*.

Le site des Bassettes (1.900 m) n'est qu'à environ 3 km de celui du Laurenti dont il n'est séparé que par un étroit interfluve. Dans la haute vallée du Galbe, c'est lui aussi un ancien lac

glaciaire entièrement comblé, occupé par une pelouse hygrophile et entouré d'une forêt dégradée de *Pinus uncinata*, proche de sa limite supérieure.

Les sites proches de Balcère (1.764 m) et des Sagnes de Balcère (1.670 m) sont situés en Capcir, la haute vallée de l'Aude. Balcère est un lac et c'est la petite tourbière, presque complètement détruite, de sa rive méridionale qui a été sondée ; les Sagnes sont une étendue plate et tourbeuse au pied de la puissante moraine qui retient le lac de Balcère.

La végétation environnante est une forêt de *Pinus uncinata* à sous-bois de *Rhododendron*. Quelques individus d'*Abies* y sont mêlés.

A proximité du col de la Quillanne, à l'extrémité occidentale du Capcir, les sites de Le Serre 1 et 2 (1.750 m) occupent de petites dépressions envahies par une végétation de *Carex*, au milieu d'une forêt de *Pinus uncinata*.

La Borde (1.660 m) est une tourbière à *Sphagnum*, développée derrière un petit cordon morainique sur la rive droite de la Têt. Ce site est entouré d'une forêt de *Pinus uncinata* dans laquelle se remarquent quelques individus épars d'*Abies*.

METHODOLOGIE

1°) Sondages, traitements, réalisation des diagrammes.

Tous les prélèvements destinés à l'analyse pollinique et aux datations ont été effectués au moyen du carottier russe dont on connaît la fiabilité (BEAULIEU et REILLE, 1978).

Les analyses ont été conduites en continuité avec les traitements, survenus dans les semaines qui ont suivi les sondages. Les traitements, standardisés, ont été une acétolyse classique pour les tourbes et gyttja, et une flottation sur liqueur lourde (GOEURY et BEAULIEU, 1979) pour les argiles.

Pour tous les spectres mis en oeuvre, la moyenne des dénombrements polliniques (spores et grains de pollen de tous les végétaux vasculaires) est de 315. Dans aucun spectre, la somme pollinique n'est inférieure à 180. Dans certains cas, Cypéracées, spores monolètes ou/et plantes aquatiques, ont été exclues de la somme de base pour le calcul des fréquences relatives.

Ces exclusions, que justifient des raisons écologiques, sont précisées sur le dessin, et les végétaux exclus généralement représentés séparément à la droite des diagrammes avec une échelle différente de celle des autres taxons.

Sur le diagramme, les fréquences inférieures à 1 % sont figurées par des points. Le tracé des courbes a été réalisé avec le programme informatique GPAL3 (GOEURY, 1988).

Les dates ^{14}C, dont l'appréciation sera discutée en fonction des données pollenanalitiques, proviennent soit du Laboratoire de Géologie du Quaternaire de Marseille-Luminy soit du Laboratoire du Radiocarbone de Lyon.

L'ensemble de ces données est figuré sur les 14 diagrammes polliniques présentés (figures 2 à 14).

Chaque diagramme a été découpé horizontalement en zones polliniques locales dont l'appréciation, évidemment subjective, est fondée sur les fluctuations des courbes d'au moins 2 taxons, jugés déterminants du point de vue écologique ou dynamique.

Sur chaque profil, ces zones ont été désignées de bas en haut, par une lettre dans l'ordre de l'alphabet.

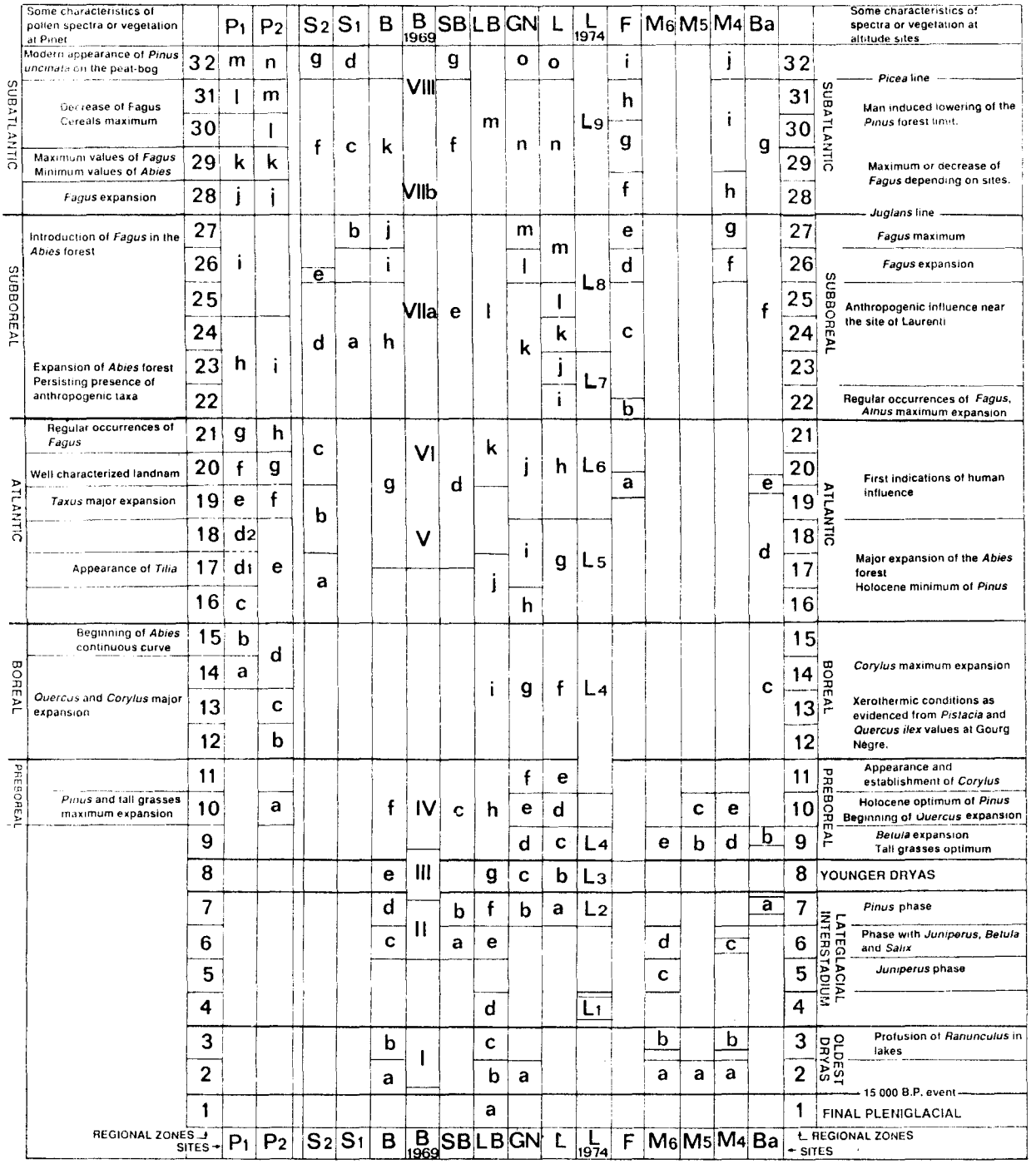
Dans le texte, ces zones locales sont rappelées par une lettre précédée d'une ou deux initiales du nom du site, éventuellement accompagnées du numéro du profil (P = Pinet, M = La Moulinasse, F = Ruisseau du Fournas, L = Laurenti, GN = Gourg Nègre, B = Balcère, SB = Sagnes de Balcère, LB = La Borde, S = Le Serre, Ba = Les Bassettes). Ces zones locales «ont fait l'objet d'une analyse comparée rigoureuse pour établir leurs correspondances et leurs équivalences» (BEAULIEU *et al.*, 1985), qui figurent au tableau II.

Cette méthodologie, éprouvée dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1984, 1985, 1988 ; REILLE *et al.*, 1985) où elle a permis la comparaison de 109 diagrammes, provenant de 88 sites «repose sur l'idée simple que l'enregisterment de toute dynamique est d'autant plus complet qu'il comporte, entre deux termes identiques, le plus grand nombre d'étapes. Très rigoureuse et finalement seule à même de mettre en évidence les lacunes et les particularités de chaque profil, elle établit la synthèse des données biochronostratigraphiques... dans le cours du temps étudié» (BEAULIEU *et al.*, 1988, p. 8).

La pratique de cette méthodologie impose rapidement l'évidence de la banalité des hiatus même dans les sites à dépot homogène (REILLE, 1990b).

Tableau II

Correspondances des zones entre les diagrammes polliniques



Le tableau II inclut les anciens diagrammes de Balcère (COHEN, *in* VAN CAMPO et JALUT, 1969) et de Laurenti (JALUT, 1974) les seuls à avoir antérieurement livré un Tardiglaciaire non ambigu, avec leur zonation la plus actuelle (JALUT, 1974, JALUT et VERNET, 1989) compte non tenu des évidentes pollutions qu'ils recèlent.

Les 32 zones régionales, que fait apparaître le tableau I et dont la succession servira de fil conducteur à l'exposé des résultats pollenanalytiques «ont été ordonnées dans la chronozonation européenne classique dont les termes retenus, en l'état actuel des informations, sont les suivants» (BEAULIEU *et al.*, 1985, p. 65) :

-..début du Subboréal	4.700 B.P.
-....»»...de l'Atlantique	8 000 B.P.
-....»»...du Boréal	9 000 B.P.
-....»»...du Préboréal	10 300 B.P.
-....»»...du Dryas récent	10 700 B.P.
-....»»...du Bölling	13 000 B.P.
-....»»...du Dryas ancien	15 000 B.P.

Classiquement, c'est vers 2.600 B.P. que débute le Subatlantique (*id.*). Dans tous les profils, nous l'avons fait artificiellement débuter avec la «*Juglans* line» (BEUG, 1975) soit vers 2.000 B.P. En effet, cet événement botanique est, pour cette période, le seul à fournir un repère synchrone, les autres indices de l'anthropisation étant trop variables d'un site à l'autre.

Comme il se doit (PONS *et al.*, 1989), la discussion des données radiométriques se fera «dans le cadre de l'hypothèse chronologique qui concilie à la fois le plus grand nombre des données et la plus grande simplicité» (BEAULIEU *et al.*, 1988, p. 8). Au total des données discutées dans la présente note : 784 spectres polliniques, 14 diagrammes, 40 dates ^{14}C, les premières dans la région, issues de sondages carottés, concernent 10 sites tourbeux ou lacustres, étagés de 880 m à 2.080 m d'altitude. L'ensemble Interstade tardiglaciaire - Dryas récent a livré 128 spectres.

2°) Représentation pollinique de la végétation actuelle.

Une étude systématique des relations pluie pollinique - végétation, base indispensable à l'interprétation aussi objective que possible, des spectres anciens, a été conduite sur deux sites : à Pinet (REILLE, 1991b) et à Balcère. Sur ce dernier site, le contenu pollinique de 13 prélèvements de coussinets de mousse, étagés depuis les Sagnes de Balcère (1.670 m) jusqu'au sommet du Puig del Pam (2.400 m) a été étudié et les résultats exprimés en % du total pollinique figurent dans le tableau I, dont on peut extraire les résultats suivants :

- partout dans la forêt, même claire, de *Pinus uncinata*, les taux de *Pinus* sont >= 75 % ; en clairière ouverte (placeau 2) ou au dessus de la "timberline" (placeaux 10, 11, 12, 13) les taux chutent de façon significative en dessous de 60 %.
- sur toute l'étendue du transect, *Quercus*, absent de la végétation, est après *Pinus*, l'arbre le mieux représenté. L'excellente dispersion pollinique de ce taxon, dont le pollen s'introduit dans tous les milieux forestiers, est bien connue (GUENET, 1986).
- le troisième taxon arboréen le mieux représenté dans ce transect est *Olea*. Le pollen de cet arbre, absent de la région étudiée, dont les producteurs sont éloignés de plusieurs dizaines de kilomètres, est pourtant présent dans tous les spectres avec des fréquences plus élevées que celles de *Betula* ou *Corylus*. Ceci traduit l'extraordinaire pouvoir de dispersion, maintes fois souligné (REILLE, 1975 ; REILLE *et al.*, 1985 ; REILLE, 1991b) de ce taxon. Jamais signalé dans l'extrémité orientale des Pyrénées, ce taxon pollinique, pourtant de caractérisation assez aisée, a été ignoré de nos prédécesseurs. *Olea* est un excellent marqueur de l'apport lointain.
- *Fagus* et *Abies* présents, quoique peu repandus aux environs des placeaux 1 et 2, sont absents de la végétation du reste du transect ; leur pollen est pourtant noté dans tous les spectres, avec des fréquences le plus souvent inférieures à 1% qui, dans nos diagrammes, sont représentées par des points.

Ceci indique que, dans les profils polliniques, la zone où apparaissent ces occurrences régulières inférieures à 1 % ne permet aucune présomption sur la proximité des producteurs. C'est une zone au cours de laquelle on peut, au mieux, supposer que s'opère la «dispersion de l'arbre à partir de ses refuges» (REILLE, 1990b).

On conçoit même aisément que la datation d'une telle zone puisse être assez diachronique, puisque l'expression pollinique de ces taxons est la même de nos jours dans les placeaux que séparent 800 m d'altitude. Pour *Fagus* et *Abies*, c'est donc le début des courbes continues qui renseignera le mieux sur l'âge de la «diffusion régionale de l'arbre» puisque seules des fréquences >=1 % sont révélatrices d'une présence proche des producteurs.

- La représentation de tous les arbres extérieurs au transect s'accroît au-dessus de la limite supérieure des arbres. C'est un fait particulièrement sensible pour *Quercus* et *Olea*. La méconnaissance de cette anomalie, qui s'explique par le transport ascendant du pollen dans les vallées (REILLE, 1988) pourrait conduire à des contresens écologiques.

- Du point de vue des herbacées, ce sont les Poacées qui traduisent le mieux, le long du transect, l'ouverture des milieux. Notons que les céréales (*Secale*) sont notées dans plus de la moitié des spectres et dans tous ceux au-dessus de la "timberline". Ce taxon n'indique donc pas forcément la proximité immédiate des cultures (HEIM, 1970) puisque celles-ci qui occupent la plaine perchée du Capcir s'étagent de 1.400 m à 1.600 m et sont distantes d'au moins 3 kilomètres du lieu du transect.

Ces quelques considérations fixent un cadre général pour tous les sites d'altitude; elles seront particulièrement utiles à l'interprétation détaillée des diagrammes de Balcère et des Sagnes. Il faut remarquer, cependant, que ces résultats établis sur la base de la structure de la végétation actuelle ne peuvent servir de modèle fiable pour certaines époques révolues, en particulier le début du Postglaciaire, pour ce qui concerne *Pinus* dont les forêts devaient être bien plus étendues qu'aujourd'hui, du fait de l'absence de concurrence.

Nous verrons ultérieurement (§ 3c) que dans un cas privilégié au moins, celui du diagramme du Gourg Nègre, l'utilisation conjointe des fréquences polliniques élevées de *Pinus* et l'observation des stomates de ce taxon, permet une utilisation plus juste de ces dernières.

HISTOIRE DE LA VEGETATION

1. LE PLENIGLACIAIRE FINAL : l'état zéro (zone 1)

Cet état minimun de la végétation (zone régionale 1) n'est connu que par les spectres de la base du diagramme de La Borde (LBa) dans lesquels la plus grande part du pollen arboréen est probablement de lointaine provenance (REILLE, 1990a). Les taux élevés de *Pinus* n'indiquent pas autre chose, comme dans tous les autres sites comparables du sud de l'Europe (BEAULIEU et REILLE, 1983 et 1984 ; REILLE et BEAULIEU, 1988 ; BEAULIEU *et al.*, 1988 ; PONS et REILLE, 1988) qu'une surreprésentation de ce taxon dans un environnement de désert périglaciaire, (BEAULIEU et REILLE, 1986).

Quant aux herbacées, les Chénopodiacées et *Ephedra* sont les principaux producteurs régionaux d'une végétation steppique plus aride même que ne l'est la steppe à *Artemisia* (EL MOSLIMANY, 1987 ; SAADI et BERNARD s.p.).

Dans le diagramme de La Borde, les spectres würmiens contiennent jusqu'à une phase avancée du Tardiglaciaire, des occurrences de taxons mésophiles (*Quercus, Corylus, Abies, Fagus, Tilia, Buxus, Carpinus, Picea*) qui attestent, comme dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988) de remaniements glaciaires de sédiments interglaciaires antérieurs. L'absence totale de tout taxon aujourd'hui exotique en Europe (sauf *Cedrus*), indique que les sédiments remaniés sont d'âge Pleistocène récent et que *Picea*, qui a jadis existé dans les Pyrénées (HERAIL et JALUT, 1986) n'en a été chassé, ainsi que du Massif Central (REILLE et BEAULIEU, 1988) que par le dernier maximum glaciaire.

2. LE DRYAS ANCIEN (zones 2 et 3)

La première manifestation botanique de la sortie de ces conditions minimales est une dynamique de colonisation de sols nus par une végétation steppique dominée par les *Artemisia* et par les Poacées dont l'installation est le signe de la diminution de l'aridité. C'est la production pollinique de cette végétation locale qui est la cause de l'effondrement des taux de *Pinus*. La signification botanique de cet événement a été maintes fois discutée (REILLE, 1990b ; BEAULIEU et REILLE, 1984 ; PONS et REILLE, 1988 ; BEAULIEU *et al.*, 1988) et son âge est situé aux environs de 15.000 B.P. dans six sites du sud de l'Europe : Pelléautier 15.920 ± 700 (BEAULIEU et REILLE, 1983), Les Echets 15.260 ± 290 (BEAULIEU *et al.*, 1984), Lac du Bouchet 15.840 ± 900 (BEAULIEU *et al.*, 1984), Barbazan, 15.100 ± 300 (ANDRIEU, 1991), Lourdes, 15.460 ± 150 (REILLE, inédit), Padul 15.200 ± 180 (PONS et REILLE, 1988). Cet « événement 15.000» qui s'observe à La Borde et à la base du diagramme du Gourg-Nègre, a été proposé comme marqueur du début du Tardiglaciaire (BEAULIEU et REILLE, 1984).

Ultérieurement (zone 3), une manifestation de l'amélioration thermique qui caractérise le Dryas ancien est un pullulement dans l'eau des lacs de La Borde et Balcère, d'altitudes comparables, des *Ranunculus* du groupe *Batrachium*. Si ce phénomène n'est pas observé au Gourg-Nègre, c'est que la hauteur d'eau libre (5,5 m) trop grande dans ce site, constitue un facteur limitant comme dans certains sites du Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1985). L'altitude (2.080 m) peut aussi être la cause de la persistance d'un milieu trop froid à période de végétation trop courte. Comme dans les sites du Massif Central (BEAULIEU *et al* ., 1988) la pureté de l'eau de fonte glaciaire a été favorable à ces végétaux. A Balcère, la date de 13.773 ± 135 B.P. constitue une première estimation de l'âge de cette végétation lacustre en accord avec celui proposé pour le même événement dans plusieurs

régions du Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988). A la Moulinasse qui n'a jamais été lacustre, la végétation steppique est très diversifiée puisque à côté des Rosacées, *Artemisia*, et *Ephedra*, les plus abondants, se rencontrent aussi en quantités non négligeables, des Caryophyllacées, des Fabacées, des Crassulacées, *Saxifraga*, des Astéracées diverses, *Plantago*, des Rosacées, mais surtout une exceptionnelle abondance d'Apiacées diverses qui connaissent sur ce site un optimum singulier (M6b, M4b).

3. L'INTERSTADE TARDIGLACIAIRE (zones 4, 5, 6 et 7)

La zone régionale 4 n'est bien individualisée qu'à La Borde (LBd). Le modeste optimum de *Pinus* qui caractérise cette zone trouve la meilleure explication dans la perception plus nette d'une production régionale témoignant, à basse altitude, d'une première extension du taxon hors de ses refuges würmiens (REILLE, 1990a).

a) Phase à *Juniperus* (zone 5)

C'est seulement à la Moulinasse (M6c), donc à moyenne altitude (1.300 m) que *Juniperus* se manifeste seul comme premier témion d'une végétation terrestre pionnière. L'âge de cette intervention (12.800 B.P.) est identique à celui obtenu en Aubrac pour le même événement (BEAULIEU *et al.*, 1985, La Chaumette).

b) Phase à *Juniperus, Salix, Betula* (zone 6)

Cette zone est connue aussi bien à 1.300 m d'altitude (la Moulinasse) qu'à 1.800 m (Balcère). Elle est, à l'échelon régional, la manifestation d'une végétation terrestre arborée dont la production pollinique réduit à ses plus basses fréquences l'apport régional de *Pinus*. C'est sur le site de La Borde que cette interprétation s'impose et la rareté de *Pinus* à la même époque à La Moulinasse (M6d, M4c) laisse à penser que les producteurs de ce taxon végétaient probablement en dessous de 1.000 m ce qui exclut l'existence supposée (VERNET, 1980) dans la région de forêts de *Pinus* telles qu'on les connaît de nos jours dans l'étage subalpin. Comme dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988), cette zone pollinique fait suite à l'effondrement des taux de *Ranunculus* mais l'eutrophisation de l'eau des lacs qu'a nécessairement entraînée l'installation d'une végétation terrestre n'en est pas la cause car la chute des *Ranunculus* précède nettement (LBd) la progression des ligneux en cause. L'explication est sans doute identique à celle proposée pour le Massif Central : «au début du Bölling l'amélioration climatique, tant au point de vue de l'élévation thermique que de l'augmentation des précipitations, aurait entraîné une intensification du ruissellement, cause d'une turbidité de l'eau, fatale aux *Ranunculus* aquatiques». (BEAULIEU *et al.*, 1988, p.11). La flore herbacée s'enrichit à cette époque de végétaux mésophiles absents ou rares des zones antérieures : Cypéracées, *Filipendula, Rumex, Epilobium*, Valérianacées, *Calluna, Sparganium*, Apiacées. Ces végétaux devaient participer à la constitution de mégaphorbiées bordières des sites alors que parmi les constituants de la steppe, régionalement encore étendue, ce sont *Helianthemum, Thalictrum*, les Brassicacées qui se manifestent. Le pollen de *Quercus* est régulièrement noté à Balcère, signe de la diffusion de cet arbre sur le piémont pyrenéen. A la Borde, les indices de remaniements s'amoindrissent. L'âge de 11.930 $\pm$ 125 B.P (SBa) semble pouvoir être retenu pour cette zone.

c) Phase à *Pinus* (zone 7)

Bien que *Betula* persiste encore dans tous les sites, c'est une puissante expansion de *Pinus* qui caractérise la fin de l'Interstade tardiglaciaire. Dans tous les sites où cette zone s'observe (qui sont de nos jours entourés de forêts de *Pinus uncinata*), les taux atteints par ce taxon sont maximums dépassant parfois largement, comme au Gourg Nègre, les taux enregistrés pendant tout l'Holocène. Les taux notés (de 70 à 85%) tant à La Borde qu'au Gourg Nègre sont de même ordre que ceux révélés par notre transect pollinique, en forêt de *Pinus*. Or dans un site comme le Gourg Nègre à 2.080 m d'altitude, il est difficile d'imaginer que la forêt de *Pinus* se soit élevée à l'Alleröd plus haut que pendant l'Holocène. Un argument direct supporte même une opinion inverse. Dans ce site, le sédiment, homogène , est une gyttja depuis la base de la séquence. Dans tous les niveaux de l'Holocène, les préparations microscopiques contiennent beaucoup de stomates de *Pinus* aisément identifiables (TRAUTMAN, 1964). Bien que ces microrestes, indicateurs au même titre que les aiguilles qui les portent, de la présence locale de l'arbre, aient été spécialement recherchés dans les niveaux de la phase à *Pinus*, aucun n'a été découvert. Le premier stomate de *Pinus* rencontré l'a été au niveau 455 dans un spectre rapporté au Préboréal (GNd). Au Ruisseau de Laurenti (où les stomates sont cependant moins régulièrement présents pendant l'Holocène) la même recherche a conduit à rencontrer le premier stomate à 355 cm, au début du Préboreal (Lc). Il semble donc raisonnable de penser que la forêt de *Pinus* n'a pas atteint à la fin de l'Interstade l'altitude de 1.900 m et que les taux élevés de *Pinus* dans les 2 sites pris en exemple sont le résultat d'une surreprésentation exceptionnelle

(cf. § Méthodologie). Qu'en était-il à Balcère et à La Borde aux environs de 1.700 m ? Certes, c'est dans ce dernier site que les taux de *Pinus* sont les plus élevés (>= 80%) l'absence de stomates n'ayant aucune signification puisque les préparations microscopiques n'ont livré dans ce site aucun stomate même pendant l'Holocène. Seule une étude des macrorestes permettra de savoir avec certitude si la forêt de *Pinus* a atteint ou non l'altitude de la Borde à cette époque. En attendant, l'histoire ultérieure de ce taxon permettra de risquer un élément de réponse.

Malheureusement la zone 7 fait défaut dans les sites de moindre altitude, notamment à La Moulinasse (REILLE, 1991a).

Dans l'eau des lacs du milieu de dépôt, s'observe un renouvellement de la végétation aquatique: les *Ranunculus* s'effacent totalement pour laisser la place à d'autres hygrophytes, *Potamogeton* à La Borde, *Alisma* à Balcère. La zone 7 ne paraît correctement datée qu'à La Borde où elle est le plus étalée : 11.530 ± 250 pour son début, 10.790 ± 180 pour la fin.

Bien qu'issue de prélèvements douteux (faits en plusieurs fois à la sonde de HILLER) la date de 11 240 ± 280 du diagramme de COHEN (*in* VAN CAMPO et JALUT, 1964) est concordante avec ces mesures.

4. LE DRYAS RECENT (zone 8)

Cette brutale péjoration climatique (PONS *et al.*, 1987), connaît dans tous les sites alors lacustres un enregistrement spectaculaire qui se manifeste par un effondrement des taux de *Pinus* et *Betula* et un redéploiement des steppiques, *Artemisia* surtout, très évident au Gourg Nègre et à La Borde. Les taux de *Pinus* s'abaissent jusqu'à des valeurs qui sont du même ordre de grandeur que celles qu'a connues ce taxon au Bölling (20 % à La Borde, 30 % à Balcère, ce qui représente une perte de fréquences par rapport à l'Alleröd de plus de 50%.

Peut-on admettre que la courte variation climatique du Dryas récent ait pu ramener *Pinus* à un statut identique à celui qui était le sien au Bölling ? Il est bien plus probable, comme nous l'avons supposé, que les taux très élevés de *Pinus* pendant l'Alleröd étaient la conséquence d'une suprareprésentation de ce taxon dont les forêts n'avaient pas atteint l'altitude de La Borde et que la péjoration du Dryas récent a occasionné à la fois un abaissement de la limite supérieure de ses forêts de quelques centaines de mètres tout au plus, et surtout une réduction de sa production pollinique.

Il est en tous cas certain que ces sites pyrénéens se sont trouvés pendant le Dryas récent dans l'étage asylvatique.

La persistance du pollen de *Quercus* dans la plupart des spectres du Dryas récent, indique que ce taxon dont la diffusion s'est accomplie pendant l'Interstade, n'a probablement pas perdu beaucoup de terrain au cours du Dryas récent. La régularité des taux de *Quercus* à feuillage caduc, seul arbre mésophile rencontré à cette altitude pendant tout le Tardiglaciaire, pourra à l'occasion servir de marqueur de cette époque.

Dans le site lacustre de Balcère ne s'observe pas un retour aux conditions du Dryas ancien puisqu'au lieu d'une réapparition des *Ranunculus* aquatiques, intervient un pullulement d'Isoètes, situation exatement inverse à celle notée dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988). Par contre, c'est au Ruisseau de Laurenti, dont la singularité a été soulignée, que se manifeste, pendant le Dryas récent, le seul optimum de *Ranunculus*, mais il est vrai que dans ce site l'histoire antérieure n'est pas connue.

5. LE PREBOREAL (zones 9,10 et 11)

Cette période d'active dynamique pionnière est connue par 3 zones régionales qui ne sont complètement représentées qu'au Gourg Nègre et au Ruisseau de Laurenti.

- La zone régionale 9 (GNd,Lc) est caractérisée par l'extension de *Betula*, l'effondrement des taux des steppiques et l'intervention d'une végétation de mégaphorbiées jamais signalée antérieurement dans l'extrémité orientale des Pyrénées. *Rumex* et *Filipendula* sont les meilleurs indicateurs de cette végétation apparue à l'Alleröd et probablement limitée aux abords immédiats des sites. C'est dans cette zone (au début à 1.860 m,à la fin à 2.080 m) que sont notés les premiers stomates de *Pinus*, attestant la présence locale de *Pinus uncinata*. Les spectres donnent donc l'image d'une végétation régionale dans laquelle *Pinus uncinata* devait s'élever jusqu'à vers 2.000 m, alors qu'à partir de cette limite persistait une végétation steppique, les bas fonds humides étant occupés par des mégaphorbiées mêlées de *Betula*. Cette zone n'a été datée qu'une seule fois, de façon imprécise de 10.610 ± 300 au Laurenti.
- La zone régionale 10 est caractérisée par une progression de *Pinus* qui atteint ses taux maximums et l'apparition de *Quercus* en courbe continue, alors que *Corylus* est absent ou rare, même à basse altitude (880 m, P2a). Cette époque est pour la pinède une période optimale au cours de laquelle elle atteint probablement sa

limite supérieure actuelle (autour de 2.400 m) et un développement optimal puisqu'à Pinet à 880 m, elle est encore la seule végétation forestière régionale. Ce puissant boisement réduit à la fois le domaine des mégaphorbiées et celui du reliquat steppique mais la persistance de ce dernier indique le maintien de la sécheresse dans les milieux froids, en altitude. Les taux de *Quercus* sont révélateurs de la diffusion régionale de l'arbre dont l'Interstade tardiglaciaire avait assuré la dispersion. L'absence de sol apte à porter les chênaies est évidemment responsable d'une zonation de la végétation sans rapport avec la zonation actuelle. L'âge de cette zone n'est pas connu car la date de 8.225 ± 100 de la zone M4e, manifestement trop jeune doit être rejetée.

- La zone régionale 11 est essentiellement caractérisée par l'apparition brutale et l'expansion de *Corylus* qui atteint, en fin de zone, des fréquences quasi maximales et l'intervention plus discrète d'*Ulmus*. L'immixtion de *Corylus* entraîne un palier dans la courbe de *Quercus* dont les taux étaient en progression. Cette situation est parfaitement identique à celle enregistrée dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988). Deux dates convergentes, 9.400 ± 280 au Gourg Nègre et 9.430 ± 210 au Laurenti situent autour de 9.500 B.P. l'expansion massive de *Corylus*.

6. LE BOREAL (zones 12, 13, 14 et 15)

Cette phase d'apogée de *Corylus* est absente de beaucoup de sites (Balcère, Les Sagnes, La Moulinasse) à cause d'évidents hiatus. Dans les autres sites où la période est représentée, les spectres donnent l'image d'une chênaie à *Ulmus*, très riche en *Corylus* qui devait localement atteindre comme au Laurenti l'altitude de 1.800 m. C'est en effet dans le diagramme de ce site que les fréquences de *Corylus* sont les plus élevées (de 40 à 50%) du même ordre de grandeur que celles enregistrées à la même époque à Pinet (880 m) où la chênaie-corylaie représente le seul type de végétation régionale (REILLE, s.p.).

Les sites plus méditerranéens ou alticoles de La Borde et Gourg Nègre restent entourés de forêts de *Pinus*. La zone GNg qui contient l'optimum de *Corylus* a été datée de 9.150 ± 250. C'est à Pinet que la période est la plus détaillée, il est vrai, sur la base de zones exclusivement locales dont les Cypéracées sont responsables (P2b, P2c). C'est sur ce site, dans la zone régionale 15 (P1b, P2d), que débute la courbe continue d'*Abies*, témoignage de la dispersion de cet arbre dont la diffusion attestée par quelques occurrences s'est accomplie à partir de refuges proches, au tout début du Boréal (P1a). Cet événement est daté de 7.940 ± 140 B.P. nombre qui indique l'extrême fin du Boréal. Faute d'éléments de comparaison, cette date ne peut être discutée pour l'instant. Aucun grain de pollen de *Tilia* n'a été noté dans les spectres rapportés au Boréal : ce taxon est absent de la végétation même à l'altitude de Pinet (880 m). Dans tous les sites s'observent, à cette époque, des notations régulières de *Pistacia*, enregistrées aussi dans toutes les régions du Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1982 ; 1984 et 1985 ; REILLE *et al.*, 1985 ; GUENET et REILLE, 1988), qui militent en faveur d'un climat chaud et sec de cette période que souligne bien, au Gourg Nègre, un optimum singulier de *Quercus ilex*.

7. L'ATLANTIQUE (zones 16, 17, 18, 19, 20 et 21)

A partir de cette époque dont les témoignages sont enregistrés dans presque tous les sites (sauf à La Moulinasse à cause d'un long hiatus accidentel, REILLE, 1991a), une zonation de la végétation s'établit obligeant à distinguer le site de Pinet, de plus basse altitude, de tous les autres situés au dessus de 1.300 m.

a) Pinet

Dans une première zone (P1C) c'est la progression des taux d'*Abies* jusqu'à un palier d'environ 5% qui caractérise le mieux à Pinet le début de la période atlantique.

Ce n'est que postérieurement qu'apparaissent *Tilia* d'abord (P1d1) puis, presque silmultanément *Fraxinus, Taxus* et *Alnus* alors que les taux de *Corylus* chutent fortement (P1d2). Dans la zone 19 (P1e, P2f) correspondant à l'optimum de *Taxus*, la sapinière et une chênaie diversifiée à *Fraxinus, Taxus, Tilia, Acer, Ilex* et *Hedera* se partageaient les environs du site en fonction de l'exposition. C'est dans la zone 20 (P1f, P2g) que se manifeste, autour de 5.260 B.P., le premier landnam régional (REILLE, 1991b) sous forme d'une culture de céréales sur brûlis. Cette pratique a eu lieu dans la domaine de la sapinière et occasionne une chute des taux d'*Abies* profitant à *Corylus* arbre héliophile, alors que s'observent simultanément dans les spectres le pollen de céréales et celui de *Plantago lanceolata* le meilleur marqueur de l'activité anthropique (BEHRE, 1981). L'élévation brutale des taux d'*Abies* dans la zone qui suit le landnam (zone 21, P1g, P2h) est le signe de la meilleure floraison de cet arbre suite à l'éclaircissement de sa forêt (REILLE, 1977). C'est à partir du landnam (zone 20) qu'apparaissent des occurrences régulières de pollen de *Fagus*

b) Les sites d'altitude

Dans ces autres sites, l'histoire de la végétation atlantique est moins détaillée, mais *Pinus* connaît ses plus basses fréquences depuis le début du Postglaciaire : la sapinière, dans sa phase optimale, occupe probablement la plus grande place, s'élevant peut-être, comme au Gourg Nègre, jusqu'à 2.000 m.

Dans les 3 sites proches, de Balcère, Les Sagnes et Le Serre, 3 dates correspondant à des moments différents de l'optimum d'*Abies* (Bg, SBd, S2cd) ont donné les dates de 5.820 ± 75, 5 150 ± 60, 4.920 ± 160. C'est vers la fin de l'Atlantique qu'apparaissent (GNj, S2b) les premières notations conjointes de céréales et *Plantago lanceolata*, signant les premiers indices objectifs de l'agriculture néolithique. Au Gourg Nègre où cet événement va de pair avec la chute d'*Ulmus*, il précède de peu les premières notations régulières de *Fagus*.

8. SUBBOREAL (zones 22 à 27)

A toutes les altitudes cette période est le mieux marquée par un retrait de la chênaie que traduit bien l'effondrement des taux d'*Ulmus* et *Tilia* et l'optimum d'*Alnus*.

a) A Pinet la persistance des notations de *Plantago lanceolata* indique probablement une permanence de l'activité agropastorale à moyenne distance (JALUT et VERNET, 1989). Le Subboréal est dans ce site l'époque optimale pour la sapinière (P1h, P2i), alors que les notations régulières de *Fagus* indiquent l'immixtion de cette essence dans ce qui était auparavant le domaine exclusif d'*Abies*.

Comme en Europe moins méridionale (MUNAUT, 1967) ou en Corse (REILLE, 1975) c'est à la fin du Subboréal qu'à lieu la disparition de *Taxus*.

Les premières notations de *Carpinus* se rencontrent dans la zone P1h .

b) Dans les sites plus élevés, le Subboréal correspond déjà à une rétraction d'*Abies* au profit de *Fagus*. Cette dynamique qui se manisfeste partout postérieurement aux premières notations de céréales pourrait bien être une conséquence de l'action humaine (JALUT, 1981). Seuls les sites des Bassettes et de Laurenti font exception : la sapinière y connaît son optimum et *Fagus* est absent ou rare. L'altitude élevée et l'éloignement de toute implantion humaine en sont probablement la cause.

C'est dans la zone régionale 22 (Li, Fc, GNk) que s'observent l'optimum d'*Alnus* et les premières notations régulières de *Fagus*, encore sans effet sur les fréquences d'*Abies* qui restent élevées. La datation du début de cet événement, bien situé au Fournas (1.510 m) a donné un âge de 4.180 ± 140 B.P. qui fournit, pour l'instant, la première estimation fiable. Un résultat de même âge (4.340 ± 130 B.P. a été obtenu au Serre (1.750 m).

- Les zones 23, 24, 25, toutes trois singulières, n'existent que dans des diagrammes du Laurenti. Elles relatent une histoire locale sans équivalent précis dans le site pourtant proche du Fournas situé dans la même vallée : en Lj, l'envahissement brutal du site par les Cypéracées ne peut avoir qu'une cause accidentelle, vraisemblablement d'origine anthropique qui affecte la représentation pollinique de *Pinus* et *Abies*, les deux taxons forestiers locaux. En Ll s'observe déjà un phénomène qui, partout dans la région, prendra plus tard son plein développement: *Pinus* envahit le domaine de la sapinière et cette substitution ne peut se comprendre que par un abaissement altitudinal à la fin du Subboréal, de la limite inférieure naturelle de la forêt de *Pinus uncinata*. Cette nouvelle dynamique, précoce dans le site du Laurenti, est la cause du petit rôle qu'y jouera *Fagus*.
- La zone 26 témoigne à sa base du début de l'expansion de *Fagus*, daté de façon convergente à Balcère (3.295 ± 65, et au Gourg Nègre(3.270 ± 170) où l'événement va de pair avec le début de la courbe définitivement continue de *Quercus ilex* et une plus grande régularité des notations d'*Olea*.
-L'optimun subboréal de *Fagus* qui supplante ou fait jeu égal avec *Abies* n'est individualisé qu'au Fournas (Fe), au Laurenti (Lm), moins clairement à Balcère (Bj), et au Gourg Nègre (GNm). L'âge de cet optimum du hêtre dans les sites d'altitude, n'est pas connu avec précision.

9. LE SUBATLANTIQUE (zones 28, 29, 30, 31 et 32)

Sur tous les profils nous l'avons fait débuter avec la première notation de *Juglans*. Dans tous les cas, cette «*Juglans* line» (BEUG, 1975), a été établie soigneusement : au-dessus de la première notation de *Juglans* figurée sur les diagrammes, le pollen de ce taxon a toujours été recherché avec succès, parfois en dehors du dénombrement ayant servi à l'établissement du spectre, dans des comptages portant sur environ 2.000 grains de pollen, alors qu'en dessous de cette première notation, l'absence de *Juglans* dans les 3 niveaux immédiatement précédents a été établie par l'absence de grain de pollen de ce taxon dans

des dénombrements du même ordre. Si cette méthodologie établit une limite probablement synchrone pour le début du Subatlantique elle en fixe le début au commencement de l'occupation romaine dans la région (à l'origine de la propagation de *Juglans*) soit vers 2.200 B.P., avec l'implantation de la Narbonaise. A toutes les altitudes, le Subbatlantique est une époque d'anthropisation maximale dont la déforestation générale, la culture des céréales et la perception régulière de *Juglans* et *Olea* sont les meilleurs marqueurs.

a) Pinet

La réduction de la sapinière, d'origine anthropique, a eu lieu à la fin du Subboréal (P1i), la phase d'expansion de *Fagus* (P1j, P2j) est contemporaine des premières notations de *Juglans*. Notre hypothèse chronologique la situerait peu avant le début de l'ére chrétienne. Aucune date convaincante n'a pu être obtenue sur ce site pour cet événement (REILLE, 1991b). La seule fiable par son mode de prélèvement a donné un résultat trop élevé pour être admise sans restriction : (2.990 ± 130 B.P., P1j) L'optimum de *Fagus* (P1k, P2k) a lieu alors que *Carpinus*, *Juglans* et *Castanea* sont régulièrement rencontrés. Cette époque, au cours de laquelle les taux d'*Abies* atteignent leurs plus basses fréquences, pourrait correspondre au Moyen-Age (REILLE, 1991b, tableau I). L'optimum de *Fagus* est de courte durée et sa régression survient dans les zones P1l, P2l et P2m qui correspondent à l'acmé de la période agricole (taux maximums de céréales, notations régulières de *Fagopyrum*) attribué comme dans toutes les provinces françaises aux 18ème et 19ème siècles (DUBY et WALLON, 1976). Ces zones correspondent à l'état de délabrement forestier maximum qui favorise une meilleure perception de l'apport régional de *Pinus* dont les taux atteignent presque 20%. Enfin, dans la dernière zone des profils de Pinet (P1m, P2n), alors que l'optimum agricole est dépassé et la régression de *Fagus* achevée, que le pollen de *Picea*, arbre planté en reboisement au cours du 19ème siècle, est présent dans tous les spectres, les taux de *Pinus* s'élévent brutalement à 45%, signe de l'expansion de *Pinus uncinata* sur la tourbière où il forme encore de nos jours, un petit peuplement découvert en 1924 par FLAHAULT (GAUSSEN,1925, p. 158).

b) Les sites d'altitude

Dans ces sites, l'histoire de la végétation, plutôt uniforme, est partout moins détaillée. C'est seulement sur le site du Fournas que l'optimum de *Fagus* se prolonge de façon non ambiguë pendant la première moitié du Subatlantique (Fg), tandis qu'aux Bassettes cet arbre s'introduit peu à peu dans la sapinière proche. Sur tous les autres sites, le Subtlantique correspond, même au début de la période représentée, à une réduction de la hêtraie tandis que s'accomplit l'ultime récession de la sapinière. Partout, la disparition d'origine évidemment anthropique de ces forêts montagnardes, profite à *Pinus uncinata* dont la limite altitudinale se trouve ainsi artificiellement abaissée. C'est la généralisation du processus décrit au Laurenti à la fin du Subboréal. Dans le site du Fournas cette subtitution est extrêmement récente. Aucune datation absolue n'a été réalisée sur des échantillons attribués au Subatlantique. La date de 2.490 ± 120 B.P, du toit de la zone S1b fournit une bonne confirmation de notre appréciation de l'âge de la «*Juglans* line», adjacente au niveau daté.

DISCUSSION

1. CRITIQUES DES DONNES RADIOMETRIQUES

La présente note fait état de 40 dates ^{14}C, toutes issues de prélèvements faits en une seule fois avec le carottier russe, le même prélèvement ayant servi à la fois à l'analyse pollinique et au datage. Le matériel soumis au datage a été de la tourbe ou de la gyttja. La critique de ces dates qui ne peut pas être indépendante de la cohérence écologique de l'histoire de la dynamique végétale, se fera avec le souci de concilier «à la fois le plus grand nombre de données et la plus grande simplicité» (PONS *et al.*, 1988, p. 38).

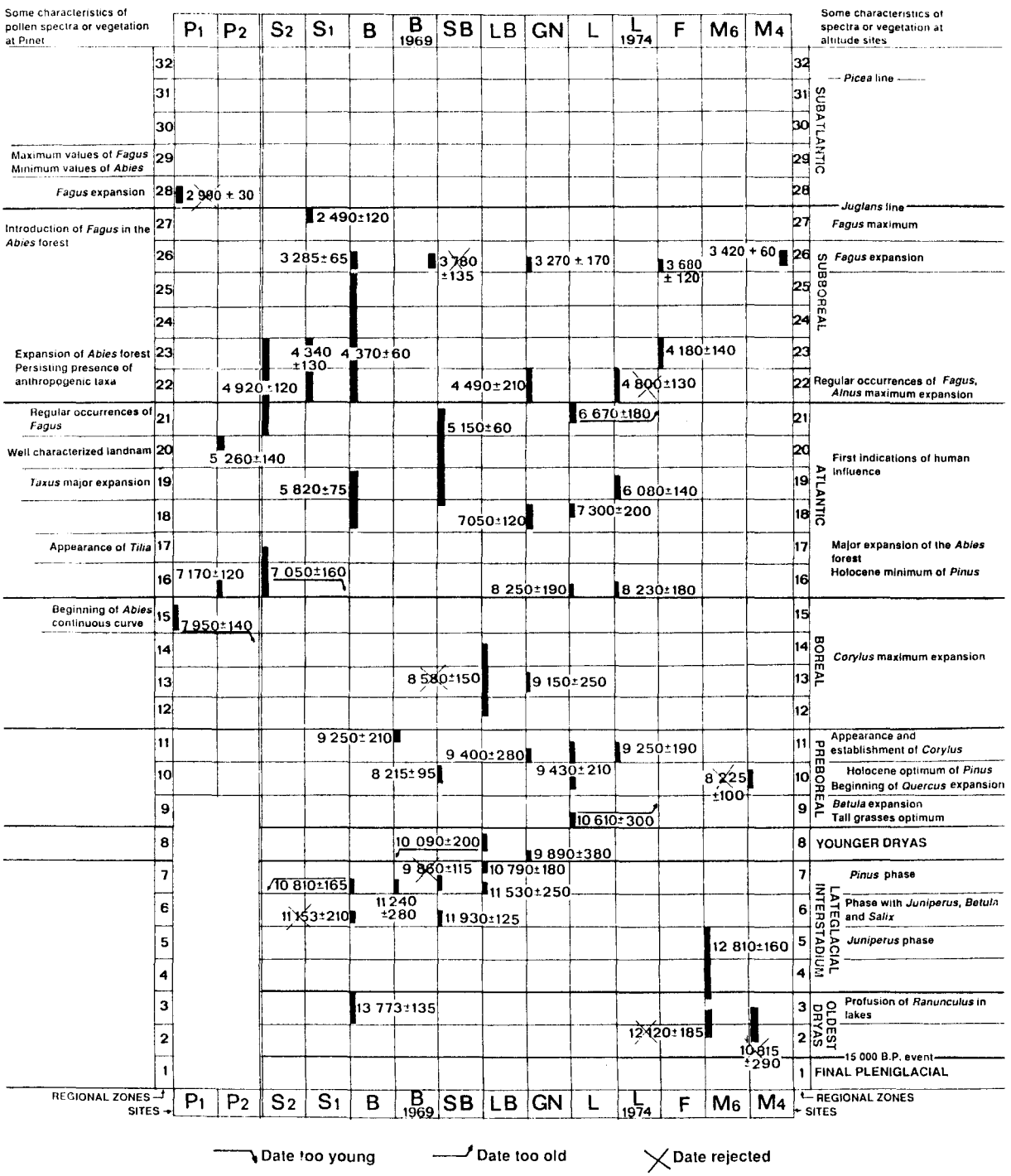
Cette critique prendra en compte dans la mesure du possible 53 autres dates ^{14}C publiées dans la région par des pollenanalystes (JALUT, 1974 ; ALLEE et DENEFLE, 1989) mais dont 39 d'entre elles sont issues de «prélèvement fait en plusieurs fois» à la sonde de HILLER (JALUT, 1974, p. 155).

L'appréciation des résultats du ^{14}C ne pourra être valablement comparée qu'avec les régions proches dont la chronologie de la dynamique de la végétation a fait l'objet d'un examen critique et systématique. Or, dans les Pyrénées, une telle synthèse fait défaut et la plus grande confusion règne encore dans la relation de l'histoire de la végétation (JALUT *et al.*, 1988 ; REILLE, 1991a). Le résultat de l'appréciation des dates figure au tableau III.

La date 13.773 ± 135 de la phase à *Ranunculus* de Balcère n'a pas d'équivalent régional, elle est en bon accord avec la datation du même évé-

Tableau III

Evaluation des dates ^{14}C



nement dans le Massif Central français (BEAULIEU *et al.*, 1988) et elle peut être retenue. Elle est supportée par la date de 13.600 ± 350 des premiers niveaux du diagramme La Moulinasse 1 (JALUT, 1974) rapportés eux aussi au Dryas ancien (REILLE, 1991a). Les dates 12.120 ± 185 et 10.815 ± 290 de niveaux de la même zone régionale, à La Moulinasse ne peuvent donc être retenues. La date 12.810 ± 160 obtenue à La Moulinasse fournit une première appréciation, sans équivalent régional, de la phase à *Juniperus* dont l'âge est identique à son homologue dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988). Sur la base de la chronologie admise en Europe du sud (BEAULIEU *et al., l.c.*). La date de 11.930 ± 125 pour le milieu de l'Interstade tardiglaciaire aux Sagnes de Balcère peut être retenue, ce qui conduit à rejeter pour trop récente la date de 11.153 ± 210 d'une zone jugée synchrone à Balcère. La phase à *Pinus* de l'Alleröd de La Borde a livré deux datations imprécises mais qui s'étayent mutuellement 11.530 ± 250 et 10.790 ± 180, indiquant une durée d'au moins 7 siècles pour l'apogée tardiglaciaire de *Pinus*, la plus récente fournissant dans la région la première indication valable de la limite Alleröd-Dryas récent. La date de 11.240 ± 280 du début de la phase à *Pinus* dans l'ancien diagramme de Balcère (JALUT, 1974) est compatible avec celle de 11.530 ± 250 obtenue à La Borde, ce qui oblige à récuser la date de 9.860 ± 115 d'un niveau jugé synchrone aux Sagnes de Balcère et à considérer celle de 10.810 ± 165 de Balcère comme rajeunie. La datation de deux niveaux indiscutablement d'âge Dryas récent a livré des résultats médiocres : l'un 10.090 ± 200 à La Borde paraît trop jeune, l'autre 9.890 ± 380 au Gourg Nègre est trop imprécis.

La première zone du Préboréal (zone régionale 9) n'est datée qu'une seule fois au Laurenti, de façon imprécise, et en admettant un âge de 10.300 pour la transition Dryas récent - Préboréal (BEAULIEU *et al.*, 1988), le résultat de cette mesure : 10.610 ± 300, semble encore un peu trop élevé. Deux dates convergentes, quoique peu précises indiquent comme partout en Europe du sud (Beaulieu *et al., l.c.*) un âge autour de 9.400 -9.500 pour l'extension de *Corylus*, l'une au Gourg Nègre a donné 9.400 ± 280, l'autre au Laurenti 9.430 ± 210. La date de 9.250 ± 190 d'une zone homologue dans l'ancien diagramme du Laurenti (JALUT, 1974), bien que probablement rajeunie, est encore informative et validée par son intervalle de confiance. Accepter ces dates oblige à récuser celle de 9.160 ± 170 d'un ancien diagramme de Pinet (JALUT, 1974) qui semble d'ailleurs se rapporter à la zone antérieure.

Quant à la date de 9.250 ± 210 de l'ancien diagramme de Balcère (VAN CAMPO et JALUT, 1969) qui a longtemps été prise (à cause de la méconnaissance d'un long hiatus masqué par un procédé de sondage polluant) comme indicatrice du début de l'extension d'*Abies* (VAN CAMPO et JALUT, 1969 ; JALUT, 1988), elle a été finalement récusée, à tort, par son auteur (JALUT et VERNET, 1989) : le contenu pollinique du niveau daté et le résultat de la mesure que son intervalle de confiance rend valide, indiquent bien la fin du Préboréal ! Accepter ce lot de dates oblige à rejeter comme trop jeunes d'au moins un millénaire, les dates de 8.215 ± 95 des Sagnes de Balcère et 8.225 ± 100 à La Moulinasse.

La phase d'apogée de *Corylus*, dans laquelle se manifestent aussi les premières occurrences régulières d'*Abies* est datée au Gourg Nègre de 9.150 ± 250 B.P, est en parfait accord avec ce qui est connu dans le Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988), peut être retenue, ce qui oblige à récuser comme trop jeune celle de 8.580 ± 150 d'un niveau synchrone à La Borde. Dans ce site où l'Holocène est condensé en 80 cm seulement, le rajeunissement de la date était presque inévitable. La date 7.950 ± 140 de la dernière zone du Boréal (zone 15) à Pinet, dans laquelle *Abies* apparaît en courbe continue, est cohérente avec les précédentes.

La date 8.420 ± 150 de l'ancien diagramme de Pinet est peu informative puisqu'elle surmonte un long hiatus et ne se rapporte à aucun fait botanique précis, elle peut être acceptée comme indiquant le Boréal.

Au Laurenti, la date de 8.250 ± 190 pour le début de l'expansion d'*Abies* est identique à celle (8.230 ± 180) d'un niveau synchrone de l'ancien diagramme (JALUT, 1974). Les deux résultats s'étayent mutuellement et fixent au tout début de l'Atlantique le commencement de l'expansion régionale d'*Abies*. En tenant compte des intervalles de confiance ces 2 dernières dates sont cohérentes avec celle de 7.950 ± 140 obtenue à Pinet. A la rigueur, cette dernière pourrait être considérée comme légèrement trop jeune compte tenu de la différence d'altitude entre les sites.

Deux dates que leurs marges d'erreurs rendent cohérentes, indiquent au Laurenti 7.300 ± 200 et au Gourg Nègre 7.050 ± 210 pour les premières notations de *Tilia* qui précèdent dans les deux cas les premières occurrences régulières d'*Alnus*. Des niveaux comparables sont datés du même âge à Pinet 2 : 7.170 ± 120. Ce lot de trois dates, malheureusement peu précises, ont un intervalle de confiance qui se recouvre entre

7.300 et 7.100, ce qui conduit à considérer la date de 7.050 ± 160 de Le Serre 2 comme trop jeune, pour un niveau qui précède la première notation de *Tilia*. En revanche dans l'ancien diagramme de Pinet la date de 7.350 ± 140 peut être retenue pour un niveau précédant immédiatement la première notation de *Tilia*. Les deux dates de 5.820 ± 75 à Balcère et 5.150 ± 60 aux Sagnes de Balcère sont peu informatives, elles font suite à un long hiatus et concernent des états semblables de la végétation totalement privée de *Fagus*. Il est donc impossible de les critiquer dans le détail. Il en est de même de la date 6.080 ± 140 de l'ancien diagramme du Laurenti (JALUT, 1974).

En revanche l'âge de 6.670 ± 180 du sommet de la zone h du Laurenti, la seule à indiquer de façon assez précise la fin du maximum de *Tilia*, paraît trop élevé. La date de 4.920 ± 120 en Le Serre 2 semble indiquer l'optimum d'*Abies* dans les sites d'altitude, mais elle est peu sûre car elle chevauche plusieurs zones régionales.

C'est à Pinet que *Fagus* se manifeste tout d'abord, sous la forme d'occurrences régulières (qui vont persiter de la fin de l'Atlantique à la fin du Subboréal) à partir de 5.260 ± 140. Dans les sites d'altitude un même état de la courbe de *Fagus* se date de 4.490 ± 210 au Gourg Nègre, 4.340 ± 130 en Le Serre 1, 4.370 ± 60 à Balcère, 4.180 ± 140 au Fournas. Parmi ces 4 mesures, les 3 premières conduisent à un âge autour de 4.400 alors que celle du Fournas fournit un âge plus récent d'environ 2 siècles. Le déterminisme anthropique de la diffusion de *Fagus*, partout démontré dans la région, est peut-être la cause de ce diachronisme, mais l'ensemble des 4 dates force à rejeter comme trop vieille la date de 4.800 ± 130 de l'ancien diagramme du Laurenti (JALUT, 1974) et plus encore celles de 6.200 ± 130 et 5.590 ± 120 d'un ancien diagramme du ruisseau du Fournas (JALUT, 1974) issu d'une séquence abondamment polluée (REILLE, 1991a, p. 135).

Quant à la date de 4.300 ± 180 de la tourbière du Bousquet (JALUT, 1974), elle n'est pas informative car le début de la courbe de *Fagus* fait défaut dans ce site. Dans les sites les plus élevés, Gourg Nègre et Balcère, le début de l'expansion de *Fagus* est daté de façon convergente de 3.270 ± 170 et 3.285 ± 60 ce qui oblige à rejeter comme trop vieille la date de 3.780 ± 135 d'un niveau semble-t-il comparable mais entaché de pollutions (*Juglans, Picea*) de l'ancien diagramme de Balcère (JALUT, 1974). Plus d'un millénaire sépare donc dans ces sites la perception de la dispersion et de l'expansion régionale de *Fagus*.

A moyenne altitude, à La Moulinasse, l'allure ascendante de la courbe de *Fagus* indique que l'événement est de peu antérieur à 3 420 ± 60. Seul le site du Fournas paraît avoir livré une date plus ancienne, 3.680 ± 120 B.P. Mais ce site est le seul de la région où la courbe de *Fagus*, parfaitement détaillée, connaît des fréquences élevées et le niveau daté dans lesquels *Fagus* a de basses fréquences de l'ordre de 2 à 3% a peut-être pour homologue exact dans les autres séquences une portion de la courbe de *Fagus* correspondant à des fréquences inférieures à 1% (occurrences régulières). Cette ambiguïté interdit de critiquer la date qui doit être acceptée. L'optimum de *Fagus* n'a été daté qu'une seule fois dans cette étude de 2.490 + 120 en Le Serre 1, dans un niveau immédiatement inférieur à la *Juglans* line.

Seul le site de Pinet connaît une histoire particulière : *Fagus* y atteint son expansion au-dessus de la *Juglans* line, c'est la raison pour laquelle la date de 2.990 ± 130 de Pinet 2 ne peut être acceptée.

Au total, parmi les 40 dates nouvelles qui figurent au tableau I, 25 sont acceptées et porteuses d'informations, 4 sont jugées trop jeunes, 2 trop vieilles, 1 trop imprécise et 8 sont exclues. La proportion de 62,5 % de dates acceptables est en rapport avec l'expression des résultats du ^{14}C (EVIN, 1987).

L'analyse du tableau II montre que peu d'événements botaniques sont datés avec précision en raison soit de la pauvreté en carbone des gyttja soit du fait que l'échantillon à dater recouvre plusieurs zones régionales à cause d'une très lente vitesse de sédimentation.

2. LES PARTICULARITES DE L'HISTOIRE REGIONALE

Le fait que ce que nous avons appelé «l'événement 15.000» trouve un enregistrement dans les sites d'origine glaciaire de La Borde et le Gourg Nègre, prouve que, comme partout en Europe du sud, l'âge de la déglaciation est antérieur à 15.000 B.P., même à 2.100 m d'altitude.

La reconnaissance de cet événement dans d'autres séquences pyrénéennes comme celle de Biscaye (MARDONES, 1982) où il a été repéré pour la première fois (BEAULIEU *et al.*, 1984, p. 64), de l'Estarrès et Barbazan (ANDRIEU, 1987 et 1991) est un élément objectif de datation pour d'autres séquences.

C'est ainsi qu'il apparaît que la base de la séquence de Freychinède, en Ariège (JALUT *et*

al., 1982) est postérieure à cet événement, en dépit d'une date ^{14}C de 21.300 ± 760 BP (REILLE, 1990 a et c).

Par le pullulement des *Ranunculus batrachium* dans les lacs de Balcère et La Borde, le Dryas ancien des Pyrénées occidentales s'apparente à celui du Massif Central (BEAULIEU *et al.*, 1988) et diffère de celui des Alpes du sud (BEAULIEU, 1977).

La singularité de la phase à *Juniperus* qui marque en Europe du sud le début de l'Interstade tardiglaciaire est à souligner elle n'a été reconnue que dans un seul site, La Moulinasse; son âge pourtant, 12.810 est identique à celui noté dans le Massif Central.

Au début de l'Interstade, *Salix* paraît jouer un rôle synchrone avec *Betula* dont l'importance est partout très modeste.

Le faible rôle de *Betula* suggère qu'il s'agit de *Betula pubescens* et que cet arbre était intégré à la végétation bordière des sites de petites dimensions. Une analyse détaillée du diagramme de La Borde, le seul site où le Tardiglaciaire est très étalé, montre qu'au sommet de la zone LBe, alors que l'optimum conjoint de *Juniperus, Salix* et *Betula*, cause de l'extrême réduction des taux de *Pinus*, est dépassé, existent trois spectres caractérisés par une stagnation des taux de *Pinus* et un léger regain des steppiques (*Artemisia, Helianthemum, Thalictrum,* Brassicacées) avant l'élévation des taux de *Pinus* qui indique l'Alleröd. Il s'agit du seul indice d'une crise dans la dynamique de l'Interstade tardiglaciaire (Dryas moyen).

Dans le Massif Central, des indices aussi ténus mais décelables dans plusieurs sites, ont été négligés par les auteurs (BEAULIEU *et al.*, 1988) qui considèrent comme continu et relevant d'une dynamique «non essentiellement climatique» (p. 21) l'Interstade tardiglaciaire dans son ensemble. Or, sur le site de la Taphanel qui a livré un Tardiglaciaire très détaillé (BEAULIEU *et al.*, 1982), une récente étude paléontomologique (PONEL, 1989) a démontré l'évidence d'un refroidissement (Dryas moyen), entre Bölling et Alleröd. Une étude paléontomologique du Tardiglaciaire de La Borde, facilement accessible, devra donc être entreprise avant de conclure.

A la fin de l'Interstade, *Pinus* prend, dans les spectres, une importance démesurée qui efface un peu le rôle que *Betula* a dû continuer à tenir dans la végétation des abords des sites.

Le stadiaire du Dryas récent se manifeste avec une netteté et une ampleur qui n'autorisent aucune restriction (TURNER et HANNON, 1988 ; WATTS, 1986) quant à son existence et sa nature climatique puisque la chute des taux de P.A. peut aller jusqu'à 70% à La Borde.

Cette particularité doit tout à l'altitude des sites que le boisement en *Pinus* n'a pas atteint à l'Alleröd, et à la suprareprésentation de *Pinus* au-dessus de sa limite supérieure (chapitre III).

La constance de l'enregistrement du Dryas récent sur toute l'étendue de la chaîne pyrénéenne, du Pays Basque (PENALBA, 1989 ; REILLE et DUPLESSY, 1990) et des Pyrénées occidentales (REILLE, 1990a) à la vallée de la Garonne (ANDRIEU, 1991), les Pyrénées ariégeoises (REILLE, 1990c) et jusque dans l'extrémité orientale, montre que son absence dans certaines séquences (l'Estarrès JALUT *et al.*, 1988 ; Freychinède, (JALUT *et al.*, 1982) est imputable à des hiatus accidentels.

A Freychinède, c'est toute la partie terminale du Tardiglaciaire qui fait défaut dans le diagramme de JALUT, puisque celui-ci ne comporte aucun témoignage ni de l'optimum alleröd de *Pinus* ni du Dryas récent, bien représentés dans les nouvelles séquences (REILLE, 1990c).

Pendant tout le Tardiglaciaire, des occurrences de pollen de *Cedrus* sont notées dans tous les sites. De tels apports sont mentionnés à cette époque dans tout le sud de l'Europe (BEAULIEU et REILLE, 1973), en Andalousie (PONS et REILLE 1988) en Corse (REILLE, 1975 ; 1988), dans les Alpes du sud (BEAULIEU et REILLE, 1983), dans le Massif Central (REILLE et BEAULIEU, 1988; REILLE *et al.*, 1985; GUENET, 1986), la région lyonnaise (BEAULIEU et REILLE, 1984), et jusque dans les Vosges (BEAULIEU et REILLE, 1989). L'aire actuelle de *Cedrus* qui n'est plus indigène en Europe depuis le Quaternaire moyen (PAGANELLI, 1961) force évidemment à admettre, pour le pollen de ce taxon, une origine nord africaine.

Cette particularité biogéographique fait donc du pollen de *Cedrus* un excellent marqueur de l'apport lointain (BEAULIEU et REILLE, 1973), mais cet apport a nécessairement intéressé aussi des taxons indigènes tels *Artemisia* et *Pinus* pour lesquels il est alors impossible d'apprécier la part de l'apport lointain.

La perception de *Cedrus*, qui s'amoindrit pendant l'optimum Alleröd de *Pinus*, cesse à la fin du Tardiglaciaire ou au tout début du Postglaciaire : elle est simplement oblitérée par la production pollinique des forêts locales.

Le statut pollinique d'*Hippophae* est identique à celui de *Cedrus*, sa dernière apparition a lieu au tout début du Postglaciaire au Gourg Nègre (GNd). Seule l'amélioration climatique peut être rendue responsable de sa disparition. S'il est facile de concevoir une telle situation dans le Massif Central où *Hippophae* s'efface à la même époque, par une disparition pure et simple des biotopes qu'il affectionne (alluvions récentes, berges sans sol des torrents, terrains les plus maigres), la banalité actuelle de ces milieux dans les Pyrénées orientales qui devaient être très repandus au Tardiglaciaire, pose un problème écologique difficilement soluble. La question est encore soulignée par le fait que dans les séquences polliniques de la partie plus occidentale de la chaîne où *Hippophae* atteint au Tardiglaciaire des taux parfois voisins de 10 % qui indiquent sa présence locale (Barbazan, ANDRIEU, 1991), son effondrement est tardif: à Biscaye (MARDONES, 1982 ; REILLE, 1990d), il a lieu au milieu du Postglaciaire. *Hippophae rhamnoïdes* est connu de nos jours dans les Pyrénées dans une seule station aragonaise (WILLKOMM, 1893) qui a livré un diagramme pollinique encore incomplètement connu (MONTSERRAT, 1989) mais dans lequel le pollen d'*Hippophae* est continument rencontré du Tardiglaciaire à l'Actuel (MONTSERRAT, communication personnelle).

En l'absence de macrorestes qui seuls attesteraient une presénce locale, la présence d'*Hippophae rhamnoïdes* dans l'extrémité orientale des Pyrénées au Tardiglaciaire est douteuse. Un transport lointain aléatoire pourrait être, comme pour *Cedrus*, à l'origine des quelques occurrences rencontrées, l'absence de toute notation d'*Hippophae* dans le site du Laurenti reçoit ainsi une explication.

L'absence dans nos diagrammes (tous issus de prélèvements réalisés avec le carottier russe) de toute notation non exclusivement aléatoire de pollen d'arbres mésophiles autre que *Quercus* pendant la durée du Tardiglaciaire (sauf à La Borde où la redéposition de pollen d'âge interglaciaire est évidente, REILLE, 1990a) s'oppose à la régularité de leurs occurrences dans les diagrammes issus de prélèvements par sondage HILLER (Balcère, COHEN *in* VAN CAMPO et JALUT, 1967 ; Laurenti, JALUT, 1974 ; La Moulinasse, JALUT, 1973). L'origine intruse de ces apports mésophiles, se trouve donc partout objectivement démontrée et leur présence ne peut servir d'argument pour soutenir dans la région une exceptionnelle proximité des refuges (JALUT, 1974 ; JALUT et ANDRIEU, 1988 ; JALUT et VERNET 1989).

En revanche, la précocité des notations de *Quercus*, leur persistance pendant tout le Tardiglaciaire, traduit la banalité des refuges de ce taxon à la périphérie de la montagne.

La rareté du pollen de *Corylus* dans le Préboréal de Pinet est en contradiction avec son abondance dans les spectres issus de la grotte de Belvis (JALUT, 1974) toute proche, provenant de sédiments attribués au Dryas ancien (SACCHI, 1973). Le pollen de *Corylus* atteint en effet dans ces spectres des taux de 5,2 et 6,7 %. Cette remarque associée au fait que *Corylus* est absent des restes de charbon de bois rencontrés par VERNET (*in* JALUT *et al.*, 1975) dans la même couche de la grotte de Belvis met en question l'origine du pollen de *Corylus* dans ces niveaux archéologiques même si, selon l'auteur le chiffre de 6,7 % de pollen de *Corylus* «permet d'exclure l'hypothèse d'une contamination ou d'un apport lointain» (JALUT *et al.*, 1975).

Par ailleurs, la végétation préboréale que traduit le nouveau diagramme de Pinet ne permet pas de reconnaître l'intervention d'un refuge proche comme celui qu'ont cru identifier à Belvis les inventeurs de ce site, la dymanique préboréale y est identique et probablement pas plus précoce que dans les sites d'altitude plus élevée.

Comme dans le Massif Central, l'extension de *Quercus* précède celle de *Corylus*: c'est la méconnaissance de hiatus (VAN CAMPO et JALUT, 1969), l'utilisation abusive de données peu fiables ou de diagrammes trop peu détaillés (*ibid*, JALUT, 1974) qui a induit, même dans une réinterprétation récente dépourvue de données nouvelles, l'idée fausse d'un «développement synchrome des proportions de bouleau, du noisetier et des chênes» (JALUT et VERNET, 1989, p. 25).

La dominance absolue de *Pinus* à toutes les altitudes, au début du Préboréal, est responsable d'une modestie peut-être exagérée du type de végétation, que constituent les mégaphorbiées, à base mésophile.

C'est dans le site du Gourg Nègre, le plus ouvert aux influences méditerranéennes, que les indices d'une période «xérothermique» correspondant à l'optimum de *Corylus* sont les plus nets, puisque s'observent simultanément un optimum transitoire de *Quercus ilex*, dont la présence proche est attestée dans ce site depuis le début du Tardiglaciaire, et une localisation bien groupée d'occurrences de *Pistacia* dont le pollen est noté à cette époque dans le Massif Central, (BEAULIEU *et al.*, 1988). Dans ce site d'altitude élevée, le caractère transitoire de ces événe-

ments, illustre mieux que dans les sites franchement méditérranéens où la végétation en cause perdure jusqu'à nos jours (NICOL-PICHARD, 1987 ; PONS et REILLE, 1988) la brièveté de cet infléchissement climatique qui précède l'optimum conjoint des températures et des précipitations.

La constance des notations de *Quercus ilex*, dont la caractérisation pollinique par rapport aux *Quercus* à feuillage caduc n'est pas ambiguë (REILLE, 1971), dans le profil du Gourg Nègre, depuis le Tardiglaciaire, est à souligner et se rapproche beaucoup de la situation connue en plaine en Provence (TRIAT-LAVAL, 1978 ; NICOL-PICHARD, 1987).

Le fait qu'ancun reste de charbon de bois de ce taxon n'ait été trouvé dans les grottes de la région avant la fin de l'Atlantique (VERNET, 1980, p. 51) plaide en faveur d'une écologie rupicole (TRIAT-LAVAL, 1978 ; REILLE, 1990b), plutôt que de sa rareté démentie par l'analyse pollinique.

L'absence de *Tilia* avant une phase avancée de l'Atlantique est la preuve qu'aucun refuge proche de ce taxon, inconnu dans la région par ses charbons de bois (VERNET, 1980), n'a existé au Würm dans la région. La discrétion de son optimum pollinique à toutes les altitudes est une particularité de la végétation régionale dont le climat n'est pas responsable. En effet, dans des régions à climat bien plus rude que celui de l'extrémité orientale des Pyrénées, à tendance continentale accusée, comme le Jura ou les Alpes du Nord (REILLE, s.p.) et même le Massif Central, les taux de *Tilia* évoquent un rôle au moins égal de *Quercus* et *Tilia* dans la chênaie, voire une réelle tiliaie infiltrée de *Quercus*.

C'est seulement à Pinet qu'est enregistrée l'évidence d'une végétation à *Taxus* qui connaît son optimum dans l'Atlantique, et a laissé dans la proche grotte de Dourgne, des restes calcinés datés de 6.850 ± 140 à 6.170 ± 100 (VERNET, 1980).

Dans tous les autres sites, *Taxus* est absent ou exceptionnellement noté dans l'Atlantique (à Balcère, la localisation au Tardiglaciaire, au Préboréal et au Boréal de quelques occurrences de *Taxus* notées dans le diagramme de COHEN (1969), semblent, en raison de cette position extraordinaire, devoir être attribuées à des erreurs de détermination plutôt qu'à des pollutions accidentelles). Cette végétation à *Taxus* n'a probablement pas dépassé l'altitude de 1.000 m.

Le déterminisme anthropique de l'expansion de *Fagus* partout dans la région, a déjà été souligné (JALUT, 1981) mais les nouvelles données permettent de moduler l'opinion de son auteur : «nous pouvons affirmer qu'à son début, vers 5.000 B.P. environ et jusqu'à 3.800-3.900 B.P., le hêtre se développe de façon spontanée et très modérée au sein de la sapinière». (JALUT, 1984, p. 170). En effet, nulle part mieux qu'à Pinet et au Gourg Nègre, l'apparition de *Fagus*, sa dispersion régionale, ne peuvent être analysées aussi en détails. Dans les diagrammes de Pinet, le pollen de *Fagus*, rare avant le landnam bien caractérisé, daté de 5.260 ± 140 B.P. (REILLE, 1991b) est régulièrement rencontré au-dessus alors que persistent dans les spectres les marqueurs de l'anthropisation (JALUT et VERNET, 1989 ; REILLE, 1991b).

La situation est identique au Gourg Nègre où le pollen de *Fagus* n'est régulièrement rencontré à partir de 4.490 ± 210 que postérieurement aux premières notations conjointes de céréales et *Plantago lanceolata*. Les faits conduisent donc à croire que partout dans la région, même la dispersion de *Fagus* a pour cause un déterminisme anthropique et que cet arbre montagnard ne s'est développé nulle part «de façon spontanée et très modérée au sein de la sapinière». Le retard de cette dispersion par rapport au Massif Central où elle s'accomplit quelque mille ans plus tôt, pourrait faire douter de la présence de proches refuges würmiens de *Fagus* car les notations de ce taxon, antérieures à une période de landnam, sont rencontrées à Pinet, précisément dans le site le plus proche des avant postes du Massif Central, que sont la Montagne Noire et les monts le Lacaune (BEAULIEU *et al.*, 1988) et pourraient aussi bien être attribuées à des apports lointains accidentels. Pourtant 2 restes calcinés attribués à *Fagus* (VERNET *in* JALUT *et al.*, 1975) ont été découverts dans une couche de la grotte de Belvis dont la datation à partir de charbons de bois de natures diverses a donné l'âge de 12.270 ± 280 B.P. (VERNET et JALUT, 1989, p. 35). Comme cela a déjà été montré pour l'histoire de *Quercus* et *Corylus*, Belvis n'a donc pas joué pour *Fagus* le rôle que l'on prête aux «refuges» comme base de départ du boisement. C'est précisément à Pinet que l'expansion et l'optimum de *Fagus* sont les plus tardifs vers 2.000 B.P. (Reille, 1990a et 1991b).

Ce long retard de *Fagus* sur *Abies* qui se rencontre aussi dans les Alpes du sud (BEAULIEU ET REILLE, 1983) est surprenant dans des régions à climat aussi lumineux alors que cette caractéristique est de nos jours partout défavorable à *Abies*, le plus exigeant en nébulosité. La solution aux asynchronismes de l'expansion de *Fagus* ne peut être recherchée que dans les

périodes interglaciaires ou interstadiaires totalement privées d'action humaine sur le milieu forestier, donc antérieures à l'Holocène. Or cette recherche est rendue possible grâce à la comparaison des deux longues séquences continentales des Echets (267 m) près de Lyon (BEAULIEU et REILLE, 1984a) et du lac du Bouchet (1.200 m) dans le Massif Central (REILLE et BEAULIEU, 1990), sites qui ne sont distants que de 200 km.

Les deux sites, que séparent presque 1.000 m de dénivellée sont de nos jours, l'un dans l'étage collinéen et la végétation climacique (CLERC, 1988) d'où *Fagus* est exclu est une chênaie, l'autre dans l'étage montagnard et la végétation climacique (BEAULIEU *et al.*, 1984) est la hêtraie ou la hêtraie sapinière. L'histoire révélée par ces longues séquences polliniques nous apprend que pendant les interstades tempérés de Préwürm (BEAULIEU et REILLE, 1984 b) et singulièrement au cours du St-Germain 1, *Fagus*, de nos jours arbre montagnard par excellence dans toute cette région de sud de l'Europe, formait des forêts à 200 m d'altitude et était absent à 1.200 m. A moins d'admettre que le *Fagus* de cette époque avait des exigences écologiques différentes de celles de l'actuel *Fagus silvatica*, ce qui est bien peu probable pour un taxon arboréen au regard de la courte période en cause (moins de 100.000 ans) et puisque les caractéristiques climatiques de l'époque considérée étaient peu différentes de celles de l'Holocène (GUIOT *et al.*, 1989), force est d'admettre qu'un facteur écologique nouveau est intervenu dans la diffusion et l'extension de *Fagus*. Ce facteur écologique propre à l'Holocène ne peut avoir été que l'action humaine. *Fagus* serait donc un arbre naturel de l'étage collinéen que l'action humaine aurait artificiellement poussé et maintenu dans l'étage montagnard. Cette audacieuse interprétation explique la persistance dans la vallée du Rhône, à moins de 200 m d'altitude, de quelques lambeaux de hêtraie qui ont toujours posé problème aux phytogéographes (GUINIER, 1956 ; LAPIERRE, 1966) et rend compte de l'asynchronisme observé de l'expansion de *Fagus* dans les montagnes du sud de l'Europe, qui doit tout aux vicissitudes de l'action humaine. Comment expliquer autrement la différence d'âge de plus de 1.000 ans dans l'expansion de *Fagus* entre le Massif Central et les Pyrénées, alors que «les mêmes refuges ont pu servir à la fois à ce système montagneux et au Massif Central» (BEAULIEU *et al.*, 1988, p. 24) ? Comment admettre que le même déclencheur climatique, s'il était le seul en cause, n'ait pas agi semblablement dans deux régions montagneuses aussi proches ?

Les intenses déboisements qui ont marqué tout le Subatlantique sont la cause de modifications artificielles dans l'étagement de la végétation qui affectent toutes les formations forestières. *Abies* est comme toujours le plus touché et la destruction de la sapinière profite à *Pinus uncinata*. Cette subtitution forestière qui a commencé au Laurenti pendant le Subboréal occupe ailleurs toute la durée du Subatlantique. Elle est parfois extrêmement récente comme dans le site du Fournas. Le diagramme indique en effet, que la vaste forêt de *Pinus uncinata* qui atteint autour de ce site, l'altitude exceptionnellement basse de 1.500 m, et dont quelques individus isolés se développent même sur la tourbière, n'est implantée là, à la place de la sapinière climacique, que depuis quelques décennies seulement.

Semblablement, l'histoire nous apprend que les quelques sapins qui surplombent le lac de Balcère et ceux qui se trouvent dans la haute vallée du Galbe en pleine forêt de *Pinus uncinata*, ne sont pas «un lambeau de végétation montagnarde dans la zone subalpine» (JALUT, 1974, p. 28), ils sont à leur place naturelle et c'est au contraire, la définition même de ces étages de végétation à partir des seules bases floristiques qui est à mettre en cause (REILLE, 1990a et b).

Au compte des modifications récentes peut être attribuée aussi l'introduction de *Pinus uncinata* sur la tourbière de Pinet (880 m) sous la forme d'un petit peuplement forestier qui depuis longtemps (GAUSSEN, 1925) excite la curiosité des phytogéographes qui ont imaginé, pour expliquer sa présence, l'hypothèse d'une persistance *in situ* depuis l'époque glaciaire (GAUSSEN, 1929) avec laquelle les résultats de l'analyse pollinique sont incompatibles (REILLE, 1990b et 1991b).

BIBLIOGRAPHIE

ALLEE, P. & DENEFLE, M. (1989). La Coma del Tech, un exemple de ravinement protohistorique dans les Pyrénées Orientales. Bulletin de l'Association des Géographes Français, Paris. 1, 57-72.

ANDRIEU, V. (1987). Le paléo-environnement du piémont nord-pyrénéen occidental de 27.000 B.P. au Postglaciaire: la séquence de l'Estarrès (Pyrénnées-Atlantiques, France) dans le bassin glaciaire d'Arudy. Comptes Rendus de la Académie des Sciences, Paris 304, sér. 11 (2), 103-108.

ANDRIEU, V. (1991). Dynamique du paléoenvironnement de la vallée montagnarde de la Garonne (Pyrénées centrales, France) de la fin des temps glaciaires à l'actuel. Thèse, Université de Toulouse 2, 330 p.

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 358p., 21 figure, 43 diagr.

BEAULIEU, J.-L. de & REILLE, M. (1973). L'interprétation des spectres polliniques de périodes froides : à propos du cèdre au Quaternaire en Europe. IXè congrés International I.N.Q.U.A., Christchurch.

BEAULIEU, J.-L. de & REILLE, M. (1978). Quelques moyens de sondages en usage chez les pollenanalystes : Etude comparative de diagrammes. Annales des Mines de Belgique. 6e livraison, 137-145.

BEAULIEU, J.-L. de & REILLE, M. (1983). Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes alpes, France). Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques. Ecologia Mediterranea IX (3-4), 19-36.

BEAULIEU, J.L. de & REILLE, M. (1984a). A long Upper Pleistocene pollen record from Les Echets, near Lyon, France. Boreas 13, 111-132.

BEAULIEU, J.L. de & REILLE, M. (1984b). The pollen sequence of Les Echets (France) : a new element for the chronology of the Upper Pleistocene. Géographie physique et Quaternaire, 38 (1), 3-9.

BEAULIEU, J.-L. de & REILLE, M. (1986). The problem of abrupt climatic changes in the Würm Pleniglacial : the example of les Echets (France). SIO reference 86-8, 102-103.

BEAULIEU, J.-L. de & REILLE, M. (1989). A new pollen sequence at La Grande Pile (Vosges, France). Terra abstracts 1 (1), 65-66.

BEAULIEU, J.-L. de, PONS, A. & REILLE, M. (1984). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation des monts du Velay (Massif Central, France). Diss. Bot., 72 (Festschrift Max Welten), 45-70.

BEAULIEU, J.-L. de, PONS, A. & REILLE, M. (1985). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Monts d'Aubrac (Massif Central, France). Revue de Palaeobotanique et Palynologie, 44, 37-80. Elsevier Science Publications B.V., Amsterdam.

BEAULIEU, J.-L. de, PONS, A. & REILLE, M. (1987). History of vegetation, climate and human action in the French Massif-Central over the last 15.000 years. IGCP 158 Palaohydrological changes in the temperate zone in the last 15.000 years. Lund University, Department of Quaternary Geology (27). Symposium at HÖÖr, Sweden, 18-26 May 1987. Abstracts of lectures and posters. Edit. by M.-L. GAILLARD.

BEAULIEU, J.-L. de, PONS, A. & REILLE, M. (1988). Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. Cahiers de Micropaléontologie N.S., 3 (4), 5-36.

BEHRE, K.-E. (1981). The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. Pollen et Spores, 23, 225-245.

BEUG, H. J. (1975). Man as factor in the vegetational history of the Balkan Peninsula. In «Problems of Balkan flora and vegetation». Proceeding of the 1st international Symposium on Balkan flora and vegetation, Varna 1973. Sofia, p. 72-77.

CLERC J., 1988. Recherches pollenanalytiques sur la paléoécologie tardiglaciaire et holocène du Bas-Dauphiné. thèse ès Sciences, Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix-Marseille, 179 p., 14 diag.

CAUWET-MARC, A.-M., CLAUSON, G., JALUT, PLANCHAIS, N. & SUC, J.-P. (1985). Groupements végétaux actuels et passés des Pyrénées Orientales. Aspects géologiques. IXè symposium A.P.L.F. livret de l'excursion. du 4 octobre 1985.

COHEN, J. (1969). Diagramme pollinique du lac de Balcère. in VAN CAMPO et JALUT.

COUTEAUX, M. (1977). A propos de l'interprétation des analyses polliniques de sédiments minéraux, principalement archéologiques. In Approche écologique de l'homme fossile (ed. H. Laville & J. Renault-Miskovsky), 259-276. Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire, 47 (suppl.).

DUBY, G. & WALLON, A. (1976). Histoire de la France rurale. 3.569 p. Seuil édit. Paris.

DUBOIS, G. & DUBOIS, C. (1946). L'analyse pollinique de la tourbière de Pinet à Roquefeuil (Aude). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris 222, 455-456.

EL-MOSLIMANY ANN, P. (1987). The late Pleistocene climates of the Lake Zeribar region (Kurdistan, Western Iran) deduced from the ecology and pollen production of non-arboreal vegetation. Vegetatio, 72, 131-139.

EVIN, J. (1987). Carbone 14. Géologie de la préhistoire. Géopré, Paris, 1040-1060.

GAUSSEN, H. (1925). Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Thèse Paris, 529p.

GOEURY, C. (1988). Acquisition, gestion et représentation des données de l'analyse pollinique sur micro-ordinateur. Actes Xe Symposium APLF, Bordeaux, 28 sept.-2oct. 1987. Institut Français de Pondichéry, Travaux de la Section Sciences et Techniques XXV, 405-416.

GOEURY, C. & 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, XXX, 73-89.

GUENET, P. (1986). Analyse pollinique de la tourbière de Chambedaze et recherches pollenanalytiques dans les Monts Dore et le Cézallier (Massif Central, France). Thèse Aix-Marseille, 107 p., 15 diag. h.t.

GUINIER, P. (196). Le hêtre de la forêt de Valbonne est une relique glaciaire. Rev. forest. fr., 5, 325-329.

GUIOT, J., PONS, A., BEAULIEU, J.L. de & REILLE, M. (1989). 140,000 year continental climate reconstruction from two European pollen records. Nature, 338, 309-313.

HERAIL, G. & JALUT, G. (1986). L'obturation de Sost (Haute Garonne): données nouvelles sur le paléoenvironnement de la phase de progression du glacier würmien dans les Pyrénées centrales. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris 303, 2 (8), 743-748.

JALUT, G. (1973). Analyse pollinique de la tourbière de La Moulinasse, versant nord oriental des Pyrénées. Pollen et Spores, XV (3-4), 471-509.

JALUT, G. (1974). Evolution de la végétation et variations climatiques, durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Toulouse III, 181p.

JALUT, G. (1981). L'action de l'homme sur la forêt montagnarde des Pyrénées ariégeoises et orientales depuis 4 000 B.P. d'après l'analyse pollinique. Actes du 106ème Congrés National des Sociétés Savantes, Perpignan, Géographie, Etudes géographiques sur les Pyrénées, 163-172.

JALUT, G. (1988). Les principales étapes de l'histoire de la forêt pyrénéenne française depuis 15.000 ans. Monografias del Instituto pirenaico de ecologia, Jaca (4), 609-615.

JALUT, G. & ANDRIEU, V. (1988). Syntheses for type regions Fv2, Fn 2 and Fn 3 in France on the northern slope of the Pyrenees. IGCP Project 158b. Cracovie 15-21 Juin 1988.

JALUT, G. & VERNET, J.-L. (1989). Pays de Sault : Espaces, Peuplement, Populations. Ed. C.N.R.S., Paris, 23-41.

JALUT, G., DELIBRIAS, G., DAGNAC, J., MARDONES, M. & BOUHOURS, M. (1982). A palaeoecological approach to the last 21000 years in the Pyrénées : the peatbog of Freychinède (alt. 1350 m, Ariège, South France). Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology, 40, 321-359.

JALUT, G., SACCHI, D. & VERNET, J.-L. (1975). Mise en évidence d'un refuge tardiglaciaire à moyenne altitude sur le versant nord-oriental des Pyrénées (Belvis, alt. 960 m, Aude). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, sér. D, 280, 1781-1784.

KELLER, P. (1929). Analyse pollinique de la tourbière de Pinet. Archives de Botanique, 3 (4), 57-63.

LAPIERRE, M. (1966). Une localisation peu connue du hêtre à basse altitude sur les conllines calcaires en bordure de la vallée du Rhône. Rev. forest. fr., 1, 41-45.

MARDONES, M. & JALUT, G. (1983). La tourbière de Biscaye (Alt. 409 m, Hautes Pyrénées), approche paléoécologique des 45 000 dernières années. Pollen et Spores, XXV (2), 163-212.

MONTSERRAT, J. (1989). Diagramme pollinique de la Paul de Bubal. Livret guide de l'excursion AFEQ 4-7 mai 1989 (p. 31) et communication orale.

MUNAUT, A.V. (1967). Recherches paléo-écologiques en basse et moyenne Belgique. Acta Geographica Lovan., 6, 191.

NICOL-PICHARD, S. (1987). Analyse pollinique de sédiments tardi et postglaciaires de Tourves (Var) en Provence orientale. Ecologia Mediterranea, XIII (1,2), 29-42.

OLDFIELD, F. (1964). Late-Quaternary deposits at Le Moura, Biarritz, South-West France. New Phytologist, 63, 74-409.

PAGANELLI, A. (1961). Gioranle Botanico Italiano, 69, 109-117.

PENALBA, M.C. (1989). Dynamique de végétation tardiglaciaire et holocène du centre-nord de l'Espagne d'après l'analyse pollinique. Thèse de l'Université d'Aix-Marseille III, 163p.

PONEL, P. (1989). Première contribution paléoentomologique à la connaissance de l'évolution climatique lors de la sortie du dernier Glaciaire en France. C. R. Acad. Sci., Paris, 309, sér. III, 149-155.

PONS, A. & REILLE, M. (1988). The Holocene and upper pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 66, 243-263.

PONS, A., REILLE M., BEAULIEU, J.-L. de DELIBRIAS, G. & EVIN, L. (1988). Relations entre datations 14C et analyse pollinique: l'exemple de l'intervalle 6.000-4.000 B.P. dans le Massif Central. Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du Quaternaire, 1, 35-42.

PONS, A., BEAULIEU, J.-L. de, GUIOT, J. & REILLE, M. (1987). The younger Dryas in Southwestern Europe: An Abrupt Climatic change as evidenced from pollen records. In. Abrupt Climatic Change -Evidence and Implications p. 195-209. D. Reidel Publishing Co., Holland Berger/Labeyrie edit.

REILLE, M. (1971). Détermination palynologique de grains de pollen isolés de chêne vert. Comptes-rendus de l'Association des Palynologues de Langue Française, Paris 7 pp.

REILLE, M. (1975). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne Corse. Thèse ès Sciences: 206, 44 diagr. 5 pl. Aix-Marseille.

REILLE, M. (1977). Analyse pollinique de la tourbière du plateau d'Ovace (Montagne de Cagna, Corse). Ecologia Mediterranea, 3, 159-166.

REILLE, M. (1987). L'histoire de la végétation de Margeride (Massif Central, France) depuis quelque cent siècles révélée par l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. Revue du Gévaudan, 2, 17-25.

REILLE, M. (1988a). Analyse pollinique des premières carottes sous lacustres de lacs de haute altitude en Corse. C. R. Acad. Sci., Paris, 306, Série III, 617-620.

REILLE, M. (1988b). Nouvelles analyses polliniques de la tourbière de la Moulinasse: versant nord oriental des Pyrénées (France). L.B.H.P. Oct. 1988., 21p.

REILLE, M. L'origine de la station de pin à crochets de la tourbière de Pinet (Aude) et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura (sous presse)

REILLE, M. (1990a) La tourbière de La Borde (Pyrénées orientales, France) : Un site clé pour l'étude du Tardiglaciaire sud européen. C.R. Acad. Sci. Paris, 310, série II, 823-829.

REILLE, M. (1990b). Leçons de palynologie et d'analyse pollinique. Ed. CNRS, Paris, 206 p.

REILLE, M. (1990c). Nouvelles recherches pollenanalytiques à Freychinède, Pyrénées ariégeoises, France. Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, Novembre 1990, 10 pages, 1 tableau, 4 diag. h.t.

REILLE, M. (1990d). Nouvelles recherches pollenanalytiques dans la région de Lourdes (Hautes Pyrénées). Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, déc. 1990, 17 p., 4 diag. h.t.

REILLE, M. (1991a). Exemples de quelques séquences polliniques polluées par de la matière organique intruse. Conséquences pour l'histoire de la végétation des Pyrénées (France). Palynosciences n°1, 113-138.

REILLE, M. (1991b). L'origine de la station de Pin à crochets de la tourbière de Pinet (Aude) et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura. Bull. Soc. Bot. Fr. 138, Lettres bot., (2), 123-148.

REILLE, M. & BEAULIEU, J.-L. de (1988a). History of the Würm and Holocene vegetation in western Velay (Massif Central, France) : a comparison of pollen analysis from three corongs at Lac du Bouchet. Review of Palaeobotany and Palynology, 54, 233-248.

REILLE, M. & BEAULIEU, J.-L. de (1988b). La fin de l'Eémien et les interstades du Préwürm mis pour la première fois en évidence dans le Massif Central français par l'analyse pollinique. C. R. Acad. Sci., Paris, 306, Sér. II, 1205-1210.

REILLE, M. & BEAULIEU, J.L. de (1990). Pollen analysis of a long upper Pleistocene continental sequence in a Velay maar (Massif Central, France). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 80, 35-48.

REILLE, M., BEAULIEU, J.-L. de & PONS, A. (1985). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation du Cézallier, de la Planèze de St-Flour et de la Margeride (Massif Central, France). Pollen et spores XXVII (2), 209-270.

REILLE, M. & DUPLESSY, J.C. (1990). Tardiglaciaire et Holocène au Pays Basque français : histoire de la végétation et chronologie dans une nouvelle séquence du Moura. International Conference, Victorial-Gasteiz, 3-5 mai 1990, Abstracts p.159, Universidade del Pais Vasco.

SAADI, F. & BERNARD, J. Rapport entre la pluie pollinique actuelle, le climat et la végétation dans les steppes à *Artemisia* et les milieux limitrophes au Maroc. Palaeoecology of Africa, sous presse

TRAUTMANN, W. (1954). Zur Unterscheidung fossiler Spaltöffnungen der mitteleuropaïschen Conifer. Flora, 140, 523-533.

TRIAT-LAVAL, H. (1978). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sciences. Aix-Marseille, 343p., 29 diag.

TURNER, C. & HANNON, G.E. (1988). Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. Phil. Transactions of the Royal Society of London. B 318, 451-485.

VERNET, J.-L. (1980). La végétation du Bassin de l'Aude, entre Pyrénées et Massif-Central, au Tardiglaciaire et au Postglaciaire d'après l'analyse anthracologique. Review of Palaeobotany and Palynology, 30, 33-55.

VAN CAMPO, M. & JALUT, G. (1969). Analyse pollinique de sédiments des Pyrénées orientales, lac de Balcère (1764 m). Pollen et Spores, 11, 117-126.

WATTS, W. (1986). Stages of climatic changes from full Glacial to Holocene in northwest Spain, southern France and Italy; a comparison of the Atlantic coast and the Mediterranean Basin. *In* Current Issues in Climate Research. Proceedings of the EC Climatology Programme Symposium, Sophia Antipolis, France, October 1984. Ed. A. Ghazi and R. Fantechi, D. Reidel Publ., Dordrecht, p. 101-112.

WILLKOMM, M. (1893). Prodromi Florae Hispanicae Stuttgartiae.

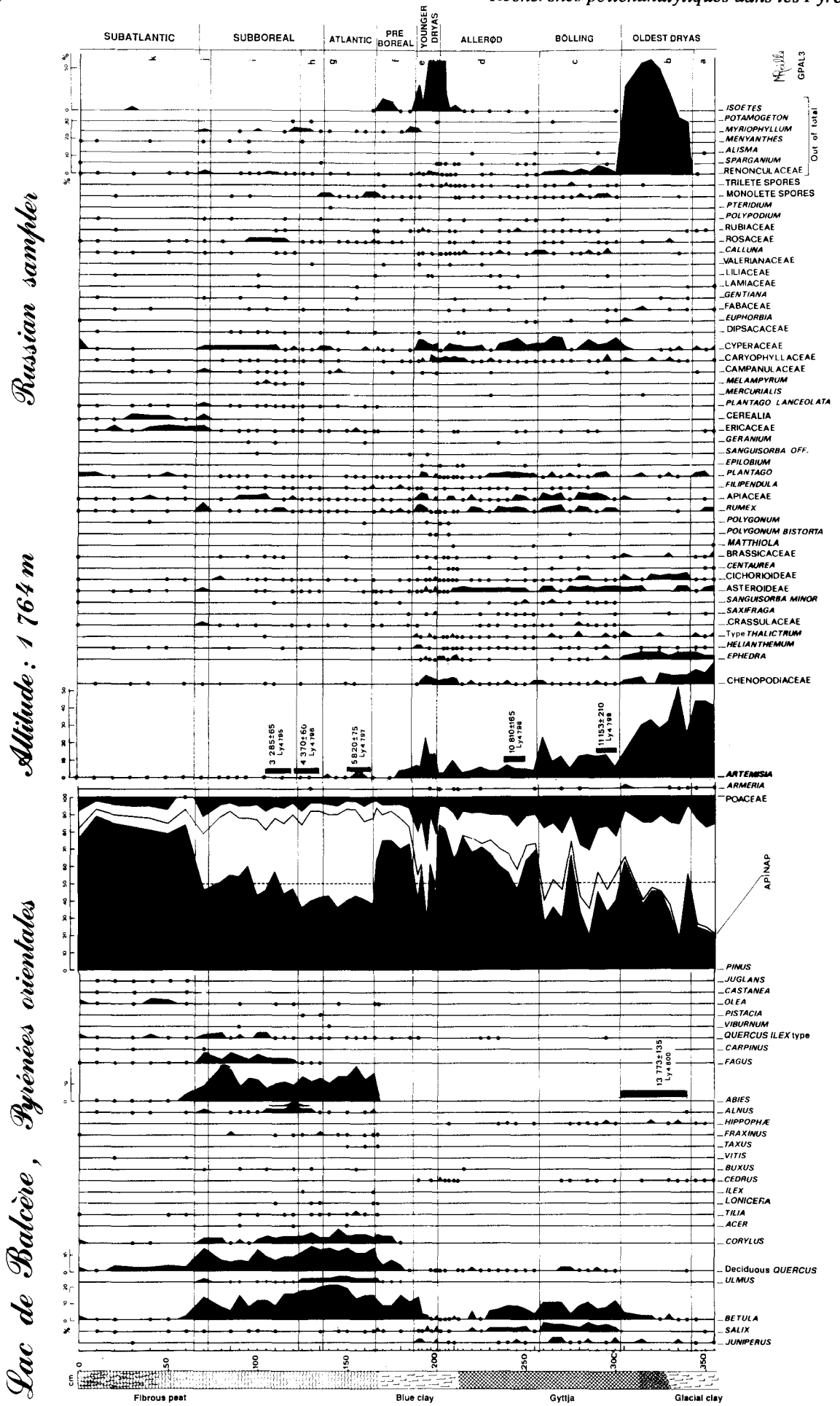


Figure 2.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Lac de Balcère"

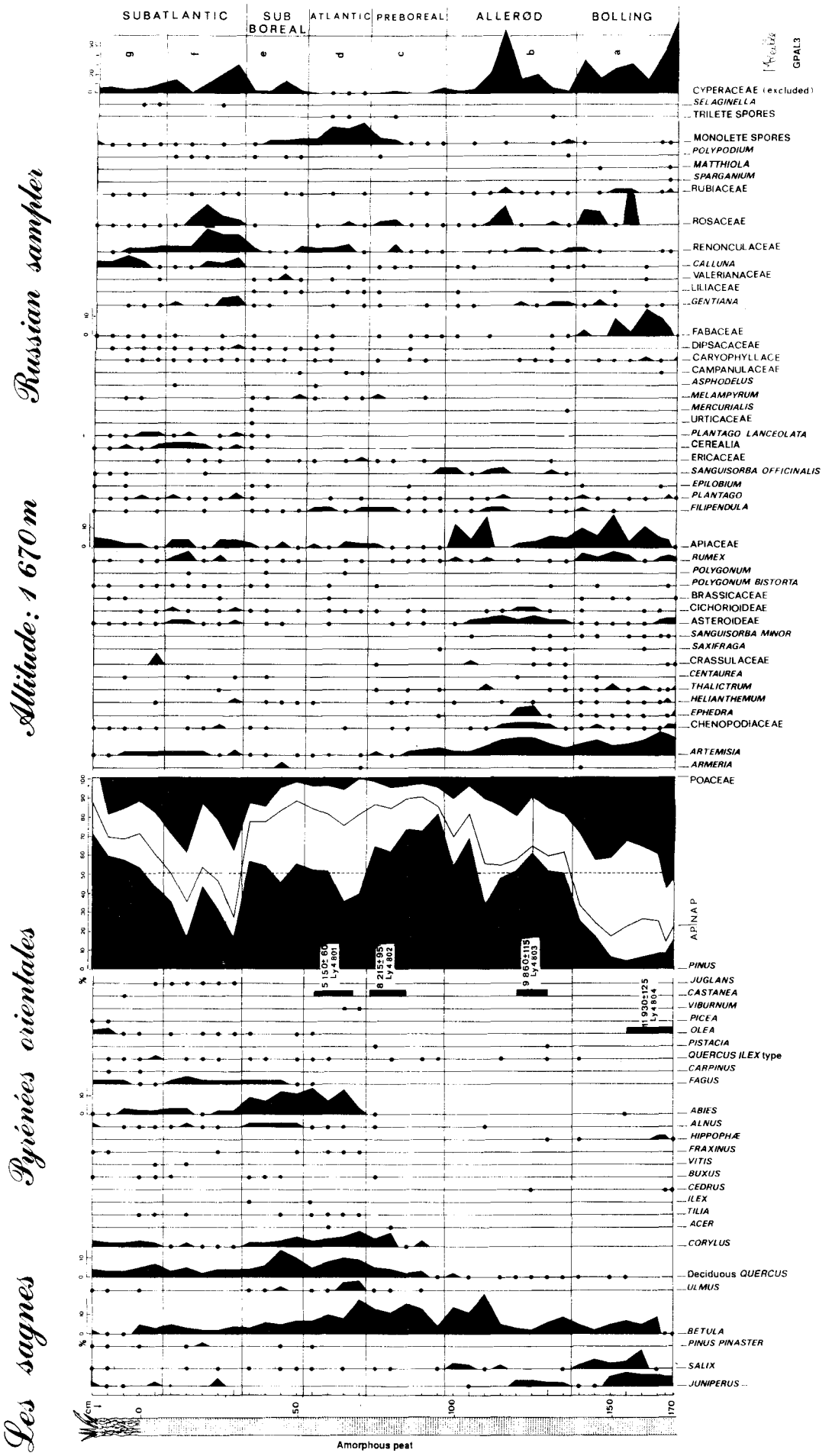


Figure 3.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Les Sagnes de Balcère"

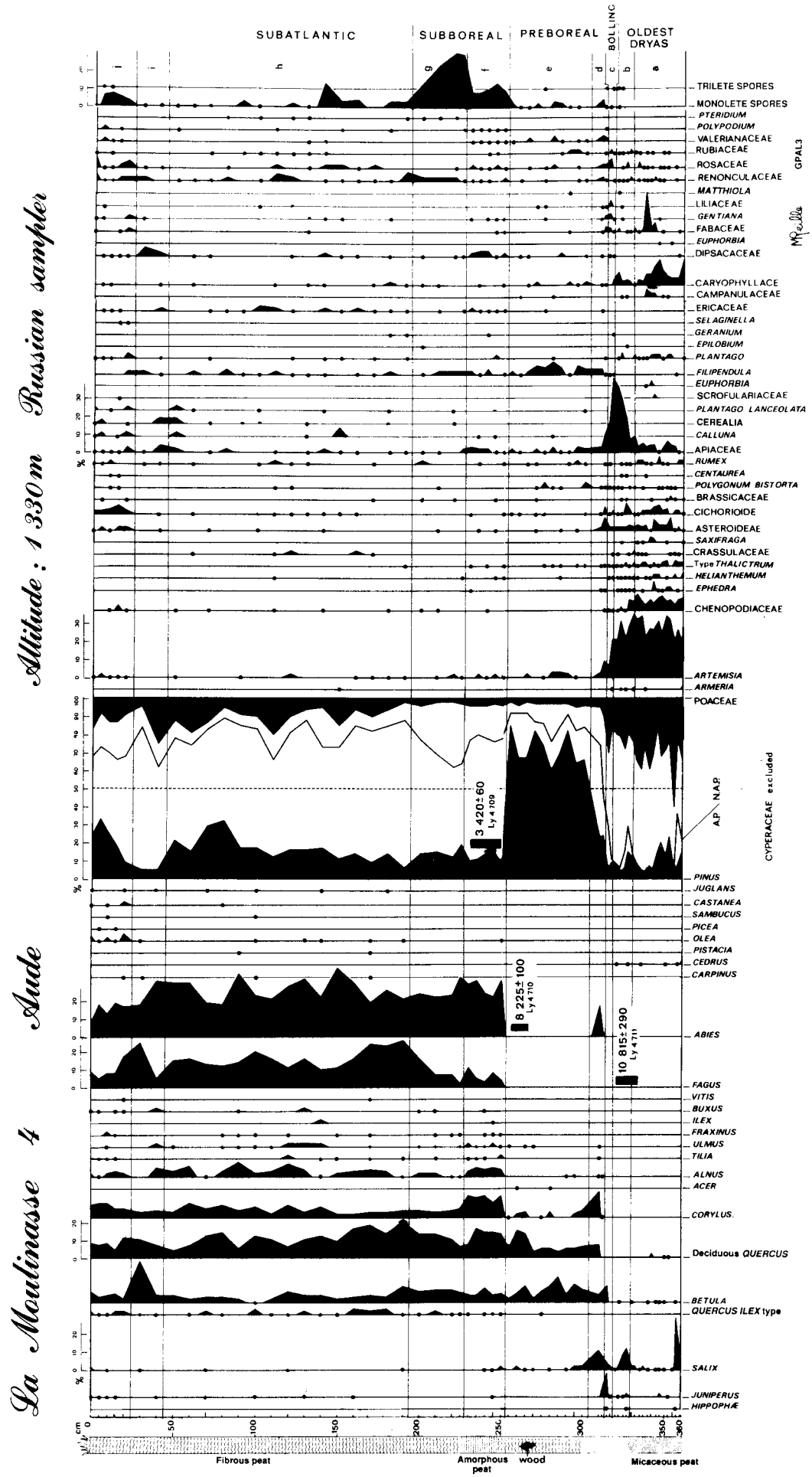


Figure 4.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "La Moulinasse 4"

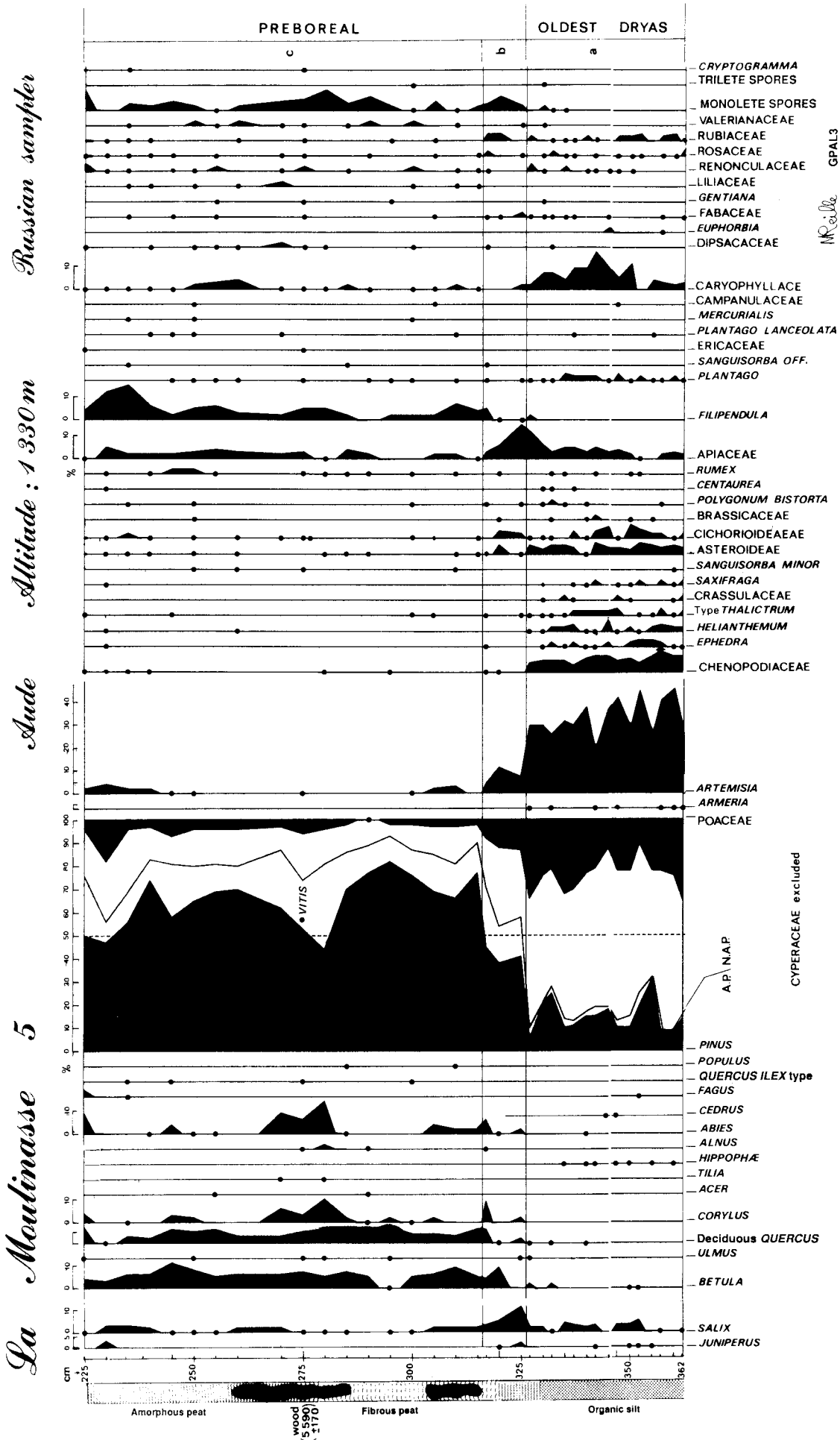


Figure 5.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "La Moulinasse 5"

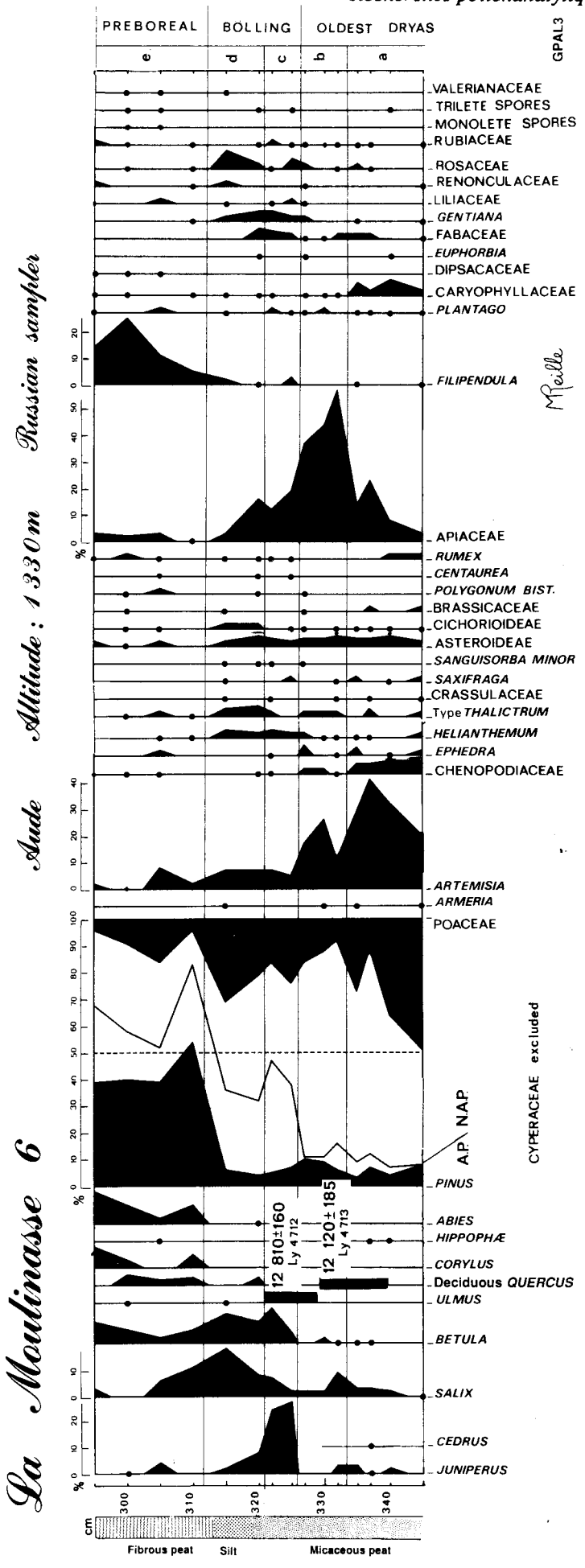


Figure 6.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "La Moulinasse 6"

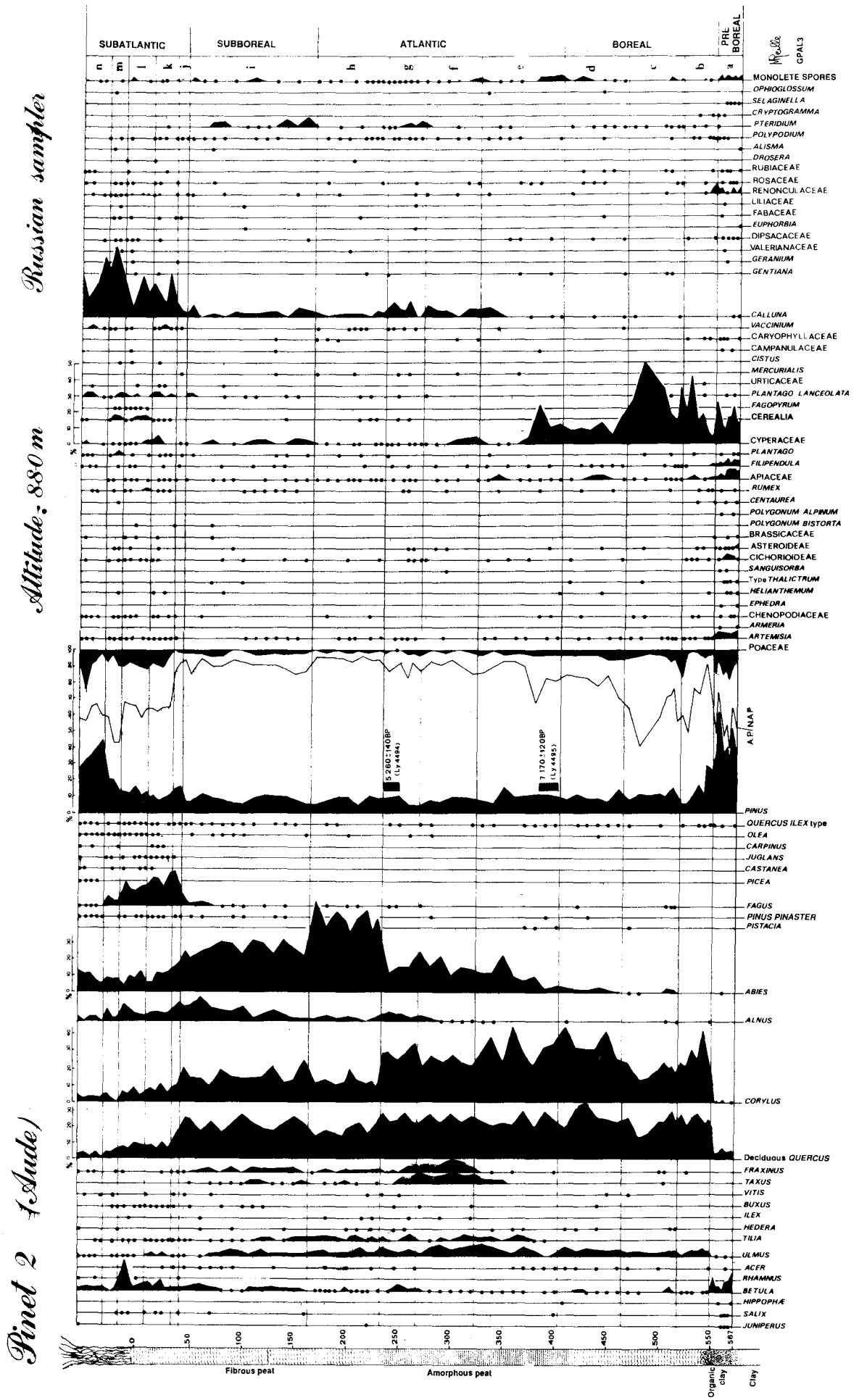


Figure 7,- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Pinet 2"

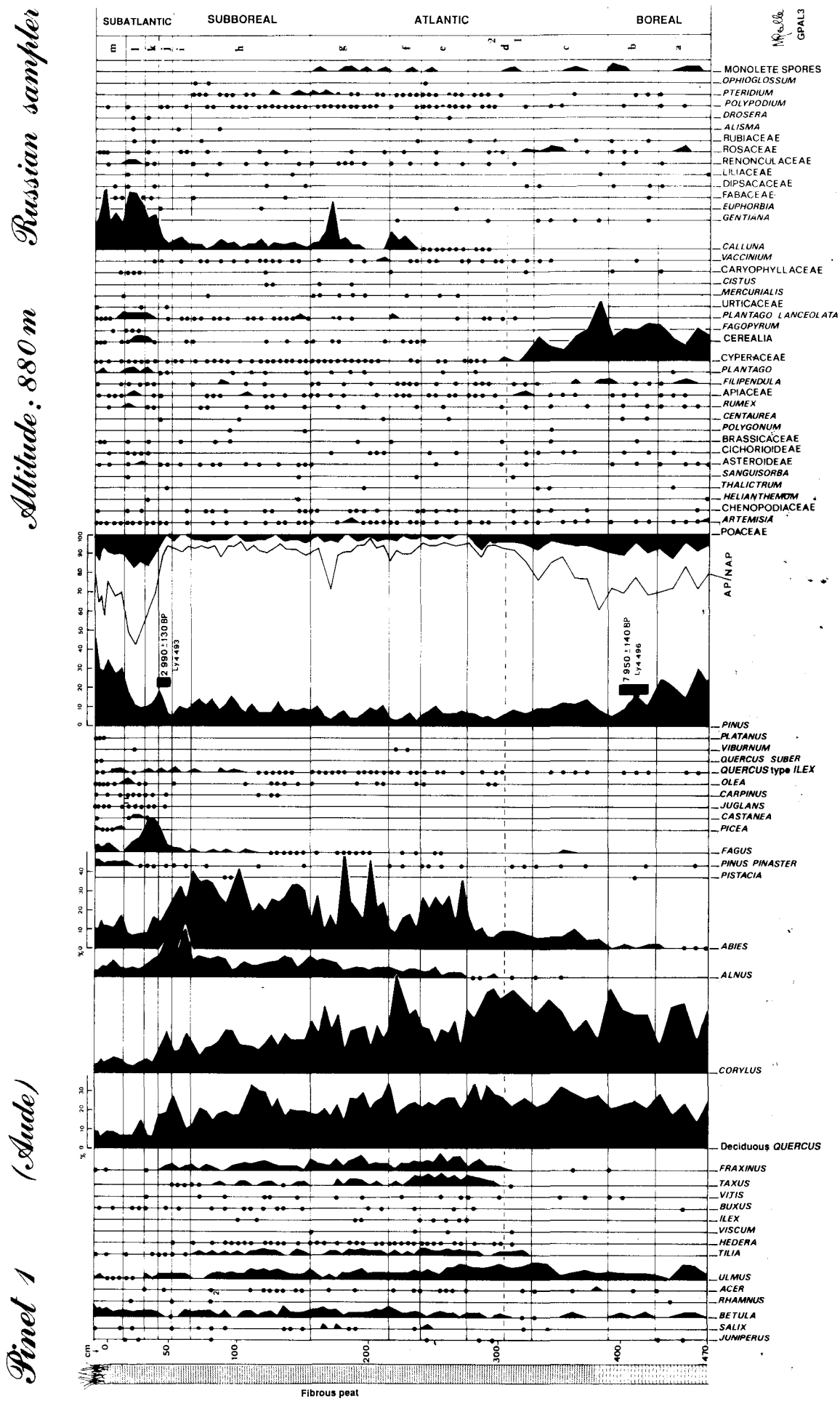


Figure 8.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Pinet 1"

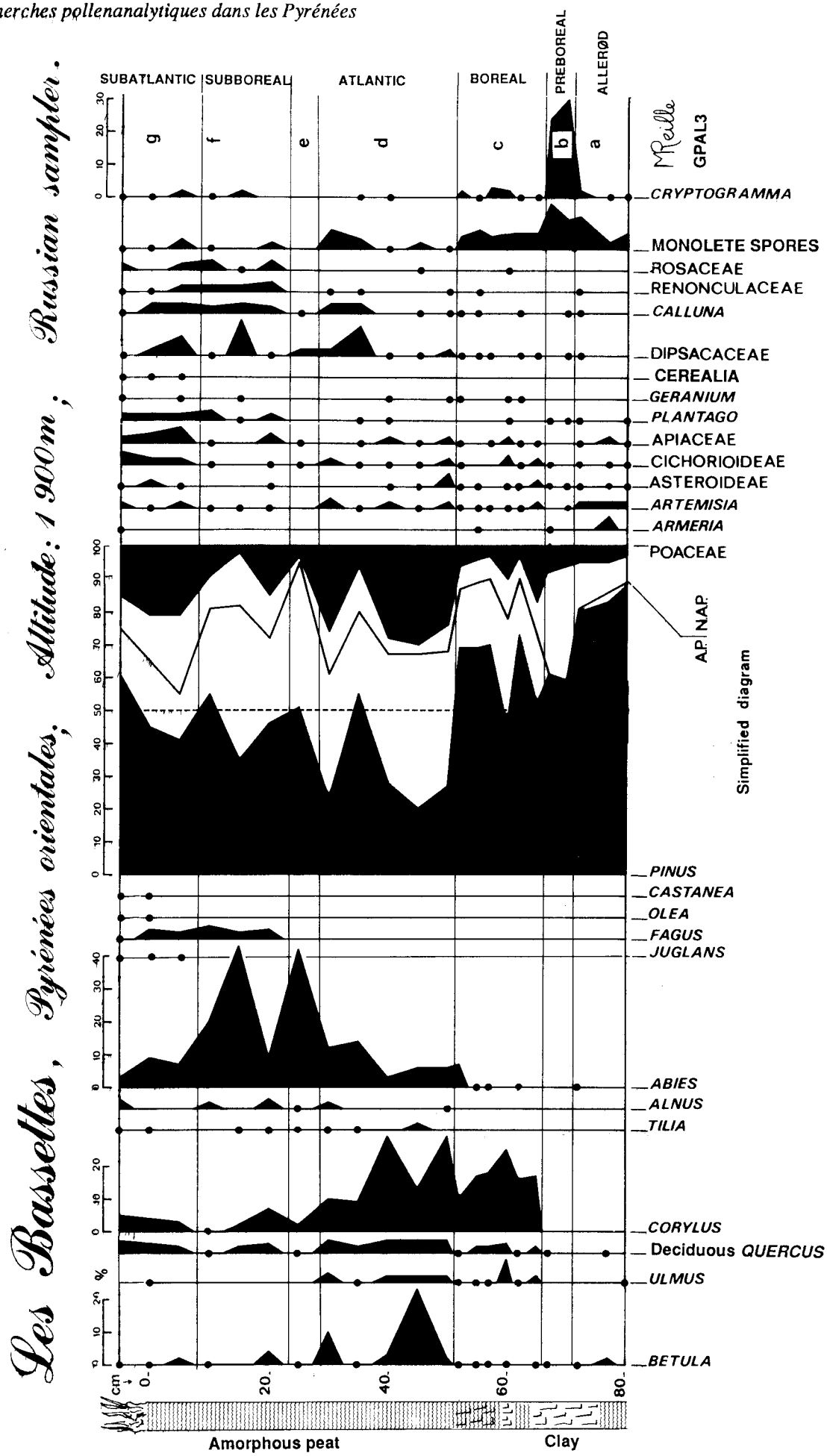


Figure 9.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Les Bassettes"

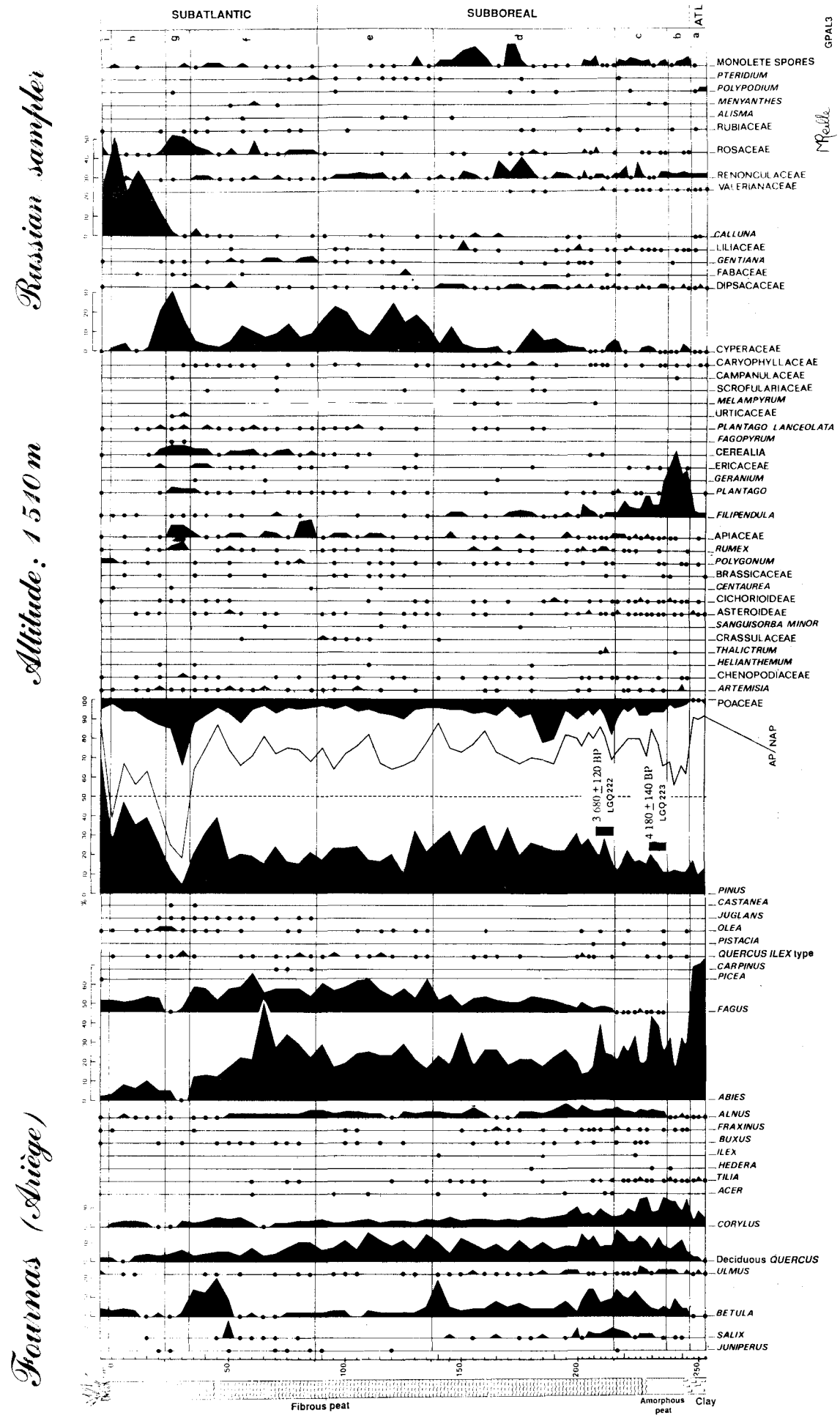


Figure 10.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Ruisseau du Fournas" (les Mouillères)

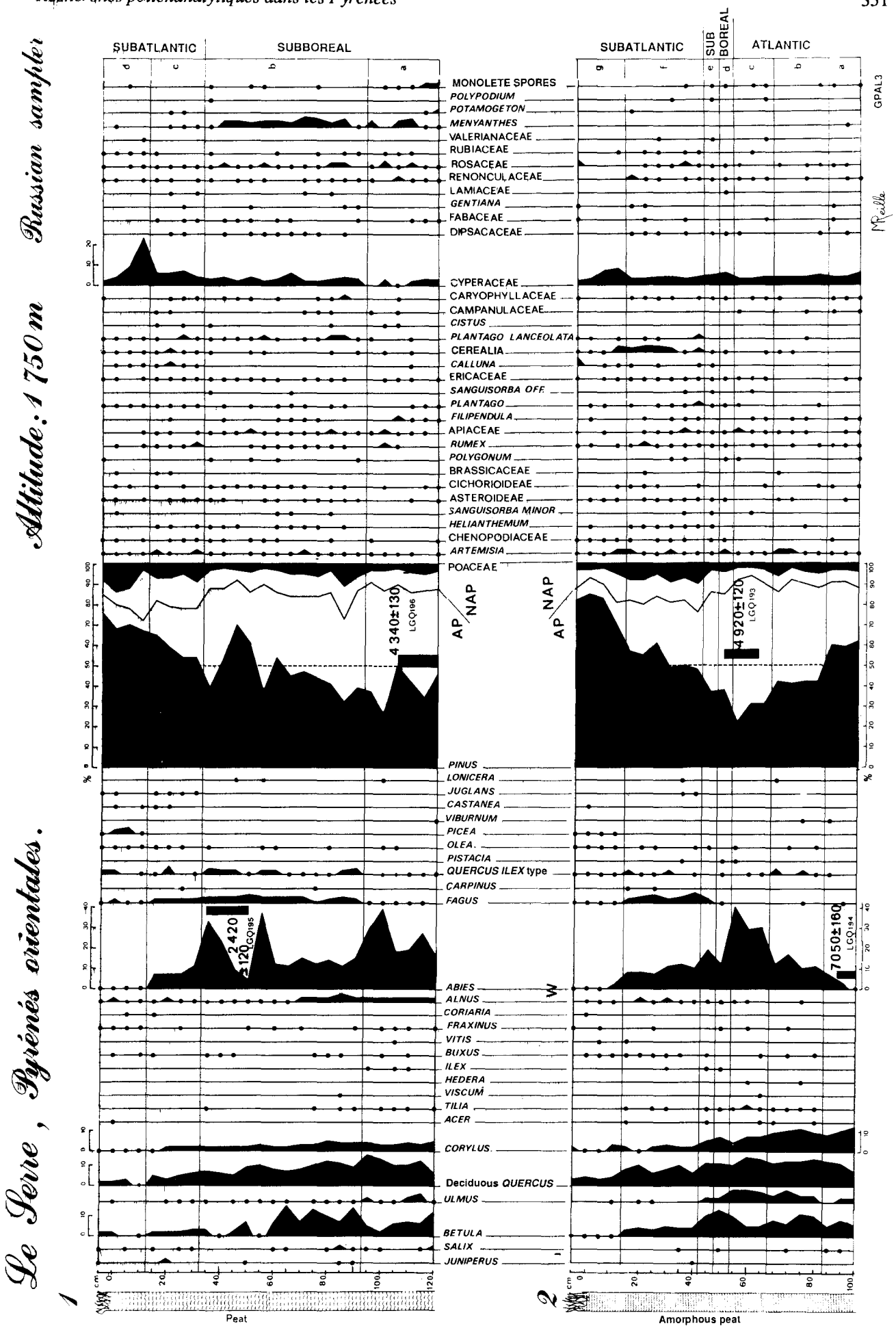


Figure 11.- Diagrammes polliniques des fréquences relatives des séquences "Le Serre 1 et 2"

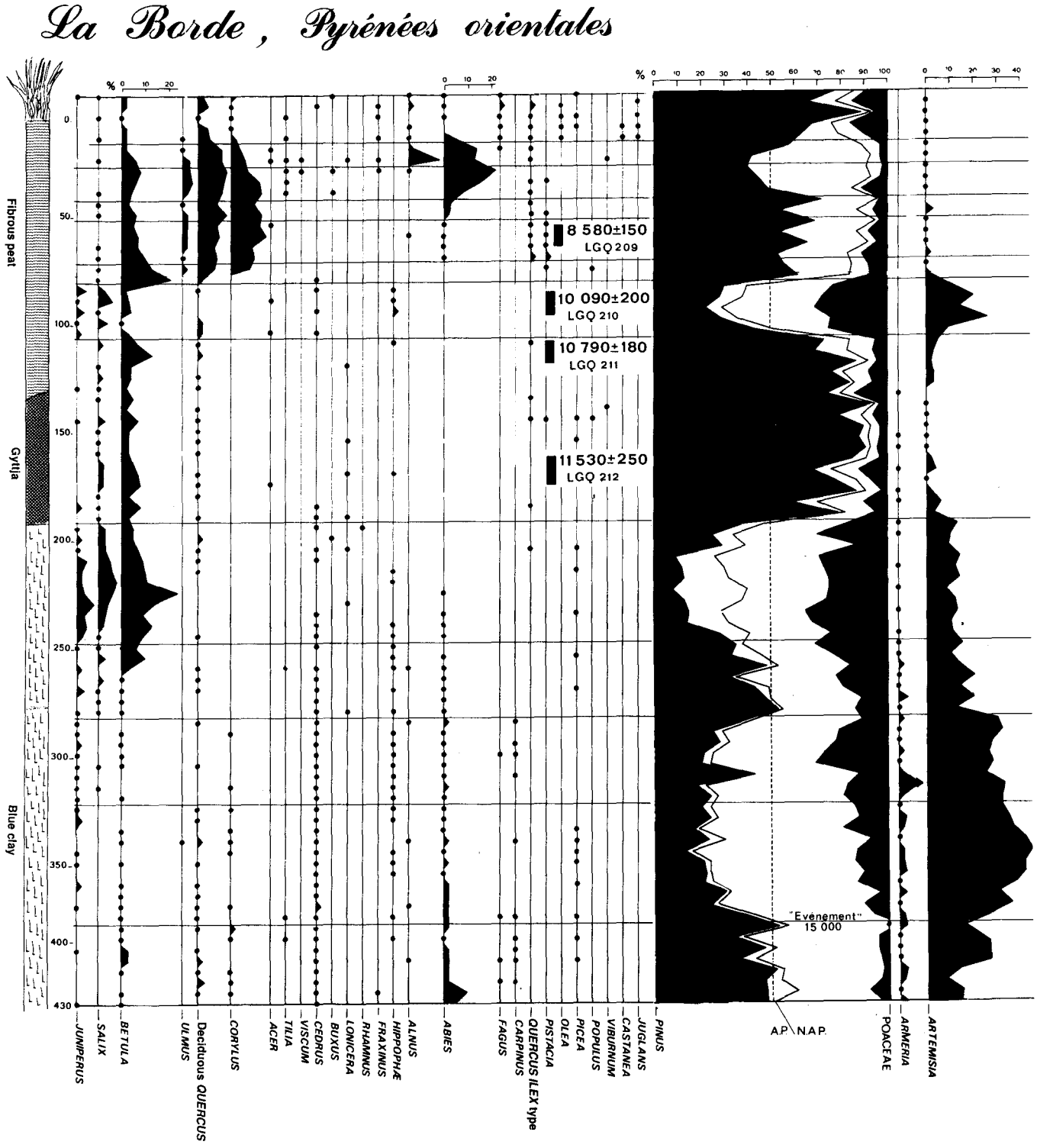
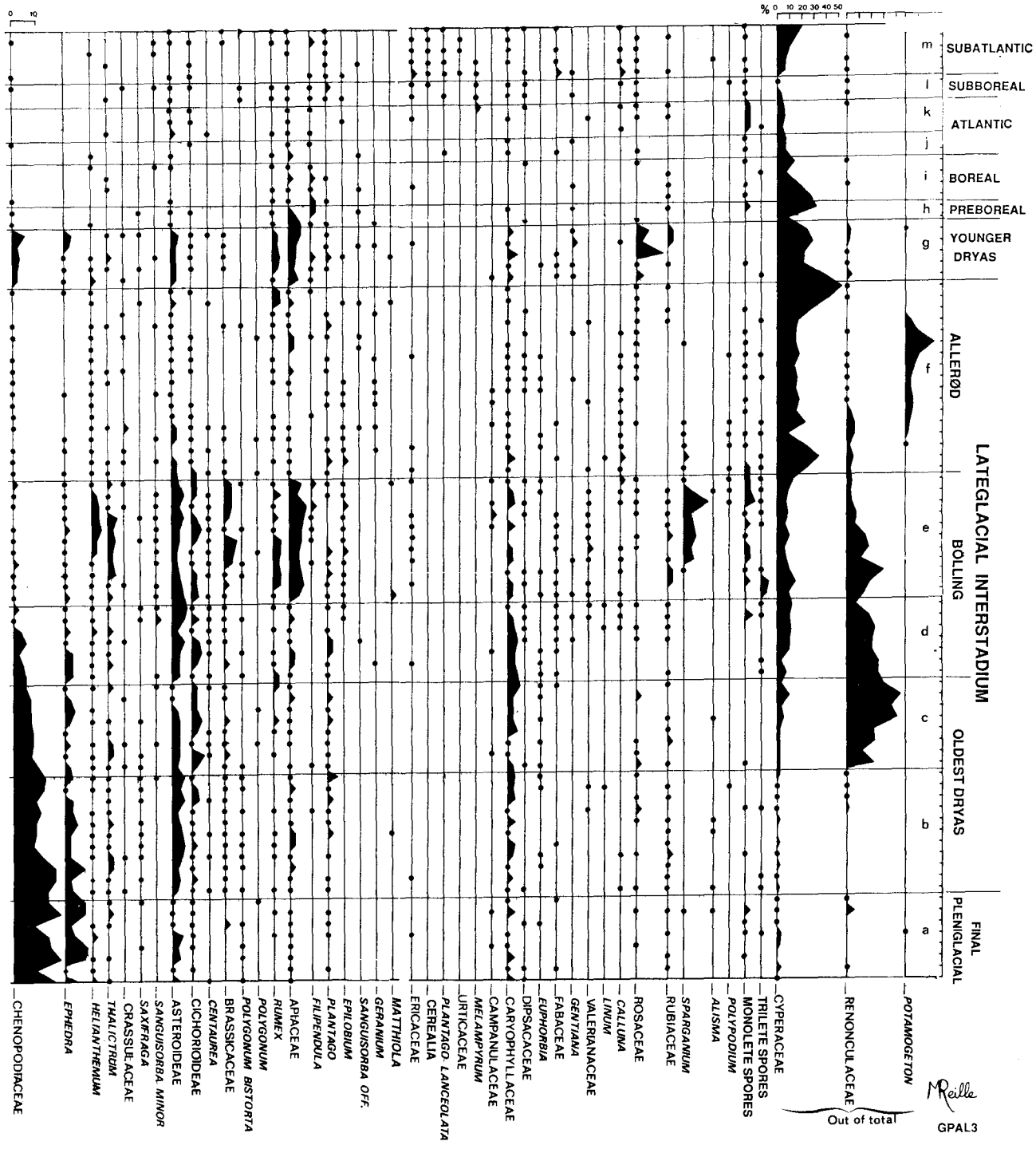


Figure 12.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "La Borde"

Altitude : 1660m *Russian sampler*



Gourg Nègre (Pyrénées orientales)

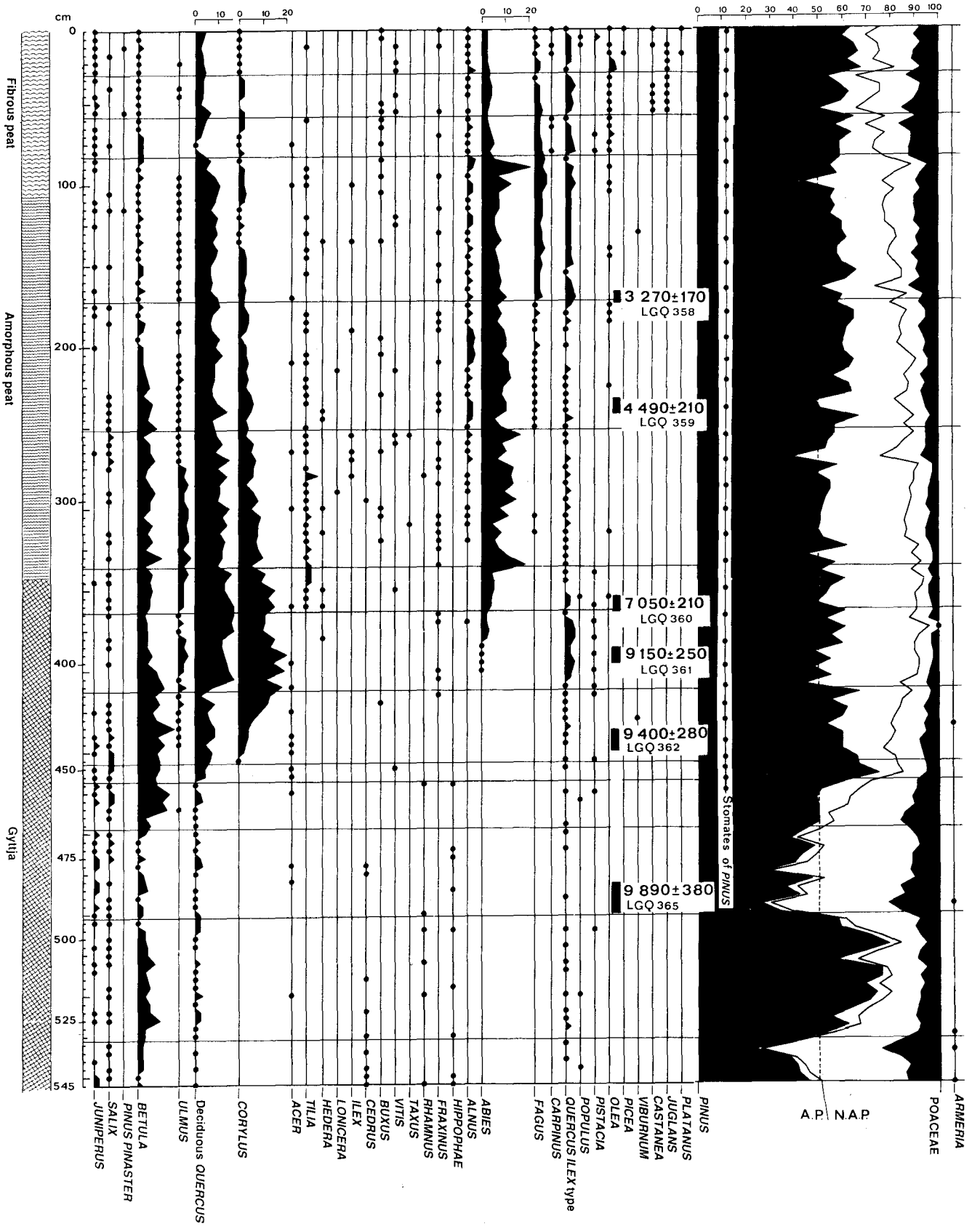
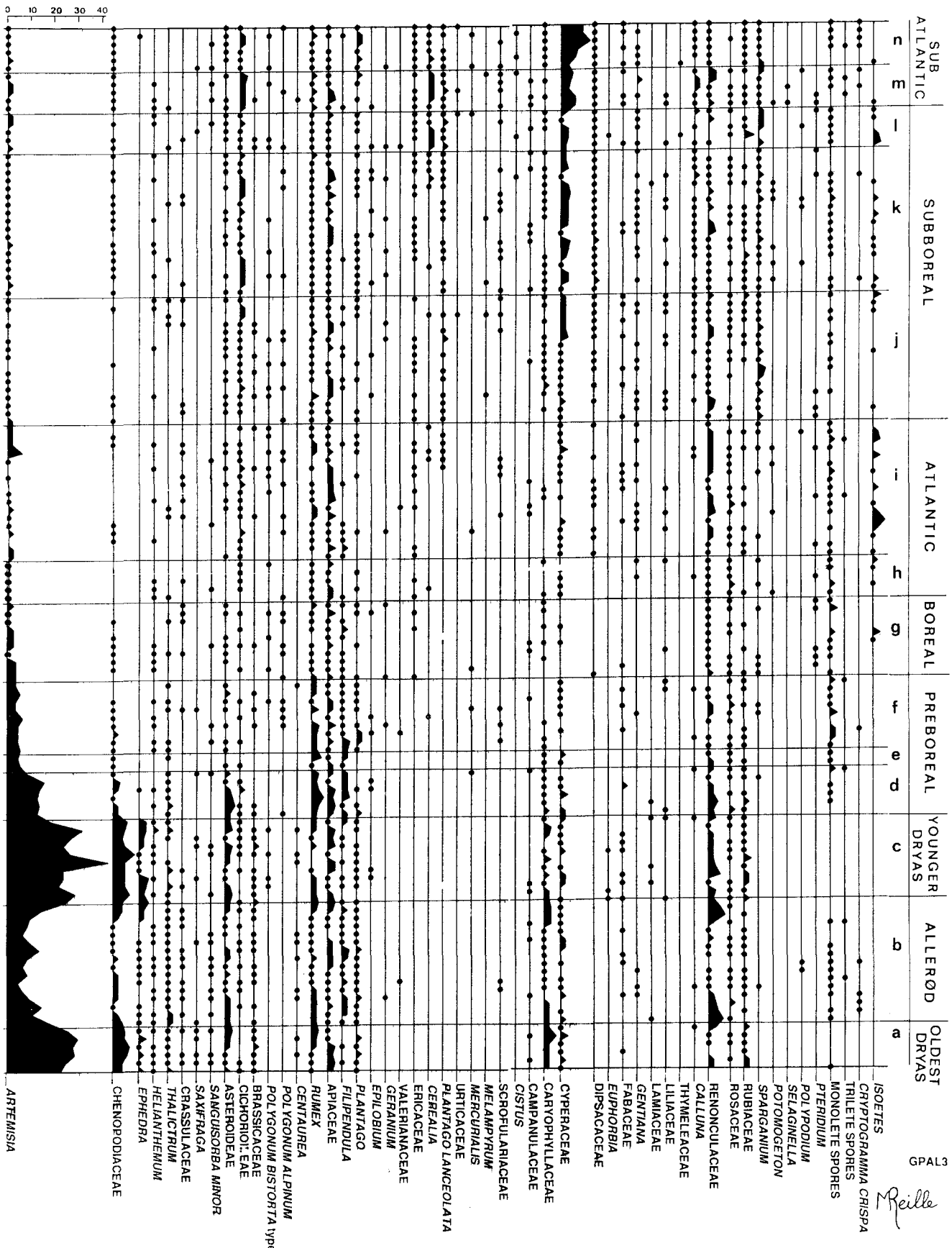


Figure 13.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Gourg Nègre"

Altitude : 2 080 m *Russian sampler*



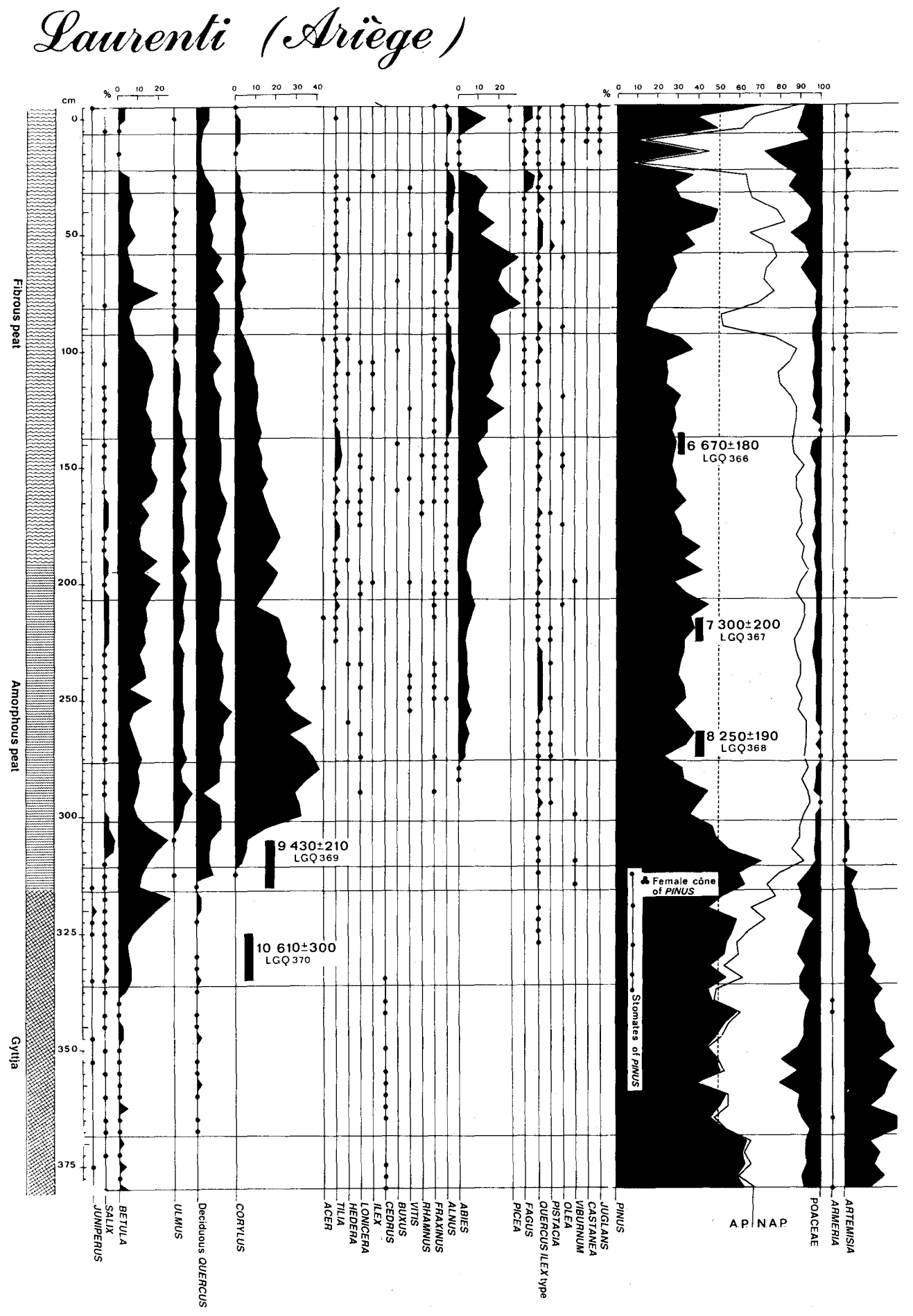
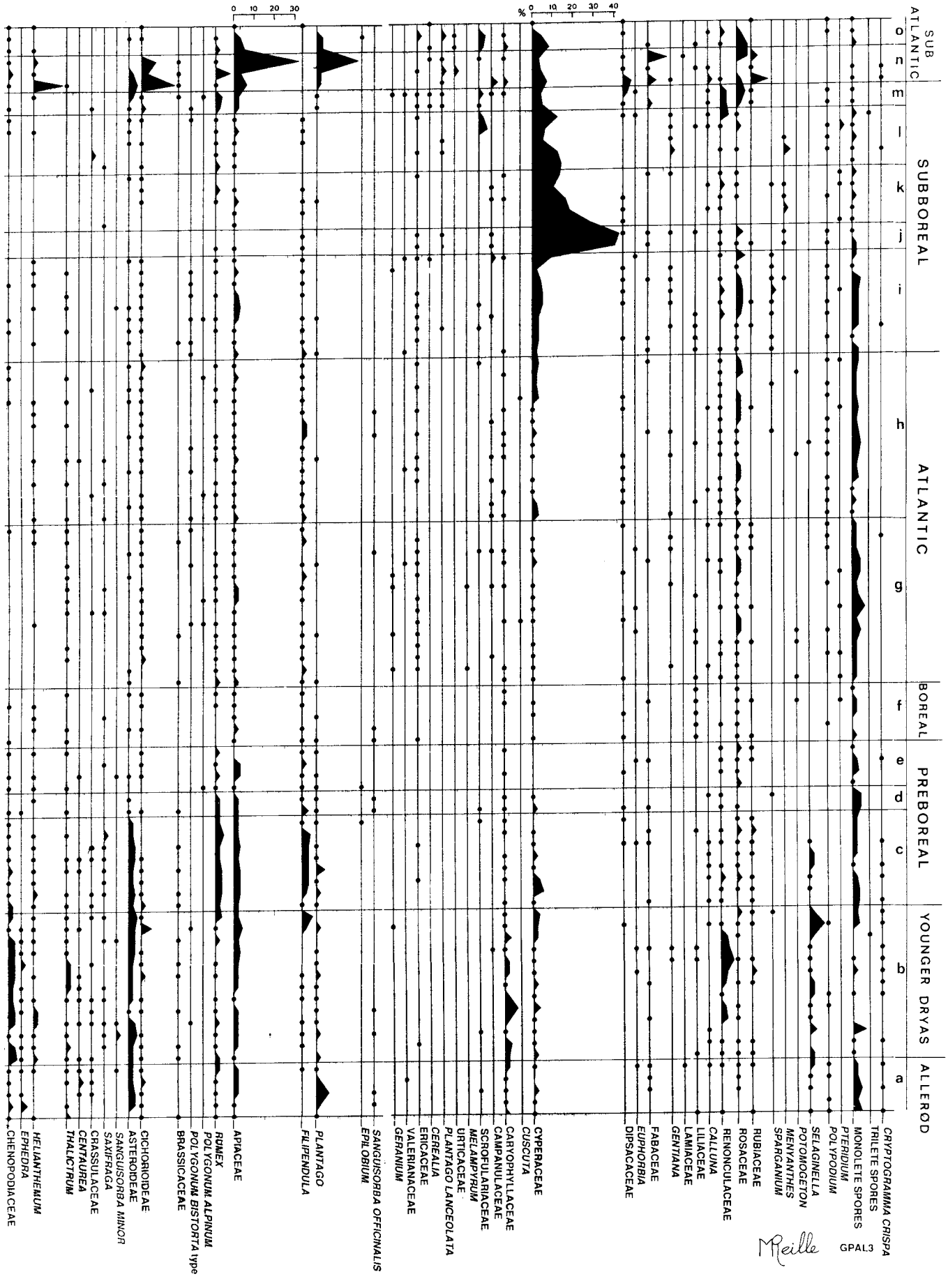


Figure 14.- Diagramme pollinique des fréquences relatives de la séquence "Ruisseau de Laurenti"

Altitude : 1 860 m *Russian sampler*



Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 359-364

Sintaxonomía de la clase *Thero-Salicornietea* en Europa occidental

Salvador RIVAS-MARTINEZ*

RESUMEN

Se realiza una síntesis fitosociológica de la vegetación anual crasicaule colonizadora de los suelos brutos salinos correspondiente a la clase ***Thero-Salicornietea*** Pignatti ex Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx. 1974, en Europa occidental. En su jurisdicción, y en la del orden único europeo (***Thero-Salicornietalia***), se distinguen tres alianzas (***Salicornion dolichostachyae***, ***Salicornion europaeo-ramosissimae*** y ***Salicornion patulae***) y quince asociaciones.

PALABRAS CLAVE : fitosociología, ***Thero-Salicornietea***, Europa occidental, vegetatión halófila

SUMMARY

This work presents a phytosociological synthesis for western Europe of the classis ***Thero-Salicornietea*** Pignatti ex Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx. 1974, which comprises the succulent annual vegetation that colonizes initial saline soils. Within the only European order (***Thero-Salicornietalia***) of this classis, three alliances (***Salicornion dolichostachyae***, ***Salicornion europaeo-ramosissimae*** and ***Salicornion patulae***) and fifteen associations are here recognized.

KEY WORDS : phytosociology, ***Thero-Salicornietea***, western Europe, halophytic communities

RESUME

Ce travail présente une synthèse phytosociologique à l'échelle de l'Europe de l'ouest de la classe ***Thero-Salicornietea*** Pignatti ex Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx. 1974 qui caractérise la végétation annuelle crassulescente qui colonise les sols salins initiaux. Au sein du seul ordre européen (***Thero-Salicornietalia***) de cette classe, trois alliances (***Salicornion dolichostachyae***, ***Salicornion europaeo-ramosissimae*** et ***Salicornion patulae***) et quinze associations sont reconnues.

MOTS-CLES : phytosociologie, ***Théro-Salicornietea***, Europe occidentale, végétation halophile

INTRODUCCION

Las numerosas publicaciones que han aparecido en los últimos años sobre la flora y la vegetación litoral europea, en buena parte debidas al estímulo de los simposios monográficos de la Association Amicale Internationale de Phytosociologie (Lille, 1975; Valencia, 1984; Bailleul, 1989; Cagliari, 1989), están permitiendo llegar a un conocimiento bastante detallado de las comunidades halófilas, así como al establecimiento de una taxonomía cada vez más precisa y acorde con el Código de Nomenclatura Fitosociológica (CPN). Tales avances permiten realizar aproximaciones más ajustadas y acercarnos a una sistemática estable, fin que anhelamos los que estamos comprometidos con la valiosa ciencia fitosociológica enunciada por Braun-Blanquet. El ensayo sintético que se ofrece

* Departamento de Biología Vegetal II (Botánica),
Facultad de Farmacia, Universidad Complutense. 28040 Madrid.

trata de contribuir al conocimiento sintaxonómico de la clase ***Thero-Salicornietea*** en Europa.

SINTAXONOMIA

Thero-Salicornietea Pignatti ex Tx. in Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 118. 1974.

Sinónimos : ***Thero-salicornietea*** Pignatti, Arch. Bot. 28-29 : 21. 1954, nom. inval.; ***Cakileto-Therosalicornietea*** Pignatti, Arch. Bot. 28-29. 1954, p.p. min.; ***Thero-Salicornietea strictae sensu*** Tx. *in* Tx. & Oberdorfer, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 32 : 24. 1958, *nomen erratum* (art. 43).

Tipo nomenclatural : ***Thero-Salicornietalia*** Pignatti ex Tx. *in* Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx. 1974.

Vegetación primocolonizadora de suelos brutos salinos, constituida esencialmente por terófitos crasicaules del género *Salicornia*, que prospera sobre suelos periódicamente inundados carentes de cúmulos de desechos orgánicos o nitrificación. De amplia distribución holártica (colino-montana, termo-supramediterránea) se halla en marismas, esteros, costas planas, saladares, lagunazos salobres, etc., tanto litorales como continentales. Con frecuencia, estas comunidades de plantas anuales movibles cada año, se imbrican en los espacios abiertos con otras vivaces halófilas de las clases ***Salicornietea fruticosae*** Br.-Bl. & Tx. 1943 (***Sarcocornietea fruticosae*** p. nom. mut.), ***Juncetea maritimi*** Br.-Bl. 1952 (incl. ***Asteretea tripolium*** Westhoff & Beeftink in Westhoff & al. 1962) o ***Spartinetea maritimae*** (Tx. 1961) Beeftink, Géhu, Ohba & Tx. 1971.

Características : *Salicornia emerici* Duval-Jouve, *Salicornia europaea* L., *Salicornia oscura* P.W. Ball & Tutin, *Suaeda albescens* Lázaro Ibiza, *Suaeda maritima* (L.) Dumort. (incl. *S. maritima* var. *macrocarpa* (Desv.) Moq.).

Thero-Salicornietalia Pignatti ex Tx. *in* Tx. & Oberdorfer 1958 corr. Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 122. 1974.

Sinónimos : ***Thero-salicornietalia*** Pignatti, Arch. Bot. 28-29 : 21. 1954, nom. inval.; ***Thero-Salicornietalia strictae*** Tx. in Tx. & Oberdorfer, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 32 : 25. 1958, *nom. erratum* (art. 43); ***Coeno-Salicornietalia*** Chapman, Vegetatio 8 (4) : 220. 1959, nom. inval.

Tipo nomenclatural : ***Salicornion dolichostachyae*** Br.-Bl. ex Tx. 1974

Unico orden conocido. En su jurisdicción se reconocen tres alianzas : ***Salicornion dolichostachyae***, ***Salicornion europaeo-ramosissimae*** y ***Salicornion patulae*** (incl. ***Microcnemion coralloidis***).

Características : véanse las de la clase.

1. ***Salicornion dolichostachyae*** Br.-Bl. ex Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 123. 1974.

Sinónimos : ***Thero-Salicornion*** Br.-Bl., Prodr. Group. Veg. 1 : 12. 1933, *nom. dubium* (art. 38); ***Thero-Salicornion*** Br.-Bl. 1930 *apud* Tx., Mitt. Flor.-Soc. Arbeitsgem. Niedersachsen 3 : 46. 1937, *nom. dubium*; ***Thero-Salicornion*** Br.-Bl. 1931 *apud* Br.-Bl. & al., Group. Veg. France. Mediterranéene, 102. 1952, p.p.; ***Thero-Salicornion strictae*** (Br.-Bl. 1933) Tx. *in* Tx. & Oberdorfer, Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 32 :25. 1958, *nom. inval.* (arts. 2b, 8); ***Salicornion strictae*** Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutslands : 123. 1974, *nom. erratum* (art. 43); ***Salicornion dolichostachyo-fragilis*** Géhu & Rivas-Martínez, Essai synsyst. veget. halophile de l'Europe (Service Environnement, Conseil de l'Europe) 10, 1982, *nom. inval.* (art. 5); ***Salicornion dolichostachyo-fragilis*** Géhu & Géhu-Frank, Veget. lit. Nord-Pas-de-Calais, 348. 1982 *nom. inval.* (art. 5); ***Salicornion emerici*** Géhu & Géhu-Frank, Documents phytosoc. N.S. 8 : 53. 1984, p.p. *quoad* ***Puccinellio maritimae-Salicornietum emerici*** Géhu 1979.

Tipo nomenclatural : ***Salicornietum dolichostachyae*** Knauer ex Tx., Pflanzengesellchaften Nordwesdeutchlands : 125. 1974 (tabla sintética, nombre válido, art. 7).

Asociaciones de terófitos halófilos suculentos, en las que preponderan ciertas salicornias tetraploides (2n=36) que no suelen enrojecer en la madurez, propias del nivel inferior de los esteros («slikke», lódano o infraestero), que colonizan suelos subacuáticos lodosos o arenosos, inundados diariamente por las mareas. Su distribución es atlántica costera : superprovincia Atlántica con disyunciones mediterráneo-iberoatlánticas.

Características : *Salicornia dolichostachya* Moss, *Salicornia decumbens* (Aellen) (*), *Salicornia lutescens* P.W. Ball & Tutin (incl. *Salicornia fragilis* P.W. Ball & Tutin).

Observaciones : No parece posible como sugieren Géhu & Géhu-Frank (1984 :53) considerar ***Salicornion strictae*** Tx. 1974 *nomen ambiguum* (art. 36) o nomen dubium (art. 38), y en consecuencia aceptar un nuevo nombre sustitutivo :

(*) *Salicornia decumbens* (Aellen) stat. nov. (Bas.: *Salicornia stricta* subsp. *decumbens* Aellen in Hegi, Ill. Fl. Mitteleur., ed. 2, 3(2) : 720. 1961). Especie también tetraploide como ***Salicornia dolichostachya*** -estrictamente localizada en las costas bajas arenosas noratlánticas en el contacto entre ***Agropyrion junceiformis*** y ***Salicornion dolichostachyae***- de la que se diferencia por sus tallos siempre postrados, arqueados y atenuados hacia los ápices. Caracteriza la asociación ***Salicornietum decumbentis*** Schwabe & Tx. in Tx. 1974.

Salicornion dolichostachyo-fragilis, ya que Tüxen cuando propuso ***Salicornion strictae***, dio como sinónimo ***Salicornion dolichostachyae,*** nombre nuevo y nuevo concepto de ***Thero-Salicornion*** Br.-Bl. 1933 *nom. dub.*; la descripción y las asociaciones del protólogo no dejan lugar a dudas ya que incluye : ***Salicornietum (strictae) dolichostachyae*** Knauer ex Tx. 1974, ***Suaedetum macrocarpae*** De Litardière & Malcuit ex Schwabe & Tx. in Tx. 1974 y ***Salicornietum decumbentis*** König ex Schwabe & Tx. in Tx. 1974. No debe olvidarse, de acuerdo con el CPN, que en 1974 eran válidas las tablas sintéticas para describir una nueva asociación (art. 7).

1.1. ***Salicornietum dolichostachyae*** Knauer ex Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 125. 1974.

Sinónimos : ***Salicornietum herbaceae*** auct., p.p., ***Salicornietum strictae*** Christiansen, Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. N.S. 5 : 64. 1955, *nom. nud.*; ***Salicornietum dolichostachyae*** Corillion & Géhu, Bull. Labor. Dinard. 44 : 29. 1959, *nom. inval.*; ***Salicornietum strictae*** Knauer ex Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschland : 125. 1974; ***Salicornietum dolichostachyae*** Géhu & Géhu-Franck, Documents Phytosociologiques 8 : 62. 1984.

Asociación propia de las estaciones elevadas del «slikke» o infraestero, sobre suelos lodosos blandos del litoral atlántico. Se conoce desde el Mar del Norte al litoral onubo-algarviense, donde ya es muy rara. Habitualmente en contacto con ***Spartinetum maritimae*** Corillion 1953 o con ***Spartinetum anglicae*** Corillion 1953, *nom. mut.* (***Spartinetum townsendii***).

Características : *Salicornia dolichostachya* Moss var. *dolichostachya.*

Observaciones : Ha sido recientemente dada a conocer del litoral de Cantabria por Mercedes Herrera y José Antonio Fernández Prieto, en la memoria doctoral de la primera : Estudio de la vegetación y flora vascular de la cuenca del río Asón (Cantabria) (1989).

1.2. ***Suaedetum macrocarpae*** De Litardière & Malcuit ex Géhu, Rivas-Martínez & Tx. *in* Tx., Die pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 152. 1974.

Sinónimos : ***Salicornietum europaeae*** De Litardière & Malcuit, Arch. Bot. Bull. Caen 1 (7) : 124. 1927, *nom. nud.*; ***Astero tripolium-Suadeteum maritimae*** Géhu & Géhu-Franck, Vegetatio 18 : 138. 1969, *nom. nud.*; ***Astero tripolium-Suadeteum macrocarpae*** Géhu, Colloques phytosociologiques 4 : 406. 1976.

Asociación propia de los esteros inundados, algo enriquecidos en sustancias nitrogenadas y orgánicas. Se conoce desde el Mar del Norte al Cantábrico. Asociación transicional hacia la alianza ***Thero-Suaedion*** Br.-Bl. 1933 em. Tx. 1950.

Características : *S. maritima* var. *macrocarpa* (Desv.) Moq.

1.3. ***Salicornietum decumbentis*** Konig ex Schwabe & Tx. in Tx., Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 164. 1974.

Asociación propia de las dunas embrionarias planas, de costas bajas arenosas adyacentes a bajíos, inundadas sólo ocasionalmente por el mar. Se conoce desde el Báltico a Normandía.

Características : *Salicornia decumbens* (Aellen) stat. nov. (=*S. dolichostachya* subsp. *decumbens* (Aellen) Kloss); *Elymus farctus* subsp. *boreali-atlanticus* (Simonet & Guinochet) Melderis (dif. ass.).

1.4. ***Salicornietum fragilis*** Géhu & Géhu-Frank, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 62. 1984. (***Salicornietum lutescentis*** *pro. nom. mut.*)

Sinónimos : ***Salicornietum fragilis*** Géhu & Géhu-Franck, La Vegetation du littorale Nord-Pas-De-Calais 235 tb. 44. 1982, nom. inval. (art. 5).

Asociación propia de las estaciones elevadas del «slikke», lódano o infraestero, que prospera sobre suelos relativamente afirmados. Se conoce desde el Mar del Norte al sur de Portugal (Algarve) y parece hallarse también en Cádiz y noroeste de Marruecos. Con cierta frecuencia se halla en situaciones ligeramente más elevadas que el ***Salicornietum dolichostachyae***, en los límites con el supraestero o marjal («schorre»).

Características : *Salicornia lutescens* P.W. Ball & Tutin (incl. ***S. fragilis*** P.W. Ball & Tutin).

2. ***Salicornion europaeo-ramosissimae*** Géhu & Géhu-Frank in Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984.

Tipo nomenclatural : ***Salicornietum pusillo-ramosissimae*** Géhu in Colloques phytosociologiques 4 : 410. 1976. Elegido tipo nomenclatural de la alianza por Géhu & Géhu-Franck in Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984.

Sinónimos : ***Salicornion ramosissimae*** Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 174, 1974 prov., non ***Salicornion ramosissimae*** Rivas-Martínez & al. in Lazaroa 2 : 44. 1980 nom. inval.; ***Salicornion emerici*** Géhu & Géhu-Frank, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984, *quaod.* ***Puccinellio maritimae-Salicornietum emerici*** Géhu & Géhu-Franck 1979, *non alteris.*

Asociaciones de terófitos halófilos suculentos, en las que son preponderantes las salicornias

diploides (2n=18), que enrojecen en la madurez, propias de saladares tanto litorales como continentales. En las costas marinas ocupan estaciones algo elevadas que sólo se inundan excepcionalmente por aguas procedentes de las mareas. Su distribución es atlántica y subatlántica, aunque de modo puntual alcanzan el litoral mediterráneo-iberoatlántico.

Características : *Salicornia pusilla* J. Woods (*S. dissarticulata* Moss), *Salicornia ramosissima* J. Woods.

2.1. ***Salicornietum pusillo-ramosissimae*** Géhu, Colloques phytosociologiques 4 : 410. 1976.

Sinónimos : ***Salicornietum dissarticulato-ramosissimae*** Géhu, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984 *nom. mut.*; *lectotypus* : Géhu & Géhu-Franck, Colloques phytosociologiques 4 : 301, tb. 5, invent. 16 : 1976.

Asociación propias de las estaciones elevadas de los esteros (supraestero o majal) y costas bajas arenosas que no están sometidas periódicamente a inundaciones mareales directas. En general se imbrica con las comunidades litorales de ***Puccinellietalia maritimae*** Befftink & Westhoff 1962 y ***Sarcocornietalia fruticosae*** Br.-Bl. 1931. Se conoce con seguridad de las costas de Bretaña.

Características : *Salicornia pusilla* J. Woods (*S. dissarticulata* Moss).

2.2. ***Puccinellio maritimae-Salicornietum europaeae*** Tx., Die Pflanzengesellchaften Nordwestdeustchlands : 179. 1974 corr.

Sinónimos : ***Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae*** Tx., Die Pflanzengesellchaften Nordwestdeuschlands 179. 1974, *nom. erratum* (art. 43) (*Salicornia ramosissima sensu* Tx., corresponde a *S. europaea* L.); ***Puccinello maritimae-Salicornietum europaeae*** Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 62. 1984 (***Salicornietum europaeae*** Géhu & Géhu-Franck, La végétation du littoral Nord-Pas-de-Calais : 247, tbs. 47, 47 bis, ter. 1982, *nom. inval.* (art. 5).

Asociación propia de las estaciones elevadas de los esteros («schorre») y de ciertas costas bajas arenosas. Se conoce de las costas del Mar del Norte y del Canal de la Mancha, pero apenas alcanza hacia el sur la península de Cotentin.

Características : *Puccinellia maritima* (dif. 2.3.)

2.3. ***Puccinellio distantis-Salicornietum europaeae*** Wilkon-Michalska ex Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 189. 1974.

Asociación propia de los saladares continentales subatlánticos de Alemania septentrional.

Características : *Puccinellia distans* (dif. 2.2.).

2.4. ***Sarcocornio perennis-Salicornietum ramosissimae*** (Géhu & Géhu-Franck 1979) *nom. nov.*

Sinónimos : ***Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae*** Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 4 : 345. 1979, holotypus, l.c., tb. 2, invent. 48, non ***Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae*** Tx., Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands : 179. 1974 ;***Suaedo splendentis-Salicornietum ramosissimae*** Rivas-Martínez, Costa, Castroviejo, Valdés, Lazaroa 2 : 44. 1980, p.p.

Asociación propia de los esteros superiores de las marismas («schorre», marjal o supraestero), que en alguna ocasión forma complejos con la asociación vivaz ***Puccinellio maritimae-Sarcocornietum perennis*** (Arènes 1933) Géhu 1976. Se conoce desde la Península de Cotentin, en Bretaña, hasta el Algarve y las marimas de Cádiz, donde ya es muy escasa. Ha sido recientemente dada a conocer por Mercedes Herrera y Antonio Fernández Prieto, en la tesis doctoral de la primera : Estudio de la vegetación y la flora vascular de la cuenca del río Asón (Cantabria), leída en la Universidad del País Vasco (enero 1989). En dicha memoria, además de la subasociación típica, dan a conocer en los suelos arcillosos de detrás de los diques de las marismas la nueva subasociación ***puccinellietosum fasciculatae***, que tal vez merezca en su día rango de asociación.

Características : *Salicornia ramosissima* J. Woods (dif. 2.2, 2.3), *Sarcocornia perennis* (dif. 2.2.).

Observaciones : ***Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae*** Géhu & Géhu-Franck 1979, es un homónimo posterior de ***Puccinellio maritimae-Salicornietum ramosissimae*** Tx. 1974, por lo que debe crearse un nuevo nombre, conforme señalan los artículos 31, 49, (***Sarcocornio perennis-Salicornietum ramosissimae*** *nom. nov.*)

2.5. ***Puccinellio maritimae-Salicornietum emerici*** Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 4 : 351. 1979.

Asociación propia de las depresiones de los esteros inundados en invierno y secos en verano, asi como de lagunazos y balsas salinífera de sustrato areno-limoso, también secos en estío. En general ocupan estaciones térmicas. Se conoce desde Bretaña a las costas de las landas francesas; podría hallarse en las rías y marismas españolas del Cantábrico. En la cuenca salinífera

de la Lorena, en el norte de Francia, es sustituida por ***Puccinellio distantis-Salicornietum peltii***, Géhu inédit., en la que *S. emerici* corresponde a un taxon particular : *S. emerici* var. *peltii* Géhu (*S. ramosissima* var. *vicensis* J. Duvigneaud).

Características : *Salicornia emerici* Duval-Jouve.

3. ***Salicornion patulae*** Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984

Sinónimos : ***Thero-Salicornion*** auct., non Br.-Bl., Prodr. Group. Veg. 1 :12. 1933; ***Salicornion emerici*** Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 61. 1984; ***Salicornion ramosissimae sensu*** Rivas-Martínez *& al.*, Lazaroa 2 :44. 1980 *nom. inval.*, non Tx. 1974 prov.; incl. ***Microcnemion coralloidis*** Rivas-Martínez & Géhu in Rivas-Martínez, Studia Botanica 3 :8. 1984.

Tipo nomenclatural : ***Suaedo vulgaris (maritimae)-Salicornietum patulae*** Brullo & Furnari ex Géhu & Géhu-Franck 1984.

Asociaciones de terófitos halófilos suculentos, que enrojecen en la madurez, que colonizan suelos brutos salinos que se desecan en verano, en los que son preponderantes tanto salicornias diploides como tetraploides y en ocasiones otros terófitos halófilos como *Halopeplis amplexicaulis* o *Microcnemum coralloides*. Son propias de marismas litorales y de saladares continentales de la región Mediterránea.

Características : *Salicornia patula* Duval-Jouve (*S. ramosissima* auct. medit., non J. Woods, S. brachystachya auct. medit., non (Meyer) König, *S. europaea* auct. medit., non L.), *Microcnemum coralloides* (Loscos & Pardo) Buen.

Observaciones : Los nombres de las alianzas ***Thero-Suaedion*** Br.-Bl. 1931 y ***Thero-Salicornion*** Br.-Bl. 1933 no pueden emplearse para designar a esta alianza, ni llevarse al orden ***Thero-Salicornietalia***, ya que el sentido original corresponde esencialmente a tipos de vegetación halonitrófila (***Suaedo-Kochietum hirsutae*** Br.-Bl. 1928, ***Suaedo splendentis-Salsoletum sodae*** Br.-Bl. 1931) incluidos recientemente (Rivas-Martínez, Costa, Castroviejo & Valdés 1980 : 47) en la clase de los terófitos halonitrófilos ***Frankenietea pulverulentae*** Rivas-Martínez in Rivas-Martínez & Costa 1976.

3.1. ***Suaedo maritimae-Salicornietum patulae*** Brullo & Furnari ex Géhu & Géhu-Franck 1984 corr.

Sinónimos : ***Suaedo vulgaris (maritimae)-Salicornietum patulae*** Brullo & Furnari ex Géhu & Géhu-Franck, Documents phytosociologiques N.S. 8 : 54. 1984; ***Arthrocnemo glauci-Salicornietum ramosissimae*** Brullo & Furnari ex Géhu, Géhu-Franck & B. Caron, Acta Botanica Malacitana 4 :84, tb. 2, 1979 *nom. inval.*; ***Salicornietum patulae sensu*** Brullo & Furnari non (Schultz 1939) Christiansen 1955.

Asociación sobre todo litoral, que soporta una corta inundación, presidida por la salicornia diploide *S. patula* Duval-Jouve. Su distribución es mediterránea centro-occidental; en España se conoce de los sectores Valenciano-Tarraconense y Setabense.

Observaciones : La asociación se halla en vecindad de las asociaciones vivaces suculentas halófilas ***Sphaenopo divaricati-Arthrocnemetum glauci*** Br.-Bl. (1928) 1933 (***Puccinellio convolutae-Arthrocnemetum glauci*** Géhu & Géhu-Franck 1984) y ***Puccinellio festuciformis-Arthrocnemetum fruticosi*** (Br.-Bl. 1928) Géhu 1976.

3.2. ***Salicornietum emerici*** O. Bòlos ex Brullo & Furnari, Not. Fitosoc. 11 : 7. 1976.

Sinónimos : ***Salicornietum emerici*** O. Bolòs, Paisaje vegetal barcelonés, 100, tb. 57. 1962 (prov.), *nom. inval.* (art. 3b); ***Arthrocnemo glauci-Salicornietum emerici*** O. Bolòs ex Géhu, Géhu-Franck & B. Caron, Acta Botanica Malacitana 4 : 83, tb. 1. 1979.

Asociación sobre todo litoral, propia de suelos salinos areno-limosos que soportan una larga inundación, presidida por la salicornia tetraploide *S. emerici* Duval-Jouve. Su distribución es mediterráneo-tirrénica; en España es al menos valenciano-tarraconense, pero su areal resta aún por precisar.

3.3. ***Suaedo braun-blanquetii-Salicornietum patulae*** Br.-Bl. & O. Bolòs 1957 corr.

Sinónimos : Ass. à *Salicornia herbacea* et *Suaeda brevifolia* Br.-Bl. & O. Bolòs, Anal. Est. Exper. Aula Dei 5 (1-4) : 99, tb. 22. 1957; ***Suaedo-Salicornietum europaeae*** Br.-Bl. & O. Bolòs 1957, *nom. inv.* in O. Bolòs & Vigo, Flora dels Paisos Catalans 63. 1984.

Asociación pionera de los fondos de los salobrales y saladares continentales que se desecan tardiamente, cuyos suelos no se hayan enriquecidos en demasía en sustancias nitrogenadas. Su distribución conocida es castellano-manchega y aragonesa.

Observaciones : Elegimos como tipo nomenclatural de la asociación el inventario núm. 1 de la tabla original de Braun-Blanquet & O. Bòlos.

3.4. ***Suaedo splendentis-Salicornietum patulae*** Rivas-Martínez, Costa, Castroviejo & Valdés 1980 corr.

Sinónimos : ***Suaedo splendentis-Salicornietum ramosissimae*** Rivas-Martínez, Costa, Castroviejo 7 Valdés, Lazaroa 2 : 44, tb. 23. 1980 (p.p.); *typus* : inv. 3.

Asociación litoral presidida por la salicornia diploide anual *S. patula* Duval-Jouve, propia de saladares y salinas sometidos estacionalmente a inundaciones. Se conoce de los sectores Gaditano-Onubense y Algarviense.

3.5. ***Microcnemetum coralloidis*** Rivas-Martínez, Colloques phytosociologiques 4 :85, tb. 6. 1976.

Asociación continental presidida por ***Microcnemum coralloides*** (Loscos & Pardo) Buen, propia de saladares y salobrales sometidos a una breve inundación o encharcamiento temporal, cuyos suelos presentan gruesas eflorescencias salinas estivales. Se conoce de los sectores Manchego y Bardenas-Monegros.

3.6. ***Halopeplidetum amplexicaulis*** Burollet 1927

Asociación mediterránea meridional, presidida por *Halopeplis amplexicaulis* (Vahl.) Unger-Stenberg, propia de lagunazos, salobres, embalses y marismas que al desecarse dejan costras salinas. Se conoce del sector Gaditano-Onubense.

GLOSARIO

Estero. m. Terreno de ribera de ría por el cual discurren las aguas de las mareas. Según alcancen en mayor o menor proporción aguas marinas, fluviales o surgencias de agua dulce, se distinguen esteros salinos, salobres y dulces (dulceacuícolas).

El origen de los esteros, independientemente de su génesis por las transgresiones marinas, se debe a procesos de colmatación selectiva debido a los flujos y reflujos de las mareas. Desde un punto de vista puramente geomorfológico se pueden distinguir en los esteros dos zonas o niveles en función del alcance medio de las mareas. La zona inferior denominada «slikke», que podríamos llamar infraestero o lódano, corresponde a los espacios cubiertos varias horas durante cada marea y que poseen suelos subacuáticos de naturaleza lodosa, a veces sapropélicos. La zona superior denominada «schorre», que podríamos llamar supraestero o marjal, sólo se inunda en breves intervalos de tiempo o cuando existen mareas vivas; estos espacios ya poseen suelos salinos semiterrestres, bien estructurados.

Marisma. f. Terreno que se inunda por aguas del mar o de río : marisma marina, marisma fluvial; dícese también estuario, sobre todo al conjunto de la desembocadura fluvial afectado por la marea.

Saladar. m. Terreno en el que abundan o quedan precipitadas las sales tanto en zonas litorales como continentales; dícese también salar, salina y salobral.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 365-370

Liban - La recherche phytoécologique : premiers résultats et perspectives

(Lebanon - Phytoecologic research. First results and perspectives)

Bernadette ABI SALEH*, S. SAFI*

RESUME

Introduite au Liban par les soins de Monsieur le Professeur P. QUEZEL, la recherche phytoécologique se poursuit malgré les écueils dus à seize ans de guerre. L'importance de telles études découlait non seulement de la très grande diversité d'écosystèmes sur un territoire géographiquement restreint, mais aussi du fait que ces recherches s'intégraient dans plusieurs programmes scientifiques internationaux. L'analyse écologique et phytosociologique des groupements végétaux, de leur contexte climatique et édaphique et de la productivité des écosystèmes a permis de mettre en évidence les étages bioclimatiques et leurs variantes, les étages de végétation et les séries de végétation correspondantes. Les corrélations entre ces divers paramètres furent utilisées dans la réalisation de la carte de la végétation du Liban.

MOTS-CLES : phytoécologie, écosystèmes, étages bioclimatiques, étages de végétation, ensemble méditerranéen «type» et «présteppique», séries de végétation, carte de la végétation du Liban

SUMMARY

Phytoecologic research was introduced in Lebanon by Professor QUEZEL and still continues despite sixteen years of war. The importance of these studies can be found both in the high amount of ecosystem variability in a geographically confined territory and the fact that this research was included in international scientific programs. Ecologic and phytoecologic analysis of plant communities as well as their climatic and edaphic context and ecosystem productivity made it possible to demonstrate the existence of bioclimatic zones and their thermic variants, vegetation zones and the corresponding vegetation series. Correlations between these different parameters were used to map vegetation in Lebanon.

KEY WORDS : phytoecology, ecosystems, bioclimatic zones, vegetation zones, «Standard» and «Presteppic» Mediterranean community, vegetation series, vegetation map of Lebanon

Le départ à la retraite de Mr. le Professeur P. Quézel nous fournit une occasion supplémentaire pour lui présenter nos hommages et nos remerciements pour tout ce qu'il a entrepris au Liban dans le domaine de la recherche fondamentale et appliquée sur les écosystèmes méditerranéens. Mr. le Professeur P. Quézel fut le premier à introduire l'étude phytoécologique au Liban et c'est grâce à son assistance soutenue que les travaux relatifs à ce sujet, effectués ou bien en cours de réalisation, ont pu voir le jour.

Une première approche dans ce domaine était l'étude phytogéographique du Liban, ayant abouti à une thèse de Doctorat de Spécialité présentée par l'un de nous (CHOUCHANI, 1972), au sein du Laboratoire de Botanique et de Biogéographie de l'Université Paul Sabatier (Toulouse III). Sur la recommandation de feu Mr. le Professeur P. Legris, j'ai pris contact avec Mr. Quézel en 1973, lors de son passage au Liban

* Université libanaise
Faculté des Sciences I et II
BEYROUTH
Liban

dans le cadre d'une mission au Proche-Orient. Cette mission avait pour objet l'étude des complexes orophiles du Bassin Méditerranéen Oriental (R.C.P., N° 427 - C.N.R.S. français).

L'intérêt porté aux écosystèmes libanais relevait de leur particularité : une très grande diversité d'écosystèmes répartis sur un territoire géographiquement restreint. Leur étude viendrait compléter celles effectuées sur le pourtour du Bassin Méditerranéen, d'autant plus que tous les travaux botaniques préalables concernant le Liban ne mettaient l'accent que sur l'aspect taxonomique. Ces derniers n'avaient abouti qu'à la publication de «Flores» dont l'importance n'est cependant pas à négliger ; elles constituent les documents de base quant à l'identification des taxons libanais (POST, 1932 ; MOUTERDE, 1966).

Les travaux sur les écosystèmes forestiers du Liban furent nés au cours du premier séjour de Mr. Quézel (1973), de même que fut décidée alors la création d'un groupe de recherche qui s'intéressera à tous les domaines relevant de l'étude phytoécologique du Liban. Les investigations sur les massifs montagneux libanais s'intégraient dans divers programmes internationaux, en particulier ceux qui portaient sur l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes forestiers méditerranéens, entrepris sous l'égide de l'U.N.E.S.C.O. (M.A.B.2), parallèlement au projet du R.C.P. n° 427, tous les deux étant sous la direction de Mr. Quézel.

La collaboration mutuelle jalonnée par des séjours de Mr. Quézel au Liban en compagnie de son équipe de chercheurs, notamment Mr. le professeur M. Barbero, se complétait par des stages que nous effectuions dans son laboratoire en France. Nous n'oublierons pas l'accueil qu'il a réservé à nombre d'étudiants libanais auxquels il permit d'accéder à la recherche scientifique en les prenant sous sa tutelle en tant que candidats à des thèses de Doctorat. Nous ne pouvons passer sous silence les qualités humaines de Mr. Quézel qui a soutenu et encouragé, en maintes occasions et de tout son possible, les étudiants libanais de son laboratoire au cours des années difficiles de la guerre.

C'est d'ailleurs au cours de ces séjours au Liban que nous mettions au point, avec Mr. Quézel, l'interprétation des analyses de données recueillies entre-temps sur le terrain. A l'issue de la tournée réalisée en mai 1974, les grandes lignes de l'étude de quelques groupements forestiers ont été dégagées, en particulier ceux où dominent *Quercus calliprinos* Webb. D'une part, *Cedrus libani* A. Rich. et *Abies cilicia* Ant. et Ky (CHOUCHANI, KHOUZAMI et QUEZEL, 1974). De nouvelles investigations communes et discussions sur le terrain nous ont permis de proposer une interprétation schématique des principales séries de végétation, essentiellement en fonction de facteurs édaphiques et altitudinaux (ABI-SALEH, BARBERO, NAHAL et QUEZEL, 1976).

Les résultats obtenus jusqu'ici nous incitaient à entreprendre des travaux plus sophistiqués portant à la fois sur l'analyse et l'interprétation écologique et phytosociologique des groupements végétaux, sur le contexte climatique et édaphique ainsi que sur la productivité des écosystèmes. C'est de cette manière que nous avons pu définir, pour le Liban, les étages bioclimatiques et leurs variantes de même que les corrélations entre étages de végétation et étages bioclimatiques (ABI-SALEH, 1978). Les deux thèmes que nous avons fait ressortir se résument comme suit :

1°) L'existence de deux ensembles de végétation : l'un méditerranéen «type», l'autre méditerranéen «présteppique». Au sein de chaque ensemble s'identifient des étages de végétation spécifiques en corrélation avec les variations altitudinale, bioclimatique et édaphique résultant des interactions de la végétation avec les divers facteurs abiotiques de chacun des écosystèmes étudiés (ABI-SALEH, 1982).

2°) La mise en évidence des corrélations entre les étages bioclimatiques et les étages des végétations met l'accent sur les particularités des bioclimats libanais au sein du climat méditerranéen. L'étude de ce dernier, faite par L. Emberger et basée sur les données climatiques et botaniques du Maroc, ne trouve pas une application exhaustive pour le Liban. La correspondance entre les étages bioclimatiques et les étages de végétation n'est pas cependant la règle générale. Si l'ensemble du thermoméditerranéen s'insère dans la variante chaude de l'état sub-humide et que le montagnard méditerranéen est entièrement perhumide froid, par contre l'eu-méditerranéen est nettement à cheval sur les étages sub-humide et humide dans leurs variantes fraîche, tempérée et même chaude. Il en est de même pour le supraméditerranéen qui occupe l'étage bioclimatique humide (variantes froide, fraîche et tempérée) et déborde sur l'étage sub-humide (variante froide) et sur le perhumide (variantes fraîche et tempérée, figure 1).

Des investigations plus détaillées ainsi qu'une étude plus approfondie des séries de végétation nous ont conduits à dresser la carte de la végétation du Liban, avec sa notice explicative (ABI-SALEH et SAFI, 1988). Cette carte thématique

met en évidence le dynamisme de la végétation, matérialisée par les différents stades, la vocation des différentes zones étudiées a été mise en valeur en tenant compte de l'action anthropique exagérée dans notre pays et des divers modes d'utilisation du sol. Ceci a été accompli dans la perspective d'intégrer les études phytoécologiques dans le contexte des recherches d'écologie ayant pour but final la gestion du patrimoine naturel au Liban.

Parallèlement à sa contribution au lancement et à la réalisation de ces recherches ainsi que par son intérêt continuel pour le progrès de nos efforts, Mr. le Professeur Quézel a participé, que ce soit d'une manière directe ou indirecte, à l'élaboration de tous les travaux de Botanique et d'Ecologie qui se sont identifiés à partir du canevas de base.

C'est ainsi que, dans l'option d'intégrer l'étude des écosystèmes libanais à celle du Bassin Méditerranéen, les forêts de chênes à feuillage caduc du Liban furent étudiées quant à leur écologie, phytogéographie et phytosociologie (BARGHACHOUN, 1976).

La contribution pédagogique de Mr. Quézel, en collaboration avec Mr. Barbero et tous les membres du Laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne d'Aix-Marseille III, s'est perpétuée par la formation de chercheurs libanais dans les domaines de la phytoécologie et de l'écologie appliquée. Les conditions de guerre qui régnaient au Liban en cette période, et dont Messieurs Quézel et Barbero avaient fait l'expérience personnelle, les avaient incités à accueillir des étudiants libanais en France pour leur inculquer la méthodologie et les connaissances nécessaires qu'ils pourraient appliquer plus tard au Liban. L'étude d'impact d'une autoroute sur l'environnement, en région méditerranéenne, fut l'un des sujets traités dans cette optique (SAFI S., 1977 et 1978). Un autre volet de cette pratique fut l'étude de l'incidence du débroussaillement au niveau des tranchées pare-feu en Provence calcaire (KHOURY, 1984).

Les rares périodes d'accalmie de la guerre libanaise étaient mises à profit pour reconduire les investigations de terrain qui s'inscrivaient dan le cadre initial des recherches prévues au départ. Plusieurs travaux furent réalisés :

1°) Une contribution à l'étude bryologique du Liban dont les peuplements n'avaient été jusqu'alors que l'objet de recherches très fragmentaires et sommaires. Une centaine d'espèces de Bryophytes a été recensée pour la seule vallée de Nahr Ibrahim (CHAROUK, 1982).

2°) Le regain d'intérêt que présentaient la médecine traditionnelle et sa pharmacopée a ouvert la voie aux recherches phytoécologiques correspondantes. Le début de ces travaux fut l'étude des plantes médicinales du Liban : Inventaire, enquête et écologie (SAFI N., 1982). Les résultats obtenus d'après l'étude de deux cents espèces environ, dans une portion très limitée du territoire libanais, montrent la richesse du pays et nous encouragent à poursuivre les recherches dans ce domaine.

3°) Le souci de faire ressortir essentiellement les applications pratiques des différentes recherches fondamentales constitua une des motivations pour aborder l'étude morphologique, cytotaxonomique, palynologique et phytosociologique des trèfles du Liban (EL-BABA, 1982). Le but de ce travail était de dégager l'importance du genre *Trifolium* L. dans les pâturages, ainsi que l'éventualité d'introduire certains taxons ayant une valeur agronomique indéniable. La particiption de Mr. Quézel s'est principalement matérialisée dans son aide et ses conseils au cours des travaux de terrain.

4°) Dans le cadre d'un projet de recherche portant sur l'étude phytogéographique, écologique et sylvicole du Liban, une contribution à l'étude lichénologique de la vallée de Nahr Ibrahim fut mise en chantier. De très rares travaux de lichénologie ont trait au Liban (WERNER, 1954 (...) 1966). En dépit du confinement imposé par les difficultés d'accès aux autres régions à cause de la guerre, les travaux préliminaires ont dénombré une centaine d'espèces dont certaines constituent de nouveaux taxons (KHAKIFE, 1982).

Malgré le travail déjà réalisé, et qui a le mérite d'avoir été mené dans des conditions très difficiles dans un pays où la guerre a freiné presque toutes les activités, il est évident que beaucoup reste à faire dans ce domaine. Si l'étude biogéographique générale du Liban apporte une contribution non négligeable à la connaissance d'une région très représentative de la Méditerranée Orientale, elle reste cependant loin d'en résoudre tous les problèmes ; certains ont été éclaircis, mais beaucoup restent à élucider.

Nous rendons ici un grand hommage à Mr. Le Professeur P. Quézel qui a, par sa persévérance et son acharnement, contribué à la mise en chantier et à la réalisation de tous ces travaux. Nous nous sommes engagés à conduire les futures recherches dans la même voie afin de pouvoir, en collaboration avec ses successeurs, dresser un bilan complet de tout le Bassin Méditerranéen. Nous croyons fermement que cette partie du monde présente une importance écologique

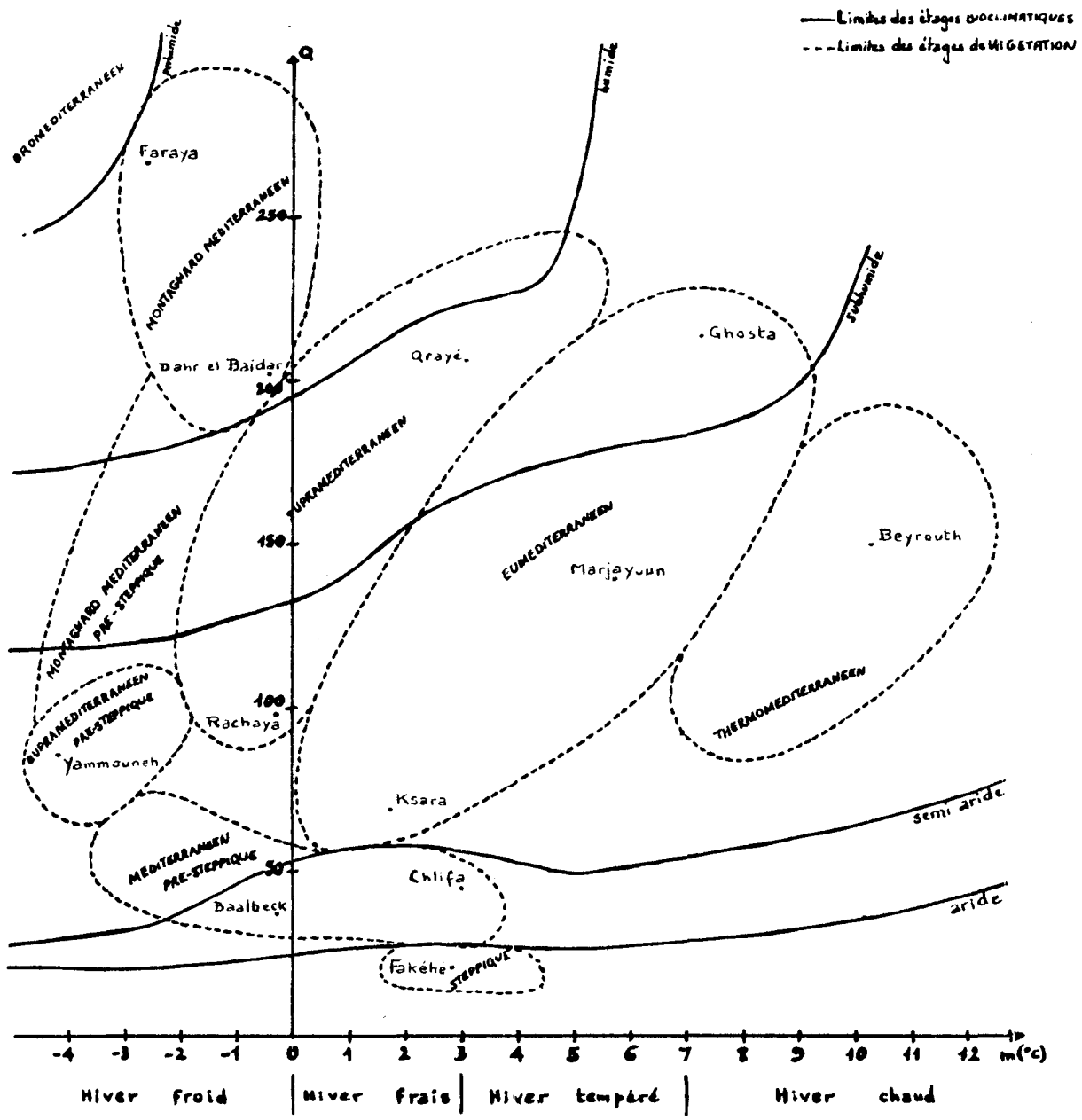


Figure 1.- Corrélations entre étages bioclimatiques et étages de végétation

particulière, vu sa position géographique au carrefour des grandes formations végétales méridionales, septentrionales, orientales et occidentales.

BIBLIOGRAPHIE

ABI-SALEH B., BARBERO M., NAHAL I. et QUEZEL P., 1976.- Les séries forestières de végétation au Liban. Essai d'interprétation schématique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 123 (9) : 541-560.

ABI-SALEH B., 1978.- Etude phytosociologique, phytodynamique et écologique des peuplements sylvatiques du Liban. Signification bioclimatique et essai de cartographie dynamique. Thèse Univ. Droit. Econ. Sciences Aix-Marseille III, 184 p. (+ annexes, tab. et fig.).

ABI-SALEH B., 1982.- Altitudinal zonation of vegetation in Lebanon. *Ecologia Mediterranea*, VIII (1/2) : 355-364.

ABI-SALEH B. et SAFI S., 1988.- Carte de la végétation du Liban (+ notice). *Ecologia Mediterranea*, XIV (1/2) : 123-141.

BARGHACHOUN A., 1976.- Etudes écologiques, phytogéographiques et phytosociologiques des forêts de chêne à feuillage caduc du Liban. Thèse. Univ. Droit. Econ. Sciences Aix-Marseille III, 66 p.

CHAROUK S., 1982.- Contribution à l'étude bryologique du Liban. Mousses et hépatiques de la vallée de Nahr Ibrahim. Thèse Univ. Droit. Econ. Sciences Aix-Marseille III, 105 p.

CHOUCHANI B., 1972.- Le Liban, contribution à son étude climatique et phytogéographique. Thèse Univ. Paul Sabatier, Toulouse III, 141 p.

CHOUCHANI B., KHOUZAMI M. et QUEZEL P., 1974.- A propos de quelques groupements forestiers du Liban. *Biol. Ecol. Médit.*, Marseille, I : 63-77.

EMBERGER L., 1971.- Travaux de Botanique et d'Ecologie choisis et présentés par les soins d'un groupe de ses amis et élèves à l'occasion de son jubilé scientifique. C.N.R.S. Ed. Masson et Cie.

EL-BABA J., 1982.- Contribution à l'étude du genre *Trifolium* au Liban. Thèse Univ. Provence Aix-Marseille I, 105 p.

KHALIFE S., 1982.- Contribution à l'étude lichénologique du Liban. Lichens de la vallée de Nahr Ibrahim. Mémoire D.E.A., Univ. Droit. Econ. Sciences Aix-Marseille III, 53 p.

KHALIFE S., 1986 (1985).- L'aire minimale d'un peuplement terricole lichéno-bryop Stodiek). Ecologia mediterranea, 11 (4) : 11-24.

KHALIFE S. et ROUX C., 1986 (1985).- L'aire minimale d'un peuplement lichénique cochlarotera . Bull. Soc. linn. Provence, 37 : 177-193.

KHALIFE S. et ROUX C., 1987 (1986).- L'aire minimale d'une peuplement lichénique *Cochlarotera* et *Pertusarie leioplaca*). Bull. Soc. linn. Provence, 38 : 247-268.

KHOURY T., 1984.- Incidence du débroussaillement au niveau des tranchées pare-feu en Provence calcaire. Mémoire D.E.A., Univ. Droit Econ. Sciences Aix-Marseille III, 32 p. (+ annexe, tab. 33 p.).

MOUTERDE P.S.J., 1966-1970.- Nouvelle flore du Liban et de la Syrie. 3 tomes texte, 3 tomes Atlas.

POST G.E. et DINSMORE J.E., 1932-1933.- Flora of Syria, Palestine and Sinaï, Second. Edition, American University Press, Beirut.

QUEZEL P., 1974.- Les forêts du pourtour méditerranéen. Notes tech. M.A.B.2, U.N.E.S.C.O., Paris, 9-34.

QUEZEL P., 1976.- Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. U.N.E.S.C.O. Notes tech. du M.A.B.2, 9-33.

QUEZEL P., 1980.- Biogéographie et écologie des Conifères sur le pourtour méditerranéen in PESSON : Actualités d'écologie forestière, Edit. Bordas, Paris : 205-25>6.

QUEZEL P. et BARBERO M., 1985.- Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n°1 : Méditerranée orientale. Ed. du C.N.R.S., Paris.

QUEZEL P., BARBERO M. et AKMAN P., 19??.- Interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. Doc. Phytosoc., Lille, Vaduz, 2 : 229-252.

QUEZEL P. et BONIN G., 1980.- Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen : constitution, écologie, situation actuelle et perspectives. Rev. For. Française, XXXII, 3 : 253-268.

SAFI N., 1982.- Les plantes médicinales du Liban : Inventaire, enquête et écologie. Mémoire D.E.A., Univ. Droit Econ. Sciences Aix-Marseille III top.

SAFI S., 1977.- Réflexions sur le problème d'aménagement des espaces plantes d'une autoroute, en région méditerranéenne. Quelques incidences de cette autoroute sur l'environnement. *Ecologia Mediterranea*, 3 : 167-175.

SAFI S., 1978.- Diagnostic phyto-écologique de l'impact d'une autoroute sur l'environnement, en région méditerranéenne. Thèse Univ. Droit Econ. Sciences Aix-Marseille III, 115 p.

WERNER R.G., 1954 (...) 1966.- Notes de lichénologie libano-syrienne. *Bull. Soc. bot. Fr.* I...VIII.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 371-382

Aptitudes pastorales de la végétation naturelle en zone aride tunisienne et possibilités de son amélioration

Noureddine AKRIMI*

RESUME

Le couvert végétal des zones arides et prédésertiques tunisiennes, dont la vocation est essentiellement pastorale, est brièvement décrit à la lumière des nombreux travaux entrepris dans la région. Les principaux résultats relatifs à la production de ce couvert et ses aptitudes pastorales sont rappelés. Les mesures propres à sa préservation et à l'amélioration de son potentiel de production basées sur une gestion rationnelle de son exploitation et appuyée par sa réinstauration par voies de plantations et de resemis d'espèces autochtones sont exposées.

MOTS-CLES : amélioration, aride, autochtone, pâturage, semis, Tunisie, végétation

ABSTRACT

Natural vegetal cover of tunisian arid zones wich is mainly cut out for grazing is briefly described. Most important data related to native vegetation production and its pastoral aptitude are recalled on the basis of available knowledges. This essay sets out suited action to protect and to improve the production potentiel founded on the rational pasture management and the revegetation by planting and seeding palatable and drought-proof local species.

KEY WORDS : arid, improvment, nativ, pasture, sowing, Tunisia

INTRODUCTION

La végétation naturelle de la Tunisie aride et prédésertique est relativement à l'ensemble de la région sud méditerranéenne, assez bien étudiée. Les premiers travaux se sont attachés aux aspects botaniques, phytosociologiques et phytoécologiques, ceux qui les ont suivi se sont de plus en plus penchés sur l'étude du potentiel de production de cette végétation et des possibilités de son utilisation.

Malgré la diversité des milieux et l'étendue des espaces couverts ces études étaient généralement basées sur des observations et des évaluations assez sommaires ce qui limite l'intérêt de leur usage à des fins d'aménagement et de développement.

Aussi paradoxal que cela puisse paraître la préservation, exclusive de toute exploitation, des écosystèmes aussi vulnérables soient-ils, ne saurait, de nos jours, être envisagée. La sauvegarde et la conservation des ressources naturelles basées sur un concept de «protection» et de «mise en défens» ont évolué vers une approche de «rationalisation» de la gestion de ces ressources incluant leur utilisation pour les besoins de la population. C'est pour cette raison que les travaux récents et ceux en cours accordent une grande priorité aux programmes qui traitent de l'aptitude de la végétation autochtone aux multiples usages requis pour l'aménagement.

L'objet de cette note est de tenter de dégager, à la lumière des travaux entrepris dans la région, les potentialités fourragères de la végétation autochtone et de proposer quelques interventions susceptibles d'en améliorer le rendement.

*Institut des Régions Arides
4119 Medenine
Tunisie

Eu égard au contexte limité dans le temps et dans l'espace, dans lequel il est présenté, cet essai n'a aucun caractère exhaustif.

CARACTERES GENERAUX DE LA ZONE ARIDE DE TUNISIE

1. Caractères bioclimatiques

Les étages bioclimatiques aride et saharien au sens d'Emberger (SAUVAGE, 1962) couvrent plus des trois quarts du territoire tunisien. Les précipitations de l'étage aride sont comprises entre 350 et 100 mm ; celles de l'étage saharien sont inférieures à 100 mm. Le déficit pluviométrique y est aggravé par une double irrégularité intersaisonnière et interannuelle (LE HOUEROU, 1970).

La moyenne des températures minimum du mois le plus froid (m) est généralement comprise entre 5 et 7°C (variante douce) dans la partie orientale, elle dépasse rarement 7° (variante chaude) en zone côtière.

Elle est comprise entre 3 et 5°C (variante tempérée) dans la partie occidentale sauf en ce qui concerne la limite ouest au niveau de la dorsale où elle descend en dessous de 3°C (variante fraîche) (LE HOUEROU, 1969).

2. Caractères édaphiques

Malgré la faiblesse de leur teneur en matière organique les sols sont assez diversifiés et leur profil relativement différenciés. FLORET et PONTANIER (1982) distinguent en progressant du Nord au Sud trois paysages morphologiques :

- Le paysage du domaine des chaînons atlasiques caractérisés sur les reliefs par des lithosols sur calcaire dur, des régosols sur substrats marneux ou gréseux ; sur les versants par des sols bruts d'apports grossiers et dans la partie la plus septentrionale sur les reliefs les plus élevés par des sols forestiers de type rendziniforme et brun calcaire.

- Le paysage du domaine steppique, à relief généralement très faible, caractérisé par des lithosols, des régosols, des sols peu évolués (d'apport alluviaux, steppisés et subdésertiques) sur croûte ou encroûtement calcaire ou gypseux, des sols isohumiques (bruns et sierozems) dans les plaines et dans les bas fonds et des sols halomorphes à proximité des chotts et sur le littoral.

- Le paysage du domaine saharien, généralement caractérisé par des sols d'apport et d'érosion peu on non différenciés représentés essentiellement par des «hamada» sur calcaire dur, des «reg» sur substrats calcaire ou gypseux et des «erg» constitués de vastes champs dunaires.

3. Formations végétales

Le plus large inventaire analytique de la Tunisie aride a été dressé par LE HOUEROU (1969) ; celui-ci «ne comprend pas moins d'une centaine d'associations et de 500 groupements de rangs taxinomiques subordonnés». Les espèces qui définissent des associations ou des groupements importants sont mentionnées ci-après :

Espèces de l'étage aride supérieur

Aristida plumosa L.
Artemisia campestris L.
Artemisia herba-alba Asso.
Arthrophytum scoparium (Pom.)Ilj.
Asparagus albus L.
Astragalus armatus Willd.
Atractylis humilis L.
Atractylis serratuloides Sieb.
Centaurea acaulis L..
Dianthus caryophyllus L.
Eragrostis papposa (Duf.) Steud
Eruca vesicaria (L.) Car.
Genista microcephala Coss. et Dur.
Globularia alypum L.
Helianthemum hirtum (L.) Pers.
Helianthemum lipii (L.) Pers.
Juniperus phoenicea L.
Lygeum spartum L.
Pinus halepensis Mill.
Plantago albicans L.
Rosmarinus officinalis
Silybum eburneum Coss. et Dur.
Stipa parviflora Desf.
Stipa retorta Cav.
Stipa tenacissima L.
Ziziphus lotus (L.) Desf.

Espèces de l'étage aride inférieur

Anabasis aphylla L.
Anarrhinum brevifolium Coss.
Artemisia campestris L.
Artemisia herba-alba Asso.
Arthrophytum scoparium(Pom.)Ilj.
Arthrophytum schmittianum (Rom.)M. et Weill.
Asphodelus refractus Boiss.
Astragalus caprinus L.
Chrysanthemum fuscatum Desf.
Diplotaxis harra (Forsk.) Boiss.
Erodium glaucophyllum L'Hérit.
Euphorbia serrata L.
Globularia alypum L.
Gymnocarpos decander Forsk.
Hedysarum carnosum Desf.
Linaria fallax Coss.
Lygeum spartum L.
Moricandia suffruticosa (Desf.) Maire
Ononis natrix L.
Peganum harmala L.
Pituranthos tortuosus DC.
Pteranthus dichotomus Forsk.
Reaumuria vermiculata L
Retama raetam Webb.
Rhanterium suaveolens Desf.
Salsola vermiculata L.
Scrophularia saharae Batt.
Stipa tenacissima L.
Suaeda mollis (Desf.) Del.
Thymelaea microphylla Coss. Dur.
Zygophyllum album L.
Ziziphus lotus (L.) Desf.

Espèces de l'étage saharien supérieur

Anabasis aphylla L.
Anthyllis sericea Lag.
Arthrophytum schmittianum (Pom.) M. et Weill.
Arthrophytum scoparium (Prom.)Ilj.
Brochia cinerea (Del.) Vis.
Calligonum comosum L'Hérit.
Cornulaca monacantha Del.
Cyperus conglomeratus Rotth.
Gymnocarpos decander Forsk.
Helianthemum lipii (L.)Pers.
Plantago albicans L.
Retama raetam Webb.
Savignya parviflora (Del.) Webb.
Stipa lagascae R. et Sch.
Suaeda mollis (Desf.) Del.
Traganum nudatum Del.

Espèces de l'étage saharien inférieur

Antirrhinum orontium L.
Anvillea radiata Coss. et Dur.
Aristida pungens Desf.
Calligonum comosum L'Hérit.
Ephedra alata DC.
Genista saharae Coss. et Dur.
Helianthemum confertum Dunal non Willk.
Oudneya africana R. Br.
Salsola sieberi Presl.

Végétation halophile

Arthrophytum glaucum (Del.) Ung. Stern.
Atriplex halimus L.
Calligonum arich Le Houer.
Calligonum azel Maire
Halocnemum strobilaceum (Pall.) M. Bieb.
Halopeplis amplexicaulis (Vahl.) Ung.
Limoniastrum guyonianum Dur.
Salsola arabica L.
Salsola tetragona Del.
Salsola tetrandra Forsk.
Suaeda fruticosa L.
Suaeda maritima (L.) Dumort
Suaeda mollis (Desf.) Del.

ASPECTS ECOLOGIQUES DE LA VEGETATION NATURELLE ET POTENTIEL DE PRODUCTION

1. Aspects écologiques

La végétation de la Tunisie steppique a été globalement étudiée par GUINOCHET (1951), LONG (1954), LE HOUEROU (1969), EL HAMROUNI (1978), FLORET et PONTANIER (1982), CHAIEB (1985), et NABLI (1989) etc. Une lacune, cependant, est constatée au niveau des études floristiques. Jusqu'à la parution de la flore de POTTIER-ALAPETITE (1978-1979) qui ne concerne que partiellement la végétation aride et saharienne, la flore de QUEZEL et SANTA

(1962-63) suivie de l'étude de la végétation sahrienne (QUEZEL, 1965), la flore de NEGRE (1961-62), malgré les disparités entre milieux arides marocain et tunisien, étaient les seules références floristiques disponibles.

A côté des études globales touchant l'ensemble de la végétation de nombreux travaux portant sur des aspects particuliers ou spécifiques avaient été réalisés. NOVIKOFF (1961), BOUKHRIS (1973) et SASSI (1978) ont étudié la végétation halophile et gypsophile. La dynamique de la végétation steppique et son comportement vis à vis de certains facteurs écologiques ont fait l'objet de nombreux travaux : TELAHIGUE (1982) a étudié l'évolution post-culturale des friches, BENDALI (1987) a étudié la dynamique de la végétation en relation avec la mobilité de sable ; CHAIEB (1989) et MONROY (1989) ont suivi le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride en relation avec les réserves hydriques.

Plusieurs espèces végétales autochtones de la Tunisie aride ont fait l'objet de travaux particuliers et notamment l'alfa, *Stipa tenacissima* qui a été étudié par GADDAS (1978), REJEB (1980) et GHRAB (1981), *Plantago albicans* qui a été étudié par HENCHI (1987), *Artemisia campestris* qui a été étudié par NEFFATI (1984), *Periploca laevigata* qui a été étudié par FERCHICHI (1990), *Artemisia herba-alba*, *Anthyllis sericea*, *Cenchrus ciliaris*, *Stipa lagascae*, *Digitaria commutata*, *Argyrolobium uniflorum*, *Lotus creticus* qui sont en cours d'étude.

2. Potentiels de production

Les premiers essais d'évaluation de la productivité des formations végétales de la Tunisie steppique ont été effectués par LE HOUEROU (1969). La productivité et la production totale des divers groupements estimées par cet auteur sont présentées dans le tableau ci-après.

Etage	Superficie en km2	Productivité en kg/MS*/ ha/an	Production totale en t. de MS
Semi-aride supérieur	2540,4	2180	544.255
Semi-aride inférieur	8254,5	930	769.275
Aride supérieur	23150,7	660	1.528.308
Aride inférieur	23059,4	320	750.210
Saharien supérieur	48951,8	150	749.505
Saharien inférieur	7601,1	63	48.203
Groupements subzonaux	14422,7	710	1.030.248
Total	1279 806	-	5.430.004

* Matière sèche

FLORET et PONTANIER (1982) avaient suivi sur plusieurs années successives la production de huit systèmes écologiques de la Tunisie présaharienne dont les variations de production sont présentées ci-après :

Système écologique	Production en kg/MS/ha
Steppes à *Rhanterium suaveolens* en bon état	222-1545
Steppes de plaines sableuses à *Rhanterium suaveolens* en état de dégradation moyen	463-859
Steppes de plaines sableuses à *Rhanterium suaveolens* en mauvais état	496-686
Jachère après défrichement d'une steppe sableuse en bon état	323-1070
Steppes de zones sableuses de piedmont en état de dégradation moyen	287-415
Friche postculturale sur glacis limoneux	360-1670
Pelouse sur fond alluvial	960-2254
Steppe des zones à croûte gypseuse	129-320

AKRIMI et *al.* (1989) ont pour la première fois étudié la biomasse souterraine des parcours naturels en Tunisie Centrale qui a été évaluée entre 4 et 5 t/ha. La biomasse aérienne est estimée par ces mêmes auteurs entre 200 et 800 kg/ha. Dans les plantations fourragères artificielles, à raison de 500 arbustes/ha, la biomasse aérienne est évaluée entre 2 et 8 t/ha soit dix fois plus que celle des parcours naturels.

Il est à préciser que la production de matière totale ne peut être, en aucune manière, assimilée à la production pastorale en raison des espèces non appétées par les animaux dont le nombre tend à augmenter dans les milieux dégradés.

APTITUDES PASTORALES

Les études consacrées à l'aspect pastoral et de façon plus générale aux usages multiples de la végétation autochtone en milieu aride sont peu nombreuses et assez sommaires.

Le travail relatif aux usages multiples le plus détaillé, élaboré par LE FLOC'H (1983) porte sur l'étude ethnobotanique de la flore tunisienne. Quant à l'aspect pastoral ce sont les espèces ligneuses qui ont accaparé toute l'attention. EL HAMROUNI et SARSON (1974) ont déterminé la valeur alimentaire de plusieurs fourrages ligneux utilisés en Tunisie. La valeur alimentaire des principaux ligneux fourragers utilisés au Nord et au Sud du Sahara a été recapitulée par LE HOUEROU (1980).

Le travail le plus élaboré sur l'appétabilité de la végétation de la zone aride tunisienne à caractère pastoral a été réalisé par WAECHTER (1982).

Les petites pérennes non ligneuses qui constituent avec les annuelles la quasi-totalité des ressources pastorales n'ont malheureusement fait l'objet que d'appréciations quantitatives sommaires. Exceptées les déterminations globales de matière sèche et d'unités fourragères de quelques unes d'entre elles, (EL HAMROUNI et SARSON, 1974 ; NEFZAOUI *et al.*, 1989), leur valeur énergétique, leur composition chimique et leur digestibilité sont pratiquement inconnues.

Les possibilités de production fourragère des parcours en zone aride, bien qu'on s'accorde sur leur très faible potentiel, sont également très mal connues. Les estimations fournies sont souvent trop approximatives et leur expression en unités fourragères (UF) est assez imprécise.

1. Formations végétales à caractère pastoral

Exceptés les restes de forêts primitives à base de *Pinus halepensis* et de *Juniperus phoenicea* colonisant les hauts reliefs les plus arrosés de la partie occidentale et les reliques d'*Acacia raddiana* et de *Pistacia atlantica* dans les reliefs de la partie nord orientale, la végétation naturelle de la Tunisie aride présente partout ailleurs une physionomie steppique.

Tous les auteurs qui les ont étudiées s'accordent sur la vocation essentiellement pastorale de ces steppes et distinguent les catégories suivantes :

- Les hautes et les basses steppes de la Tunisie centrale comprenant les steppes à *Artemisia herba-alba* et les steppes à *Artemisia campestris* appartenant à l'étage semi aride sont simplement rappelées ici à titre indicatif.

- Les steppes à *Stipa tenacissima* installées dans les hauts plateaux de la dorsale, de la région de Kasserine, les sommets des montagnes des Matmatas, de Dahar et du Tebaga. D'après QUEZEL (1958) l'alfa représente un stade de transition entre la forêt et les steppes à chamé-phytes.

La forte pression humaine subie par cette steppe a faible valeur pastorale (défrichement, cueillette abusive, surpâturage) se traduit par une régression alarmante de la nappe alfatière et de son cortège floristique.

- La steppe à *Rhanterium suaveolens* qui a la plus grande extension en Tunisie aride mais qui est également la plus menacée en raison de l'extension des défrichements à des fins de mise en valeur agricole dont elle est le théâtre, le couvert végétal n'y excède pas 15 % et la production fourragère est de l'ordre de 50 UF/ha/an. Les meilleures espèces pastorales telles que *Argyrolobium uniflorum*, *Echiochilon fruticosum*, *Salsola brevifolia*, *Aristida plumosa* et *Stipa lagascae* y sont de plus en plus rares.

- La steppe à *Aristida pungens* qui est considérée comme étant un faciès de dégradation de la steppe à *Rhanterium suaveolens* sous l'effet de l'ensablement éolien.

- La steppe à *Haloxylon salicornicum* qui occupe les plaines sableuses dans les étages bioclimatiques aride et saharien, la valeur pastorale y est nettement réduite par rapport aux deux milieux précédents et le couvert végétal y varie de 5 à 15 %.

- Les steppes sur formations limoneuses caractérisées essentiellement par la présence du groupement à *Artemisia herba-alba* dont la production excède rarement 60 UF/ha/an.

- Les steppes sur formations gypseuses qui sont caractérisées principalement par la steppe à *Lygeum spartum* au nord de la zone étudiée et par les formations à *Anarrhinum brevifolium* et *Zygophyllum album* au sud de la zone ; généralement surpâturées leur valeur pastorale a nettement régressé en raison de la raréfaction des bonnes espèces pastorales telles que *Anarrhinum brevifolium, Aristida ciliata* et *Helianthemum glaucum.*

- Les parcours salés qui couvrent de vastes étendues en Tunisie méridionale sont colonisés par des espèces telles que *Arthrocnemum indicum, Atriplex halimus, Frankenia thymifolia, Limoniastrum guyonianum, Salsola tetrandra* et *Suaeda fruticosa* pâturés généralement par le cheptel camelin, ils ne sont que rarement visités par les troupeaux ovins et caprins.

2. Voies possibles de l'amélioration des ressources pastorales

L'extension rapide de l'agriculture au détriment des meilleures zones pastorales combinée à la pression accrue du cheptel vivant dont l'effectif ne cesse de progresser ont conduit à une dégradation des écosystèmes steppiques et présahariens dont l'effet est aggravé par l'aridité du climat.

Il en résulte entre autres effets l'apparition de grandes zones à couvert végétal clairsemé, voire dénudées ou dans certaines situations une extension des espèces à faible valeur pastorale ou non consommables par les animaux en raison de caractères soit morphologiques soit physiologiques particuliers.

Si la dégradation du couvert végétal n'a pas atteint un stade trop avancé plusieurs interventions sont proposées par divers auteurs.

2.1. Aménagements proposés

Plusieurs essais d'amélioration de la production des parcours naturels en zone aride ont été tentés. Les modèles proposés sappuient généralement sur trois opérations : création de résèrves fourragères sur pied composées exclusivement d'arbustes fourragers, mise en défens et régulation de la charge animale par rotation en fonction de la nature du parcours et de sa capacité de production.

FLORET *et al.* (1978) ont proposé un modèle écologique d'aménagement agropastoral basé sur la modélisation de scénarios traduisant différents niveaux de pression humaine et sur l'analyse de leurs conséquences sur le plan écologique et permettant l'élaboration de carte d'aménagement qui indique la nature et la localisation des aménagements à entreprendre.

La principale conclusion dégagée de ces travaux est la suivante : la stratégie d'amélioration de l'élevage doit reposer sur la constitution de réserve fourragère, la limitation de céréales et la limitation de charge.

IONESCO (1975) propose une méthodologie basée notamment sur l'aménagement pastoral et fourrager (inventaire phytoécologique, délimitation des périmètres, calcul des besoins des animaux) et sur l'exploitation rationnelle des parcours (bilan pastoral et fourrager, programme général d'exploitation, actions zootechnique et vétérinaire, etc.).

TELAHIGUE et HALL (1989) préconisent, pour permettre une revégétation normale des parcours aux étages aride et semi-aride, un temps de séjour du troupeau entre 30 et 90 jours selon le type du parcours.

SCHOENENBERGER (1988) pense que la rotation par simple discipline dont il faudrait convaincre les éleveurs pourrait constituer la base de l'aménagement pastoral durant les années pluvieuses dans les steppes à *Rhanterium suaveolens*, à *Anthyllis sericea*, à *Arthrophytum schmittianum* et à *Zygophyllum album*, etc.

Selon MAKHLOUF (1989), les plantations d'arbustes fourragers combinées aux autres techniques pastorales (charge, rotation, resemis) permettraient la production de 800 UF/ha/an.

LE HOUEROU *et al.* (1987) pensent qu'il est possible d'intensifier la production des parcours (15 000 à 20 000 kg de MS/ha/an) au moyen de plantations fourragères à base d'*Atriplex* (notamment *Atriplex nummularia*), d'*Acacia cyanophylla* et d'*Opuntia ficus-indica* avec seulement 4000 à 6000 m^3 d'eau/ha/an. Les mêmes auteurs recommandent le remplacement d'*Acacia cyanophylla* par *Acacia salicina* dans le sud tunisien.

Les arbustes fourragers les plus couramment utilisés en zone aride tunisienne ont été décrits par AKRIMI *et al.*, (1990) et les conditions optimales de leur installation ont été étudiées par ZAAFIOURI *et al.*, (1991).

2.2. Amélioration pastorale par voie de resemis des parcours

Bien qu'il soit évoqué par de nombreux chercheurs et préconisé par tous les pastoralistes le resemis des parcours en zone aride ne fut jamais étudié de façon approfondie et ne fut pratiqué nulle part en tant que base ou composante de l'aménagement pastoral.

Nombreuses sont les propositions et les tentatives d'installations d'espèces autochtones (WAECHTER, 1979 ; SANKARY, 1981 ; CHAIEB *et al.*, 1991 ; NEFFATI *et al.*, 1990 ; FERCHICHI *et al.*, 1991,etc.) mais celles-ci n'ont jamais franchi le stade «essai».

Ce n'est qu'à la fin de la décennie écoulée que le problème des terres à pâturage fut clairement posé et qu'une approche globale de leur réhabilitation fut définie.

Dans la majorité des zones arides la dégradation du couvert végétal a atteint un degré tel que toute restitution par des interventions qui visent à favoriser la régénération naturelle du couvert végétal ne puisse plus être espérée.

Le recours à des opérations de resemis direct paraît d'autant plus justifié que dans certains cas, en plus de la raréfaction du tapis végétal, on assiste à une disparition totale des espèces réputées comme étant de bonnes pastorales.

D'après TELAHIGUE (1981) on assiste dans beaucoup d'endroits à une disparition complète des semences nécessaires à la régénération naturelle d'une végétation pérenne qui pourrait avoir lieu lors des années à pluviosité exceptionnelle. Ceci est de nature à ralentir, voire annuler, la dynamique du couvert végétal.

2.3. Espèces utilisées pour le resemis

Les critères à prendre en compte pour définir de bonnes espèces pastorales sont nombreux : valeur nutritive, production (surtout à une époque favorable du calendrier pastoral), accessibilité aux animaux, capacité de régénération, résistance à la sécheresse et à l'ensablement etc.) ; mais nous savons que l'espèce miracle qui réunit l'ensemble de ces critères n'existe pas.

De nombreux travaux menés au cours de ces dernières années (SCHOENENBERGER, 1988 ; AKRIMI *et al.*, 1988 ; CHOUKI, 1989 ; NEFFATI *et al.*, 1991, etc.) permettent d'orienter le choix des espèces les plus prometteuses.

Sur la base des critères déjà énumérés la liste suivante d'espèces a été retenue par l'équipe de chercheurs opérant dans le cadre du programme de réhabilitation de la valeur des terres à pâturages en Tunisie présaharienne (AKRIMI *et al.*, 1988).

Acacia raddiana Savi
Argyrolobium uniflorum (DC.) Jaub. et Spach.
Aristida ciliata Desf. (=*Stipagrostis ciliata* (Desf.) de Winter)
Aristida pungens Desf. (= *Stipagrostis pungens* (Desf.) de Winter)
Artemisia herba-alba Asso.
Cenchrus ciliaris L.
Dactylis glomerata L.
Digitaria nodosa subsp. *commutata* (Parl.) Maire
Echiochilon fruticosum Desf.
Gymnocarpos decander Forsk.
Hedysarum carnosum Desf.
Helianthemum lipii var. *sessiliflorum* (Desf.) Murb.
Lotus creticus L.
Matthiola longipetala subsp. *kralikii* (Rom.) Maire
Nolletia chrysocomoides (Desf.) Cass ex Less.
Oryzopsis miliacea (L.) Benth & Hook Fil. ex Ash. & Swernf.
Pennisetum dichotomum (Forsk.) Del.
Periploca laevigata Ait.
Plantago albicans L.
Retama raetam (Forsk.) Webb (=*Lygos raetam* (Forsk.) Heywood)
Rhanterium suaveolens Desf.
Salsola vermiculata var. *brevifolia* (Desf). Maire et Weill.
Stipa lagascae Roem. & Schult

Selon SCHOENENBERGER (1988) il est plutôt préférable de multiplier des espèces comme *Acacia raddiana, Calligonum azel, Calligonum arich, Periploca laevigata, Rhus tripartitum,* que des espèces australiennes comme *Acacia cyanophylla* qui après un bon démarrage grâce

à l'arrosage, dégénère rapidement dès qu'il est sevré.

NEFFATI *et al.* (1991) décrivent une douzaine d'espèces locales reconnues comme étant parmi les plus prometteuses en matière de revégétation des parcours dégradés en zone aride, il s'agit de :

Argyrolobium uniflorum (DC.) Jaub. et Spach.
Aristida pungens Desf.
Artemisia herba-alba Asso
Cenchrus ciliaris L.
Helianthemum lipii var. *sessiliflorum* (Desf.) Murb.
Lotus creticus L.
Periploca laevigata Ait.
Plantago albicans L.
Retama raetam (Forsk.) Webb.
Rhanterium suaveolens Desf.
Rhus tripartitum (Kerna) DC.
Stipa lagascae Roem. & Schult

BOYCE (1987) suggère d'accorder la plus grande priorité en matière de recherche approfondie et de multiplication de semences aux cinq espèces suivantes : *Argyrolobium uniflorum*, *Cenchrus ciliaris*, *Lotus creticus*, *Plantago albicans* et *Stipa lagascae*.

En Tunisie centrale CHOUKI (1989) après avoir testé 142 échantillons appartenant à des espèces différentes recommande pour la partie nord de la Tunisie centrale où il pleut plus de 300 mm/an :

Agropyron dasystachyum «Critana», *Agropyron sibiricum*, *Agropyron desertorum* «Nordan», *Hedysarum carnosum* et *Plantago albicans*.

Pour la partie centre-ouest où la pluviométrie est de 300 mm environ il recommande :
Agropyron elongatum «Largo», «José», *Hedysarum carnosum*, *Agropyron intermedium* «Oahe», «Tegmar», «Trigo», *Hedysarum coronarium*, *Medicago truncatula*, *Agropyron sibiricum*, *Plantago albicans*, et *Trifolium vesiculosum*.

Pour la partie sud de la Tunisie centrale où la pluviométrie est de l'ordre de 200 mm le même auteur recommande :

Medicago ciliaris, *Plantago albicans* et *Scorpiurus muricatus*.

2.4. Obstacles rencontrés

Il ne suffit pas de repérer les bonnes espèces pastorales, ni même de réussir leur installation dans les sites d'essai. La revégétation des parcours en grandeur nature pose de sérieuses difficultés qui, il faut le reconnaître, sont à l'origine de l'échec des tentatives entreprises.

La disponibilité de semences en quantités suffisantes, les procédés de préparation du sol, de semis, de récolte, de battage, de nettoyage, de traitement et de conservation sont autant de problèmes qui entravent la réussite de l'opération de resemis. La solution de ces problèmes est d'autant plus difficile qu'il s'agit d'espèces autochtones peu ou non étudiées.

2.5. Disponibilité de semences

Les premières tentatives d'utilisation d'espèces pastorales autochtones à large échelle étaient basées sur la collecte des semences dans les sites naturels où les espèces recherchées sont présentes (Institut des Régions Arides Medenine, 1990).

Mais dès les premières campagnes de collecte il a été constaté que quelque soit l'effort déployé, les quantités de semences récoltées demeurent limitées et ne peuvent répondre aux besoins immédiats en raison de la dispersion et de la faible abondance de végétation qui caractérisent le milieu concerné par l'étude. Le coût économique d'une telle collecte, surtout en année sèche, s'avère, en outre, excessivement élevé. Pour toutes ces raisons, une fois le choix des espèces fixé et les premiers lots de graines collectés à partir de sites naturels appropriés, la multiplication des semences s'avère l'unique moyen susceptible de fournir des quantités suffisantes pour le resemis à grande échelle.

2.6. Contraintes d'installation

L'installation d'espèces pastorales ne peut être assimilée à celle d'une plantation agricole ou sylvicole généralement monospécifique. Le fait que le produit attendu ne soit pas destiné à la récolte mais à la pâture directe par les animaux implique que la ration soit équilibrée ; or cet équilibre ne peut être assuré par une ou deux

espèces seulement d'où la nécessité d'installer des peuplements en mélange adéquat. Ce mélange est en outre avantageux dans le sens d'une meilleure efficience de l'utilisation des réserves nutritives et hydriques du sol en raison des décalages dans les cycles de vie et des différences de structures des systèmes racinaires des espèces. La combinaison d'espèces en C_3 et en C_4 est souvent donnée comme exemple de cette complémentarité (CHAIEB, 1991).

Malheureusement l'installation de ces mélanges est loin d'être aisée. A la modestie de nos connaissances au sujet des exigences germinatives de ces espèces qui sont à leur début (NEFFATI *et al.*, 1990) s'ajoute la péréquation difficile de devoir satisfaire à la fois aux conditions de préparation du sol, du semis et de germination d'un mélange d'espèces aux caractéristiques morphologiques et physiologiques différentes. S'agissant de semences d'espèces appartenant à des familles botaniques différentes quel habitat leur offrir, quel type de semoir utiliser, à quelle période semer ? Là aussi nos connaissances sur les techniques et les matériels utilisés sont encore limitées. Il n'existe pas dans le commerce de matériel qui satisfasse l'ensemble de ces exigences. Les pays ayant acquis une certaine expérience dans ce domaine, l'Australie en est un exemple, ont résolu le problème à leur échelle mais ces solutions sont difficilement transposables en l'état et les premiers essais ont montré qu'une recherche propre à chaque région est à développer (BOYCE *et al.*, 1988).

ORIENTATION FUTURE DE LA RECHERCHE PASTORALE

Les premiers résultats acquis à la suite de l'utilisation des graines collectées dans les sites naturels en zone aride, montrent que le potentiel de production des espèces autochtones est nettement limité même en année favorable.

Il est tout à fait compréhensible qu'une sélection naturelle plurimillénaire opérant dans le sens d'une adaptation aux rudes épreuves tant climatique qu'édaphique qu'anthropozoogène en milieu aride favorise les caractères de conservation et de maintien de l'espèce au détriment de ceux de performances de sa production.

Cette évolution s'accompagne, en raison des pressions multiples que subit le couvert végétal, d'une régression de la variabilité du patrimoine phytogénétique que certains spécialistes qualifient d'«érosion génétique» qui conduit inéluctablement à une perte des caractères recherchés tant au niveau des aptitudes pastorales qu'au niveau de l'adaptabilité à l'aridité.

On ne peut que s'étonner qu'aucun travail d'amélioration génétique n'ait été entrepris sur les espèces pastorales autochtones dont les potentialités de développement et de reproduction demeurent ignorées. Ce n'est que très récemment qu'un travail portant sur l'inventaire caryologique des espèces concernées a été envisagé. Parallèlement la collecte de l'ensemble des provenances des espèces retenues et leur installation dans des pastoreta appartenant à divers sites représentatifs de la zone ont été entamées. Ce travail s'accompagne par la poursuite d'études de comportement des espèces installées en peuplement pur ou en association vis-à-vis des conditions écologiques (comportement germinatif, résistance au stress hydrique, à l'ensablement, au pâturage, etc.).

La détermination de la composition alimentaire et de la digestibilité des espèces sont également en cours.

L'ensemble de ce programme permettra à court terme d'opérer un choix parmi les écotypes les plus intéressants et à long terme la sélection et/ou la création de génotypes performants.

CONCLUSION

Malgré son extrême vulnérabilité le couvert végétal en zone aride et présaharienne subit une exploitation abusive qui se traduit par une régression alarmante et dans certains cas par une désertisation du milieu.

La préservation et le renforcement du potentiel phytogénetique de ces zones à vocation essentiellement pastorale requièrent une rationalisation de leur gestion basée sur une réglementation adéquate de leur exploitation (choix de l'animal, charge, rotation, mise en défens) mais aussi sur une réinstauration de leur couvert végétal.

La création de réserves sur pied par le biais des plantations fourragères pratiquée depuis plusieurs décennies ayant montré ses limites, leur revégétation par voie de resemis de petites pérennes autochtones les plus apêtées doit être envisagée.

BIBLIOGRAPHIE

AKRIMI, N., BENDALI, F., DI CASTERI, F., CHAIEB, M., EL HAMROUNI, A., FLORET, C., LE FLOC'H, E., M'CHAREK, A., NEFFATI, M., PONTANIER, R., RAMBAL, S., ZAAFOU-

RI, M. et ZEMZEMI, J. (1988) : Réhabilitation de la valeur des terres à pâturage et des zones affectées par l'érosion éolienne en Tunisie présaharienne. Rapport CCE, contrat T.S.D A 238 F (TT) et T.S.D 414 TN, 135 p. + annexes.

AKRIMI, N., STEEN, E., M'CHAREK, A. et JELLALI, A. (1989) : Etude des biomasses souterraines et aériennes développées par certaines espèces forestières, fruitières et fourragères cultivées en Tunisie centrale. Ecologia mediterranea, XV, (3/4), 1-14.

AKRIMI, N. et ZAAFOURI, M.S.(1990) : Etude des arbustes fourragers les plus couramment utilisés dans la mise en valeur des régions arides tunisiennes. Rev. des Rég. Arides. 1/ 90 : 4-83.

BENDALI, F. (1987) : Dynamique de la végétation et mobilité du sable en Jeffara tunisienne. Thèse Doct. USTL, Montpellier, 247 p.

BOUKHRIS, M. (1973) : Recherches écologiques et physiologiques sur les plantes gypsicoles de Tunisie. Thèse Doct. Etat. USTL, Acad. Montpellier, 215 p.

BOYCE, K.(1987) : Creation of seed bank for arid zone species in southern Tunisia, consultant Report, UNDP Project of the Government of the Republic of Tunisia TUN/85/006, 22 p and appendices.

BOYCE, K. et FLORET, C. (1988) : Rapport au Gouvernement tunisien sur la multiplication des semences et la remise en végétation des parcours du sud tunisien Projet PNUD/PNUE/ TUN/85/006, 25 pages + 3 annexes.

CHAIEB, M. (1985) : Etude de l'amplitude écologique de quelques espèces pastorales pérennes du sud tunisien en vue du resemis des parcours. D.E.A USTL, Acad. Montpellier.

CHAIEB, M. (1989) : Influence des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. Doct. USTL, Acad. Montpellier, 293 p.

CHAIEB, M., FLORET, C. et PONTANIER, R. (1991) : Réhabilitation d'écosystèmes pastoraux par réintroduction d'espèces locales. IV Congrès Intern. des Terres de Parcours, Montpellier 22-26 avril 1991.

CHOUKI, S. (1989) : Résultats d'essais d'adaptation de certaines espèces pastorales en Tunisie centrale. Sem. Nat. sur le développement et la gestion des parcours dans les zones arides et semi-arides de Tunisie. Kairouan 24-26 avril 1989.

EL HAMROUNI, A. et SARSON, M. (1974) : Valeur alimentaire de certaines plantes spontanées ou introduites en Tunisie. Note Rech. n°2, Inst. Nat. Rech. Forest. Tunis, 17 p.

EL HAMROUNI, A. (1978) : Etude phytoécologique et problèmes d'utilisation et d'aménagement dans les forêts de Pin d'Alep de la région de Kasserine (Tunisie centrale). Thèse Doct. Ing. Fac. Sc. Tech. St. Jérôme, Marseille 109 p.

FERCHICHI, A. (1990) : *Periploca laevigata* Ait. : écologie, biologie et aptitudes germinatives. DEA. Fac. de Sc. Univ. de Tunis II.

FERCHICHI, A., NEFFATI, M. et LE FLOC'H, E. (1991) : Comportement comparé d'espèces pastorales de diverses provenances de la zone aride tunisienne installées en pastoretum. IVè Cong. Intern. des terres à pâturage 24-26 avril 1991, Montpellier.

FLORET, C., LE FLOC'H, E., PONTANIER, R. et ROMANE, F. (1978) Modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement agropastoral des régions arides. Application à la région de Zougrata. Inst. Rég. Arides Medenine, Dir. Ress. Eau et Sol Tunis. Doc. techn. 274 p.

FLORET, C. et PONTANIER, R. (1982) : L'aridité en Tunisie présaharienne, climat, sol, végétation et aménagement. ORSTOM, Paris n° 150, 544 p.

GADDES, N. (1978) : Etudes des relations végétation-milieu et effet biologique de la mise en défens notamment sur l'alfa (*Stipa tenacissima* L.) dans le bassin versant de l'Oued Gabès. Thèse Doct. spécialité Ecologie USTL, Montpellier, 176 p.

GHRAB, S. (1981) : Etude de la variabilité écophénologique de l'alfa en Tunisie centrale : application en vue de la sauvegarde et de l'amélioration des nappes alfatières. Thèse Doct. Ing. Fac. des Sc. et Techn. de St. Jérôme, Univ. Aix-Marseille III.

GUINOCHET, M. (1951) : Contribution à l'étude

phytosociologique du sud tunisien. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, 42 : 131-153.

HENCHI, B. (1987) : Effets des contraintes hydriques sur l'écologie et l'écophysiologie de *Plantago albicans* L. Doct. d'Etat es-Sc. nat. Fac. Sc. Univer. Tunis.

INSTITUT DES REGIONS ARIDES (1990) : Projet TUN 85/OO6 création d'une banque de semences pour les espèces des zones arides dans le sud tunisien. Rapport final, 12 p.

IONESCO, T. (1975) : Les améliorations pastorales : méthodologie et réalisation dans le centre-sud de la Tunisie. Réunion MAB/EMASAR/UNEP, Sfax 3-12 avril 1975, 46 p.

LE FLOC'H, E. (1983) : Contribution à une étude ethnobotanique de la flore tunisienne. Publication Minist. de l'Enseign. Sup. et de la Rech. Sc. Tunisie.

LE HOUEROU, H.N. (1969) : La végétation de la Tunisie steppique (avec référence aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique de Tunisie. Vol. 42, Fasc. 5, 561 p. + annexes

LE HOUEROU, H.N (1970) : North Africa, Past, Present, Future. Arid Lands in transition, American Association for the advancement Science, 227-277.

LE HOUEROU, H.N. (1980) : Les fourrages ligneux en Afrique du Nord. Les fourrages ligneux en Afrique. p 57-84. Centre International pour l'Elevage en Afrique - Adis Abeba.

LE HOUEROU, H.N. et PONTANIER, R. (1987) : Les plantations sylvopastorales dans la zone aride de Tunisie. UNESCO-MAB. Note technique 18 p.

LONG, G. (1954) : Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie centrale. Ann. Serv. Bot. Agron.Tunisie, 27, 388 p, Carte 1/200 000, 21 tabl.

MAKHLOUF, E. (1989) : Evolution et perspectives de l'aménagement des parcours et de l'élevage ovin en Tunisie centrale. Sem. Nat. sur l'amélioration pastorale. Kairouan, 24-26 avril 1989, 27 p.

MONROY ATA, A. (1989) : Installation de plantes pérennes de la zone aride soumises à des contraintes hydriques contrôlées et à des coupes. Thèse Doct. USTL, Montpellier - France, 166 p.

NABLI, M.A. (1989) : Essai de synthèse sur la végétation et la phytoécologie tunisiennes. 1- Elément de botanique et de phytoécologie. Fac. de Sc. de Tunis, lab. de botanique fondamentale et appliquée. Prog. Flore et Veget. tunisiennes. Vol. 4.

NEFFATI, M. (1984) : Comportement allélopathique d'*Artemisia campestris* L. dans les parcours de la Djeffara tunisienne. Memoire INAT Tunis, 113 p.

NEFFATI, M. et AKRIMI, N. (1991) : Espèces autochtones à usage multiple susceptibles d'être utilisées pour la revégétation des parcours dégradés en zones arides. Revue des Régions Arides n° 2/91, 109 p.

NEFFATI, M., AKRIMI, N. et ZAAFOURI, M.S (1990) : Reprise et comportement de quelques espèces arbustives et petites pérennes en milieu aride. Rev. des Rég. Arides 1/90 p. 85-112.

NEFZAOUI, A. et CHERMITI, A. (1989) : Contribution à l'étude de la valeur alimentaire des arbustes fourragers. Sem. Nat. sur l'amélioration pastorale. Kairouan, 24-26 avril 1989. 17 p.

NEGRE, R. (1961, 62) : Petite flore des régions arides du Maroc Occidental T. I, 413 p + T. 2, 566 p. C.N.R.S. édit. Paris.

NOVIKOFF, G. (1961) : Contribution à l'étude des relations entre le sol et la végétation halophile de Tunisie. Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie, 34, 339 p.

POTTIER-ALAPETITE, G. (1979, 1981) : Flore de la Tunisie, angiospermes - dicotylédones. Minist. de l'Ens. Sup. et de la Rech. Scien. et Minist. de l'Agr. - Tunisie - T I et T II 1190 p.

QUEZEL, P. (1958) : Quelques aspects de la dégradation du paysage végétal au Sahara en AFrique du Nord. Un. intern. Conserv. Nat., Athènes.

QUEZEL, P. (1965) : La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie - Stuttgart, Fisher, 333 p.

QUEZEL, P. et SANTA, S. (1962, 63) : Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. C.N.R.S T I + T II, 1170 p.

REJEB, M.N. (1980) : Contribution à l'étude de la matière organique dans les sols des nappes alfatières en Tunisie centrale, minéralisation de l'azote et du carbone. Thèse Doct. Spécialité Ecologie Végétale Fac. Sc. Tunis.

SANKARY, M.N. (1981) : Approches and methodology on the revegetation of the sandy arid ecosystems in the southern region of Tunisia. Consultant Report. UNESCO/PNUE and Institut des Régions Arides, Medenine, Tunisie , 22 p.

SASSI, J. (1978) : Contribution à l'étude phytoécologique des milieux salés et gypseux dans la région de Gabès et d'El Hamma. D.E.A d'écologie générale et appliquée USTL Acad. Montpellier, 41 p. + annexes.

SAUVAGE, Ch. (1962) : Le quotient pluviométrique d'Emberger, son utilisation et la représentation géographique de ses variations. Ann. Serv. phys. Globe et Météorol. Inst. Scient. Chérif, 20 p.

SCHOENENBERGER, A. (1988) : Rapport de mission Projet TUN 86/002 «Cartographie des ressources pastorales dans les zones de mise en valeur du sud tunisien.. Inst. Rég. Arides Medenine, 12 p.

TELAHIGUE, T. (1982) : Contribution à l'étude des déséquilibres écologiques et agricoles en zone aride tunisienne : le cas des friches postculturales dans la région de Bir Lahmar. Thèse Doc. Ing. USTL, Acad. Montpellier.

TELAHIGUE, T. et HALL, J.M. (1989) : Utilisation multiple des ressources naturelles et approche d'aménagement conséquente : expérience Projet RAB/84. Sém. Nat. sur l'amélioration pastorale. Kairouan, 24-26 avril 1989, 28 p.

WAECHTER, P. (1979) : Essai de comportement et collection de plantes pastorales et fourragères des zones arides : station d'El Fjè Medenine. Inst. des Rég. Arides. Bull. inform. 37 p. ronéo., + tab. h.t.

WAECHTER, P. (1982) : Etude des relations entre les animaux domestiques et la végétation dans les steppes du sud de la Tunisie. Thèse Doc. Ing. USTL, Montpellier - France, 293 p.

ZAAFOURI, M.S. (1989) : Caractétrisation floristique et pédologique d'une toposéquence en Tunisie aride en vue d'installation d'espèces arbustives fourragères. DEA Fac. des Sc. et Tech. St. Jérôme, Univ. de Droit et des Sc. d'Aix Marseille III.

ZAAFOURI, M.S., AKRIMI, N., PONTANIER, R. et ZEMZEMI, J. (1991) : Recherche des conditions écologiques optimales de réussite des plantations d'arbustes fourragers en zone aride tunisienne. IV Congr. Intern. des terres à pâturage. Montpellier 22-26 avril 1991.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 383-393

Les teneurs en métaux lourds dans les sols naturels et les sols enrichis en résidus d'épuration urbaine du Sud de la France

Guy AUBERT*

INSTITUT MEDITERRANEEN D'ECOLOGIE ET DE PALEOECOLOGIE
Equipe : Structure, dynamique, production et conservation des écosystèmes méditerranéens

RESUME

Lors de la plupart des études pédologiques effectuées en région méditerranéenne française et en milieu «naturel», les métaux lourds (Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, Se, Zn) n'ont pas retenu jusqu'à présent et pour diverses raisons, l'attention des chercheurs. Le présent article a pour objectif :

1. d'apporter des données concernant la teneur en métaux lourds dans quelques sols situés sur calcaire compact ou sur dolomie, en Provence littorale,
2. d'aborder le problème de l'impact d'un apport de résidus solides de station d'épuration, sur l'évolution de la teneur en métaux lourds dans les sols «naturels» qui ont fait l'objet d'un tel amendement,
3. de comparer ces teneurs à celles dites de «références» et proposées par l'AFNOR (sols agricoles).

MOTS-CLES : métaux lourds, sol, environnement, pollution

SUMMARY

Until now, heavy metals (Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb, Se, Zn) have not held the attention of searchers in soils studies in the French Mediterranean area and in natural biotopes. The aim of this paper is :

i) providing data on heavy metals content in some chalky compact soils or dolomitic soils in coastal Provence,
ii) studying the impact of the sewage sludge application on the evolution of the heavy metals rate into the «natural soils»,
iii) comparing the contents with the AFNOR guidelines for the agricultural soils.

KEY WORDS : heavy metals, soil, environment, pollution

INTRODUCTION

L'utilisation des rejets solides d'une station d'épuration, comme fertilisant forestier, représente un débouché intéressant pour ces matériaux. Si elle permet le recyclage de la matière organique, de certains éléments nutritifs (phosphore en particulier) au profit des végétaux, elle présente néanmoins quelques dangers liés à d'éventuelles pollutions causées par des éléments ou substances chimiques.

* Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
13397 Marseille Cedex 13

Les quelques rares références relatives aux conséquences d'une telle pratique, en sylviculture, et surtout le manque de recul pour apprécier les phénomènes, incitent les scientifiques à émettre des réserves et à suivre de près de telles opérations.

Le présent article a pour but de communiquer à un public averti et s'intéressant aux problèmes touchant à l'environnement, à l'aménagement et à la sylviculture, un des points originaux de l'étude préalable à la reforestation du Plateau de Carpiagne (Commune de Marseille-France), celui de la recherche et du dosage des métaux lourds dans les sols soit naturels, soit enrichis en résidus solides issus de la station d'épuration d'Achères traitant les eaux usées de la région parisienne (Direction Générale des Services Techniques de la Ville de Marseille, et O.N.F. 1988, G. AUBERT, 1988). Aux résultats de cette étude ont été joints ceux récemment obtenus au cours de l'hiver 1990-91, relatifs à des sols enrichis en résidus solides de la station d'épuration de la Ville de Marseille. L'absence de données concernant les métaux lourds présents dans les sols de la façade méditerranéenne, a incité à faire état des premiers résultats d'une étude induite par la mise en place d'une importante station d'épuration urbaine en région méditerranéenne française. Les éléments tels que le cadmium, le chrome, le cuivre, le mercure, le nickel, le plomb, le sélénium et le zinc, appelés aussi «métaux lourds» figurent habituellement sous forme de traces dans le sol et se comportent pour certains d'entre eux, comme des oligo-éléments plus ou moins indispensables dans le cadre de la nutrition minérale des végétaux. A concentration relativement élevée, ils peuvent devenir toxiques soit pour les végétaux qui les ont absorbés, soit pour les animaux qui se sont nourris de ces derniers. Ce risque a incité à rechercher dans une étude préliminaire à une opération de reboisement (Ville de Marseille, O.N.F., 1988), la concentration en métaux lourds dans les sols naturels et dans ceux qui avaient fait l'objet d'une expérimentation d'épandage (G. AUBERT, 1988 et 1991). La connaissance des teneurs en métaux lourds était indispensable pour :

- disposer d'un état initial des lieux avant la mise en place d'un suivi scientifique ayant pour objectif de surveiller la destinée des métaux lourds (localisation, concentration, états, migration...) ;
- déterminer la dose maximale de compost pouvant être apportée par hectare en fonction de la composition de ce dernier et de celle du sol, ainsi que du volume de terre fine disponible par unité de surface.

Pour ces raisons, on a procédé à la recherche et au dosage des huit éléments précédemment cités dans des sols prélevés en différents points du territoire retenu pour une incorporation de résidus solides ou «compost urbain» au sein du substrat, avant une opération de reboisement. Pour plus de renseignements, le lecteur est invité à consulter d'une part le document «Etude préalable à la reforestation du Plateau de Carpiagne», Direction Générale des Services Techniques de la Ville de Marseille, O.N.F., 1988, et d'autre part le rapport intitulé «Impact du sous-solage, du concassage, de l'incorporation de compost urbain, sur les caractères du sol en terrain calcaire compact et dans le cadre d'une reforestation» G. AUBERT, 1991). Le risque d'une éventuelle pollution de la nappe phréatique par les nitrates, pollution souvent citée comme une conséquence négative de ces apports, a été écarté par le traitement thermique et la déshydratation à l'aide de filtres-presse, de boues résiduaires en un matériau solide organo-minéral appelé ici «compost urbain». Afin d'alléger le texte, cette expression sera souvent réduite à son substantif.

METHODES D'ETUDE

1. Prélèvements sur le terrain

1.1. Dates

Deux campagnes de prélèvements ont eu lieu :

- fin du mois d'août et septembre 1987 lors de l'étude préliminaire à la reforestation du Plateau de Carpiagne ;
- décembre 1990, suite au premier essai d'incorporation de compost issu de la station d'épuration de la Ville de Marseille, opération réalisée durant l'été 1990.

1.2. Localisation géographique et types de substrat

L'échantillonnage a été effectué en différents points situés en majorité entre le Col de la Gineste et le village de Carnoux, sur le domaine de Luminy, et à proximité de l'usine de traitement des boues issues de la station d'épuration de la Ville de Marseille. La plupart des sols correspondent à des vestiges de sols fersiallitiques, quelques uns sont apparentés à des rendzines (Ville de Marseille, O.N.F., 1988).

1.3. Conditions de prélèvement - transport

1.3.1. Etude préliminaire à la reforestation du Plateau de Carpiagne (août-septembre 1987)

Le nombre d'échantillons a été limité à 20 pour des raisons budgétaires. Ils ont été prélevés entre 25 et 45 cm de profondeur, entre les cailloux et les blocs de nature calcaire ou dolomitique, là où se trouve la plus forte densité de racines, et en des points qui paraissaient les plus représentatifs du site considéré. Parmi les vingt échantillons, dix-huit ont été récoltés dans dix-huit fosses pédologiques implantées en milieux «témoins», alors que deux ont été obtenus dans deux fosses pédologiques ouvertes au sein de la parcelle expérimentale du Plateau de Carpiagne. Ces deux derniers ont été considérés en vue d'étudier l'évolution du substrat, cinq ans après la préparation du terrain, l'un d'eux provient d'une zone où l'apport de compost avait été de 400 tonnes de matière sèche à l'hectare, l'autre d'une zone témoin, sans amendement et située à quelques dizaines de mètres seulement (G. AUBERT, 1988).

1.3.2. Etude sur la parcelle aménagée en 1990

Suite à la décision de mettre en oeuvre le projet de reforestation du Plateau de Carpiagne et à la demande de la Ville de Marseille, trois fosses pédologiques ont pu être étudiées au sein d'une première surface aménagée (6 hectares) et ayant fait l'objet d'une incorporation de compost (500 tonnes de matière sèche à l'hectare) issu de la station d'épuration de la Ville de Marseille. Dans chacune des fosses, 4 échantillons ont été prélevés aux profondeurs suivantes : 0 à 5 cm, 15 à 25 cm, 35 à 45 cm, 55 à 65 cm. Tous les prélèvements ont été effectués après «rafraichissement» d'une des faces de chaque fosse pédologique considérée, à l'aide d'outils métalliques (truelle, transplantoir) en parfait état (absence de corrosion).

Le transport a eu lieu dans des boîtes en plastique, rigides, lavées à l'eau du robinet, et fermées hermétiquement à l'aide de couvercles.

2. Traitement au laboratoire

2.1. Préparation des échantillons

Après dessiccation à l'air, à l'abri de poussières, les échantillons ont été tamisés à l'aide de tamis en inox aux mailles carrées de 2 mm de côté. Les éléments fins ont été stockés dans des sachets en papier kraft.

2.2. Analyses chimiques

L'extraction et le dosage des métaux lourds (teneurs totales) ont été confiés à des laboratoires agréés.

Les échantillons récoltés en août-septembre 1987 ont été traités par le Laboratoire d'analyses du Service des Eaux de la Ville de Marseille. Les analyses ont été réalisées selon les normes AFNOR :

T90-112 (septembre 1986) pour le zinc, absorption atomique à l'aide de la flamme,
T90-119 (mai 1987) pour le cadmium, le chrome, le cuivre et le sélénium, absorption atomique à l'aide du four en graphite,
T90-113 (septembre 1986) pour le mercure.

Les échantillons recueillis en décembre 1990 ont été confiés au Laboratoire d'analyses de sols de l'I.N.R.A., à ARRAS, et ont été analysés selon les normes recommandées et en vigueur au début de l'année 1991.

RESULTATS ET DISCUSSIONS

Les résultats ont été rassemblés dans deux tableaux :

Tableau n° 1 : données relatives aux échantillons récoltés dans le cadre de l'étude préliminaire à la reforestation du Plateau de Carpiagne. Echantillons n° 1 à 18 : sols témoins, non aménagés. Echantillons n° 19 et 20 : sols de la parcelle expérimentale du Plateau de Carpiagne, considérés pour les raisons évoquées précédemment.

Tableau n° 2 : données relatives aux échantillons prélevés en décembre 1990, dans la première tranche de terrains ayant fait l'objet d'une incorporation de compost issu de la station d'épuration de la Ville de Marseille (dose : 500 tonnes de matière sèche par hectare). A titre de comparaison, la norme AFNOR U44-041 concernant les concentrations maximales considérées comme normales dans les sols agricoles, a été reportée dans chacun des tableaux.

1. Rappel succinct de la norme AFNOR U44-041

La norme AFNOR U44-041 traite des teneurs en éléments traces d'une part dans les sols agricoles et d'autre part dans les boues[1] d'origine urbaine utilisées comme amendement.

[1] Ici le terme de «boues» correspond à un matériau de consistance aussi bien pâteuse que compacte. Ce terme a été utilisé, vu que dans la quasi totalité des cas, le résidu employé comme amendement avait un aspect pâteux.

TENEURS MAXIMALES EN ELEMENTS TRACES DANS LES SOLS AGRICOLES DITS «NORMAUX».

«Les boues ne doivent pas être épandues sur des sols dont les teneurs en un ou plusieurs éléments traces excèdent les valeurs suivantes, en milligrammes par kilogramme de matière sèche».

cadmium	chrome	cuivre	mercure	nickel	plomb	sélénium	zinc
2	150	100	1	50	100	10	300

TENEURS MAXIMALES ET AUTORISEES EN ELEMENTS TRACES DANS LES BOUES SERVANT D'AMENDEMENT

«Les teneurs des boues en certains éléments sont à comparer aux valeurs de référence suivantes,en milligrammes par kilogramme de matière sèche» (p.p.m.).

cadmium	chrome	cuivre	mercure	nickel	plomb	sélénium	zinc
20	1000	1000	10	200	800	100	3000

chrome+cuivre+nickel+zinc = 4 000

«Aucune teneur des boues en l'un de ces éléments traces ne doit excéder le double de la teneur de référence correspondante, de même que pour la somme des teneurs en chrome, cuivre, nickel et zinc».

2. Les teneurs en métaux lourds

Les 32 échantillons analysés ont leurs données réparties dans 2 tableaux distincts du fait qu'ils ont été traités dans 2 laboratoires d'analyses différents.

2.1. Echantillons de terrain provenant de terrains «témoins» (n°1 à 18)

Cadmium : les teneurs sont en général comprises entre 1,2 et 5,5 p.p.m. Seuls les échantillons n° 10 et 11 offrent des valeurs excessivement élevées par rapport à la norme AFNOR.

Chrome : les concentrations oscillent entre 20 et 67 p.p.m., valeurs nettement inférieures à la norme AFNOR (150 p.p.m.)

Cuivre : les valeurs sont comprises dans l'intervalle 12 à 25 p.p.m., nettement en-dessous des 100 p.p.m. retenues par l'AFNOR.

Mercure : les teneurs décelées sont toutes situées en-dessous de la limite de détection de l'appareillage utilisé (0,5 p.p.m.) et par voie de conséquence bien inférieures à la norme AFNOR.

Nickel : cet élément offre des concentrations incluses dans l'intervalle 36 à 110 p.p.m..La plupart sont supérieures à 50 p.p.m., valeur retenue par l'AFNOR pour les sols agricoles.

Plomb : les concentrations varient entre 10 et 50 p.p.m., valeurs bien inférieures aux 100 p.p.m. de la norme AFNOR.

Sélénium : les teneurs sont comprises dans un faible intervalle, 10 à 35 p.p.m. La norme AFNOR a proposé 10 p.p.m. comme concentration maximale normale pour les sols agricoles.

Zinc : toutes les données recueillies sont rassemblées dans l'intervalle 120 à 200 p.p.m., nettement en-dessous de la norme AFNOR.

En résumé, on retiendra les faits suivants :

Les concentrations sont par rapport à la norme AFNOR ;

- inférieures pour le chrome, le cuivre, le mercure, le plomb et le zinc,
- égales ou supérieures pour le sélénium,
- inférieures ou supérieures pour le cadmium et le nickel.

La surreprésentation du cadmium dans les échantillons n° 10 et 11 pourrait s'expliquer par la pratique de la «chasse au poste» (chasse aux oiseaux se posant sur les arbres situés à proximité). Les teneurs en plomb ne venant pas étayer cette hypothèse, le cadmium provient-il essentiellement de l'explosif, ou bien diffuse-t-il plus facilement que le plomb dans le sol ?

2.2. Echantillons provenant de terrains aménagés (n° 19 à 32)

2.2.1. Parcelle expérimentale du Plateau de Carpiagne (échantillons n° 19 et 20)

Deux remarques majeures méritent d'être signalées. L'apport de compost à la dose de 400 tonnes à l'hectare (échantillon n° 19) n'a pas eu d'incidence majeure par rapport aux témoins, sur la concentration en métaux lourds, entre 20 et 30 cm de profondeur, cinq ans après l'épandage. Seuls le mercure, le cuivre, le zinc présentent une concentration supérieure à celle des échantillons témoins n° 1 à 18, ainsi que le n° 20. La zone témoin (échantillon n° 20) qui a été aménagée mécaniquement comme celle d'où provient l'échantillon n° 19, mais qui n'a pas été enrichie en compost, contient plus de chrome et de nickel que celle qui a été amendée. Cette anomalie, comme la surreprésentation du cadmium dans l'échantillon n° 19, peuvent s'expliquer par le fait qu'une incorporation d'ordures ménagères avait eu lieu lors du sous-solage ayant précédé une opération de reboisement antérieure à l'incendie d'août 1979. Cette incorporation a été découverte lors de l'ouverture des fosses pédo-

logiques et des prélèvements d'échantillons. Ainsi, dans la parcelle expérimentale de Carpiagne installée en 1982, l'apport massif de compost 400 tonnes à l'hectare) succédant à une incorporation d'ordures ménagères ne s'est pas soldé pour l'instant par un enrichissement excessif en métaux lourds dans l'intervalle de profondeur 20-30 cm, bien que le matériau organo-minéral en provenance de la station d'épuration d'Achères (région parisienne) soit réputé comme chargé en ces éléments indésirables.

2.2.2. Parcelle aménagée en 1990

La parcelle aménagée en 1990 (AUBERT, 1991) couvre une surface de l'ordre de 6 hectares, caractérisée par des sols essentiellement apparentés à d'anciens sols fersiallitiques tronqués par les agents de l'érosion. En fonction des moyens budgétaires accordés, 12 échantillons répartis dans 3 sols selon les conditions précédemment exposées, ont pu être analysés. Dans le présent article sont communiquées les teneurs en métaux lourds (tableau n° 2) telles qu'elles existaient en décembre 1990, l'"incorporation du compost urbain ayant eu lieu durant l'été 1990, à raison d'une dose de 500 tonnes de matière sèche à l'hectare.

Seules les pluies d'octobre 1990 ont été suffisantes pour déclencher d'éventuels mouvements «per descensum» de substances. L'examen du tableau n° 2 suscite les commentaires suivants :

Cadmium : cet élément n'a pratiquement pas migré durant les quelques mois qui ont suivi l'incorporation. En-dessous d'une vingtaine de centimètres en profondeur, les concentrations sont bien inférieures à celle retenue dans la norme AFNOR U44-041.

Chrome : dans chacun des sols, seul l'horizon supérieur contenant essentiellement du compost, offre les concentrations les plus fortes, mais celles-ci sont toutes en-dessous de la norme. A partir des résultats obtenus, il semble qu'une fraction du chrome ait migré et se soit concentré en profondeur (teneur plus faible à 20 cm de profondeur qu'au-delà).

Cuivre : comme le cadmium, le cuivre paraît rester insoluble durant les premiers mois suivant l'incorporation. Seuls les horizons supérieurs offrent des concentrations dépassant celles retenues par la norme.

Mercure : les horizons profonds contiennent très peu de mercure alors que ceux renfermant essentiellement du compost,. semblent avoir conservé la presque totalité du mercure apporté.

Nickel : contrairement aux autres éléments, le nickel par ses concentrations parfois très faibles dans le compost, a un effet diluant, ainsi s'expliquent les basses valeurs obtenues entre O et 6 cm d'une part et 20 cm d'autre part.

Plomb : cet élément a un comportement qui est à rapprocher de celui du cadmium et du cuivre.

Zinc : pour l'instant, le zinc est à associer au plomb, cuivre et cadmium.

3. Masses d'éléments apportés par unité de surface

3.1. Cas de la parcelle expérimentale de Carpiagne

Connaissant les teneurs en métaux lourds du compost provenant de la station d'Achères :

Eléments :	Cd	Cr	Cu	Hg	Ni	Pb	Zn
Concentration en ppm	130	530	1900	8	200	1300	5600

on peut calculer les apports en éléments lourds, pour une dose de 400 tonnes de matière sèche à l'hectare, appliquée sur 4 surfaces distinctes de la parcelle expérimentale du Plateau de Carpiagne. Pour des doses de 100 ou 200 tonnes, les teneurs suivantes seront divisées par 2 ou 4.

CADMIUM : 5,2 g par m^2 ou 52 kg par hectare
CHROME : 21,2 g par m^2 ou 212 kg par hectare
CUIVRE : 76,0 g par m^2 ou 760 kg par hectare
MERCURE : 0,32 g par m^2 ou 3,2 kg par hectare
NICKEL : 8,0 g par m^2 ou 80 kg par hectare
PLOMB : 52,0 g par m^2 ou 520 kg par hectare
ZINC : 224,0 g par m^2 ou 2240 kg par hectare

Ces valeurs peuvent surprendre un bon nombre de lecteurs. Elles paraissent toutefois relativement faibles si on les compare aux données relatives à d'autres éléments tels que le carbone organique, l'azote total, le phosphore total, le potassium ou encore le fer. A titre comparatif, les apports en ces éléments sont communiqués ci-après :

CARBONE ORGANIQUE : 9,200 kg par m2 ou 92 t par hectare
AZOTE TOTAL : 0,520 kg par m2 ou 5,2 t par hectare
PHOSPHORE TOTAL : 1,308 kg par m2 ou 13 t par hectare
POTASSIUM : 0,133 kg par m2 ou 1,3 t par hectare
FER : 0,048 kg par m2 ou 0,48 t par hectare

3.2. Cas des terrains aménagés en 1990

A partir de teneurs moyennes en métaux lourds (tableau n° 3) contenus dans le compost issu de la station d'épuration de la Ville de Marseille, il est possible d'estimer les apports en

ces éléments par unité de surface et pour une dose de 500 tonnes de matière sèche à l'hectare.

TENEURS MOYENNES EN METAUX LOURDS

Eléments :	Cd	Cr	Cu	Hg	Ni	Pb	Se	Zn
Concentration en ppm	9,56	142,7	461,6	2,5	15,4	305,5	2,3	1363,7

CADMIUM : 0,478 g par m^2 ; 4,78 kg par hectare
CHROME : 7,135 g par m^2 ; 71,35 kg par hectare
CUIVRE : 23,08 g par m^2 ; 230,8 kg par hectare
MERCURE : 0,125 g par m^2 ; 1,25 kg par hectare
NICKEL : 0,770 g par m^2 ;7,70 kg par hectare
PLOMB : 15,27 g par m^2 ; 152,7 kg par hectare
SELENIUM : 0,115 g par m^2 ; 1,15 kg par hectare
ZINC : 68,18 g par m^2 ; 681,8 kg par hectare

4. Conséquences d'un apport massif de compost sur les teneurs en métaux lourds

4.1. Cas de la parcelle expérimentale de Carpiagne

Les valeurs précédemment exposées et relatives aux apports en métaux lourds par unité de surface, conduisent à se demander si les teneurs en ces éléments au sein de la terre fine, resteront inférieures ou deviendront nettement supérieures à celles considérées comme maximales dans des sols agricoles dits «normaux» (Norme AFNOR U44-041) après un épandage massif (400 tonnes à l'hectare) et une homogénéisation de la terre fine par brassage assuré par la faune fouisseuse du sol. La discussion portera sur un exemple de sol assez fréquent sur plateau calcaire, tel que celui de Carpiagne. Considérons un sol de 1 mètre d'épaisseur, couvrant 1 m^2, et renfermant 75 % d'éléments grossiers et compacts (blocs, cailloux, graviers). Un volume de 1m^3 de substrat contient alors 250 dm^3 de terre fine. Si cette dernière présente une porosite totale de 50 %, son volume réel n'est alors que de 125 dm^3. Pour une densité réelle de 2,5, la masse de terre incluse dans 1 m^3 de substrat correspond à environ 312,5 kg. En supposant une incorporation homogène au sein de la terre fine, sur une épaisseur de 1 m (phénomène qui risque de se manifester avec une grande lenteur dans les conditions actuelles) un apport de 400 tonnes de compost à l'hectare se traduirait par une élévation de la teneur de chacun des éléments selon les valeurs suivantes :

CADMIUM : 130 x 40/312,5 = 16,64 ppm
CHROME : 530 x 40/312,5 = 67,84 ppm
CUIVRE : 1900 x 40/312,5 = 243,20 ppm
MERCURE : 8 x 40/312,5 = 1,02 ppm
NICKEL : 200 x 40/312,5 = 25,60 ppm
PLOMB : 1300 x 40/312,5 = 166,40 ppm
ZINC : 5600 x 40/312,5 = 716,80 ppm

Supposons que le sol considéré contienne initialement des métaux lourds dont les concentrations seraient égales à celles de l'échantillon n° 20 (tableau n° 1). Quelles valeurs pourraient alors prendre ces concentrations après une incorporation homogène d'une dose de compost de 400 tonnes à l'hectare ? Par simples additions, on aboutirait aux résultats suivants :

	concentration dans le sol en ppm	valeurs maximales norme AFNOR U44-041
CADMIUM : 16,64 + 3,6 =	20,24	2
CHROME : 67,84 + 6 =	134,84	150
CUIVRE : 243,20 + 20 =	263,20	100
MERCURE : 1,02 + 0,5 =	1,52	1
NICKEL : 25,60 + 110 =	135,60	50
PLOMB : 166,40 + 25 =	191,40	100
ZINC : 716,80 + 160 =	876,80	300

A partir des valeurs ci-dessus, dans les conditions édaphiques précédemment exposées, on verrait dans le sol considéré, un ou deux des éléments seulement (chrome et éventuellement mercure) présenter des concentrations inférieures à celles retenues dans le cadre de la norme AFNOR U44-041, qui rappelons-le ne concerne que les sols agricoles. Pour l'instant, à notre connaissance, aucune norme n'a été définie pour les sols à vocation sylvicole. De telles teneurs en métaux lourds dans un sol forestier ont-elles des incidences néfastes sur l'écosystème ?

4.2. Cas du projet d'épandage sur l'ensemble du Plateau de Carpiagne

Dans le cas d'un substrat analogue à celui considéré précédemment (75 % d'éléments grossiers, 25 % de terre fine, sur une épaisseur de 1 mètre) et en supposant une bonne homogénéisation de la terre fine par brassage, le projet d'épandage de compost à la dose de 500 tonnes à l'hectare, et issu de la station d'épuration de la Ville de Marseille, aurait pour conséquence d'élever les teneurs en métaux lourds selon les valeurs suivantes :

CADMIUM : 9,56 x 50/312,5 = 1,529 ppm
CHROME : 142,68 x 50/312,5 = 22,828 ppm
CUIVRE : 461,60 x 50/312,5 = 73,856 ppm
MERCURE : 2150 x 50/312,5 = 0,400 ppm
NICKEL : 15,43 x 50/312,5 = 2,468 ppm
PLOMB : 305,50 x 50/312,5 = 48,880 ppm
SELENIUM : 2,33 x 50/312,5 = 0,372 ppm
ZINC : 1363,75 x 50/312,5 = 218,200 ppm

A cette liste d'éléments retenue dans la norme AFNOR U44-041, on peut ajouter à titre indica-

tif le fer particulièrement abondant dans le compost en raison de la technique utilisée lors de la floculation dans les bassins de décantation (utilisation de chlorure ferrique).

FER : 48 672 x 50/312,5 = 7787,20 ppm

Si dans le sol considéré, les teneurs initiales en métaux étaient égales à celles de l'échantillon n° 1 (tableau n° 1), les concentrations atteindraient alors les valeurs ci-après (en ppm) :

	concentration atteinte	valeurs maximales norme AFNOR U44-041
CADMIUM : 1529 + 4,4 =	5,929	2
CHROME : 22,828 + 50,0 =	72,828	150
CUIVRE : 73,856 + 23,0 =	96,856	100
MERCURE : 0,4 + 0,5 =	0,900	1
NICKEL : 2,468 + 110,0 =	112,468	50
PLOMB : 48,8 + 30,0 =	78,880	100
SELENIUM : 0,372 + 35,0 =	35,372	10
ZINC : 218,2 + 200,0 =	418,20	300

Les valeurs calculées précédemment montrent que l'utilisation du compost urbain issu de la station d'épuration de l'agglomération de Marseille, conduit, dans les conditions considérées, à une élévation des teneurs en métaux lourds moindre par rapport à celle estimée pour la parcelle expérimentale de Carpiagne malgré une dose supérieure d'apport de matériau organo-minéral (500 tonnes au lieu de 400 tonnes à l'hectare). Un tel résultat tient essentiellement au fait que le compost de Marseille est moins chargé en métaux lourds que celui d'Achères. Grâce à une action efficace du Service de l'Assainissement et à une meilleure éducation de la population sur la manière de consommer certains produits, on peut espérer encore une diminution des concentrations en éléments indésirables. La pollution par les métaux lourds due à certains laboratoires, certaines industries, l'usure des pneumatiques, le super carburant doppé par le plomb, l'altération des peintures..., doit être traitée à la source et non au niveau de la station d'épuration. Vu l'insolubilisation plus ou moins marquée des métaux lourds en présence de carbonates ou d'argiles (JURINK et BAUER, 1956 ; Mc BRIDE, 1980 ; BOURG, 1983 ; SALOMON et FORSTNER, 1988) il s'avère indispensable d'incorporer en profondeur le compost lors de la préparation du substrat pour deux raisons essentielles :

- éviter l'accumulation massive de métaux lourds à l'intérieur d'une mince couche de terre superficielle, après minéralisation de la matière organique,
- favoriser la dilution des éléments fertilisants et la minéralisation de la matière organique dans le plus grand volume de terre fine qui sera parcouru par les systèmes racinaires.

Enfin, il ne faut perdre de vue que le sol est un milieu très complexe dans lequel la mobilité des éléments métalliques est liée à des phénomènes activateurs ou inhibiteurs. Les influences majeures relèvent des effets du pH (solubilisation favorisée par une réaction acide, HERMU et BRUMMER, 1980), du potentiel d'oxydo-réduction, de la complexation minérale et organique, de transformations microbiologiques comme par exemple la biométhylation (méthylmercure), de la translocation des métaux associée à des processus membranaires (FORSTNER *et al.*, 1990).

5. Nécessité d'un suivi analytique

L'absence de références précises dans le domaine sylvicole, sous climat méditerranéen et sur substrat à forte dominance de calcaire compact, incite à prévoir un suivi :

- d'une part sur la parcelle expérimentale de Carpiagne,
- d'autre part sur celles faisant l'objet de la mise en oeuvre du projet d'épandage de compost urbain sur l'ensemble du plateau de Carpiagne, la première tranche de travaux ayant débuté en 1990. Ce suivi devrait être conduit avec un échantillonnage plus important en surface et en profondeur, afin de connaître la variabilité des données liées à l'hétérogénéité locale des substrats. De plus, ce suivi devrait s'étaler sur une période relativement longue en raison de la très lente décomposition de la matière organique du compost.

L'étude devrait avoir pour objectifs de :

- déterminer le moment où les métaux lourds et les autres éléments sont libérés, suite à une minéralisation de la matière organique,
- connaître la destinée des éléments pouvant être dangereux (immobilisation par réaction chimique, dispersion par l'intermédiaire de la faune du sol fouisseuse),
- mais aussi d'apprécier l'impact de l'enrichissement en métaux lourds du substrat sur la faune du sol et la composition minérale des végétaux intervenant pour une bonne part dans les chaines alimentaires.

CONCLUSION

Les résultats majeurs de la présente étude peuvent être résumés de la manière suivante :

Les teneurs en métaux lourds sont souvent très faibles dans les sols «naturels» en place sur les calcaires compacts et sur les dolomies du littoral méditerranéen. Seuls le cadmium, le nickel et le sélénium offrent des valeurs supérieures à celles de la norme AFNOR U44-041. Toutefois les résultats relatifs au cadmium et rassemblés dans le tableau n° 1, semblent être surévalués (méthodologie utilisée par le laboratoire d'analyses).

L'échantillon de sol prélevé entre 20 et 30 cm de profondeur, au sein d'une zone enrichie par un épandage de compost à la dose de 400 tonnes à l'hectare et datant de 5 ans seulement, révèle des concentrations inférieures ou au plus égales à celles de la norme AFNOR, sauf pour le cadmium et le sélénium. Les échantillons recueillis 6 mois environ après l'incorporation de compost à la dose de 500 tonnes à l'hectare et provenant de la station d'épuration de la Ville de Marseille et non de celle d'Achères, montrent que les métaux lourds, excepté le chrome, ne sont pas ou très peu mobiles dans les sols considérés. Deux des éléments analysés paraissent se singulariser : le chrome semble être entraîné assez vite par les premières précipitations relativement abondantes, alors que le nickel par sa très faible concentration dans le compost, voit sa concentration «diluée» dans les horizons supérieurs. Selon la méthodologie mise en oeuvre lors du dosage des métaux lourds (tableau n° 3), seul le nickel offre dans les niveaux non enrichis en compost, des concentrations supérieures à celles obtenues dans la norme AFNOR U44-041.

Au terme de ces premières investigations, quelques réflexions s'imposent. Compte tenu du nombre limité de données en matière de teneurs en métaux lourds dans les sols de la région méditerranéenne, il paraît urgent que les gestionnaires des collectivités locales mettent en place un suivi sur les surfaces faisant l'objet d'un épandage ou d'une incorporation de compost d'origine urbaine, précédant une opération de reboisement. Une étude portant sur un échantillonnage plus important est nécessaire pour confirmer dans l'espace et dans le temps, les tendances qui se sont dégagées à partir des premières investigations. De plus, il faudra élucider le comportement des métaux lourds dans les chaînes alimentaires de l'écosystème créé.

Si dans le domaine agronomique, des études assez nombreuses consacrées aux métaux lourds dans le sol et plus particulièrement aux réponses de certaines plantes cultivées, ont apporté des résultats intéressants, il n'en reste pas moins que ces derniers restent disparates et difficilement transposables en milieux «naturels» méditerranéens. Le manque de cohérence apparent dans l'état actuel des connaissances, peut s'expliquer en grande partie par la complexité des phénomènes qui se manifestent ;en effet, interviennent simultanément les conditions édaphiques, les techniques culturales mises en oeuvre, les caractéristiques des composts (origine des eaux usées, filières de traitement) mais aussi les différences de comportement existant au niveau des espèces végétales choisies comme matériel d'étude (WILLIAMS, 1975 ; HINESLY *et al.*, 1977, JUSTE et SOLDA, 1979 ; SOON *et al.*, 1980 ; KIEKENS *et al.*, 1984 ; MOREL et GUCKERT, 1984 ; NICOLARDOT, 1986 ; MOREL *et al.*, 1988 ; GUCKERT et MOREL, 1988 ; QI TANG WU *et al.*, 1989).

BIBLIOGRAPHIE

AUBERT G., 1988 - Etude de la végétation et des sols dans le Massif de Carpiagne. Rapport déposé auprès de l'O.N.F. Centre d'Aix-en-Provence.

AUBERT G., 1988 - La valorisation des composts de stations d'épuration en sylviculture méditerranéenne. La parcelle expérimentale de Carpiagne (Commune de Marseille - France) : 12 p.

AUBERT G., 1991 - Impact du sous-solage, du concassage, de l'incorporation de compost urbain sur les caractères du sol en terrain calcaire compact et dans le cadre d'une reforestation (terrains militaires de Carpiagne, Commune de Marseille, France). Rapport.Ville de Marseille : 1-71, 3 pl.

BOURG A.C.M., 1983 - Modélisation du comportement des métaux traces à l'interface solide-liquide dans les systèmes aquatiques. Doc. B.R.G.M. n° 62, Orléans - France : 171 p.

DIRECTION GENERALE DES SERVICES TECHNIQUES DE LA VILLE DE MARSEILLE, DIRECTION DES ETUDES ET TRAVAUX DE LA STATION D'EPURATION, 1985 - La valorisation des boues de la station d'épuration en sylviculture. Synthèse des études : 23 p.

DIRECTION GENERALE DES SERVICES TECHNIQUES DE LA VILLE DE MARSEILLE, OFFICE

NATIONAL DES FORETS, 1988 - Etude préalable à la reforestation du Plateau de Carpiagne : 139 p.

FORSTNER U., AHLF W., CALMAND W., KERSTEN M., SCHOER J., 1990 - Assesment of metal mobility in sludges and solid wastes. Metal speciation in the environment. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. NATO ASI Series vol. G.23 : 1-41.

GUCKERT A., MOREL J.-L., 1988 - Rôle des exsudats racinaires dans le transfert sol-plante des éléments traces. C.R. Acad- Agric Fr., 74, n° 8 : 25-35, séance du 12 octobre 1988.

HERMS U., BRUMMER G., 1980 - Einfluss der Bodenreaktion auf Löslichkeit und tolerierbare Gesamtgehalte an Nickel, Kupfer, Zink, Cadmium und Blei in Böden und Kompostierten Siedlungsbfällen. Landswirtschaft Forsh, 33 : 408-423.

HINESLY T.-D., JONES R.-L., ZIEGLER E.-L., TYLER J.-J., 1977 - Effects of annual and accumulative applications of sewage sludge on assimilation of zinc and cadmium by corn (*Zea mays* L.). Environ. Sci. Technology, 11 : 182-188.

JURINAK J.-J., BAUER N., 1956 - Thermodynamics of zinc adsorption on calcite, dolomite and magnesite type minerals. Soil Sci. Soc. Ann. Proe., 20 : 446-471.

JUSTE C., SOLDA P., 1979 - Effets d'applications massives de boues urbaines riches en cadmium et en nickel sur une monoculture intensive de maïs : 372-382, *in* : D. Alexandre et H. Ott : First European Symposium Treatment and Use of Sawage suldge. Ministère de l'Environnement, France - C.E.E. : 479 p.

KIEKENS L., COTTENIE A., VAN LANDSCHOOT G., 1984 - Chemical activity and biological effect of sludge-borne metals and inorganic metal salts added to soils. Plant Soil, 79 : 89-99.

MC. BRIDE M.-B., 1980 - Chemisorption of Cd^{++} on calcite surfaces. Soil Sci. Soc. Ann., J., 44 : 26-28.

MOREL J.-L., GUCKERT A., 1984 - Evolution en plein champ de la solubilité dans DPTA des métaux lourds du sol introduits par des épandages de boues urbaines chaulées. Agronomie, 4 : 377-386.

MOREL J.-L., PERRAT J.-C., GUCKERT A., 1988 Effet et arrière-effet de l'épandage de boues urbaines conditionnées à la chaux et au chlorure ferrique sur la teneur en métaux lourds d'un maïs. Agronomie, 8 (2) : 107-113.

NICOLARDOT B., CHAUSSOD R., MOREL J.-L., GUCKERT A., BENISTANT D., CATROUX G., GERMON J.-C., 1986 - Appréciation simple de la maturité des composts urbains en relation avec leurs effets sur la production végétale. Agronomie, 6 (9) : 819-827.

QI TANG WU, MOREL J.-L., GUCKERT A., 1989 Influence de la forme de l'azote combinée sur le transfert sol-plante du cadmium. C.R. Acad. Sci. Paris, t. 309, série III : 215-220.

SALOMONS W., FORSTNER U., 1988 - Chemistry and biology of solid waste. Dredged material and mine tailings. Springer-Verlag-Berlin. Heidelberg-New York, Paris, Tokyo : 305 p., 83 figures.

SOCIETE DU CANAL DE PROVENCE ET D'AMENAGEMENT DE LA REGION PROVENCALE, 1984 - Suivi analytique des sols des parcelles expérimentales de Carpiagne (utilisation en sylviculture des boues résiduaires urbaines conditionnées thermiques). Ville de Marseille, Dir. Génér. Serv. Techn. D.E.T.S.E. : 28 p.

SOCIETE DU CANAL DE PROVENCE ET D'AMENAGEMENT DE LA REGION PROVENCALE, 1985 - Suivi analytique des sols des parcelles expérimentales de Carpiagne (utilisation en sylviculture des boues résiduaires urbaines conditionnées thermiques). Ville de Marseille, Dir. Génér. Serv. Techn. D.E.T.S.E. : 35 p. et annexes.

SOONY K., BATES T.-E., MOYEN J.-R., 1980 - Land application of chemically treated sewage sludge : Effects on soil and plant hesung metal content. J. Environ. Qual., 9 : 497-504.

VILLE DE MARSEILLE, 1985 - Etude d'impact des ouvrages de traitement de boues de la station d'épuration. Dossier complémentaire n° 2.

VILLE DE MARSEILLE, 1988 - Reforestation du Plateau de Carpiagne. Dossier complémentaire n° 3.

WILLLAMS J.-H., 1975 - Use of sewage sludge on agricultural land and the effects of metals on crops. Water Pollution Control, 74 (6) : 635-644.

Tableau 1

Teneurs en métaux lourds (en p.p.m.) dans quelques échantillons de sols du Plateau de Carpiagne, de Luminy et de la Cayolle

Prélèvements effectués en août et septembre 1987

Analyses effectuées par le Service des eaux de Marseille-Laboratoire d'analyses du Merlan-Marseille

ORIGINE DES ECHANTILLONS LOCALISATION GEOGRAPHIQUE COUVERTURE VEGETALE	Profond. en cm	nø d'ordre	CADMIUM	CHROME	CUIVRE	MERCURE	NICKEL	PLOMB	SELENIUM	ZINC
Au sud du col de la Gineste, garrigue dense à Q. coccif.	20	1	4,4	50	23	< 0,5	110	30	35	200
S.C.I. La Gineste, garrigue basse et en tâche à Q.c.	20-30	2	3,8	50	20	< 0,5	88	20	30	150
S.C.I. La Gineste, garrigue à Q.c. et Ulex p.	20	3	1,2	30	13	< 0,5	36	15	25	120
A l'W du stand de visée. Carpiagne garrigue à Q.c., U.p. et Erica mult.	30-40	4	2,2	39	15	< 0,5	85	30	25	150
A l'E du stand de visée. Carpiagne garrigue à Santolina, Chamaecyp.	25-45	5	2,0	67	19	< 0,5	85	20	30	200
Terrains de manoeuvre. Carpiagne garrigue dense et haute à Q.c.	20	6	2,0	59	18	< 0,5	77	30	25	150
Zone de dépôts de munitions, à l'W.	20	7	2,3	25	19	< 0,5	55	15	20	150
Zone de dépôts de munitions, à l'E garrigue à Q.c. et U.p.	20	8	5,0	33	15	< 0,5	59	10	20	150
A l'W de Joli-Bois au S de la route, pelouse à Aphyllanthes, Carex haller.	20-30	9	1,7	61	25	< 0,5	103	25	35	150
Au sud des terres agricoles Mussuguet garrigue à Q.c., U.p., Cistus monsp.	20	10	10,0	48	23	< 0,5	98	15	30	170
Au sud des terres agricoles Mussuguet garrigue basse à Q.c.	30-40	11	18,0	39	17	< 0,5	78	20	10	160
Au sud des terres agricoles Mussuguet garrigue à Staehelina dubia	20-30	12	1,6	57	22	< 0,5	99	25	20	200
Au sud des terres agricoles Mussuguet garrigue à Q.c. en peau de léopard.	30	13	5,5	38	23	< 0,5	78	30	20	200
A l'W de Mussuguet, garrigue basse à Q.c.	15-20	14	1,7	55	16	< 0,5	93	20	20	160
Au N du Col de la Gineste, garrigue à Q.c. et U.p.	20	15	2,6	50	16	< 0,5	93	50	25	160
Luminy-Sugiton, garrigue à Q.c., U.p., C.m.	30	16	3,8	59	20	< 0,5	96	30	20	150
Luminy-Ecole de commerce, garrigue à Q.c. et C.m.	30-40	17	1,2	48	18	<0,5	73	25	15	180
«Face à l'usine «Traitem. boues», garrigue à E.m. et Q.c.	25-40	18	3,8	20	12	< 0,5	48	25	15	130
Parcelle expérimentale de Carpiagne zone à compost (400 t/hectare).	20-30	19	16,0	28	30	1	35	45	25	260
Parcelle expérimentale de Carpiagne zone sans compost.	40	20	3,6	67	20	< 0,5	110	25	25	160
NORME AFNOR U44-041 (juillet 1985) Concentrations max. normales admises dans les sols agricoles (en p.p.m.)			2,0	150	100	1	50	100	10	300

Tableau 2

Teneurs en métaux lourds (en p.p.m.) dans les échantillons de sols récoltés en décembre 1990 sur les surfaces aménagées en 1990

Terrains militaires de Carpiagne (Commune de Marseille)

Les analyses ont été réalisées au Laboratoire d'analyses de sols de l'INRA à ARRAS.

ELEMENTS ECHANTIL.		Cadmium	Chrome	Cuivre	Mercure	Nickel	Plomb	Zinc
	0-6 cm	8,700	121,0	365,0	4,84	43,0	307,0	1.009,0
SOL	20 cm	0,670	78,0	46,4	0,74	56,0	62,6	139,0
n°1	40 cm	0,220	102,0	37,1	0,10	78,0	37,8	78,0
	60-70 cm	0,260	94,0	38,4	0,08	71,0	38,4	86,0
	0-6 cm	4,600	134,0	317,0	3,47	37,0	292,0	919,0
SOL	20 cm	0,510	80,0	49,5	0,28	60,0	74,6	166,0
n°2	40 cm	0,270	85,0	35,0	0,14	69,0	56,5	117,0
	60-70 cm	0,170	94,0	33,0	0,06	81,0	37,6	90,0
	0-6 cm	8,300	93,0	314,0	4,88	32,0	284,0	910,0
SOL	20 cm	2,300	35,0	83,2	1,10	24,0	86,6	256,0
n°3	40 cm	0,450	73,0	34,8	0,25	59,0	52,5	108,0
	60-70 cm	0,260	84,0	32,2	0,10	69,0	43,3	98,0
NORME AFNOR U44-041 (juillet 1985) concernant les sols agricoles. Valeurs en (p.p.m.) maximales retenues								
		2,000	150,0	100,0	1,00	50,0	100,0	300,0

Tableau 3

Teneurs en métaux lourds dans les boues thermiques de la Station d'épuration de la ville de Marseille. (en p.p.m. par rapport à la matière sèche)

Ces valeurs ont été aimablement communiquées par les Services Techniques de la Ville de Marseille

Eléments Dates	Zn	Cu	Pb	Cr	Ni	Cd	Hg	Se	Fe	Cr+Cu+Ni+Zn
8/1/90	1311	483	339	125	34	10	3	0,6	33700	1953
9/1/90	1382	506	345	133	35	10	3	0,6	36300	2056
2/2/90	1373	517	323	160	45	15	3	1,8	35900	2095
5/2/90	1238	452	297	124	42	10	2	1,5	37100	1856
7/3/90	1468	455	380	133	27	9	1	0,9	81500	2083
10/3/90	1233	395	255	110	19	14	1	0,4	41400	1757
5/4/90	1230	380	229	106	3	10	3	1,1	44000	1719
20/4/90	1286	409	311	144	2	12	5	0,8	63300	1841
16/5/90	1179	405	269	140	2	9	5	3,6	42260	1726
28/5/90	1160	400	256	172	1	9	3	3,0	41200	1733
8/6/90	1160	440	276	152	1	8	3	7,0	44800	1753
21/6/90	1440	552	282	180	2	10	1	2,8	54800	2174
19/7/90	1440	552	310	134	8	6	2	2,8	57000	2134
25/7/90	2220	568	310	134	10	8	2	2,8	57000	2932
6/8/90	1400	484	340	180	6	6	1	3,6	57000	2070
14/8/90	1300	388	366	156	10	7	2	4,0	51500	1854
Moyennes	1364	462	306	143	15,4	9	2,5	2,3	48672	
Concent. max. adm. NF U44-041	3000	1000	800	1000	200	20	10	100		4000

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 395-401

Faunes, peuplements, populations : une perspective hiérarchique

(Faunas, communities, populations : a hierarchical perspective)

Jacques BLONDEL*

RESUME

Le relatif échec de l'écologie traditionnelle à expliquer les principes généraux du fonctionnement des populations et des communautés est dû au fait que les systèmes écologiques sont intrinsèquement complexes et intègrent des composantes qui opèrent à différentes échelles du temps et de l'espace. D'où l'émergence d'une conception hiérarchisée des systèmes écologiques dont le bien fondé est illustré par trois exemples empruntés aux oiseaux méditerranéens: l'histoire des faunes forestières, la dynamique des peuplements et la structure spatiale des populations.

MOTS-CLES : hiérarchie, paysage, métaclimax, métapopulation, biogéographie, biologie des populations, Mésange bleue, spéciation

ABSTRACT

The relative failure of classical ecology to elucidate general principles governing populations and communities suggests that ecological systems are inherently complex and encompass a wide variety of components and processes operating at different temporal and spatial scales. Accordingly an emerging view is that organization in nature is fundamentally hierarchical. This is illustrated from three case studies using birds in the Mediterranean region : the history of forest bird faunas, the dynamics of communities and the spatial structure of populations.

KEY WORDS : hierarchy, landscape, metaclimax, metapopulation, biogeography, population biology, blue Tit, speciation

L'étude des populations et des communautés naturelles est habituellement pratiquée sur des stations de référence de dimensions restreintes sans considération ni de leur voisinage ni de leur histoire, c'est-à-dire de leur insertion dans l'espace et dans le temps. Cette pratique est l'héritage d'une longue tradition lancée par les fondateurs de l'écologie moderne dont l'une des clés de voûte est la théorie de la niche d'où découle le postulat selon lequel les communautés sont des systèmes biologiques à l'équilibre, autonomes et cloisonnés, donc largement indépendants les uns des autres. Cette école de pensée dont les principaux chefs de file sont HUTCHINSON (1957), MACARTHUR (1972) et leurs disciples, a eu un impact considérable dont le principal mérite a été d'avoir élevé l'écologie au rang de discipline scientifique majeure. Essentiellement détermi-

*Centre Louis Emberger, CNRS, B.P. 5051
34033 Montpellier cedex, France

niste, elle n'explique cependant qu'une partie des phénomènes biologiques observés et, surtout, son pouvoir prédictif est fort médiocre. Ses détracteurs font remarquer à juste titre que l'idée implicite selon laquelle les communautés sont des structures intégrées assimilables à des superorganismes autonomes et dotés de propriétés émergentes, ne résiste pas à l'observation du monde réel. D'après eux, les assemblages d'espèces sont des constructions éphémères, non prévisibles, où le hasard des colonisations et le rôle des perturbations aléatoires jouent un rôle déterminant.

Ce relatif échec de l'écologie des années soixante a engendré de sévères (et célèbres) controverses entre les tenants d'une conception déterministe des communautés et les partisans d'une conception stochastique (STRONG *et al.*, 1983) où le hasard et les perturbations aléatoires jouent un rôle décisif. La querelle tient en partie au fait que les systèmes écologiques sont intrinsèquement complexes et intègrent des composantes qui opèrent à d'autres échelles du temps et de l'espace que celles auxquelles on les étudie habituellement.

L'organisation des systèmes écologiques parait en effet être fondamentalement hiérarchisée (ALLEN & STARR, 1982 ; O'NEIL *et al.*, 1986 ; URBAN *et al.*, 1987), chaque niveau d'organisation biologique se comportant comme un filtre qui incorpore certains éléments des niveaux qui le précèdent dans la hiérarchie et qui en communique d'autres aux niveaux qui le suivent. Par exemple, les processus de spéciation par lesquels s'établissent les flores et les faunes, phénomènes qui se déroulent sur de longues durées et de vastes espaces, ont des conséquences sur les traits d'histoire de vie des populations locales et, par voie de conséquence, sur le fonctionnement des populations et l'agencement des communautés, processus qui se déroulent à d'autres échelles du temps et de l'espace.

On ne peut correctement interpréter les seconds si on ignore tout des premiers. Les systèmes écologiques sont donc la résultante d'un enchainement de processus qui s'appliquent le long de trois échelles, celle de l'espace, celle du temps et celle des changements (DELCOURT *et al.*, 1983 ; BLONDEL, 1986 et 1987 ; URBAN *et al.*, 1987).

Les propriétés écologiques d'un système ne seront donc correctement interprétées que si on identifie les échelles appropriées auxquelles ce système fonctionne et qu'on l'étudie à ces échelles. Il est curieux que les fondateurs de l'écologie moderne aient sous-estimé, voire négligé, cette interdépendance des niveaux d'organisation biologique qu'il a fallu redécouvrir alors que TANSLEY (1935), le fondateur du concept d'écosystème, l'avait bien comprise quand il écrivait :

> «The whole method of science....is to isolate systems mentally for the purposes of study, so that the series of *isolates* we make become the actual objects of our study, whether the isolate be a solar system, a planet, a climatic region, a plant or animal community, an individual organism, an organic molecule or an atom. Actually the systems we isolate mentally are not only included as parts of larger ones, but they also overlap, interlock and interact with one another. The isolation is partly artificial, but it is the only possible way in which we can proceed».

La référence au temps, à l'espace et aux changements (ou à la variabilité de l'environnement) peut être illustrée par trois exemples empruntés aux oiseaux méditerranéens et situés à des niveaux complémentaires d'organisation biologique (faune, peuplements, populations).

ENDEMISME MEDITERRANEEN ET HISTOIRE DES AVIFAUNES

Bien que l'aire méditerranéenne soit une entité biogéographique indiscutable au sein de la région Paléarctique comme le prouve l'endémisme très élevé de la flore (FRENZEL, 1980 ; QUEZEL, 1981 et 1985) et probablement de nombreux groupes invertébrés, le taux d'endémisme de l'avifaune y est étonamment faible puisque 47 seulement des 343 espèces nicheuses (14%) sont d'origine méditerranéenne. Il est remarquable en particulier que la composante forestière de cette avifaune endémique soit aussi pauvre : 7 espèces seulement (trois Sittelles, une Mésange et trois Pigeons). L'endémisme méditerranéen se manifeste surtout chez les espèces des milieux ouverts et des matorrals, d'où ce paradoxe que plus la végétation se rapproche d'un climax forestier, moins la faune qui l'habite est d'origine méditerranéenne.

Les vieilles chênaies de Chêne vert qui subsistent çà et là ne comportent que des espèces d'oiseaux répandues partout en Europe. Aucun argument écologique ou biogéographique actuel ne permet d'expliquer cette situation qui est d'autant plus surprenante que l'endémisme forestier méditerranéen est très élevé avec une centaine d'arbres dominants en Méditerranée contre une trentaine seulement en Europe moyenne (QUEZEL, 1985). L'explication de ce paradoxe passe par une analyse de biogéographie histori-

que faisant appel aux méthodes de cette discipline (VUILLEUMIER, 1980 ; BLONDEL, 1986) et s'appliquant à l'échelle de l'ensemble du Paléarctique occidental pour ce qui est de l'espace, à l'échelle du Plio-Pléistocène (2,5 MA) pour ce qui est du temps, et considérant les vicissitudes climatiques du Quaternaire comme source de différenciation (BLONDEL, 1988 et 1990). Un faisceau d'arguments tirés des archives fossiles, des données paléogéographiques, paléoclimatiques et paléobotaniques ainsi que de la structure populationnelle des espèces actuelles (sensu MAYR, 1959 ; BLONDEL, 1986) permet de proposer un scénario plausible de différenciation et de mise en place des faunes. Le point à retenir ici est que les forêts méditerranéennes, pour diversifiées qu'elles soient, n'ont jamais été géographiquement isolées des grands blocs forestiers eurasiens. L'isolement géographique étant une condition nécessaire à la spéciation chez les oiseaux (comme chez la plupart des groupes mais l'isolement doit être important chez les oiseaux, c'est une question d'échelle), cette absence d'isolement explique l'absence de spéciations régionales et la remarquable homogénéité des avifaunes forestières sur l'ensemble du Paléarctique occidental. Les grandes oscillations climatiques du Quaternaire ont déplacé à maintes reprises les ceintures forestières et leurs faunes associées mais ne les ont jamais réellement fragmentées. L'avifaune de ces forêts ne présente donc aucun syndrome de méditerranéité en ce sens qu'aucune césure biogéographique ne les distingue des avifaunes médio-européennes. Une illustration de ce phénomène est donnée par la composition et l'origine biogéographique des peuplements d'oiseaux d'un échantillon de 17 forêts méditerranéennes (figure 1).

Le centre de gravité moyen des aires de distribution mondiales des espèces qui composent les peuplements de ces forêts se situe en moyenne 4,5° au nord de la position géographique de ces forêts. Ce décalage en latitude est dû au fait que la plupart des espèces concernées ont une large distribution européenne dont le centre de gravité

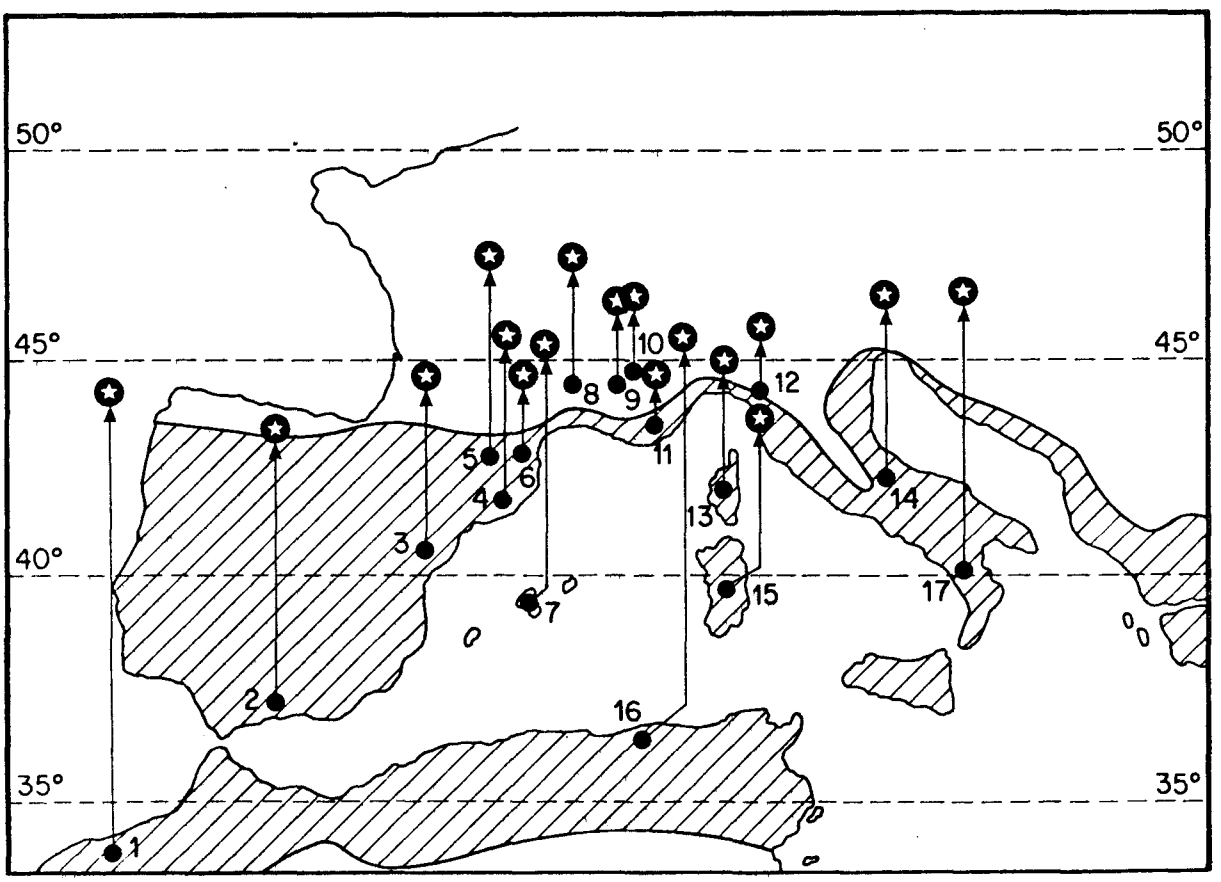


Figure 1.- Décalage latitudinal entre l'emplacement géographique de 17 forêts méditerranéennes (points noirs) et la position latitudinale de la moyenne des centres de gravité de la distribution mondiale des oiseaux qui peuplent ces forêts (étoiles blanches). Le décalage moyen est de 4,5 degrés de latitude (extrêmes= 1,6° pour les Maures, et 10,8° pour le Moyen Atlas, 1). Voir BLONDEL, 1990 pour l'identité des forêts.

en latitude se situe au nord de l'aire méditerranéenne. En revanche, les matorrals dont l'extension spatiale était beaucoup plus modeste et surtout beaucoup plus discontinue avant que l'action de l'homme ne les ait favorisés (PONS, 1981), ont fonctionné comme matrices de spéciation, probablement selon le scénario proposé par la théorie des refuges (HAFFER, 1969 ; SIMPSON & HAFFER, 1978), d'où une représentation plus importante des espèces de ces milieux. L'exemple le plus spectaculaire est celui des Fauvettes du genre *Sylvia* dont 14 des 19 espèces sont des endémiques méditerranéennes. Cette étude de cas est typique d'une structure écologique et biogéographique actuelle qui resterait totalement inexplicable si on ne la resituait pas dans le contexte de son histoire.

CLIMAX ET METACLIMAX

A une toute autre échelle, le concept de climax est lui aussi riche d'enseignements. Dans la perspective classique proposée par CLEMENTS (1936), le climax est le point d'équilibre optimal réalisé par la végétation (et sa faune associée) dans une contexte climatique et édaphique donné. Aussi longtemps que le climat ne change pas et que les perturbations ne viennent pas l'altérer, un climax forestier est un système homogène et quasi stable sur le long terme. Les accidents et perturbations sont alors considérés comme un bruit de fond sans réelle importance écologique et biogéographique. L'inconvénient d'une telle conception est qu'elle ignore les espèces qui n'habitent que les stades intermédiaires des successions, c'est-à-dire qui dépendent pour leur survie des perturbations génératrices de successions.

L'intégration à l'échelle du paysage de la composante spatiale des systèmes écologiques conduit à une réinterprétation du climax, les stades matures des successions étant les compartiments de mosaïques d'habitats dont la dynamique est générée par les perturbations naturelles, biotiques et abiotiques (PICKETT & WHITE, 1985). La notion de métaclimax (BLONDEL,1986 et 1987) ou de «quasi-equilibrium landscape» (SHUGART, 1984) intègre dans un même système l'ensemble des habitats nécessaires à la persistence de toutes les espèces léguées par l'histoire à l'échelle d'un paysage.

Une simulation de la structure des mosaïques d'habitat peut être faite à plusieurs échelles selon l'importance et la périodicité des perturbations : à petite échelle, les processus démographiques de naissance-croissance-compétition-mort des arbres produisent par les chablis une hétérogénéité de structure à maille fine (SHUGART, 1984) tandis qu'à l'échelle de perturbations plus importantes (ouragans, incendies) la maille d'hétérogénéité est plus large et génère une mosaïque de compartiments interconnectés par les échanges d'individus et d'énergie qui s'établissent entre eux.

La dimension et la fréquence de ces compartiments sont des attributs propres à chaque région parce qu'il existe un régime spécifique de perturbation (SOUSA, 1984 ; PICKETT & WHITE, 1985) auquel les faunes et les flores sont adaptées aux temps écologique (dynamique des compartiments) et évolutif (différenciation des espèces et richesses spécifiques de chaque compartiment et du paysage dans son ensemble). Bien que paraissant être une structure stable à l'échelle de quelques hectares la forêt est en réalité une mosaïque de successions en miniature. Dans l'un des textes les plus importants de la littérature écologique intitulé «Pattern and Process», WATT (1947) montre comment les «patterns» des communautés sont le produit de processus dynamiques de micro-successions qui s'enracinent dans le temps et dans l'espace. Un problème majeur pour la conservation des biodiversités à l'échelle régionale est celui de la surface minimale nécessaire pour que le régime de perturbation puisse s'appliquer normalement de manière que les conditions d'habitat de toutes les espèces léguées par l'histoire soient réalisées à l'échelle d'un paysage.

De nombreux parcs et réserves sont trop petits pour que le régime spontané de perturbation puisse s'appliquer, d'où la nécessité parfois de provoquer localement des perturbations contrôlées (par exemple les incendies contrôlés dans le Yosemite National Park pour assurer la régénération des Séquoias). C'est pour avoir méconnu la nécessité de ces perturbations que la faune de l'île de Barro Colorado s'est considérablement appauvrie à la suite de l'insularisation du site lorsqu'on a créé le canal de Panama (KARR, 1982). La plupart des espèces des milieux transitoires se sont éteintes parce que la surface de l'île était inférieure aux étendues nécessaires pour que le régime normal de perturbations climatiques (hurricanes) puisse s'appliquer.

La diversité, la fragmentation et la variabilité des habitats méditerranéens rendraient illusoire toute approche qui ne tiendrait pas compte de cette dynamique spatio-temporelle comme l'illustrent certains travaux récents sur l'impact du feu dans la dynamique des peuplements d'oiseaux (PRODON *et al.*, 1987) ou les dynamiques successionnelles de peuplements en milieux continental et insulaire (BLONDEL *et al.*, 1988).

POPULATION ET METAPOPULATION

Ce troisième exemple illustrera les conséquences de la variabilité spatiale des conditions d'habitat sur l'évolution des traits d'histoire naturelle des populations et sur leur structuration spatiale. Il soulignera à la fois la singularité de chaque «système population-environnement» et la complémentarité de plusieurs d'entre eux, ce qui s'exprime à travers le concept de métapopulation qui est à l'échelle des populations ce que le métaclimax est à l'échelle des peuplements.

La Mésange bleue *Parus caeruleus* L. est un petit passereau répandu dans les forêts méditerranéennes, qu'elles soient décidues (Chêne pubescent) ou sempervirentes (Chêne vert), mais dont la densité de population est beaucoup plus élevée dans les premières que dans les secondes. A la saison de reproduction, elle se nourrit principalement de chenilles qu'elle cherche dans le feuillage des arbres. Le Chêne vert ne renouvelle chaque année que le tiers de son feuillage puisque les feuilles sont photosynthétiquement actives en moyenne pendant trois ans (FLORET *et al.*, 1989). Par rapport au Chêne pubescent qui renouvelle chaque année la totalité de son feuillage, ce caractère a d'importantes conséquences sur les communautés d'arthropodes défoliateurs ainsi bien entendu que sur leurs prédateurs. Puisque la plus grande partie de l'appareil photosynthétique du Chêne vert est en place et prêt à fonctionner au début du printemps, la production de jeunes feuilles devrait débuter plus tard et se dérouler plus lentement chez cette espèce que chez le Chêne pubescent.

De plus, puisque les feuilles des arbres ne sont comestibles que pendant quelques semaines, avant qu'elles deviennent trop dures et développent des substances chimiques (tanins) qui les protègent contre les insectes défoliateurs (LEBRETON, 1982), l'entomofaune du Chêne vert devrait être moins abondante (mais pas forçément moins diversifiée) que celle du Chêne pubescent dont la totalité du feuillage est disponible pour les insectes. BLONDEL *et al.* (1992) ont vérifié ces deux hypothèses : le Chêne vert débourre en moyenne trois semaines plus tard que le Chêne pubescent et la production en chenilles (estimée par la quantité de crottes qui tombent du feuillage, ZANDT *et al.*, 1990) est bien plus faible dans les premiers que dans les seconds. Beaucoup de paysages méditerranéns où cohabitent les deux espèces de Chênes se présentent alors pour les Mésanges comme des mosaïques d'habitats riches (Chêne pubescent) et d'habitats pauvres (Chêne vert) dans lesquels les performances démographiques des oiseaux sont très différentes.

Dans le Chêne pubescent (milieu riche), les traits démographiques des Mésanges sont adaptés à l'offre alimentaire du milieu : les oiseaux pondent à une date telle (en moyenne le 11 Avril) que le pic d'abondance des chenilles coïncide avec l'époque où les besoins des jeunes oiseaux au nid sont à leur maximum (ils sont alors âgés de 10 jours). Par ailleurs la fécondité (nombre d'oeufs pondus) est elle aussi adaptée aux possibilités de nourrissage des jeunes (10,8 oeufs en moyenne).

En revanche, les Mésanges qui nichent dans le Chêne vert pondent trop tôt et trop d'oeufs compte tenu de l'offre alimentaire du milieu. A quelques nuances près (BLONDEL *et al.*, 1992), elle nichent comme si elles étaient dans du Chêne pubescent, c'est-à-dire beaucoup trop tôt, ce qui se traduit par des performances démographiques si médiocres (forte mortalité des jeunes au nid) qu'elles produisent trop peu de jeunes pour renouveler leurs générations. La survie des populations nichant dans le Chêne vert dépend alors d'un courant d'immigration d'individus provenant du Chêne pubescent. L'explication la plus probable de la maladaptation des Mésanges au Chêne vert est que ce courant asymétrique d'individus entre les deux types d'habitats empêche l'évolution de populations adaptées au Chêne vert. L'existence d'un tel système «puits-source» (PULLIAM, 1988) dans lequel une population est composée de plusieurs sous-populations interconnectées (métapopulation) n'est possible qu'à deux conditions :

1) le rayon de dispersion des individus de la population est plus grand que la maille des compartiments d'habitat, ce qui est le cas dans les paysages des environs de Montpellier où cette étude est réalisée, et

2) les traits d'histoire de vie concernés ont une composante génétique, ce qui est le cas pour la date de ponte et la fécondité chez les Mésanges (VAN NOORDWIJK, 1987 ; BLONDEL *et al.*, 1990). Ce type de fonctionnement en métapopulation est rendu plausible par ce que nous savons du fonctionnement d'une population isolée située en Corse dans un habitat de Chêne vert.

En l'absence de tout habitat de qualité différente dans le voisinage, les Mésanges bleues Corses se sont aussi bien adaptées à leur habitat «pauvre» que l'ont fait leurs congénères continentales dans le Chêne pubescent «riche». Elles pondent plus tard (11 Mai) et sont moins fécondes (6,5 oeufs) que ces dernières, ce qui correspond bien à une nourriture à la fois plus tardive et moins abondante.

CONCLUSION

Trois conclusions peuvent être tirées de ces exemples :

1) Parce que la variabilité de l'environnement joue un rôle majeur dans la structuration des communautés, les processus écologiques opèrent à des échelles de temps et d'espace beaucoup plus grandes que celles auxquelles on travaille habituellement. D'où l'importance d'une bonne adéquation, parfois difficile à réaliser, entre le problème biologique posé et les échelles auxquelles on se propose de le résoudre ;

2) La structure des habitats a une forte influence sur le fonctionnement des populations. L'exemple de la Mésange bleue souligne l'importance du choix des stations d'étude pour la compréhension des mécanismes de régulation des populations. Travailler dans un habitat pauvre (puits) pour une espèce donnée peut conduire à des conclusions fausses sur les facteurs de régulation des densités si la densité des populations dépend en grande partie de ce qui se passe dans des habitats plus riches du voisinage (source).

3) Les programmes de conservation des biodiversités doivent accorder une attention toute particulière à la définition des échelles auxquelles les processus écologiques opèrent et à la détermination de l'hétérogénéité spatio-temporelle des milieux requise pour garantir la survie des assemblages d'espèces légués par l'histoire. Cela est particulièrement vrai dans l'aire méditerranéenne où les communautés sont à la fois très diversifiées et chargées d'une longue histoire.

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, T.H. and STARR, T.B. 1982. Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. Univ. of Chicago Press, Chicago.

BLONDEL, J. 1986. Biogéographie Evolutive. Masson, Paris.

BLONDEL, J. 1987. From biogeography to life history theory : a multithematic approach. J. Biogeogr. 14 : 405-422.

BLONDEL, J. 1988. Biogéographie évolutive à différentes échelles: l'histoire des avifaunes méditerranéennes. Pages 155-188 *in* H. Ouellet (ed.). Acta XIX Congr. Intern. Ornith., Ottawa, 1986.

BLONDEL, J. 1990. Biogeography and history of forest bird faunas in the Mediterranean zone. Pages 95-107 *in* A. Keast (Ed.). Biogeography and Ecology of Forest Bird Communities. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands.

BLONDEL, J., CHESSEL, D. AND FROCHOT, B. 1988. Bird species impoverishment, niche expansion and density inflation in Mediterranean island habitats. Ecology 69 : 1899-1917.

BLONDEL, J., ISENMANN, P., MAISTRE, M. and PERRET, P. 1992. What are the consequences of being a Downy oak (*Quercus pubescens*) or a Holm oak (*Q. ilex*) for breeding birds. Vegetatio (in press).

BLONDEL, J., PERRET, PH. and MAISTRE, M. 1990. On the genetical basis of the laying date in an island population of Blue Tit. J. Evol. Biol. 3 : 469-475.

CLEMENTS, F.E. 1936. Nature and structure of the climax. J. Ecol. 24, 252-284.

DELCOURT, H.R., DELCOURT, P.A. and WEBB, T. 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetation change in space and time. Quat. Sci. Rev. 1 : 153-175.

FLORET, CH., GALAN, M.J., LE FLOC'H, E., LEPRINCE, F. and ROMANE, F. 1989. Pages 9-97 *in* G. Orshan (Ed.). Plant Pheno-morphological Studies in Mediterranean Type Ecosystems. Kluwer Academic Publ., Dordrecht.

FRENZEL, B. 1980. Passé, et mise en place des structures de végétation méditerranéenne actuelles. Naturalia monspeliensia. Actes Coll. Fond. Emberger : 197-201.

HAFFER, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. Science 165, 131-136.

HUTCHINSON, G.E. 1957.Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium Quant. Biol. 22, 415-427.

KARR, J.R. 1982.Avian extinction on Barro Colorado island, Panama : a reassessment. Am. Nat. 119, 220-239.

LEBRETON, Ph. 1982. Tanins ou alcaloïdes : deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 36 : 539-572.

MAC ARTHUR, R.H. 1972. Geographical ecology. Harper and Row, New York.

MAYR, E. 1959. Trends in avian systematics. Ibis 101 : 293-302.

NOORDWIJK, A. VAN 1987. Quantitative Ecological Genetics of Great Tits. Pages 363-380 in F. Cooke and P.A. Buckley (eds.). Avian Genetics. Academic Press, London.

O'NEIL, R.V., DE ANGELIS, D.L., WAIBE, J.B. and ALLEN, T.F.M. 1986. A hierarchical concept of Ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton.

PICKETT, S.T.A. and WHITE, P.S. (eds.) 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press.

PONS, A. 1981. The history of the Mediterranean shrublands. Pages 131-138 *in* F. di Castri, D.W. Goodall and R.L. Specht (eds.). Maquis and chaparrals, coll. Ecosystems of the world. Elsevier, Amsterdam.

PRODON, R., FONS, R., and ATHIAS-BINCHE, F. 1987. The impact of fire on animal communities in mediterranean area. Pages 121-157 *in* L. Trabaud (ed.). The role of Fire in Ecological Systems. SPB Academic Pub., The Hague.

PULLIAM, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. Am. Nat 132 : 652-661.

QUEZEL, P. 1981. Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the mediterranean. Pages 107-121 *in* F. di Castri, Goodall and Specht (eds.). Maquis and chaparrals, coll. Ecosystems of the world. Elsevier, Amsterdam.

QUEZEL, P. 1985. Definition of the Mediterranean region and origin of its flora. Pages 9-24 *in* C. Gomez-Campo (ed.). Plant Conservation in the Mediterranean Area. Dr. W. Junk, Dordrecht.

RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. Science 235 : 167-171.

SHUGART, H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, New York.

SIMPSON, B.B. and HAFFER, J. 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biotas. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9, 497-518.

SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 353-391.

STRONG, D.R., SIMBERLOFF, D., ABELE, L.G. and THISTLE (eds.). 1983. Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.

TANSLEY, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16 : 284-307.

URBAN, D.L., O'NEILL, R.V. and SHUGART, H.H., Jr. 1987. Landscape Ecology. BioScience 37 : 119-127.

VUILLEUMIER, F. 1980. Reconstructing the course of speciation. Acta XVII Congr. Int. Ornith., Berlin, 1296-1301.

WATT, A.S. 1947. Pattern and Process in the plant community. J. Ecol. 35 : 1-22.

WIENS, J.A. 1986. Spatial scale and temporal variation in studies of shrubsteppe birds. Pages 154-172 *in* J. Diamond and T.J. Case (eds.). Community Ecology. Harper & Row, New York.

ZANDT, H., STRIJKSTRA, A., BLONDEL, J. and VAN BALEN, H. 1990. Food in two Mediterranean Blue Tit populations: Do differences in caterpillar availability explain differences in timing of the breeding season? Pages 145-155 in J. Blondel, A. Gosler, J.D. Lebreton and R. McCleery (eds.). Population biology of passerine birds, An integrated approach. NATO ASI Series G, vol. 24, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 403-414

Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement

Gilles BONIN*, Thierry TATONI*

RESUME

Apparue il y a plus d'une vingtaine d'années, l'Analyse Factorielle des Correspondances est, de nos jours, couramment utilisée en écologie. Son principe offre de nombreuses possibilités qui se sont continuellement développées avec les progrès de l'informatique, l'affinage des logiciels, mais aussi, le besoin créant l'outil, l'évolution des pôles d'intérêt. Les auteurs proposent alors de faire le point, en essayant de respecter la chronologie, sur ses diverses utilisations qui ont permis de nouvelles approches de la phytoécologie.

MOTS-CLES : analyse factorielle des correspondances (AFC), phytosociologie, successions végétales, groupes écologiques

SUMMARY

Appeared 20 years ago, Correspondence Analysis is, at present, in current use in ecology. A lot of possibilities are always developped with the increasing of data-processing, the program improving, and the evolvement of preoccupations. Its diffrents uses having allowed new approaches in phytoecology are submitted in this paper, trying to respect the chronology.

KEY WORDS : correspondence analysis, phytosociology, succession, ecological groups

INTRODUCTION

Depuis près d'un quart de siècle, l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) est largement utilisée dans tous les compartiments de l'écologie, en particulier en phytoécologie. La voie avait été ouverte par les travaux de DAGNELIE (1960,1962,1965), puis cette méthode d'analyse multivariée, très appropriée pour la description des groupements végétaux, a-t-elle fait l'objet, au fil des années, d'une grande banalisation souvent restrictive. C'est pourquoi, son utilisation n'apporte pas, dans la plupart des cas, ce qu'elle aurait pu apporter.

Notre but est de montrer, à travers différents exemples concernant les communautés végétales, les potentialités d'une technique largement diffusée, disponible sur la plupart des calculateurs, et intégrée à de nombreux logiciels statistiques. Ce texte a donc pour objet de présenter une synthèse des différentes possibilités qu'offre cet outil, à la lumière des expériences acquises. Pour des considérations d'ordre plus technique, on pourra se référer, entre autres, à BENZECRI (1973, 1980), BENZECRI et BENZECRI (1980), BASTIN *et al.* (1980), LEGENDRE et LEGENDRE (1984), ORLOCI (1988), KENT et BALLARD (1988).

Pourquoi limiter notre propos à la phytoécologie et non à l'écologie en général ? La phytoé-

*Laboratoire de Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne
Université de Provence, Centre St-Jérome.
Av. Esc. Normandie-Niemen, 13397 MARSEILLE CEDEX 13

cologie s'appuie principalement sur un échantillonnage de type phytosociologique aboutissant à un tableau floristique simple donnant la liste des espèces (en lignes) et des relevés de l'échantillon (en colonnes), et sur la notion de groupement végétal positionné dans le temps et dans l'espace. Par ailleurs, dans le cas d'études écologiques, il est nécessaire, à un moment ou à un autre, de se rapporter aux groupements végétaux contenant ce taxon, donc de revenir au concept précédemment évoqué.

Dans des études écologiques plus larges, la prise en compte de populations animales entraîne une conception quelque peu différente de l'échantillonnage. C'est pourquoi nous avons choisi de nous limiter à l'étude des communautés végétales.

L'analyse d'un tableau floristique simple et ses possibilités

1. Description ou typologie des communautés végétales

Depuis 1967 (ROUX et ROUX) l'analyse factorielle a été très souvent utilisée pour discriminer de manière objective des entités de végétation. Le tableau phytosociologique brut constitue une matrice de départ tout à fait propice à l'AFC. Il est alors possible, à partir d'un tel ensemble, de mettre en évidence des sous-ensembles, plus ou moins bien distincts, d'espèces et de relevés se rapportant à des unités phytosociologiques (qui peuvent être de rangs différents) ou permettant de décrire de nouveaux groupements végétaux. Cette méthode peut être qualifiée d'objective dans la mesure où elle compare les relevés phytosociologiques deux à deux à partir de l'ensemble du cortège floristique, sans attribuer à l'un ou l'autre des taxons qui le composent une valeur particulière. Le nuage des points «relevés» dans cette analyse montre une structuration indépendante de la valeur phytosociologique des espèces, chacune d'entre-elles apportant son lot d'informations au cours du traitement.

Par ailleurs, l'un des aspects constructifs majeurs de ce type d'investigation a été développé sous la direction du Pr. GUINOCHET dans des synthèses phytosociologiques. En effet, la systématique phytosociologique établie par ajouts successifs a entrainé de nombreux auteurs à décrire des groupements végétaux sous des noms différents qui pourtant paraissent fort proches à l'examen des listes floristiques. Les travaux de synthèse objective développés à partir de l'AFC sur des ordinateurs puissants, ont permis de comparer plusieurs centaines de relevés concernant le même type de groupement. Une telle confrontation aboutit à la discussion ou au recadrage d'unités phytosociologiques précédemment décrites. On peut citer parmi les travaux de ce type, ceux de MULLER (1978) sur les hêtraies d'Europe occidentale et centrale, ceux de VERRIER (1979) ou ceux de MARCHESE (1987). Bien que fort utile, ce type d'investigations présente parfois quelques dangers, on retrouve en effet dans les nuages de points relevés des sous-ensembles correspondant plus aux auteurs des relevés qu'à des entités végétales réelles (BRIANE *et al.*,1977 ; BONIN, 1978).

La seconde difficulté tient à la valeur de la discrimination de groupements à partir des sous-ensembles de points du nuage. Dans certains cas, cette discrimination est indiscutable, dans d'autres elle l'est beaucoup moins car l'ensemble des points «relevés» constitue un *continuum* où les coupures entre ces sous-ensembles sont souvent délicates (PERICHAUD et BONIN, 1973). Ce concept de *continuum* avait déjà fait l'objet de considérations de la part de CURTIS (1959) et GUINOCHET (1968) quant aux aspects généraux de l'analyse de la végétation. Cet état de fait peut être évité en supprimant dans le tableau initial les espèces de très faibles fréquences (fréquences 1, 2 et 3). Celles-ci présentent souvent pour le phytosociologue un très grand intérêt, mais leur poids dans l'AFC tend à écarter les relevés qui les contiennent, des noyaux de points auxquels ils devraient naturellement se rattacher (BONIN,1978 ; BRISSE et GRANDJOUAN, 1982). Par ailleurs, les espèces de très fortes fréquences jouent le rôle de «liant» et n'ont pas une très grande signification dans ce type de traitement (VEDRENNE, 1982). C'est pourquoi, les procédures techniques qui consistent à éliminer ces espèces lors de traitements successifs contribuent à mieux discriminer des noyaux de relevés floristiquement proches.

2. L'AFC et les étages de végétation

Le traitement de grands ensembles de relevés appartenant à différents étages de végétation peut apporter une répartiton remarquable des points dans le nuage, tout à fait représentative de cet étagement. Ceci apparaît clairement sur l'un des principaux plans factoriels, en général le plan 1-2 (BONIN, 1978 ; GAMISANS *et al.*, 1981 ; BONIN *et al.*, 1983 a et b).

Une telle représentation trouve son intérêt dans la possibilité d'ordonner l'ensemble des relevés sur lesquels on travaille dans le canevas des étages de végétation préalablement défini à partir de relevés «étalons». Le nuage de points «relevés» reconstitue la répartition altitudinale de la végétation suivant un schéma qui peut

devenir un support cartographique et sur lequel on peut éventuellement superposer la répartition d'espèces intéressantes (AUDA, 1983, in CHESSEL et BOURNAUD, 1987).

3. L'AFC et les successions végétales

A partir de l'information apportée par les données floristiques sur des grands tableaux rassemblant des relevés des différents faciès de végétation, il est possible de mettre en évidence dans l'espace factoriel des successions de groupements végétaux en relation avec les grands gradients écologiques (cf. BONIN, 1978 ; BONIN *et al.* 1983 a). On peut retenir, pour illustrer cet aspect de l'AFC, comme premier exemple la représentation sur le plan factoriel 1-2, de la succession dynamique des groupements végétaux aboutissant à la suberaie (des pelouses de l'*Isoeto-Nasturtietum* jusqu'au *Querco-Cytisetum*) (BONIN *et al.*, 1983 b). Cette analyse montre de manière très significative l'enchainement des différents types de pelouses dans le temps et des groupements arbustifs qui les suivent. Le nuage des points «relevés» s'organise suivant un effet «Guttman» (BENZECRI et BENZECRI, 1980). Si l'on retraite séparément les relevés correspondant au derniers stades de cette succession on peut montrer la séparation dans les termes ultimes de cette dynamique de la trajectoire correspondant aux maquis hauts à *Erica scoparia* et *Genista pilosa* et de celle de la forêt à *Quercus suber* et *Cytisus triflorus* (figure 1). Ces faits viennent confirmer, par un support mathématique, des hypothèses formulées à partir d'observations de terrain. De plus, l'ordre des différents groupements au sein de la succession est établi d'une manière indiscutable à partir de l'échantillon de base.

L'espace factoriel permet de visualiser les processus dynamiques de reconstitution du tapis végétal. La trajectoire majeure du nuage correspond au gradient déterminé par l'axe 1, ce qui peut être expliqué par le fait que l'inertie du nuage est maximum pour ce gradient dynamique. D'après AUSTIN (1985) et BALENT *et al.* (1988) l'efficacité de l'AFC est généralement maximale pour l'analyse de gradients.

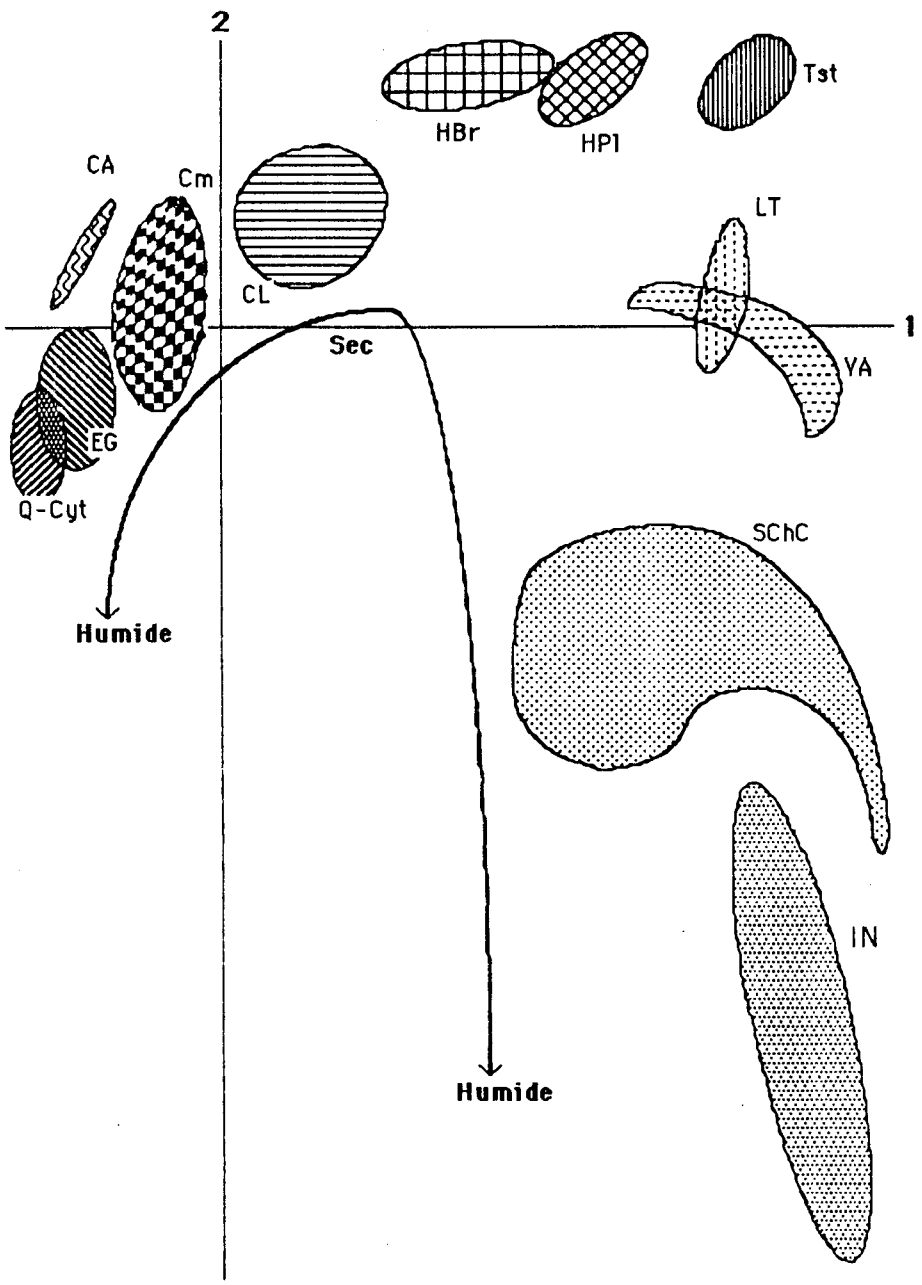
Les travaux sur l'évolution des terrasses de culture après abandon (TATONI, 1991 b) apportent une belle illustration de ce phénomène. La succession chronologique des différentes formations post-culturales, apparait en effet très nettement sur la carte factorielle des plans 1-2 (figure 2).

D'après LEPART et ESCARRE (1983), «*les critères utilisés pour reconstituer des séries dynamiques sont en général très intuitifs et ne se font souvent que sur l'analyse de la physionomie de la végétation* ». C'est pourquoi, l'AFC apparaît comme un outil privilégié, car elle autorise l'intégration de l'échelle temporelle à partir d'informations spatiales issues d'un échantillonnage synchronique. Ainsi, dans les deux exemples précedents, les phénomènes chronologiques ont été reconstitués le long de l'axe 1.

Enfin, dans des situations particulièrement complexes, on peut avoir simultanément l'individualisation de groupements végétaux dans des successions dynamiques, elles-même situées les unes par rapport aux autres suivant l'étagement de la végétation (BONIN *et al.* , 1983 a pour la Sainte-Baume, 1983 b pour le Mont Ventoux). En fait, sur un exemple donné, un même plan factoriel peut présenter les trois principaux pôles d'intérêt des études sur les communautés végétales, à condition que l'échantillonnage floristique initial s'y prête, et soit suffisamment représentatif.

Comme l'a déjà démontré VEDRENNE (1982), la prise en compte de la seule présence des espèces végétales ou de leur abondance, ne constitue pas un élément déterminant pour la concrétisation des trois grandes préoccupations que nous venons d'évoquer. La liste des espèces végétales impliquées dans l'AFC apporte bien l'information majeure au plan écologique, la prise en compte de l'abondance ne fait que «polisser» la représentation des résultats, en accentuant, ou atténuant parfois, certaines tendances. Dans l'exemple de la Sainte-Baume, l'axe 1 a une valeur propre de 0.62 et un taux d'inertie de 8.8, l'axe 2 une valeur propre de 0.39 et un taux d'inertie de 5.6. En tenant compte de l'abondance, pour l'axe 1, la valeur propre passe à 0.70, et le taux d'inertie à 9.4, pour l'axe 2, la valeur propre à 0.47 et le taux d'inertie à 6.4. L'amélioration constatée ne se traduit pas au niveau de la représentation graphique par des modifications importantes dans la répartition des points. Les groupements reconstitués sur la carte factorielle se positionnent de manière identique dans les deux cas (figure 3).

Les enseignements apportés par le traitement en AFC d'un tableau simple de données floristiques sont très riches mais ils ne peuvent cependant pas résoudre tous les problèmes liés à la phytoécologie. C'est pourquoi, pour établir des relations entre différents types de données, il est nécessaire de travailler à partir de tableaux multiples.



IN - Isoeto-Nasturtetum
SChC - Groupements à Serapias (Serapion)
VA - Grpt. à Vulpia ligustica et Aira cupaniana
LT - Grpt. à Lotus hispidus et Trifolium suffocatum
Tst - Grpt. à Trifolium scabrum et T. suffocatum
HPl - Grpt. à Helianthemum guttatum et Plantago bellardii

HBr - Grpt. à Helianthemum guttatum et Brachypodium pinnatum
CL - Cistaie à Cistus ladaniferus
CA - Cistaie à Cistus albidus
Cm - Cistaie à Cistus monspeliensis
Q-Cyt - Querco-Cytisetum
E-Gen - Grpt. à Erica scoparia, Genista pilosa et Calluna vulgaris

Figures 1 et 2.- Deux exemples de successions dynamiques
- l'une sur les groupements naturels des Maures (figure 1),
- l'autre sur les groupements post-culturaux des terrasses de culture abandonnées (figure 2).
Dans les deux cas, le gradient dynamique suit logiquement l'axe 1 puisqu'il correspond à la plus grande variation floristique.
On notera l'intérêt de ce type de carte factorielle permettant de bien discriminer les étapes de la succession dynamique.

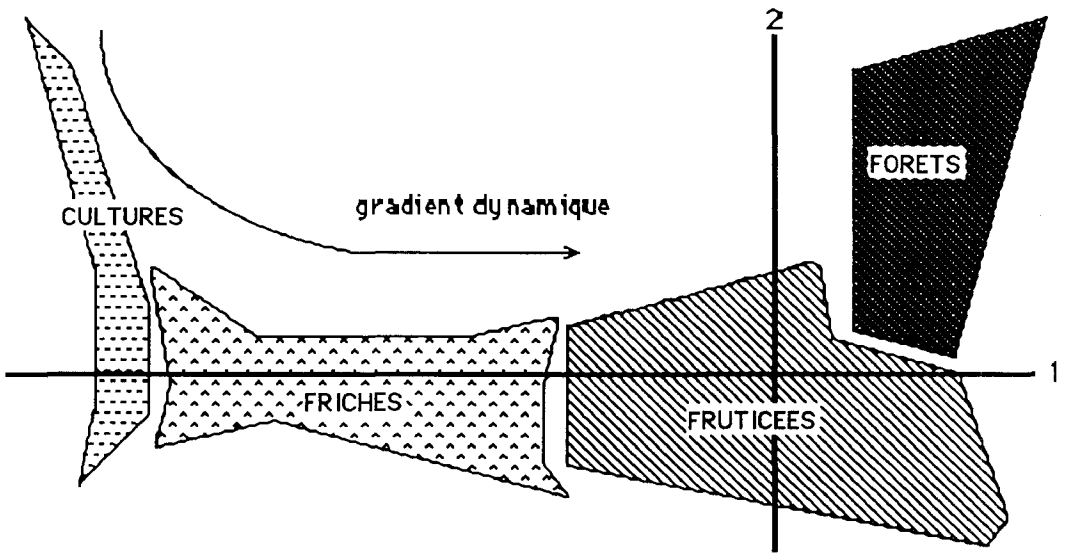


Figure 2.- Plan factoriel 1-2 de l'AFC réalisée à partir des relevés phytosociologiques sur les terrasses de culture : mise en évidence des principales étapes dynamiques post-culturales

L'ANALYSE DE TABLEAUX MULTIPLES ET SES APPORTS

1. Historique et principe de la méthode

Les données mésologiques peuvent être traitées de la même manière que les données floristiques, ainsi que le firent LACOSTE et ROUX (1971, 1972), ce qui aboutit à l'obtention de cartes factorielles représentant les stations en fonction des variables écologiques ou l'inverse.

La confrontation avec les cartes obtenues à partir des relevés floristiques permet d'apprécier le rôle des données écologiques. De plus, on peut porter en éléments supplémentaires sur les cartes concernant les données floristiques, les éléments relatifs aux données écologiques.

Mais, on peut aussi aborder le problème d'une manière différente, comme le fit ROMANE en 1972, en reprenant les propositions de PHIPPS (1969) et en s'appuyant sur des exemples parus dans un document publié par l'I.S.V.P. (BENZECRI, 1975). Il s'agit alors de mettre en correspondance deux ensembles qui sont les espèces présentes dans les relevés et les états de variables écologiques (chaque état étant représenté par une classe, car chaque variable a été divisée en classes). Dans ce cas, la position des espèces sur les plans factoriels est fonction de leur corrélation avec les différents états de variables. La position des relevés est alors déterminée par des liaisons entre espèces et états de variables (BONIN et ROUX, 1978). Dans ce cas, la matrice de base se présente sous la forme d'un tableau de contingence où les espèces apparaissent en lignes, et les états de variables en colonnes. Les relevés sont alors mis en points supplémentaires afin de pouvoir les faire apparaître sur les cartes factorielles.

2. Illustrations

Le principe de la méthode a été mis au point à partir des travaux réalisés sur les relations sol-végétation dans les pelouses de l'Apennin méridional (Italie). L'intérêt a été triple : il favorise une discrimination accrue de certains groupements végétaux (traduisant une caractérisation édaphique nettement plus importante qu'elle ne l'était au niveau floristique), il offre la possibilité de mettre en évidence l'évolution des variables édaphiques suivant les groupements floristiques préalablement différenciés, il permet d'établir des relations directes entre certains taxons et certains états de variables, ce qui revient à déterminer les profils écologiques de ces taxons. Cette démarche est à rapprocher de celle de l'information mutuelle (GODRON, 1968,1984; DAGET *et al.*, 1972; DAGET et GODRON, 1982), mais se différencie par son aspect plus holistique, en conservant le caractère objectif propre à l'AFC. C'est pourquoi, pour interpréter d'une manière globale les résultats obtenus à partir de l'information mutuelle, AMANDIER et GASQUEZ (1979) ont fait appel à l'AFC lors de leur étude sur la phytoécologie du Vallon de la Rocheure (Vanoise). En ce qui les concerne, ils sont partis des résultats des calculs de l'information mutuelle espèces-facteurs pour comparer la réparti-

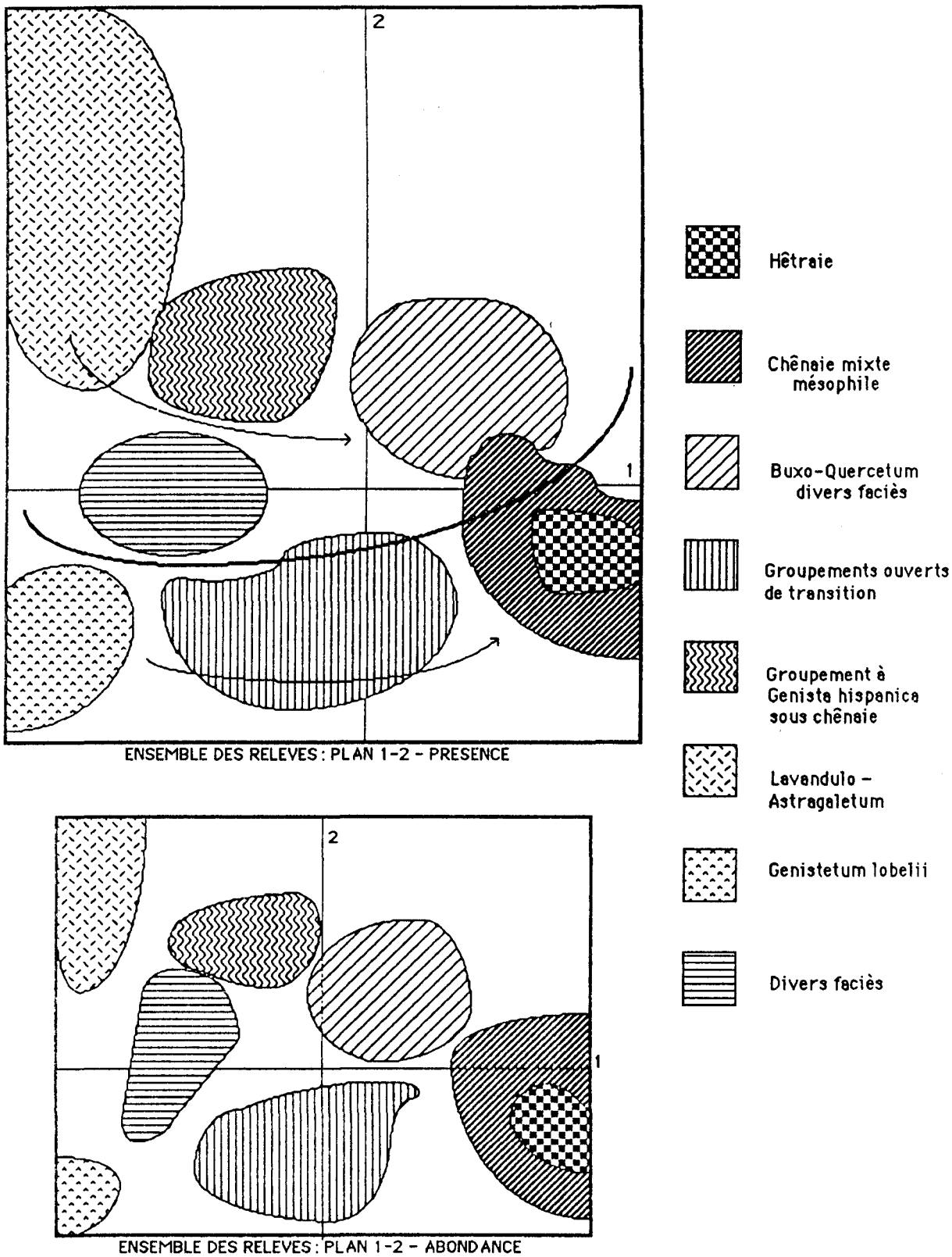


Figure 3.- L'exemple «Sainte Baume», traité en tenant compte de l'abondance d'une part, de la seule présence des espèces d'autre part, illustre l'effet majeur de la composition floristique des relevés et le rôle tout à fait réduit de la prise en compte du coefficient d'abondance.
On retrouve la même organisation du nuage des points «relevés», à quelques nuances près. Si l'on souhaite valoriser l'abondance de certains taxons, il est nécessaire d'effectuer des croisements de tableaux.
Par ailleurs, ces cartes montrent bien la dynamique (de gauche à droite) et l'étagement (de haut en bas) de la végétation.

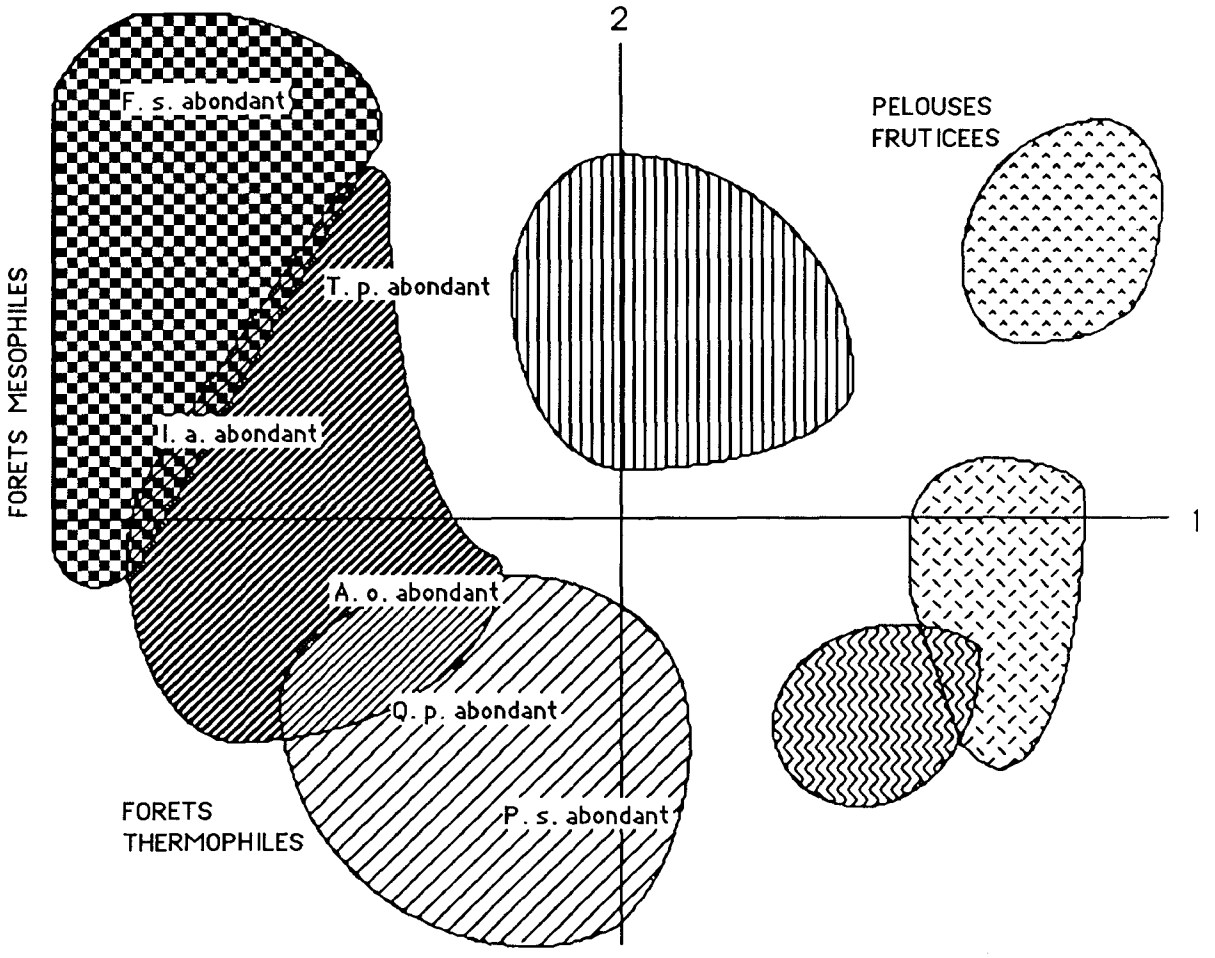


Figure 4.- Le croisement entre la composition floristique et les principales espèces arborescentes (considérées alors comme «variables») permet de mieux discréminer les faciès de végétation forestière, l'étalement du nuage au niveau du pôle «forestier» soulignant ainsi les nuances dans la zonation sylvatique (même légende que la figure 3).
A.o., *Acer opalus* ; F.s., *Fagus silvatica* ; I.a., *Ilex aquifolium* ; P.s., *Pinus silvestris* ; Q.p., *Quercus pubescens* ; T.p., *Tilia platyphyllos*

tion des espèces en fonctions des divers états des facteurs.

Compte tenu de son apport non négligeable dans l'interprétation synthétique de l'information phytoécologique, la méthode des croisements de tableaux (espèces x variables) a été utilisée à plusieurs reprises, depuis ces quinze dernières années, notamment pour la constitution de groupes écologiques, par BONIN et THINON (1980), COQUILLARD (1982), VEDRENNE (1982), VIDAL (1982), BONIN *et al.* (1983c), LOISEL *et al.* (1985). Son application à la problématique de l'évolution post-culturale des terrasses de culture (TATONI, en préparation) a été particulièrement riche en enseignements, le tableau de variables comprenant des données pédologiques (physiques et chimiques) et des descripteurs mésologiques (pente, types de litière, état de la surface du sol, recouvrement des différents strates de la végétation,...). Ainsi, ce type d'approche a permis la définition de profils écologiques, la redondance inévitable entre certains facteurs accentuant les principales tendances et inhibant les bruits.

D'un point de vue plus général, l'AFC est un outil statistique qui ne requiert pas de distribution particulière des données, ni de relations entre les variables (BUREL et BAUDRY, 1990), et offre de grandes possibilités dans l'élaboration de tableaux de contingences à partir desquels vont se faire les traitements numériques. Ainsi, de nombreux types de variables peuvent être envisagés, comme par exemple des données faunistiques (BIGOT *et al.*, 1983 ; IBORRA, 1990; MAGNIN et TATONI, en préparation), des composantes paysagères (BAUDRY et BUREL, 1982;

BAUDRY, 1989), l'utilisation des terres (PHIPPS *et al.*, 1986, BAUDRY, 1990) ou plus globalement l'histoire (activité humaine et principales perturbations) des parcelles étudiées (TATONI, 1991).

Par ailleurs, certaines espèces végétales peuvent être considérées comme facteurs du milieu dont l'influence vis à vis de l'ensemble du cortège floristique dépend de leur abondance. A partir de cette hypothèse - repris par LAVOREL (1991) en s'appuyant notamment sur la notion de coéxistence par ségrégation spatiale énoncée par LEVIN (1976) à propos des sytèmes biologiques - BONIN *et al.*(1983a) ont retenu sept espèces forestières sous leur trois formes biologiques pour les croiser avec l'ensemble des taxons du tableau initial. Cette manipulation apporte deux types d'informations sur la discrimination des groupements forestiers d'une part, et sur la dynamique de population des espèces-variables à travers les faciès de végétation d'autre part (figure 4).

L'AFC à partir d'un tableau de contingence ne peut être réalisée que si les variables ont été préalablement découpées en classes (états de variables). Cette condition méthodologique entraine inévitablement une perte d'information, mais en contre partie, elle atténue le poids de certaines données ayant des valeurs disproportionnées. De plus, ce découpage facilite la lecture et donc l'interprétation des cartes factorielles.

L'utilisation des croisements de tableaux nécessite une réflexion sur les données proprement dites. Des faisceaux de variables très étroitement corrélées vont impulser un gradient majeur, en partie artificiel, autour duquel tout le nuage des points va s'organiser. C'est le cas, par exemple, de la matière organique, du carbone, des acides humiques et de l'azote qui constituent dans les lots de données pédologiques un faisceau de variables dépendantes imprimant un gradient majeur lors des croisements avec d'autres données (floristiques notamment), et masquant ainsi l'effet d'autres variables, pourtant importantes. Il convient donc de faire, au préalable, un examen critique des variables retenues. Ces précautions étant prises, cette méthode d'analyse des données constituent alors un remarquable outil pour l'étude des systèmes écologiques.

3. Tableaux multiples intégrant des variables quantitatives : analyses dicriminantes et Analyse Canonique des Correspondances (ACC)

Les gradients obtenus à partir de l'AFC sur les données du tableau floristique peuvent être confrontées en utilisant les méthodes de régressions simple ou multiple, ou l'analyse factorielle discriminante, avec les principales variables écologiques ou mésologiques. Cette démarche consiste à rechercher la ou les variables qui s'harmonisent le mieux avec les gradients, et permet ainsi de les comprendre ou même de les expliquer. Dans cet esprit plusieurs stratégies ont été mises au point, combinant AFC et Analyse Discriminante (BONIN et BOUROCHE, 1978) ou AFC et Régression (LOISEL *et al.*, 1985), jusqu'à l'élaboration de l'ACC, à partir des travaux de TER BRAAK (1986, 1987). Cette dernière méthode étant présentée de façon très détaillée par CHESSEL *et al.* (1987) et LEBRETON *et al.* (1988a), nous préciserons simplement que l'ACC constitue l'aboutissement logique des préoccupations majeures des écologues étudiant les communautés (végétales ou animales), désirant appréhender et cerner les modalités de la dynamique des populations. Pour ce faire, en ce qui concerne la phytoécologie, l'ACC propose la confrontation du tableau floristique (pouvant contenir des coefficients d'abondance) avec un tableau de données quantitatives. Ainsi, LEBRETON *et al.* (*loc. cit.*) considèrent que l'ACC est une analyse discriminante entre espèces, ou encore, une AFC sous contrainte linéaire (L'AFC floristique étant projeté dans l'espace des variables). De plus l'étude des corrélations cannoniques permet d'apprécier l'amplitude de l'information apportée par les variables retenues quant à l'explication de l'AFC initiale. Enfin, précisons que cette méthode est aussi utilisable à partir de données qualitatives, tout en concervant ses propriétés «explicatives» (LEBRETON *et al.*, 1988b).

En fait, si l'AFC réalisée à partir d'un tableau de contingence demeure un précieux outil pour la constition de groupes écologiques, ou pour comparer de manière objective deux catégories de données, «*l'ACC semble particulièrement adaptée à l'étude des relations espèces-milieu, en fournissant des ordinations simultanées des espèces et des relevés directement dérivés des variables de milieu*» (LEBRETON *et al.*, 1988a).

CONCLUSION

L'Analyse Factorielle des Correspondances a fait l'objet, à ce jour, de nombreuses considérations quant à son utilisation en écologie. La validité de la méthode a souvent été testée par comparaison avec d'autres moyens d'investigation (ESTEVE, 1978). Les rélexions ont le plus souvent porté sur les aspects statistiques des méthodes. Par contre, les utilisateurs non statisticiens ont souvent vu dans l'AFC soit une mé-

thode «magique» permettant d'obtenir des résultats à partir d'un échantillonnage plus ou moins satisfaisant, soit un moyen de confirmation d'une interprétation «a priori» des données «terrain».

Nous avons voulu montrer que cette technique peut apporter beaucoup plus dans l'étude des communautés végétales, bien qu'elle ait ses limites et ses faiblesses. L'utilisation de données recueillies en vue du traitement numérique par l'AFC et avec un objectif précis, permettra d'utiliser au mieux les ressources de cette technique. L'aspect descriptif de l'organisation du tapis végétal peut être dépassé dès lors que l'on pratique des AFC multiples et croisées, en confrontant les données floristiques à d'autres types d'informations.

Dans ce contexte, l'analyse des gradients (altitudinal, dynamique, thermique, de dégradation, etc.) peut permettre de fouiller beaucoup plus les relations entre tous ces paramètres.

L'AFC, une méthode ancienne, démodée, ou moyen objectif d'observation et d'interprétation ? C'est encore aujourd'hui un moyen d'investigation efficace dans l'étude écologique des communautés végétales, à condition d'avoir un échantillonnage pertinent et de ne pas rechercher uniquement des confirmations, et, sa capacité d'intégrer et de gérer un grand nombre d'informations lui confère un rôle primordial dans l'élaboration de patrons (BALENT et *al*, 1988 ; CALE et *al.*, 1989) voire de modèles.

BIBLIOGRAPHIE

AMANDIER L. & GASQUEZ J., 1978. Contribution à l'étude phyto-écologique et floristique du Vallon de la Rocheure (Parc National de la Vanoise). Boissiera, 27, 153 p.

AUDA Y., 1983. Rôle des méthodes graphiques en analyse des données: application au dépouillement des enquêtes écologiques. Thèse de 3ème cycle, Université Claude Bernard, Villeurbanne, 127 p.

AUSTIN M.P., 1985. Continuum concept, ordination method and niche theory. Annu. Rev. of Ecol. and Systematics, 16, 39-61.

BALENT G., GENARD M. & LESCOURRET F., 1988. Analyse des patrons de répartition des oiseaux nicheurs en Midi Pyrénées. Acta OEcologica OEcol.Gene., 9, 247-263.

BASTIN Ch., BENZECRI J.P., BOURGARIT Ch. & CAZES P., 1980. - Pratique de l'analyse des données, T.2: Abrégé théorique, études de cas modèle. Dunod Ed., 466 p.

BAUDRY J., 1989. Colonization of grassland extensification by hedgerow species. Brighton Crop Protection Conference - Weeds, Proc., 765-774.

BAUDRY J., 1990. Problèmes d'échelles en écologie: Exemple du changement d'utilisation des terres. Séminaire ORSTOM «SEMINFOR 4, le transfert d'échelle», Brest.

BAUDRY J. & BUREL F., 1982. La mesure de la diversité spatiale, relations avec la diversité, utilisation dans les évaluations d'impact. Acta OEcologica OEcol. Applic., 3, 177-190.

BENZECRI F., 1980. Introduction à l'analyse des correspondances d'après un exemple de données médicales. Les cahiers de l'Analyse des Données, V, 3, 283-310.

BENZECRI J.P., 1973. L'analyse des données, T.II : L'analyse des correspondances. Dunod Ed., 619 p.

BENZECRI J.P., 1975. Méthodes statistiques de la taxinomie. I.S.V.P. Paris, 60 p.

BENZECRI J.P. & BENZECRI F., 1980. Pratique de l'analyse des données, T.1 : Analyse des correspondances, exposé élémentaire. Dunod Ed., 425 p.

BIGOT L., BONIN G. & ROUX M., 1983. Variations spatio-temporelles entre la communauté des coléoptères et psocoptères frondicoles et la végétation dans le massif de la Sainte Baume (Provence). Ecol. Medit., IX, 173-192.

BONIN G., 1978. Contribution à la connaissance de la végétation des montagnes de l'Apennin centro-méridional. Thèse d'Etat, Université d'Aix-Marseille III, 320 p. + annexes.

BONIN G. & BOUROCHE J.M., 1978. Utilisation de l'analyse discriminante dans l'étude écologique des pelouses de l'Apennin méridional. in Biométrie et Ecologie, 37-43.

BONIN G. & ROUX M., 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytoécologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. Acta OE-

cologica OEcol. Plant., 13, 121-128.

BONIN G. & THINON M., 1980. Relation entre variables du milieu édaphique et groupements végétaux préforestiers et forestiers au Mont Ventoux. Ecol. Medit., V, 315-326.

BONIN G., GAMISANS J. & GRUBER M., 1983a. Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la Ste Baume (Provence). Ecol. Medit. IX, 129-171.

BONIN G., AUBERT G., BARBERO M.,GAMISANS J., GRUBER M., LOISEL R., QUEZEL P., SANDOZ H., THINON M. & VEDRENNE G., 1983b. mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens *s.l.* à l'aide des taxons indicateurs. Vegetatio, 54, 79-86.

BONIN G., SANDOZ H., THINON M. & VEDRENNE G., 1983c. Relations entre la dynamique de la végétation (Chênaie-hêtraie) et les caractéristiques édaphiques dans le Massif de la Ste Baume (Provence). Ecol. Medit., IX, 193-210.

BRIANE J.P., LAZARE J.J. & SALANON R., 1977. Le traitement des très grands ensembles de données en analyse factorielle des correspondances, proposition d'une méthodologie appliquée à la phytosociologie. Doc. int. Lab. Taxonomie végétale expérimentale et numérique, Paris XI, 38 p. + annexes.

BRISSE H. & GRANDJOUAN G., 1982. Compte rendu de la discussion sur l'exploitation des banques de données en géographie botanique. Coll. sur les méthodes mathématiques appliquées à la géographie, Besançon.

BUREL F. & BAUDRY J., 1990. structural dynamic of a hedgerow network landscape in Brittany france. Landscape Ecology, 4, 197-210.

CALE W.C., HENEBRY G.M. & YEAKLEY J.A., 1989. Inferring process from pattern in natural communities. BioScience, 39, 600-605.

CHESSEL D. & BOURNAUD M., 1987. Progrès récents en analyse de données écologiques. IV° Coll. AFIE : La gestion des systèmes écologique, Bordeaux, 65-76.

CHESSEL D., LEBRETON J.D. & YOCCOZ N., 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances. Revue de statistique Appliquée, 35, 55-72.

CURTIS J.T., 1959. The vegetation of Wisconsin; an ordination of plant communities. Univ. of Wisconsin Press, Madison, 657 p.

DAGET Ph., GODRON M. & GUILLERM J.L., 1972. Profils écologiques et information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques. Application à l'étude d'un transect de la Vallée de Liptov (Tchécoslovaquie). In: Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Junk, Den Haag, 121-149

DAGET Ph. & GODRON M., 1982. Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson Ed., 163 p.

DAGNELIE P., 1960. Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. Bull. Serv. Carte Phytogéogr., Sér. B, 93-195.

DAGNELIE P., 1962. L'application de l'analyse multi-variable à l'étude des communautés végétales. Bull. Inst. Intern. Stat., 39, 265-275.

DAGNELIE P., 1965. L'étude des communautés végétales par l'analyse statistique des liaisons entre les espèces et les variables écologiques: principes fondamentaux. Biometrics, 21, 345-361.

ESTEVE J., 1978. Les méthodes d'ordination: éléments pour une discussion. In Biométrie et Ecologie, 223-250.

GAMISANS J., GRUBER M. & BONIN G., 1981. Mise en évidence des principaux stades de la dynamique de la végétation dans les étages de la Vallée du Taravu (Corse). Ecol. Medit., VII, 45-77.

GODRON M., 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale (recouvrement, information mutuelle entre espèces et facteurs écologiques, échantillonnage). Acta OEcologica Oecol. Plant., 3, 185-212.

GODRON M., 1984. Ecologie de la végétation terrestre. Masson Ed., 197 p.

GUINOCHET M., 1968. L'écologie végétale: quelques remarques sur ses fondements et ses objectifs. Mises J. Sci., 1, 387-402.

IBORRA O., 1991. Le paysage et le milieu: notions coplémentaires; application à la distribution du lapin de garenne. Poster, 3° Réunion annuelle du groupe Ecologie du Paysage, Versailles.

KENT M. & BALLARD J., 1988. Trends and problems in the application of classification and ordination methods in plant ecology. Vegetatio, 78, 104-124.

LACOSTE A. & ROUX M., 1971; 1972. L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie; application à des données de l'étage subalpin des Alpes-Maritimes. I.- L'analyse des données floristiques. II.- L'analyse des données écologiques et l'analyse globale. Acta OEcologica OEcol. Plant., 6,353-369 ; 7, 125-146.

LAVOREL S., 1991. Structure spatiale, perturbations, et dynamique de la coexistence des espèces végétales: De l'expérimentation à la modélisation ; l'exemple des friches méditerranéennes. Thèse, Montpellier II, 270 p.

LEBRETON J.D., CHESSEL D., PRODON R. & YOCCOZ N., 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances; I. Variables de milieu quantitatives. Acta OEcologica OEcol. Gener., 9, 53-67.

LEBRETON J.D., CHESSEL D., RICHARDOT-COULET M. & YOCCOS N., 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances ; II. Variables de milieu qualitatives. Acta OEcologica OEcol. Gener., 9,137-151.

LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1984. Ecologie numérique (deuxième édition). Masson Ed., 335 p.

LEPART J. & ESCARRE J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. Bull. Ecol., 14, 133-178.

LEVIN S.A., 1976. Population dynamics in heterogeneous environments. Ann. Rev. Ecol. Syst., 7, 287-310.

LOISEL R., AUBERT G., BARBERO M., BONIN G. & QUEZEL P., 1985. Incidence du débroussaillement ; relations sol-végétation au niveau des tranchées pare-feu en France méridionale. Coll. Phytosocio., XIV, Phytosocio. et Forest., 483-506.

MAGNIN F. & TATONI T., (en préparation). Etude comparée de la végétation et de la malacofaune le long des successions post-culturales.

MARCHESE M.J., 1987. Contribution à l'étude phytoécologique des pelouses à thérophytes du département du Var (France) : Relations sol-végétation. Thèse de 3° cycle, Aix-Marseille III, 91 p.

MULLER S., 1978. Contribution à la synsystématique des hêtraies d'Europe occidentale et centrale. Thèse de 3° cycle, Paris-Sud centre d'Orsay, 93 p. + annexes

ORLOCI L., 1988. Community organization: recent advances in numerical methods. Can. J. Bot., 66, 2626-2633.

PERICHAUD L. & BONIN G., 1973. L'analyse factorielle des correspondances appliquée aux groupements végétaux d'altitude du Gran Sasso d'Italia. Not. Fitosoc., 7, 29-43.

PHIPPS M., 1969. recherches sur la distribution géographique de l'utilisation du sol. Thèse d'Etat, Toulouse, 122 p.

PHIPPS M., BAUDRY J. & BUREL F., 1986. Ordre topo-écologique dans un paysage rural: les niches paysagiques. C.R. Acad. Sc. Paris, 302, III, 20, 691-694.

ROMANE F., 1972. Application à la phytoécologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Thèse Doct. Ing., Montpellier, 124 p.

ROUX G. & ROUX M., 1967. A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. Rev. Stat. Appl., 15, 59-72.

TATONI T., 1991. Evolution des paysages de terrases dans le sud-est francais. Communication, 3° réunion annuelle du groupe Ecologie du Paysage, Versailles.

TATONI T., (en préparation). Dynamique des écosystèmes de terrasses de culture abandonnées ; évolution des paysages et impact humain. Thèse, Aix-Marseille I.

TER BRAAK C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology, 67, 1167-1179.

TER BRAAK C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationship by canonical correspondence analysis. Vegetatio, 69, 69-77.

VEDRENNE G.,1982. L'analyse multivariable et la mise en évidence d'indicateurs biologiques; application à l'étage méditerranéen de Provence calcaire. Thèse de 3° cycle, Aix-Marseille III, 120 p. + annexes.

VERRIER J.L., 1979. Contribution à la synsystématique et à la synécologie des pelouses sèches à thérophytes d'Europe. Thèse de 3° cycle, Paris-Sud centre d'Orsay, 205 p.

VIDAL Ph., 1982. Les pelouses de la Drôme: caractéristiques floristiques, relations avec les facteurs géopédologiques et physiographiques, essai de zonage en vue de leur aménagement. Thèse de 3° cycle, Aix-Marseille III, 78 p. + annexes.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 415-425

Les graminées pérennes, un recours pour la réhabilitation des terres de parcours dégradés en zone aride tunisienne ?

Mohamed CHAIEB*, Christian FLORET**, Edouard LE FLOC'H** et Roger PONTANIER***

RESUME

Suite à l'accroissement de la pression humaine sur les parcours en zone aride nord-africaine, on assiste à une raréfaction des graminées pérennes et à une dégradation des sols.

La régénération naturelle devenue très lente, il est nécessaire d'envisager de recourir à la réintroduction d'espèces locales raréfiées. L'article examine la complémentarité des besoins et des comportements de deux espèces pastorales. *Cenchrus ciliaris* L., d'origine tropicale en C4 et produisant surtout en saison chaude est intéressante en année à pluviosité favorable. *Stipa lagascae* Roem. & Shultes espèce en C3 utilise mieux l'eau en période froide. Le semis en mélange de ces espèces, complémentaires dans l'utilisation de l'eau, permet de réhabiliter un parcours, si les semenciers ont disparu. Cependant ce travail souligne que le sol sableux correspondant à ces parcours ne récupère qu'imparfaitement ses propriétés physico-chimiques malgré 30 ans de restauration et d'aménagement pastoral. En particulier le raccourcissement de la durée des disponibilités en eau du sol pour la végétation, durant la période estivale, doit expliquer en partie la raréfaction des individus des espèces d'origine tropicale au profit des espèces d'origine méditerranéenne dans la flore des parcours de la zone aride au Nord du Sahara.

MOTS-CLES : zone aride, régime hydrique des sols, réhabilitation, graminées pérennes

ABSTRACT

The loss of perennial grasses and the degradation of soils are two of the direct results of recent aggravations of anthropic pressure on pasture lands of North Africa.

The process of natural regeneration of these pasture lands being very slow in this region, their rehabilitation requires artificial reintroduction of certain native grass species that have become locally rare or extinct. This article describes autecological studies of two native perennial grass spacies of high fodder value. *Cenchrus ciliaris* L. is a C4 species of tropical origin which grows best in the warm season of favorably rainy years. By contrast, *Stipa lagascae* Roem. & Schultes, is a C3 species that shows higher rain use efficiency in cold periods. Mixed seeding of these two species, which are essentially non- competiting in their use of available water, is of great interest for rehabilitation projects. Nevertheless, the study indicates that the sandy soils on which occur these pasturelands only partially recover their physical and chemical properties, even after 30 years of rehabilitation efforts and revised management techniques. In particular, the shortening of the length of the period when water is typically available for plant growth during the summer season may explain why species of tropical origin are increasingly replaced in the flora of North African pasturelands by species of mediterranean origin.

KEY WORDS : arid zone, soil water balance, rehabilitation, perennial grasses

* Station régionale de l'Institut des Régions Arides, BP 185, 6000 Gabès (Tunisie)

** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Centre Louis Emberger, BP 5051, 34033 Montpellier Cedex

*** ORSTOM, 213 rue Lafayette, 75480 Paris Cedex 10 (France)

INTRODUCTION

Déjà bien entamée durant la première moitié de ce siècle, la détérioration des écosystèmes pastoraux s'est singulièrement accélérée depuis deux décennies. La pression démographique croissante, y compris dans les zones arides a entraîné une constante augmentation de la demande de produits agricoles. D'autres facteurs tels que le souci d'une appropriation des terres à titre privatif et le souhait d'investir dans l'agriculture les revenus de l'émigration, ont également contribué à l'élévation du niveau de la pression humaine, y compris sur les écosystèmes les plus difficilement accessibles ou considérés comme marginaux.

Au Maghreb, mais peut-être plus particulièrement encore en Tunisie, les séquences de la dynamique des groupements végétaux sont bien connues (LONG, 1954 ; LE HOUEROU, 1959 ; 1969 et 1977). Il a été fréquemment rapporté (LE HOUEROU, 1977 ; FLORET & PONTANIER 1982) que les stades les plus proches du climax étaient, dans ces zones, marqués par la dominance d'espèces graminéennes pérennes. La dominance de certaines de ces espèces est encore observable aujourd'hui. C'est par exemple le cas pour : *Stipa tenacissima* L., *S. lagascae* Roem. & Schultes, *Lygeum spartum* L., *Stipagrostis pungens* (Desf.) de Winter, *Hyparrhenia hirta* (L.) Stapf, etc. D'autres graminées pérennes maintenant raréfiées ont sans aucun doute été dominantes sur de vastes espaces, il s'agit par exemple de : *Cenchrus ciliaris* L., *Panicum turgidum* (Forskahl), *Aristida adscencionis* L., *Stipagrostis ciliata* (Desf.) de Winter, etc. D'autres espèces sont également rares, qui n'étaient probablement pas dominantes physionomiquement. Dans cette catégorie nous pouvons citer : *Digitaria nodosa* Parl., *Tricholaena teneriffe* (L. fil.) Link, *Dichantium annulatum* (Forskahl) Stapf, *Heteropogon contortus* (L.) Roem. & Schultes, *Themeda triandra* Forsskal, *Cymbopogon schoenanthus* (L.) Spreng., etc. Il est surprenant de constater que ces taxons sont le plus souvent considérés comme étant de souche tropicale. De ce fait il est possible de *conclure*, même s'il n'est pas possible de la quantifier, *à une régression relative de la tropicalité de la flore et à l'accroissement de sa méditerranéïté*.

Si la régénération naturelle, à la faveur par exemple de la mise en défens peut, dans certains milieux non trop dégradés, permettre un accroissement du couvert végétal des espèces pérennes présentes, elle ne permet cependant pas, du moins à moyen terme, le retour d'espèces disparues mais ayant assurément appartenues au cortège flore du lieu. Ainsi par exemple la mise en défens d'une steppe même très dégradée sur sol sableux aboutira immanquablement à la forte extension de *Stipa lagascae*, mais n'entraînera pas le retour de *Cenchrus ciliaris* (FLORET, 1981). Dans toutes ces situations où la régénération naturelle ne peut conduire, même à moyen terme, à la restauration du paysage végétal antérieur, il a été envisagé d'avoir recours aux techniques de la réhabilitation pour relever de façon conséquente le niveau des ressources pastorales par la réintroduction de bonnes espèces (CCE, 1988). Parmi les questions qui se posent alors, celle du choix du matériel végétal à réintroduire est primordiale. Un grand choix d'espèces candidates (raréfiées ou localement disparues) peut-être proposé sans que l'on sache *a priori* si leur réintroduction présente quelque chance de succès (FERCHICHI *et al.*,1992). Il importe donc de raisonner ces choix en tenant compte :

- de l'évolution des propriétés physico-chimiques des sols sous l'effet de la dégradation et des possibilités de régénération ;
- des exigences des espèces végétales.

L'expérimentation sur les possibilités d'une telle réintroduction peut également permettre de comprendre les raisons de la disparition différentielle des espèces «tropicales» et «méditerranéennes».

Dans cet article, nous avons choisi d'examiner le cas de steppes «sableuses» du sud tunisien qui, sous bioclimat aride inférieur, sont définies comme appartenant à l'Association à *Rhanterium suaveolens* et *Artemisia campestris* (LE HOUEROU, 1959). Les différentes étapes de la dégradation des sols et en conséquence des réserves hydriques y sont encore observables ce qui n'est déjà plus le cas pour beaucoup d'autres types de sols. Nous tenterons de mesurer les conséquences de cette dégradation sur les réserves hydriques. Nous discuterons ensuite la présence et/ou la réintroduction pour leur réhabilitation de deux graminées pérennes, *Cenchrus ciliaris* et *Stipa lagascae*.

1. Conséquences de la dégradation et de la régénération du sol d'une steppe sableuse sur les ressources hydriques

En zone aride, la dégradation d'un sol affecte en premier lieu ses caractéristiques physico-chimiques (baisse de la teneur en matière organique et de sa capacité d'échange, de la capacité de stockage de l'eau, dégradation de la structure, de la porosité, de la rétention de l'eau, etc.), mais aussi son fonctionnement hydrique que l'on évalue par la mesure des différents flux d'eau à l'interface Sol-Plante-Atmosphère (HILLEL, 1974). Plus

simplement, un sol dégradé devient battant, perd de l'eau par ruissellement et par évaporation et donc s'humecte moins profondément. L'efficacité de l'eau pour la production végétale régresse donc dans de grandes proportions.

1.1. Les indicateurs de la dégradation et de la régénération d'un sol

Pour les différents faciès de dégradation ou de régénération d'un sol, il est relativement aisé d'estimer ou de mesurer les paramètres suivants :

- le coefficient d'efficacité de la pluie (**Ke %**) traduit la capacité d'un sol, voire d'une surface à laisser les pluies s'infiltrer (FLORET & PONTANIER, 1989). **Ke** exprime la proportion de la pluie totale précipitée réellement utile pour la végétation après ruissellement et drainage. Ce coefficient est évalué soit sous pluies naturelles soit sous pluies simulées (THEBE & PONTANIER, 1982 ; SEINY-BOUKAR, 1990 ; TREVISAN, 1986). Le **Ke %** est fortement corrélé avec les états de surface.
- la durée de la disponibilité de l'eau du sol pour la végétation est un des paramètres les plus performants pour l'explication des dysfonctionnements hydriques d'un sol suite à sa dégradation et des conséquences qui en résultent pour les espèces végétales. De telles études souvent longues (FLORET & PONTANIER, 1982, 1984 ; FLORET *et al.*, 1983) peuvent être utilement raccourcies par la modélisation.
- l'évolution de la capacité d'emmagasinement de l'eau disponible pour la végétation ou réserve utile (**RU**) définie par HENIN (1976). La **RU** est la résultante des états d'un ensemble de paramètres élémentaires du sol tels que l'épaisseur, la texture, la porosité, etc. De fait en absence d'autre norme la **RU** est calculée par rapport à un point de flétrissement correspondant à un potentiel du sol égal à -1,6 MPa.
- la modification des états de la surface du sol. Les méthodes utilisées (BOIFFIN & SEBILLOTTE, 1976 ; FLORET *et al.*, 1989 ; ESCADAFAL, 1989 ; CASENAVE & VALENTIN, 1989) sont maintenant bien au point. La surface du sol exprime l'état de dégradation d'un milieu et de son sol et permet de suivre l'évolution des formes de battance, de décapage, d'accumulation de dépôts d'origine éolienne ou hydrique, des litières, etc.
- d'autres paramètres tels que la baisse de teneur en matière organique du sol ne seront pas évoqués ici.

1.2. Dégradation et régénération. Analyse de la reconstitution des ressources

Nous tenterons successivement, sur la base de résultats acquis entre 1973 et 1987 (BENDALI *et al.*, 1986 ; 1990) et en nous référant aux indicateurs précédemment évoqués, de montrer les modifications (négatives ou positives) qui affectent un siérozem sableux en zone aride au cours soit de sa dégradation soit de sa régénération (figure 1). Les résultats synthétisés sont tous portés aux tableaux 1 et 2 pour les divers états considérés à savoir : un siérozem en bon état et deux de ces faciès de dégradation, deux étapes de la régénération d'un même type de siérozem plus ou moins dégradé.

1.2.1. Evolution des ressources hydriques d'un sol au cours de sa dégradation

Le sol considéré est un siérozem sableux dont la dégradation est marquée par une troncature progressive de des horizons superficiels. Au stade le plus dégradé cette troncature peut atteindre de 50 à 60 cm par rapport au siérozem en bon état. Dans ce contexte les ressources hydriques évoluent comme suit :

- le coefficient d'efficacité de la pluie (**Ke %**) pour le même niveau de dégradation du sol régresse de 32 %. Ceci signifie que dans la région pour une pluviométrie moyenne annuelle de 180 mm la pluie qui s'infiltre et est très utile pour une production végétale passe de 176 mm pour le sol en bon état à 120 mm pour le sol très dégradé.
- dans les mêmes conditions la durée de disponibilité de l'eau dans la couche meuble du sol passe de 6/7 mois pour le sol en état à 3/4 mois pour le sol tronqué.
- la baisse de réserve utile en eau du sol (**RU**) atteint 60 mm.

1.2.2. Evolution des ressources hydriques d'un sol au cours de sa régénération

Que se passe t-il lors des phases de reconstitution du sol déclenchée à la faveur d'une réduction de la pression anthropique ou de travaux de restauration ? En raison principalement du retour de la végétation, on observe toujours un piégeage par la végétation du sable éolisé et en mouvement. Il s'accumule progressivement sur des épaisseurs parfois impressionnantes (figure 2). Par la suite ces matériaux s'organisent, s'enrichissent, présentant ainsi une remontée biologique plus ou moins rapide. Au tableau 2 nous rapportons, en comparaison avec l'horizon du siérozem sableux préexistant, les principales caractéristiques des apports éoliens accumulés qui constituent l'horizon de surface des sols reconstitués. Concernant la matière organique, 30 ans suffisent à peine à reconstituer 60 % des teneurs initiales en surface (0-30), et ceci avec

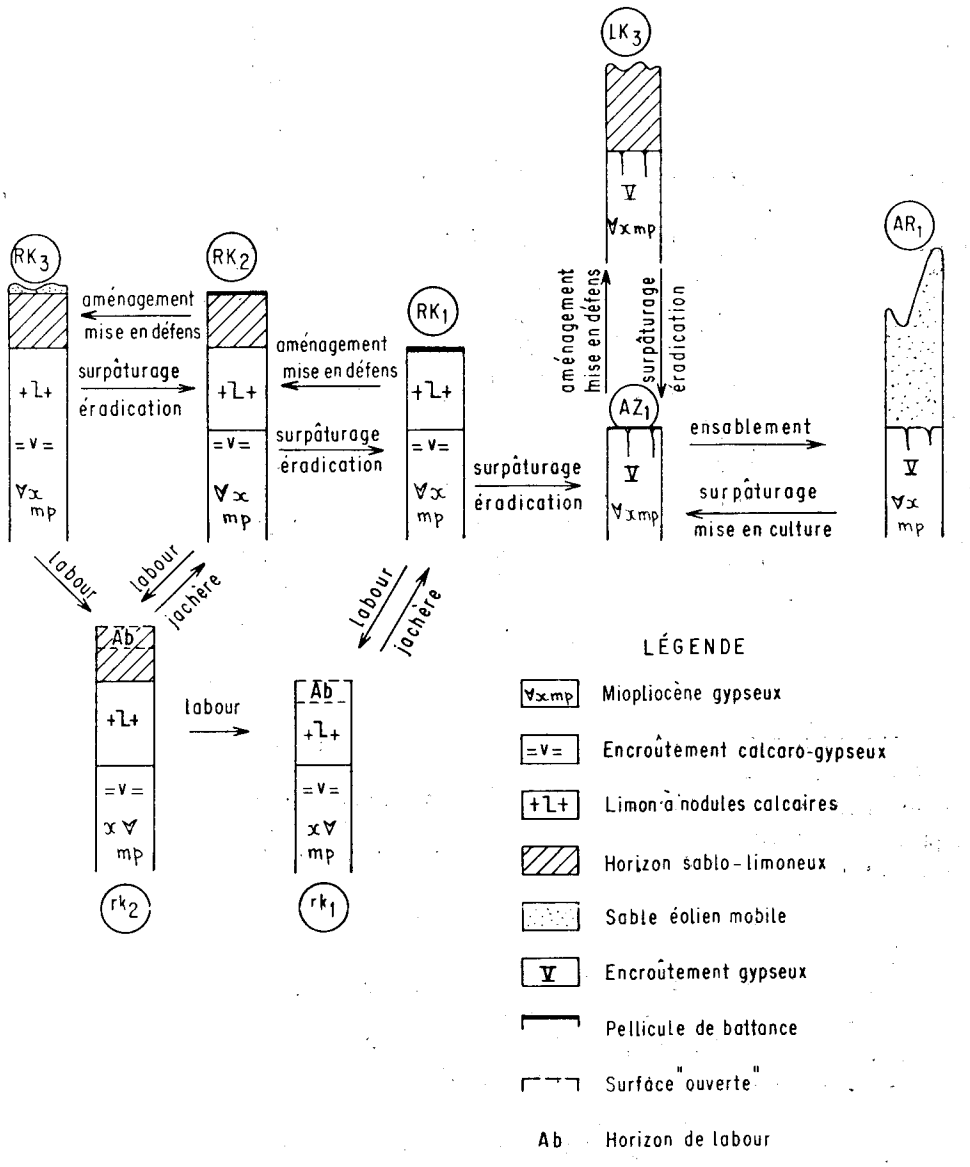


Figure 1.- Dégradation et régénération des sols et de la végétation ; relations entre les principaux écosystèmes sur sols sableux

une utilisation uniquement pastorale. Pour les teneurs en calcaire, le milieu semble être plus dynamique malgré la faible pluviosité. En effet en 30 ans le sol récupère sa teneur initiale. Il n'en va pas de même pour les «fines» (fraction granulométrique 0-50 microns) dont les teneurs restent très basses. On peut d'ailleurs se questionner sur leur devenir dans le paysage, le système déflation-accumulation à courte distance qui prévaut dans la région paraissant entraîner en définitive un appauvrissement régional en «fines».

Cette restauration partielle des caractéristiques physico-chimiques su sol signifie également une récupération plus ou moins complète des ressources hydriques et de leurs caractéristiques dont les nouvelles valeurs sont présentées au tableau 1 :

- les dépôts sableux en surface améliorent par contre de manière immédiate le coefficient d'efficacité de l'eau (**Ke %**) qui repasse dans ce cas de 66 à 100 %
- concernant la durée de la disponibilité en eau, la reconstitution des performances s'effectue relativement vite. En fait le sol retrouve rapidement ses propriétés d'infiltrabilité suite au dépôt de sable sur les faciès tronqués.
- une reconstitution sur une courte durée n'entraîne de toute façon qu'une récupération de 15

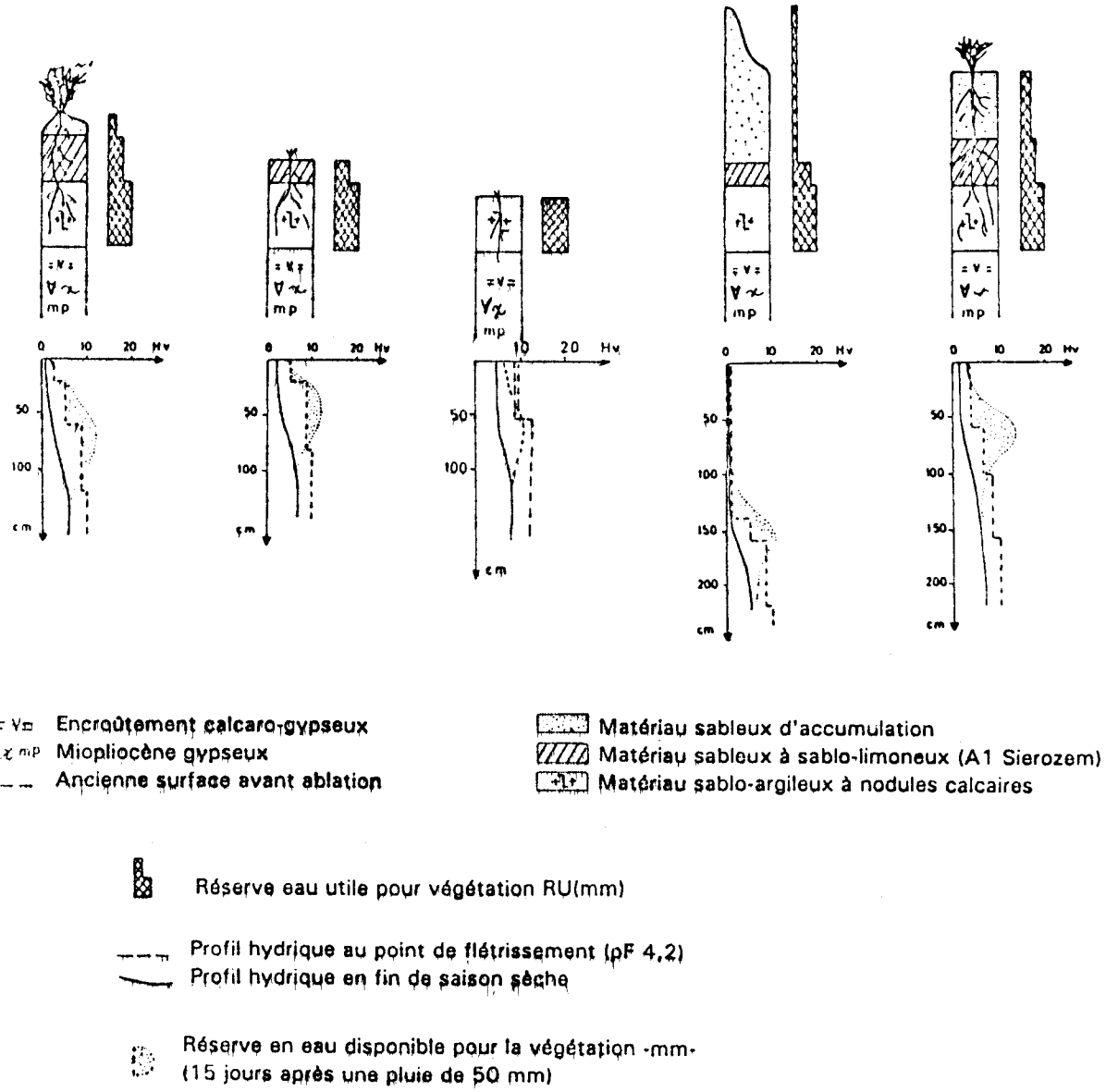


Figure 2,- Comportement hydrique de différents stades de dégradation ou de régénération d'un siérozem sableux de la Tunisie méridionale (d'après BENDALI *et al.* 1986)

à 20 mm de la **RU**. Il faut attendre une trentaine d'années de revégétalisation pour que cette reconstitution atteigne 80 - 85 % des potentialités initiales.

2. Exigences et performances comparées de deux types de graminées pérennes en zone aride tunisienne

Ainsi que cela a été montré au paragraphe précédent la dégradation des propriétés du sol conduit à une aridification progressive du milieu dans un contexte climatique inchangé (FLORET & PONTANIER, 1984). En parallèle, nous avons étudié le comportement d'espèces, utilisées dans les actions de réhabilitation.

Nous avons choisi de comparer deux espèces herbacées pérennes, deux graminées. Il s'agit de *Cenchrus ciliaris* et de *Stipa lagascae*. La première est décrite comme étant d'origine tropicale, la seconde est une méditerranéenne. Elles sont donc susceptibles de présenter de fortes différences de comportement en liaison plus ou moins étroite avec les fluctuations des disponibilités en eau du sol. Leurs exigences et leurs performances, face à des variations de valeurs de divers facteurs écologiques (eau, température, pression de pâturage, etc.), à diverses phases de leur cycle de vie (germination, installation, individu adulte), ont été étudiées en Tunisie. Ces études, menées en coopération avec une équipe

Tableau 1

Variation de quelques caractéristiques physico-hydriques d'un siérozem sableux de la Tunisie méridionale en fonction de l'état de dégradation ou de régénération

	Ke % coefficient d'efficacité de la pluie (1)	Durée des disponibilités en eau dans la couche meuble	Réserve en eau utile pour la végétation RU en mm.pour 10cm de sol	
			moyenne des 20 premiers cm	moyenne pour couche meuble
SIEROZEM				
- en bon état	98	6/7	5,1	9,2
- dégradé	85	5/6	9,5	9,3
- très dégradé et tronqué	66	3/4	9,0	9,0
REGENERATION				
- récente (< 5 ans) d'un sierozem dégradé	100	5/6	2,1	2,1
- ancienne (> 30 ans) d'un sierozem	98	6/7	5,1	8,6

(1) par un test représentant une série d'averses simulées (80 mm en 24 h, d'une fréquence de retour 1 année sur 10).

Tableau 2

Caractéristiques principales de l'horizon de surface des sols reconstitués par apports éoliens en comparaison de celles du siérozem original (d'après BENDALI *et al.*, 1986)

Nature et âge de l'horizon de surface	Teneur (%) en *fines* 0-50 μ	Densité apparente	Teneur en calcaire (%)	Teneur en matière organique (%)
Horizon du sierozem sableux en voie de déflation (très ancien)	23	1,41	16	0,65
ACCUMULATIONS				
- actuelles : voiles et dunes non fixés	7	1,65	11	0,10
- très récentes : voiles et micro dunes fixés	9	1,58	13	0,30
- anciennes : nappes éoliennes fixées (> 30 ans)	13	1,53	14	0,42

Tableau 3

Comportement comparé de *Cenchrus ciliaris* et de *Stipa lagascae*

	Type d'année	Position et durée des phases du cycle		Efficacité de l'eau pour la production (g.MS.kg^{-1} H_20 transpirée)		
		croissance végétative	reproduction	sol sablo-gypseux	sol sablo-limono calcaire n° 1	sol sablo-limono-calcaire n° 2
Cenchrus ciliaris	sèche (1)	15/XI - 15/IV (5 mois)	15/XII - 31/VII			
	moyenne (2)			2,22	1,24	
	idéale (3)	15/IX - 15/VI (9 mois)	15/X - 15/I 15/XII - 15/II 15/II - 31/VII			
Stipa lagascae	sèche (1)	15/IX - 15/V	15/II - 31/V			1,56
	moyenne (2)			0,93	0,87	
	idéale (3)	15/IX - 15/VI	15/II - 31/V			1,81

(1) pluies totales de 95 mm, première pluie tardive (novembre)
(2) pluies totales de 165 mm
(3) total pluies et irrigation : 230 mm, bien réparties, premiers apports septembre.

tunisienne, ont donné lieu à un certain nombre de publications (NEFFATI *et al.*, 1986 ; MONROY-ATA, 1989 ; CHAIEB, 1989) dans lesquelles nous avons puisé les données synthétisées ci-après.

2.1. Les indicateurs des besoins et des comportements comparés des espèces étudiées

De nombreux paramètres permettent de cerner ces exigences et ces performances pour des espèces considérées comme intéressantes pour la réhabilitation et présentant donc à priori un bon niveau de production et une bonne appétabilité pour les animaux domestiques. Nous présentont ici les paramètres retenus :

- la température optimale de germination ou température à laquelle les graines d'une espèce présentent le taux le plus élevé de germination. Cette température optimale est aussi très fréquemment celle où la vitesse de germination est la plus élevée (WENT, 1955), et du moins en zone aride, elle correspond aussi à la température optimale de développement de l'espèce ;
- les modalités d'accomplissement du cycle de vie (croissance végétative, reproduction) sous conditions de disponibilités hydriques contrastées et connues. Ces données sont obtenues en suivant de manière très régulière le développement d'individus et d'organes soigneusement repérés ;
- le potentiel foliaire qui correspond à la valeur de la force de rétention de l'eau par la plante. Le niveau de potentiel hydrique de la plante, mesuré à l'aide d'une chambre à pression, fonction des apports et des pertes, informe sur la résistance relative des espèces au stress hydrique (RITCHIE & HINCKLEY, 1975). Nous avons retenu ici, comme indicateur, le potentiel foliaire mesuré au début de la journée avant le lever du soleil (**Psi fB**) au moment où il est considéré comme étant le reflet des conditions hydriques du sol (HILLEL, 1974). Les mesures retenues sont les **Psi fB** minimums mesurés alors que les espèces étaient encore en croissance. Ces valeurs sont un indice de leur résistance à la sécheresse ;
- la cinétique de la croissance foliaire permet d'évaluer pour des périodes successives définies les allongements cumulés des feuilles. Cette donnée n'autorise évidemment pas à des comparaisons entre espèces sur les allongements totaux. Elle est très importante pour déterminer les variations de rythme d'allongement durant la phase de croissance des espèces et pour établir les éventuelles corrélations entre ces rythmes et des facteurs tels que température, disponibilité hydrique, etc.
- l'efficacité de l'eau pour la production végétale en conditions contrastées et connues de disponibilités hydriques. Cette efficacité (Water Use Efficiency, **WUE**), exprimée en grammes de matière sèche produite par millimètre d'eau évapotranspirée (g. M.S. mm^{-1} d'eau évapo-

transpirée) varie, pour une même espèce, avec les propriétés du sol, les conditions climatiques, etc.

Tous ces paramètres doivent être mesurés dans des conditions en tous points semblables pour les espèces. Il est donc nécessaire de travailler en conditions expérimentales contrôlées (densité des individus, recouvrement de la végétation, conditions de sol, etc.) Au tableau 3 sont regroupées un certain nombre de données déjà synthétisées.

2.2. *Cenchrus ciliaris* et *Stipa lagascae*. Similitudes et différences :

- l'optimum de germination se situe entre 15 et 20°c pour *Stipa lagascae* et à environ 30° c pour *Cenchrus ciliaris* (NEFFATI *et al.*, 1986). Pour cette dernière espèce le résultat obtenu en laboratoire confirme les observations effectuées par BALDY & AMAT (1965) et selon lesquelles les taux de germination de *Cenchrus ciliaris*, en pépinière dans le sud tunisien, sont les plus élevés durant la période estivale et plus particulièrement durant septembre.
- le cycle biologique de *Cenchrus ciliaris* est marqué par une entrée en croissance végétative strictement liée à l'existence de disponibilités en eau dans le sol. Il en est de même pour l'arrêt de la croissance et ainsi, selon le type d'année pluviométrique, cette phase dure de 5 à 9 mois. La reproduction est également sous la dépendance directe des ressources hydriques du sol. En année «idéale» (disponibilités en eau correspondant à une pluviométrie de 250 mm bien répartie dans le temps et précoce), *Cenchrus ciliaris* peut présenter jusqu'à trois vagues successives de reproduction sur une durée totale de 8 mois environ. Chez *Stipa lagascae* le cycle biologique est caractérisé par une entrée en croissance végétative s'effectuant toujours vers le 15 septembre, indépendamment de l'existence de disponibilités hydriques. L'arrêt de croissance est plus sensible à l'existence de réserves en eau disponible pour les plantes et est donc un peu variable dans le temps. La phase de croissance dure ainsi de 8 à 9 mois. La reproduction est sensiblement fixe dans le temps, mais son succès est très variable et corrélé aux disponibilités en eau.

- les valeurs minimales de potentiel foliaire de base observées durant la phase de croissance sont de l'ordre de -2,5 à - 3 MPa pour les deux espèces étudiées Ces valeurs attestent d'une résistance élevée de ces espèces à la sécheresse.
- la cinétique foliaire saisonnière est très différente chez ces deux espèces. Ainsi, pour *Cenchrus ciliaris*, l'étude de la cinétique foliaire confirme le démarrage parfois tardif de la croissance. Les valeurs, faibles en hiver (à cause des températures trop basses), s'annulent dès que les disponibilités en eau disparaissent. Dans le cas d'une bonne disponibilité hydrique, le maximum d'élongation est observé en juillet-août. La cinétique foliaire saisonnière présente pour *Stipa lagascae* les valeurs les plus élevées durant la période de mars à mai, alors que les réserves en eau, calculées selon la formule classique et sur la base d'un point de flétrissement au potentiel de -1 MPa, sont considérées comme étant nulles depuis déjà 2 à 3 mois.
- de grandes différences existent également en ce qui concerne l'efficacité de l'eau pour la production végétale. Elle est toujours relativement élevée et corrélée avec les ressources hydriques disponibles pour *Cenchrus ciliaris*, alors qu'elle est relativement faible pour *Stipa lagascae*.

Rajoutons que *Cenchrus ciliaris* se dessèche dès que les disponibilités en eau sont épuisées et que donc elle passe, le plus souvent, l'été avec une biomasse sur pied totalement sèche. Cependant cette espèce n'épuise pas très vite les réserves hydriques du sol. Fonctionnant bien aux températures élevées mais se dessèchant totalement sur sol sec, *Cenchrus ciliaris* est à classer au rang des espèces de type biochimique de photosynthèse en C4 et arido-passives. *Stipa lagascae* par contre épuise rapidement les réserves en eau du sol mais continue malgré cela de végéter présentant du matériel vert toute l'année. Fonctionnant convenablement aux basses températures et restant productive même au coeur de la saison la plus sèche, *Stipa lagascae* est à ranger parmi les espèces de type biochimique de photosynthèse en C3 et les arido-actives.

3. DISCUSSION - CONCLUSION

La troncature des sols entraîne une dégradation prononcée des propriétés physico-chimiques et en conséquence des ressources hydriques du sol. La réduction de la quantité d'eau utile pour la végétation entraîne en outre un raccourcissement de la durée de disponibilité en eau du sol. Il semble par ailleurs que la régénération sur un moyen terme (30 ans) ne réussisse qu'a récupérer une partie des pertes de potentialités occasionnées par la dégradation. La reconstitution physique du sol (apport de sable) ne permet la récupération que de 60 à 70 % des potentialités initiales d'une steppe sableuse et ce malgré 30 années d'abandon cultural. Est-il utile dans ces conditions que l'homme intervienne, ses actions pour réhabiliter de tels environnements laissent-elles un espoir de réussite ? La marge de ma-

noeuvre est certainement étroite et apparemment seule une année sur cinq est, semble t-il, favorable à la remontée biologique, qui s'effectue de façon très irrégulière et par paliers.

La régénération du sol suite à l'accumulation de dépôts sableux ne permet qu'une récupération partielle de ces ressources.

Face à cette évolution des sols durant les phases de dégradation ou de régénération il faut prendre en compte les exigences et les performances des espèces susceptibles d'être employées lors de la réhabilitation. Ces exigences des espèces n'ont pas été étudiées pour les différents états de sol évoqués ici, cependant les résultats des recherches menées en conditions hydriques très contrastées permettent l'interprétation des réactions possibles face à des niveaux différents de disponibilités en eau.

Deux catégories de végétaux représentées chacune par une espèce ont été étudiées. Il s'agit de *Cenchrus ciliaris* espèce en C4 et arido-passive et de *Stipa lagascae* espèce en C3 et arido-active. *Cenchrus ciliaris* est aussi résistante à la sécheresse et plus efficace pour l'utilisation de l'eau que *Stipa lagascae* qui de plus épuise très rapidement ses ressources en eau du sol. *A priori* donc, le recours à *Cenchrus ciliaris* pour les opérations de réhabilitation présente de nombreux avantages. Il faut cependant admettre que *Cenchrus ciliaris*, dont la cinétique d'allongement foliaire présente les valeurs les plus élevées en juillet-août en cas de bonnes disponibilités hydriques, risque de s'avérer très nettement moins performante en année réellement très sèche ou sur sol très dégradé. A Gabès situé dans la zone où ont été menées les expérimentations la probabilité de retour d'une année avec une pluviométrie égale ou inférieure à 76 mm est d'une année sur 10 (FLORET & PONTANIER, 1982). Une disponibilité de l'eau dans le sol limitée dans le temps aux périodes hivernale et printanière réduirait de manière considérable la production et l'intérêt du recours à *Cenchrus ciliaris*. Il faut de plus admettre que *Stipa lagascae*, croissant mieux en saison froide, période au cours de laquelle les ressources en eau sont généralement à leur meilleur niveau peut, en situation de mélange avec *Cenchrus ciliaris*, avoir épuisé les réserves avant que cette dernière espèce n'ait pu exprimer ses potentialités. Les graminées en C4 (comme *Cenchrus ciliaris*) sont intéressantes pour la production en année à pluviométrie favorable, mais en année sèche ou sur sol dégradé elles sont soumise à rude concurrence de la part des espèces en C3 (ex: *Stipa lagascae*). Un bon usage des avantages de chaque catégorie d'espèce passe par une gestion raisonnée du parcours. La conduite des troupeaux peut ainsi contribuer à prolonger dans le temps l'utilisation des ressources disponibles au bénéfice des espèces les plus productrices. En cas d'arrêt de croissance, toute la biomasse aérienne de *Cenchrus ciliaris* se dessèche sur pied, ne présentant plus alors qu'un très faible intérêt pastoral *Stipa lagascae* au contraire reste vert tout au long de l'année et cet avantage est également à prendre en considération.

Cenchrus ciliaris, comme les autres espèces dites tropicales en C4, s'est gravement raréfié et une conduite anarchique des troupeaux sur des groupements déjà dégradés a réduit la biomasse sur pied jusqu'à faire disparaître les individus et entraver le déroulement des phases de la reproduction jusqu'à réduire significativement la production de graines. Les graines disséminées dans des milieux dégradés ne trouvent plus les conditions d'humidité de sol suffisantes pour déclencher leur germination en saison estivale où les températures sont les plus favorables. Cette situation s'est révélée être moins défavorable aux espèces telles que *Stipa lagascae*. Le rôle de l'herbivorie reste encore peu étudié alors qu'il peut s'avérer primordial au maintien des équilibres les plus favorables à une production soutenue.

La situation présentée ici concerne des sols de texture légère et les problèmes seraient différents sur les terres limoneuses et argileuses où la sécheresse édaphique est encore plus accentuée (FLORET & PONTANIER, 1982) ; la forte infiltration en zone sableuse réduit les pertes en eau et favorise la constitution de réserves en profondeur. Actuellement dans de nombreux endroits la situation des réserves hydriques s'aggrave progressivement en zone aride et le retour d'années pluviométriquement favorables n'offre plus au niveau des écosystèmes dégradés l'assurance d'une production pastorale favorable. La recherche entreprise en vue d'acquérir les connaissances nécessaires pour entreprendre les actions de réhabilitation doit conduire à proposer de nouveaux équilibres pour un partage performant de ressources hydriques limitées. Dans ce cadre le recours aux graminées pérennes paraît être tout à fait justifié.

BIBLIOGRAPHIE

BALDY C. & AMAT J., 1965 Multiplication du *Cenchrus ciliaris* dans la région de Gabès. Institut de Reboisement de Tunis, note technique n° 1, 21 p.

BENDALI F., ELHAMROUNI A., FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R., 1986 Végétation et fixation des sables en zone aride. Actes du séminaire organisé dans le cadre du projet pilote de lutte contre la désertification, dans le Sud tunisien. Djerba 24-29 novembre 1986. UNESCO/MAB Paris, IRA Médenine, PNUD Nairobi : 49-114.

BENDALI F., FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R. 1990 The dynamics of vegetation and sand mobility in arid regions of Tunisia. *Journal of Arid Environments*, 18 : 21-32.

BOIFFIN J. & SEBILLOTTE M., 1976 Climat, stabilité structurale et battance. Essai d'analyse du comportement d'un sol au champ. *Annales Agron.*, 27 (3) : 295-325.

CASENAVE A., VALENTIN C., 1989 Les états de surface de la zone sahélienne. Influence sur l'infiltration. ORSTOM, Paris 229 p.

C.C.E., 1988 Réhabilitation de la valeur des terres à pâturage et des zones affectées par l'érosion éolienne en Tunisie présaharienne. Rapport à la C.C.E. pour les contrats T.S.D. A.238 F (TT) et T.S.D. 0414 TN ; 135 p. et annexes.

CHAIEB M., 1989 Influence des réserves hydriques du sol sur les comportements comparés de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. Thèse doct. Univ. SC. et Techn. du Languedoc, Montpellier, 292 p.

CHAIEB M., FLORET C. & PONTANIER R., 1991 Réhabilitation d'écosystèmes pastoraux par réintroduction d'espèces locales. Actes du IVth Internat. Rangeland Congress, Montpellier, France, 22-26 avril 1991.

CHAIEB M., FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R., (sous presse) Life history strategies and water resource allocation in five pasture species of the tunisian arid zone. *Arid Soil Research and Rehabilitation*

ESCADAFAL R., 1989 Caractérisation de la surface des sols arides par observation de terrain et par télédétection . Applications : exemple de la région de Tataouine (Tunisie). *Etudes et Thèses* ORSTOM, Paris 317 p.

EVENARI M., SCHULZE E.D., KAPPEN L., BUSCHBOM V. & LANGE O.L., 1975 Adaptative mecanisms in desert plants. *in* : *Physiological adaptation to the environments*. (ed. F.J. Vernberg) : 111-129

FERCHICHI A., NEFFATI M. & LE FLOC'H E., 1992 Comportement comparé d'espèces pastorales de diverses provenences de la zone aride tunisienne installées en pastoretum. Actes du IVth Internat. Rangeland Congress, Montpellier, France, 22-26 avril 1991.

FLORET C., 1981 The effects of protection on steppic vegetation of the mediterranean arid zone. A dynamic study on fives types of vegetation in Southern Tunisia. *Vegetatio*, 46 : 117-129

FLORET C., LE FLOC'H E., PONTANIER R. & ROMANE F., 1981 Dynamique de systèmes de la zone aride. Application à l'aménagement sur des bases écologiques d'une zone de la Tunisie présaharienne. *Acta Oecologica/ Oecol. Applic.* (2-3) : 195-214

FLORET C., PONTANIER F. & RAMBAL S., 1982 Primary production ans water use for a South tunisian steppe. Measurements and modelling approach. *Journal of Arid Environments*, 5 : 77-90

FLORET C. & PONTANIER R., 1982 L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat-sol-végétation et aménagement. *Travaux et Documents* n°150 ORSTOM, Paris, 544 p.

FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R., 1983 Phytomasse et production en Tunisie présaharienne. *Acta Oecologica/Oecol. Plant.* 4 (18), 2 : 133-152

FLORET C. & PONTANIER R., 1984 Aridité climatique, aridité édaphique. Bull. Soc. bot. Fr., 131 *Actual. Bot.*(2/3/4) : 265-275

FLORET C., MTIMET A. & PONTANIER R., 1989 Régime hydrique et sensibilité à l'érosion de systèmes écologiques de la zone aride. Cah. ORSTOM, Sér. Pédol., Vol. XXV, 1-2 : 53-69

HENIN S., 1976 Cours de physique du sol. Tome 1 et 2 ORSTOM-EDITEST.

HILLEL D., 1974 L'eau du sol, principes et processus physiques. Vender, 288 p.

LONG G., 1954 Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie Centrale. Ann. Serv. bot. Agron. Tunisie, Vol. 27, 388 p. ; 1 pochette avec carte couleur 1/200000 (Sbeitla) et tabl. h.t.

LE HOUEROU H.N., 1959 Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale. Mém. h.s. Inst. Rech. Sah. ; Alger, 1er Vol. Les milieux naturels, la végétation : 281 p., tabl. ; 2ème Vol. La flore : 228 p. et 1 pochette tabl. et cartes

LE HOUEROU H.N., 1969 La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie, Vol. 42 (5) 1 vol. texte : 624 p., pl. photos ; 1 pochette : 1 carte 1/500000 en 2 feuilles, coupes, tabl.

LE HOUEROU H.N., 1977 Biological recovery versus desertisation. *Economic Geography*, Vol. 53 (4) «The human face of desertification» : 413-420 , Clark University Publish.

MONROY-ATA A., 1989 Installation de plantes pérennes de la zone aride soumises à des contraintes hydriques et à des coupes. *Thèse doct. Univ. Sc. et Techn. du Languedoc*, Montpellier, 178 p.

NEFFATI M., AKRIMI N., FLORET C. & LE FLOC'H E., 1991 Stratégies germinatives de quelques espèces pastorales de la zone aride tunisienne. Conséquences pour le semis des parcours. Actes du IVth Internat. Rangeland Congress, Montpellier, France, 22-26 avril 1991.

NEFFATI M., EL HAMROUNI A. & M'CHAREK A., 1986 Etude comparative de la germination des semences de quelques espèces de la zone aride et saharienne. Influence de la température et de la date de collecte. Séminaire Internat. de Lutte contre la Désertification. Jerba (Tunisie) 23 p.

SEINY-BOUKAR L., 1990 Régime hydrique et dégradation des sols dans le Nord-Cameroun. *Thèse Univ. Yaoundé*, 214 p.

THEBE B. & PONTANIER R., 1989 Etude du ruissellement au Nord Cameroun. Transfert de la parcelle au Bassin versant. Hydr. continent. Vol. 4, n° 1 : 57-69.

WENT F.W., 1955 The ecology of desert plants. *Scientific American* 192 : 68-75.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 427-435

L'Olivier et sa culture en Provence. Données historiques, palynologiques et carpologiques

Hélène LAVAL*, Philippe LEVEAU**, Philippe MARINVAL***, Jacques MEDUS*

RESUME

Dans le présent essai les données historiques disponibles sur la culture de l'olivier sont réunies dans le but d'abord, de préciser son histoire dans notre région, ensuite de faire le point des apports de la paléobotanique (pollenanalyse et carpologie) en ce domaine qui intéresse l'archéologie autant que la phytosociologie.

MOTS-CLES : archéobotanique, *Olea*, France méditerranéenne, agriculture

ABSTRACT

Historical, Palynological and carpological data at hand on the presence of olive in the Mediterranean region of France are presented. From the base of the Holocene, we trace first a more precise history of the time of its agricultural introduction in Lower Provence in particular. Then some insights on its possible nature in the vegetation are given.

KEY WORDS : archeobotany, *Olea*, French Mediterranean, agriculture

INTRODUCTION

L'olivier, emblème de la Méditerranée, est connu pour prospérer «par excellence» dans le climat méditerranéen tempéré (EMBERGER, 1930) ; il a même pu définir la zone méditerranéenne (GAUSSEN, 1954 ; POLUNIN & HUXLEY, 1965).

L'arbre, l'oléastre (*Olea europea* var. *oleaster* DC.) est une espèce de la flore méditerranéenne. En Méditerranée occidentale il est l'une des caractéristique de l'***Oleo-Ceratonion*** (BRAUN-BLANQUET, 1936 ; QUEZEL, 1976), alliance vicariante du ***Ceratonio-Rhamnion oleoidis*** des contrées plus orientales de cette région (QUEZEL & BARBERO, 1985).

Son aire s'étend du Maroc à la Tunisie et du Sud de l'Espagne au Proche Orient. En Provence, la brousse thermophile à laquelle il appartient occupe les corniches abritées et les versants ensoleillés sur un liseré côtier au substrat calcaire ; mais elle est de nos jours fortement dénaturée par l'urbanisation, les incendies et les grands froids (LAURENT, 1929 ; MOLINIER &

* URA CNRS 1152 D
Institut Méditerranéen d'Ecologie et Paléoécologie
Fac. Sci. St. Jérôme C, 451 F-13397 Marseille Cedex 13
*** Centre d'Anthropologie des Sociétés rurales LA CNRS
56, rue du Taur, F-31000 Toulouse.

** Sciences de l'Antiquité, Centre Camille-Jullian LA CNRS 284
Université de Provence 29 Av. Robert Schuman
F-13621 Aix-en-Provence Cedex 1

MOLINIER, 1956 ; LE ROY LADURIE, 1967). Dans la région de Marseille seuls quelques lambeaux de l'***Oleo-Lentiscetum*** (MOLINIER, 1954) sont épargnés avec quelques fourrés d'oléastre, myrte, lentisque dans les fonds de vallon au sud de la Nerthe et les calanques. Cependant, du fait de son importance dans la vie économique des sociétés anciennes, l'olivier ou son fruit sont pour l'archéologue l'indication d'une civilisation.

Notre but est de tenter un parallèle entre les données historiques, pollenanalytiques et carpologiques pour préciser notamment le moment de sa mise en culture et secondairement voir si ces éléments fournissent un aperçu nouveau sur son statut dans la végétation de Provence. Nous examinerons ainsi successivement, les données de l'histoire, puis celles de la pollenanalyse et de la carpologie.

DONNEES DE L'HISTOIRE

Les textes et les vestiges de la fabrication de l'huile d'olive apportent chacun des éléments.

1. Les textes

La colonie grecque de Marseille est la donnée de base de l'histoire de l'oléiculture en Provence. Le géographe Strabon, corroboré par l'historien Justin (IIe A.D.), écrit en effet qu'elle diffusa l'oléiculture sur son territoire (Géographie, IV, 12 et 15).

L'attitude des romains pourrait paraître opposée, puisqu'au premier siècle A.C., Cicéron fait allusion à des lois limitant la plantation de vignes et d'oliviers (*De Republica*, III, 9, 16). Mais de fait, l'interdiction de planter aurait eu probablement pour but de protéger les citoyens romains installés dans la Province et non l'Italie contre une concurrence, car en 54 A.C. au moment où le *De Republica* est écrit, Marseille est encore l'alliée privilégiée de Rome. La présence romaine n'a donc pas limitée l'oléiculture, au moins dans ces débuts, car il n'y a pas d'autre témoignage avant la fin de l'Antiquité. Au Ve siècle, Sidoine Appolinaire dans son éloge de Narbonne vante les moulins à huile (Carm., XXII, 47) et les oliveraies du domaine d'Octavien (Epist., VIII, 4, 1).

Le Moyen Age est une période (du IXe au XVe siècle) au cours de laquelle les témoignages sont rares et l'obligation au paysan de faire passer ses olives au moulin seigneurial (banalité) ne semble dater que de la fin du Moyen-Age (AMOURETTI & COMET, 1985).

Du XVI au XVII une «fièvre de l'olivier» est enregistrée. Il y a une expansion de la culture de l'olivier liée au développement des échanges et à l'utilisation de l'huile dans l'industrie. La région méditerranéenne exporte son huile vers les pays du Nord et importe des blés.

Ainsi, l'image que généralement l'on a d'une Provence dans laquelle l'oléiculture est une donnée culturelle ancienne ne paraît pas très réaliste puisque le témoignage historique montre que son développement est contemporain de l'essor «moderne» des échanges.

2. L'archéologie

Des traces d'oliveraies anciennes ont été découvertes sur des photos aériennes (BARBERY & DELLOUME, 1982) mais pour la Provence il apparaît que les indications fournies par L. Monguilan concerneraient des plantations récentes (AMOURETTI & COMET, 1985).

L'oléiculture antique peut être appréhendée par les restes des installations de la fabrication de l'huile qu'elle implique. Mais, il faut bien préciser qu'une bonne conservation générale de l'appareil de production n'est pas toujours réalisée, car les poutrages de bois laissent rarement des traces. Il est aussi possible de fabriquer de l'huile par des procédés simples, encore pratiqués, qui n'exigent pas les outils lithiques classiques.

Les données fiables vérifient les affirmations de Strabon, car nombre de contrepoids et dalles de pressoir découverts sur le site celto-ligure d'Entremont attestent de la bonne implantation régionale de la culture de l'olivier au IIe A.C. Il y a également tout lieu de penser qu'au même moment de l'huile était produite à Olbia dans la région de Hyères (cf. GOUDINEAU, 1979).

Pour l'époque romaine, J.P. BRUN (1986) a montré que dans la Provence varoise la production d'huile d'olive était surtout importante entre le Ier et le IIe siècle (cf. figure 1). Il n'existe pas encore d'inventaire comparable en Provence rhodanienne mais, ceux réalisés sur les communes du pourtour de l'Etang de Berre montrent que les éléments lithiques y sont peu nombreux. Ceci semble être le reflet d'une situation générale dans les Bouches-du-Rhône.

D'un autre côté, les récoltes d'amphores supposent clairement que l'huile devait être importée massivement d'Espagne, puis d'Afrique. La Gaule Narbonnaise ne paraît pas avoir été une région de très grande production d'huile et l'oléiculture ne devait pas y occuper une grande place.

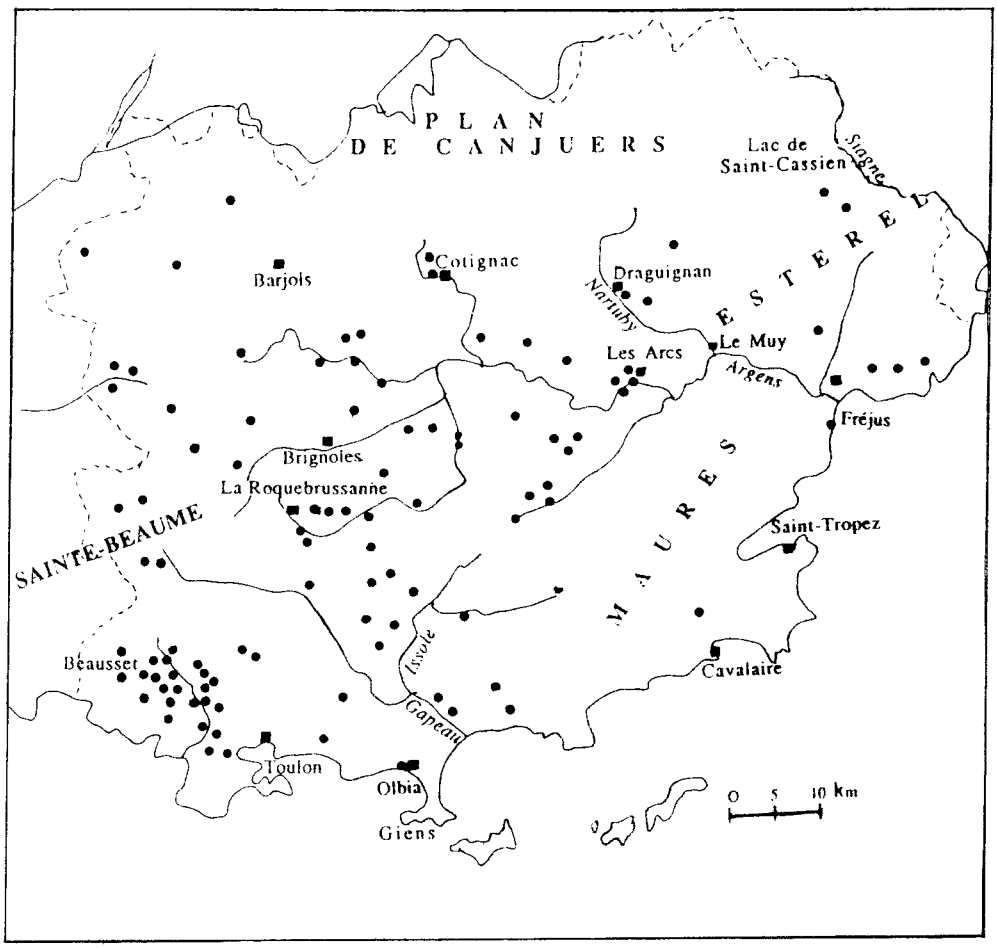


Figure 1. Carte des vestiges d'appareillages oléifères d'époque romaine du département du Var (d'après BRUN, 1986). Une localisation préférentielle dans la zone littorale apparaît clairement.

DONNEES POLLENANALYTIQUES ET CARPOLOGIQUES

Le pollen de l'oléastre (l'olivier non cultivé) ne diffère pas sensiblement de celui des variétés cultivées et c'est une augmentation significative du pourcentage de grains pollen dans les spectres, qui est la preuve admise de la culture de l'espèce. L'argument est renforcé lorsque ce phénomène est accompagné du marqueur précis que constitue le pollen de *Centaurea* cf. *C. solsticialis* (TRIAT-LAVAL, 1982).

Examinons les sites du Quaternaire supérieur (figure 2) situés dans la zone actuelle de la culture de l'olivier en France (tableau 1).

Dans la Drôme, *Olea* n'a été trouvé à aucun moment de l'Holocène (ARGANT, 1990).

Vers le sud (TRIAT LAVAL, 1979), au nord des Alpilles, une notation est faite dès l'Alleröd à Courthezon puis au Dryas récent à Beauchamp Panières. Mais il faut attendre l'Holocène ca. 3000 BP pour que de faibles bouffées apparaissent à Mollèges près de St. Rémy de Provence alors que dans les 30 cm supérieurs du diagramme le genre atteint 2%.

Au sud des Alpilles, dans la vallée des Baux, aujourd'hui réputée pour son huile, *Olea* est absent dans l'un des sites (les Baux) et ce n'est encore que dans les derniers centimètres supérieurs, d'un second plus à l'ouest (Barbegal) qu'apparaissent quelques notations du genre.

Plus près de la mer, en Camargue sur la rive ouest de l'étang du Vaccarès, aux Frignants, il est inconnu depuis le Tardiglaciaire. Alors que vers l'Est, à Meyranne, quelques pics de *Olea* (ne dépassant pas 3%) sont observés après 2900 BP. Et, dans la tourbière de Fos-Ponts Clapets, une courbe presque continue de *Olea* accompagnée des caractéristiques de l'***Oleo-Ceratonion***, *Phillyrea* et *Pistacia* atteint 5-10% après 3000 BP. D'ailleurs, dans les sites de tourbières juxta-

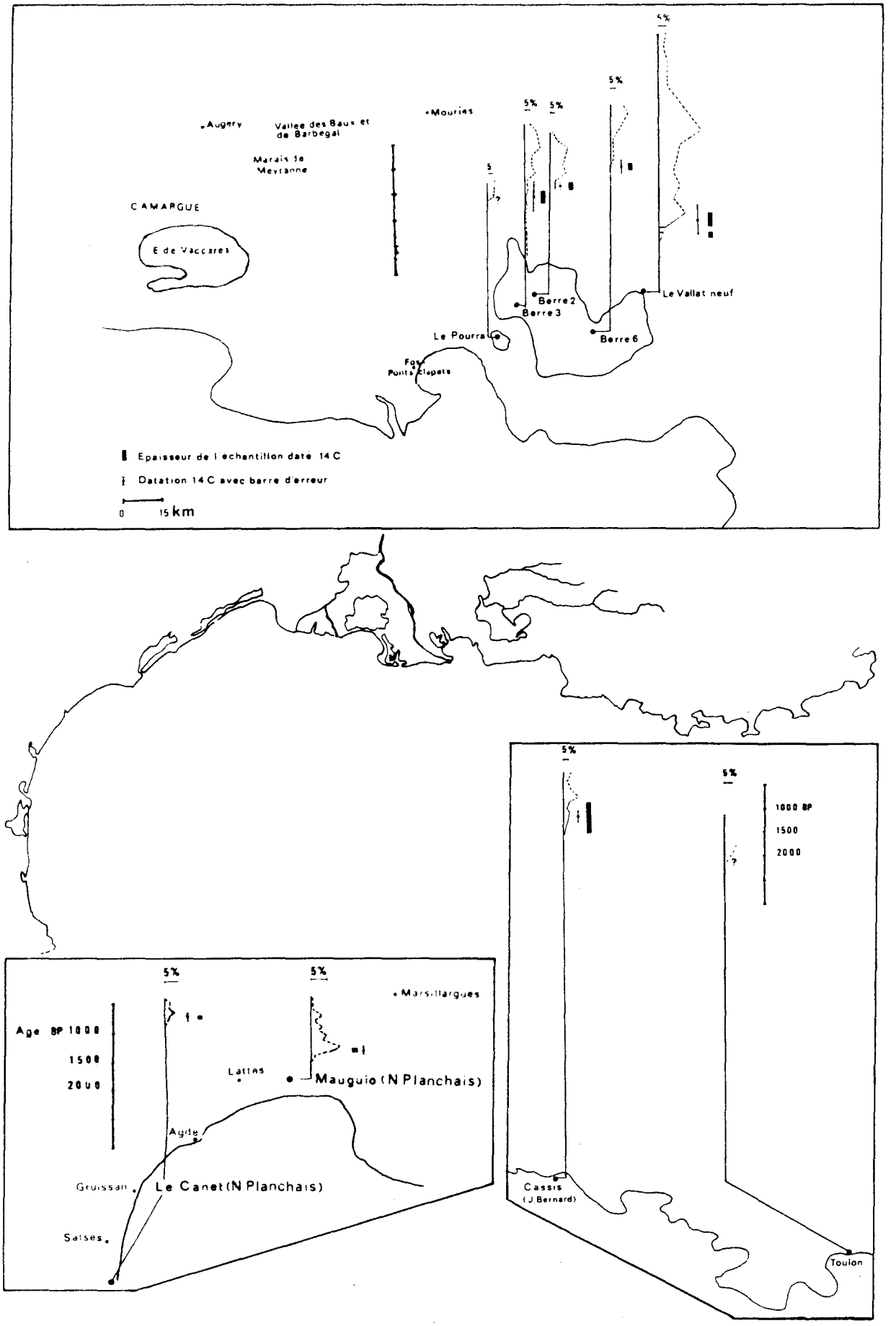


Figure 2.- Carte des sites carpologiques cités et des courbes des pourcentages relatifs de grains de pollen de *Olea* pour quelques sites du Roussillon, du Languedoc et de la Provence où est observée une nette augmentation de ces pourcentages.

Tableau 1

Tableau du nombre de pieds d'olivier recensés par département

Département	Nombre de pieds d'oliviers
Var	749395
Bouches-du-Rhône	682914
Gard	408189
Alpes Maritimes	376401
Vaucluse	233188
Hérault	229112
Drôme	221274
CorseH	108130
CorseS	116315
Basses Alpes	165612
Aude	52245
Ardèche	39197
Pyrénées Orientales	28507

Ces données nous ont été aimablement communiquées par la chambre d'agriculture d'Aix-en-Provence en mai 1991. La norme est de 100 pieds/ha.

littorales connus sur le pourtour de l'Etang de Berre (TRIAT-LAVAL, 1982), le genre est présent déjà vers 7400 BP (Pointe de Berre, Valat Neuf). Toutefois son extension qui débute vers 2000 BP est réalisée vers 1770 BP avec des pourcentages voisins de 20% (Valat Neuf) lors de la dominance de la chênaie sclérophylle et en présence de *Centaurea* ; vers la surface, les pourcentages diminuent jusqu'à 5% environ.

Il faut noter que dans l'Etang de Berre, principalement approvisionné par les rivières de l'Arc et de la Touloubre qui drainent l'arrière pays aixois, la date de surrection des pourcentages de *Olea* est plus tardive, 1200-1000 BP.

En région marseillaise, *Olea* est erratique dans le site du parc Borely, bien après 6000 BP et dans le port hellénistique de Marseille (LAVAL-TRIAT, 1985), il a des pourcentages voisins de 3% vers le Ve siècle A.D.

Vers l'Est, dans le site sous marin de la Trémie près de Cassis (BERNARD, 1972), il est continu depuis 4000 BP. A Toulon, dans un niveau du port antique antérieur au dernier quart du Ier siècle A.D. (figure 3) il atteint 10%. Alors qu'à Seillons, situé à une cinquantaine de kilomètres de la mer il apparaît, certes vers 4600 BP mais c'est bien après 2200 BP que pendant un court moment lors d'une forte déforestation, il est continu, proche de 2% et en compagnie de *Centaurea* (TRIAT-LAVAL & REILLE, 1981).

De l'autre côté du Rhône, en Roussillon au Canet (PLANCHAIS, 1985) de forts pourcentages de *Olea* apparaissent à partir d'environ 700 BP avec la vigne (*Vitis*) et le seigle (*Secale*) et même du châtaigner (*Castanea*). En Languedoc, près d'Agde aux abords de notre ère, *Olea* est juste présent (PONS, 1961), il est assez continu déjà vers 6000 BP à Palavas-les-flots, mais ce n'est que vers 1300 BP (à Marsillargues) que les pourcentages augmentent jusqu'à plus de 10% (PLANCHAIS, 1982, 1987).

Pour le carpologue (cf. figure 2), une taille plus petite des noyaux permet de différencier les variétés sauvages des cultivées (RENFREW, 1973). De ce point de vue, les exemplaires découvert dans le Mésolithique (*i.e.* >5500 BP) de la Cova de l'Espérit près de Salses en Roussillon et du Bronze (2500-3000 BP) dans la grotte de Las Caounas près de Gruissan (GUILAINE, 1976) signalent l'ancienneté de l'espèce dans la végétation et peut-être aussi sa consommation.

Des noyaux des formes cultivées (*Olea europea* var. *sativa* DC) sont signalés à Lattes (Hérault) vers le Ve A.C. (ERROUX, 1974), dans les Bouches-du-rhône, à Notre Dame de Pitié à Marignane, avec de la céramique héllénistique ca. 200 A.C.; à l'Oppidum des Caisses-St-Jean à Mouriés, dans un niveau de la fin du IIe siècle A.C. et à l'Oppidum de la Cloche aux Pennes-Mirabeau dans une habitation du début du Ie siècle A.C. (MARINVAL, 1988).

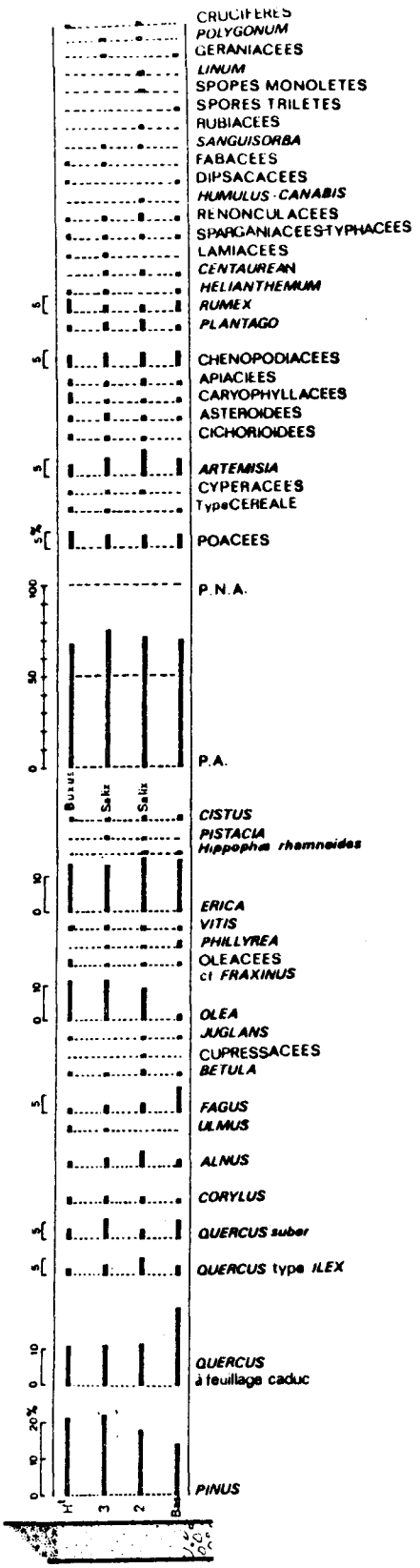


Figure 3.- Diagramme pollinique du niveau argileux du port antique de Toulon. Les argiles sont fossilisées par une couche de sédiment graveleux grossier contennant du matériel archéologique attribué au dernier quart du 1e s. AD.

DISCUSSION : CONCLUSIONS

Quelques remarques ressortent clairement de ces documents variés.

Sur l'oléiculture tout d'abord, l'histoire rencontre la pollenanalyse et la carpologie pour reconnaître l'existence d'une culture de l'olivier en Provence dès la fin du IIIe A.C. De ce point de vue, si le retard du Roussillon et du Languedoc paraît net vis-à-vis de la Provence, on observe le même développement en Provence varoise et Provence rhodanienne; les données indiquent une mise en culture plus tardive de l'intérieur vis-à-vis du liseré côtier.

Comme on l'a vu pour les pourcentages provenant de l'étang de Berre, il faut tenir compte de la nature de l'apport pollinique. Dans le cas des diagrammes de Berre, il était fluvial, alors que dans les sites archéologiques (p.e. Toulon, Augery) ou dans les tourbières (Valat Neuf, etc.) l'apport pollinique est aérien et les pourcentages expriment la végétation alentour dans un rayon d'au moins vingt cinq kilomètres.

Les pourcentages aussi faibles que ceux rencontrés dans le port hellénistique de Marseille et que l'on retrouve dans un dépôt de l'ancien bourg médiéval (X-XIe) de Berre (figure 4) permettent de prétendre que le retard de l'arrière pays s'accompagne vraisemblablement d'un déplacement de l'oléiculture. Certes, le phénomène peut avoir des causes multiples; cependant, son existence également dans le Var pourrait indiquer une dominante économique.

Comment de la même façon, ne pas rapporter à une histoire économique régionale, notamment à la «fièvre de l'olivier» signalée ci-dessus, l'augmentation nette des taux enregistrés au Canet en Rousillon *ca.* 700 BP (Cette datation devant être considérée après calibration).

Inversement, les résultats obtenus dans deux sites localisés aussi en plaine; plaine de Sainte-Cécile-les-Vignes dans le Vaucluse (BUI THI MAI, 1990) ou de la Camargue à Augery de Corrèges au Médiéval (IX-XIe), ne peuvent-ils pas indiquer le dépérissement de l'oléiculture ?

A Sainte-Cécile-les-Vignes, aux abords du Massif d'Uchaux à l'époque gallo-romaine (Le Vaucluse est de nos jours un département assez riche en oliveraies, voir tableau 1) *Olea* est à peine présent et dans le diagramme de Augery (figure 5) ce sont les cultures vivrières diverses (céréales, légumineuses Papilionaceae telles les lentilles, etc.) qui apparaissent en contrepoint d'un paysage fortement marqué par l'activité humaine.

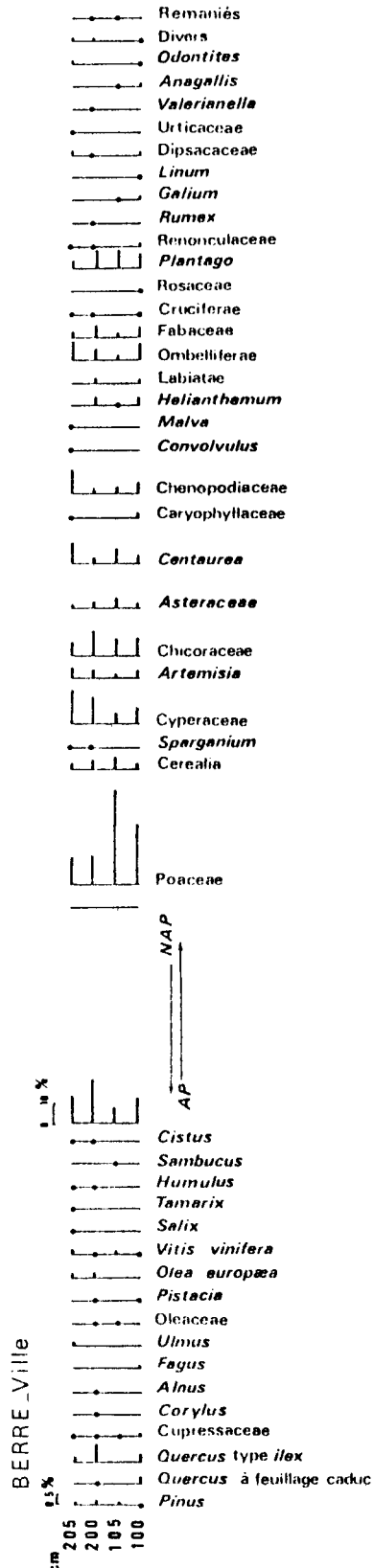


Figure 4.- Diagramme pollinique de Berre-ville. Un niveau de limon brun foncé intercalé entre des sédiments anthropiques contient des fragments de céramiques attribuables au X-XIIe s.

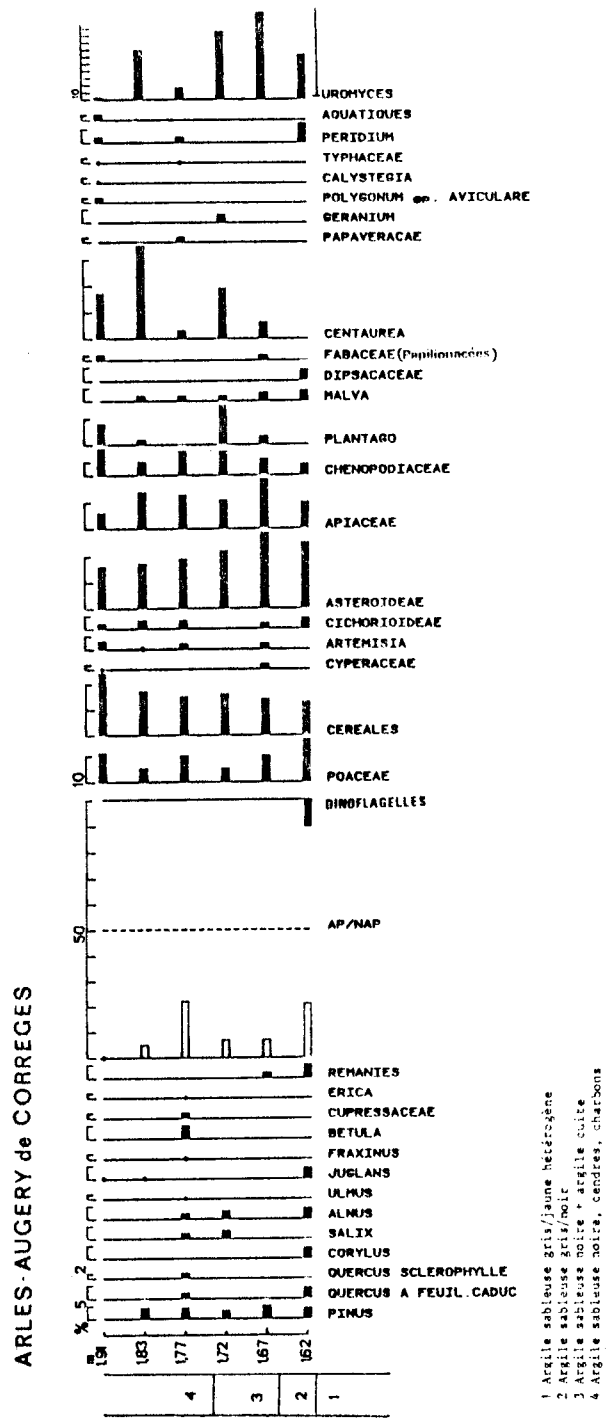


Figure 5.- Diagramme pollinique d'un sédiment de remplissage d'un fossé découvert du site médiéval de Augery de Corrèges. La présence de *Uromyces*, spores d'un champignon parasite des Papilionaceae du genre *Vicia* (légumes), traduit la présence de cultures vivrières. La carpologie atteste par ailleurs de la culture du froment, de l'orge, du millet, de fèves, pois chiches et pois.

D'autres remarques s'adressent plus particulièrement au statut de l'olivier dans nos paysages.

L'ancienneté du genre dans les diagrammes polliniques signe son indigénat (PLANCHAIS, 1987). Aussi paraît-il logique d'envisager un développement cultural réalisé sur la base de l'espèce déjà présente (TRIAT LAVAL, 1982).

Fruit sauvage, objet de cueillette depuis l'Atlantique (5000> >8000), la culture de l'olivier apparaît comme un fait de la colonisation grecque. C'est d'ailleurs seulement vers cette époque qu'il se trouve dans les diagrammes en compagnie du chêne vert et des plantes de son cortège actuel alors qu'avant, on le trouve avec la chênaie pubescente. Dans le site de Toulon cependant, le diagramme montre que cette forêt est conservée (cf. figure 3) mais ceci s'explique vraisemblablement par le relief accidenté de cette zone qui offre à cette essence bien des lieux à l'abri de l'emprise humaine.

Serait-il donc excessif de se demander si l'olivier cultivé n'a pas été plutôt naturalisé, c'est-à-dire apporté (sous forme de greffons notamment) de contrées au climat moins sévère que celui de nos régions, car en Grèce existent des traces de sa culture ca. 3000 BP et au Moyen Orient depuis ca. 5000 (ZOHARY & SPIEGEL-ROY, 1975 ; ZOHARY & HOPF, 1988), pour être développé en Méditerranée occidentale dans les lieux les plus favorables ?

REMERCIEMENTS

Deux des auteurs (H.L & J.M.) souhaitent exprimer leur reconnaissance au Professeur P. QUEZEL pour l'attention qu'il a bien voulu accorder à ce texte et pour les corrections qu'il y a apporté.

BIBLIOGRAPHIE

AMOURETTI, M.C. & COMET, G., 1985. Le livre de l'olivier. Ed. Sud Aix-en-Provence, 173 p.

ARGANT, J. 1990. Climat et environnement au Quaternaire dans le bassin du Rhône d'après les données palynologiques. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, 111, 199 p.

BARBERY, J. & DELLOUME, J.P., 1982. La voie romaine de piedmont Sufetula SUFETULA MASCLIANAE. Antiquités Africaines, 18, 27-43.

BERNARD, J. 1982. Analyse pollinique du remplissage versilien de la grotte sous-marine de la Trémie (Cassis, Bouches-du-Rhône). C. R. Ac. Sci. Paris, 274 : 46-49.

BRAUN-BLANQUET, J. 1936. La chênaie d'yeuse méditerranéenne. SIGMA, comm. 45. Mém. Soc. Sc. Nat. Nîmes, 5, b : 1-150.

BRUN, J.P., 1986. L'oléiculture antique en Provence. Les huileries du département du Var. CNRS, Paris, 307 p.

BUI THI MAI, M. & MEFFRE, J.C., 1990. occupation des sols et morphologie agraire à l'époque gallo-romaine: les dépressions hydromorphes de RUT à Sainte-Cécile-les Vignes (Vaucluse). Analyse palynologique et commentaires. Etudes vauclusiennes, Archéologie, 44 : 25-32.

EMBERGER, L., 1930. La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. Rev. gén. Bot., Paris, 42 : 641-662.

ERROUX, J., 1974. Les graines des fouilles de Lattes. In: Le port de Lattara, Lattes, J. Arnal, R. Majurel et H. Prades (eds), Inst. Int. Et. Ligures, Bordighera : 275-277.

GAUSSEN, H., 1954. Géographie des Plantes. Armand Colin, Paris, 223 p.

GOUDINEAU, Ch., 1979. Informations archéologiques. Gallia : 558-559.

GUILAINE, J., 1976. Premiers bergers et paysans de l'occident méditerranéen. Mouton, Paris, La Haye, 286 p.

LAURENT, L. 1929. Le froid du 13 Fév. 1929. Son action sur les arbres et les arbustes des environs de Marseille. Le Chêne, 31 : 446-476.

LAVAL TRIAT, H. 1985. Pollenanalyse des sédiments du comblement de la corne du port antique de Marseille. Documents d'Archélogie Méridionale 8 : 181-183.

LE ROY LADURIE, E. 1967. Histoire du climat depuis l'an mil. Flammarion, Paris, 376 p.

MARINVAL, Ph., 1988. Cueillette, agriculture et alimentation végétale de l'Epipaléolithique jusqu'au 2e Age du Fer en France méridionale. Apports paléoethnographiques de la carpologie. Thèse Doc. Univ. Paris, 458 p.

MOLINIER, R. & MOLINIER, R. 1956. Quelques effets du froid de Fév. 1956 sur la végétation des environs de Marseille. Bull. Soc. Linn. Provence, 21 : 1-22.

MOLINIER, R. 1954. Les climax côtiers de la Méditerranée occidentale. Vegetatio, 4 : 284-308.

PLANCHAIS, N. 1982. Palynologie lagunaire de l'Etang de Mauguio. Paléoenvironnement végétal et évolution anthropique. Pollen et Spores 24, 93-118.

PONS, A., 1961. Analyse botanique du contenu d'une amphore antique découverte au large du Cap d'Agde (Hérault). Naturalia Monspeliensia, Sér. Bot., 13 : 43-50.

POLUNIN, O. & HUXLEY, A. 1965. Flowers of the Mediterranean. London.

QUEZEL, P. 1976. Les forêts du pourtour méditerranéen. In: Forêts et maquis méditerranéens: écologie, conservation et aménagement. Unesco, Note Technique du MAB 2, 9-33.

QUEZEL, P. & BARBERO, M. 1985. Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille N° 1, CNRS, Paris, 69 p.

RENFREW, J.M. 1973. Palaeoethnobotany. The prehistoric food plants of Near East and Europe. Methuen & Co Ltd, London, 248 p.

TRIAT LAVAL, H. 1979. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sci., Univ. Aix-Marseille, 349 p.

TRIAT LAVAL, H. 1982. Pollenanalyse de sédiments quaternaires récents du pourtour de l'Etang de Berre. Ecologia Mediterranea, 8, 97-115.

TRIAT LAVAL, H. et REILLE, M., 1980. Analyse pollinique d'une séquence tourbeuse de Provence orientale (Seillons-Source d'Argens, Var, France). Ecologia Medit., 7 : 31-35.

ZOHARY, D. & HOPF, M., 1988. Domestication of plants in the Old World. Clarendon Press, Oxford.

ZOHARY, D. & SPIEGEL-ROY, P., 1975. Beginnings of fruits growing in the Old World. Science, 187 : 58-65.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 437-439

Contribution du Professeur Pierre QUEZEL aux recherches sur la végétation en Syrie et au Liban

Ibrahim NAHAL*

Le professeur Pierre Quézel est pour moi un collègue et un ami. Je suis heureux d'écrire ces quelques lignes sur la collaboration fructueuse que j'ai eue avec lui dans le domaine des recherches sur la végétation naturelle de la Syrie et du Liban et dans la formation des cadres supérieurs en Ecologie végétale.

En effet, cette collaboration a permis d'éclaircir certains aspects sur les séries de végétation sylvatique et leurs stades de dégradation ainsi que certains problèmes se rapportant aux groupements de conifères méditerranéens et aux forêts de chênes caducifoliés.

En outre, le Professeur Quézel a accueilli dans son laboratoire un certain nombre d'assistants et des élèves des Universités syriennes et libanaises et dirigé leurs travaux de recherches et leurs thèses de Doctorat en Ecologie végétale *sensu lato*, contribuant ainsi à la formation de chercheurs et de spécialistes hautement qualifiés dans le domaine de l'Ecologie méditerranéenne *s.l.* et qui ont eu des responsabilités et des positions clés dans l'enseignement supérieur et la recherche en Syrie et au Liban.

Je vais dans ce qui suit illustrer «certains points lumineux» de ma collaboration scientifique avec le Professeur Quézel et de sa contribution personnelle à l'approfondissement des connaissances sur la végétation et l'écologie de la Méditerranée Orientale et, en particulier sur celles de la Syrie et du Liban.

* Professeur à la Faculté Agronomique - Université d'Alep
Alep, Syrie.

Contribution du Professeur P. QUEZEL au projet de recherche sur la végétation naturelle des massifs montagneux du Liban

Ce projet est un programme de recherches intégrées qui groupait, sous ma direction, une dizaine de sous-projets distincts, mais complémentaires.

Ce programme a été établi avec la collaboration du Professeur P. QUEZEL, en harmonie avec le programme de la R.C.P. (Recherche de Coopération sur Programme), créé et dirigé par lui dans le but d'étudier les complexes orophiles du bassin méditerranéen oriental. Les chercheurs libanais ont pu profiter de l'expérience des différents spécialistes qui participent à ce programme méditerranéo-oriental et menent leurs recherches en étroite collaboration avec l'équipe du Professeur QUEZEL du laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne de la Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme à Marseille, en vue de la préparation d'une thèse de Doctorat.

Ce programme visait à la création d'une équipe multidisciplinaire pour l'étude intégrée des écosystèmes naturels au Liban, à la formation d'un cadre supérieur pour l'enseignement supérieur de l'Ecologie végétale, de la Biosystématique, de la Phytosociologie, etc. dont le pays avait besoin et enfin, à l'établissement d'une politique nationale pour l'aménagement rationnel des zones montagneuses forestières.

Les recherches sur le terrain, commencées en novembre 1973, étaient subventionnées par le Conseil National de la Recherche Scientifique

du Liban. Les dix projets individuels suivants ont été retenus :

- Contribution à l'étude bioclimatique et phytogéographique du Liban.
Chercheur : Mme Bernadette Chouchani Abi Saleh, Boursier du CNRS.

- Le Cèdre : étude biosystématique, phytogéographique, écologique et sylvicole.
Chercheur : Mr. Michel Khouzami, membre du Comité Exécutif d'Administration du Plan Vert.

- Phytosociologie et synnécologie des forêts de chênes.
Chercheur : Mr. Abdul Rahman Bargachoun, de la Faculté des Sciences, Université libanaise.

- Recherches sur les sols formés sur grès et leurs rapports avec la végétation naturelle.
Chercheur : Mr. Samouh Bayan, Chef du département des Normes et Standards.

- Recherches sur les sols formés sur basaltes et leur rapport avec la végétation naturelle.
Chercheur : Mr. Khalil Bitar, Répétiteur, Faculté des Sciences, Université libanaise.

- Les différents types d'humus sous forêts.
Chercheur : Mr. Khalil Khazaka, Institut de Recherches Agronomiques, Tel Amara.

- Minéralogie et géochimie du grès du Liban.
Chercheur : Mr. Masaad Masaad, Université américaine de Beyrouth, Faculté des Sciences et Arts, Département de Géologie.

- Etude Ecophysiologique des forêts de pins du Liban.
Chercheur : Mr. Seifeddine Dannaoui, Professeur contractuel à plein temps, Faculté des Sciences, Université libanaise.

- Révision taxonomique des genres *Medicago, Trifolium, Onobrychis* et *Vicia*.
Chercheurs : Mlle Joumana El Baba, Boursière du CNRS et Mr. Shaoukat Chaudhary, Faculté des Sciences Agronomiques, Université américaine.

Ce projet de recherches intégrées a permis de connaître et de définir les principales séries de végétation sylvatique, par leur composition floristique, leurs exigences édaphiques ainsi que leurs stades de dégradation. Les recherches individuelles ont abouti à la publication de plusieurs articles dans des Revues internationales et régionales dont la liste sera donnée plus loin.

Contribution du Professeur QUEZEL aux recherches sur les écosystèmes forestiers de Syrie

J'ai eu avec le Professeur QUEZEL une collaboration étroite dans les travaux de recherche sur les groupements à conifères méditerranéens *(Pinus brutia Pinus halepensis, Cupressus sempervirens)* en Syrie littorale, ce qui nous a permis d'avoir une meilleure connaissance de la phytosociologie et de l'écologie de ces groupements et, en particulier en ce qui concerne leur composition floristique, leur interprétation phytosociologique, les rapports végétation-sol-climat, ainsi que les séries dynamiques et les étages altitudinaux de végétation.

En outre, le professeur Quézel a soutenu le programme de recherche de la Faculté agronomique de l'Université d'Alep et de l'Université Tichrine de Lattaquié sur la végétation, l'écologie et l'aménagement des forêts des massifs côtiers de Syrie.

En effet, il a accueilli dans son laboratoire deux assistants de ces deux Universités, Mr. M. Nabil CHALABI et Mr. HIKMAT ABBAS et accepté de diriger leurs travaux de recherches sur les forêts de chênes et les forêts de Pin brutia des massifs côtiers syriens. Ces recherches ont largement contribué à renforcer nos connaissances sur ces forêts en vue de leur aménagement sur des bases écologiques. Le professeur QUEZEL a accepté aussi dans son laboratoire un de nos élèves, Mr. JAMIL EL YAFI qui travaillait sur le genre *Pistacia* et les formations de *Pistacia* sp. dans la zone intérieure de Syrie.

Tous ces travaux ont été planifiés et dirigés en concertation entre le Professeur QUEZEL et moi-même, ce qui a été considéré par les collègues français, syriens et libanais comme un modèle à suivre et à encourager dans la collaboration entre les Universités dans les pays méditerranéens pour la formation des spécialistes en Ecologie méditerranéenne et le développement de la recherche sur les Ecosystèmes méditerranéens.

Contribution du Professeur QUEZEL à la formation des cadres supérieurs pour l'enseignement universitaire et la recherche en Syrie et au Liban

Ma collaboration avec le professeur QUEZEL a été très fructueuse dans la formation de spécialistes hautement qualifiés en Ecologie méditerranéenne *s.l.* formant ainsi les cadres supérieurs pour l'enseignement universitaire et la recherche scientifique en Phytoécologie et en Foresterie en Syrie et au Liban.

En voici la liste :

LIBAN

ALBALA Joumana, BARGHACHOUN Abdul Rahman, BAYAN Samouh, BITAR Khalil, CHOUCHANI Bernadette, DANNAOUI Seifeddine, KHAZZAA Khalil, KHOUZAMI Michel, MASAAD Masaad, SAFI Samir,

SYRIE

ABBAS Hikmat, AL YAFI Jamil, CHALABI Nabil, HAMMOUD Abdul Ilah,

Les publications scientifiques sur la végétation naturelle de Syrie et du Liban auxquelles a contribué le Professeur QUEZEL

Le Professeur QUEZEL a largement contribué d'une manière et d'une autre à la diffusion des études et des connaissances sur la végétation naturelle de la Méditerranée orientale, en général, et sur celle de la Syrie et du Liban en particulier. Ses publications, faites le plus souvent, avec des spécialistes de la région sont nombreuses et variées et ont joué un rôle important dans le développement de l'enseignement supérieur et de la recherche en Ecologie et en Foresterie, en Syrie et au Liban, La liste suivante en reflète la richesse et la diversité.

BIBLIOGRAPHIE

ABI-SALEH B., BARBERO M., NAHAL I. et QUEZEL P. (1976). - Les séries forestières de végétation au Liban, essai d'interprétation schématique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 123, 541-560.

ABI-SALEH B., KOUZAMI M. et QUEZEL P. (1974). - A propos de quelques groupements forestiers du Liban. *Biol. Ecol. Méd.*, Marseille I, 63-77.

BARBERO M., CHALABI N., NAHAL I. et QUEZEL P. (1976). - Les formations à Conifères méditerranéens en Syrie littorale. *Ecologia Mediterranea*, 2, 87-99, Marseille.

BARBERO M. et LOISEL R. (1980). - Le chêne vert en région méditerranéenne. *Rev. Forest. Française*, XXXII, 6 : 531-543.

BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P. (1974). Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des ***Quercetea-ilicis*** et des ***Quercetea pubescentis.*** *Coll. Inst.* C.N.R.S. «La flore du Bassin Méditerranéen», 235, 481-497.

BARBERO M. et QUEZEL P. (1975). - Les forêts de Sapin sur le pourtour méditerranéen. *Inst. Bot. Antonio José Cavanilles*, XXXII, 11, 1245-1289.

BARBERO M. et QUEZEL P. (1979). - Le problème des manteaux forestiers des ***Pistacio-Rhamnetalia alaterni*** en Méditerranée Orientale. *Coll. phytosociologiques*, VIII : 9-20, Lille.

QUEZEL P. (1974). - Les forêts du pourtour méditerranéen. *Notes tech. M.A.B. 2, U.N.E.S.C.O.*, Paris, 9-34.

QUEZEL P. (1976). - Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. U.N.E.S.C.O., *Note technique du M.A.B.* 2, 9-33.

QUEZEL P. (1980). - L'homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche-Orient - *Coll. EMBERGER, Naturalia Monspeliensis*, n° hors série : 147-152.

QUEZEL P. (1980). - Biographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen, *In PESSON : Actualités d'Ecologie Forestière*, Bordas Edit., Paris, 205-256.

QUEZEL P. et BONIN G. (1980). - Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen, constitution, écologie, situation actuelle, perspectives. *Rev. For. Française*, 3 : 253-268.

QUEZEL P., BARBERO M. et AKMAN Y. (1977). - Interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. *Doc. Phytosoc.*, Lille, Vaduz, 2 : 329-352.

QUEZEL P. et BARBERO M. (1985). - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne, Feuille n° 1 : Méditerranée Orientale, CNRS, Paris.

Volume jubilaire du Professeur P. Quézel
ECOLOGIA MEDITERRANEA XVI 1990 : 441-455

Liste chronologique des publications scientifiques du Professeur Pierre QUEZEL

1947

1 - Quelques stations botaniques nouvelles dans les Cévennes (Région du Vigan). *Bull. Soc. Bot. France*, 93, n° 9 : 393-398, 1947 (en coll. avec J. RIOUX).

2 - *Solanum sisymbriifolium* Lam. adventice des environs de Montpellier. *Feuille des Naturalistes*, III, pp. 110, 1947 (en coll. avec J. RIOUX).

1948

3 - La Brêche de Roland (Etude sur la flore culminale du Cantal). *Rev. de la Hte Auvergne*, pp. 11, 1948 (en coll. avec J. RIOUX).

4 - Notes critiques sur quelques espèces du massif de l'Aigoual. *Bull. Soc. Bot. France*, 95, n° 3-4 : 134-136, 1948 (en coll. avec J. RIOUX).

5 - Une herborisation aux rochers de la Tude, 896 m (Gard). *Feuille des Naturalistes*, III : 90-92, 1948 (en coll. avec J. RIOUX).

6 - Le Bois de Salbouz (Gard). Bull. Soc. Bot. France, T. 95, 7-9 : 319-326, 1948 (en coll. avec J. RIOUX).

7 - Remarques sur le xénotropisme de la cercaire d'*Opisthioglyphe ranae*. *Ann. Parasit. hum. et comp.*, 1948 (en coll. avec J. RIOUX).

1949

8 - Un curieux mode de survivance d'*Aspidium Lonchitis* (L.) Siv. sur les Causses des Cévennes. *Bull. Soc. Bot. France*, 96 : 175-177, 1949 (en coll. avec J. RIOUX).

9 - Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémiques des Alpes maritimes. *Vegetatio*, II, fasc. I : 1-13, 1949 (en coll. avec J. RIOUX).

10 - La végétation culminale du Cantal. *Le Monde des Plantes*, n° 264, pp. 5, n° 265 : 12-13, 1949 (en coll. avec J. RIOUX).

11 - Les Psocoptères dans la biocénose hivernale des écorces de Platanes. *Feuille des Naturalistes*, IV : 83-88, 1949.

1950

12 - De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. Essai sur les groupements de Carabiques dans la région de Sidi Bou Zid (Tunisie centrale), leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Ann. Sc. Bot. de la Tunisie*, vol. 2-3 : 127-130, 1950.

13 - Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes Maritimes, leur signification biogéographique. *C.R. Sess. ext. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 : 181-192, 1950.

14 - Les mégaphorbiaies de l'étage subalpin dans le massif du Mercantour. *C.R. Sess. ext. Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 : 192-195, 1950.

15 - Plantes adventices de la région du Vigan. *Bull. Soc. Bot. France*, 97 : 2-4, 1950 (en coll. avec J. RIOUX).

16 - La *Flora juvenalis* en 1950. *Le Monde des Plantes*, n° 272 : 73-74, 1950 (en coll. avec J. RIOUX).

17 - La notion de spectre en Phytosociologie. *Lejeunia*, T. 14 : 19-25, 1950 (en coll. avec J. RIOUX).

18 - L'*Isoetion* de la mare de Gramont. *Bull. Soc. Bot. France*, 97 : 173-175, 1950 (en coll. avec H. HARANT et J. RIOUX).

19 - Introduction de *Saxifraga geum* dans la hêtraie de l'Aigoual. *Le Monde des Plantes*, n° 267-268 : 39-40, 1950 (en coll. avec J. RIOUX).

20 - Activités entomologiques du laboratoire d'Histoire Naturelle de la Faculté de Médecine (Montpellier). *L'Entomologiste* : 132-137, 1950 (en coll. avec P. VERDIER et J. RIOUX).

21 - Description de deux Coléoptères carabiques nouveaux. *Bull. Soc. Ent. de France*, n° 9 : 130-132, 1950 (en coll. avec P. VERDIER et J. RIOUX).

22 - Considérations systématique et écologique sur quelques *Pterostichus* du groupe *cristatus*. *Vie et milieu*, T. 1, fasc. 3 : 310-325, 1950 (en coll. avec P. VERDIER et J. RIOUX).

1951

23 - Contribution à la flore du Grand Atlas oriental. *Bull. Soc. Nat. Maroc*, XXI : 253-264, 1951.

24 - Les dolines à neige du Ghat (Grand Atlas oriental). Quelques aspects de leur peuplement. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 42 : 121-130, 1951.

25 - Un *arabis* nouveau de la flore française : *Arabis janitrix* *Bull. Soc. Bot. France*, 98 : 18-21, 1951.

26 - A propos de quelques associations végétales obscuricoles des Alpes Maritimes. *Lejeunia*, T. 15 : 29-33, 1951.

27 - L'association à *Galium baldense* var. *tendae* et *Saxifraga florulenta* dans le massif de l'Argenteras (Mercantour). *Le Monde des Plantes*, n° 274-275 : 3-4, 1951.

28 - A propos des groupements rupicoles de la Tunisie centrale (région des basses steppes). *A.F.A.S.* Tunis, 1951 (en coll. avec G. LONG).

29 - Les groupements rupicoles dans le massif du Cantal. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, T. 86 : 65-66, 1951 (en coll. avec J. RIOUX).

30 - A propos de trois narcisses hybrides des marais de la Rassauta. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 43 : 64-68, 1951 (en coll. avec R. GORENFLOT et M. GUINOCHET).

31 - Notes floristiques sur la région de Montpellier. *Le Monde des Plantes*, 46, n° 280-281, 1951 (en coll. avec J. RIOUX).

32 - Biocénose et parasitologie médicale (note préliminaire). *C.R. Somm. Séance Soc. Biogéogr.*, n° 255 : 149-151, 1951 (en coll. avec H. HARANT et J. RIOUX).

33 - Le Pont naturel d'Imi n'Ifri et sa faune entomologique. *L'Entomologiste*, VII, n° 45 : 115-117, 1951 (en coll. avec P. VERDIER).

34 - Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne ; leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, T. II, fasc. I : 70-94, 1951 (en coll. avec P. VERDIER).

1952

35 - Quelques aspects des adaptations parasitaires. *Thèse de Doctorat en Médecine*, Montpellier, pp. 63 (1951).

36 - Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique du Grand Atlas calcaire. *Diplôme d'Etudes Supérieures. Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc*, n° 1, pp. 56, 1952.

37 - Quelques aspects du problème de la végétation sur dolomites. *Rec. Trav. Lab. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sc. Montpellier*, fasc. 5 : 63-77, 1952.

38 - Description d'une espèce nouvelle de *Romulea*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 43 : 184-185, 1952.

39 - A propos de forêts de hêtres *(Buxeto-Fagetum)* dans les canolles du Causse Noir. *Mém. Bull. Soc. Bot. France* : 12-16, 1952.

40 - Etude phytosociologique des Rochers de la Tude (près du Vigan, Gard). *Mém. Soc. Bot. France* : 61-74, 1952 (en coll. avec L. GRANEL de SOLIGNAC).

41 - Deux nouvelles stations algériennes de *Pilularia minuta*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 43 : 65-68, 1952 (en coll. avec P. DAUMAS et S. SANTA).

42 - Contribution à l'étude des groupements végétaux rupicoles d'Oranie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 43 : 186-202, 1952 (en coll. avec P. DAUMAS et S. SANTA).

43 - L'association cévenole à *Bupleurum telonense* var. *cebennense* et *Ranunculus gramineus* . Rec. Tr. Lab. Bot. Zool. Fac. Sc. Montpellier, fasc. 5 : 40-44, 1952 (en coll. avec L. GRANEL de SOLIGNAC).

44 - Radiologie des végétaux supérieurs. *Presse Médicale*, 60 : 615-616, 1952 (en coll. avec M. GODLEWSKI).

45 - Considération sur la Faune entomologique du Bois de Salbouz (Gard) dans ses rapports avec les groupements végétaux. *Vie et Milieu*, III : 77-80, 1952 (en coll. avec G. PUISSEGUR et P. VERDIER).

46 - A propos des groupements de Carabiques dans les massifs du Ghat et de l'Ayachi. *Vie et Milieu*, T. III, fasc. 2 : 190-209, 1952 (en coll. avec P. VERDIER).

47 - Description d'une espèce nouvelle de *Pseudolimnaeum* des Causses cévenoles. *Rev. Franc. d'Entomologie*, III : 39-41, 1952 (en coll. avec P. VERDIER).

1953

48 - Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra-Nevada. *Mém. Soc. Broteriana*, IX : 5-77, 1953.

49 - Les Campanulacées d'Afrique du Nord. *Feddes Reperterium Bd.*, 56, VIII, pp. 65, 1953.

50 - Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. Deuxième contribution à la flore du Haut Atlas Marocain. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 44 : 196-202, 1953.

51 - Contribution à la flore de l'Afrique du Nord 3. Contribution à la flore du J. Bou Naceur. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, T. 44 : 255-263, 1953.

52 - A propos de la régénération des futaies de chênes pubescents et de hêtres dans la zone méridionale des Causses. *Rec. Trav. Lab. Bot. Univ. Montpellier*, fasc. 6 : 149-167, 1953 (en coll. avec L. GRANEL de SOLIGNAC).

53 - Les limites de la végétation forestière dans le Cantal. *Ann. Ec. Sup. Agr. Toulouse*, 1 : 90-93, 1953 (en coll. avec J. RIOUX).

54 - Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations rupicoles de Carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, IV, fasc. 3 : 165-181, 1953.

1954

55 - Contribution à l'étude de la Flore et de la Végétation du Hoggar. *Mém. Inst. Rech. Sah. Alger*, pp. 164, tab. 14, 1954.

56 - Contribution à la Flore du Hoggar. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* : 54-67, 1954.

57 - Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. Troisième contribution à la flore du Haut Atlas Marocain. *Bull. Soc. Sc. Maroc*, IV : 294-315, 1954.

58 - A propos d'une mission botanique dans le massif du Hoggar. *Bull. liaison Saharienne*, Alger, n° 17 : 107-113, 1954.

59 - Contribution à la Flore des rochers maritimes de l'Algérie centrale et occidentale. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 45 : 348-353, 1954 (en coll. avec A. PONS).

60 - Reconnaissance phytogéographique autour du Grand Erg Occidental. *Bull. Inst. Rech. Sah. Alger*, XII : 11-27, 1954 (en coll. avec M. GUINOCHET).

61 - A propos du caryotype de *Androsace villosa* var. *subexscapa* . *C. R. Ac. Sc.*, T. 239 : 142-146, 1954 (en coll. avec M. GUINOCHET).

62 - L'étage subalpin dans le Cantal. *Vegetatio*, IV : 345-376, 1954 (en coll. avec J. RIOUX).

1955

63 - Résultats sommaires de quatre années d'exploration botanique des sommets des Atlas marocains. *C. R. Ac. Sc.*, T. 240 : 263-265, 1955.

64 - Remarques sur le caryotype de quelques espèces méditerranéennes du Hoggar. *C. R. Ac. Sc.*, T. 240 : 1262-1264, 1955.

65 - Remarques sur la végétation de quelques vallées pyrénéennes du Haut Aragon. Club Alpin Français Sect. Languedoc-Méditerranéen, n° 59 : 19-21, 1955.

66 - Remarques sur la répartition de quelques espèces du Maroc oriental. *Soc. Sc. Nat. et Phys. du Maroc, C. R. Mensuels*, n° 2 : 33-35, 1955 (en coll. avec A. PUJOS).

67 - Contribution à l'étude de la végétation des rochers maritimes du littoral de l'Algérie centrale et occidentale. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* : pp. 37, 1955 (en coll. avec A. PONS).

1956

68 - Contribution à la Flore de l'Afrique du Nord. IV - Contribution à l'étude de la Flore de la Tefedest. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord* : 131-136, 1956.

69 - Contribution à l'étude des forêts de chêne à feuilles caduques d'Algérie. *Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, nouvelle série, n° 1, pp. 57, 1956.

70 - Plantes recueillies dans le massif de l'Ennadi par M. DALLONI. *Trav. Inst. Rech. Sah. Alger*, XIV : 197-200, 1956.

71 - Les Zygophyllacées de l'Afrique du Nord et du Sahara. *Trav. Inst. Rech. Sah. Alger*, XIV : 23-83, 1956 (en coll. avec P. OZENDA).

72 - Récoltes botaniques au Tibesti. *Off. Al. antiacridien Alger Bull.*, n° 7, pp. 18, 1956 (en coll. avec G. CHEVASSUT).

73 - Contribution à l'étude des groupements végétaux de mares temporaires à *Isoetes velata* et des dépressions humides à *Isoetes hystrix* en Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 47 : 59-73, 1956 (en coll. avec G. CHEVASSUT).

74 - Premiers résultats de l'analyse palynologique de quelques paléosols sahariens. *C. R. S. Ac. Sc.*, T. 243 : 1656-1658, 1956 (en coll. avec A. PONS).

75 - A propos de quelques groupements végétaux rupicoles des Pyrénées centrales espagnoles. *Collectanea Botanica*, Barcelone, V : 173-190, 1956.

76 - Plantes nouvelles du Tibesti. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 48 : 82-104, 1957.

77 - Les groupements végétaux du massif de la Tefedest (Sahara Central). *Trav. Inst. Rech. Sah. Alger*, XV : 43-63, 1957.

78 - Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique. *Encycl. biol. et écol.* Lechevalier Edit. Paris, pp. 464. *Thèse de Doctorat es-Sciences*, 1957.

79 - A propos de quelques vestiges d'une flore montagnarde africaine sur les sommets de l'Aïr et du Tibesti. *Journ. Agric. Trop. et Bot. Appl.*, IV, 3-4 : 152-156, 1957 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE et H. GILLET).

80 - Présence de *Fagonia malvana* en Afrique orientale et description du sp. *humbertii*. *Bull. du Museum*, 2ème série, T. XVIX, n° 3 : 272-273, 1957 (en coll. avec P. OZENDA).

81 - Présence d'une flore orophile résiduelle sur les sommets de l'Emi Koussi (Massif du Tibesti). *C. R. Sc. Acad. Sc.*, 245 : 1655-1657, 1957.

82 - Mission botanique au Tibesti. *Mém. Inst. Rech. Sah. Alger*, Mém. 4, pp. 357, 1957.

83 - Sur quelques graines fossiles du gisement néolithique de Meniet (Sahara Central). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 57 : 83-85, 1957 (en coll. avec A. HUGOT).

84 - Présence de *Culex aideri* au Tibesti. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 48 : 461-470, 1957 (en coll. avec J. RIOUX).

85 - Première étude palynologique de quelques paléosols sahariens. *Mém. Inst. Rech. Sah. Alger*, IV : 15-40, 1957 (en coll. avec A. PONS).

86 - Etude palynologique d'un Guano fossile de l'Atakor. *C. R. Acad. Sc.*, 244 : 2290-2292, 1957 (en coll. avec A. PONS).

87 - La végétation des points d'eau permanents de la portion orientale du Sahara méridional. *J. Agric. Trop. et Bot. Appl.*, IV, 12 : 631-644, 1957 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE).

1958

88 - Peuplement végétal des Hautes Montagnes de l'Afrique du Nord. P. Lechevalier Edit. Paris, pp. 464, 1958.

89 - Etude palynologique de deux diatomites du Borkou. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 49 : 230-244, 1958 (en coll. avec C. MARTINEZ).

90 - Quelques aspects de la dégradation du paysage végétal au Sahara et en Afrique du Nord. U.I.C.N. Coll. Athènes, pp. 7, 1958.

91 - L'association à *Damasonium polyspermum* et *Ranunculus batrachioides*. *Bull. Soc. Hist. Afr. du Nord*, 49 : 204-210, 1958 (en coll. avec G. CHEVASSUT).

92 - A propos du *Saxifraga nivalis* des Monts Dores. *Bull. Soc. Bot. France*, 105 : 224-225, 1958.

93 - Une Spergulaire nouvelle du Tibesti. *Bull. Hist. Nat. Afr. du Nord*, 49 : 279-285, 1958 (en coll. avec P. MONNIER).

94 - Le genre *Oropetium* Trin. en Afrique française. *Journ. Agr. Trop. et Bot. Appl.*, VI, 1-2-3 : 37-58, 1958 (en coll. avec H. GILLET).

95 - Trois datations de sédiments sahariens récents par le radio-carbone. *Libyca*, V : 267-270, 1958 (en coll. avec H. HUGOT et G. DELIBRIAS).

1959

96 - Trois graminées nouvelles de l'Emi Koussi (Massif du Tibesti). *Bull. Soc. Bot. France*, 106, 3-4 : 135-140, 1959 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE).

97 - Sur la présence de la Bruyère en arbre (*Erica arborea* L.) sur les sommets de l'Emi Koussi (Massif du Tibesti). *Bull. Soc. Biogéog.* : 66-70, 1959 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE).

98 - Supplément à la Flore de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 375-390, 1959.

99 - Nouvelle contribution à la Flore du Tibesti. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 19-33, 1959.

100 - Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Tibesti ; les fumerolles du Toussidé et les lappiaz culminaux de l'Emi Koussi. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 126-145, 1959 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE).

101 - A propos de deux Labiées nouvelles d'Algérie *Teucrium santae*, nov. sp. et *Stachys saxicola* Coss. subsp. *cheliffensis*, nov. subsp. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 146-152, 1959 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

102 - Etude pédologique et palynologique d'un profil de formations quaternaires de la daya de M'Rara. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 146-152, 1959 (en coll. P. DUTIL et C. MARTINEZ).

103 - Les Nyctaginacées d'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 50 : 222-256, 1959 (en coll. avec S. SINTES).

104 - Palynologie et datation du volcanisme récent de l'Ahaggar. *Bull. Sc. et Econom. B.R.M.A.*, 6 : 59-64, 1959 (en coll. avec Y. THEBAULT).

105 - La végétation de la zone nord-occidentale du Tibesti. *Mém. Inst. Rech. Sahariennes, Univ. Alger*, Mém. 4 : 77-107, 1959.

1960

106 - Flore et palynologie saharienne. Quelques aspects de leur signification biogéographique et paléoclimatique. *Bull. Inst. Fr. Afrique Noire*, 22, sér. A : 233-260, 1960.

107 - Note sur la végétation halophile du Sahara Occidental. *Bull. Research Council of Israël*, 8 D, 3-4 : 253-262, 1960 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

108 - Quelques aspects de la végétation des terrains salés des plaines sub-littorales d'Oranie. *Dir. Hydraul. et Equip. Rural Alger*, n° 6, pp. 27, 1960 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

1961

109 - Le dernier interpluvial au Sahara central, essai de chronologie palynologique et paléo-

climatique. *Lybica*, VI-VII : 211-227, 1961 (en coll. avec C. MARTINEZ).

110 - Remarques taxonomiques et biogéographiques sur la flore des montagnes de la lisière méridionale du Sahara. *J. Agric. Trop. et Bot. Appl.* VIII, 3-5 : 110-133, 1961 (en coll. avec Ph. BRUNEAU de MIRE).

111 - Contribution à la Flore de l'Afrique du Nord. VI - Contribution à la Flore du Sahara. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 52 : 225-232, 1961.

112 - Deux Labiées nouvelles de Cyrénaïque. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 52 : 219-224, 1961 (en coll. avec J. ZAFFRAN).

113 - Plantes de Tripolitaine et de Cyrénaïque récoltées par K.M. GUICHARD. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 52 : 201-218, 1961 (en coll. avec J. ZAFFRAN).

1962

114 - Flore et palynologie sahariennes, leur signification bioclimatique et paléoclimatique. *Doc. Sc. Mission Berliet Ténéré, A.M.G., Paris* : 41-45, 1962.

115 - Premiers résultats de l'analyse palynologique de sédiments recueillis au Sahara méridional. *Doc. Sc. Mission Berliet Ténéré, A.M.G., Paris* : 313-327, 1962.

116 - A propos de l'Olivier de Laperrine de l'Adrar Greboun. *Doc. Sc. Mission Berliet Ténéré, A.M.G., Paris* : 329-332, 1962 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

117 -Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome I. *Publ. du C.N.R.S., Paris*, pp. 570, 65 pl., 1962 (en coll. avec S. SANTA).

1963

118 - Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. Tome II. *Publ. du C.N.R.S.*, Paris : 571-1170, 70 pl., 1963 (en coll. avec S. SANTA).

119 - De l'application des techniques palynologiques à un territoire désertique. Paléoclimatologie du Quaternaire récent au Sahara. *Les changements du climat, UNESCO* : 243-249, 1963.

120 - La végétation du Sahara. *Geobotanica selecta*, Fischer Edit., Stuttgart, pp. 333, 1962.

121 - Les peuplements d'*Acacia* du Sahara nord-occidental. *Trav. Inst. Rech. Saharienne*, XX : 79-121, 1963 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

1964

122 - Carte internationale du tapis végétal. Feuille Largeau (Tchad). *Toulouse, Serv. Carto. Intern.*, 1964.

123 - Incidences climatologiques de l'utilisation des sols par l'homme dans le monde méditerranéen proto-historique. *Mediterranea*, 2, : 129-134, 1964.

124 - Contribution à l'étude de l'endémisme chez les phanérogames sahariens. *Bull. Soc. Biogéographie*, 359 : 89-103, 1964.

125 - L'endémisme dans la flore d'Algérie. *Bull. Soc. Biogéographie*, 359 : 137-149, 1964.

126 - Découverte en Corse de *Pilularia minuta* Dur. *Bull. Soc. Bot. France*, II : 274-275, 1964 (en coll. avec C. ZEVACO).

127 - Note sur le *Liparis loeseli* (L.) Rich. du marais de Raphèle (Bouches-du-Rhône). *Bull. Soc. Bot. France*, II, 7-8 : 368-373 (en coll. avec R. MOLINIER et G. TALLON).

128 - Végétation des hautes montagnes de Grèce méridionale. *Vegetatio*, XII, 5-6 : 289-385, 1964.

129 - Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 53 : 119-131, 1964 (1962).

130 - Contribution à l'étude de la flore des hautes montagnes de Grèce. *Naturalia Monspeliensia*, 16 : 89-149, 1964 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

1965

131 - A propos de deux Véroniques critiques de la flore des montagnes grecques *Veronica erinoides* Boiss. et Sprun. et *Veronica thessalica* Benth. *Candollea*, 20 : 37-48, 1965 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

132 - Contribution à l'étude du Pinde central et septentrional et de l'Olympe de Tassalie. *Candollea*, 20 : 51-90, 1965. (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

133 - A propos de la végétation des forêts de Hêtre dans le massif du Pinde. *Bull. Soc. Bot. France*, 112, 5-6 : 312-319, 1965 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

134 - A propos de deux *Sedum* de la flore grecque. *Bull. Soc. Bot. France*, 112, 7-8 : 462-466, 1965 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS et J. ZAFFRAN).

1966

135 - *Teucrium corcyranum* espèce nouvelle de l'île de Corfou. *Bull. Soc. Bot. France*, 113, 5-6 : 251-253, 1966 (en coll avec J. CONTANDRIOPOULOS).

136 - *Artemisia molinieri* espèce nouvelle pour la flore française. *Bull. Soc. Bot. France*, 113, 9 : 524-531, 1966 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

137 - Facteurs écologiques et végétation. *Journées Nat. Ecologie, Marseille. Ann. Cent. Rég. Péd. Marseille, 1966* : 53-70, 1966.

138 - Espèces de souche africaine récemment découvertes au Sahara. *Coll. A.E.T.F.A.T.*, Uppsala, 1966.

1967

139 - A propos de quelques hêtraies de Macédoine grecque. *Bull. Soc. Bot. France*, 114, 5-6 : 200-210, 1967.

140 - A propos des phénomènes de reviviscence chez *Ramonda nathaliae*. *91ème Congrès Soc. Sav. Rennes*, III : 281-289, 1967.

141 - La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. *Vegetatio*, 14, 1-4 : 127-228, 1967.

142 - A propos des xérophytes épineux en coussinet du pourtour méditerranéen. *Ann. Fac. Sc. Marseille XXXIX* : 173-181, 1967.

1968

143 - Premier résultat de l'exploration botanique du Gourgueil (République du Soudan). *C. R. Acad. Sc.*, 266 : 2061-2063, 1968.

144 - Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara oriental sud-constantinois. Edit. Ophrys, Gap. pp. 56, 1968 (en coll. avec P. SIMONNEAU).

145 - Les plateaux du Darfur nord-occidental et le Jebel Gourgeil, étude de la flore et de la végétation. *C.N.R.S. Edit. Paris, Dossiers R.C.P.*, 45, pp. 146, 1968.

146 - Contribution à l'étude de la flore de la Macédoine grecque. *Candollea*, 23, I : 17-37, 1968.

147 - Signification phytosociologique des Gesnériacées grecques. *Collectanea Botanica*, Barcelone, VII, II, n° 54 : 947-973, 1968.

1969

148 - La végétation du Bela Voda (Macédoine nord-occidentale). *Biologia Gallo-Hellenica*, II, 2 : 93-112, 1969.

149 - Etude phytosociologique des forêts d'*Abies equi-trojani* et de *Fagus orientalis* du Kaz Dag. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, XLII : 151-154, 1969.

1970

150 - Contribution à l'étude de la flore des hautes montagnes de l'Anatolie occidentale. *Candollea*, 25, 2 : 341-387, 1870.

151 - Végétation des hautes montagnes d'Anato-

lie nord-occidentale. *Israel Journ. of Botany*, 19 : 348-400, 1970 (en coll. avec A. PAMUKCUOGLU).

1971

152 - Rapport sur les progrès dans la préparation de la Flore d'Afrique du Nord. *Mitt. Bot. Staatsamml. München*, 10 : 13-15, 1971.

153 - La haute montagne méditerranéenne, significations phytosociologique et bioclimatique générale. *Coll. Interdisc. Perpignan* : 1-15, 1971.

154 - A propos des pelouses caussenardes à *Stipa pennata* et *Sesleria coerulea* . *Bull. Soc. Sc. Nat. Nîmes*, LI : 119-141, 1971.

1972

155 - A preliminary description of the vegetation in the Sahel region of North Darfur. *Sudan Notes*, 51 : 119-125, 1972.

156 - Etude phytosociologique des pelouses à *Anthyllis montana, Ononis striata, Sesleria coerulea* en France méridionale. *Bull. Soc. Bot. France*, III : 141-168, 1972 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

157 - A propos des *Cicer* vivaces du pourtour méditerranéen oriental. *Biologia Gallo-Hellenica*, IV, I : 2-18, 1972 (en coll. avec A. PAMUKCUOGLU et J. CONTANDRIOPOULOS).

1973

158 - Deux Dipsacées nouvelles de Grèce. *Biologia Gallo-Hellenica*, V, I : 131-137, 1973 (en coll. J. CONTANDRIOPOULOS).

159 - Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. *Phytocoenologia*, I (2) : 131-222, 1973.

160 - Contribution à l'étude phytosociologique et bioclimatique de quelques groupements forestiers du Taurus. *Feddes Repertorium*, 84, 3 : 185-292, 1973 (en coll. avec A. PAMUKCUOGLU).

161 - Flora und Vegetation der Sahara, in H. SCHIFFERS. *Die Sahara und ihre Randgebiete* : 429-476, 1973.

162 - Contribution à l'étude de la végétation du Vardoussia. *Biologia Gallo-Hellenica*, V, I : 139-166, 1973.

1974

163 - Sur la présence d'*Ophioglossum azoricum* en Corse. *Bull. Soc. Bot. France*, 121 : 149-152, 1974 (en coll. avec J. GAMISANS et C. ZEVACO).

164 - A propos de deux espèces de répartition W-méditerranéennes récoltées en Corse : *Teline linifolia* (L.) Webb. et Berth et *Silene inaperta* L. *Bull. Soc. Bot. France*, 121 : 293-298, 1974.

165 - A propos de l'étude caryologique de quelques *Pinguicula* de Grèce et de Turquie. *Rev. Biol. et Ecol. Médit*, I, n° 1 : 27-32, 1974 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

166 - A propos de Campanules du groupe *aizoon* en Grèce Méridionale et en Crète. *Bull. Soc. Bot. France*, 120 : 331-340, 1974 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS et J. ZAFFRAN).

167 - Premier aperçu sur la végétation du Chelmos Péloponèse. *Rev. Biol. et Ecol. Médit.*, I, n° 1 : 11-26, 1974 (en coll. avec M. KATRABASSA).

168 - Phytosociologie et taxinomie en région méditerranéenne. *C.N.R.S. Coll. Internat. Flore du Bassin Méditerranéen*, Montpellier : 469-479, 1974 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

1975

169 - Les pelouses écorchées circum-méditerranéennes. *Phytocoenologia* I (4) 427-459, 1975 (en coll. avec M. BARBERO et G. BONIN).

170 - Les forêts de Sapin sur le pourtour méditerranéen. *Ann. Inst. Botanico J. CAVANILLES*, Madrid, XXXII, 2 : 1245-1289, 1975 (en coll. avec M. BARBERO).

1976

171 - Les forêts du pourtour méditerranéen. *In : Forêts et maquis méditerranéens, UNESCO, Notes techniques du MAB*, 2 : 9-34, 1976.

172 - Les Chênes sclérophylles en région méditerranéenne. *Options méditerranéennes*, 35 : 25-29, 1976.

173 - Ecosystèmes forestiers méditerranéens. *Nature et Ressources*, XII, 3 : 18-25, 1976.

174 - Contribution à l'étude de la Flore du Taurus et de l'Amanus. *Bull. Soc. Bot. France*, 1233 : 415-432, 1976 (en coll. avec J. CONTANDRIOPOULOS).

175 - Végétation culminale du Mont Ventoux, sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecologia Mediterranea*, vol. I : 3-34, 1976 (en coll. avec M. BARBERO).

176 - A propos de quelques groupements forestiers du Liban. *Ecologia Mediterranea*, vol. I : 63-78, 1976 (en coll. avec B. CHOUCHANI et M. KHOUZAMI).

177 - Végétation culminale du Mont Ventoux, sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes Méridionales. *Ecologia Mediterranea*, vol. I : 3-33, 1976 (en coll. avec M. BARBERO).

178 - Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecologia Mediterranea*, vol. I : 3-86, 1976 (en coll. avec M. BARBERO).

179 - Les formations à Conifères méditerranéens en Syrie littorale. *Ecologia Mediterranea*, vol. 2 : 87-100, 1976 (en coll. avec M. BARBERO, N. CHALABI et I. NAHAL).

180 - Les peuplements sylvatiques naturels du Mont Ventoux. *Documents phytosociologiques*, 15, 17 : 1-14, 1976 (en coll. avec M. BARBERO et P. du MERLE).

181 - Le dynamisme de la végétation méditerranéenne. *Collana Verde, Min. Agric. e Foreste*, 39 : 375-391, 1976.

1977

182 - Les séries forestières de végétation au Liban ; essai d'interprétation schématique. *Bull. Soc. Bot. France*, 123 : 541-560, 1977 (en coll. avec B. ABI-SALEH, M. BARBERO et I. NAHAL).

183 - Les groupements forestiers de Grèce Centro-Méridionale. *Ecologia Mediterranea*, vol. 2 : 3-86, 1977 (en coll. avec M. BARBERO).

1978

184 - Influences phytosociologiques balkaniques et européennes dans la végétation forestière anatolienne. *Com. Fac. Sc. Ankara*, 22 : 37-50, 1978 (en coll. avec Y. AKMAN).

185 - Analysis of the flora of mediterranean and saharan-Africa. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 65 : 479-534, 1978.

186 - L'interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. *Doc. Phytosoc.*, II : 329-352, 1978 (en coll. avec M. BARBERO et Y. AKMAN).

187 - Contribution à l'étude de la végétation forestière de l'Anatolie Méditerranéenne (1ère partie). *Phytocoenologia* 5 (1) : 1-79, 1978 (en coll. avec Y. AKMAN et M. BARBERO).

188 - La végétation du Mont Ventoux. *Terre et Vie, Rev. Ecol. Appliquée*, 1 : 21-38, 1978 (en coll. avec M. BARBERO, P. du MERLE et G. GUENDE).

1979

189 - A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecologia Mediterranea*, vol. 5, 1 : 211-249, 1979 (en coll. avec A. ACHHAL *et al.*).

190 - La végétation forestière de Crète. *Ecologia Mediterranea*, vol. 5 : 175-210, 1979 (en coll. avec M. BARBERO).

191 - Contribution à l'étude des groupements forestiers de Chypre. *Doc. phytosoc.*, NS, IV : 9-34, 1979.

192 - Les écosystèmes forestiers crétois et cypriotes ; essai de comparaison et d'interprétation phyto-écologique. *Revue Forest. Française*, XXXI, 5 : 440-450, 1979.

193 - La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *Forêts Méditerranéennes*, I, 1 : 7-18, 1979.

194 - Le Ventoux, réserve de la Biosphère. *Forêts Méditerranéennes*, I, 1 : 82-85, 1979.

195 - Matorrals méditerranéens et chaparrals californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique et de leur structure et de leur signification écologique. *Ann. Sc. Forest.*, 36 (1) : 1-12, 1979.

196 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (2ème partie). *Phytocoenologia*, 5 (2) : 189-276, 1979 (en coll. avec Y. AKMAN et M. BARBERO).

197 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (3ème partie). *Phytocoenologia*, 5 (3) : 277-346, 1979 (en coll. avec Y. AKMAN et M. BARBERO).

198 - La région méditerranéenne française et ses essences forestières, signification écologique dans un contexte circum-méditerranéen. *Forêts méditerranéennes*, I, 1 : 7-18, 1979.

1980

199 - Biogéographie et écologie des Conifères méditerranéens. *In* : PESSON, *Documents d'Ecologie Forestière*, Gauthiers-Villars, Ed. Paris : 201-255, 1980.

200 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, Stuttgart, 8 (3/4) : 365-519, 1980 (en coll. avec M. BARBERO et Y. AKMAN).

201 - Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen. Constitution, écologie, situation actuelle, perspectives. *Revue Forestière Française*, Nancy, XXXII, 3 : 253-268, 1980 (en coll. avec G. BONIN).

202 - Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. EMBERGER : 41-51, 1980 (en coll. avec J. GAMISANS et M. GRUBER).

203 - Essais de corrélations phytosociologiques et bioclimatiques entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. EMBERGER : 89-100, 1980 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

204 - L'homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche Orient. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. EMBERGER : 147-152, 1980 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

1981

205 - La cartographie de la végétation à petite échelle dans le bassin méditerranéen. *Doc. de Cartographie Ecologique Grenoble*, XXIV : 44-54, 1981 (en coll. avec M. BARBERO).

206 - Les forêts de Méditerranée orientale dans une perspective d'écologie appliquée à la sylviculture méditerranéenne. *Acta Oecologica - Oecol. Applic.*, 2, n° 3 : 227-239, 1981 (en coll. avec M. BARBERO).

207 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, 9 (3) : 311-412, 1981 (en coll. avec M. BARBERO et S. RIVAS-MARTINEZ).

208 - Sur la présence au Maroc de *Laurus azorica* (Seub.) Franco. *Ann. Jard. Bot. Madrid*, 37 (2) : 467-472, 1981 (en coll. avec M. BARBERO, A. BENABID et C. PEYRE).

209 - Les hautes montagnes du Maghreb et du Proche-Orient : essai de mise en parallèle des caractères phytogéographiques. *Actas III Congr. Optima, Ann. Jard. Bot. Madrid*, 37 (2) : 353-372, 1981.

210 - Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the mediterranean. *Reprinted from Medit. - Type Shrublands*. Ed. by F. di CASTRI, D.W. GOODALL and R.L. SPECHT, Elsevier Sc. Pub. Cie, Amsterdam : 107-121, 1981.

211 - The study of plant groupings in the countries surrounding the Mediterranean : some

methodological aspects. *Reprinted from Medit. - Type Shrublands*. Ed. by F. di CASTRI, D.W. GOODALL and R.L. SPECHT, Elsevier Sc. Pub. Cie, Amsterdam : 87-93, 1981.

212 - Contribution à l'étude des formations présteppiques à Genévriers du Maroc. *Bol. Soc. Broteriana*, LIII (2) : 1137-1160, 1981 (en coll. avec M. BARBERO).

1982

213 - Methods of classifying ecosystems in the mediterranean rim countries and in the South-Western U.S.A. *Proced. Symp. on Dynamics and Management of Mediterranean Type Ecosystems Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station Publisher Berkeley*, U.S.A. : 69-75, 1982 (en coll. avec M. BARBERO).

214 - Definition and characterization of mediterranean-type ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, VIII, 1/2 : 16-29, 1982 (en coll. avec M. BARBERO).

215 - Le maquis méditerranéen. *Naturopa, Conseil de l'Europe*, vol. 42, 15, 1982.

216 - Les écosystèmes forestiers et préforestiers de l'Iran. *Ecologia Mediterranea*, VIII, 1/2 : 365-408, 1982 (en coll. avec F. ASSADOLLAHI et M. BARBERO).

217 - Essai de mise en parallèle de la zonation altitudinale des structures de végétation forestière entre la Californie méridionale et le pourtour méditerranéen. *Ecologia Mediterranea*, VIII, 1/2 : 389-410, 1982 (en coll. avec J. SCHEVOCK).

218 - Etude des biocénoses des mares temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13, 4 : 387-400, 1982 (en coll. avec M. BARBERO, J. GIUDICELLI, R. LOISEL et E. TERZIAN).

219 - Les réserves de la Biosphère sur le pourtour méditerranéen. *BOZZA, Coll. UNESCO, FAO* Palerme : 3-27, 1982.

220 - Les pelouses calcaricoles du sud-est de la France : facteurs de pression et problèmes de protection. *Coll. Phytosociologiques XI*, Strasbourg : 185-193, 1982 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

221 - Contribution à l'étude des *Acacio-Arganietalia* du Maroc sud-occidental. *Doc. Phytosoc.*, VI : 311-338, 1982 (en coll. avec M. BARBERO, A. BENABID, S. RIVAS-MARTINEZ et A. SANTOS).

1983

222 - Problems of dynamic in mediterranean forests. *Lazaroa*, 5 : 25-32, 1983.

223 - Flore et végétation actuelles de l'Afrique du Nord, leur signification en fonction de l'origine de l'évolution et des migrations des flores. *Bothalia*, 14, 3/4 : 411-416, 1983.

224 - New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea*, IX, 3/4 : 211-221, 1983 (en coll. avec O. KETENOGLU, Y. AKMAN et M. AYDOGDU).

225 - Conservation et aménagement de la forêt méditerranéenne. *Courrier du C.N.R.S., Images de l'Environnement*, suppl. 52 : 80-84.

226 - Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens à l'aide de taxons indicateurs. *Vegetatio*, 34 : 79-86, 1983 (en coll. avec G. BONIN *et al.*).

227 - Les chênaies à feuillage caduc de Corse. *Ecologia Mediterranea*, 9 (2) : 41-58, 1983 (en coll. avec A. BOYER, J. GAMISANS et M. GRUBER).

228 - Les forêts de *Castanea sativa, Alnus cordata* et *Ostrya carpinifolia* du massif du San Petrone (Corse). *Ecologia Mediterranea*, 9 (1) : 89-99, 1983 (en coll. avec J. GAMISANS et M. GRUBER).

1984

229 - A syntaxinomic study of steppe vegetation in Central Anatolia. Phytocoenologia, 12, 4 : 563-584, 1984 (en coll. avec Y. AKMAN *et al.*).

230 - Rôle des facteurs anthropiques dans le maintien des forêts et de leurs stades de dégradation en région méditerranéenne. *C. R. Soc. Biogéographie*, 59, 4 : 475-488, 1984 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

231 - Incidences des pratiques culturales sur la flore et la végétation des agrosystèmes en région méditerranéenne. *C. R. Soc. Biogéographie*, 59, 4 : 463-473, 1984 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

232 - Les forêts méditerranéennes. *Coévolution*, 15 : 11-14, 1984.

233 - Ecologie et systématique, biogéographie, paléo-écologie. *Bull. Ecol.*, 15 (2) : 113-114, 1984.

234 - Problèmes posés par l'enseignement de l'Ecologie en France. *Bull. Ecol.*, 15 (2) : 115-116, 1984.

235 - Les fruticées sempervirentes des régions méditerranéennes de l'ancien monde. Essai comparé d'interprétations des structures biologiques et des données historiques. *Botanica Helvetica*, 95 (1) : 133-144, 1984 (en coll. avec H.C. TAYLOR).

236 - Problèmes posés par les relations climat-dynamique de la végétation dans les régions méditerranéennes de l'Ancien monde, du Cap et de Californie. *Bull. Soc. Bot. France, 131, Actualités Bot.* 2, 263 : 235-245, 1984 (en coll. avec H.C. TAYLOR).

237 - Le thuya de Barbarie au Maroc : aperçu phytogéographique et écologique. *Bull. Inst. Sc. Rabat*, n° 8 : 115-134, 1984 (en coll. avec M. FENNANE et M. BARBERO).

238 - Caractérisation bioclimatique des étages de végétation forestière sur le pourtour méditerranéen. *Doc. Ecol. Pyr.*, III-IV : 49-56, 1984 (en coll. avec M. BARBERO).

1985

239 - Les forêts de Pin d'Alep dans le Sud-Est méditerranéen français. Analyses écodendrométriques. *Forêts méditerranéennes*, (1ère partie) VII, I : 35-43, 1985 (en coll. avec H. ABBASSI, M. BARBERO et R. LOISEL).

240 - A new syntaxon from Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea*, XI, 2/3 : 111-121, 1985 (en coll. avec Y. AKMAN et O. KETENOGLU).

241 - The Maghreb countries. *In : GOMEZ-CAMPO, Plant conservation in the Mediterranea area.* W. Junk Publish. Dordrecht, n° 246 : 141-157, 1985 (en coll. avec J. MATHEZ et C. RAYNAUD).

242 - The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *In : GOMEZ-CAMPO, Plant conservation in the Mediterranea area.* W. Junk Publish. Dordrecht : 23-43, 1985 (en coll. avec A. PONS).

243 - Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. *In : GOMEZ-CAMPO, Plant conservation in the Mediterranea area.* W. Junk Publish. Dordrecht : 9-24, 1985

244 - Les sapins du pourtour méditerranéen. *Forêts méditerranéennes*, VII (1) : 27-34, 1985.

245 - Ecologie des forêts sclérophylles et à conifères méditerranéens. *Actes Colloque PIREN «Recherches sur l'environnement rural, bilan et perspectives», CNRS Paris* : 157-170, 1985.

246 - Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne ; *feuille n° 1 : Méditerranée orientale. CNRS Ed. Paris* : pp. 69 + carte, 1985 (en coll. avec M. BARBERO).

247 - Incidences du débroussaillement, relations sol-végétation au niveau des tranchées pare-feu en France méridionale. *Doc. phytosoc.*, XIV : 483-506, 1985 (en coll. avec R. LOISEL *et al.*).

248 - Diversité des milieux et production de quelques essences forestières en France méridionale. *Doc. phytosoc.*, XIV : 527-543, 1985 (en coll. avec G. BONIN *et al.*).

249 - La végétation de la Grèce et l'action de l'homme. *Méditerranée*, n° 2 : 65-71, (1983) 1985 (en coll. avec M. BARBERO).

250 - Les sapins du pourtour méditerranéen. *Forêts méditerranéennes*, VII (1) : 27-34, 1985.

251 - Les forêts de Pin d'Alep dans le sud-est méditerranéen français, analyses écodendrométriques. *Forêts méditerranéennes*, VII (2) : 123-130, 1985 (en coll. avec H. ABBAS, M. BARBERO et R. LOISEL).

1986

252 - Les pins du groupe *halepensis*. Ecologie, végétation, écophysiologie. *Options méditerranéennes*, 86-1, C.I.H.E.A.M. : 11-23, 1986.

253 - The forest vegetation of Turkey. *Proced. Royal Soc., Edinburgh* 89 B : 113-122, 1986.

254 - Carte internationale du tapis végétal, feuille de Bilma. *Serv. Cartogr. Intern. Toulouse*, 1986.

255 - La végétation du Ventoux, diversité, stabilité et utilisation actuelle des écosystèmes. *In : Voyage autour du Ventoux ; Etudes Vauclusiennes*, n° spécial 3, Avignon : 79-84, 1986 (en coll. avec M. BARBERO).

256 - Conclusions. *In : Voyage autour du Ventoux ; Etudes Vauclusiennes*, n° spécial 3, Avignon : 229-233, 1986

257 - Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des *Quercetea ilicis* au Maroc. *Ecologia Mediterranea*, XII, 3/4 : 105-111, 1986 (en coll. avec M. BARBERO).

258 - A propos des forêts de *Quercus ilex* dans les Cévennes. *Bull. Soc. Linn. de Provence*, Marseille, 38 : 101-117, 1986 (en coll. avec M. BARBERO).

259 - Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du sud. *Lazaroa*, 9 : 255-275, 1986 (en coll. avec M. BARBERO).

1987

260 - Contribution à l'étude des groupements forestiers du Haut-Atlas Oriental. *Ecologia Mediterranea*, XIII, 1-2 : 107-117, 1987 (en coll. avec M. BARBERO et A. BENABID).

261 - La végétation des hauts sommets de l'Ilgaz dag (Turquie). *Ecologia Mediterranea*, XIII, 1-2 : 119-129, 1987 (en coll. avec Y. AKMAN *et al.*).

262 - Les Genévriers thurifères dans les Alpes Ligures. *Bull. Soc. Linn. de Provence*, 39 : 75-79, 1987 (en coll. avec M. BARBERO).

263 - Impact of forest fire on structures and architectures of mediterranean ecosystems. *Coll. F.E.R.N., Giens. Ecologia Mediterranea*, XIII, 4 : 39-50, 1987 (en coll. avec M. BARBERO *et al.*).

264 - Incidence of exogenous factors on the regeneration of *Pinus halepensis* after fire. *Coll. F.E.R.N., Giens. Ecologia Mediterranea*, XIII, 4 : 51-56, 1987 (en coll. avec M. BARBERO *et al.*).

1988

265 - Sur la découverte dans les Alpes maritimes italiennes du Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.). *Webbia*, 42 (I) : 49-55, 1988 (en coll. avec M. BARBERO et A. HAMMOUD).

266 - Carte de la végétation naturelle des états membres des Communautés européennes et du Conseil de l'Europe. *Off. Comm. Europ. Luxembourg*, Noirfalise Edit., pp. 76 + cartes, 1988.

267 - Contribution à l'étude des pelouses écorchées culminales du massif du Falakron. *Ann. Aristotelian University Thessalonique*, 11 : 21-26, 1988.

268 - La végétation du Keltepe (région de Karabük). *Ecologia Mediterranea*, XIIV, 1-2 : 150-154, 1987 (en coll. avec Y. AKMAN, M. BARBERO et T. EKIM).

269 - Caractères biophysiques foliaires du modèle sclérophylle en situation de stress hydrique. Le cas du Chêne vert. *5th Int. Conf. M.E.D.E.C.O.S.*, Montpellier, *Time scale and water stress, I.U.B.S., Paris* : 267-276, 1988 (1989), (en coll. avec C. BALDY, M. BARBERO et H. MADJIDIEH).

270 - Perturbations et incendies en région méditerranéenne française. *Homenaje a Pedro Montserrat, Inst. Pyren. de Ecologia, Jaca y Huesca* : 409-419, 1988 (1989) (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

271 - Esquisse phytogéographique de la végétation climacique potentielle des grandes îles méditerranéennes. *Bull. Ecol.*, 19, 2-3 : 121-127, 1988.

272 - Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de Pin de Salzmann en France. *Ecologia Mediterra-*

nea, XIV, 1-2 : 41-63, 1988 (en coll. avec M. BARBERO).

273 - Contribution à l'étude des groupements pré-forestiers et des matorrals rifains. *Ecologia Mediterranea*, XIV, 1-2 : 76-122, 1988 (en coll. avec M. BARBERO, A. BENABID, S. RIVAS-MARTINEZ et R. LOISEL).

274 - L'évolution du couvert forestier en région méditerranéenne humide et sub-humide en fonction des pratiques agricoles. Atelier sur l'agriculture et la transformation des terres dans le bassin méditerranéen. *S.C.O.P.E. Montpellier*, pp. 33, 1988 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

275 - Séquences secondaires et matorralisation. L'agriculture et la transformation des terres dans le bassin méditerranéen. *S.C.O.P.E. Montpellier*, pp. 26, 1988 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

1989

276 - La forêt méditerranéenne. *Courrier du C.N.R.S.*, 72 : 50-51, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

277 - Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bull. Ecol.*, 20, I : 7-14, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

278 - Echantillonnage, paramètres, hiérarchie, contraintes de l'information écologique en vue de la protection des espaces : l'exemple des zones Z.N.I.E.F.F. en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Les experts sont formels, Secrét. Etat Environnement*, pp. 28, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

279 - Contribution à l'étude phytosociologique des matorrals de Méditerranée orientale. *Lazaroa*, Madrid, II : 37-60, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

280 - Change and disturbance in forest ecosystems caused by human activity in the Western mediterranean basin. Forests of the world diversity and dynamics. *Studies in Plant Ecology*, Erik Sjögren Edit., 18 : 20-23, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

281 - Sclerophyllous *Quercus* forests of the mediterranean area : ecological and ethological significance. *Symp. «Ecology and evolution of the mediterranean vegetation and flora». Berlin, Bieldelder ökologische Beiträge*, 4 : 1-24, 1989 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

282 - Mise en place des structures de végétation circum-méditerranéennes naturelles. *Landscape Ecology, Proced. of the Man and Biosphere, Symposium XVI International Grasslands Congres* : 16-32, 1989.

283 - Zonation altitudinale des structures forestières de végétation en Californie méditerranéenne : Leur interprétation en fonction des méthodes utilisées sur le pourtour méditerranéen. *Ann. Sc. Forest.*, Elsevier Edit., 46 (3) : 233-250, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

284 - Altitudinal zoning of forests structures in California and around the mediterranean : a comparative study. *Symp. Ecology and evolution of the mediterranean vegetation and flora, Berlin, Bielfelder Okologische Beitrage*, 4 : 25-44, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

285 - Les formations à Genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa*, Madrid, 11 : 85-99, 1989 (en coll. avec M. BARBERO).

286 - Problèmes écologiques et économiques liés à l'introduction d'essences forestières en région méditerranéenne. *Les experts sont formels. Secrét. Etat Environnement*, pp. 24, 1989 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

287 - Recent plan invasion in the Circum-Mediterranean région. *In : Di CASTRI, HANSEN & DEBUSSCHE*, Edit. Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Bassin, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht : 51-60, 1989 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

288 - L'évolution du couvert forestier en région méditerranéenne, en fonction des déprises agricoles. L'agriculture et la transformation des terres dans le bassin méditerranéen. *S.C.O.P.E. Montpellier*, pp. 33, 1989 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

289 - Séquences secondaires et matorralisation. L'agriculture et la transformation des terres

dans le bassin méditerranéen. *S.C.O.P.E. Montpellier*, pp. 26, 1989 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

1990

290 - Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of mediterranean bassin. *Vegetatio*, 87 : 151-173, 1990 (en coll. avec M. BARBERO, G. BONIN et R. LOISEL).

291 - La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Soc. Linn. Provence*, 41 : 77-88, 1990 (en coll. avec M. BARBERO).

292 - Les reboisements en région méditerranéenne. Incidences biologiques et économiques. *Forêts Méditerranéennes*, XII, 2 : 103-114, 1990 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

293 - *Leucoium fabrei*, espèce nouvelle du flanc sud du Mont Ventoux. *Bull. Soc. Bot. France*, 137, *Let. Bot.*, I : 77-81 (en coll. avec B. GIRERD).

294 - Les forêts méditerranéennes, problèmes posés par leur signification historique, écologique, et leur conservation. *Acta Botanica Malacitana*, 15 : 145-178 (en coll. avec M. BARBERO).

1991

295 - Caractéristiques écologiques, dynamiques et structurales des populations naturelles de Sapins sur le pourtour méditerranéen. *Internat. Workshop*, EUR 13491 FR/EN, *Comm. Europ. Comm. Bruxelles* : 3-25 (en coll. avec M. BARBERO).

296 - La végétation des steppes, pelouses écorchées et à xérophytes épineux de l'Antitaurus dans la partie sud-ouest de l'Anatolie. *Phytocoenologia*, 19 (3) : 391-428 (en coll. avec Y. AKMAN, M. BARBERO, O. KETENOGLU et M. AYDOGLU).

297 - Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêts méditerranéennes*, XII, n° 3 : 194-215 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

298 - Sclerophyllous *Quercus* forests in the Eastern Mediterranean Area : Ethological significance. *Flora & Vegetatio Mundi*, IX : 189-198 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

299 - Successions and regenerating after clear-cutting in French Mediterranean forests. Terrestrial and Aquatic ecosystems perturbation and recovery. *Ravera eit., Ellis Horwood Lim.* : 237-247 (en coll. avec G. BONIN, M. BARBERO et R. LOISEL).

300 - Méditerranée : les incendies et l'évolution des forêts. *La Recherche*, n° 238 : 1154 (en coll. avec M. BARBERO et R. LOISEL).

TABLE DES MATIERES

Préface

Biogéographie, Biosystématique et Biologie des populations

M. BARBERO.- Méditerranée bioclimatologie, sclérophyllie, sylvigenèse..... 1

M. BARBERO, C. BAYET, A. HAMMOUD, C. LARACINE-PITTET et P. LEBRETON.-Diversité biologique du Genévrier commun, espèce collective flavoniquement polymorphe 13

N. GALLAND et C. FAVARGER.- *Thlaspi tineoi* Nyman et *T. granatense* Boiss. & Reut.: position systématique et valeur biogéographique de deux taxons ouest-méditerranéens au sein du complexe polyploïde *T. perfoliatum* L. (*Brassicaceae*) 41

R.S. DODD, Z. AFZAL-RAFII et A.B. POWER.- Biodiversity within natural populations of *Cupressus bakeri* (Goosenest Mountain, California) 51

B. FADY et M. ARBEZ.- Amplitude et structuration de la variabilité génétique du sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon) 59

P. Du MERLE et R. MAZET.- Dynamique intracyclique d'une population méditerranéenne de tordeuse verte du chêne, *Tortrix viridana* (Lepidoptera : Tortricidae) 73

R. VERLAQUE et J. CONTANDRIOPOULOS.- Analyse des variations chromosomiques en région méditerranéenne : Polyploïdie, différenciation et adaptation 93

Bioclimatologie et morphologie

C. BALDY.- Le climat de l'Olivier (*Olea europaea* L.) 113

J.-P. BARRY.- Le problème des divisions bioclimatique et floristique au Sahara. Note XIII. Flore et végétation du Zemmour el Abiod (Mauritanie) 123

S. BOTTEMA.- Notes on the history of the genus *Betula* in Turkey during the Late Quaternary 145

M. KESHET, A. DANIN et G. ORSHAN.- Distribution of ecomorphological types along environmental gradients in Israel : 1. Renewal bud location and leaf attributes 151

A. ELHAMROUNI.- Approche bioclimatique et biogéographique du Djebel Akhdar (Cyrénaïque, Lybie) 163

A. PONS, J.-L. De BEAULIEU, J. GUIOT et M. REILLE.- Vingt cinq ans de recherches en analyse pollinique 169

R.L. SPECHT, D.J. YATES, J.E.M. SOMMERVILLE et E.J. MOLL.- Foliage structure and shoot growth in heathlands in the mediterranean-type climate of southern Australia and South Africa 195

L. TESSIER et F. SERRE-BACHET.- Chênes caducifoliés en région méditerranéenne : relations cerne-climat 209

Phytogéographie méditerranéenne

Y. AKMAN.- Etude de la végétation steppique des montagnes d'Aydos situées au Nord-Ouest d'Ankara 223

S. DJEBAILI.- Syntaxonomie des groupements préforestiers et steppiques de l'Algérie aride 231

J. GAMISANS.- A propos de quelques groupements de pelouses halophiles de Corse .. 245

R. LOISEL, H. GOMILA et C. ROLANDO.- Déterminisme écologique de la diversité des pelouses dans la plaine de la Crau (France méridionale) 255

G. LONG.- Sur la distribution altitudinale de la végétation méditerranéenne : de la côte du Pacifique aux crêtes de la Sierra San Pedro Martir, Basse Californie, Mexique 269

F. LUCCHESE et S. PIGNATTI.- *Cynaro-Cichorietum pumili*, un exemple de diversité floristique exceptionnelle dans les environs de Rome 279

E.J. MOLL.- Mediterranean vegetation in the Cape province, South Africa : a review of recent concepts 291

P. OZENDA.- Sur les divisions phytoécologiques de l'Europe 299

M. REILLE.- Recherches pollenanalytiques dans l'extrémité orientale des pyrénées : données nouvelles, de la fin du Glaciaire à l'Actuel 317

S. RIVAS-MARTINEZ.- Sintaxonomía de la clase *Thero-Salicornietea* en Europa occidental 359

Méthodologie et applications

B. ABI-SALEH et S. SAFI.- Liban - La recherche phytoécologique : Premiers résultats et perspectives 365

N. AKRIMI.- Aptitudes pastorales de la végétation naturelle en zone aride tunisienne et possibilités de son amélioration 371

G. AUBERT.- Les teneurs en métaux lourds dans les sols naturels et les sols enrichis en résidus d'épuration urbaine du Sud de la France 383

J. BLONDEL.- Faunes, peuplements, populations : une perspective hiérarchique 395

G. BONIN et T. TATONI.- Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement 403

M. CHAIEB, C. FLORET, E. Le FLOC'H et R. PONTANIER.- Les graminées pérennes, un recours pour la réhabilitation des terres de parcours dégradés en zone aride tunisienne ? 415

H. LAVAL, P. LEVEAU, P. MARINVAL et J. MEDUS.- L'Olivier et sa culture en Provence. Données historiques, palynologiques et carpologiques 427

I. NAHAL.- Contribution du Professeur Pierre Quézel aux recherches sur la végétation de Syrie et du Liban 437

Liste chronologique des publications scientifiques de P. QUEZEL 441

EDITORIAL

Voici enfin le premier exemplaire d'***Ecologia Mediterranea*** dans sa nouvelle formule informatisée.

Un heureux concours de circonstances a voulu que ce renouveau corresponde au volume jubilaire dédié au professeur Pierre QUEZEL. Son extraordinaire culture scientifique et sa connaissance incomparable du monde végétal méditerranéen ont constitué la source d'inspiration où sont venus puiser tant de chercheurs ; elles demeurent un moteur pour l'équipe directoriale d'***Ecologia Mediterranea*** qui tient à lui exprimer sa reconnaissance au moment où il quitte la direction du Laboratoire au sein duquel il a fondé notre revue.

La mise sur pied de la nouvelle formule a quelque peu ralenti notre rythme de publication : ce volume XVI (1990) ne paraît qu'à l'extrême fin de 1991 en un fascicule spécial unique. Le volume suivant XVII (1991) est bouclé : il paraîtra au cours du premier trimestre 1992 sous forme d'un autre gros fascicule unique. Nous souhaitons ainsi rattraper un très ancien retard au cours de l'année prochaine avec la publication du volume XVIII (1992).

Cette remise en phase de la numérotation de notre revue avec le calendrier devra en faciliter la gestion et éviter bien des incompréhensions.

La ferme volonté de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et Paléoécologie (IMEP : URA CNRS 1152) de soutenir notre entreprise relève du projet de maintenir sur les bords de la Méditerranée un instrument de dialogue ouvert aux écologistes de cette vaste région et laissant encore une place aux langues latines à côté du véhicule de communication dominant qu'est devenu l'anglais.

Ce projet ne sera cependant possible que si nos fidèles lecteurs et auteurs continuent de nous envoyer des articles, de nous faire de la publicité et de maintenir leurs abonnements.

Nous souhaitons aussi ouvrir rapidement une rubrique d'analyses d'ouvrages et de Thèses relevant de l'écologie générale et méditerranéenne. Plus généralement toute information pouvant intéresser la communauté des écologistes pourra être répercutée par ***Ecologia Mediterranea***.

Nous vous remercions par avance pour votre aide.

L'équipe éditoriale

Avis aux auteurs désirant publier dans la revue

Ecologia Mediterranea

Généralités

Ecologia Mediterranea publie des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale, fondamentale ou appliquée, terrestre et limnique, en régions méditerranéennes. Les articles peuvent être rédigés, de préférence, en français ou en anglais, mais aussi en allemand, en espagnol ou en italien.

Ecologia Mediterranea est équipé d'un matériel informatique destiné à assurer la composition de la revue, tout en augmentant sa qualité et son homogénéité, permettant ainsi une parution plus rapide.

Ce matériel comporte d'une part un micro-ordinateur de la famille des **PC compatibles MS-DOS**, muni de deux lecteurs permettant de lire des disquettes de 3" 1/2 (de 720 Ko ou 1,4 Mo) et de 5" 1/4 (de 360 Ko ou 1,2 Mo) et, d'autre part, d'une imprimante Laser Postscript. Les logiciels utilisés sont «PageMaker» pour la composition et «Word5» pour le traitement de texte. Les textes saisis sous «MacIntosh» seront récupérés sous «MS-DOS».

Texte

Les articles proposés doivent être envoyés, en **triple** exemplaires, dactylographiés en double interligne, en format A4, au Secrétariat général de la revue, accompagnés de la disquette contenant le texte **déjà informatisé**. Les articles doivent être **complets** : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumé et abstract (au minimum), mots clés, texte, conclusion, bibliographie, figures et tableaux, afin d'être soumis au Comité de lecture avant confirmation de leur acceptation. Les tableaux numériques, les tableaux phytosociologiques et, si possible les graphiques, seront inclus dans le texte informatisé. N'envoyez les figures originales qu'après acceptation de l'article. Les disquettes seront renvoyées.

Les articles comportant plus de 20 pages seront acceptés dans la mesure des possibilités. Les vingt premières pages des articles (incluant tableaux et figures) seront éditées à titre gracieux. Les pages excédentaires seront facturées. Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. A la demande, des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus : ils seront facturés.

Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte **corrigé imprimé** (en un exemplaire) et **informatisé**. Ils devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé (pour contrôle) et le texte informatisé. Les figures et les photographies **originales** seront jointes à l'envoi. La disquette et les documents associés doivent parvenir dans les meilleurs délais au Secrétariat de la revue.

Résumé et mots-clés

Le résumé doit comporter 100 à 150 mots au maximum. Le nombre de mots-clés est limité à 5, dans la langue des résumés.

Auteurs et Adresses

L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Chaque adresse doit être complète et comportera le numéro de téléphone ou de télécopie (fax), pour faciliter les communications avec l'auteur principal. Dans le cas où une publication est le fait de plusieurs auteurs, lors du premier envoi, l'auteur devra préciser la personne à qui doit être retourné l'article, après lecture.

Bibliographie

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues peuvent être utilisées.

Conventions

Sur le plan de la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes, de taper le texte «au kilomètre», en respectant les conventions ci-dessous. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

Principaux titres et numérotation

Introduction, Matériel et méthodes, Résultats, Conclusion et Bibliographie seront centrés pour faciliter la lecture : ils ne seront pas numérotés. Pour numéroter les sous-chapitres, éviter les lettres.

Abréviations

Les abréviations sont à proscrire, sauf les plus courantes. En tout état de cause, l'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition.

Citations et renvois appelés dans le texte

Les mots «figures» et «tableaux» annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. *Exemples :* ... sur la figure 3. ... comme le montre la carte (figure 3). Ne pas écrire : «voir figure 3», ni «cf. fig. 3». Pour les citations, suivre ces exemples : «ainsi que le dit DUPONT (1962)» ou, dès qu'il y a plus d'un auteur, «(DUPONT *et al.*, 1962)». La page de la citation n'est mentionnée que dans le cas où elle correspond à une citation entre guillemets.

Mots latins

Les mots latins doivent être mis en *italiques* afin de les distinguer du reste du texte (*et al.*, *a priori*, *stricto sensu*, *etc.*), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux (*Quercus toza* et *Q. pubescens*). Pour les plantes une seule majuscule sur le nom de genre, l'épithète reste en minuscules. Pour distinguer un nom d'espèce d'un groupement végétal en latin, il peut être utile de différencier la typographie de ce dernier par des lettres grasses.

Unités et symboles

Les unités de mesure et les symboles ne sont jamais suivis d'un point. *Exemples* : «10 °C, 100 mm, 10 s, 2 500 m, 50 FF, 50 %».

Typographie

En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Pour associer l'unité de mesure à sa valeur, utilisez l'»espace insécable» plutôt que la barre d'espacement pour éviter que, lors de la justification, la valeur ne se trouve en fin de ligne et son unité en début de la ligne suivante. De même, pour les doubles ponctuations (: ; ! ?), les faire précéder d'un espace insécable. Les ponctuations simples (, .) ne sont pas précédées d'un espace. Par contre, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. Les (parenthèses), les [crochets], les {accolades} et les «guillemets» doivent être accolés aux mots qu'ils enserrent. Le tiret «-» marquant un sous-alinéa sera avantageusement suivi d'un espace «insécable» de façon que le mot qui suit le tiret ne soit séparé que d'un seul espace.

Figures et tableaux

Les figures rassemblent tout ce qui est dessin ou photographies ; les tableaux, tout ce qui peut être écrit avec une machine à écrire. Les figures et tableaux, doivent être remis **prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (format 15 x 22 cm au maximum)**. Les caractères utilisés doivent avoir au minimum un millimètre de hauteur tout en restant lisibles (caractères de qualité professionnelle, non manuscrits). Les figures qui ne se prêtent pas à la reproduction seront retournées. Tous les documents (figures et tableaux) devant être insérés dans le texte doivent être annoncés et numérotés dans l'ordre croissant : ils doivent comporter une légende (éviter les formules vagues telles que «pour les explications, voir dans le texte»). Les titres des figures seront inscrits là où l'auteur veut les faire apparaître, en tenant compte de la place qu'elles occuperont. En ce qui concerne les tableaux phytosociologiques, il est indispensable d'indiquer par des points les relevés où la plante ne figure pas, de façon à en permettre l'observation dans les différents relevés où elle se trouve. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou !) pour marquer les colonnes.

Les propositions de publication d'articles doivent être adressées au **Secrétaire général.**

PRONTO OFFSET
(91) 48.61.84 — 22, Chemin Saint-Jean-du-Désert
13005 MARSEILLE

Dépôt légal 1er Trim. 1992