

ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XVIII 1992

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, IMEP (case 461)
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 20

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 20
Fax : 91 28 86 68

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

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 Politecnica, 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 Boumediene, 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 Aplicacions Forestals, 08193 Bellaterra (Barcelona), Espagne.
- TAYLOR, H.C., Botanical Research Unit, PO Box 471, 76000 Stellenbosch, République Sud-Africaine.
- VAN DEN MAAREL, E., Växibiologiska 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 1991 (Tome XVII)	France 450 F
Abonnement 1992 (Tome XVIII) Etranger 500 F

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 de :

Régisseur d'avances de l'U.D.E.S.A.M.

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

Hommage à Françoise SERRE-BACHET (1940-1992)



Le 29 Novembre 1992, au terme d'une brève dépression dont aucun de ses proches n'a mesuré la gravité, Mme Françoise SERRE-BACHET, durement éprouvée par deux fois dans sa vie privée, a mis fin à ses jours.

Pour avoir travaillé auprès d'elle, l'un au début de sa carrière, l'autre dans les récentes années, nous voulons témoigner des exceptionnelles qualités qui marquaient notre très affectonnée et regrettée Collègue.

D'humeur toujours égale, Françoise était l'élément permanent d'équilibre des groupes dans lesquels elle a vécu : son accueil simple, direct et souriant était l'expression spontanée d'une grande ouverture aux autres et d'un dévouement sans failles à tous, que ses familiers ont éprouvés d'une manière ou d'une autre. Sa tranquille franchise, quelquefois pugnace, s'alliait efficacement à une grande modestie.

Se faisant une haute idée - peut-être trop absolue - des exigences du métier de chercheur, elle a toujours consacré à son travail scientifique - tout particulièrement à l'encadrement des jeunes - un temps et une attention hors du commun.

Remarquée par ses maîtres au cours de ses études supérieures à Montpellier, elle se destinait à l'agrégation des sciences naturelles et à l'enseignement secondaire - dans une ligne familiale déjà tracée - lorsque l'originalité de son travail de D.E.S. - le premier consacré en France aux relations entre cernes ligneux et variations annuelles du climat - conduisit Louis Emberger à la proposer au concours du C.N.R.S., qui la recruta comme stagiaire de recherche en 1965.

Peu après, elle entreprenait sa thèse d'état à Marseille, dans le Laboratoire de Botanique historique et Palynologie, dont l'axe principal est la connaissance écologique du passé. Toute utilisation paléoclimatique des cernes impliquant d'abord une connaissance aussi parfaite que possible des relations cernes-climat, Françoise SERRE s'était attachée, par des prélèvements fréquents de cambium et de très nombreuses mesures des pousses terminales et des aiguilles sur une population de Pin d'Alep d'âges variés, à préciser les paramètres essentiels de la croissance radiale (âge des arbres, climat de l'année précédente, intervention du calendrier météorologique et des valeurs des températures et des précipitations contemporaines de l'édification du cerne), et ses corrélations avec la croissance en longueur des pousses et des aiguilles.

Prenant conscience que la connaissance des relations actuelles cernes-climat ne peuvent conduire à une reconstruction du climat passé relativement complète que dans la mesure où des essences aux exigences variées - et plus ou moins complémentaires - sont mises en oeuvre, Françoise SERRE a diversifié ses recherches au lendemain de sa thèse. D'autres conifères (sapin, pin sylvestre, cèdre) et des feuillus (chênes) furent ainsi exploités par sa recherche personnelle, mais aussi, dans le cadre de programmes nationaux et internationaux, avec des collaborations variées et, très précocement, en association avec des étudiants de D.E.A et des doctorants.

Bien qu'ayant assuré, dès la fin de sa thèse, une excellente symbiose avec le laboratoire phare de H.C. FRITTS, à Tucson, Françoise SERRE-BACHET a eu rapidement le souci d'une autonomie minimale. C'est ainsi qu'elle a provoqué la venue auprès d'elle de Joël GUIOT, jeune docteur de l'Université Catholique de Louvain-La-Neuve, qui renouvelait les traitements des données quantitatives séquentielles, et de celui d'entre nous

qui, l'un des premiers, lui a dû son initiation à la dendroclimatologie.

C'est ainsi que septembre 1974 a marqué le début d'une association ponctuée par le rythme des travaux, des enseignements, des participations aux congrès, des voyages d'études. En tant qu'enseignante, son extrême honnêteté scientifique, son souci de la précision, ses qualités de patience et d'écoute faisaient de Françoise une merveilleuse pédagogue. La dendrochronologie et ses deux champs d'application, dendroclimatologie et dendroécologie, lui doivent de nombreux chercheurs qui exercent maintenant en France, en Italie, en Grèce, en Syrie, au Maroc, en Tunisie. Deux de ses élèves ont été recrutés par le C.N.R.S. Aux nombreuses publications cosignées, il faudrait par ailleurs ajouter toutes celles auxquelles elle apportait une contribution anonyme par des lectures méticuleuses, des critiques constructives. Aux thèses qu'elle a dirigées il faudrait également adjoindre celles auxquelles elle a contribué très anonymement tant elle a su se rendre disponible à toutes les sollicitations. Sachant faire partager ses enthousiasmes, elle a su également sensibiliser les archéologues à la complexité et à la richesse du matériau bois qu'ils peuvent être amenés à exploiter. Sa participation à l'exposition «Les veines du temps», organisée cet été à Autun, lui aura permis d'atteindre encore un plus large public.

Ses charges d'enseignement, qu'elle assurait au-delà de toute obligation, ne l'ont pas empêchée de poursuivre ses activités de recherche qui se sont diversifiées à la fois au niveau des approches conceptuelles et des aires géographiques.

La quête de longues chronologies l'a conduite à prospecter dans différentes montagnes, des Alpes du nord et du sud aux montagnes de la Calabre en passant par le Mt Ventoux. Françoise SERRE-BACHET a ainsi construit, seule ou avec ses élèves, quelques chronologies d'arbres vivants qui sont parmi les plus longues d'Europe. La série millénaire des mélèzes de la vallée des Merveilles et celle des Pins leucodermis de Calabre (800 ans) en sont les exemples les plus représentatifs. L'ensemble de ces données constitue la base de la plupart des reconstitutions climatiques de températures mensuelles effectuées dans les régions méditerranéenne et sud-alpine et portant sur le dernier millénaire. C'est également à partir de ce corpus de données qu'a été établie la première reconstitution de précipitations en région méditerranéenne. Ces travaux trouvent leur consécration dans la monographie internationale «Climate since A.D. 1500». Le sort veut qu'elle nous quitte au moment où cet

axe de recherche constitue une des préoccupations majeure des grands programmes de paléoclimatologie. Il faut ici lui rendre hommage pour le rôle de pionnier qu'elle a joué dans ce domaine. Toute l'équipe de recherche de Marseille lui est d'ailleurs redevable d'avoir su prendre conscience très tôt de l'importance du traitement des données dans les approches modernes de l'écologie et de la paléocécologie et de s'être mobilisée pour obtenir le recrutement d'un spécialiste de ce type de traitements.

Sa formation d'écologie ne lui a cependant pas fait perdre de vue les problèmes que peut poser l'interprétation du signal climatique enregistré par l'arbre. Parallèlement à l'approche paléoclimatologique, elle a impulsé avec ses élèves toute une série de travaux où l'analyse des relations cerne-climat est utilisée comme outil de caractérisation du comportement des principales essences forestières. Une partie de ces études a été à l'origine de thèses effectuées sous sa direction ou avec sa contribution discrète, voire anonyme. Cette approche dendroécologique a été consacrée en 1986 lors du premier symposium «Ecological aspects of tree-ring analysis» et dans l'ouvrage collectif «Methods of tree-ring analysis, applications in environmental sciences».

C'est dans la même optique écologique qu'elle s'est attachée à résoudre, avec l'aide de son époux, physicien, les problèmes techniques posés par l'étude *in situ* de la croissance radiale et l'enregistrement des variations intraannuelles de l'accroissement du cerne, travail considérable dont elle ne recueillera pas les fruits.

Ainsi, dans le domaine dendroécologique, les travaux de Françoise SERRE-BACHET et de ses élèves ont abouti à une vue synthétique des problèmes liés à l'analyse des relations cerne-climat. Toutes les approches possibles (suivi du fonctionnement cambial, traitement des séries de cernes, calcul de la relation cerne-climat, suivi en continu de la croissance radiale, analyse densitométrique) ont été explorées dans ses travaux. L'oeuvre n'est pas achevée, mais les voies sont tracées et nous lui en sommes redevables.

Nous ressentons l'impérieux besoin, dépassant l'aride exposé de ses travaux, d'évoquer les qualités humaines de Françoise, certes perceptibles à tous ceux qui l'ont connue et fréquentée, mais qui nous ont été encore plus sensibles au cours de campagnes de terrain ou de voyages un peu exceptionnels. C'est ainsi que deux ateliers aux Etats-Unis, des chantiers de prélèvements au Ventoux et en Vanoise, des tournées en Algérie et, récemment encore, en Grèce, nous ont valu,

grâce à une moindre pression des préoccupations scientifiques, de mieux apprécier, par delà sa réserve habituelle, la chaleur et l'éminente délicatesse de ses sentiments d'amitié.

Tous ceux qui l'ont côtoyée, régulièrement à Marseille ou plus occasionnellement lors de réunions scientifiques, garderont de Françoise SERRE-BACHET le souvenir vivace d'une personnalité tranquille de générosité et de droiture.

BIBLIOGRAPHIE

- SERRE F. (1964) : Une nouvelle méthode d'interdatation des anneaux ligneux. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **259**, 3603-3606.
- SERRE F. (1964) : «Recherches préliminaires sur le déterminisme des variations des anneaux ligneux chez *Pinus halepensis* Mill.» D.E.S., juin 1964
- SERRE F., LUCK H.B. et PONS A. (1966) : Premières recherches sur les relations entre les variations des anneaux ligneux chez *Pinus halepensis* Mill. et les variations annuelles du climat. *Oecol. Plant.*, **1**, 117-136.
- BOREL L. et SERRE F. (1969) : Phytosociologie et analyse des cernes ligneux : l'exemple de trois forêts du Haut Var (France). *Oecol. Plant.*, **4**, 155-176.
- SERRE F. (1969) : Variations de l'épaisseur des anneaux ligneux chez le *Thuya* de Barbarie *Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters et climat en Tunisie. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **42**, 193-204.
- LUCK H.B., VIDAL B., ANS B. et SERRE F. (1970) : A propos d'un modèle de la croissance en épaisseur des cernes. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **270**, 1996-1999.
- SERRE F. (1973) : Contribution à l'étude dendroclimatologique du Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Thèse Doctorat d'Etat, Marseille, 244 p., 30 fig., 18 tabl. h.t.
- SERRE F. (1974) : A propos des arbres les plus hauts, les plus gros et les plus vieux du monde. *Bull. Soc. Linn. Provence*, **27**, 95-108.
- SERRE F. (1976) : Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). I Méthodes utilisées. L'activité cambiale et le climat. *Oecol. plant.*, **11** (3), 143-171.

- SERRE F. (1976) : Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). III L'allongement des pousses et des aiguilles et le climat. Discussion générale. *Oecol. plant.*, **11** (3), 201-224.
- SERRE F. (1977) : A factor analysis of correspondences applied to ring-widths. *Tree-ring Bulletin*, **37**, 21-31.
- SERRE F. (1977) : Le Pin de nos collines. Connaître le Lubéron, *Lubéron Nature*, Cahier n°4, 73-93.
- SERRE F. (1978) : The dendroecological value of the european larch (*Larix decidua* Mill.) in the French maritime Alps. *Tree-ring Bull.*, **38**, 25-34.
- CHALABI M.N. et SERRE F., (1979) : Analyse dendroclimatologique de deux stations syriennes de *Quercus cerris* ssp. *pseudocerris*. *Ecol. Medit.*, **7** (1), 3-21.
- SERRE-BACHET F., (1979) : Résultats dendroclimatologiques pour les Alpes méridionales françaises. Colloque International du C. N. E. S. : «Evolution des atmosphères planétaires climatologie de la terre». Nice, 1978. C.N.E.S., (ed.) Toulouse, 381-385.
- SERRE-BACHET F., (1980) : Schéma de la ramification du Pin d'Alep. *Bull. Soc. Bot. fr.*, **127**, 41-45.
- SERRE-BACHET F., (1980) : De l'utilité du relevé des caractéristiques des cerne ou skeleton plot en dendrochronologie. XXe Symposium d'Archéométrie, Paris, 26-29 mars 1980, *Revue d'Archéométrie*, **4**, 21-24.
- MUNAUT A. V., SERRE-BACHET F., (1982) : The mediterranean area in «Climate from tree-rings», Proceedings of the Second International Workshop on global dendroclimatology, Norwich, 1980. M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher & V.C. LaMarche Jr (eds) Cambridge University Press, 151-155.
- 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.*, **8** (3), 167-183.
- GUIOT J., TESSIER L. et SERRE-BACHET F., (1982) : Application de la modélisation ARMA en dendroclimatologie. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **294**, sér. III, 133-136.
- TESSIER L., PONS A. et SERRE-BACHET F. (1982) : Analyse dendroclimatologique comparée de quelques populations de chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd) de la Drôme et du Var. *Ecol. Medit.*, **8** (4), 117-130.
- SERRE-BACHET F., TESSIER L. et GUIBAL F., (1983) : Enregistrement des variations climatiques dans l'accroissement annuel en diamètre du tronc des arbres forestiers. Actes de la conférence «Climat méditerranéen et ressources», Marseille», septembre 1983, *La Météorologie*, Ed. Spéciale. Décembre 1985. 8p.
- SERRE-BACHET F., (1985) : La dendrochronologie dans le bassin méditerranéen. *Dendrochronologia*, **3**, 77-92.
- SERRE-BACHET F., (1985) : Une chronologie pluriséculaire du sud de l'Italie. *Dendrochronologia*, **3**, 45-65.
- SERRE-BACHET F., (1985) : «Dendroclimatologie». *Encyclopedia Universalis*. Thesaurus. nouvelle édition , 827.
- SERRE-BACHET F., (1986) : Une chronologie maîtresse du sapin (*Abies alba* Mill.) du Mont Ventoux (France). *Dendrochronologia*, **4**, 87-96.
- SERRE-BACHET F., (1986) : La pollution fluorée et la croissance annuelle des arbres. Convegno «Dendrochronologia e moria del bosco in Europa». Verona, 10 ottobre 1986. Istituto italiano di dendrochronologia et Index s.p. a. publ. Verona. 33-45.
- GUIBAL F. et SERRE-BACHET F., (1987) : Projet d'analyse dendrochronologique des bois mis à nu sur le chantier du port gallo-romain de Telo Martius. *Annales de la Société des Sciences Naturelles et d'Archéologie de Toulon et du Var*. **39** (fasc.4), 77-79.
- ALLOUI A. et 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.*, **13** (3), 56-73.
- SERRE-BACHET F., (1987) : Dendrochronology at Marseille, France. Proceedings of the Task Force Meeting on «Methodology of dendrochronology : East-West approaches», Krakow, Poland. 2-6 juin 1986, L.A. Kairiukstis, Z. Bernardz and E. Feliksik (eds), 177-186.

- SERRE-BACHET F., (1987) : Tree-growth, ARMA modelling and pollution. Proceedings of the International Symposium on Ecological Aspects of Tree-Ring Analysis. 17-21 august 1986. Palisades, New-York, G.C. Jacoby and J.W. Hornbeck (eds.), *CO2*, 591-598.
- SERRE-BACHET F. and GUIOT J., (1987) : Summer temperature changes from tree-rings in the mediterranean area during the last 800 years. «*Abrupt climatic changes. Evidence and Implications*», W.H. Berger and L.D. Labeyrie (eds), D. Reidel Pub. Co., 89-97.
- SERRE-BACHET F., TESSIER L. et LORIS K., (1987) : Mise en place et signification du cerne. Première conférence européenne sur le bois et l'archéologie. Louvain-La-Neuve, 2-3 Octobre 1987, *PACT revue*. **20**, 13-23.
- TESSIER L. et SERRE-BACHET F. (1987) : Valeur des relations cerne-climat établies par la fonction de réponse. Résumé, *Bulletin de l'IAWA*.
- SERRE-BACHET F., TESSIER L., GUIOT J. et GADBIN C. (1988) : Annual rainfall reconstructions from tree-ring width in the mediterranean area. European Geophysical Society, XIII General Assembly of EGS, Bologna, Italie, 21-25 mars 1988. *Annals geophysicae*, Special issue, 87.
- GADBIN C., GUIOT J., TESSIER L. et SERRE-BACHET F., (1988) : Croissance radiale de quelques résineux et feuillus en réponse aux précipitations mensuelles en milieu méditerranéen. «*Time-scales and water stress*», *Proc. Vth Int. Conf. on mediterranean ecosystems*. F. Di Castri, Ch. Floret, S. Rambal and J. Roy, (eds.), I.U.B.S. publ., Paris, 401-414.
- SERRE-BACHET F., (1988) : La reconstruction climatique à partir de la dendroclimatologie. Actes du Colloque d'Aix en Provence, juin 1988, *Pub. Ass. intern. Climatologie*, **1**, . A. Douguedroit (ed.) 225-233.
- TESSIER L., GUIOT J., GADBIN C. et SERRE-BACHET F. (1988) : Significance of annual reconstruction from tree-rings. European Geophysical Society, XIII General Assembly of EGS, Bologna, Italie, 21-25 mars 1988. *Annals geophysicae*, Special issue, 87-88.
- GUIOT J., TESSIER L., GUIBAL F., TILL C., GADBIN C. et SERRE-BACHET F. (1988) : Annual temperature changes reconstructed in W-Europe and NW-Africa back to A.D. 1100. *Annals geophysicae*, 1988 - Special issue, 85.
- TESSIER L., SERRE-BACHET F. et GUIOT J., (1988) : Mise en évidence des effets de la pollution fluorée sur la croissance en diamètre des arbres dans les Alpes françaises (Savoie). Convegno «*Transporto transfrontaliero di inquinanti atmosferici e stato dell'ambiente in zona alpina*». Univ. di Padova, Riassunti. Bressanone, 27-28 octobre 1988. Résumé, 3 p.
- SERRE-BACHET F. et TESSIER L. (1989) : Response function analysis for ecological study. «*Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences*». E.R. Cooks and L.A. Kairiukstis (eds.), Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, 394 p., 247-258.
- SCHWEINGRUBER F.H., ECKSTEIN D., SERRE-BACHET F. and BRÄKER O.U. (1990) : Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia* **8**, 9-38.
- TESSIER L., SERRE-BACHET F. and GUIOT J. (1990) : Pollution fluorée et croissance radiale des conifères en Maurienne (Savoie, France). *Ann. Sci. For.* **47**, 309-323.
- TESSIER L. et SERRE-BACHET F. (1990) : Chênes caducifoliés en région méditerranéenne : relations cerne-climat. *Ecol. Medit.* **16**, 209-221.
- SERRE-BACHET F., GUIOT J. et TESSIER L. (1990) : Recherche des possibilités de reconstructions climatiques à partir de l'épaisseur des cernes du bois pour le Nord-Est de l'Italie. Contrat associatif CEE/CNR «*Reconstruction of past mediterranean climate in the historical period*», décembre 1990, 20 p.
- SERRE-BACHET F., MARTINELLI N., PIGNATELLI O., GUIOT J. et TESSIER L. (1991) : Evolution des températures du Nord-Est de l'Italie depuis 1500 A.D.. Reconstruction d'après les cernes des arbres. *Dendrochronologia* **9**, 213-229.
- SERRE-BACHET F. (1991) : Tree-rings in the mediterranean area. «*Evaluation of climate proxy data in relation to European Holocene*», *Paleoclimatologie*, vol., 6, Akademie der Wissen. und der Lit. Mainz Gustav Fischer Verlag, 133-147.
- SERRE-BACHET F., GUIOT J., MARTINELLI N., Pignatelli O., TESSIER L. (1991) : Ricostruzione del clima dell'Italia nord-orientale dal 1500 d.C. Giornate di studio «*Ricostruzione del clima del passato: una base per delineare nuovi scenari*». Roma, 18-19 Giugno 1991.

- SERRE-BACHET F. (1991) : Les enseignements écologiques de la variation de l'épaisseur du cerne chez le pin d'Alep. *Forêt Méditerranéenne* **13**, n°3.
- BECKER M. et SERRE-BACHET F. (1991) : Modification de la productivité des peuplements forestiers en réponse aux changements de l'environnement, «*Les recherches en France sur les écosystèmes forestiers. Actualités et perspectives*». Version août 1991, G. Landmann (ed) Fiche **19**.
- SERRE-BACHET F. et BECKER M. (1991) : Dendroécologie (dendrochronologie, dendroclimatologie, dendrochimie), «*Les recherches en France sur les écosystèmes forestiers. Actualités et perspectives*». Ministère de l'Agriculture et de la Forêt, Fiche **45**.
- SERRE-BACHET F. (1992) : Annual temperature reconstructions for the mediterranean area (1700-1979). International Dendrochronological Symposium, Ystad 1990. *Lundqua Report «Tree rings and environment*». Vol. **26**, 293-297.
- TESSIER L., SERRE-BACHET, F. and GUIOT, J. (1992) : Fluoride pollution and radial growth of conifers in Maurienne (Savoie-France). International Dendrochronological Symposium, Ystad 1990, in *Lundqua Report «Tree-rings and Environment*». Vol **26**, 318-323.
- SERRE-BACHET F., GUIOT J. and TESSIER L. (1992) : Climate since A.D. 1500. Dendroclimatic evidence from southwestern Europe and northwestern Africa. *Climate since A.D. 1500*. R.S. Bradley, P.D. Jones (eds), Routledge, London & New York, 349-365.
- SERRE-BACHET F., GUIOT J. et TESSIER L. (1992) : La dendroclimatologie, pour une histoire du climat. «*Les veines du temps - Lectures de bois en Bourgogne*», 93-116.
- SAFAR W., SERRE-BACHET F. et TESSIER L. (1992) : Les plus vieux pins d'Alep vivants connus. *Dendrochronologia* **10** (sous presse).
- TESSIER, L., NOLA, P. and SERRE-BACHET, F. (1992) : Tree ring to climate relationships for deciduous oaks in Mediterranean area. *New Phytol.* (sous presse).
- SERRE-BACHET F. (1992) : Approaches to climatic variations during the historical era. A few examples. «*Societies and climate. A climatological prospective*» Yoshino M., Domrös M., Douguedroit A., Paszynski J. (eds) (sous presse).
- SERRE-BACHET F. (1992) : Middle ages temperature reconstructions in Europe. A focus on northeastern Italy. Proceedings of the workshops on the Medieval Warm Period, Tucson Arizona, Nov. 5 - 8 1991. S. H. Schneider (eds). *Climatic change*, special issue (sous presse).
-

Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in mediterranean species of Portugal

Otilia Alves CORREIA*, Ana Cristina MARTINS*,
and Fernando Mangas CATARINO*

ABSTRACT

The phenology of two types of plants growing in a mediterranean-type climate with a clear Atlantic influence was investigated. The types correspond to two different successional stages in garrigue and maquis formations in Serra da Arrábida. For the earlier successional stages, four species of *Cistus* as obligatory seeders were studied: *C. salvifolius*, *C. albidus*, *C. monspeliensis* and *C. ladanifer*; for later successional stages a sclerophyll evergreen was studied - *Pistacia lentiscus*. The observations, carried out at different stages of the annual cycle allowed both the characterization of growth patterns and a better understanding of the adaptive value of survival strategies in both types of plants.

Differences in phenology, such as seasonal changes in shoot elongation, mean number of leaves per shoot and leaf survival were analyzed. The *Cistus* spp. studied were similar in their growth, flowering and fruiting phenology, showing a long period of leaf emergence. Their leaves were short-lived and appeared in early fall. On the other hand, *P. lentiscus* showed a flush-type leaf emergence and an almost simultaneous leaf fall. Its leaves appeared earlier in spring and lived longer. Fruit maturation in *Cistus* occurred immediately after flowering, while in *P. lentiscus* it happened in the following winter. *P. lentiscus* showed lower leaf nitrogen contents than *Cistus* species, with minimum values in winter, when *Cistus* species had the highest concentrations of this nutrient.

KEY WORDS : *Cistus* spp., *Pistacia lentiscus*, phenology, evergreen, summer deciduous, foliar nitrogen content

RESUME

Les auteurs ont étudié la phénologie de deux types de plantes se développant sous climat méditerranéen à influence atlantique.

Les espèces choisies appartiennent à deux successions différentes de la garrigue et du maquis de la Serra da Arrábida. Correspondant aux premières étapes de la succession, quatre espèces de *Cistus*, qui se propagent obligatoirement par semences, ont été observées : *C. salvifolius*, *C. albidus*, *C. monspeliensis* et *C. ladanifer*; représentant les étapes plus avancées de la succession, *P. lentiscus*, une espèce sclérophile sempervirente, a été étudiée. Les observations effectuées au cours de l'année ont permis de caractériser les modèles de croissance des espèces étudiées et à mieux comprendre la valeur adaptative de leurs stratégies de survie.

Des différences phénologiques, comme les modifications saisonnières de la croissance des branches, la quantité de feuilles produites par branche, et la mortalité foliaire ont été analysées. Les espèces de *Cistus* se montrèrent assez similaires par rapport à la croissance et à la production de fleurs et de fruits, présentant une période longue d'émergence foliaire. Leurs feuilles, de vie courte, apparaissent au début de l'automne.

Par contre, *P. lentiscus* a montré une émergence foliaire soudaine, presque simultanée avec l'abscission des feuilles anciennes. Ses feuilles durent plus longtemps et apparaissent au printemps. La maturation des fruits chez les *Cistus* s'effectue immédiatement après la floraison, tandis que les fruits de *P. lentiscus* mûrissent seulement pendant l'hiver suivant. Les feuilles de *P. lentiscus* sont plus pauvres en azote que celles des *Cistus* spp., et présentent les concentrations plus basses en hiver, quand les *Cistus* montrent les plus hautes teneurs en azote.

MOTS-CLES : *Cistus* spp., *Pistacia lentiscus*, phénologie, espèces sempervirentes, espèces à abscission estivale, teneur foliaire en azote

* Departamento de Biologia Vegetal. Faculdade de Ciências.
Campo Grande, Bloco C2, 1700 Lisboa. Portugal.
Tel(01)7573141, Telex 65869 FCULIS Telefax (01)7597716

INTRODUCTION

Comparison of phenological behaviour of plants in different sites and continents in relation to the length and intensity of the drought and cold periods is very important, since the intensity of these stress periods varies considerably between sites as well as between continents. The phenological events can reflect differences in adaptive strategies of a species and the way in which it exploits favourable periods in order to gain carbon and allocate photosynthetic products for growth and reproduction. Many factors, such as temperature, soil conditions, genetical differences, age, herbivory, and below-ground competition, may affect shoot elongation, branching and leaf survivorship in natural forests.

Several phenological studies have been undertaken in mediterranean-type ecosystems from different parts of the world (MOONEY *et al.*, 1974; MOONEY & KUMMEROW, 1981; KUMMEROW *et al.*, 1981; MONTENEGRO *et al.*, 1979, 1987; ARIANOUTSOU & DIAMANTOPOULOS, 1985; MOLL, 1987). In all these studies, the phenological changes either of evergreen sclerophylls or of drought-deciduous species, have been found to change characteristically in response to seasonal environmental events in the native habitats. Phenological studies on native Portuguese mediterranean vegetation are, however, scarce (PEREIRA *et al.*, 1987).

The aim of the present study was to characterize the seasonal cycle of species and to find out where and when each part of the plant, *e.g.* leaf, branch, flowers, originates and starts developing, for how long it grows, and what happens to it when growth stops. For this purpose we compare the phenological characteristics of two types of plants with different strategies, evergreen and summer semi-deciduous shrubs. These two types correspond to different successional stages of the vegetation in garrigue and maquis formations in Serra da Arrábida, with the evergreen species being more frequently found at more mesic and less disturbed sites. For one type, associated with earlier successional stages and/or conditions of relative infertility, four species of *Cistus* were chosen: *C. salvifolius*, *C. albidus*, *C. monspeliensis* and *C. ladanifer*. For the other type, which usually corresponds to later successional stages, a sclerophyll dioecious species, *Pistacia lentiscus*, was studied.

MATERIALS AND METHODS

Description of the research site

The study was conducted in central Portugal, Serra da Arrábida (Jaspe - 38° 27' 34" N; 9° 0' 20" W, elevation 270 m), in a mixed sclerophyll scrub, 20 to 30 years old, on a south facing slope.

Silt predominates in the soil (57%), while clay and sand contents are 28% and 15% respectively (silty-clay-loam). In comparison to other mixed-evergreen communities, phosphorus levels are very low (0,003%), and comparable to those found in similar ecosystems of South Africa and Australia (DI CASTRI, 1981); on the other hand, nitrogen concentration is higher than that found in those systems, but similar to the ones observed for Montpellier garrigues, which is 0.15% to 0,50% (SPECHT, 1969).

Detailed descriptions of the vegetation of this region are available in CATARINO *et al.*, (1982) and CORREIA (1988). The plant community at the study site consists of evergreen sclerophyllous and drought-semideciduous shrubs, dominated by *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Arbutus unedo*, *Phillyrea latifolia*, *Phillyrea angustifolia* and *Rosmarinus officinalis*, as well as some *Cistaceae* (*C. salvifolius*, *C. monspeliensis*, *C. albidus* and *C. ladanifer*). In close proximity other species such as *Olea europaea*, *Juniperus phoenicea*, *Ceratonia siliqua*, *Quercus rotundifolia* and *Quercus faginea* may occur. The first species are the most typical components of the thermophilic plant community known as *Oleo-Ceratonion* which can be found in very xeric zones. The occurrence of all these species of different associations suggests that Jaspe has intermediate climatic characteristics or that it is a successional stage in evolution.

In order to compare the climatic conditions during this study (1981-1984) with the normal climatic variation (average of 30 years, 1951-1980) we used a simplified convention of the clima-diagram (WALTER & LIETH, 1960-1967) (figure 1). The data presented were obtained from a meteorological station located in Lisbon, about 50 km from the site and with a similar climate corresponding to sub-humid bioclimate/hot variant (CATARINO *et al.*, 1982; CORREIA, 1988).

The seasonal pattern of temperature and precipitation is typically mediterranean, moderated by a maritime influence. While 1982 and 1984 were extremely dry years, 1983 was one of the wettest recorded, also presenting the

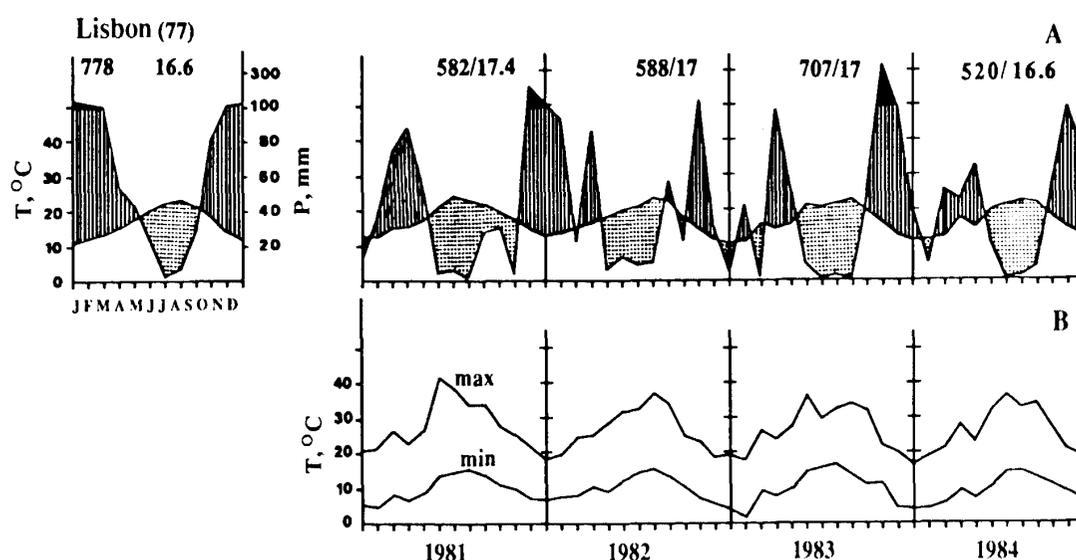


Figure 1. - A-Climatogram of Lisbon, based on 30 years mean values of temperature and precipitation (1951-1980), and variation during the years 1981-1984. Dotted areas represent arid periods and shaded areas humid periods. Monthly precipitations above 100 mm are represented in a smaller scale (1/10, in black). B-Maximum (max) and minimum (min) temperatures (1981-1984).

lower minimum temperature (1.2°C in February). Between June 1982 and June 1983 the precipitation was 468 mm and for the same period in the following year it was higher (724 mm).

Sea fog carried by west winds is an additional source of water, and the shape of some shrubs as effective fog collectors is very important in this site.

Species description

Cistus spp. (*Cistaceae*) are summer semi-deciduous species and obligate seeders. They

can form dense, frequently pure stands in abandoned fields degraded by recurrent fires. As dwarf-shrubs, 100 cm high or more, they form dolichoblasts and brachyblast (ORSHAN, 1986). *Pistacia lentiscus* L. (*Anacardiaceae*) is a sclerophyllous evergreen species that forms shrubs up to 2 m high, sometimes attaining a tree pattern in the more humid and protected sites. It is a very tolerant species occurring in a wide variety of habitats, from open communities in garrigues to more mesic and shaded sites.

Ecomorphological attributes of the foliage of these species are shown in Table I.

Table I
Leaf ecomorphological characteristics of the species studied.

Species	Length (cm)	Width (cm)	Area (cm^2)	Thickness (μm)	A/V (cm^2/cm^3)	SLW (mg/cm^2)	N ^o leaves/ /shoot	Leaf area/ shoot (cm^2)
<i>C. salvifolius</i> n=109	1.28 (0.60)	0.88 (0.37)	1.17 (0.40)	253 (39)	79.05	15.43 (3.37)	6.4 (1.84)	7.49
<i>C. ladanifer</i> n=117	3.89 (3.38)	0.81 (0.38)	2.49 (0.48)	239 (78)	83.70	21.74 (3.96)	6.88 (1.76)	17.13
<i>C. monspeliensis</i> n=204	2.14 (0.77)	0.32 (0.12)	0.64 (0.14)	165 (24)	121.90	21.24 (3.49)	10.70 (1.99)	6.85
<i>C. albidus</i> n=39	2.17 (0.87)	0.99 (0.43)	1.86 (0.43)	140 (24)	143.06	14.04 (3.24)	13.00 (1.00)	24.18
<i>P. lentiscus</i> n=250	2.82 (1.97)	0.94 (0.69)	2.31 (0.61)	430* (32)	46.66	27.25 (5.60)	6.48** (1.6)	14.96

A/V (area/volume); SLW (specific leaf weight). Numbers in brackets are standard deviations. n - sample size.
* values from CHRISTODOULAKIS & MITRAKOS (1987) ** values from one module.

Cistus spp. have quite mesomorphic leaves with lower thickness values and higher area:volume ratio than in sclerophyll species (SHIELDS, 1951; KRAUSE & KUMMEROW, 1977; CHRISTODOULAKIS & MITRAKOS, 1987), while *P. lentiscus* presents a high degree of sclerophylly.

On the basis of leaf size the species studied were grouped as nano-microphylls (225-1225 mm²) - *P. lentiscus* and *C. ladanifer* and nanophylls (25-225 mm²) - *C. salvifolius*, *C. monspeliensis* and *C. ladanifer* (ORSHAN, 1986). The length:width ratio varies from 1.45 for the rather round leaves of *C. salvifolius*, to 6.69 for the more elongated leaves of *C. ladanifer*.

Measurements

The following phenophases are described: vegetative growth, flower bud formation, fruiting, dispersal of diaspores and leaf shedding as well as duration of phenophases.

Five individuals from the *Cistus* species considered were selected at random. In each individual, 5 branches on the upper part of the canopy were labelled in October, when the first

rains began. Monthly observations were made from October 1983 to October 1984, and the number of leaves present and those already shed, as well as their location on the shoot (order of leaf appearance) were recorded. Fallen leaves were recognized by leaf scars on the shoot. The average number of the current-year shoots produced by a single previous-year shoot, was calculated.

For *Pistacia lentiscus*, 5 standardized branch samples (4-5 years old) were collected from a female and a male individual from March 1983 to September 1984. These samples allowed us to determine when the highest foliar density occurred, as well as the relationship between leaf and shoot biomass. Five phenological states were assessed: young leaves (current-year leaves-L0), mature leaves (one and two-year-old leaves, respectively L1 and L2), senescent leaves (three-year-old leaves, L3), flowers and fruits.

Sclerophylly index (specific leaf weight) was calculated as the leaf dry weight to leaf area ratio (GIGON, 1979).

Total nitrogen content of leaves was determined by micro-Kjeldahl analyses.

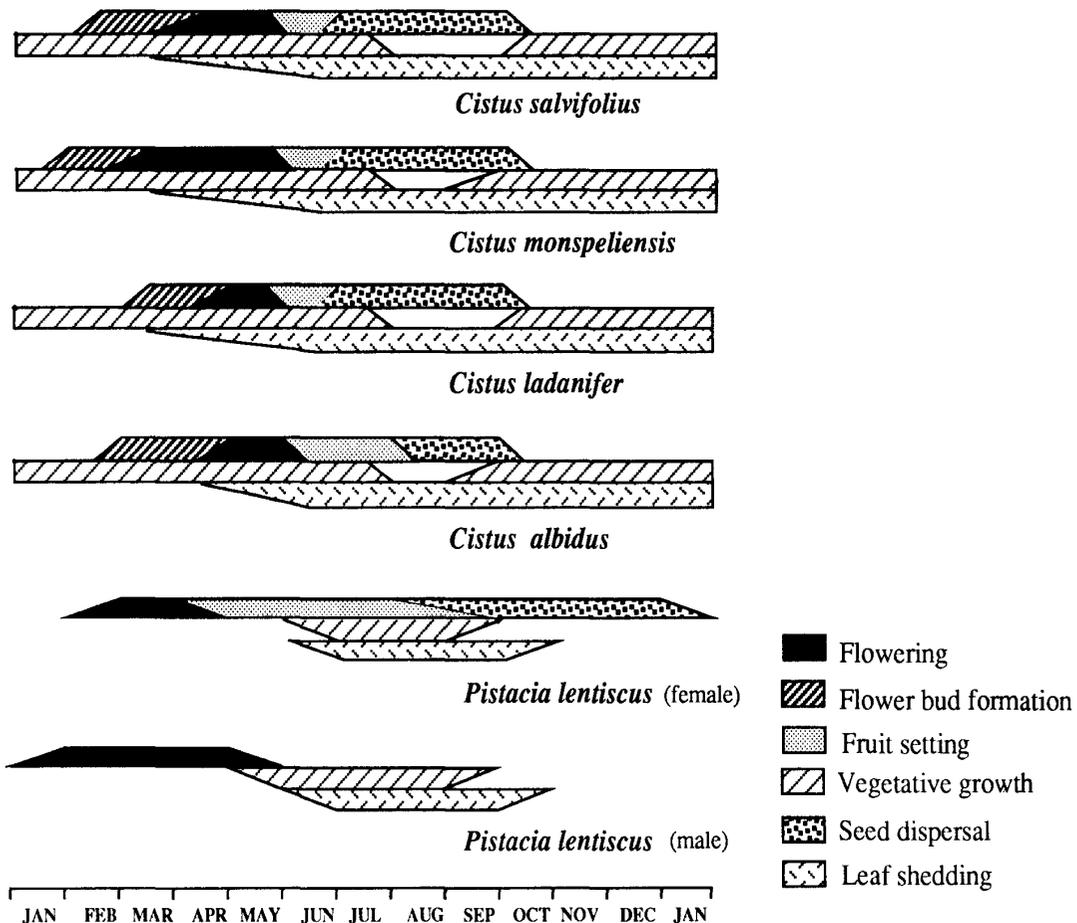


Figure 2.- General annual pattern of phenological events of *Cistus* spp. and *Pistacia lentiscus* at Serra da Arrábida

RESULTS

Phenophases and shoot elongation

The seasonal pattern of different phenophases is presented in figure 2. The growth period is different for each group of species. *Cistus* spp. initiate growth in October and continue growing during 9 months until the summer dry period. Leaf shedding occurs from March to the end of summer. On the contrary, *P. lentiscus* shows a very short growth period lasting about 3 months, from May/June to August/September depending on the year's climatic conditions. Growth period in *Pistacia* almost coincides with leaf shedding. Flowering in late winter/early spring seems to be more or less synchronous in

both types of plants. Nevertheless, fruit maturation in *Cistus* occurs two months afterwards, while in *Pistacia* it happens only in the following winter.

The four species of *Cistus* exhibited similar patterns of branch elongation in 1983-1984, with a sigmoidal curve (figure 3). Growth began immediately after the first rains in November and continued till early summer. Maximum elongation rates occurred in April/May. *C. salvifolius* and *C. ladanifer* attained maximum shoot lengths in July, while the other two *Cistus* species reached their maximum shoot lengths in May. *P. lentiscus* concentrated its intensive flushing period to only 2/3 months, from May/June to August/September (figure 4).

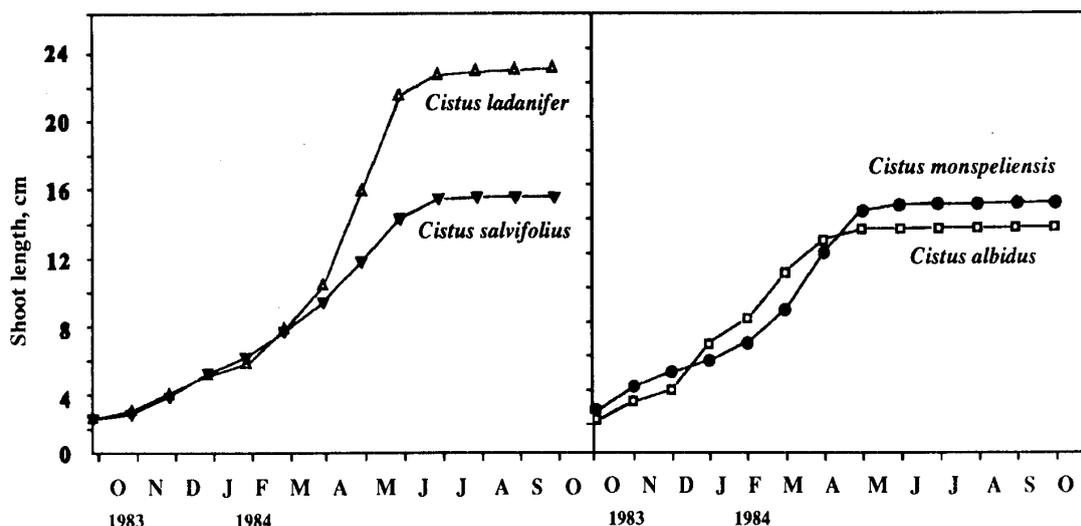


Figure 3.- Mean shoot lengths for *Cistus* spp. recorded from October 1983 to October 1984

Figure 4 shows the biomass production per module of male and female plants of *Pistacia lentiscus* from late winter to early spring. In both sexes the biomass of current-year leaves and twigs (L0, T0) produced in 1984 was higher than in 1983 (L1, T1). Nevertheless, flower production in 1983 was higher than in the following year. In 1983 the dry weight of reproductive structures in female plants exceeded the values of leaf biomass. The increment of shoot biomass produced in 1983 stopped in July. The dry weight of the one-year-old (T1) axis presented no visible changes till the following growth season.

In the following growth season an increase was observed in the dry weight of these twigs. Such an increase was coincident with the development of new twigs and leaves, and presumably with the cambial activity.

Leaf phenology

Leaf emergence was simultaneous with branch elongation for *Cistus* species (figures 3 and 5). The maximum number of leaves occurred during spring, from May to July, when growth stopped. A large proportion of these leaves developed from axillary buds.

C. monspeliensis and *C. albidus* stopped growing in May due to flowering. Nevertheless, they developed lateral branches until July, (figure 5) giving rise to a more dense and compact canopy of these *Cistus*. The bifurcation ratio of *C. albidus* and *C. monspeliensis* was higher, about 5.7 and 4.4 respectively (with an average of 6.7 and 9.6 leaves) than for *C. ladanifer* and *C. salvifolius* which presented a ratio of 2.8 and 2.1 (with 8.9 and 7.6 leaves per module, respectively).

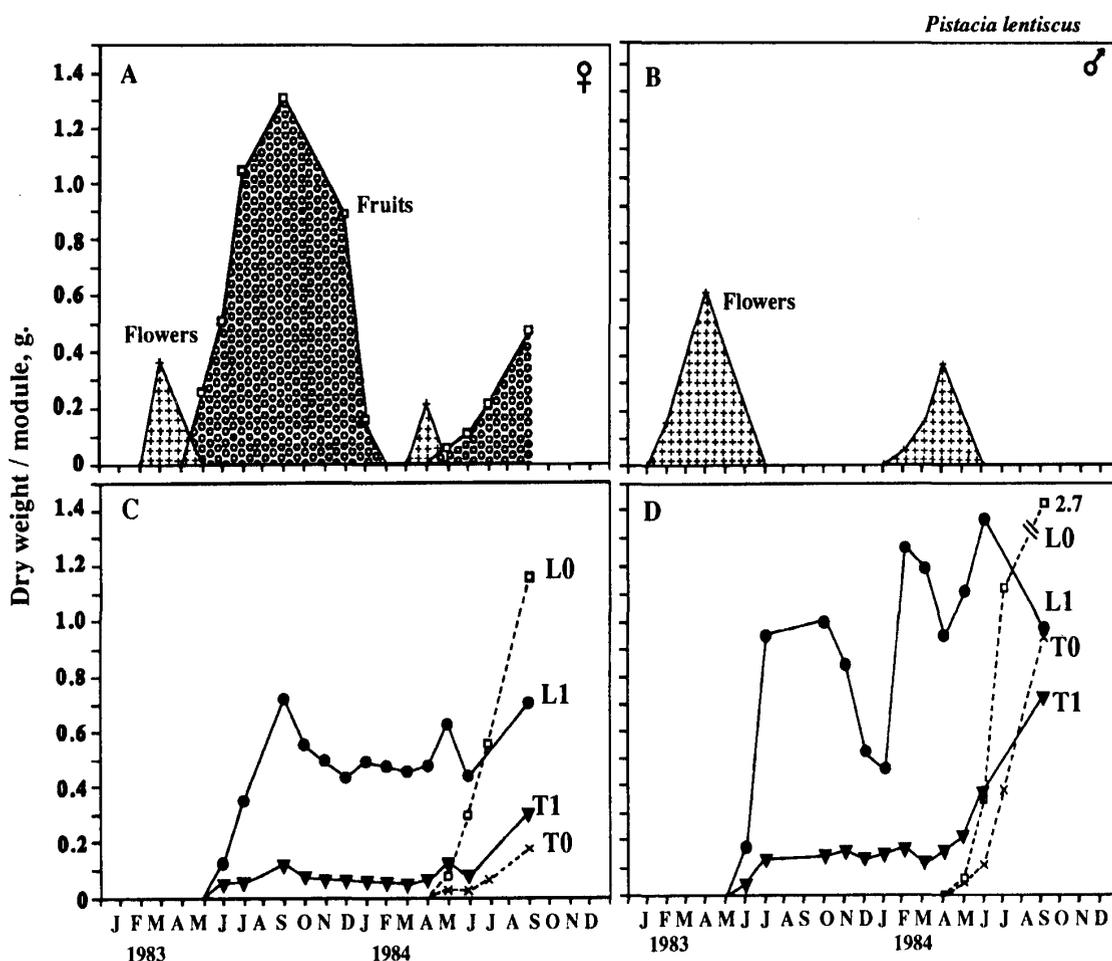


Figure 4.- Seasonal changes in the biomass of terminal branches (modules) of male and female plants of *P. lentiscus*, from March 1983 to September 1984.

During winter the rate of leaf emergence was of 0.18 and 0.23 leaves/twig/day for *C. ladanifer* and *C. salvifolius* respectively. From April to June the rate increased to 0.34 and 0.68 and decreased again from June to July (0.11 and 0.46), *C. monspeliensis* showed a leaf emergence rate of about 0.21 from October to March, and then the rate increased twofold (0.49) till June. From June to July the rate decreased slightly to 0.34. For *C. albidus* the emergence periods were different: low values of 0.084 increased rapidly to 0.66 from February to April, and decreased to 0.45 till July. During summer this *Cistus* spp. still produced leaves, with a very low rate (0.14).

Leaf senescence began in March/April and went on till October (figure 5). As the dry season progressed the leaves became progressively drier from the base to the top of the shrub, and only a small group of leaves remained at the branch apex. Shedding was more intense during the drier period from June to September. At the end of the season, the percentage of fallen branches and leaves was very high, *C. salvifolius* having

the higher percentage of leaf shedding (84%) while the other species had values of about 65%. Branch shedding was also higher in *C. salvifolius* (80%), and lower than 50% for the other *Cistus*.

P. lentiscus had a regular phenology, maintaining mature leaves all year round (figure 6). New twigs and foliar buds appeared in spring, reaching full expansion in summer, (May to September) (figures 4 and 6). This process overlapped foliar senescence and abscission, initiated in spring with the shedding of all the remaining two-year-old leaves.

Floral apices initiated during the summer shoot-growth phenophase, but development was delayed until winter, in January/February. Flowering reached its maximum prior to the foliar buds emergence, in April/March. Two years of observations demonstrated that in this species leaf longevity is two years for male plants while in female plants the leaves are three months older.

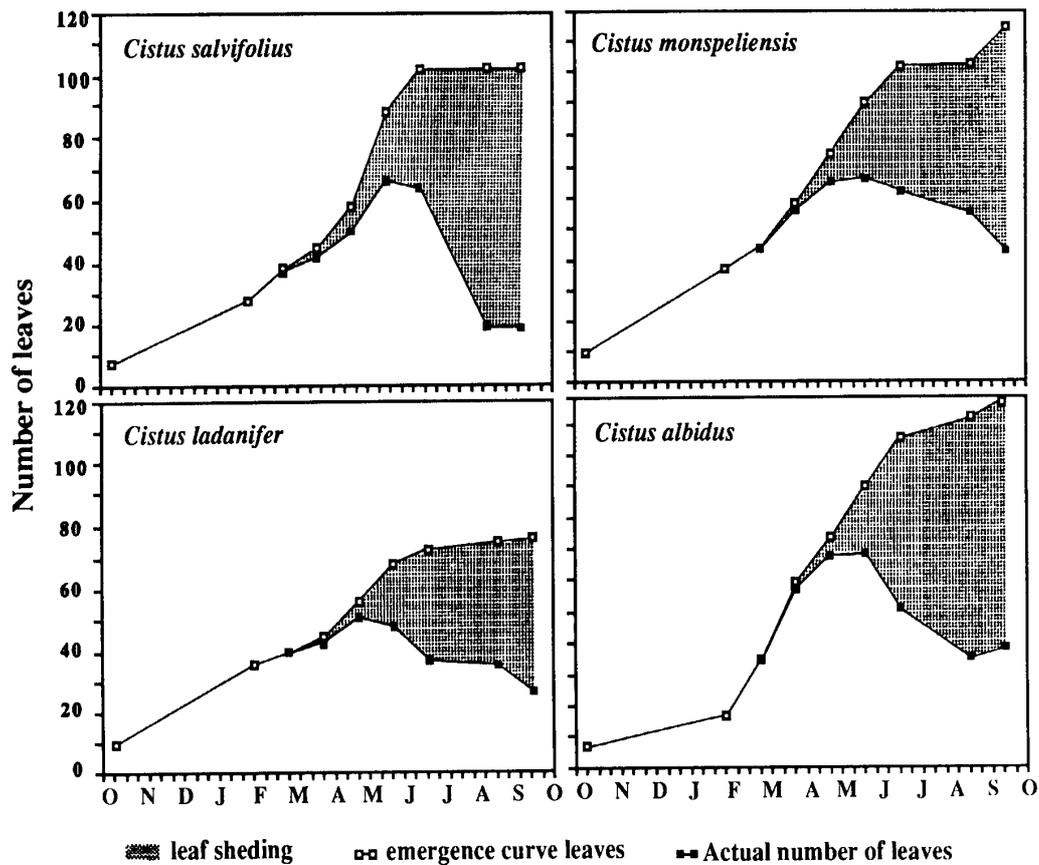


Figure 5.- Accumulated number of leaves emerged (upper line) and number of leaves attached to the shoot at any one moment (lower line) in *Cistus* spp. The number of shed leaves may be obtained as the difference between the two values (shaded area)

Seasonal foliar nitrogen pattern

Seasonal patterns of total leaf nitrogen concentration and specific leaf weight (SLW) were similar in all *Cistus* spp. (figure 7).

SLW increased gradually during leaf expansion until the end of the dry season. In April and May this increase was interrupted by a short period of decrease, coincident with fruit development. From February to September leaf nitrogen content in *Cistus* showed a remarkable decrease, of about 50%.

Leaves produced in November (winter leaves) had high nitrogen levels. Thereafter, mean nitrogen concentration declined due to dilution, as dry matter accumulated. Leaves produced later in May (summer leaves) had lower nitrogen concentration, and a higher specific leaf weight. These leaves persisted during summer and had a longer life-span than leaves produced in winter. From October 1984, a new increase in nitrogen content was observed probably related with the first rains and the restart of microbiological activity.

The variation in nitrogen concentration in

leaves of same age of *P. lentiscus* was lower than in *Cistus* spp. (figure 8).

The distinction of new and old leaves in *P. lentiscus* allowed monitoring of nutrient concentration in each leaf cohort separately. The concentration of nitrogen in new leaves was very high at emergence and decreased as leaf expansion continued. In one- and two-year-old leaves (L1 and L2) nitrogen content fluctuated throughout the season, reaching a low point by the end of winter. There was also a decrease of SLW in this period.

The pattern of SLW in *P. lentiscus* was similar to the nitrogen content trend for all cohorts of leaves. However, the older leaves, with a lower nitrogen content, had a higher specific leaf weight.

DISCUSSION

The species of *Cistus* are from the early post-disturbance successional stages and are able to quickly colonize areas subjected to fire. The individuals are generally of small size, accumulate little dead matter and exhibit a small leaf area.

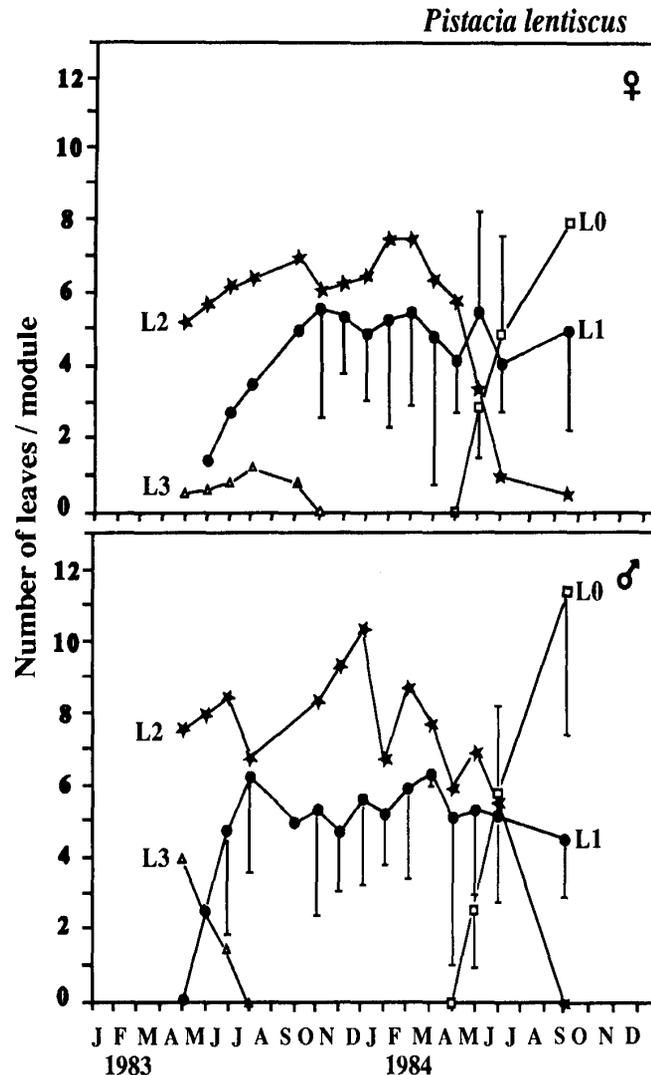


Figure 6.- Number of leaves per module, in male and female plants of *P. lentiscus*. L0-current-year leaves, emerged in 1984; L1 one-year-old leaves, emerged in 1983; L2- leaves emerged in 1982, L3-leaves emerged in 1981

They can reproduce quickly with a low nutrient requirement which is extremely advantageous in the early successional stages. *P. lentiscus* belongs to the more advanced successional stages of recovery or regeneration of the original oak community, along with *Q. coccifera* and other evergreen sclerophyllous species. As the proportion of these species increases during succession there is a progressive drop in radiation and a larger accumulation of nutrients in the plant biomass, favourable to a type of strategy in which growth takes place at a lower rate. This work allowed the characterization of growth patterns and a better understanding of the adaptive value of different survival strategies during successional stages.

These results suggest two basic growth types occurring in mediterranean-climate shrublands: (i) growth goes on for a long period (nine months), beginning with the first rains in fall and lasting until spring. It is possible to detect two growth bursts separated by a period of less

activity during the colder months in the *Cistus* species (figure 3); (ii) growth is of short duration (2-3 months) and occurs only in late spring/early summer in *P. lentiscus*, (figure 4).

These growth strategies are similar to those described by MONTENEGRO *et al.* (1979) for some chilean sclerophyll species such as *Lithraea caustica* (*Anacardiaceae*) and *Cryptocarya alba* (*Lauraceae*), that have a very short growth period. Other species, considered semi-deciduous and those with leaf dimorphism, have longer growth periods (ARIANOUTSOU & DIAMANTOPOULOS, 1985; GILL & MAHALL, 1986; PEREIRA *et al.*, 1987).

The *Cistus* species present intermediate characteristics between sclerophyllous species, considered as stress-tolerating, and summer-deciduous species, considered as stress avoiding (MOONEY & KUMMEROW, 1971). This division is more or less arbitrary, as there are species which keep a large percentage of leaves in summer

and are still considered summer-deciduous, such as *Salvia leucophylla* and *Artemisia californica* (GRAY, 1983). Between the two extremes, plants can develop a continuum of strategies to face the prevalent conditions of drought and thermal stresses. The relative amount of falling leaves in species with persistent leaves varies interspecifically, and depends on the habitat and the quantity and distribution of rainfall.

The studied *Cistus* species can be considered as semi-deciduous, as was suggested for *Cistus salvifolius* by HARLEY *et al.* (1987), or as species with leaf dimorphism (MARGARIS & VOKOU, 1982). In fact, leaf phenology in the four *Cistus* species looks typical of summer-deciduous species. At the beginning of the dry season a major leaf and branch shedding occurs leaving only the apical leaves formed at the end of spring/summer (summer leaves) (figure 5). These leaves are more sclerophyllous, with a smaller leaf area and higher nitrogen content (figure 7), than mesophytic leaves formed from late fall until early spring (winter leaves). Summer leaves are longer lived (9 to 11 months) and better adapted structurally to the dry conditions prevailing at that time, while the winter leaves have a mean age of 6 months.

The high nitrogen contents observed for *Cistus* leaves contrast with lower values for *P. lentiscus* (figures 7 and 8). The nitrogen variation over the year in *Cistus* species is similar to that observed for other summer-deciduous mediterranean species, like *Salvia leucophylla* and *Artemisia californica* (GRAY, 1983). In winter *P. lentiscus* shows a decrease while *Cistus* spp. have the highest concentrations. High foliar nitrogen contents can be obtained due to soil richness or to some conservation mechanism, such as retranslocation. In summer the nitrogen content shows the lowest value, perhaps due to decline of nitrogen absorption at the root level and also because the nutrients from leaves are retranslocated to new organs during the growth season. It is also possible that before leaf shedding, retranslocation to shoots occurs as has been observed in deciduous species (COLE, 1981; CHAPIN & KODROWSKI, 1983). Nitrogen translocation to the rest of the plant provides a surplus of nutrients available for seed production, in spring/summer. Thus, seed production at the end of the wet period economizes both energy and water; furthermore, seeds (low water content structures) have a higher survivorship in summer. A considerable part of the photosynthetic products are used for reproductive structures production, and not for new photosynthesizing organs. According to KEELEY (1977), obligate seeders should allocate large proportions of energy to annual seed production. *Cistus* species invest

relatively little energy in the formation of support structures or deep roots systems, which favours their good colonizing capacity. Longevity of individuals in this genus is short, about 12 to 14 years (JUHREN & MONTGOMERY, 1977). In these species the high nitrogen content may be related to the existence of mycorrhizas, which have been observed by GIOVANNETTI & FONTANA (1982) and BERLINER *et al.* (1986) and could represent a nutrient uptake strategy in poor and degraded soils which develop after fire.

Cistus species seem to have developed two types of strategies. On one hand they avoid drought stress by shedding a large percentage of leaves and branches in the summer. On the other hand they develop stress-tolerance mechanisms, by presenting very low water potentials and considerably reducing the stomatal conductance and water loss through transpiration (CORREIA *et al.*, 1987). During summer, when growth completely stops, these plants experience very negative xylem tension (midday values of -6 to -9 MPa, CORREIA *et al.*, 1987) that may cause cavitation events in the xylem conduits. These cavitations, by reducing hydraulic conductivity of the stems, would result in even more negative xylem tension causing branch fall. This canopy reduction avoids water loss through transpiration, allowing the persistent leaves to remain turgid throughout the dry season.

In *P. lentiscus* a complex relationship exists between the timing of bud development and climatic conditions, such as temperature and water availability. The annual productivity in this species seems to be conditioned by water availability. The higher production in 1984 seems to be due to a longer period of humidity (figure 1). Reproductive buds differentiate at the beginning of the dry season, in the axils of leaves. They remain dormant throughout this period without major morphological modifications and flowers become visible only in January and February (figure 4). This rhythm of bud development establishes a close correlation between bud production and the climatic conditions prevailing during the year of bud formation rather than those of the year of flower expansion, as described for some species of South Africa and Australia (PIERCE, 1984).

It is thought that *Cistus* species have evolved under mediterranean climatic conditions and have adapted to the two stress seasons - cold and drought (MITRAKOS, 1981; HERRERA, 1984). The results presented here are in agreement with these hypotheses. Growth in these species is not completely inhibited or delayed by the cold winter temperatures, and during summer they reduce considerably their

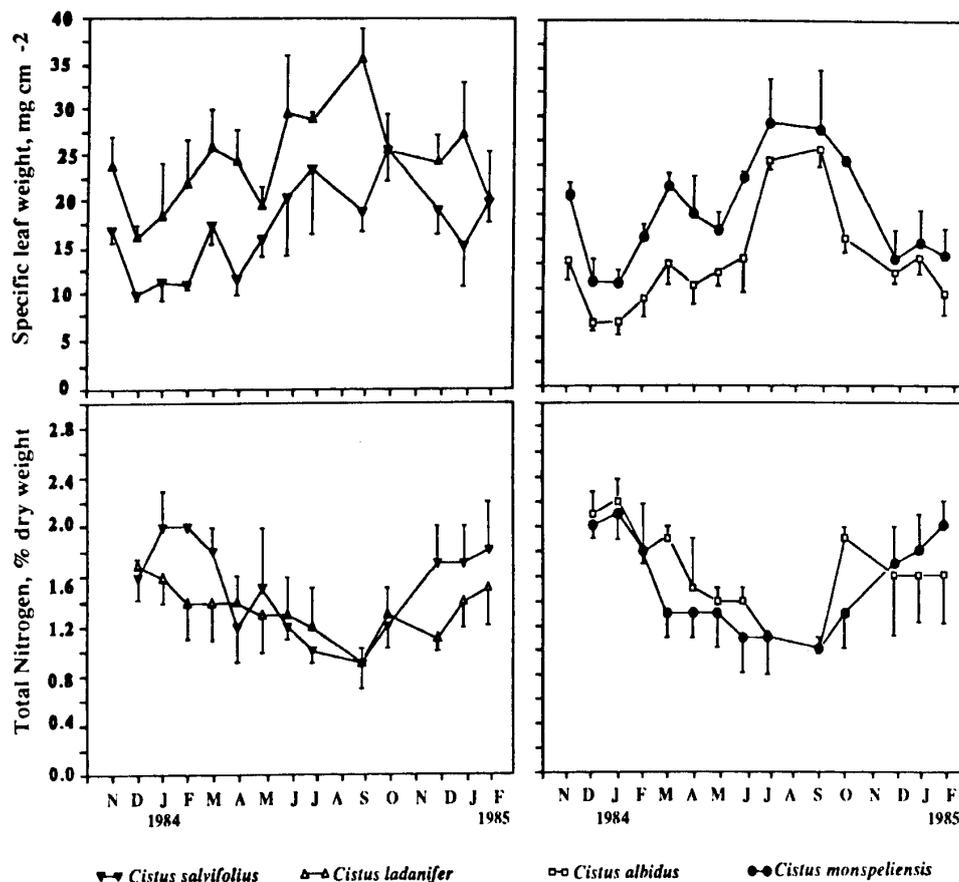


Figure 7.-Seasonal changes in specific leaf weight (SLW) and total leaf nitrogen content, in *Cistus* spp. from November 1983 to February 1985

evaporating surface. On the contrary, *P. lentiscus* is sensitive to winter temperatures and begins its growth only after May, when temperatures are higher. The deeper root system (KUMMEROW, 1981) contributes to this by keeping the water potential at a relatively higher level during the summer period (midday values about -3.5 MPa, CORREIA, 1988).

REFERENCES

- ARIANOUSOU, M. & DIAMANTOPOULOS, J., 1985.- Comparative phenology of five dominant plant species in maquis and phrygana ecosystems in Greece. *Phyton*, **25** (1), 77-85.
- BERLINER, R., JACOBY, B. & ZAMSKI, E., 1986.- Absence of *Cistus incanus* from basaltic soils in Israel: effect of mycorrhizae. *Ecology*, **67**(5), 1283-1288.
- CATARINO, F.M., CORREIA, O.A. & CORREIA, A.I., 1982.- Structure and dynamics of Serra da Arrábida mediterranean vegetation. *Ecologia mediterranea*, T. VIII, 203-222.
- CHAPIN, F.S.III & KEDROWSKI, R.A., 1983.- Seasonal changes in nitrogen and phosphorous fractions and autumn retranslocation in evergreen and deciduous taiga trees. *Ecology*, **64**(2), 376-391.
- CHRISTODOULAKIS, N.S. & MITRAKOS, K.A., 1987.- Structural analysis of sclerophylly in eleven evergreen phanerophytes in Greece. In: Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.). Springer Verlag. 547-551.
- COLE, D.W., 1981.- Nitrogen uptake and translocation by forest ecosystems. In: Terrestrial nitrogen cycles. Clark, F.E. & Rosswall, T. (eds): *Ecol.Bull.*(Stockholm), **33**, 210-232.
- CORREIA, O.A., CATARINO, F.M., TENHUNEN, J.D. & LANGE, O.L., 1987.- Regulation of water use by four species of *Cistus* in the scrub vegetation of the Serra da Arrábida, Portugal. In: Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino,

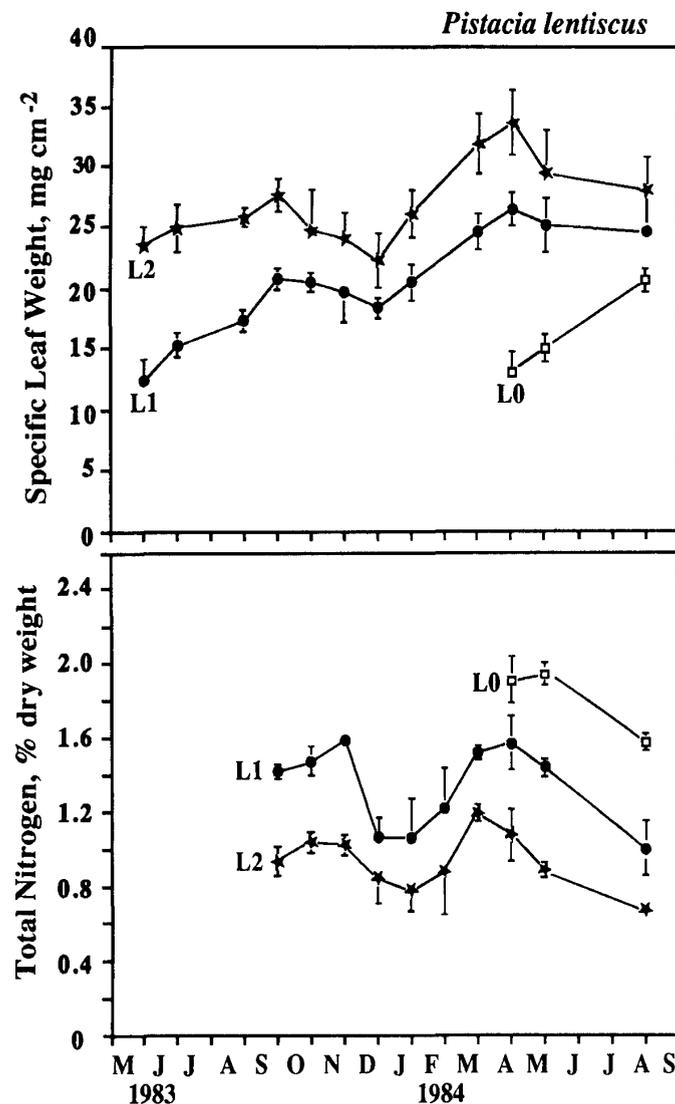


Figure 8.-Seasonal changes in specific leaf weight (SLW) and total leaf nitrogen content, of old leaves (two- and one-year-old - L2, L1) and current-year leaves (L0) of *P. lentiscus*, from June 1983 to September 1984. The values presented are the average from male and female plants measurements

- O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.). Springer Verlag. 247-258.
- GILL, D.S. & MAHALL, B.E., 1986.- Quantitative phenology and water relations of an evergreen and a deciduous chaparral shrub. *Ecological Monographs*, **56**(2), 127-143.
- CORREIA, O.A., 1988.- Contribuição da fenologia e ecofisiologia em estudos da sucessão e dinâmica da vegetação mediterrânica. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências de Lisboa.
- GIOVANNETTI, G. & FONTANA, A., 1982.- Mycorrhizal synthesis between *Cistaceae* and *Tuberaceae*. *New Phytol*, **92**, 533-537.
- DI CASTRI, F., 1981.- Mediterranean-type shrublands of the world. In: Ecosystems of the world 11, Mediterranean-type shrublands. Di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L.(eds). Elsevier. Amsterdam. 1-52.
- GRAY, J.T., 1983.- Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *Journal of Ecology*, **71**, 21-41.
- GIGON, A., 1979.- CO²-gas exchange, water relations and convergence of mediterranean shrub-types from California and Chile. *Oecol. Plant.*, **14** (2), 129-150.
- HARLEY, P.C., TENHUNEN, J.D., BEYSCHLAG, W. & LANGE, O.L., 1987.- Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia*, **74**, 380-388.

- HERRERA, C.M., 1984.- Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo del sur de España. *Studia Oecologica*, **5**, 7-34.
- JUHREN, M.C. & MONTGOMERY, K.R., 1977.- Long-term responses of *Cistus* and certain other introduced shrubs on disturbed wildland sites in southern California. *Ecology*, **58**, 129-138.
- KEELEY, J.E., 1977.- Seed production, seed populations in soil, and seedling production after fire for two congeneric pairs of sprouting and nonsprouting chaparral shrubs. *Ecology*, **58**, 820-829.
- KRAUSE, D. & KUMMEROW, J., 1977.- Xeromorphic structure and soil moisture in the chaparral. *Oecol. Plant.*, **12**(2), 133-148.
- KUMMEROW, J., 1981.- Structure of roots and root systems. In: Ecosystems of the world 11, Mediterranean-type shrublands. Di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L. (eds). Elsevier. Amsterdam. 269-288.
- KUMMEROW, J., MONTENEGRO, G. & KRAUSE, D., 1981.- Biomass, phenology and growth. In: Resource use by chaparral and matorral. A comparison of vegetation function in two mediterranean type ecosystems. Miller, P.C.(ed): Ecological Studies. 39. Springer Verlag. New York. 69-96.
- MARGARIS, N.S. & VOKOU, D., 1982.- Structural and physiological features of woody plants in phryganic ecosystems related to adaptive mechanisms. *Ecologia mediterranea*, T. VIII, 449-459.
- MITRAKOS, H., 1981.- Plant life under mediterranean climatic conditions. *Portug. Acta Biol.*, XVI(A), 33-44.
- MOLL, E.J., 1987.- Phenology of mediterranean plants in relation to fire season with special reference to the Cape Province South Africa. In: Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.). Springer Verlag. 489-502.
- MONTENEGRO, G., 1987.- Quantification of mediterranean plant phenology and growth. In: Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.). Springer Verlag. 469-488.
- MONTENEGRO, G., ALJARO, M.E. & KUMMEROW, J., 1979.- Growth dynamics of Chilean matorral shrubs. *Bot. Gaz.*, **140** (1), 114-119.
- MOONEY, H.A. & KUMMEROW, J. 1971.- The comparative water economy of representative evergreen sclerophyll and drought deciduous shrubs of Chile. *Bot. Gaz.* **132** (3), 245-252.
- MOONEY, H.A., PARSONS, D.J. & KUMMEROW, J., 1974.- Plant development in mediterranean climates. In: Phenology and seasonality modeling. Lieth, H.(ed): Ecological Studies. 8. Springer Verlag. New York. 255-267.
- MOONEY, H.A., & KUMMEROW, J., 1981.- Phenological development of plants in mediterranean-climate regions. In : Ecosystems of the world 11, Mediterranean type shrublands. Di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L. (eds). Elsevier. Amsterdam. 303-307.
- ORSHAN, G., 1986.- Plant form as describing vegetation and expressing adaptation to environment. *Ann. Bot.*, **44**, 1-38.
- PEREIRA, J. S., BEYSCHLAG, G., LANGE, O. L., BEYSCHLAG, W. & TENHUNEN, J.D., 1987.- Comparative phenology of four mediterranean shrub species growing in Portugal. In: Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems. J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C. Oechel (eds.). Springer Verlag. 503-513.
- PIERCE, S.M., 1984.- A synthesis of plant phenology in the fynbos biome. South African National Scientific Programmes. Report n° 88.
- SHIELDS, L.M., 1951.- Leaf xeromorphy in dicotyledon species from a gypsum sand deposit. *Amer. Jour. Bot.*, **38**, 175-190.
- SPECHT, R.L., 1969.- A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of mediterranean type climates in France, California, and southern Australia. II. Dry matter, energy and nutrient accumulation. *Aust. J. Bot.*, **17**, 293-308.
- WALTER, H. & LIETH, H., (1960-1967).- Klimadiagramm Weltatlas. Jena Fisher-Verlag.

Etude de la germination de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. III. Les températures optimales de germination à l'obscurité

Germination study on *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. III. The optimum temperatures of germination in darkness

EL HAJZEIN Bélal*

RESUME

La germination de *Citrullus colocynthis* est étudiée à l'obscurité, à différentes températures (5 à 50°C). Selon que la graine est intacte, scarifiée, ou débarrassée de l'enveloppe externe et que, alors, elle a été préalablement trempée plus ou moins longtemps dans l'eau distillée, les résultats varient. La graine entière ne germe dans aucun cas. Tous les autres types de semences montrent au moins quelques germinations aux températures les plus favorables.

En présence d'extrait aqueux de l'enveloppe externe à faible (stimulateur) ou à forte concentration (inhibiteur), la semence débarrassée de l'enveloppe externe réagit suivant un patron qui indique que, dans la graine entière, l'influence de l'enveloppe externe ne se limite pas à celle du facteur hydrosoluble qu'elle contient. Par ailleurs, la température optimale de germination tend à se déplacer vers des températures plus élevées au fur et à mesure que les obstacles à la germination sont supprimés.

MOTS-CLES : Germination, températures optimales, *Citrullus colocynthis*, Coloquinte officinale, influence des enveloppes

SUMMARY

The germination of *Citrullus colocynthis* is studied, to the darkness, to different temperatures (5 to 50°C). According as the seed is intact, or scarified, or decoated, and, in this last case, according as this one is, or not, previously soaked for a more or less long time in distilled water, the results are different. The intact seed is unable to germinate. All the other kinds of seeds show some germinations at the more favourable temperatures.

With aqueous extract from the outer coat at low (stimulative) or at high concentration (inhibitory) the decoated seeds react according to a pattern showing that, in the intact seed, the outer coat influence is not limited to that of the water-soluble factor that it contains. Otherwise, the optimum temperature of germination tends to shift toward higher temperatures in proportion as the obstacles to the germination are suppressed.

KEY WORDS : Germination, optimum temperature, *Citrullus colocynthis*, coat influence

INTRODUCTION

Pour la provenance que nous utilisons (Emirats Arabes Unis), les graines de *Citrullus colocynthis*, même 15 mois après leur récolte (conservation au sec à 25°C), sont incapables de germer quelle que soit la température à laquelle

on les place. Cela est dû, pour l'essentiel, à une influence inhibitrice exercée par les enveloppes de la graine (KOLLER *et al.*, 1963; BHANDARI et SEN, 1975; EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). L'enveloppe externe joue le rôle essentiel par plusieurs mécanismes à effets cumulatifs : elle limite l'imbibition et l'oxygénation et contient un inhibiteur hydrosoluble qui pénètre dans l'embryon avec l'eau d'imbibition (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). Débarrassée de l'enveloppe externe de manière totale ou partielle

* Université des émirats Arabes Unis, Faculté des Sciences
BP 15551 ALAIN, ABOU DHABI, Emirats Arabs Units

(scarification), la semence peut germer dans une gamme assez large de température (KOLLER *et al.*, 1963 ; BHANDARI et SEN, 1975 ; EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). Cependant, l'enveloppe interne n'est pas sans effet. KOLLER *et al.* (1963) ont montré que sa présence rend l'embryon photosensible. De plus, nous avons observé qu'elle exerce un léger effet inhibiteur sur ce dernier amplifiant une dormance embryonnaire relative (EL HAJZEIN, 1992). Il faut noter que la provenance semble jouer un rôle important. Ainsi, des graines mûres fraîchement récoltées dans le désert d'Iskandria (Irak), germent rapidement entre 25 et 35°C avec un optimum à 30°C (AL ANI, 1977).

La semence, débarassée de l'enveloppe externe, germe mieux si elle est extraite d'une graine qui a trempé 24 h dans de l'eau que si elle provient d'une graine sèche. Cela est dû, au moins en partie, au fait que la substance inhibitrice hydrosoluble, qui provient des enveloppes et pénètre dans l'embryon avec l'eau d'imbibition, devient stimulatrice à faible concentration. En effet, en présence de l'enveloppe externe et du fait de la contrainte mécanique qu'elle exerce, l'embryon ne peut absorber que le 1/4 de la quantité d'eau dont il peut s'imbiber en l'absence de cette même enveloppe. Le facteur soluble qui a pénétré dans l'embryon est alors à une concentration inhibitrice. Lorsqu'on supprime l'enveloppe externe et que l'on place l'embryon entouré de l'enveloppe interne sur papier filtre humide, cette semence complète son imbibition ce qui dilue quatre fois le facteur soluble issu de l'enveloppe externe. A cette nouvelle concentration, le facteur devient alors stimulateur. Mis en présence d'extrait aqueux d'enveloppe externe, la semence privée de cette dernière voit effectivement sa germination inhibée par les fortes concentrations de l'extrait et stimulée par les faibles (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992).

Ainsi, il est possible d'obtenir différents types de semences susceptibles de germer plus ou moins facilement : graines entières scarifiées, embryons entourés seulement de l'enveloppe interne, extraits soit de graines trempées dans l'eau 24 h, ou de graines sèches et, dans ce cas, mis à germer sur eau ou sur extrait d'enveloppe externe à faible (stimulateur) ou forte (inhibiteur) concentration.

On sait que la germination des semences dépend pour une large part des conditions du milieu. Parmi celles-ci, la température joue un rôle privilégié. C'est pourquoi, la détermination de la gamme de températures dans laquelle la germination est possible, et plus particulièrement de la température optimale, est essentielle

à la fois pour la compréhension de l'écologie de l'espèce et pour la maîtrise de sa gestion en culture. Le but de ce travail est de préciser ce point pour les différents types de semences de *Citrullus colocynthis* correspondant aux diverses conditions qui viennent d'être évoquées.

Les semences de *C. colocynthis* peuvent manifester une photosensibilité négative aux températures ordinairement utilisées pour les tests de germination (KOLLER *et al.*, 1963 ; AL ANI, 1977). Aussi, nous limiterons-nous, dans ce travail, à la recherche des températures optimales de germination à l'obscurité.

MATERIEL ET METHODES

Les graines de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. (Cucurbitaceae), âgées de 4 ou 10 mois, utilisées dans ce travail, ont été récoltées sur le territoire d'Abu Dhabi (Emirats Arabes Unis). Leur mode de récolte, leurs caractéristiques, les critères permettant de savoir quand elles atteignent leur maturité (moment à partir duquel on compte la durée de conservation), leur mode de conservation, ont été précisés ailleurs (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). Rappelons simplement que l'embryon est entouré de deux enveloppes, l'une externe et coriace, mais relativement facile à enlever même à sec, l'autre interne et fine qui ne peut être supprimée que sur la semence hydratée. Bien que non négligeable, l'influence de cette enveloppe interne étant faible à l'obscurité, pour simplifier les manipulations, nous n'avons pas réalisé de tests sur embryons privés des deux enveloppes.

Les tests de germination sont réalisés à l'obscurité (si l'on fait exception des brefs contrôles quotidiens qui s'effectuent pendant les 15 jours de l'expérience, à la lumière), dans des enceintes à culture réglées à 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45 et 50°C ($\pm 2^\circ\text{C}$), sur deux épaisseurs de papier filtre humidifié par 10 cm³ d'eau distillée en boîte de Pétri de 9 cm de diamètre. Chaque condition comprend 20 semences.

Ces différentes conditions sont déterminées à la fois par le type de semences obtenu en fonction de leur préparation et par le fait qu'elles soient mises à germer sur eau distillée pure ou contenant de l'extrait d'enveloppes externes.

Cet extrait est obtenu de la manière suivante : les enveloppes externes de 100 graines sont placées dans 10 cm³ d'eau distillée pendant 30 minutes afin de les ramollir, puis broyées au pilon dans cette eau ; le filtrat récupéré constitue la solution la plus concentrée des facteurs

hydrosolubles des téguments ; cette solution est utilisée pure (extrait à 100%) ou diluée au dixième (extrait à 10%). Ces concentrations ont été choisies car la première (100%) est fortement inhibitrice de la germination, alors que la seconde (10%) la stimule nettement (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992).

Les conditions sont les suivantes :

A = graines entières intactes, germination sur eau distillée ;

B = graines entières scarifiées (enveloppe externe fendue du côté radulaire), germination sur eau distillée ;

C et C' = embryons entourés seulement de l'enveloppe interne (= e + ei) issus de graines sèches, germination sur eau distillée ;

D = e + ei issus de graines préalablement hydratées dans de l'eau distillée pendant 2 h, germination sur eau distillée ;

E et E' = e + ei issus de graines préalablement hydratées dans de l'eau distillée pendant 24 h, germination sur eau distillée ;

F = e + ei issus de graines sèches, germination sur extrait d'enveloppes externes à 100% ;

G = e + ei issus de graines sèches, germination sur extrait d'enveloppes externes à 10%.

La façon de déterminer le début de la germination et d'exprimer les résultats par la «paresse germinative» ont déjà été précisés (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). Rappelons simplement que la paresse germinative correspond au temps moyen de germination de HARRINGTON (1962), corrigé par DOUAY (1980). Si le temps moyen de germination permet de comparer utilement des lots de semences ayant un taux final de germination égal à 100% (ou au moins proche de cette valeur), ce n'est plus le cas lorsque ce taux est inférieur à 100%. La correction consiste à multiplier le temps moyen de HARRINGTON par le rapport du nombre total de semences mises à germer sur le nombre de semences ayant effectivement germé. Si 100% de semences germent, le rapport est égal à 1 et la valeur trouvée correspond effectivement au temps moyen de HARRINGTON. Par contre, si le taux final est inférieur à 100%, le temps moyen est multiplié par un coefficient d'autant plus élevé que le taux de germination est plus bas.

Le caractère significatif des résultats enregistrés est généralement attesté par le fait que la répétition des tests permet de les reproduire.

RESULTATS ET DISCUSSION

Deux expériences ont été réalisées. Dans la première, le comportement des divers types de

semences, définies dans le paragraphe «matériel et méthodes», est comparé aux différentes températures allant de 5 à 50°C. Dans la deuxième, l'influence du trempage préalable dans l'eau de la graine entière, avant extraction de l'embryon entouré de sa seule enveloppe interne est comparée à l'influence de l'extrait aqueux d'enveloppes externes. Deux conditions de la première expérience sont répétées dans la seconde, facilitant la comparaison des résultats entre les deux séries de tests.

1. Première expérience

Cinq types de semences (âgées de 10 mois), mis à germer sur eau distillée, sont comparés : conditions A, B, C, D et E.

Dans aucune des conditions thermiques testées, la graine entière (A) ne germe pendant la durée des observations (15 j). Ceci est en accord avec les résultats acquis antérieurement par d'autres auteurs sur les graines de moins d'un an (KOLLER *et al.*, 1963 ; AL-FARAJ *et al.*, 1988). Cependant AL ANI (1977), à propos d'une récolte faite en Irak, signale que les graines jeunes intactes sont capables de germer rapidement à l'obscurité entre 25 et 35°C avec un optimum à 30°C (taux final de germination 100% !).

Mais il est possible que ses conditions de récolte des graines soient responsables de cette différence. En effet, celle-ci a eu lieu en été où la température ambiante atteint parfois 50°C à l'ombre, et à partir de fruits déjà éclatés et ouverts ce qui expose les graines directement au soleil. De plus, il lave les graines avant les tests de germination. Nous montrerons ailleurs (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1993) qu'une courte exposition des graines sèches à température élevée peut, au moins partiellement, lever leur dormance. Quant au lavage, il est susceptible d'éliminer une partie des substances hydrosolubles de l'enveloppe externe, substances qui inhibent la germination à forte concentration mais qui peuvent la stimuler à faible concentration.

Notons que les graines entières âgées (8 ans par exemple), conservées au sec, à température de 25°C, germent aussi, partiellement (50% dans le meilleur des cas à 25°C) entre 25°C et 35°C (AL FARRAJ *et al.*, 1988).

La scarification (B, figure 1) permet à la graine jeune de manifester un faible taux de germination entre 20 et 40°C, avec un optimum à 25°C (taux final de germination : 30 %).

L'ablation complète de l'enveloppe externe, à partir de graines sèches (C, figure 1),

améliore très sensiblement la germination. Elle peut avoir lieu, avec une vitesse et un taux final variables, entre 15 et 45°C avec un optimum à 25°C (taux final : 85%). A notre connaissance ce type de semences n'a pas fait l'objet d'études antérieures pour *Citrullus colocynthis*, à part nos propres travaux (EL HAJZEIN, 1992 ; EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992) mais qui ne portaient pas sur la recherche des températures optimales de germination.

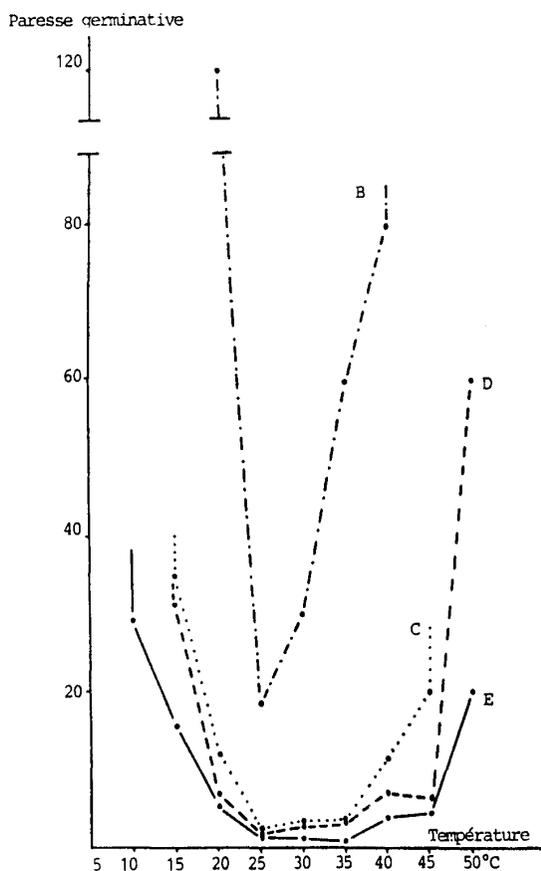


Figure 1.- Paresse germinative (ordonnée), en fonction de la température en degré Celsius (abscisse), de différents types de semences de *Citrullus colocynthis*. Germination sur papier filtre imbibé d'eau distillée.

B = Graines scarifiées (enveloppe fendue du côté radriculaire). C, D et E = embryons encore entourés de la fine enveloppe interne, mais débarrassés de l'enveloppe externe à partir soit de graines sèches (C), soit de graines préalablement trempées dans de l'eau distillée pendant 2 (D) ou 24 h (E). Chaque point des graphes correspond à un lot différent comprenant 20 semences. (Le lot A : graines entières ne présentant aucune germination n'est pas figuré).

On constate (figure 1) que l'ablation de l'enveloppe externe, après trempage préalable dans l'eau améliore la germination (D et E).

Pour un trempage préalable de 2 h (D), on élargit un peu l'éventail des réponses vers les températures élevées, puisque des germinations

deviennent possibles entre 15 et 50°C. Pour chaque température, le taux final est un peu amélioré. La température optimale reste 25°C, seule condition où le taux final de germination atteint 100%.

Lorsque le trempage préalable dure 24 h (E), l'éventail des réponses s'élargit aussi vers les basses températures. En effet, des germinations sont observées pour toutes les températures testées, c'est-à-dire entre 5 et 50°C. Là encore, le taux final de germination s'améliore pour chaque condition. Pour 3 d'entre elles (25, 30 et 35°C), il atteint 100%, ce résultat étant obtenu le plus rapidement à 35°C, qui constitue maintenant la température optimale. Nous discuterons plus loin le déplacement de cette dernière.

KOLLER *et al.* (1963) ont aussi utilisé des semences de *Citrullus colocynthis* privées de l'enveloppe externe après trempage pendant 24 h. Dans des tests de germination à l'obscurité, ils constatent que ces semences germent en 48 h, entre 25 et 40°C, mais aucun graphe ni tableau n'est fourni pour permettre de savoir avec quelle vitesse ou pour quel taux final. Ils indiquent simplement qu'à 25°C le taux de germination est de 98%, après 4 jours.

2. Deuxième expérience

Dans cette deuxième série de tests, les températures s'échelonnent de 5 en 5°C de 15 à 45°C. Les tests à 5, 10 et 50°C ne sont pas repris car ces températures s'éloignent trop des conditions optimales cernées dans la première expérience.

Quatre types de semences (âgées de 4 mois) sont utilisés : conditions C', E', F et G.

On notera que les lots C' et E' sont des répétitions des lots C et E de l'expérience n° 1. On retrouve (figure 2), l'amélioration de la germination pour toutes les conditions thermiques après trempage de 24 h (E') et le déplacement de la température optimale de 25 (C') à 35°C (E'). Ceci démontre qu'entre 4 et 10 mois, la conservation au sec, à température ambiante ne modifie, pas de façon notable, le comportement des semences.

L'extrait aqueux d'enveloppes externes provoque des résultats différents selon sa concentration (figure 2, F et G).

A forte concentration (100%), l'extrait inhibe fortement la germination (F). Le graphe concernant la paresse germinative obtenu dans ce cas est voisin de celui fourni par les graines

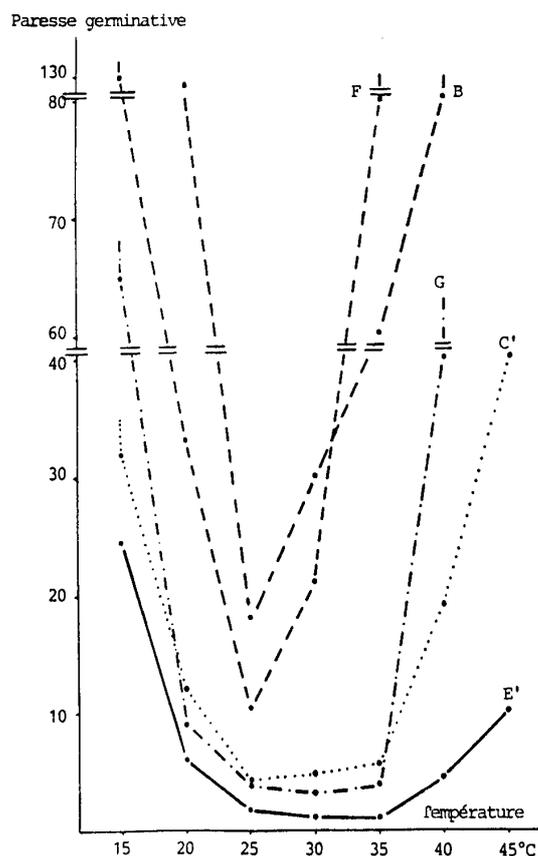


Figure 2.- Paresse germinative (ordonnée) en fonction de la température en degré Celsius (abscisse) de différents types de semences de *Citrullus colocynthis*.

B = graines scarifiées (voir figure 1, il s'agit du même test repris, ici à titre de comparaison). C', E', F et G = embryons encore entourés de la fine enveloppe interne mais débarrassés de l'enveloppe externe soit à partir de graines préalablement trempées dans de l'eau distillée pendant 24 h (E'), soit à partir de graines sèches (C', F et G). Dans ce dernier cas, la semence est mise à germer sur papier filtre imbibé soit d'eau distillée (C'), soit d'extrait aqueux d'enveloppes externes à la concentration de 100% (F) ou de 10% (G).

Chaque point des graphes correspond à un lot différent, comprenant 20 semences.

scarifiées (B). La température optimale est la même mais l'extrait est moins inhibiteur que l'enveloppe externe vers les basses températures alors que l'on constate l'inverse vers les températures élevées.

Au contraire, à faible concentration (10%), l'extrait (G, figure 2) stimule un peu la germination entre 20 et 35°C avec un optimum à 30°C. Mais, il a un net effet inhibiteur à 15 et 40°C (comparer les courbes G et C', figure 2).

L'influence de l'extrait aqueux d'enveloppe externe sur la germination, que nous avons mise en évidence antérieurement (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992) est ici confirmée. Ceci remet en cause les résultats négatifs de KOLLER *et al.* (1963) dans leur recherche d'un éventuel inhibiteur hydrosoluble contenu dans les enveloppes des graines de l'espèce étudiée ici. De même, les essais de BHANDARI (1974) sur ce même sujet aboutissent à un modèle non compatible avec nos résultats. Il suppose, en effet, que le facteur contenu dans les enveloppes des graines jeunes serait stimulateur et deviendrait inhibiteur lors du vieillissement de la semence. Nos résultats confirment que le même facteur (ou ensemble de facteurs) peut être inhibiteur ou stimulateur en fonction de sa concentration et non pas de l'âge de la semence.

Cependant, le rôle de ce facteur soluble dans la biologie de la semence n'est pas simple, du fait probablement, d'interférences avec d'autres facteurs. En effet, nous avons interprété l'amélioration de la germination de l'embryon, entouré de l'enveloppe interne, extrait après 24 h de trempage de la graine, comme le résultat de l'influence stimulatrice du facteur à faible concentration (EL HAJZEIN et NEVILLE, 1992). Les résultats obtenus dans le présent travail montrent que cette amélioration se manifeste pour toutes les températures testées, si l'on compare avec les embryons entourés de l'enveloppe interne, extraits de graines sèches. Or notre tentative pour vérifier notre hypothèse n'aboutit que partiellement. Si, entre 20 et 35°C les embryons, entourés de l'enveloppe interne, extraits de graines sèches et cultivés sur extrait d'enveloppes externes à 10%, germent mieux que leurs homologues cultivés sur eau, c'est l'inverse qui se produit pour les températures inférieures ou supérieures à cette fourchette. Dans ce test, l'extrait à 10% est donc stimulateur aux températures moyennes et inhibiteur aux températures extrêmes. Donc, le simple apport d'extrait d'enveloppes externes à 10% n'a pas les mêmes effets que le trempage 24 h dans la graine avant ablation de l'enveloppe externe. Il semble se passer, au cours du trempage dans la graine entière, des phénomènes autres que le simple transfert par l'eau d'imbibition du facteur soluble contenu dans l'enveloppe externe. Pendant cette période, l'embryon est, en particulier, soumis à une anoxie partielle qui n'est probablement pas sans conséquence.

Quelle que soit l'interprétation apportée à ce phénomène, il convient, maintenant, de discuter le déplacement de la température optimale de germination constatée dans certains cas. Suivant le type de semences utilisé dans nos tests, on peut

observer que la germination est, globalement, plus ou moins facile. Autrement dit, les obstacles s'opposant à la germination sont plus ou moins réduits. On peut se rendre compte que lorsque les obstacles sont importants, la température optimale de germination est de 25°C. Lorsque ceux-ci sont suffisamment atténués, la température optimale tend à se déplacer vers des températures plus élevées. Elle passe de 25 à 30°C lorsqu'on utilise l'extrait d'enveloppes externes à 10%, et elle atteint 35°C pour les embryons entourés de l'enveloppe interne, sortis de la graine après trempage de 24 h. Cette tendance à l'élévation de la température optimale de germination, au fur et à mesure que les obstacles à la germination diminuent a déjà été observée chez plusieurs espèces (DOUAY, 1980 ; AISSA, 1981 ; YSARD, 1987 ; GESLOT *et al.*, 1988 ; PALMA-LUTJENS, 1990) et paraît, bien que généralement méconnue, avoir une valeur assez générale. Ce phénomène reste à expliquer, mais, nous n'avons pas pour l'instant d'hypothèse permettant d'interpréter l'ensemble des situations : obstacles résultant d'une dormance embryonnaire chez *Olea* (DOUAY, 1980) ou d'une influence inhibitrice des enveloppes comme chez *Citrullus*.

Je remercie le Professeur P. NEVILLE du laboratoire de Morphogenèse végétale de l'Université d'Aix-Marseille III (France) qui m'a apporté son aide et ses conseils pour la rédaction de cet article, ainsi que Madame J. BERNARD du même laboratoire pour son assistance technique.

BIBLIOGRAPHIE

- AISSA D., 1981.- Etude expérimentale de la germination du chêne vert (*Quercus ilex*). Doctorat 3^e cycle. Univ. Aix-Marseille III, 66 p.
- AL ANI H.A., 1977.- Seed germination studies of two Iraqi desert species : *Citrullus colocynthis* and *Peganum harmala*. Proc. 1st. Agric. Conf. Muslim Scient., vol. 3 : 277-303.
- AL-FARRAJ J.M.M., AL-HELAL-ALI A., EL DESOKI R.A. and AL HUBSHI I., 1988.- Eco-physiological studies on *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad and *Cucumis prophetarum* (Jusl. ap) L. in Saudi Arabia. 1. Seed germination. Arab. Gulf. J. Scient. Res., 6 (3) : 377-385.
- BHANDARI M.C., 1974.- A report on growth regulators in the seed coat of old and fresh seeds of *Citrullus colocynthis* (Linn.) Schrad. Geobios. 1 (5) : 145-146.
- BHANDARI M.C. and SEND.N., 1975.- Ecology of desert plants and observations on their seedling. IV. Seed germination and seedling in *Citrullus* species. Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 24 : 411-416.
- DOUAY F., 1980.- Etude expérimentale de la germination et plus particulièrement de l'activation des semences de l'olivier (*Olea europaea* L.). Thèse de Doctorat ès Sci. Univ. Aix-Marseille III, 167 p.
- EL HAJZEIN B., 1992.- Etude de la germination de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. II. Mise en évidence d'une dormance embryonnaire relative. Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot., 15 : 175-181.
- EL HAJZEIN B. et NEVILLE P., 1992.- Etude de la germination de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. I. L'influence inhibitrice des téguments séminaux. Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot., 15 : 151-174.
- EL HAJZEIN B. et NEVILLE P., 1993.- Etude de la germination de *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. IV.- Influence de prétraitements thermiques sur la dormance des semences. Rev. Cytol. Biol. vég.- Bot., 16 : (sous presse).
- GESLOT A., CONNAULT C. et BONING., 1988.- Etude expérimentale des conditions de la germination, in vitro, des semences de jasmin officinal L. Rev. Cytol. Biol. vég.-Bot., 11 : 213-225.
- HARRINGTON J.F., 1962.- The effect of temperature on the germination of several kinds of vegetable seeds. XVIth Intern. Horticult. Cong. (Bruxelles), 2 : 435-441.
- KOLLER D., POLJAKOFF-MAYBER A., BERG A. and DIKSIN T., 1963.- Germination-regulating mechanisms in *Citrullus colocynthis*. Amer. J. Bot., 50 : 597-603.
- PALMA-LUTJENS B., 1990.- Contribution à l'étude de certains aspects de la multiplication de l'*Acacia senegal* (L.) Willd. Thèse de Doct. en Sci. (Biologie et Physiologie végétales). Univ. Aix-Marseille III. 335 p.
- YSARD A., 1987.- Etude expérimentale de la germination de deux chênes méditerranéens : le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) et le chêne kermès (*Quercus coccifera* L.). Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille III, 92 p.

Essai de resemis d'espèces pastorales autochtones en Tunisie centrale

Ali FERCHICHI* et Mohamed NEFFATI*

RESUME

Deux mélanges d'espèces pastorales autochtones ont été semés en Tunisie Centrale (Sidi Bouzid) sous les conditions naturelles au mois d'Octobre 1990.

Un premier mélange, constitué de *Lotus creticus*, *Plantago albicans*, *Stipa lagascae* et *Hedysarum carnosum*, a été semé à la volée sur une friche post-culturelle à sol sablo-limoneux profond. L'autre mélange, constitué de *Stipa parviflora*, *Artemisia herba-alba* et *Cenchrus ciliaris* a été semé à la volée dans une zone d'épandage à sol limono-argileux peu profond et caillouteux.

Diverses techniques, visant à améliorer le bilan hydrique du sol, à augmenter sa fertilité et à optimiser la date de semis par rapport à la pluie, ont été appliquées au niveau des deux sites. Les effets de ces techniques sur l'émergence et la survie des plantules des espèces semées ont été évalués à travers un suivi de la démographie de ces plantules au niveau des différents traitements. Des différences au niveau de l'aptitude des espèces à l'émergence et à la survie ont été révélées. C'est ainsi que *Stipa lagascae* a montré la plus grande aptitude à l'installation sur la plaine sableuse alors qu'*Artemisia herba-alba* s'est bien installée sur le glaciais limoneux recevant un appoint d'eau par ruissellement.

La densité élevée des adventices en provenance du stock de semences du sol d'une part et leur importante vigueur induite par les fertilisants d'autre part ont engendré une forte concurrence entre celles-ci et les espèces semées.

Le meilleur choix du matériel végétal, l'amélioration du bilan hydrique du sol et l'épuisement du stock initial de semences dans le sol sont de nature à favoriser la réussite des opérations de revégétation par resemis des parcours dégradés en zone aride.

MOTS-CLES : resemis, espèces pastorales, zone aride

SUMMARY

Two seed mixtures of indigenous pastoral plants have been seeded in Central Tunisia (Sidi Bouzid) in natural conditions (October 1990).

The first mixture was composed of *Lotus creticus*, *Plantago albicans*, *Stipa lagascae* and *Hedysarum carnosum*. It has been broadcast seeded on a deep sandy loam fallow. The second mixture was composed of *Stipa parviflora*, *Artemisia herba-alba* and *Cenchrus ciliaris*. It has been broadcast seeded on a shallow and gravely alluvial clay loam.

At both sites, divers techniques have been applied to improve the soil moisture balance and fertility and to optimise seeding date versus rain fall. The effects of these techniques on the emergence and survival of the seedlings have been evaluated observing the evolution of plant densities. These measures have revealed interspecific differences concerning emergence and survival capacities. *Stipa lagascae* has shown to be the best for the installation in a sandy soil, while *Artemisia herba-alba* was the best performing species in the alluvial soil, which receives run-off water from the surrounding slopes. The already existant seed stock has given rise to an important density of adventice plants. Vigorous as they were because of the applied fertilisers, they competed strongly with the seeded species.

The best choice of plant material, the improvement of the soil moisture balance and the reduction of its initial seed stock should add to more succes in the revegetation efforts of degraded arid pastures.

KEYWORDS : reseedling, pastoral species, arid zone

INTRODUCTION

La dégradation qualitative et quantitative du couvert végétal naturel dans le Centre-Sud tunisien a été mentionnée par plusieurs auteurs (LEHOUEIROU, 1969 ; FLORET et PONTANIER, 1982 ...). Dans les terres à pâturage cette dégradation se traduit par une diminution de la productivité des milieux et une amplification du phénomène de désertification.

La mise en valeur de ces terres et la restauration de l'équilibre écologique d'une façon générale ne peuvent donc être assurées qu'à travers la revégétation par des espèces autochtones adaptées des zones dénudées. C'est avec ce souci que des essais de resemis ont été entrepris en Tunisie Centrale (Hichria - Sidi Bouzid) dans un site situé dans l'étage bioclimatique aride supérieur à variante tempérée au sens d'Emberger (LE FLOC'H, 1986).

D'après LONG (1954) la végétation naturelle de la zone d'étude est représentée par l'association à *Eragrostis papposa*, *Ziziphus lotus* et *Artemisia campestris*.

Dans le but d'identifier des espèces végétales aptes à se réinstaller sur parcours dégradés en Tunisie présaharienne et de mettre au point des techniques de semis permettant une telle réinstallation deux mélanges d'espèces pastorales autochtones dont le choix a été défini par des études antérieures (C.C.E, 1988 ; BOYCE et FLORET, 1988 ; LE FLOC'H, 1990 ; NEFFATI et AKRIMI, 1991, etc.) ont été semés suivant plusieurs modalités qui visent à améliorer le bilan hydrique du sol, à augmenter sa fertilité et à optimiser la date de semis vis à vis de la pluie. Les doses de semis des espèces ont été définies sur la base de la capacité germinative de leurs semences au laboratoire et sur la base de la densité escomptée du couvert végétal reconstitué.

Les critères retenus pour l'évaluation des effets des différents facteurs susceptibles d'agir sur l'opération de resemis sont les taux d'émergence et de survie des jeunes plantules. Ces taux sont déterminés au moyen d'un suivi de l'évolution démographique de celles-ci.

MATERIELS ET METHODES

Les essais de resemis, réalisés à la volée ont été conduits dans deux sites.

1- Site «plaine»

Le site choisi est une friche post-culturelle

relativement plane à sol sablo-limoneux assez profond. Les données du tableau 1 définissent le matériel végétal utilisé et les doses de semis.

Tableau 1

Doses de semis et capacités germinatives des espèces semées dans le site «plaine»

	P	Cg	Ds
Lotus creticus L.	0,895	73	4
Plantago albicans L.	0,872	82,5	2
Stipa lagascae R. & S.	6.590	70,5	6
Hedysarum carnosum Desf.	-	6	8

P = Poids de 1000 graines native (gr)

Cg = Capacité germinative en %. La capacité germinative des semences a été déterminée à la température optimale de leur germination.

Ds = Dose de semis (kg/ha)

Les espèces ont été semées en mélange dans des parcelles élémentaires de 170 m² (20 x 8.5 m). Cinq traitements ont été appliqués au hasard sur 15 parcelles à raison de trois répétitions par traitement.

Les traitements appliqués sont les suivants :

- a- Témoin : sans semis ni fertilisation
- b- Témoin : sans semis mais avec fertilisation
- c- Fertilisation et semis après pluie
- d- Semis après pluie sans fertilisation
- e- Semis avant pluie sans fertilisation.

Le semis avant la pluie a été effectué le 24 octobre 1990. Le semis après la pluie a été effectué le 21 novembre 1990. Les fertilisants N.P.K ont été appliqués à raison de 3 kg par parcelle élémentaire, soit une dose de 176.5 kg/ha pour chacune des trois composantes.

2. Site «piedmont»

Il s'agit d'une zone d'épandage recevant un appoint d'eau par ruissellement. Le sol y est limono-argileux peu profond et caillouteux.

Les caractéristiques des espèces végétales semées dans ce site sont définies au tableau 2 :

Tableau 2

Doses de semis et capacités germinatives des espèces semées dans le site «piedmont»

	P	Cg	Ds
Stipa parviflora Desf.	0.702	62.5	6*
Artemisia herba-alba Asso	0.140	12	50
Cenchrus ciliaris L.	2.340	49	10

* semences plus débris végétaux

Les trois espèces ont été semées en mélange le 21 novembre 1990 dans des parcelles élémentaires de 75 m² (15 x 5). Six traitements ont été appliqués à raison de trois répétitions par traitement, soit donc un total de 18 parcelles.

Les traitements appliqués sont les suivants :

- a- Semis et fertilisation avec appoint d'eau d'épandage
- b- Semis sans fertilisation avec appoint d'eau
- c- Témoin sans semis ni fertilisation mais avec appoint d'eau
- d- Semis et fertilisation sans appoint d'eau
- e- Semis sans fertilisation et sans appoint d'eau
- f- Témoin sans semis ni fertilisation et sans appoint d'eau.

Les fertilisants N.P.K ont été appliqués aux mêmes doses que dans le site «plaine».

3- Méthodes d'échantillonnage et de suivi

Afin d'évaluer le taux de levée et de suivre l'évolution démographique des plantules, quatre placettes de 0.25 m² (0.5 x 0.5 m) ont été installées d'une façon systématique dans chaque parcelle élémentaire au niveau de l'ensemble des traitements appliqués dans les deux sites.

Le suivi a consisté à compter dans ces placeaux tous les individus de toutes les espèces présentes qu'elles aient ou non été semées. Alors que les espèces semées ont été comptées chacune à part, aucune distinction n'a été faite entre les espèces non semées et provenant donc du stock initial de semences dans le sol. A partir du 134^{ème} jour après le semis, cinq comptages ont été effectués à raison d'un comptage par mois. Un sixième comptage, effectué au début du mois d'Octobre a servi à évaluer le taux de survie des plantules au début de la deuxième saison humide.

La pluviométrie enregistrée dans la zone d'étude durant la campagne agricole 1990/1991 a été de 240 mm.

Le taux de levée est exprimé par le rapport du nombre de plantules émergées sur le nombre de graines viables semées multiplié par cent. Ce dernier est déterminé par la formule suivante :

$$NGVS = \frac{Ds \times Cg \times 1000}{P1000} \quad \text{où}$$

NGVS est le nombre de graines viables semées
Ds la dose de semis
Cg la capacité germinative
P1000, le poids de 1000 graines

RESULTATS ET DISCUSSIONS

Les résultats relatifs à l'émergence des espèces semées dans les deux sites sont présentés dans les tableaux 3 et 4.

Tableau 3
Taux maximum de levée des graines aptes à germer au niveau des différents traitements dans le site «plaine»

	Ds	a,b	c	d	e
Lotus creticus	325	0	3.8	1.1	0.6
Plantago albicans	190	0	0.5	0.4	0.9
Stipa lagascae	65	0	7.2	27	11
Hedysarum carnosum		0	0	0	0

Ds = Densité de graines viables (m²)

Taux de levée par traitement

(a,b) = témoins

c= fertilisation et semis après pluie

d= semis après pluie sans fertilisation

e= semis avant pluie sans fertilisation

Tableau 4
Taux maximum de levée des graines aptes à germer au niveau des différents traitements appliqués dans le site «piedmont»

	Ds f,c	a	b	d	e
Stipa parviflora	530 0	0.75	0.56	0.93	3
Artemisia herba-alba	215 0	7	5	6	8
Cenchrus ciliaris	210 0	3	4.7	1.4	0

Ds = densité de graines viables au m²

Taux de levée par traitement :

(f,c) = témoins

a = semis et fertilisation avec appoint d'eau

b = semis sans fertilisation avec appoint d'eau

d = semis et fertilisation sans appoint d'eau

e = semis sans fertilisation et sans appoint d'eau

L'interprétation des tableaux 3 et 4 montre que les différents traitements appliqués aussi bien dans la plaine qu'en piedmont n'ont pas eu d'incidence sur le taux global d'émergence pour les deux mélanges testés.

Toutefois une comparaison interspécifique des taux d'émergence montre une meilleure aptitude à la levée de *Stipa lagascae* (27 %) dans le site plaine et d'*Artemisia herba-alba* (8 %) au niveau du piedmont. Les autres espèces quelque soit le site où elles ont été introduites n'ont présenté que de faibles taux de levée variant de 0.4 % pour *Plantago albicans* et 0.9 % pour *Stipa parviflora* à 4.7 % pour *Cenchrus ciliaris*.

Si la majorité des espèces présente leur taux de levée maximum au cours de la période Avril-Mai, ce taux n'a été atteint pour *Cenchrus ciliaris* qu'au début de la deuxième saison humide. L'absence de levée de cette espèce, au moment du semis serait due, d'une part, à l'effet du froid, -selon JOURDAN et HAFERKAMP (1989) cette espèce exige pour pouvoir germer des températures de germination assez élevées - et d'autre part à l'effet des substances inhibitrices de la germination se trouvant au niveau des glumes (LAHIRI et KHARABANDA, 1962-63 in BOGDAN, 1977). L'absence de germination des espèces introduites au niveau des témoins atteste de leur absence du stock grainier du sol pour les deux types de parcours traités.

Le suivi de la démographie des plantules émergées aussi bien en plaine que sur le piedmont (figures 1 à 3) met en évidence des différences de comportement des espèces selon les traitements et le type de parcours. Cette différence au niveau de la capacité d'installation des espèces a été mise en évidence par d'autres auteurs (BADOUX, 1988 ; ETIENNE, 1991).

Dans le site «plaine» et à partir du 7ème mois après le semis, le déficit hydrique aggravé par la forte concurrence des thérophytes (plus de 150 pieds/m²) a entraîné une mortalité progressivement généralisée des jeunes plantules dans l'ensemble des traitements. Seuls quelques pieds de *Stipa lagascae* ayant réussi à se maintenir.

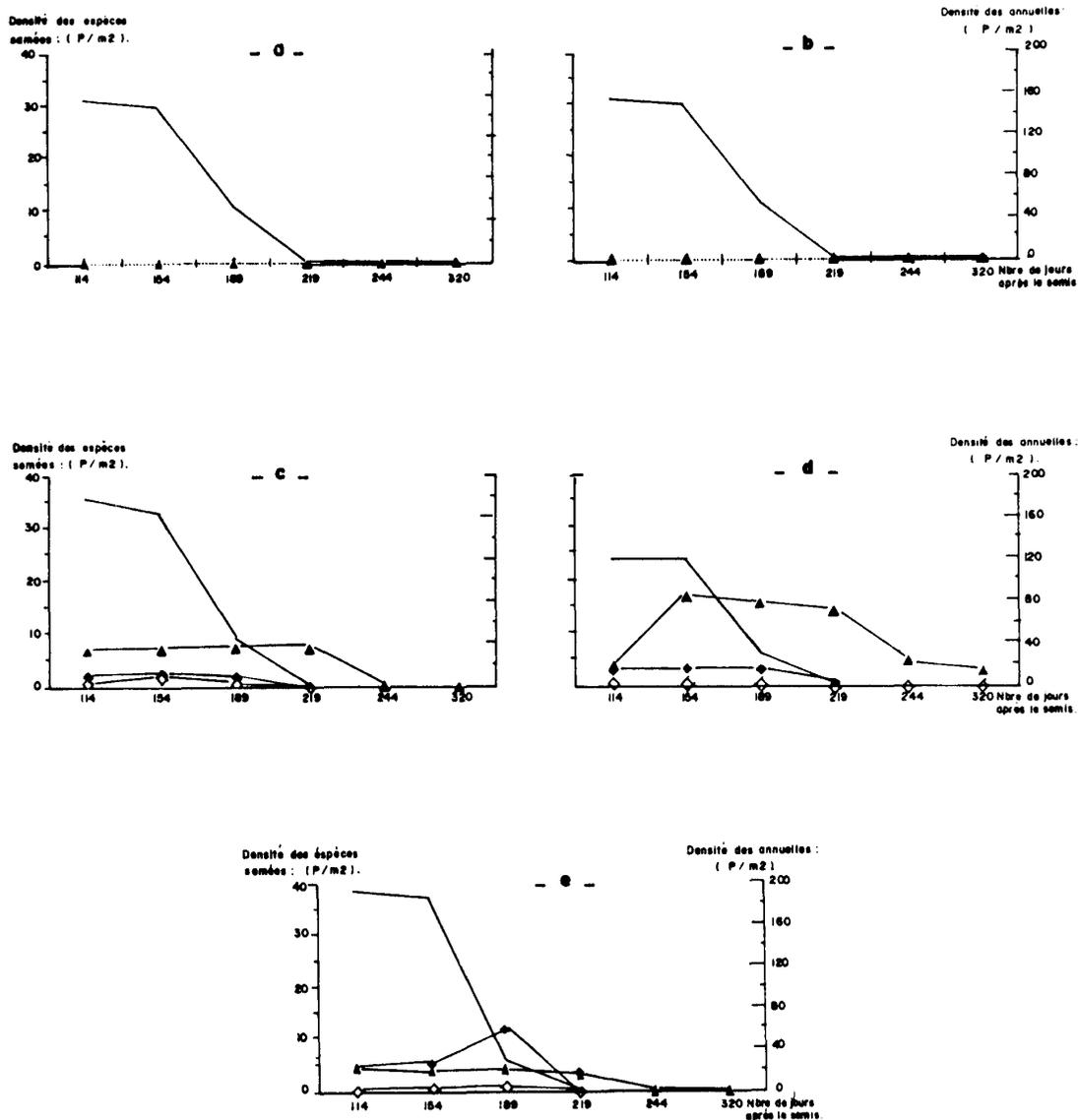


Figure 1 .- Evolution de la densité des plantules (P/m²) des espèces semées dans le site plaine : (♦ *Lotus creticus* ; ◇ *Plantago albicans* ; ▲ *Stipa lagascae* ; : *Hedysarum carnosum*) et des adventices (— : annuelles) en fonction du temps (nombre de jours après le semis) au niveau des différents traitements (a : Témoin ; b : Témoin avec fertilisation ; c : semis avant pluie sans fertilisation ; d : semis après pluie sans fertilisation ; e : semis après pluie avec

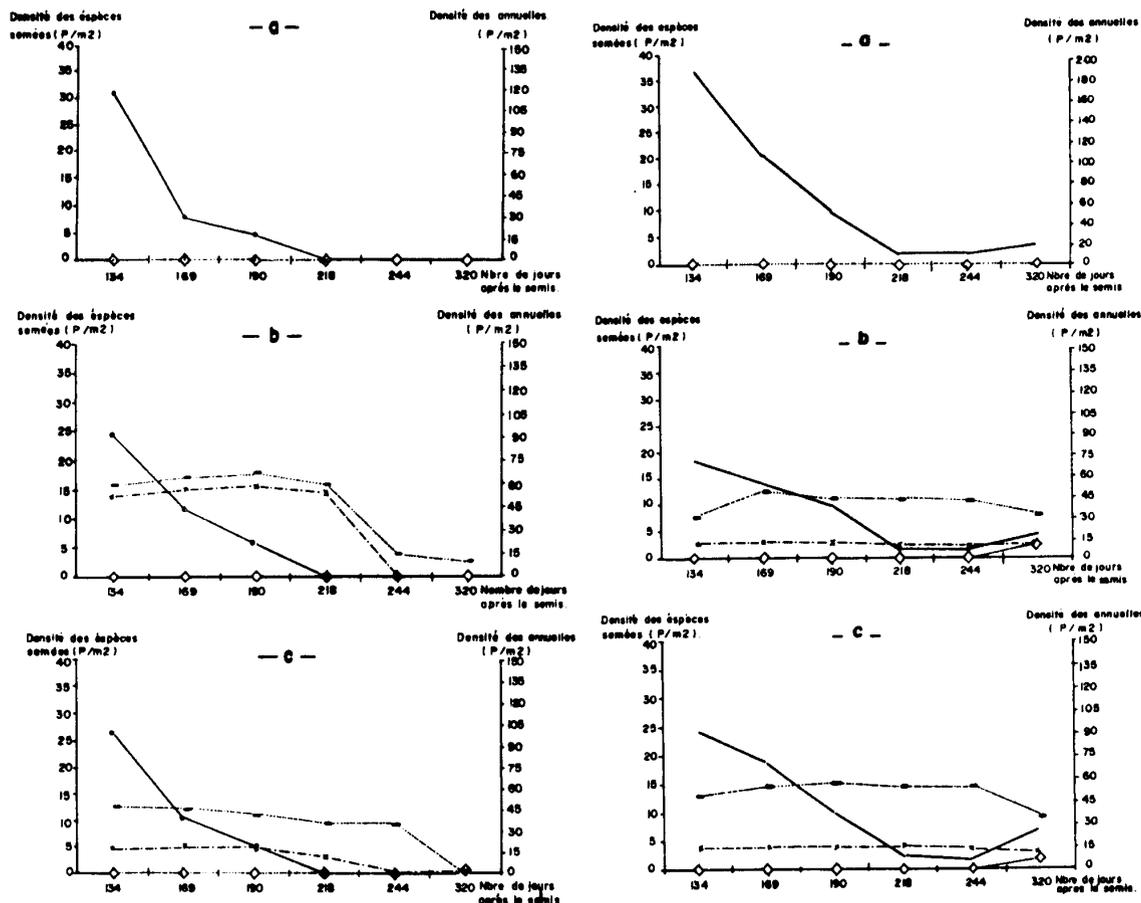


Figure 2. - Evolution de la densité des plantules (P/m^2) des espèces semées dans le site piedmont sans appoint d'eau (x : *Stipa parviflora* ; - : *Artemisia herba-alba*, \diamond *Cenchrus ciliaris*) et des adventices (\emptyset annuelles) en fonction du temps (nombre de jours après le semis) au niveau des différents traitements (a : témoin, b : semis sans fertilisation, c : semis avec fertilisation).

Figure 3. - Evolution de la densité des plantules (P/m^2) des espèces semées dans le site piedmont avec appoint d'eau (x : *Stipa parviflora*, - : *Artemisia herba-alba*, \diamond *Cenchrus ciliaris*) et des adventices (— : annuelles) en fonction du temps (nombre de jours après le semis) au niveau des différents traitements (a : témoin, b : semis sans fertilisation, c : semis avec fertilisation).

Au niveau du site piedmont seul le traitement «appoint d'eau par ruissellement» a permis aux jeunes plantules de survivre jusqu'au début de la deuxième saison humide. A cette période la densité totale des espèces semées était de 19 plants/m² au niveau du plot avec fertilisation et de 21.7 plants/m² pour le plot sans fertilisation. La différence est surtout marquée par une densité plus importante de *Cenchrus ciliaris* en absence (10 plants/m²) qu'en présence de fertilisation (6.7 plants/m²). Pour *Stipa parviflora* et *Artemisia herba-alba* les densités, en présence de fertilisation, ont été de 3 et 9 plants/m² respectivement.

Dans le cas du semis sans appoint d'eau la régression au cours de la période estivale du nombre de plantules installées a été très remarquable. La densité totale des plantules ayant survécu n'étant que de l'ordre de 3 plants/m².

CONCLUSION

Cette étude a permis de révéler des différences au niveau de la capacité d'installation des espèces. C'est ainsi que *Stipa lagascae* a montré une plus grande aptitude à l'installation dans la plaine sableuse alors qu'*Artemisia herba-alba* s'est bien installée sur le glacis limoneux recevant un appoint d'eau par ruissellement.

La forte concurrence entre les adventices (les thérophytes et surtout *Sinapis alba*) et les espèces semées a entraîné une forte mortalité de ces dernières. En effet, les fertilisants appliqués ont favorisé la vigueur végétative des thérophytes. Ceux-ci se sont révélés très concurrentes pour la lumière et les réserves hydriques et ont provoqué un étouffement des espèces introduites.

La revégétation des parcours dégradés par réintroduction de bonnes espèces pastorales s'avère donc être une opération délicate mais réalisable. Toutefois, le meilleur choix des espèces à réintroduire, l'amélioration du bilan hydrique du sol et l'épuisement du stock de semences des thérophytes dans le sol sont des facteurs à prendre en considération pour réussir une telle opération.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BADOUX, S. (1988) ; - Préparation du sol et semis de prairies temporaires. *Revue Suisse de l'Agriculture*, n°20 (3) ; - 131-135.
- BOGDAN, A.V. (1977) .- Tropical Pasture and Fodder Plants (Grasses and legumes) Printed in Great Britain by whitstable Litho. Ltd., 475 p.
- BOYCE, K.G. & 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" création d'une banque de semences pour les espèces des zones arides. 11 p + annexes.
- C.C.E (Commission des Communautés Européennes) (1988) .- Réhabilitation de la valeur des terres à pâturage et des zones affectées par l'érosion éolienne en Tunisie présaharienne. Rapport final de projet - Institut des Régions Arides/ORSTOM/CEFE, 179 p.
- ETIENNE, M. (1991) .- Sursemis sur parcours débroussaillés dans le sud-est de la France. *Fourrages*, 127 .- 321- 334.
- FLORET, C. et PONTANIER, R. (1982) .- L'aridité en Tunisie présaharienne climat, sol, végétation et aménagement Thèse de Doc. d'Etat U.S.T.L, Montpellier. Travaux et documents de l'ORSTOM n° 150, 544 p.
- JOURDAN, G.L. et HAFERKAMP, M.R. (1989) .- Temperature responses and calculated heat units for germination of several range grasses and shrubs - *Journal of Range management*, vol.42 (1) : 41-50.
- LE FLOC'H, E. (1986) .- Carte bioclimatique de la Tunisie. Ech. 1/1000 000. IMAGEO C.N.R.S Paris.
- LE FLOC'H, E. (1990) .- Réhabilitation des terres à pâturage dégradées en zones arides. Etude de cas : la Tunisie présaharienne. *Terra Arida*. Atelier international Afrique/Amerique Latine. MAB UNESCO, bases écologiques du développement rural intégré et lutte contre la désertification en zones arides et semi-arides. *Terra Arida* n°7 : 245-256.
- LE HOUEROU, H.N. (1969) .- La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). Thèse Doc. es-Sciences naturelles, Fac. des Sciences de l'Université de Marseille, 617 p.
- LONG, G. (1954) .- Contribution à l'étude de la végétation de la Tunisie Centrale. *An. du Serv. Bot. et Agr. de Tunisie*. Vol. 27, 388 p.
- NEFFATI, M. et AKRIMI, N. (1991) .- Espèces autochtones à usages multiples susceptibles d'être utilisées pour la revégétation des parcours dégradés en zone aride *Revue des Régions Arides*, n°2, 109 p.

Essai de quantification de l'eau d'irrigation introduite en Grande Camargue notamment pour la riziculture

An attempt at quantifying the amount of irrigation water entering the Grande Camargue especially for rice cultivation

Pierre HEURTEAUX *, Odile CROMBE **, Claude TONI ***

RESUME

L'irrigation est une pratique très ancienne dans le Delta du Rhône, mais c'est la riziculture qui, dès 1950, lui a donné l'importance qu'elle a aujourd'hui et en a fait une des composantes principales du bilan hydrique du delta.

L'eau du fleuve est introduite à l'intérieur des deux bras du Rhône (Grande Camargue) par 90 stations de pompage totalisant un débit d'équipement de 53 m³/s (1988). Ces stations sont gérées soit par des associations d'irrigants (11 stations, 24 m³/s), soit par l'initiative privée (79 stations, 29m³/s).

Pour le secteur d'irrigation collective, l'information concernant les volumes pompés et les plans de culture est centralisée et facilement exploitable. Pour le secteur privé, aucun recensement précis n'est disponible et pour quantifier sa part des pompages, il a fallu extrapoler à l'ensemble de l'irrigation privée une étude hydraulique faite sur un échantillon de 10 stations de pompage représentatives.

En 1988, quelque 340 millions de m³ d'eau du Rhône ($\pm 8\%$) ont été introduits en Grande Camargue (collectif : 180 ; privé : 160) dont 320 (94%) pendant la campagne rizicole. Cette eau a servi à alimenter 13 000 ha de cultures irriguées dont environ 10 000 ha de rizières, 3 000 ha de marais aménagés pour la chasse au gibier d'eau et 200 ha de parcs piscicoles. Elle a en outre couvert les besoins courants des fermes.

La capacité maximale de pompage était de 460 millions de m³ avec l'équipement potentiel des stations en 1988.

A elle seule, l'irrigation des rizières a nécessité 275 millions de m³, soit 24 000 m³/ha pour une rizière du secteur privé et 33 000 m³/ha pour une rizière du secteur d'irrigation collective.

Le volume d'eau pompée au Rhône dépend donc essentiellement des variations de la superficie des rizières. Il dépend également des variations du bilan net des pluies et de l'évaporation par rapport à la moyenne.

Une méthode est proposée 1) pour calculer le volume annuel moyen pompé en millions de m³ à partir de la surface des rizières en hectares ; 2) pour calculer le volume à ajouter ou à déduire de ces valeurs pour tenir compte des variations climatiques interannuelles.

A une superficie-plancher de 3 500 ha de rizières en Grande Camargue (1981) correspond un volume pompé annuel moyen de 220 millions de m³. Pour une superficie-plafond de 16 500 ha, ce volume passe à 440 millions de m³. Pour la période 1951-1990, le volume moyen annuel pompé est d'environ 350 millions de m³.

Une partie de l'eau fournie aux rizières est exportée sous forme de drainage superficiel. Elle est éliminée par repompages au Rhône ou par écoulement dans l'Etang du Vaccarès.

MOTS-CLES : Camargue, irrigation, rizières, bilan hydrique

* Directeur de recherche au CNRS, Laboratoire d'hydrobiologie, Université de Provence, 13331 MARSEILLE Cedex 3

** Chargée d'études pour l'environnement, Hôtel de Ville, 13200 ARLÈS

*** Direction départementale de l'agriculture et de la forêt (DDAF), rue Georges Bizet, 13200 ARLÈS

SUMMARY

Irrigation is a very ancient practice in the Rhône delta, but it is rice cultivation which since 1950 has made it such an important component of the hydrological balance in the delta.

The water of the river is pumped into the land lying between the two branches of the Rhône (the Grande Camargue) by 90 pumping stations totalling a potential output of 53 m³/s (1988). These stations are managed either by irrigation associations (11 stations, 24 m³/s), or by private enterprise (79 stations, 29 m³/s).

For the irrigation associations, information on the volumes pumped and the irrigable areas is centralised and easy of access. On the other hand, there are no precise figures available for the private sector and in order to quantify its share of the water pumped, an extrapolation had to be made for the entire private sector from a hydrological study of a sample of 10 representative pumping stations.

In 1988, 340 ± 8% million m³ of Rhône water entered the Grande Camargue (associations : 180; private : 160) of which 320 million (94%) was during the rice-growing season. This water irrigated 13,000 ha of crops including about 10,000 ha of ricefields, 3,000 ha of marsh managed for waterfowl shooting and 200 ha of fish farms. It also provided for the everyday needs of the farms.

The maximum potential pumping capacity of the equipment in the pumping stations was 460 million m³ in 1988.

Irrigation of the ricefields alone required 275 million m³, or 24,000 m³/ha for private sector ricefields and 33,000 m³/ha for ricefields irrigated by the associations.

Rice-growing is the main consumer of irrigation water in the Camargue. The volume of Rhône water entering the Grande Camargue each year therefore depends mainly on the total area of ricefields. It depends also on the net rainfall to evaporation deficit as compared to the mean.

A method is proposed : (1) for calculating the mean annual volume pumped in millions of m³ based on the total surface area of the ricefields in hectares ; (2) for calculating the volume to be added to or deducted from these values to take into account year-to-year variation in weather.

A minimum total area of 3,500 ha of ricefields in the Grande Camargue (1981) corresponds to a mean annual pumped volume of 220 million m³. For a maximum total area of 16,500 ha this volume rises to 440 million m³. In the period 1951-1990, the mean volume pumped was about 350 million m³ per year.

A part of the water supplied to ricefields is lost as surface runoff. This is evacuated by pumping back into the Rhône or by drainage into the Etang du Vaccarès.

KEY-WORDS : Camargue, irrigation, paddy-fields, water balance

INTRODUCTION

De tout temps, pour pallier le manque d'eau douce lié au déficit hydrique propre au climat méditerranéen ou à la présence de sel dans le sous-sol, les Camarguais ont utilisé l'eau du Rhône pour leurs besoins domestiques et agricoles, soit directement en installant leurs exploitations à proximité des bras actifs du fleuve, soit indirectement en aménageant les bras morts en canaux d'irrigation et en voies navigables. Pour gérer ces canaux, les utilisateurs se sont organisés en associations.

Pendant longtemps, les besoins en eau d'irrigation sont restés modestes. Ils se sont considérablement accrus dans les dernières décennies du 19^{ème} siècle comme conséquence de l'endiguement complet de l'île de Camargue (digue littorale 1859, digues du Rhône 1869) qui aggrava le déficit hydrique naturel, et plus encore de la crise phylloxérique. Le repli du vignoble méditerranéen en Camargue où la submersion

automnale permettait de le protéger de l'insecte ravageur marqua le début d'une pratique intensive et extensive de l'irrigation. Dès le début de la décennie 1950, le volume d'eau du Rhône introduit chaque année en Grande Camargue est devenu très important du fait du développement des cultures irriguées, essentiellement de la riziculture. Plus tard, d'autres activités consommatrices d'eau, comme la pisciculture en étangs d'eau douce et la chasse au gibier d'eau qui implique l'aménagement hydraulique de marais, ont accru les besoins en eau du Rhône.

L'eau douce introduite en Camargue séjourne provisoirement sur les surfaces auxquelles elle est destinée (marais, rizières etc.) avant d'être éliminée par évapotranspiration, infiltration et ruissellement direct dans le réseau de drainage. Si le volume de l'eau pompée au Rhône reste modéré, il joue un rôle bénéfique en compensant le déficit hydrique aggravé par l'homme, mais, passé un certain seuil, il induit des modifications des biocénoses naturelles terrestres et

aquatiques préjudiciables à la conservation d'une richesse écologique mondialement reconnue. Ainsi, en ce qui concerne les biocénoses terrestres, la remontée de la nappe aquifère induite à distance par l'irrigation s'accompagne sous les terrains halomorphes d'un accroissement de la salinité de surface et, à terme, d'un appauvrissement floristique des associations végétales. En ce qui concerne les biocénoses aquatiques, l'excès d'eau de drainage affecte aussi bien les marais que les étangs. Les marais temporaires saumâtres volontairement alimen-

tés en eau du Rhône s'adoucissent et ont des périodes d'assez plus courtes quand ils ne deviennent pas purement et simplement permanents. L'énorme augmentation du volume des retours d'irrigation recueillis par le Vaccarès lors du boom rizicole des années 1950 a provoqué l'élévation du niveau moyen des étangs centraux de la Camargue et une baisse de leur salinité bouleversant les conditions écologiques du milieu (VAQUER & HEURTEAUX, 1989) (figure 1).

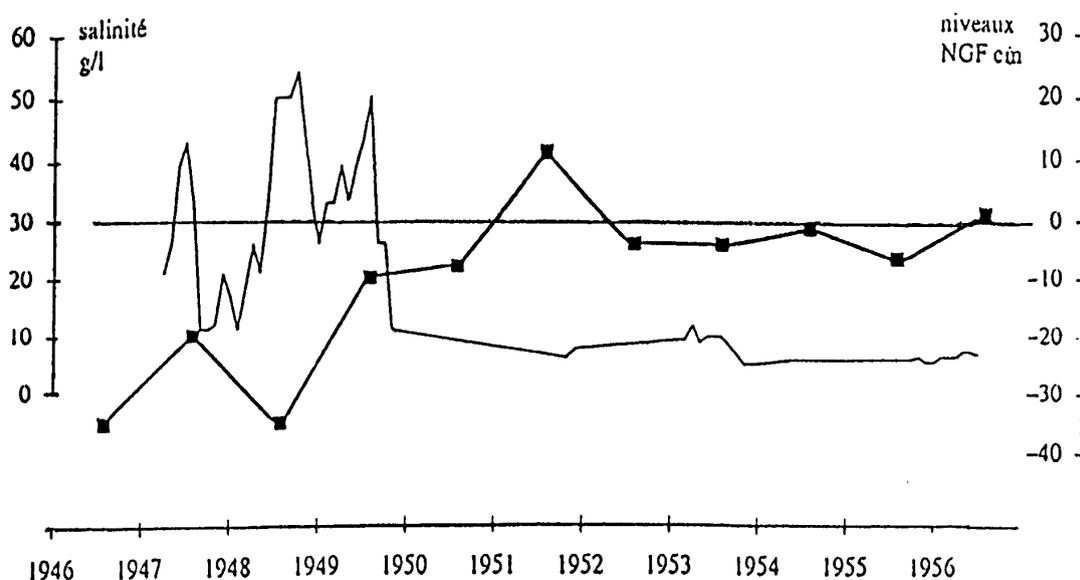


Figure 1.- Influence de l'apport d'eau de drainage rizicole sur l'évolution du niveau (trait fort) et de la salinité (trait fin) de l'étang du Vaccarès de 1946 à 1956

On estime que l'apport annuel d'eau du Rhône à la Camargue tourne aujourd'hui autour de 400 millions de m³. Il joue un rôle capital dans le bilan de l'eau et du sel du Delta, son volume est en effet du même ordre de grandeur que l'apport pluvial moyen, et comme celui-ci, il est soumis à des fluctuations interannuelles. Or, d'un bilan de l'eau et du sel équilibré dépendent aussi bien la prospérité des différents groupes sociaux que la richesse écologique de la Camargue. La Grande Camargue, enfermée dans ses digues est un milieu faussement naturel, l'homme y a la maîtrise de l'eau, il peut intervenir pour limiter l'impact de ses propres excès et de ceux du climat et éviter les dérapages du bilan hydrique. Il peut ainsi créer des conditions sinon optimales, du moins convenables pour tous. Le Parc naturel régional de Camargue a parmi ses objectifs prioritaires l'établissement d'un plan global de gestion de l'hydraulique en Grande Camargue. Comme préalable à cette entreprise, il est nécessaire de pouvoir quantifier en toutes circonstances tous les termes du bilan hydrique. Jusqu'à

l'essai que nous présentons ici, les introductions d'eau du Rhône pour l'irrigation comptaient parmi les termes les plus mal connus de ce bilan. Il faut dire que leur quantification est difficile, en effet, elles se font pour l'essentiel par pompes et tous les pompages ne sont pas contrôlables, certains sont collectivement gérés par des associations de cultivateurs, les autres relèvent de l'initiative privée. Comme première approche du problème, nous avons tenté de quantifier le volume d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue en 1988 en nous appuyant sur les données que nous avons pu recueillir pour cette année là concernant les pompages et l'utilisation de l'eau. Puis, une analyse détaillée pour la décennie 1980, de l'évolution de la riziculture, des volumes connus d'eau du Rhône pompés sur le secteur d'irrigation collective, des pluies et de l'évaporation, nous a permis d'établir la relation qui existe entre la surface des emblavements en riz et le volume total d'eau pompé au Rhône et d'apprécier l'influence du déficit ou de l'excédent pluviométrique sur ces pompages.

Les cultivateurs pratiquant l'irrigation collective sont groupés en onze associations syndicales autorisées qui gèrent chacune un réseau de canaux raccordé à une station de pompage. Leur action est coordonnée par les services administratifs des Associations territoriales d'Arles et de Notre-Dame-de-la-Mer (alias Saintes-Maries-de-la-Mer) et le fonctionnement des équipements majeurs est contrôlé par la section d'Arles de la Direction départementale de l'agriculture et de la forêt (DDAF). Cette centralisation de l'information permet de connaître avec une assez bonne précision les entrées d'eau du Rhône imputables aux principales stations de pompage collectives et la répartition de l'eau entre les différentes activités consommatrices, celles-ci étant recensées. Néanmoins, certaines zones d'ombre subsistent et nuisent à la précision des résultats. Ainsi, en 1988, le secteur d'irrigation collective disposait d'un débit d'équipement de 23,8 m³/s, mais les volumes pompés n'ont pu être mesurés que pour un débit installé de 20,25 m³/s. En effet, quatre petites stations n'étaient pas pourvues des compteurs horaires nécessaires à cette mesure. D'autre part, il n'a pas été possible de déterminer le coefficient de rendement pour chacune des onze stations.

La tâche est encore plus difficile en ce qui concerne le secteur d'irrigation privée. Les irrigants privés gèrent chacun leur propre réseau d'irrigation et leur prise d'eau. Il y a ainsi 79 prises d'eau totalisant en 1988 un débit d'équipement de 29 m³/s réparties le long de la rive droite

du Grand Rhône (29 prises, 11 m³/s) et de la rive gauche du Petit Rhône (50 prises, 18 m³/s). La nature de certaines installations de pompage ainsi que l'éparpillement de l'information (parfois la réticence à livrer l'information) concernant les pompes et les plans de cultures, rendent pratiquement impossible la quantification du volume introduit par l'ensemble des irrigants privés par la simple addition des volumes introduits par chacun d'eux. Pour aboutir à cette quantification, il a fallu faire l'étude détaillée d'un échantillon d'exploitations représentatives et extrapoler les résultats à l'ensemble du secteur d'irrigation privée.

Les approximations et les hypothèses de travail que nous avons dû faire nous incitent à présenter notre travail comme un essai, mais notre expérience de l'hydraulique camarguaise nous autorise à espérer que la quantification à laquelle nous sommes parvenus est un reflet assez fidèle de la réalité.

NATURE ET SUPERFICIE DES ACTIVITES CONSOMMATRICES D'EAU DU RHONE EN GRANDE CAMARGUE

Cinq types d'activités se partagent l'eau douce introduite en Grande Camargue : la riziculture, les autres cultures irriguées, la pisciculture, la chasse au gibier d'eau et les besoins domestiques des fermes.

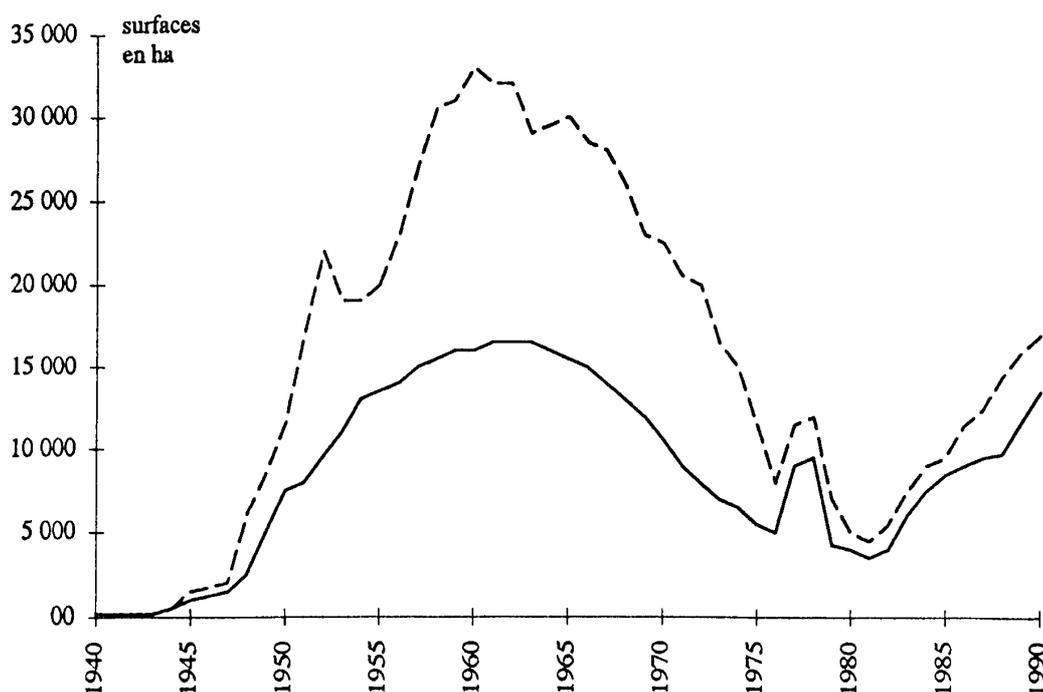


Figure 2.- Evolution de la riziculture française au cours des cinquante dernières années. Surfaces cultivées en Grande Camargue (trait plein) et dans toute la France (trait tireté)

Les cultures

Actuellement, les terres défrichées et cultivables en Grande Camargue couvrent une surface d'environ 25 000 hectares (DDAF, 1971 ; VAQUER, 1973 ; TAMISIER, 1990). Le partage de cet espace entre les différentes cultures varie dans le temps dans de larges limites.

La riziculture

Les emblavements en riz sont fluctuants (figure 2), ils ont atteint jusqu'à 16 500 hectares au début de la décennie 1960, mais ils ne dépassaient pas 3 500 ha en 1981. En 1988, d'après le Centre français du riz, ils atteignaient $9\,730 \pm 120$ ha. D'après les statistiques de l'Office national interprofessionnel des céréales (ONIC) et de la DDAF, les rizières couvraient la même année $4\,630 \pm 60$ ha sur le secteur d'irrigation collective, les irrigants privés cultivaient donc $5\,050 \pm 60$ ha de riz

Les autres cultures

L'aire cultivable non occupée par les rizières est consacrée aux cultures sèches, irriguées ou non. La principale culture non irriguée est le blé dur (environ 5 000 hectares en 1988), mais des submersions sont parfois nécessaires sur les terres à blé avant semis pour ameublir les sols argileux et faciliter les façons aratoires. Les principales cultures irriguées autres que le riz sont les vergers, les prairies et luzernières, les céréales pour animaux (maïs, sorgho, soja), le tournesol et autres oléagineux, les maraîchages et les asperges. Jusqu'à un passé récent, un volume important d'eau du Rhône était consacrée à la submersion automnale des vignes, mais

il ne reste que quelques vestiges (environ 500 ha en 1988, 200 ha en 1990) du vignoble camarguais autrefois prospère (3 000 ha en 1960)

la fluctuation des emblavements rizicoles donne lieu à des conversions de cultures. Les terrains cultivés conquis ou libérés par la riziculture sont pris ou restitués en partie au blé dur, en partie aux autres cultures irriguées sans qu'on puisse faire de statistiques précises. Toutefois, l'interprétation des recensements agricoles officiels (SCEES-SDSA 13- Recensements agricoles 1970, 79 et 88) comparée à d'autres sources (VAQUER, 1973), semble indiquer qu'entre 1970 et 1988, la déprise rizicole a profité à parts à peu près égales aux cultures sèches et aux autres cultures irriguées (maïs, sorgho, oléagineux, maraîchage) et inversement. Entre 1970 et 1979, la riziculture passe en Grande Camargue de 10 600 à 4 200 hectares (- 6 400 ha) et la culture des céréales-grains pour animaux de 100 à quelque 3 000 ha. De 1979 à 1988, alors que la riziculture progresse de 5 500 hectares (9 730 ha en 1988), ces céréales régressent de 2 500 ha au profit des oléagineux (tournesol) qui passent de 300 à 1 500 ha.

La superficie consacrée aux cultures irriguées autres que le riz peut être connue avec précision dans le détail de ses composantes sur le secteur d'irrigation collective. Par contre, il n'en est pas de même sur le secteur d'irrigation privée pour lequel une estimation doit être faite par la voie déductive. Pour l'année 1988, nous avons pu établir le plan de cultures détaillé au tableau I. Rizières comprises, la Grande Camargue comptait alors environ $13\,000 \pm 3\%$ de cultures irriguées.

Tableau I

Les cultures irriguées en Grande Camargue en 1988 : nature et surfaces en hectares

type d'irrigation	irrigation collective	irrigation privée	irrigation totale
rizières	$4\,680 \pm 60$	$5\,050 \pm 60$	$9\,730 \pm 120$
vignes	60 ± 5	400 ± 50	460 ± 50
autres cultures irriguées	735 ± 50	$1\,200 \pm 120$	$1\,935 \pm 170$
submersion des terres à blé	185 ± 10	400 ± 50	585 ± 60
surfaces totales	$5\,710 \pm 125$	$7\,000 \pm 280$	$12\,710 \pm 405$

La pisciculture

Pour l'ensemble du Delta, la pisciculture n'a connu qu'une prospérité éphémère. En 1988, la Grande Camargue était encore peu touchée par la récession, sur l'aire d'irrigation privée, les

étangs aménagés pour la carpiculture représentaient 150 hectares alimentés pour parties à peu près égales par les retours d'irrigation des rizières et par les pompages au Rhône. Sur le secteur d'irrigation collective, les parcs piscicoles couvraient environ 250 hectares, mais 20 ha seule-

ment étaient déclarés au titre des surfaces irrigables, le reste étant alimenté par des eaux de drainage. Aujourd'hui, les étangs exploités pour la pisciculture n'occupent plus que quelque 70 ha

Les marais de chasse

Les marais aménagés pour la chasse au gibier d'eau représentent environ 2 500 hectares sur le secteur d'irrigation privé. Sur le secteur d'irrigation collective, 480 ha étaient déclarés en 1988 pour bénéficier de l'irrigation. TAMISIER (1990) avance le chiffre de 4 000 ha de marais ainsi aménagés pour l'ensemble du delta. Le plus souvent, à l'état naturel, les marais temporaires sont secs de juillet aux premières pluies importantes de l'automne. Pour attirer les canards hivernants de retour de migration en août et rentabiliser la chasse au gibier d'eau, les marais de chasse sont maintenus en eau tout l'été par des apports rhodaniens directs et (ou) par des retours d'irrigation rizicoles.

Les besoins domestiques des fermes

L'approvisionnement en eau des fermes inclut, outre les besoins ménagers, l'arrosage des jardins, des potagers, l'abreuvement des manades et du bétail de ferme etc. L'approvisionnement en eau est assuré par les canaux d'irrigation. Pendant la période d'intense activité culturelle, ces canaux sont pleins en permanence, l'alimentation des fermes se fait dans la foulée des autres activités et ne prélève qu'une très petite part du débit véhiculé par les canaux. Par contre, lorsque les irrigations cessent (courant septembre), pour approvisionner les fermes il faut remplir les canaux une à deux fois par semaine suivant la pluviométrie par des pompes spécifiques. Compte tenu de la longueur et de la capacité des canaux en terre (48 km et 250 000 m³ pour les seuls canaux principaux du secteur d'irrigation collective (DDAF, 1975)), ce mode de distribution s'accompagne de fortes «pertes en ligne» et l'on doit s'attendre à une consommation sans aucune mesure avec un usage domestique classique. Ainsi, au cours des trois premiers mois de 1988 où il n'y a pas eu d'autre utilisation de l'eau, les stations collectives ont pompé quelque 1,5 millions de m³.

QUANTIFICATION DU VOLUME D'EAU DU RHÔNE INTRODUIT EN GRANDE CAMARGUE EN 1988

L'approche des problèmes n'étant pas la même, nous avons considéré séparément l'irrigation privée et l'irrigation collective pendant la période culturale (fin avril-fin septembre), puis nous avons calculé le volume pompé au Rhône

pour l'année entière. Enfin, nous avons estimé la capacité maximale de pompage dans l'état d'équipement des stations en 1988.

Quantification de l'irrigation privée en Grande Camargue pendant la campagne rizicole de 1988

Méthode utilisée

Faute de pouvoir quantifier les introductions d'eau du Rhône pour l'ensemble des 79 stations de pompage privées, il a fallu procéder par échantillonnage et extrapolation. La première tâche a été de recenser toutes les stations de pompage privées, d'examiner leur situation sur les deux bras du fleuve, leurs caractéristiques techniques et leur capacité totale de pompage. A partir de ce recensement, dix stations ont été sélectionnées pour leur représentativité de l'ensemble tant par leur situation géographique (5 sur le Grand Rhône, 5 sur le Petit Rhône) que par leurs caractéristiques hydrauliques (5,2 m³/s de débit d'équipement, soit 18% du total) et, espérait-on, culturelles.

Chacune des propriétés choisies a fait l'objet d'une étude hydraulique expérimentale détaillée. Cette étude a été confiée à J. TERRUS et J.M. BLANCHET sous couvert du Parc naturel régional. Elle a été facilitée par la collaboration active des irrigants. Le volume d'eau du Rhône réellement distribué aux différentes activités consommatrices d'eau a été mesuré de la façon suivante :

- la durée des pompages a été enregistrée à l'aide de compteurs horaires équipant les pompes, connaissant le débit nominal de celles-ci et les temps de pompage, on a pu calculer le volume brut des introductions d'eau du Rhône ;

- pour déterminer les volumes nets pompés, ces volumes bruts ont été affectés d'un coefficient de rendement, spécifique à chacune des installations de pompage, déterminé par des jaugeages de débits réels dans les canaux en tête des stations, pour l'ensemble des dix stations, la valeur moyenne de ce coefficient était de 0,80 ;

- les irrigants ont fourni des plans de cultures détaillés et ont noté, à chaque pompage, la nature des cultures irriguées ; on a pu ainsi calculer la consommation à l'hectare pour chaque type d'irrigation pendant la campagne d'arrosage.

Au cours de la campagne rizicole de 1988, l'ensemble des dix stations a permis l'introduction nette de 27,9 millions de m³ d'eau du Rhône. La répartition de cette eau aux différents types d'arrosage et les consommations à l'hectare sont détaillées sur le tableau II.

Tableau II

Les volumes d'eau en millions de m³, pompés au Rhône en 1988 sur les dix propriétés échantillonnées sur le secteur d'irrigation privée. Les différents usages de l'eau, les surfaces irriguées en hectares et les consommations à l'hectare

types d'irrigation	volume utilisé Mm ³	surfaces irriguées en ha	consommation en m ³ /ha
Rizières	22,1	921	24 000
cultures diverses	1,2	215	5 600
étangs piscicoles	1,8	150	12 000
marais de chasse	2,1	250	8 400
submersion des terres à blé	0,3	70	4 500
besoins des fermes (en septembre)	0,4		
totaux	27,9	1 606	

Ce tableau appelle les commentaires suivants :

- L'eau pompée pour alimenter les rizières, ramenée à l'hectare irrigué varie du simple au triple suivant les exploitations (15 000 à 45 000 m³/ha) en fonction du mode d'arrosage et des performances du système d'irrigation de chacun. Les pompages spécifiques des rizières représentent 24 000 m³/ha, mais compte tenu des pertes sur le réseau, l'apport effectif aux rizières ne doit pas dépasser 23 000 m³/ha.

- Pour les cultures irriguées autres que le riz, la consommation moyenne à l'hectare (5 600 m³) est proche des valeurs moyennes pour l'ensemble de la Camargue, avancées par la DDAF (6 000 m³) ou calculées par nous (6 300 m³).

- En ce qui concerne les étangs piscicoles et les marais de chasse, les consommations d'eau du Rhône à l'hectare relevées ici sont inférieures à des mesures faites par ailleurs qui estiment à 15 000 m³/ha de juillet à septembre voire davantage l'apport moyen d'eau nécessaire à l'aménagement hydraulique de ces plans d'eau (HEURTEAUX, 1988 b ; GODIN, 1990). La

différence s'explique par le fait que l'eau est en partie fournie par les retours d'irrigation rizicoles, en partie par des pompages au Rhône. Sur les dix propriétés choisies comme échantillon, en 1988, 400 ha de marais n'ont reçu que des colatures rizicoles pendant toute la durée de la submersion des rizières et n'ont été approvisionnés par pompages qu'après la récolte du riz, alors que 250 ha de marais et 150 ha d'étangs piscicoles ont eu une alimentation mixte.

Résultats obtenus

L'extrapolation des résultats obtenus sur l'échantillon des dix propriétés à l'ensemble du secteur d'irrigation privée a été faite par deux voies :

1ère voie- A chaque catégorie consommatrice d'eau dont la surface est connue, on applique les consommations à l'hectare mesurées sur l'échantillon des dix propriétés. La somme des volumes arrondis est en valeur moyenne de 150 millions de m³ (tableau III).

Tableau III

Volume d'eau du Rhône introduit sur le secteur d'irrigation privée de Grande Camargue en 1988 (au total 150 millions de m³), calculé en multipliant les surfaces irriguées en hectares par la consommation à l'hectare

Activités consommatrices d'eau du Rhône	surfaces concernées ha	consommation en m ³ /ha	volume Mm ³
rizières	5 050	24 000	121
autres cultures irriguées	1 200	5 600	7
submersion des terres à blé	400	4 500	2
étangs piscicoles	150	12 000	2
marais de chasse	2 000	8 400	17
(environ 500 ha sur 2 500 sont alimentés par les seuls retours d'irrigation)			
besoins des fermes			1

2ème voie - On sait que le débit d'équipement des dix stations de pompage choisies comme échantillon était en 1988 de 5,2 m³/s pour un équipement total du secteur d'irrigation privée de 29 m³/s. D'autre part, on sait (tableau II) que pour la même année, pendant la campagne rizicole, les dix stations ont pompé pour les besoins autres que piscicoles 26,1 millions de m³, soit 5 millions de m³ par m³/s de débit d'équipement. Si on admet un tel rapport pour

l'ensemble de l'irrigation privée, les besoins autres que piscicoles ont nécessité l'introduction de 145 millions de m³, soit avec l'alimentation des étangs piscicoles quelque 147 millions de m³.

Les valeurs trouvées par les deux méthodes sont assez proches pour autoriser à penser que les irrigants privés ont pompé un volume d'eau du Rhône d'environ 150 millions de m³ au cours de la campagne rizicole de 1988.

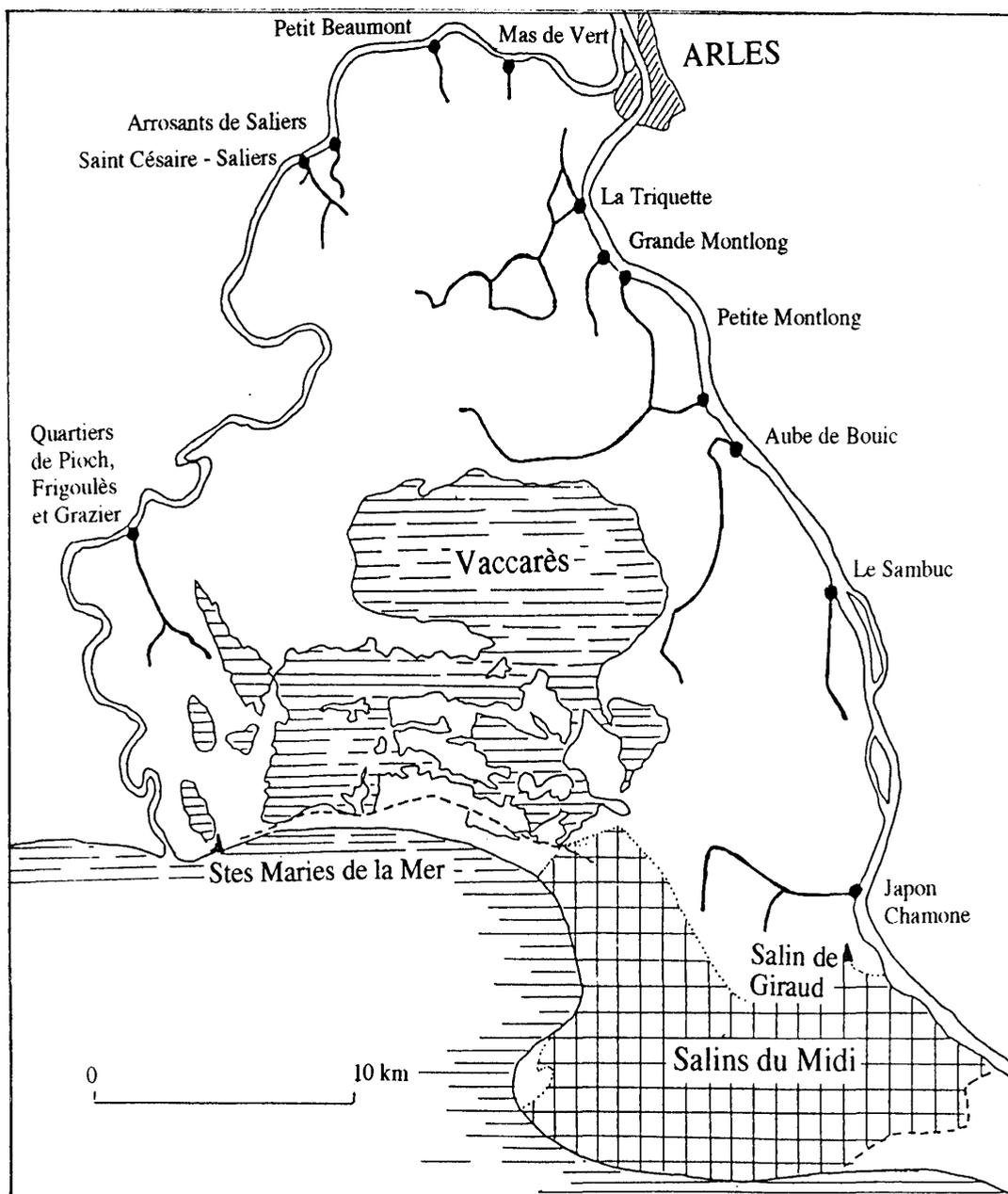


Figure 3.- Les stations de pompage et les canaux d'irrigation des associations syndicales autorisée de la Grande Camargue

Quantification de l'irrigation collective en Grande Camargue au cours de la campagne rizicole de 1988

Méthode utilisée

Les irrigants du secteur d'irrigation collective disposent de onze stations de pompage dont six sur la rive droite du Grand Rhône et cinq sur la rive gauche du Petit Rhône (figure 3). L'ensemble représentait en 1988 un débit d'équipement de 23,8 m³/s mais seuls 21,8 m³/s ont été utilisés. La durée des pompages pour 1988 est connue avec précision pour sept de ces stations totalisant un débit d'équipement de 20,3 m³/s (18,3 utilisés), ce qui permet de calculer, pour l'ensemble de ces sept stations, le volume brut puisé dans le Rhône. Par extrapolation de cette valeur aux quatre stations pour lesquelles on ne peut pas calculer directement le volume pompé, mais dont on connaît le débit d'équipement utilisé, on obtient une estimation de ce volume.

Pour pouvoir passer des volumes bruts aux volumes réels et calculer le cubage net pompé par

m³/s de débit d'équipement, il a fallu déterminer un coefficient de rendement moyen des installations de pompage. Une campagne de jaugeages a été faite par le Service d'aménagement des eaux de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur en tête du canal Aube de Bouic. Un rendement moyen de 0,83 a été mesuré pour cette station. Faute d'avoir pu mesurer le rendement en continu et, surtout, faute d'avoir pu déterminer un coefficient propre à chacune des stations de pompage, il est raisonnable d'insérer le rendement moyen pour l'ensemble des stations collectives dans une fourchette d'incertitude de $\pm 5\%$.

Résultats obtenus

Au cours de la campagne rizicole de 1988, le volume brut d'eau du Rhône pompé par les stations de pompage collectives contrôlées s'est élevé à 174 millions de m³. L'extrapolation de ce volume à l'ensemble du secteur d'irrigation collective donne un total brut de 208 millions de m³. Compte tenu d'un rendement de $0,83 \pm 5\%$ le volume réellement introduit en Camargue par les irrigants collectifs s'est élevé à 172 ± 8 millions de m³ (tableau IV).

Tableau IV

Les stations de pompage du secteur d'irrigation collective en Grande Camargue. Leurs caractéristiques hydrauliques et le volume d'eau du Rhône en millions de m³ qu'elles ont introduit en 1988

Les volumes sont calculés d'après les carnets de pompage des stations

Les volumes en italique sont extrapolés

Les volumes nets sont calculés en multipliant le volume brut par le coefficient de rendement moyen de 0,83

Les six premières stations sont sur le Grand Rhône, les cinq dernières sur le Petit Rhône

Nom des associations territoriales autorisées	Nombre de pompes () et Q installé en m ³ /s	volume brut en Mm ³		volume net en Mm ³	
		période rizicole	année entière	période rizicole	année entière
TRIQUETTE	(6) 4,7	46	46	38	38
GRANDE MONTLONG	(2)	9	9	7	8
PETITE MONTLONG	(6) 4,6	43	45	36	37
AUBE DE BOUIC	(3) 2,7	26	28	21	23
LE SAMBUC	(3) 1,2	12	13	10	11
JAPON-CHAMONE	(5) 4,2	30	32	25	27
MAS DE VERT	(4) 1,75	7	7	6	6
PETIT BEAUMONT	(2) 0,6	6	6	5	5
ARROSANTS DE SALIERS	(3) 0,75	7	8	6	6
SAINT CESAIRE-SALIERS	(2) 1,5	12	13	10	11
FRIGOULES-PIOCH-GRAZIER	(2) 1,1	10	13	9	11
TOTAUX	23,8 m ³ /s	208	220	172	183

Il y avait en 1988 sur le secteur d'irrigation collective 920 \pm 60 ha de cultures irriguées autres que le riz (tableau I) et 500 \pm 50 ha de marais de chasse et d'étangs piscicole. Compte tenu de ce que nous savons des besoins à l'hectare pour ces deux postes consommateurs d'eau du Rhône, ils

ont nécessité pendant la période culturale, un apport respectif de $8,2 \pm 1,1$ et $7,5 \pm 1,4$ millions de m³ d'eau, soit avec l'approvisionnement des fermes estimé à $1 \pm 0,2$ millions de m³, un apport total de $16,7 \pm 2,7$ millions de m³. Les 4 680 ha de rizières du secteur d'irrigation col-

lective ont donc disposé de 155 ± 11 millions de m³ d'eau, soit une consommation brute à l'hectare de $33\,500 \pm 2\,800$ (8,5%) m³. Compte tenu des pertes en ligne sur le réseau d'irrigation estimées à 10% du volume circulant dans 107 km de canaux principaux dont 48 en terre, l'eau réellement introduite sur les rizières est en moyenne de l'ordre de 30 000 m³/ha.

La consommation des rizières est nettement plus forte sur le secteur d'irrigation collective que sur celui de l'irrigation privée. Il y a sans doute un lien entre cette surconsommation et le fait que les irrigants privés paient l'eau au volume pompé alors que les irrigants collectifs la paient à la surface irriguée.

Quantification de l'eau du Rhône introduite en Grande Camargue pour toute l'année 1988

Les apports rhodaniens ne sont pas limités à la seule période d'intense irrigation mais en dehors de cette période, ils restent très modestes. En 1988, avec 17 ± 2 millions de m³, ils ne représentaient que 5% de la consommation annuelle. Ces apports ont servi :

- à alimenter les fermes, soit environ 3 millions de m³ pour chacun des secteurs d'irri-

gation.

- à submerger les vignes en automne, soit environ 0,5 millions de m³ pour le secteur collectif et 2 millions pour le secteur privé.

- à alimenter les marais de chasse du fait du déficit pluviométrique de la fin de l'année marquant le début d'une longue période de sécheresse. Ainsi, les stations collectives ont pompé quelque 5 millions de m³ au cours du dernier trimestre de 1988 dont 0,5 millions pour la submersion des vignes, 1,5 millions pour l'approvisionnement des fermes et les 3 millions restant pour les marais de chasse. Si on se réfère aux pompages automnaux sur les dix propriétés échantillonnées, l'apport aux marais de chasse du secteur privé atteint quelque 4 millions de m³.

Les introductions d'eau du Rhône en Grande Camargue pour toute l'année 1988 sont estimées à 338 ± 27 ($\pm 8\%$) millions de m³ dont 179 ± 12 pour le secteur d'irrigation collective et 159 ± 15 pour l'irrigation privée. La répartition de cette eau entre les différents besoins est indiquée sur le tableau V. Pendant la seule période d'intense irrigation, 321 ± 24 millions de m³ ont été introduits et la consommation en rizières s'est élevée à 277 ± 18 millions de m³, soit 86% du total.

Tableau V

Les volumes d'eau du Rhône en millions de m³, introduits en Grande Camargue en 1988. Récapitulations par type d'usage pour la période rizicole, hors période culturale et pour toute l'année 1988, sur les secteurs d'irrigation collective et privée.

Activités consommatrices d'eau du Rhône	irrigation collective			irrigation privée			irrigation totale
	volume moyen en Mm ³	erreur relative en %	erreur relative en Mm ³	volume moyen en Mm ³	erreur relative en %	erreur relative en Mm ³	Volume moyen en Mm ³
Période rizicole							
rizières	155,4	$\pm 5,4$	$\pm 8,5$	121,2	$\pm 7,5$	$\pm 9,1$	277
autres cultures irriguées	8,2	$\pm 1,3$	$\pm 1,1$	8,5	$\pm 1,5$	$\pm 1,3$	17
pisciculture	0,3	$\pm 1,8$	$\pm 0,05$	1,8	± 6	$\pm 0,1$	2
marais de chasse	7,2	$\pm 1,8$	$\pm 1,3$	16,8	$\pm 1,5$	$\pm 2,5$	24
besoins des fermes	1,0	$\pm 2,0$	$\pm 0,2$	1,0	$\pm 2,0$	$\pm 0,2$	2
Σ période rizicole	172	$\pm 6,4$	± 11	149	$\pm 8,8$	± 13	321
Hors période rizicole							
submersion des vignes	0,5	$\pm 1,8$	$\pm 0,1$	3,0	$\pm 2,2$	$\pm 0,7$	
pisciculture				0,9	$\pm 1,1$	$\pm 0,1$	
marais de chasse	3,0	$\pm 1,8$	$\pm 0,5$	4	$\pm 2,0$	$\pm 0,8$	
besoins des fermes	3,0	$\pm 2,0$	$\pm 0,6$	3,0	$\pm 2,0$	$\pm 0,6$	
Σ hors période rizicole	7	$\pm 1,4$	± 1	10	$\pm 2,0$	± 2	17
Année entière	179		± 12	159		± 15	338

Par rapport au débit d'équipement unitaire, l'effort de pompage moyen a été de 6,5 millions de m³, mais il a été de 7,6 pour le secteur d'irrigation collective contre 5,5 pour

le secteur privé. Bien que ne représentant que 45% du débit installé total, les pompages collectifs ont introduit près de 53% du volume d'eau pompée au Rhône.

Capacité maximale de pompage des prises d'eau de Grande Camargue dans leur état d'équipement de 1988

Compte tenu de la tendance à l'augmentation des emblavements rizicoles, dès 1989 s'est posé le problème de la saturation des stations collectives et de l'augmentation de leur débit d'équipement. On estime qu'une station est saturée lorsqu'elle fonctionne au maximum de son débit d'équipement 24 heures sur 24 tous les jours du mois de la campagne rizicole au cours duquel la demande en eau est la plus forte. Si, pour le mois le plus chargé d'une année déterminée (généralement juillet), le coefficient d'utilisation est inférieur à l'unité, il existe une réserve de pompage qu'on peut calculer à partir du volume pompé pendant la campagne rizicole de

cette année-là. Les carnets de pompage tenus en 1988 nous ont permis de calculer la réserve des stations collectives et des dix stations privées choisies comme référence dans leur état d'équipement de 1988.

En ce qui concerne les stations collectives, à condition d'utiliser les installations à plein régime et compte tenu d'un rendement moyen des stations de 0,83, la capacité de pompage aurait pu être accrue de 50 millions de m³ pendant la campagne rizicole, ce qui représente une réserve de 29%, mais 60% de cette réserve concernent deux stations qui actuellement ont des pompes hors d'usage, les trois grosses stations en amont du Sambuc, n'étaient pas loin de la saturation en 1988 (10% de réserve) (tableau VI).

Tableau VI

Capacité maximale de pompage d'eau du Rhône en millions de m³ des stations d'irrigation collective de la Grande Camargue dans leur état d'équipement de 1988. On suppose que les pompes hors d'usage sont remplacées par des modèles équivalents. Les volumes en italique sont extrapolés. Les volumes nets sont calculés en multipliant les volumes bruts par le coefficient de rendement moyen de 0,83

Nom des associations territoriales autorisées	Nombre de pompes () et Q installé en m ³ /s	volume brut en Mm ³		volume net en Mm ³	
		période rizicole	année entière	période rizicole	année entière
TRIQUETTE	(6) 4,7	50	50	42	42
GRANDE MONTLONG	(2)	9	<i>10</i>	8	9
PETITE MONTLONG	(6) 4,6	49	51	41	42
AUBE DE BOUIC	(3) 2,7	28	30	23	25
LE SAMBUC	(3) 1,2	15	15	12	12
JAPON-CHAMONE	(6) 5,0	52	55	43	46
MAS DE VERT	(4) 1,75	21	21	17	17
PETIT BEAUMONT	(2) 0,6	6	7	5	6
ARROSANTS DE SALIERS	(3) 0,75	8	8	7	7
SAINT CESAIRE-SALIERS	(2) 1,5	<i>15</i>	<i>15</i>	<i>12</i>	<i>12</i>
FRIGOULES-PIOCH-GRAZIER	(2) 1,1	15	17	12	14
totaux	24,6 m³/s	268	279	222	232

Les dix stations étudiées sur l'aire d'irrigation privée s'avèrent suréquipées par rapport aux besoins de 1988. Leur réserve pendant la campagne rizicole était estimée à 46% du volume pompé. Si ce pourcentage est applicable à l'ensemble des stations privées, leur capacité maximale de pompage est de quelque 220 millions de m³.

Pour l'ensemble de la grande Camargue, les stations de pompage pouvaient donc, avec les potentialités de 1988, fournir quelque 440 millions de m³ d'eau du Rhône pendant la campagne rizicole, soit 460 ± 40 millions de m³ à l'échelle de l'année. En 1989, des adjonctions de pompes ont accru cette capacité de 15 millions de m³.

INFLUENCE DE L'EVOLUTION DES PLANS DE CULTURES ET DES VARIATIONS CLIMATIQUES SUR LE VOLUME D'EAU DU RHONE INTRODUIT EN GRANDE CAMARGUE.

ESSAI DE QUANTIFICATION DES POMPAGES AU RHONE DEPUIS 1951

Les introductions d'eau du Rhône par pompages sont sous la dépendance étroite de la conjoncture agro-économique, notamment de la surface cultivée en rizières et des caprices du climat. En effet, la riziculture est de très loin la

culture qui consomme le plus d'eau à l'hectare irrigué (en moyenne 28 000 m³ en 1988). L'importance des pompages dépend donc de la place qu'occupent les rizières dans les plans de cultures camarguais. D'autre part, l'eau de pluie est une source d'appoint aux irrigations. Si la période culturale est anormalement pluvieuse, les besoins en eau du Rhône sont moins importants. Par contre, un très fort déficit hydrique impose plus de pompages, parfois même en dehors de la période d'intense irrigation.

A la lumière des résultats acquis en 1988 et des enseignements tirés de l'analyse de la décennie 1980, nous avons recherché un moyen simple pour calculer avec une précision satisfaisante, depuis le début de la riziculture, les besoins en eau du Rhône en fonction de l'évolution temporelle des plans de cultures et des variations interannuelles des précipitations.

Influence de l'évolution des surfaces cultivées en rizières sur les introductions d'eau du Rhône en Grande Camargue. Exemple de la décennie 1980

Du point de vue cultural, la décennie 1980 est riche d'enseignements. La riziculture, en crise pendant toute la décennie 1970, était tombée au plus bas en 1981 avec 3 500 ha en Grande Camargue. A cette époque, la riziculture n'était pratiquement plus qu'un passage obligé sur certaines terres pour les dessaler. Puis, à l'instigation des pouvoirs publics, elle a connu un regain progressif de prospérité. En 1990, les emblavements rizicoles de Grande Camargue approchaient les 14 000 ha. En l'espace de dix ans, les plans de cultures sont donc passés par tous les stades intermédiaires entre ces deux situations extrêmes.

La quantité d'eau du Rhône introduite en Grande Camargue est largement influencée par le développement de la surface cultivée en rizières mais, pour une même valeur du déficit hydrique pendant la période culturale, l'évolution du volume des irrigations ne suit pas rigoureusement celle des rizières pour deux raisons majeures :

1) Comme nous l'avons vu, les terres cultivées conquises ou libérées par la riziculture sont pour parts à peu près égales des blés et des cultures irriguées, sans qu'on puisse préciser davantage la répartition ;

2) La consommation moyenne d'eau d'irrigation à l'hectare de rizière varie en fonction inverse de la surface cultivée en riz de quelque 25 000 à 35 000 m³. Ces variations sont imputables d'une part au réseau d'irrigation qui a été calibré pour avoir un fonctionnement opti-

mal à plein régime et dont l'efficacité croît avec la demande en eau et, d'autre part, à la nécessité ou non d'économiser l'eau.

Il est possible, de calculer avec une assez bonne précision, pour chaque année de la décennie 1980, le volume d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue sur le secteur d'irrigation collective. Pour cela, à partir des carnets de pompage des stations contrôlées par la DDAF, on calcule le cubage net pompé pour le débit unitaire des installations, puis, connaissant le débit d'équipement total des stations, on en tire le volume pompé par l'ensemble du secteur. L'étude de l'irrigation en 1988 a montré que le volume total d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue représente 1,9 du volume pompé par les stations collectives. Si on considère que ce rapport ne varie guère tant que la capacité de pompage des stations collectives n'arrive pas à saturation, on peut en déduire le volume total moyen d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue avec une assez bonne précision (tableau VII). Pour vérifier la fiabilité de ces calculs, le volume pompé au Rhône sur l'aire d'irrigation collective en 1989, calculé suivant la méthode ci-dessus a été comparé à la somme des volumes nécessaires aux différents types d'irrigations dont on connaît les surfaces et les consommations à l'hectare (annexes 1 et 2, tableau XI). Les valeurs trouvées par les deux méthodes sont très proches.

Cette quantification des introductions d'eau du Rhône en Grande Camargue spécifique à la décennie 1980 intègre globalement l'intervention des facteurs surface en rizières et climat. Pour l'adapter à un usage général, il faut dissocier le rôle joué par ces deux facteurs. Pour cela il faut rechercher un moyen d'estimer la part du volume des pompages imputable au climat.

Influence des conditions climatiques sur le volume d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue

Les années humides sont marquées par un déficit de l'évaporation et de l'infiltration alors qu'elles assurent un arrosage naturel important, les années sèches ont l'effet inverse, mais, dans tous les cas, la période culturale de mai à septembre est marquée par un important déficit hydrique. Il est commode de prendre comme indice de ce déficit la différence entre les lames d'eau précipitée et évaporée sur les surface d'eau libre. Cette dernière, calculée à partir de la formule de Penman (HEURTEAUX, 1991) varie dans des limites étroites, de 0,72 à 0,87 m (moyenne

Tableau VII

Estimation du volume d'eau du Rhône en millions de m³ introduit chaque année en Grande Camargue au cours de la décennie 1980, à partir des volumes pompés mesurés sur le secteur d'irrigation collective

On suppose que le coefficient de rendement moyen (0,83) et que le rapport entre le volume pompé total et le volume pompé sur le secteur d'irrigation collective (1,9), sont restés constants au cours de la décennie

	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
volume net pompé au Rhône en Mm ³ par le secteur d'irrigation collective pour un débit d'équipement de :										
11,5 m ³ /s	61	64	68	75	76					
15,0 m ³ /s									123	
15,55 m ³ /s						108	117			
17,25 m ³ /s										133
20,25 m ³ /s								153		
volume net pompé au Rhône en Mm ³ pour un débit d'équipement de 1 m ³ /s	5,3	5,6	5,9	6,5	6,6	7,0	7,5	7,6	8,2	7,7
volume net pompé au Rhône par l'ensemble du secteur d'irrigation collective en Mm ³	123	130	139	151	153	162	174	176	213	200
volume net pompé au Rhône pour l'irrigation de toute la Gde Camargue en Mm ³ , volumes arrondis	235	245	265	285	290	310	330	335	405	380

0,81 m ; écart type 0,03), alors que les pluies connaissent de plus larges variations, de 0,04 à 0,37 m (en moyenne 0,17 m ; écart type 0,08). Le déficit hydrique ainsi calculé est compris entre 0,35 m (1977) et 0,80 m (1988) avec une moyenne de 0,64 m (écart type 0,10).

L'automne et l'hiver sont généralement marqués par un bilan hydrique excédentaire et le plus souvent, les pompages d'eau du Rhône hors de la période culturale ne sont destinés qu'à la submersion des vignes et à l'approvisionnement des fermes. Toutefois un appoint d'eau du Rhône est parfois nécessaire à la bonne gestion hydraulique des marais de chasse. Cela arrive en moyenne une à deux fois par décennie, mais au cours de la décennie 1980, la fréquence a été plus importante, l'alimentation automnale des marais a eu lieu en 1981, 1988 et 89 et peut-être en 1983.

L'abondance ou la rareté des pluies pendant la période culturale n'ont pas le même effet sur toutes les activités consommatrices d'eau. En ce qui concerne les rizières, l'influence des pluies sur la consommation d'eau du Rhône est fortement tamponnée par la pratique de l'irrigation à la surverse (DDAF, 1975). Le surplus ou le déficit d'eau pluviale agit surtout sur le débit des surverses et intervient dans l'approvisionnement en eau des marais et étangs alimentés par les colatures rizicoles. Par contre, pour les autres cultures irriguées, la préparation des terres à blé et les plans d'eau aménagés, la demande en eau

du Rhône est plus ou moins forte en fonction de l'arrosage naturel.

- cultures autres que le riz.

Le besoin en eau du Rhône, en plus ou en moins, dépend de leur superficie et du volume que représente à l'hectare l'excédent ou le déficit d'arrosage naturel. En ce qui concerne les terres à blé qu'on submerge pour ameublir les sols argileux et faciliter les façons aratoires, leur surface et leur demande en eau à l'hectare dépendent, pour une année donnée, de l'écart en plus ou en moins du déficit hydrique par rapport à la moyenne. De fortes pluies rendent toute submersion inutile alors qu'une intense sécheresse requiert deux fois plus d'eau que normalement.

- marais de chasse

Dans la cas d'une forte pluviométrie, les marais de chasses et les étangs piscicoles ne manifestent aucune tendance à l'assèchement en fin de printemps et celle-ci reste modérée en été. Les pluies maintiennent la nappe aquifère en charge et l'infiltration est négligeable. En été, l'apport d'eau peut être limité à la compensation du déficit hydrique, celui-ci reste modeste et les retours d'irrigation y pourvoient dans la plupart des cas. L'apport rhodanien pour l'aménagement des plans d'eau reste faible et peut même être nul. Par contre au cours de forte sécheresse se poursuivant en automne, on estime que pour mettre et maintenir en eau les marais de chasse et les étangs piscicoles, il faut leur apporter au cours du second semestre quelque 20 000 m³

d'eau à l'hectare (HEURTEAUX, 1988 b ; GODIN, 1990). Pour les marais déclarés sur le secteur d'irrigation collective, cet apport provient intégralement du Rhône, soit au total 10 millions de m³ par an pour 500 ha. Pour les marais du secteur d'irrigation privée et les étangs piscicoles, une partie de l'eau est fournie par les retours d'irrigation rizicole, mais le volume des colatures est réduit par diminution du débit des surverses. Dans ce cas, l'apport rhodanien est estimé à 16 000 m³/ha, soit une consommation annuelle de quelque 43 millions de m³ pour 2 700 ha. Au total, les marais de chasse et les étangs piscicoles doivent consommer en année très sèche quelque 53 millions de m³ d'eau du Rhône, soit une surconsommation de 26 millions de m³ par rapport à la moyenne. Entre ces valeurs extrêmes liées à des conditions hydriques extrêmes, tous les intermédiaires sont possibles.

Estimation du volume d'eau du Rhône introduit en Grande Camargue en fonction de la

surface cultivée en rizières et du déficit hydrique

Pour apprécier la seule influence des variations culturales sur les volumes pompés au Rhône, il faut éliminer l'incidence climatique. A partir des considérations ci-dessus, il est possible de chiffrer approximativement la contribution du climat aux besoins en eau d'irrigation de la Grande Camargue (tableau VIII). La consommation d'eau du Rhône imposée en plus ou en moins par le climat pour satisfaire la demande a été calculée depuis 1961. L'incidence climatique reste modeste. Les volumes extrêmes en plus ou en moins qu'elle représente sont de l'ordre de 30 millions de m³ en valeur absolue (1977 : excédent de 31 millions de m³, 1989 : déficit de 35 millions de m³). En 30 ans, il y a eu 4 années moyennes, 11 années excédentaires et 15 années déficitaires. En moyenne, les pompages doivent combler un léger déficit hydrique annuel de 4 millions de m³ (écart type 15).

Tableau VIII

Influence des variations par rapport à la moyenne de l'indice du déficit hydrique (pluie - évaporation) pendant la période rizicole, sur la consommation d'eau d'irrigation en millions de m³, en plus ou en moins, par rapport au volume pompé au Rhône pour les besoins de la Grande Camargue

Indice du déficit hydrique en m	0,34	0,39	0,44	0,49	0,54	0,59	0,64	0,69	0,74	0,79
volume en Mm ³ à ôter ou à ajouter au volume calculé par la formule V IRR = 0,017. S RIZ + 159	-32	-26	-22	-18	-12	-7	0	+7	+17	+31
du fait de l'incidence climatique										

Le cubage introduit chaque année par pompage pour l'ensemble de la Grande Camargue, minoré ou abondé du volume imputable au facteur climat, représente l'introduction d'eau telle qu'elle aurait été si, cette année-là la situation climatique avait été moyenne. Les variations interannuelles de ces volumes sont alors sous la seule dépendance des plans de cultures et notamment des surfaces cultivées en rizières. Pour la décennie 1980 qui est représentative de presque toute l'étendue des emblavements rizicoles possibles, le volume des irrigations ramené à des conditions climatiques moyennes (V IRR) et les surfaces en rizières (S RIZ) sont étroitement corrélées (figure 4) :

$$V \text{ IRR} = 159 + 0,017. S \text{ RIZ} \quad (r^2 = 0,97).$$

Cette corrélation permet d'estimer le volume moyen de l'eau d'irrigation introduite en Grande Camargue pour n'importe quel plan de cultures à condition de connaître la surface cultivée en rizières. Dans la mesure où l'incidence climatique peut être estimée, on retranche ou on ajoute à V IRR le volume qu'elle représente. On

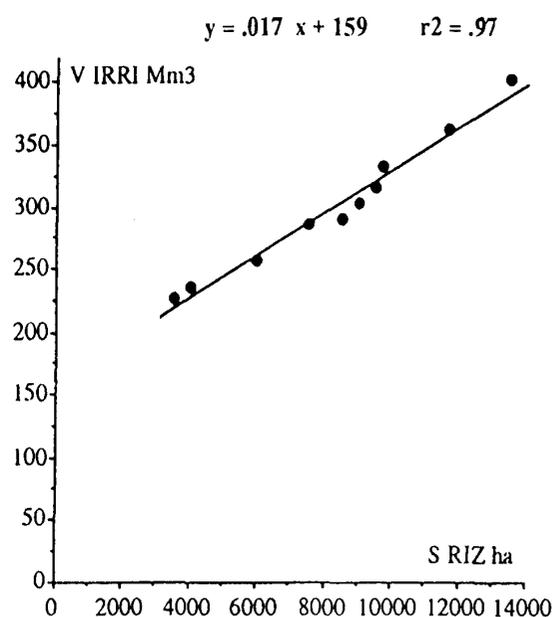


Figure 4.- Relation entre la surface cultivée en rizières en Grande Camargue au cours de la décennie 1980 et le volume d'eau pompé au Rhône pour des conditions climatiques moyennes

a pu ainsi calculer le volume des irrigations chaque année depuis 1951 (tableaux IX et X).

Tableau IX

Volumes annuels moyens d'eau du Rhône introduits en Grande Camargue au cours de la décennie 1950, estimés de deux façons : 1) calculés par l'équation de la droite de régression $V \text{ IRR} + 0,017.S \text{ RIZ} + 159$ (colonne 3) 2) en multipliant les surfaces irriguées par la consommation à l'hectare pour chaque type d'irrigation (colonne 4) (méthode décrite en annexe 3)

col 1 années	col 2 superficie rizières en ha Gde Camargue	col 3 Volume irrigation en millions de m ³	col 4
1951	8 000	295	270
1952	9 500	321	300
1953	11 000	346	330
1954	13 000	380	380
1955	13 500	389	390
1956	14 000	397	400
1957	15 000	414	420
1958	15 500	423	430
1959	16 000	431	440
1960	16 000	431	440
moy. décennie	13 150	383	380

CONCLUSION

L'apport total d'eau du Rhône à la Grande Camargue au cours des quatre décennies 1950, 1960, 1970 et 1980 est estimé à 14 milliards de m³. Les moyennes décennales sont 380 (1951-60), 410 (1961-70), 280 (1971-80) et 310 millions de m³ (1981-90); la moyenne sur 40 ans est de quelque 350 millions de m³.

L'importance du volume des irrigations est en étroite relation avec la prospérité de la riziculture. En Grande Camargue, depuis 1960, la surface des emblavements rizicoles a varié de 1 à 4,7 en fonction de contingences économiques. Pour un minimum de 3 500 ha, les différents usages de l'eau requièrent un apport total de 220 millions de m³ dont 125 (57%) pour la riziculture. Pour un maximum de 16 500 ha, les besoins en eau doublent et la consommation des rizières représente 95% des quelque 440 millions de m³ pompés au Rhône. Compte tenu de la capacité maximale de pompage des installations camarguaises, cette surface de 16 500 ha semble être un maximum absolu pour la Grande Camargue et, au cours d'été secs, elle doit nécessiter des restrictions.

Les caprices du climat minorent ou majorent les besoins en eau par rapport à la moyenne exigeant un effort de pompage plus ou moins important, mais l'intervention du climat reste modeste. Cependant, elle explique certaines anomalies apparentes. Ainsi, les volumes de l'apport rhodanien total calculé d'après les pompages du secteur d'irrigation collective (tableau VII) s'élèvent à 405 millions de m³ en 1989 pour 11 700 ha de rizières et à 380 millions de m³ en 1990 pour 13 500 ha de rizières. Les mêmes volumes calculés d'après les plans de cultures (annexe 2 et tableau XI) sont respectivement 370 et 410 millions de m³. En fait, en 1989, la sécheresse a accru les besoins en eau de 43 millions de m³ par rapport à une année moyenne, alors qu'en 1990, sur les 400 millions de m³ nécessaires à l'irrigation, les pluies en ont apportés quelque 23.

Tableau XI

Volumes d'eau du Rhône en millions de m³, introduits en Grande Camargue au cours de la décennie 1980, calculés d'après les différents usages de l'eau et les consommations à l'hectare pour pour chaque usage

Activités	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
consommatrices d'eau										
rizières	123	140	192	225	238	252	266	273	316	365
autres cultures irriguées	34	32	28	25	22	20	19	18	13	9
submersion des vignes	18	18	16	15	14	11	8	4	3	3
pisciculture	6	6	6	6	6	4	4	3	2	2
marais de chasse	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25
alimentation des fermes	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8
totaux	214	229	275	304	313	320	330	331	367	412
surface en rizières	3500	4000	6000	7500	8500	9000	9500	9730	11700	13500
consommation rizières m ³ /ha	35000	35000	32000	30000	28000	28000	28000	28000	27000	27000

Tableau X

Influence de la superficie cultivée en rizières en hectares et de l'indice du déficit hydrique pendant le période rizicole (colonne 3) et en automne (colonne 4) sur les introductions annuelles d'eau du Rhône en millions de m³ en Grande Camargue (col 9) au cours des décennies 1960, 1970 et 1980

colonne 8 : volumes annuels d'eau nécessaires à l'irrigation calculés par l'équation de la droite de régression
colonnes 5, 6 et 7 : volumes en millions de m³ à ajouter ou retrancher aux volumes calculés colonne 8, pour tenir compte des variations climatiques interannuelles pendant la période rizicole (col 5) et en automne (col 6)

col 1	col 2	col 3			col 4			col 5	col 6	col 7	col 8	col 9
superficie	rizières en ha	déficit hydrique			déficit hydrique			incidence	climatique		V irrigation	
années	Gde Camargue	période	irrigation en m		automne en m			v Mm3 à ±	de col 8	en	Mm3	
		pluie	Evapo	P-E	pluie	Evapo	P-E	pér.riz	O,N,D	total	f(s riz)	v net
1961	16 500	0,09	0,80	-0,71	0,30	0,14	+0,16	+11		+11	440	451
1962	16 500	0,09	0,84	-0,75	0,18	0,12	+0,06	+20		+20	440	460
1963	16 500	0,31	0,80	-0,49	0,27	0,13	+0,14	-17		-17	440	423
1964	16 000	0,22	0,83	-0,61	0,22	0,10	+0,12	-3		-3	431	428
1965	15 500	0,15	0,79	-0,64	0,17	0,10	+0,07				423	423
1966	15 000	0,15	0,81	-0,66	0,19	0,12	+0,07	+3		+3	414	417
1967	14 000	0,11	0,82	-0,71	0,15	0,12	+0,03	+11	+4	+15	397	412
1968	13 000	0,17	0,77	-0,60	0,22	0,10	+0,12	-4		-4	380	384
1969	12 000	0,32	0,76	-0,44	0,35	0,12	+0,23	-21		-21	363	342
1970	10 600	0,10	0,82	-0,72	0,21	0,13	+0,08	+17		+17	339	356
décennie	14 560	0,17	0,80	-0,64	0,23	0,12	+0,11	+1,7	+0,4	+2	407	409
1971	9 000	0,17	0,83	-0,66	0,16	0,11	+0,05	+3		+3	312	315
1972	8 000	0,20	0,78	-0,58	0,26	0,09	+0,17	-8		-8	295	287
1973	7 000	0,17	0,83	-0,66	0,30	0,14	+0,16	+3		+3	278	281
1974	6 500	0,21	0,86	-0,65	0,03	0,15	-0,12	+2	+10	+12	270	282
1975	5 500	0,25	0,82	-0,57	0,16	0,12	+0,04	-9		-9	253	244
1976	5 000	0,12	0,85	-0,73	0,52	0,11	+0,41	+15		+15	244	259
1977	9 000	0,37	0,72	-0,35	0,35	0,11	+0,24	-31		-31	312	281
1978	9 500	0,17	0,80	-0,63	0,15	0,12	+0,03	-1		-1	321	320
1979	4 250	0,08	0,87	-0,79	0,38	0,11	+0,27	+32		+32	231	263
1980	4 000	0,25	0,83	-0,58	0,09	0,12	-0,03	-8	+8		227	227
décennie	6 775	0,20	0,82	-0,62	0,24	0,12	+0,12	-0,2	+1,8	+2	274	276
1981	3 500	0,21	0,85	-0,64	0,14	0,13	+0,01		+6	+6	219	225
1982	4 000	0,07	0,78	-0,71	0,27	0,11	+0,16	+11		+11	227	238
1983	6 000	0,11	0,78	-0,67	0,14	0,11	+0,03	+4	+4	+8	261	269
1984	7 500	0,14	0,78	-0,64	0,24	0,12	+0,12				287	287
1985	8 500	0,15	0,78	-0,63	0,17	0,09	+0,08	-1		-1	304	303
1986	9 000	0,11	0,79	-0,68	0,22	0,09	+0,13	+5		+5	312	317
1987	9 500	0,08	0,81	-0,73	0,27	0,15	+0,12	+15		+15	321	336
1988	9 730	0,18	0,82	-0,64	0,17	0,15	+0,02		+5	+5	324	329
1989	11 700	0,04	0,84	-0,80	0,12	0,15	-0,03	+35	+8	+43	358	401
1990	13 500	0,34	0,77	-0,43	0,24	0,15	+0,09	-23		-23	389	366
décennie	8 293	0,14	0,80	-0,66	0,20	0,13	+0,07	+4,8	+2,3	+7	300	307
moy.												
1961-90	9876	0,17	0,81	-0,64	0,22	0,12	+0,10	+2,0	+1,5	+4	327	331

En Grande Camargue, l'aire concernée par les pompages agricoles couvre quelque 570 km². En 1988, un apport de 340 millions de m³ d'eau du Rhône sur cette aire représentait une lame d'eau de 0,60 m, soit pratiquement autant que les pluies (0,62 m). En 1989, l'irrigation est intervenue pour 75% de l'actif du bilan hydrique. C'est dire l'influence qu'elle peut avoir sur la dynamique de l'eau et du sel du Delta. C'est dire aussi le rôle de tout premier plan que joue la riziculture dans l'hydraulique et l'écologie camarguaises. Ainsi, sur un volume d'eau moyen effectivement introduit sur les rizières de

26 000 m³/ha, 16 000 m³/ha sont éliminés par évapotranspiration (10 000 m³) et infiltration (6 000 m³) alors que les 10 000 m³/ha restant sont directement exportés dans l'environnement (HEURTEAUX, 1988 a). En 1988, les eaux de drainage ont représenté un volume d'environ 100 millions de m³, dont 30 millions se sont écoulés par gravité dans l'étang du Vaccarès, le reste étant évacué au Rhône par des pompages d'assainissement.

La riziculture connaît actuellement des heures fastes, mais en ces temps de mutations

agricoles aucun pari sur l'avenir ne peut être pris. La rizière est un passage obligé pour cultiver certaines terres menacées par le sel ou impropres à d'autres cultures. On ne peut donc concevoir la Camargue sans un minimum de rizières que dans le cadre d'une politique de déprise agricole et de restitution des terres marginales au parcours des manades de taureaux et de chevaux. Dans ce cas, une nouvelle stratégie de l'eau douce devrait être imaginée pour assurer le maintien de la richesse économique et écologique de la Camargue.

REMERCIEMENTS

Toute notre gratitude va aux propriétaires et irrigants des dix propriétés échantillonnées pour quantifier l'irrigation sur le secteur d'irrigation privée pour leur compréhension et leur collaboration active.

Nous remercions également le Parc naturel régional de Camargue, la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, le Ministère de l'environnement et le Centre français du riz qui ont apporté leur concours financier à notre étude.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANONYME, 1971 - La Camargue. Milieu naturel et aménagement hydraulique. *Ministère de l'agriculture*. DDAF des BDRh. 1 carte et commentaire.
- ANONYME, 1975 - Groupements d'hydraulique agricole des Bouches-du-Rhône. H-irrigations du Rhône. *Ministère de l'agriculture*. DDAF des BdRh. Service hydraulique. 57p.
- ANONYME, 1975 - La maîtrise des plans d'eau en Camargue. Livre blanc. *Ministère de l'Agriculture*. 72 p.
- ANONYME, 1989 - Marchés rizicoles hebdo. Bulletins d'information et de documentation. *ONIC*
- ANONYME, 1990 - Riziculture française métropolitaine. La relance se confirme. Analyses et études. *AGRESTE*, la statistique agricole. Recensements agricoles 1970, 79 et 88. *DDAF des BdRh. Ministère de l'Agriculture*. 20 p.
- GODIN, L. 1990 - Impact de l'irrigation pour la riziculture sur l'hydrologie et la chimie des eaux en Camargue. *Thèse Doct. Univers. Franche Comté*. 172 p.
- HEURTEAUX, P., 1988 a - L'eau et la riziculture en Camargue. Bilans hydriques des rizières et phénomènes souterrains induits par la riziculture, conséquences écologiques et agronomiques. 1ère partie : Bilans hydriques des rizières. *Ecologia mediterranea*. XIV (1/2) 17-32
- HEURTEAUX, P. 1988 b - La dynamique de l'eau et du sel des étangs du système Vaccarès. 4ème partie : essai de quantification des termes du bilan hydrique du système Vaccarès. *Parc naturel régional de Camargue*. Rap. fin contrat. polycop. 43 p.
- HEURTEAUX, P. 1991 - La formule de Penman et la quantification de l'évaporation et de l'évapotranspiration en Camargue, notamment de l'évapotranspiration des rizières. *Centre français du riz*. Rap. fin contrat polyc. 51 p.
- HEURTEAUX, P., CROMBE, O. & TONI C. 1990 - Essai de quantification de l'eau d'irrigation introduite en Grande Camargue. *Parc naturel régional de Camargue*. Rap. fin contrat polycop. 24 p.
- TAMISIER, A., 1990 - Camargue. Milieu et paysages. Evolution de 1942 à 1984. *Arcane*. 33 p. + 1 carte
- VAQUER, A. 1973- Contribution à l'étude de la pollution des phytocénoses aquatiques camarguaises par les résidus de certains produits phytosanitaires employés en riziculture et en viticulture. *Thèse Doct. spéc.écologie*. USTL Montpellier 107 p.
- VAQUER, A. & HEURTEAUX, P. 1989 - Modifications récentes de la végétation aquatique de l'étang du Vaccarès (Camargue, France) liées aux perturbations anthropiques. *Annls Limnol.* 25 (1) 25-38.

ANNEXES

ANNEXE 1 - Comparaison de deux méthodes permettant de calculer le volume d'eau du Rhône introduit sur le secteur d'irrigation collective de Grande Camargue en 1989

1ère méthode

En 1989, les quatre stations Petite Montlong, Aube de Bouic, Sambuc et Japon-Chamone ont pompé un volume net de 123 millions de m³ pour un débit d'équipement de 15 m³/s, soit 8,2 millions de m³ par m³/s de débit installé. Par extrapolation à l'ensemble du secteur d'irrigation collective dont le débit d'équipement, renforcé pour certaines stations, est passé à 26 m³/s, le volume pompé en 1989 peut être estimé à 213 millions de m³.

2ème méthode

En 1989 la superficie des rizières de Grande Camargue s'est accrue de 2 000 hectares par rapport à 1988, passant de 9 700 à 11 700 ha, la surface des emblavements en riz sur le secteur d'irrigation collective était d'environ 5 700 ha. D'autre part, compte tenu de la forte sécheresse, en 1989, la consommation s'est accrue par rapport à 1988 pour certains types de besoins dépassant 11 500 m³/ha pour les cultures autres que le riz et 20 000 m³/ha pour les marais et étangs aménagés, alors qu'elle n'a pas changé pour les autres besoins. En ce qui concerne la préparation des sols avant les semis, plus de terres à blé ont consommé davantage d'eau qu'en 1988. L'introduction annuelle d'eau du Rhône sur l'aire d'irrigation collective peut donc être estimée de la façon suivante :

riziculture	:	188	(5 700 x 33 000)
cultures irriguées autres	:	6	(500 x 11 500)
préparation des terres à blé	:	6	(1 000 x 6 000)
étangs piscicoles et			
marais de chasse	:	10	(500 x 20 000)
besoin des mas	:	1	

soit au total 211 millions de m³

ANNEXE 2 - Méthode pour le calcul de l'évolution des introductions d'eau du Rhône en Grande Camargue au cours de la décennie 1980

On estime, par hypothèses raisonnables étayées sur des faits, que les plans de cultures et l'utilisation de l'eau du Rhône ont évolué de la façon suivante en Grande Camargue au cours de la décennie 1980 :

- la consommation à l'hectare de rizière a varié en fonction inverse des surfaces de 35 000 m³ en 1981 à 27 000 m³ en 1990 ;
- les variations en plus ou en moins des surfaces en rizières sont répercutées pour moitié sur les cultures sèches et les cultures irriguées autres que le riz ;
- la consommation moyenne à l'hectare de cultures irriguées autres que le riz s'élève à 6 000 m³/ha (DDAF 1975) ;
- la pisciculture régresse de quelque 400 ha (6 millions de m³) en 1981 à 200 ha (3 Mm³) en 1988 ;
- la viticulture est pratiquement éradiquée, passant de 2 200 ha en 1981 à 1 500 ha en 1985 et 200 ha en 1990 ;
- la submersion d'un hectare de vigne demande 9 000 m³ d'eau (HEURTEAUX, 1988 b)
- la consommation des marais de chasse et des fermes reste constante

L'évolution de la consommation d'eau du Rhône calculée par cette méthode (tableau XI) donne des résultats voisins de ceux obtenus à partir des valeurs mesurées sur les stations de pompage collectives.

Influence de la biomasse racinaire, du diamètre des racines et de la mortalité racinaire sur la conductivité hydraulique des sols arides

Influence of root biomass, root diameter and root mortality on water permeability of arid soils

Håkan HULEBO*, Ingmar MESSING* et Eliel STEEN**

RESUME

Nous avons mené une étude en 1986-1989 dans le gouvernorat de Sidi Bouzid en Tunisie (précipitation annuelle 230 mm, évapotranspiration potentielle annuelle 1500 mm) sur les relations existantes entre la conductivité hydraulique à saturation au champ (K_{fs}) dans la couche superficielle du sol (0-30 cm) et la quantité de racines vivantes et mortes réparties en trois classes de taille (<1 mm, 1-5 mm, >5 mm) dans des populations anciennes ou récemment plantées d'arbres (*Acacia cyanophylla*, *Eucalyptus occidentalis*, *Pinus halepensis*) et de plantes fourragères (*Stipa lagascae*, *Oryzopsis miliacea*, *Hedysarum carnosum*, *Plantago albicans*). La conductivité hydraulique a été mesurée selon la méthode de Porchet dans des trous (30 cm de profondeur, 7 cm de diamètre) où l'on avait auparavant fait des prélèvements de la masse racinaire.

Généralement K_{fs} était plus élevée dans les parcelles plantées que dans le terrain nu correspondant. Les droites de régression associant masse racinaire et K_{fs} ont été tracées. La corrélation n'était significative que lorsqu'elle était basée sur toute la masse racinaire de chaque expérimentation. Elle s'est montrée significative pour l'ensemble des résultats (n=86) ce qui veut dire que K_{fs} augmente avec la masse racinaire. Le résultat était plus significatif avec les racines de plus gros diamètre (>1 mm) qu'avec les petites racines (<1 mm). Il l'était aussi plus pour les racines mortes (nécromasse) que pour les racines vivantes (biomasse).

MOTS-CLES : racines, arbres, arbustes, plantes graminées, plantes fourragères, conductivité hydraulique, méthode de Porchet, Tunisie

SUMMARY

A study was carried out in 1986-1989 in the governorate Sidi Bouzid, central Tunisia, precipitation 230 mm, potential evapotranspiration 1500 mm/yr in order to demonstrate the relation between field saturated hydraulic conductivity (K_{fs}) in the topsoil (0-30 cm) and root mass (living, dead, root size classes) in old and young plantations of trees (*Acacia cyanophylla*, *Eucalyptus occidentalis*, *Pinus halepensis*) and forage plants (*Stipa lagascae*, *Oryzopsis miliacea*, *Hedysarum carnosum*, *Plantago albicans*). Hydraulic conductivity was estimated with the inversed auger hole method (the Porchet method) in holes (depth 30 cm, diameter 7 cm), in which core samples for root estimates previously had been taken. Generally K_{fs} was higher in planted plots than in corresponding bare soils. Regression of K_{fs} on total root mass was not significant in individual trials. However, it was significant when all trials were pooled (n=86), i.e. K_{fs} increased with increased root mass. The significance was stronger when only the coarser roots (>1 mm) were considered as well as for dead compared with living roots.

KEYWORDS : roots, trees, shrubs, grasses, forage species, hydraulic conductivity, Porchet's method, Tunisia

* Département des Sciences des Sols, Université Suédoise des Sciences de l'Agriculture, Box 7014, S-750 07 Uppsala, Suède.
Fax 46-18-67 27 95

** Département d'Ecologie et de Protection de l'Environnement.
Université Suédoise des Sciences de l'Agriculture, Box 7072,
S-750 07 Uppsala. Fax 46-18-67 34 30

INTRODUCTION

Plusieurs études sur l'influence de la couche superficielle du sol sur les mouvements de l'eau ont déjà été faites (BERNDTSSON & LARSSON, 1987 ; GRISMER, 1986 ; GUIDI *et al.*, 1985 ; HINO *et al.*, 1987). La présence d'une litière a beaucoup d'importance, de même qu'un couvert végétal constitué de graminées et d'herbes. Un tel couvert augmente la vitesse d'infiltration, réduisant ainsi le ruissellement superficiel et donc l'érosion hydrique (LYFORD & QASHU, 1969 ; MEEUWIG, 1970). Le bilan hydraulique est amélioré, ce qui est de première importance dans un climat aride.

L'infiltration et la conductivité hydraulique du sol à saturation au champ (K_{fs}), c'est-à-dire la conductivité hydraulique *in situ* d'un sol bien présaturé en eau, sont positivement corrélées avec le contenu des macropores continus, ou la macroporosité du sol (BOUMA & WÖSTEN, 1979 ; GERMANN & BEVEN, 1981). La macroporosité est à son tour affectée par l'activité racinaire (GOSS, 1987). Une étude antérieure a montré une corrélation positive entre la masse racinaire et K_{fs} (PETERSSON *et al.*, 1987). Dans l'étude de PETERSSON *et al.* (1987) on a développé une méthode adéquate pour ce genre d'étude. Elle combine des prélèvements de racines au moyen d'un perforateur creux avec la méthode Porchet pour déterminer K_{fs} (PORCHET et LAFERRE, 1935 ; KESSLER et OOSTERBAAN, 1974).

Puisque les macropores continus ont une grande influence sur la valeur de K_{fs} il est supposé que les grosses racines sont plus efficaces pour augmenter K_{fs} que celles ayant un petit diamètre. Ainsi les racines mortes auraient plus d'influence que les racines vivantes du fait que les premières sont plus efficaces pour créer des canaux conducteurs, qu'elles accroissent la teneur en matière organique et améliorent la structure du sol.

Afin de vérifier cette hypothèse nous avons mené une étude dans le cadre d'un projet de recherche bilatéral sur la conservation des sols en Tunisie centrale. Les études sur le terrain ont eu lieu à la fin de la saison des pluies, c'est-à-dire en avril, pendant trois ans de 1988 à 1990.

OBJECTIFS

Les objectifs de l'étude étaient de :

- vérifier l'influence positive de la masse racinaire sur la conductivité hydraulique à saturation au champ (K_{fs}) tant dans des

peuplements d'arbres que dans des plantations de plantes fourragères.

- estimer l'influence de la distribution du diamètre des racines sur la valeur de K_{fs} .
- estimer l'influence des racines mortes sur la valeur de K_{fs} .

MATERIEL ET METHODES

Le terrain d'étude est situé en Tunisie centrale dans le gouvernorat de Sidi Bouzid sur le versant sud-est de la chaîne montagneuse du Djebel Khbar. La pluviométrie annuelle est de 230 mm, et la plupart des précipitations ont lieu de novembre à mars souvent sous forme d'averses très fortes.

L'évapotranspiration potentielle est de 1500 mm par an (LE HOUEROU, 1976 ; FLORET, 1981). Géologiquement la zone se caractérise par des formations datant du Crétacé et du Trias. On trouve des sédiments éoliens, principalement des sables et des limons, dans la plaine, et des sédiments amenés par l'eau dans la plaine et le piémont.

Dispositif expérimental

Nous avons mené des expérimentations sur trois sites différents, 1) un peuplement d'arbres de 25 à 30 ans d'âge sur le versant de la montagne 2) un jeune peuplement d'arbres et buissons dans le piémont 3) un essai avec des plantes, des herbes et des buissons pour la production fourragère en plaine.

En 1989, le site sur le versant de la montagne a été prélevé. Trois espèces étaient incluses, *Eucalyptus occidentalis* Endl., *Acacia cyanophylla* Lindbl. et *Pinus halepensis* Miller. Nous avons pris des échantillons avec une perforeuse à moteur à une profondeur de 0-30 cm à un et deux mètres du tronc de douze spécimens de chaque espèce, soient 24 prélèvements. De plus nous avons fait trois prélèvements de témoin (contrôle), c'est-à-dire en terrain nu.

Le site en piémont a été étudié en avril 1988 et en avril 1989 et les espèces présentes étaient *P. halepensis*, *E. occidentalis* et *A. cyanophylla*. En 1988 nous avons pris des échantillons de racines à une profondeur de 0-30 cm et deux échantillons de douze arbres de chaque espèce à un mètre du tronc soient 72 échantillons en tout. En 1989 on a prélevé un échantillon de 8 arbres de chaque espèce, soient 24 échantillons. De plus nous avons fait trois prélèvements de contrôle en terrain nu.

Le troisième site, la plaine, a été prélevé en avril 1990 incluant quatre espèces, dont deux plantes graminées, *Oryzopsis miliacea* (L.) Asch. et Shw., *Stipa lagascae* R. et S., et deux herbes, *Hedysarum carnosum* Desf. et *Plantago albicans* L. Nous avons pris neuf échantillons de chaque espèce à 20 cm de la ligne à une profondeur de 0-30 cm et fait trois prélèvements de contrôle sur terrain nu, soient en tout 39 échantillons.

Les échantillons de racines ont été stockés en congélateur à -20°C dans un laboratoire au village de Hichria. Après un jour de décongélation et séchage à l'air ils ont été tamisés à 1 mm pour enlever la terre. Chaque échantillon a été séparé en racines vivantes et racines mortes. Des sous-groupes suivant les diamètres des racines ont été identifiés à <1 mm, 1-5 mm et >5 mm. Les échantillons ont été séchés à 80°C pendant deux jours, puis pesés.

Les trous vides restant après les prélèvements de racines furent immédiatement utilisés pour estimer la conductivité hydraulique du sol à saturation au champ (K_{fs}) selon la méthode Porchet (KESSLER et OOSTERBAAN, 1974). Les trous ont été remplis d'eau 5 à 10 fois jusqu'à ce que le sol semble saturé. Chaque trou a

ensuite, à nouveau, été rempli d'eau et nous avons enregistré la vitesse d'abaissement de la surface de l'eau. La valeur de K_{fs} a été calculée à partir du procédé de Porchet (KESSLER et OOSTERBAAN, 1974) qui suppose un flux de gravitation d'un gradient hydraulique égal à un dans un sol homogène. Une représentation graphique semi-logarithmique de $H + r/2$ vers le temps a été faite où H est la hauteur de la surface de l'eau qui s'abaisse au dessus du fond du trou et r est le rayon de ce trou. Nous avons déterminé la pente de la courbe ($tg x$) et calculé $K_{fs} = 1.15 r * tg x$. Le K_{fs} obtenu représente donc la perméabilité moyenne de profondeur 0-30 cm, même si nous sommes conscients que le K_{fs} peut varier en fonction de la profondeur à l'intérieur de ces limites.

Procédés statistiques

Nous avons tracé des droites de régression pour tester les relations existantes entre la biomasse racinaire et K_{fs} . Les droites de régression ont été tracées pour chaque espèce et chaque sous-groupe de diamètre, afin de définir quel sous-groupe a le plus d'influence sur la valeur de K_{fs} .

RESULTAT

Le sol

Tableau 1

Caractéristiques des sols de contrôle (témoin) sur terrain nu

Site	Taille des particules, a)				Pertes par chauffage a) % n=5	K_{fs} , mm/h	
	Argile	Limon	Sable	Gravier		1988 n=3	1989 n=3
Montagne	12,4	27,2	52,0	7,2	1,6	-	36,4
Piédmont	10,9	23,3	56,4	8,5	1,6	40,1	59,5
Plaine	16,3	43,2	23,6	17,8	1,8	-	48,2 b)

a) d'après PETERSSON *et al.* (1987)

b) renvoi à 1990

L'analyse de texture montre que les sols sableux prédominent dans les trois sites (tableau 1). Ainsi le contenu de gravier, de sable et de limon représentent 80 à 90% du poids des couches prélevées (0-30 cm). Les valeurs moyennes de K_{fs} de contrôle sont de même grandeur que celles obtenues par PETERSSON *et al.* (1987) sur les mêmes sites (46, 83, 25 mm/h respectivement sur les sites montagne, piédmont et plaine).

Conductivité hydraulique et biomasse racinaire

Une régression linéaire associant biomasse racinaire et K_{fs} indique une corrélation positive entre ces deux variables (tableau 2). Toutefois les coefficients de régression n'étaient qu'en deux cas statistiquement significatifs principalement à cause du petit nombre d'observations. Quand un grand nombre d'observations

était fait ou plusieurs groupes d'observations mis ensemble, les résultats étaient significatifs, comme ce fût le cas pour toutes les observations dans le piédmont et dans la montagne (n=86) (tableau 2).

Tableau 2

Influence de la biomasse racinaire sur K_{fs} .
Droite de régression de K_{fs} (Y) sur la biomasse racinaire (X)

Site/ année	Espèces	n	Biomasse		K_{fs}		Equation	Valeur de prob. des coeff. de ré- gression (β) $H_0 : \beta=0$
			Moy- enne g/dm ³	Ecart	Moy- enne mm/h	Ecart		
Montagne 1989	Acacia	6	2,85	2,77	59,1	29,6	Y=50,4+3,0X	0,90
	Eucalyptus	8	4,43	3,50	87,1	30,0	Y=63,1+5,4X	0,27
	Pinus	5	1,67	1,04	98,3	38,4	Y=98,8+2,1X	0,95
Piédmont 1988/89	Acacia	59	0,49	0,81	62,3	22,2	Y=57,5+10,7X	0,001
	Pinus	8	0,65	0,46	65,1	23,4	Y=74,5-14,5X	0,95
Piédmont +montagne 1988/89	Toutes espèces	86	1,18	2,10	67,1	26,3	Y=61,4+4,8X	0,001
Plaine 1990	Stipa	11	0,93	1,26	63,9	18,5	Y=53,1+6,1X	0,23
	Oryzopsis	12	0,32	0,42	69,1	47,1	Y=45,6+38,6X	0,26
	Hedysarum	11	0,11	0,25	60,3	22,1	Y=47,7+62,2X	0,018
	Plantago	12	0,32	0,56	55,0	12,1	Y=57,3-38,1X	0,99
Plaine	Toutes espèces	37	0,49	0,92	65,5	30,2	Y=62,1+3,4X	0,99

Les valeurs de K_{fs} étaient dans la plupart des cas plus élevées ($p < 0.05$) que celles des contrôles (tableaux 1 et 2). Cela a été particulièrement valable pour les arbres et les buissons et signifie une influence importante de la biomasse racinaire sur K_{fs} .

Influence de la distribution du diamètre des racines sur la valeur de K_{fs}

Nous avons trié les échantillons de racines en trois groupes selon le diamètre des racines (<1, 1-5, >5 mm) et nous avons corrélié chaque groupe à K_{fs} . Nous avons obtenu une assez bonne image des classes de taille. Ceci a été fait pour les échantillons pris dans le piédmont et dans la plaine en 1988 et en 1989. Nous n'avons trouvé aucune racine ayant un diamètre supérieur à 5 mm; les racines de >1mm donc se trouvent dans la classe de 1-5 mm.

Le coefficient de corrélation, r, obtenu par régression linéaire était généralement un peu plus élevé quand on prenait en considération les grosses racines de >1 mm plutôt que les petites de <1 mm (tableau 3). Ceci suggère que les grosses racines influencent davantage la valeur de K_{fs} que les petites racines.

Influence de la nécromasse racinaire

Dans l'essai de 1988 dans le piédmont nous avons essayé d'estimer l'influence de la nécromasse racinaire sur la valeur de K_{fs} comparée à l'influence de la biomasse racinaire sur K_{fs} . Nous avons estimé le pourcentage des racines mortes dans chaque échantillon. La nécromasse estimée a été corréliée avec K_{fs} (tableau 4). Il était évident que le coefficient de corrélation linéaire était plus fort pour les racines mortes que pour les racines vivantes.

Tableau 3
Coefficients de corrélation pour les droites de régression associant les classes de diamètre des racines à la valeur de K_{fs}

Site	Espèces	n	Coefficients de corrélation (r) pour les droites de régression des classes de diamètre	
			< 1 mm	> 1 mm
Montagne 1989	Acacia	6	0,25	0,26
	Eucalyptus	8	0,0	0,64
	Pinus	5	-0,26	0,47
Piédmont 1988	Acacia	19	0,13	0,21
	Eucalyptus	25	0,36	0,52
Piédmont 1989	Acacia	8	0,48	-0,02
	Eucalyptus	8	0,26	0,29
	Pinus	8	-0,46	-0,28

Tableau 4

Coefficients de corrélation obtenus par régression linéaire de la biomasse et nécromasse racinaire sur les valeurs de K_{fs}

Espèces	n	Coefficients de corrélation, r	
		Vivantes	Mortes
Acacia	16	0,14	0,59
Eucalyptus	24	0,64	0,72

DISCUSSION

Dynamique de la biomasse racinaire

Des études étendues sur le développement des racines et sur la biomasse racinaire ont été menées dans le cadre du projet d'AKRIMI *et al.* (1989). Elles ont montré une dynamique annuelle accentuée, avec une biomasse maximale après la saison des pluies (avril) et minimale après la saison sèche (octobre). Il paraît y avoir un accroissement de la nécromasse pendant la période sèche de juin à octobre et une rapide décomposition des racines mortes quand les pluies arrivent en octobre, et qui se prolonge toute la saison pluvieuse, avec, en même temps, la formation de nouvelle racines. Certaines espèces comme l'*Acacia cyanophylla* ont beaucoup de racines superficielles qui forment un tapis dans la couche de 0-30 cm. On observe la même chose avec *Eucalyptus occidentalis* de façon cependant moins accentuée, alors que *Pinus halepensis* ne montre pas de concentration apparente des racines dans cette couche. La biomasse racinaire figurant dans le tableau 2 est toutefois une valeur

plus ou moins maximale pour l'année. On peut faire l'hypothèse que la nécromasse est minimale après une longue période de décomposition rapide des racines et de mortalité lente des racines vivantes.

Influence sur la conductivité hydraulique

Les résultats de cette étude montrent qu'il existe une relation entre les racines et la perméabilité du sol. Elle peut s'exprimer par une augmentation de la conductivité hydraulique à saturation au champ (K_{fs}) dans les parcelles de plantes comparées à celles des contrôles (terrain nu). Elle peut aussi s'exprimer par une corrélation positive entre la biomasse racinaire et K_{fs} . Cependant l'écart à la moyenne est élevé et il faut un grand nombre d'observations pour démontrer que cette corrélation est significative. Il semble que l'argumentation de K_{fs} par les racines soit valable particulièrement pour les arbres et les buissons mais aussi dans une certaine mesure pour les graminées et les herbes. Ces dernières produisent rapidement une importante biomasse racinaire et assez vite aussi une nécromasse

racinaire laquelle est aussi importante pour l'infiltration et la percolation de l'eau. Dans les peuplements de vieux arbres et de buissons on trouve un système de racines grossières vivantes, de racines grossières récemment mortes ainsi que des canaux où les racines mortes se sont décomposées qui descendent profondément dans le sol. Les graminées et les herbes ont probablement un rôle essentiel sur K_{fs} dans les couches superficielles du sol alors que les arbres et les buissons ont une grande influence aussi sur les couches plus profondes (néanmoins pas étudiées ici), par l'intermédiaire des racines vivantes mais surtout des racines mortes et des canaux créés par les anciennes racines. Bien que ceci ne pût être statistiquement vérifié, il apparaît assez clairement dans cette étude que les grosses racines ont plus d'influence que les petites sur la perméabilité de l'eau dans le sol, puisque le coefficient de corrélation avec K_{fs} était plus élevé pour les grosses que pour les petites racines. Ceci reflète l'existence, signalée ci-dessus, de canaux, voies et pores continus autour des grosses racines, qui est décisive pour la vitesse d'infiltration (GRISMER, 1986). Il apparaît aussi assez clairement dans cette étude que les racines mortes ont une corrélation positive avec K_{fs} plus élevée que les racines vivantes.

REFERENCES

- AKRIMI, N., STEEN, E., M'CHAREK, A. & JELLALI, A. 1989.- Étude des biomasses souterraines et aériennes développées par certaines espèces forestières, fruitières et fourragères cultivées en Tunisie centrale. *Ecologia Mediterranea* 15, 1-14.
- BERNDTSSON, R. & LARSSON, M. 1987.- Spatial variability of infiltration in semi-arid environment. *Journal of Hydrology* 90, 117-133.
- BOUMA, J. & WÖSTEN, J.H. 1979.- Flow patterns during extended saturated flow in two undisturbed swelling dry soils with different macrostructures. *Soil Science Society of America Journal* 43, 16-22.
- FLORET, C. 1981.- The effects of protection on steppic vegetation in the Mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetatio* 46, 117-129.
- GERMANN, P. & BEVEN, K. 1981.- Water flow in soil macropores I. An experimental approach. *Journal of Soil Science* 32, 1-13.
- GOSS, M.J. 1987.- The specific effects of roots on the regeneration of soil structure. In *Soil compaction and regeneration* (ed. MONNIER, G. & GÖSS, M.J.). A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands pp. 145-155.
- GRISMER, M.E. 1986.- Pore-size distribution and infiltrations. *Soil Science* 141, 249-260.
- GUIDI, G., POGGIO, G. & PETRUZZELLI, G. 1985.- The porosity of soil aggregates from bulk soil and from soil adhering to roots. *Plant and Soil* 87, 311-314.
- HINO, M., FUJITA, A. & SHUTTO, H. 1987.- A laboratory experiment on the role of grass for infiltration and runoff processes. *Journal of Hydrology* 90, 303-325.
- KESSLER, J. & OOSTERBAAN, R.J. 1974.- Determining hydraulic conductivity of soils. In *Drainage, Principles and Application*. Vol. 3, Publ. 16, 253-296, Wageningen, the Netherlands, Int. Inst. for Land Reclamation and Improvement.
- LE HOUEROU, H.N. 1976.- Can desert encroachment be stopped? *Ecological Bulletins (Stockholm)* 24, 127-205.
- LYFORD, F. & QASHU, H. 1969.- Infiltration rates as affected by desert vegetation. *Water Resource Research* 5, 1373-1376.
- MEEUWIG, R. 1970.- Infiltration and soil erosion as influenced by vegetation and soil in northern Utah. *Journal of Range Management* 23, 185-188.
- PETERSSON, H., MESSING, I. & STEEN, E. 1987.- Influence of root mass on saturated hydraulic conductivity in arid soils of Central Tunisia. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 1, 149-160.
- PORCHET, M. & LAFERRE, H. 1935.- *Annales du Ministère de l'Agriculture*, fascicule 64.

Fire disturbance and vegetation dynamics in a mediterranean maquis of central Italy

Dynamique de la végétation du maquis après incendie en Italie centrale

Manuela de LILLIS*, Anna TESTI*

RESUME

Durant l'été 1984, lors du dernier feu dans la région, deux transects permanent ont été établis dans un maquis des reliefs de l'Italie Centrale. Les observations ont été effectuées durant cinq ans sur dix parcelles nouvellement et neuf parcelles anciennement incendiées. Les résultats montrent que les effets du feu sur la composition floristique sont temporaires. Les espèces annuelles augmentent faiblement car les ligneux et les espèces herbacées repoussent vigoureusement. Les changements de la diversité β et de la stabilité sont également faibles ; après une brève période (quatre ans), la valeur de la diversité β , calculée en nouvelles et vieilles parcelles, deviennent comparables mais leur structure est différente. La diminution des perturbations (abandon du pâturage et de longs intervalles entre les feux) montre un impact remarquable sur la structure de cette végétation en favorisant la dynamique vers un état instable et dégradé de la flore où les espèces herbacées prévalent.

MOTS-CLEFS : végétation méditerranéenne, diversité, dynamique, feu, pâturage

ABSTRACT

Two permanent transects were established in a maquis on uplands in central Italy at the time of the last fire in the area, in summer 1984. The observations were carried out during five years in ten new-burned and nine old-burned plots. The results showed that the effects of fire on floristic composition are very temporary. Annual species increased only slightly because of the perennial woody and herbaceous species resprout vigorously. Changes of β diversity and stability were also minimal; in a short time (four years) the values of β diversity, recorded in new and old-burned plots, became comparable but the structure of the two stands was still different. The reduction of disturbance (halting of grazing and longer intervals between fires) showed a remarkable impact on the structure of this vegetation, by favouring the dynamics towards the more-degraded and floristically unstable stages, where the perennial herbaceous species were prevalent.

KEY WORDS : mediterranean vegetation, diversity, dynamics, fire, grazing

INTRODUCTION

It is known that fire is the oldest type of man's impact on landscape. Indeed, the use of fire by hominids could date from 1.500.000 years B.P. as recent excavations in South Africa suggest (GOWLETT *et al.*, 1981; BRAIN and SILLEN, 1988). In the Mediterranean Basin, however, fire and the other traditional disturbance factors - grazing and cutting - date from the middle

Pleistocene (NAVEH, 1975; LE HOUEROU, 1981), when *Homo sapiens* spread throughout Europe. Since that time fire modelled the Mediterranean landscapes; it allowed grazing in the driest areas dominated by perennial shrubs and weeds, and in pastures necessary for the survival of many species of animals (TRABAUD and CASAL, 1989).

The effects of fire on the dynamics of mediterranean vegetation of the Northern Mediterranean Basin, have been described by various authors (TRABAUD, 1981, 1987; FEOLI

* Dipartimento di Biologia Vegetale Università La Sapienza
00185 Roma - Italia

et al. 1981). It has been shown that fire produces only slight modifications in the floristic composition of plant communities; these demonstrate a high degree of flexibility by very quickly regaining the pre-fire conditions (HOLLING, 1973; CONNELL and SLATYER, 1977; KEELEY, 1986).

A diachronic study of the recovery of burned mediterranean vegetation in Central Italy is still lacking. The frequency of fire in this area is very high: during the last decades about 6,000 ha burnt each year in the region of Latium. About 50% of this total surface was covered by a mosaic vegetation of evergreen sclerophyllous shrubs and perennial herbaceous species. The existence of this landscape is, of course, linked to fire and grazing (BASSET, 1980; NAVEH and WHITTAKER, 1980).

The dynamics of a new-burned and an old-burned stands occurring in this type of landscape, in Central Italy, was focused in this study. The following questions have been advanced:

- what are the effects of fire on the different growth forms and on the species composition?
- what are the effects of fire on community diversity and stability?
- what are the effects of the reduction of disturbance on species composition, community structure and diversity?

STUDY SITE AND METHODS

The study site is located in southern Latium (Lazio) between the Aurunci and Ausoni Mountains in the area of Costamezza at 450 m a.s.l. The mean annual temperature (16 °C) and annual precipitation (600 - 800 mm) indicate a mediterranean sub-humid climate (LE HOUEROU, 1981).

Mesozoic calcareous and dolomitic rocks characterize the geology of the Ausoni-Aurunci mountains. Permeability is remarkable on the calcareous outcrops, due to the presence of fissures and occurrence of carsism. Rendzina and red soils, where carbonates are not active, mainly characterize the area.

The region's main naturalist interest lies in the extensive presence of *Quercus suber* L. and *Quercus ilex* L. woodlands at the bottom and top of the valley, respectively. Constant human pressure on the calcareous slopes with southeast exposure helped form the poorly stratified vegetation that is composed of dense shrubs and

grass patches; the cover can be described as a degraded maquis that belong to the degradation series of *Quercus suber* forest (DIBENEDETTO, 1984). Where erosion and rockiness increase, this vegetation is dominated by woody species (*Myrtus communis* L., *Erica multiflora* L., *Pistacia lentiscus* L.) and herbaceous perennial species (*Ampelodesmos mauritanicus* (Poiret) DC. and *Brachypodium ramosum* L.).

A fire burnt the southwest slopes of the study area in summer 1984. In order to investigate on vegetation dynamics (DE PABLO *et al.*, 1982) nineteen plots, 6 sq.m. wide, were located, at a distance of 10 m. from each other, in two transverse sections. Ten plots were established on the recent burned stand and nine plots in the old (last fire burned in 1973) burned stand; the sites were contiguous, with similar floristic and topographic features.

The observations were carried out in late spring (June) of each year, from 1985 to 1989. The change of floristic richness was recorded in each plot and the change of the number of different growth forms was followed. The floristic changes were measured by the fugacity index (TRABAUD and LEPART, 1980).

The species coverage was also measured and expressed as a percentage according to a scale of 10 intervals of variations, between 1% and 100%; the value of 0.5% was assigned to all species covering less than 1%. The coverage was estimated within a grid 6m.q. wide and subdivided in 100 small plots, 60 cm² large. Moreover the changes of structure were analyzed by the SHANNON-WEAVER index (1949) and by the dominance-diversity curves (NAVEH and WHITTAKER, 1980). The vegetation data table (149 species x 95 samples) were processed through multivariate analysis using the WILDI-ORLOCI program (1984). Cluster analysis was used to classify the samples; ordering was performed using Principal Component Analysis.

RESULTS

1°) Changes in species richness and composition:

The α -diversity -140 species/114 sq.m.- of this vegetation is high (Appendix, Table 1), comparable to the richest flora of the Mediterranean Basin (NAVEH and WHITTAKER, 1980). The value of species-richness (figure 1a) of the burned plots was almost constant in the first three years after fire,

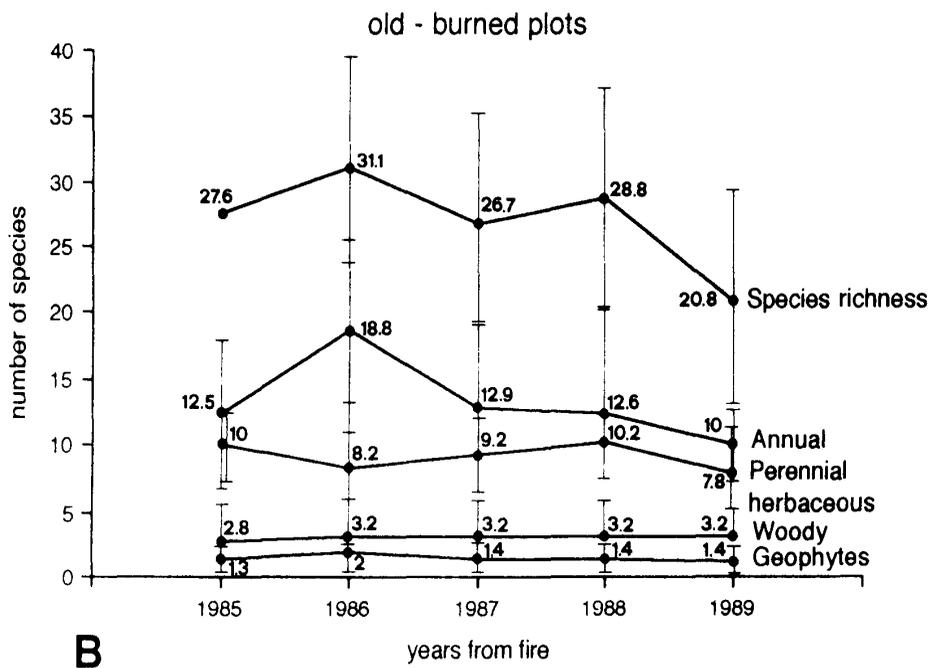
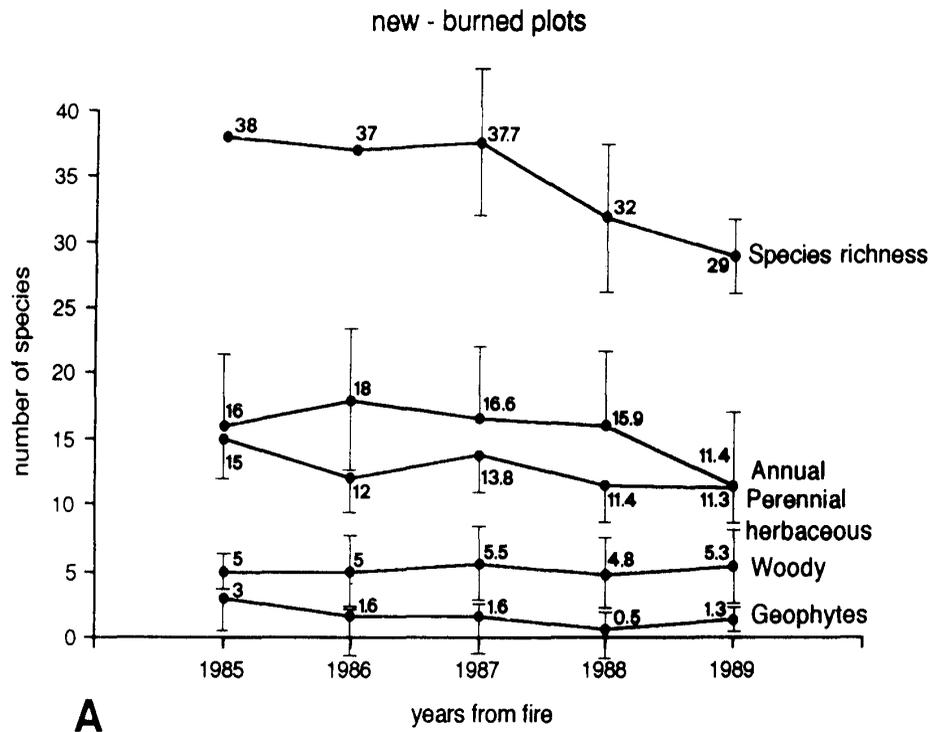


Figure 1a, b.- Changes of floristic richness in the new and old burned plots. The trend of annual, perennial herbaceous and woody species is also shown. Mean values \pm standard error are drawn.

but declined in the following period; it attained a maximum value of 38 species and then declined slowly to the similar level that had been recorded in the old-burned plots (figure 1b). The decrease in the number of species is related to the trends exhibited by annual and perennial grasses. Woody species and geophytes showed very slight variation in number.

The fugacity index reveals slight variations (figure 2) in floristic composition (TRABAUD and LEPART, 1980). Fugacity is not very high, never exceeding 0.25 in newly-burned plots, but it reaches 0.34 in old-burned plots.

Even if there are floristic (Appendix, Table 1) affinities between the two stands (the new

and old burned), a clear differentiation emerges from the statistical analysis: the dendrogram reveals two large and distinct clusters corresponding to the new and old-burned stands (figure 3). The first cluster (new-burned stand) includes 50 samples, the second one (old-burned stand) 45 samples. In the first cluster there are three subclusters (A, B, C), the first of which (A) accounts for 80% of the flora sampled in the first two years after fire (1985, 1986); whereas the other subclusters (B, C) account for the samples taken in the later years (1987, 1988, 1989). Two large subclusters (D, E), corresponding to the first (1985, 1986) and later (1987, 1988, 1989) years of observations respectively, can be also recognized in the old burned stand.

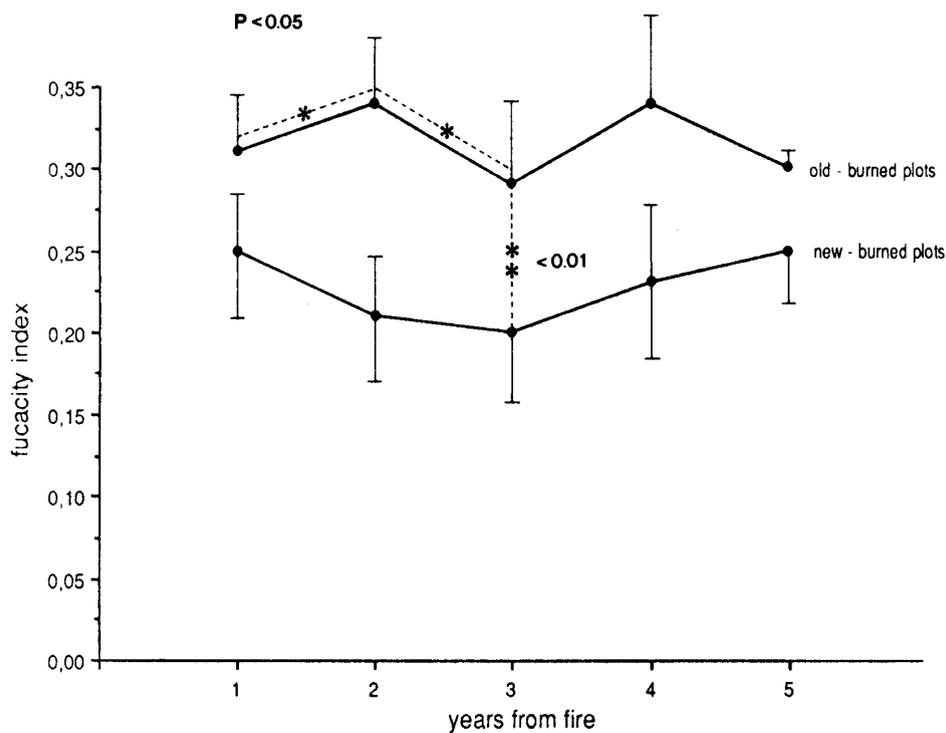


Figure 2.- Changes of the fugacity index in the new-burned and old- burned plots. Mean values \pm standard error are drawn. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$

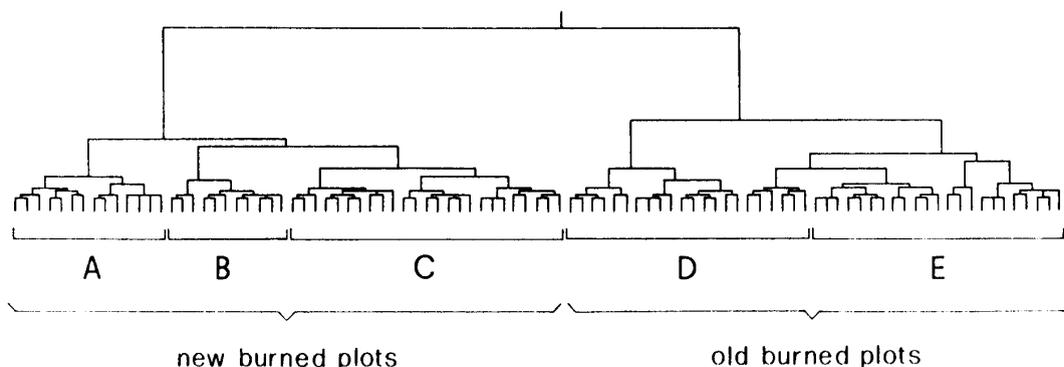


Figure 3.- Classification of 95 relevés according to the Cluster Analysis. Two distinct clusters are evident : the first corresponds to the new-burned stand and the second to the old-burned one.

These results are confirmed by Principal Component Analysis (PCA).

Ordering the data on axes I and II (figure 4) reveals that samples are distributed in two large groups with respect to the Y-X axis; the old-burned samples are distributed in the negative half-plane of the X-axis, and the new-burned samples are distributed in the positive half-plane. There are four subclusters each of one corresponds to different years of observation- first, second, third and fourth and fifth together respectively- of the new burned stand.

The old-burned samples are also clustered according to the year of sampling; though their distribution is more heterogeneous, yet most of the relevés taken in the first two years of observation are clustered together in the lower subcluster. By contrast the relevés of the following years pertain to the upper subcluster. The distribution of the samples in the cartesian grid reveals the changes of the ecological factors in a temporal scale: the X axis could show the increasing of soil nutrients from old to new burned stand, both for fire and nitrification following grazing; the Y axis could outline the dynamics of the vegetation since fire.

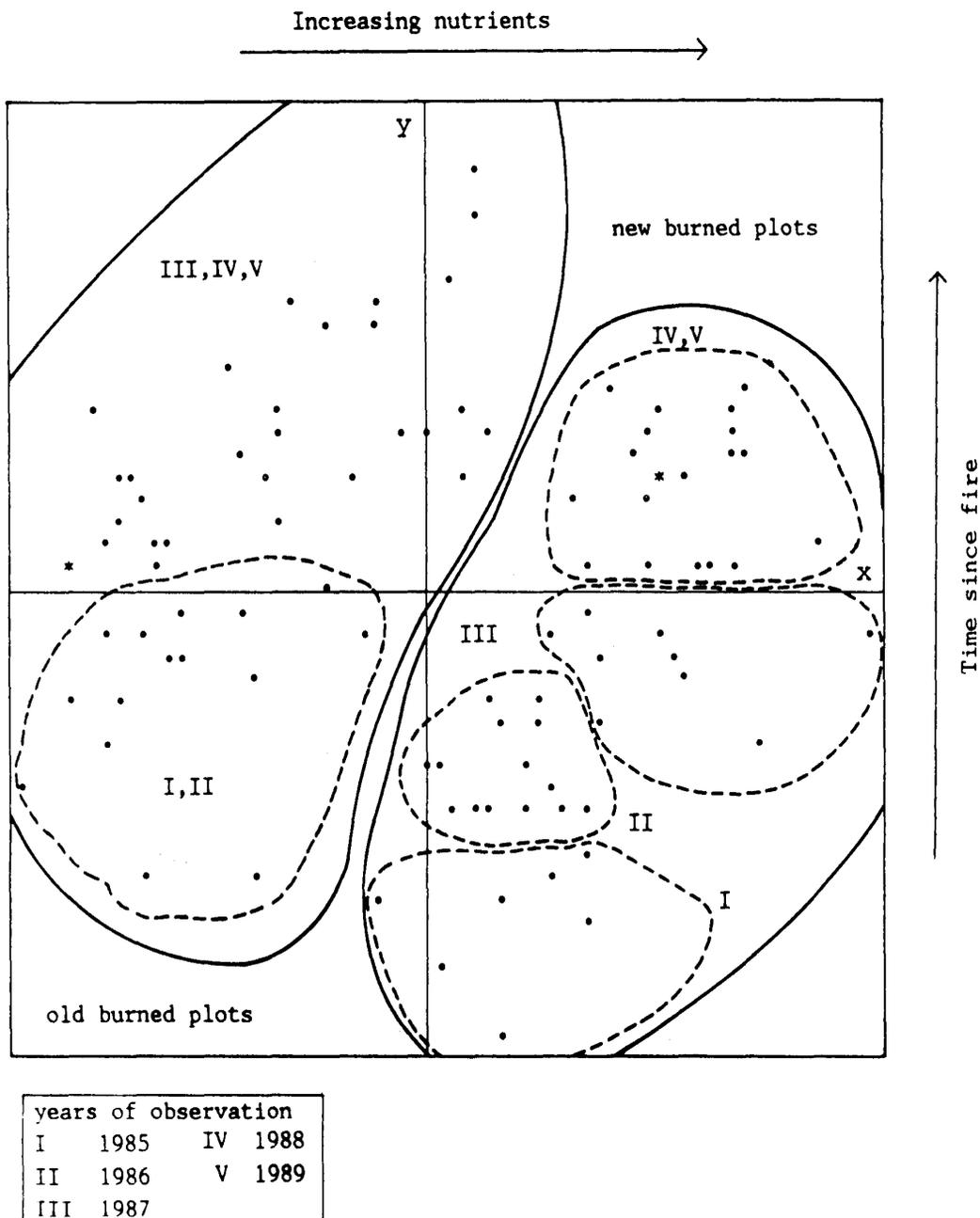


Figure 4.- Ordering of relevés according to the Principal Component Analysis. The samples are distributed into two large groups with respect to the X axis that could show the increasing of soil nutrients from the old to new burned stand; the y axis could mark the increasing microclimatic aridity

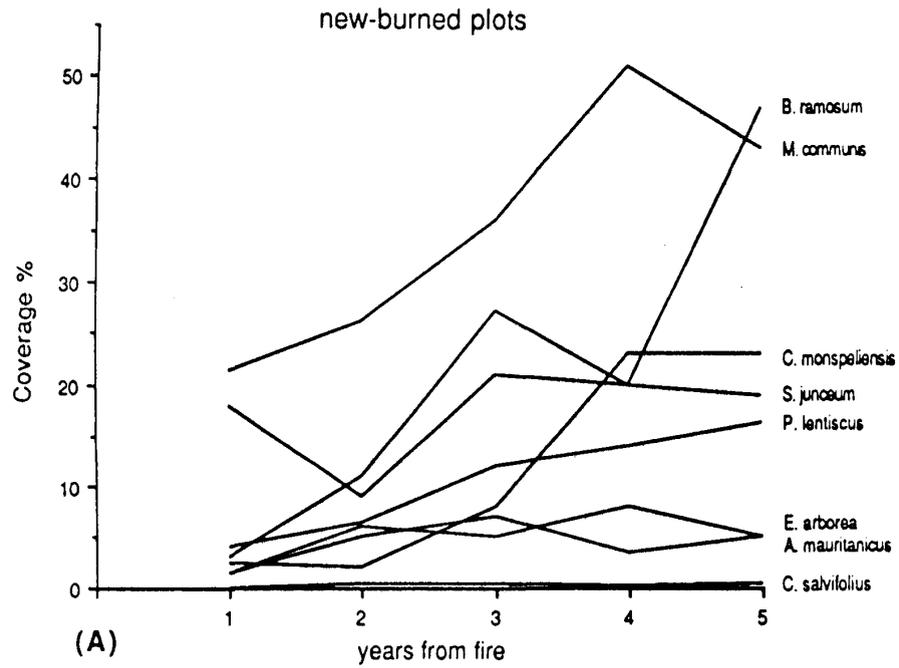


Figure 5a.- The increasing of coverage of woody and perennial herbaceous species in the new-burned stand.

Figure 5b.- Variations of the coverage of woody and perennial herbaceous in the old -burned stand.

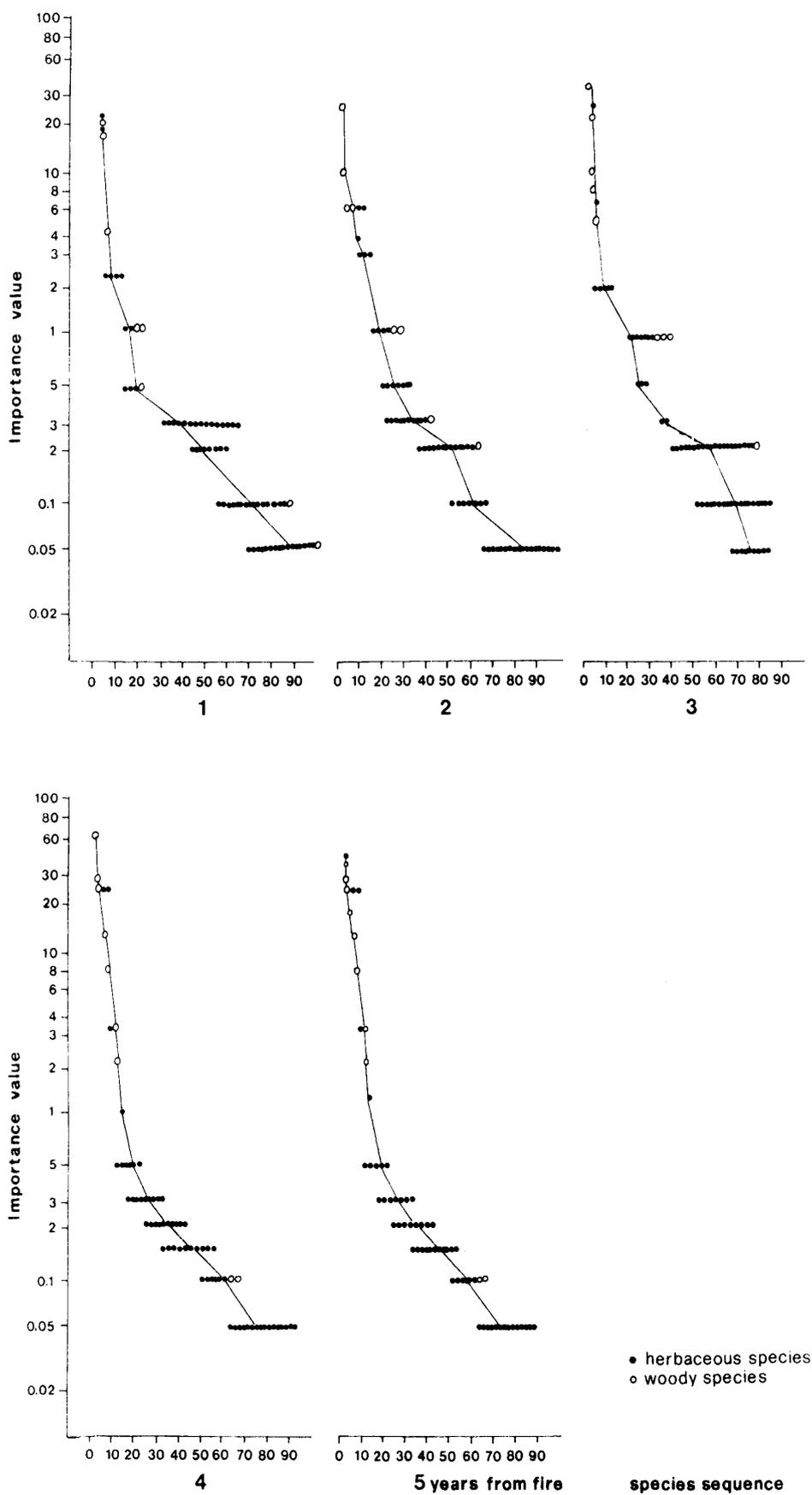


Figure 6.- Dominance diversity curves for the new -burned community. The importance values are expressed by the coverage of each species in a logarithmic scale.

2°) Changes in structure

Coverage evaluation of the dominant species (figure 5a) reveals that among the woody species of new-burned vegetation, the dominant ones were *Myrtus communis*, *Pistacia lentiscus*, *Erica multiflora*, and *Cistus monspeliensis*. These increased their coverage by more than 50% over time; among the perennial grasses it is *Brachypodium ramosum* which dominated for four years, increasing from 2% to 21%. In the fifth year coverage by *Brachypodium ramosum* exceeded *Myrtus*, which had been the dominant species in the community until the second-last observation. In the old- burned vegetation *Ampelodesmos mauritanicus* exceeds all of the other species, attaining 30% in coverage during the years of observations (figure 5b).

Changes in the coverage of the burned plots were also evident in the dominance-diversity graphs (figure 6) (NAVEH and WHITTAKER, 1979). It can be seen that the slope, which at first was gradual, became steeper at the end of the period of observation; afterwards, dominance was shared by two species, a woody shrub (*Myrtus communis*) and a perennial grass (*Brachypodium ramosum*).

In the old-burned plots (figure 7) *Ampelodesmos mauritanicus* was always dominant, resulting in a steep slope of the curve for the subordinate woody species and a more gradual one for the grasses.

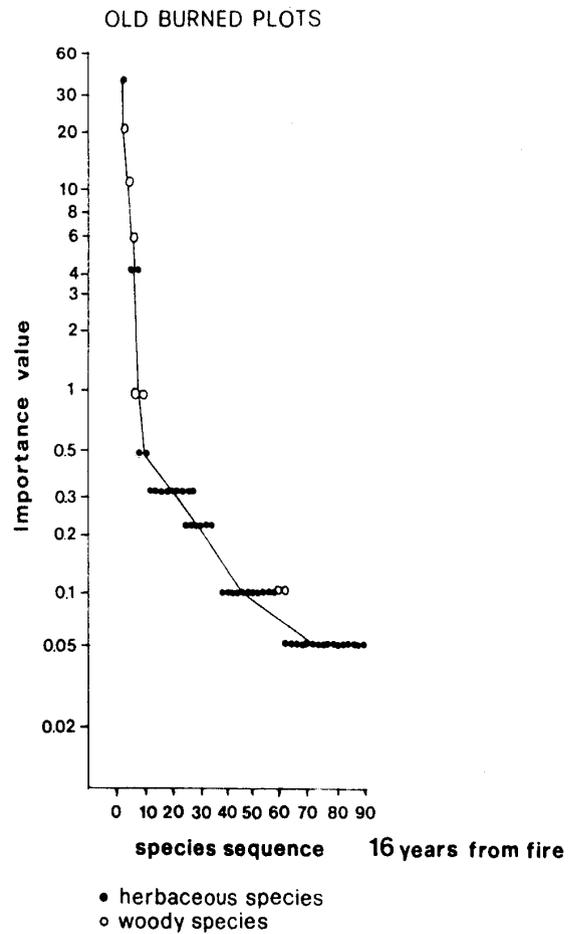


Figure 7.- Dominance diversity curve for the old-burned community: *Ampelodesmos mauritanicus* is always dominant on the other herbaceous and woody species.

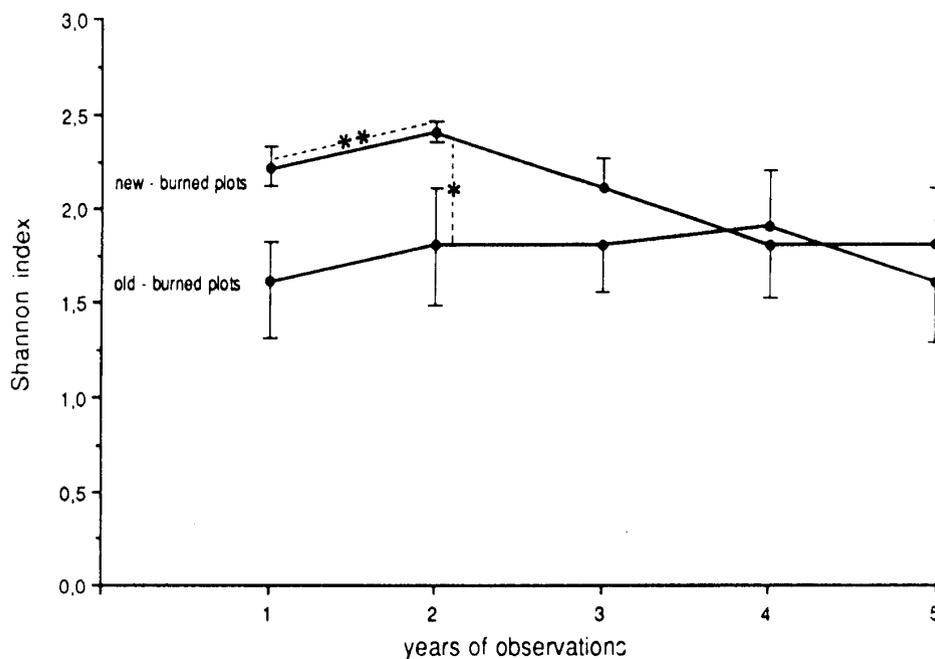


Figure 8.- Beta diversity trends in the new-burned and old-burned plots. Mean values \pm standard error are drawn. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

3° Changes in diversity

The β -diversity, measured by the Shannon Index, exhibits no trends that are similar to those observed for species-richness. Instead, the peak is attained in the second year (figure 8). Afterwards, diversity declines rapidly to the same value observed in the old-burned vegetation (figure 8).

DISCUSSION

Disturbance regimes are often important for the maintenance of diversity (PIGNATTI, 1978; GRIME, 1979; NAVEH and WHITTAKER, 1980) by temporarily reducing competitive pressure. This allows species to expand their realized niches (PEET *et al.*, 1989); thus disturbance should have the complementary effect of increasing α -diversity while reducing β -diversity. NAVEH and WHITTAKER (1980) specifically commented on the low beta and gamma diversity in the rich flora of pasturelands in Israel. This model is very similar to the high α -diversity and the low β -diversity observed in the community under study (figure 8).

At first, fire promotes a chaotic situation which rapidly tends towards greater organization (MARGALEF, 1980; FEOLI *et al.*, 1981), as shown by the β -diversity peak in the second year. This is followed by a rapid decline to the same values observed in the old-burned vegetation (figure 8). The changes in β -diversity are correlated to the changes in the competitive relationships among species, expressed by variations of evenness, rather than to the change in number of species.

The slight floristic changes (figure 1a) observed in the shrubland community after burning indicate that the turnover of this vegetation is very fast; two years after fire the floristic composition included the 80% (Appendix, Table 1) of the species occurring in the «terminal» community, following CONNELL and SLATYER inhibition model (1977), as also pointed out by TRABAUD and LEPART (1980) in the mediterranean communities of southern France. Indeed, the peak of species-richness occurred just twelve months after fire but declined quickly, as earlier observations (TRABAUD 1980, 1981a) on mediterranean garrigue and maquis have pointed out. The low values of fugacity also indicates the absence of great floristic changes (figure 2). The peak of fugacity (0.25) is similar to those measured in open *Quercus ilex* communities and *Rosmarinus officinalis* garrigue and

Brachypodium ramosum swards (TRABAUD and LEPART, 1980); these values, however, are quite a bit higher than those (0.1) indicating the floristic stability in more mature communities (WESTMAN, 1986).

Surprisingly, fugacity is higher (average value of 0.3) in the vegetation not burned during the last seventeen years, due to the appearance and disappearance of the species within local gaps.

This indicates that this stand has a more open structure as a consequence of different history of disturbance. In fact, multivariate analysis (PCA and Cluster Analysis) reveal two clearly-differing groups that correspond to the two stands studied here; even though both these communities have a majority of plants in common (about 75 %, Appendix, Table 1), they show different structures, probably related to different disturbance histories. In particular, ordering (figure 4) shows that in the new-burned plots it is possible to identify the dynamics initiated by fire, that led to segregation into four groups along the Y axis, corresponding to the distinct years of observation. These subclusters, however, are not indicative of a real succession in terms of stages of substitution but point to structural changes expressed by the variation in species-coverage (figure 5a). Time does not produce analogous changes in the vegetation of old-burned plots, even some fluctuations of the frequency and coverage of the species can be noted (Appendix, Tab 1). In newly-burned plots during the first four years after fire, woody species are more important than herbaceous species, which by contrast are prevalent in the old-burned plots (figure 5a). In the fifth year an inversion of the coverage trends in the new-burned vegetation seems evident due to the increasing coverage by a perennial herbaceous species (*Brachypodium ramosum*). This trend indicates a tendency towards the dominance of herbaceous over woody species, as was the case in the old-burned vegetation (figure 5b).

These results are further confirmed by the dominance-diversity graphs (figure 6); it can be seen that both woody and herbaceous species have high values only in the first year after fire; afterwards dominance is concentrated in a few woody species as the slope of the graphs becomes steeper. In fact, reproductive strategies of these woody species (*Myrtus communis*, *Spartium junceum*, *Pistacia lentiscus*, *Erica multiflora*) allow them to compete successfully with annuals and prevent them from invading the burned ground. In the fifth year *Brachypodium ramosum* exceeds all other species and shares dominance with *Myrtus communis*. By contrast in the old

burned plots *Ampelodesmos mauritanicus* is always dominant, monopolizing over time a large share of resources (figure 7).

The different structure of the two communities could be linked to diverse fire and grazing regimes which have produced a micro-heterogeneity of the landscape over time. This is identifiable by the alternating prevalence of short bush grasses or of woody species; both these herbaceous and woody species belong to a dynamic series of degradation of *Quercus suber* forest (DI BENEDETTO, 1984).

The more open structure of the community dominated by *Ampelodesmos mauritanicus* can be linked to a history of intense and repeated disturbances (GENTILE, 1968), whereas the more close structure of maquis stage is favoured by a regime of fires at regular 7 - 8 year intervals (RUNDEL and PARSON, 1979 ; KEELEY and ZEDLER, 1978; TRABAUD and LEPART, 1980; KEELEY, 1986). Grazing is always an important component of fire-induced metamorphoses; the unchallenged dominance of *Ampelodesmos mauritanicus* which is very appetized at the young stage as well as *Brachypodium ramosum* in the old-burned community indicates that grazing ceased many years ago (the zone has not been used for pasture for at over 10 years) with the disappearance of the more appetizing species after the last cycle of intense fires, which had regularly occurred on this site up to 20 years before. The other community, on the other hand, had low levels of coverage by *Brachypodium* and *Ampelodesmos* (figure 5a) in the first four years after last fire; this is related to mixed (equine and ovine) moderate (10 - 20 animals per hectare) grazing, which almost exclusively involves these two species and only partially the young shoots of few woody plants. Afterwards herbaceous species become dominant as a result of the progressive reduction of grazing pressure.

It can be concluded that:

- the effects of fire on floristic composition are very temporary. Annual species increase only slightly because of the perennial woody and herbaceous species resprout vigorously;
- the effect of fire on changes of β -diversity and stability are also minimal; in a short time (four years) the values of β -diversity, recorded in new and old-burned plots, became comparable but the structure of the two stands is still different;
- the reduction of disturbance (halting of grazing and longer intervals between fires) shows a remarkable impact on the structure of this vegetation, by favouring the dynamics towards

the more-degraded and floristically unstable stages, where the perennial herbaceous species are prevalent.

REFERENCES

- BASSET P.A. (1980). Some effects of grazing on the vegetation dynamics in the Camargue (France). *Vegetatio*, 43 : 173 -184.
- CONNELL J.H., SLATYER R.O. (1977). Mechanism of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111 : 1119 -1144.
- DE PABLO C.L., PECO B., GALIANO E.F., NICOLAS J.P., PINEDA F.D. (1982). Space time variability in mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio*, 50 : 113 -125.
- DI BENEDETTO L., MAUGERI G., POLI MARCHESE E. (1984). Principali tappe del dinamismo della vegetazione nelle Sugherete della Sicilia sud - orientale. *Not. Fitos.*, 19 (II) : 5 - 12.
- FEOLI E., PIGNATTI E. and PIGNATTI S. (1981). Successione indotta dal fuoco nel *Genisto-Callunetum* del Carso triestino. *Acta Biologica*, 58 : 231 - 240.
- GENTILE S. (1968). Memorie illustrative della carta della vegetazione naturale potenziale della Sicilia. *Ist. Bot. Lab. Critt. Univ. Pavia*, 40: 1-114.
- GILL A. M. (1981). Adaptive responses of Australian vascular plants to fire. pp. 243-272. *In* : Fire and the Australian Biota, Gill A.M., Groves R. H. and Noble I.R.. Australian Academy of Science, Canberra.
- GRIME J. P. (1973). Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journ. Env. Mgmt.*, 1 : 151 - 167.
- GRIME J. P. (1979). Plant strategies and vegetation processes. Wiley. New - York.
- HOLLING C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecology and Systematics*, 4 : 1 - 23.
- KEELEY J.E. and ZEDLER P.H. (1978). - Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *Amer. Midl. Nat.*, 99: 142 - 161.

- KEELEY J. E. (1986). Resilience of mediterranean shrub communities to fires. pp. 95-112. *In*: B. Dell, A. J. M. Hopkins and B. B. Lamont (eds.), Resilience in mediterranean-type ecosystems. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- LEHOUEIROU H. N. (1981). Impact of man and animals on Mediterranean vegetation. Ecosystems of the world- mediterranean Type Shrublands, II :479 - 521.
- LEVASSOR C. D., DIAZ-PINEDA F., GONZALES BERNARDEZ F. (1981). Tipologia de pastizales en relacion con el relieve: La Sierra del Castillo (Madrid). Pastos, 11 (III): 45 - 68.
- MARGALEF R. (1980). La Biosfera: entre la termodinamica y el juego. Omega Barcelona.
- MOONEY H. A. (1983). Carbon gaining capacity and allocation patterns of Mediterranean - climate plants. Mediterranean - type ecosystems - The role of nutrients - pp. 103-119. *In*: Kruger F. J., Mitchell D. T., and Jarvis J. V. M. eds. Springer - Verlag, Berlin, New - York, Heidelberg.
- NAVEH Z. (1975). The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29: 199 - 208.
- NAVEH Z., WHITTAKER R. H. (1980). Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio*, 41 : 171 - 190.
- PEET R. K., GLEEN - LEWIN D. C., WALKER WOLF J., (1983). Prediction of man's impact on plant species diversity. *In*: W. Holzner, M. J. Werger and I. Ikusima (eds.) Man's Impact on Vegetation. Dr. Junk Publishers, The Hague, Boston, London.
- PICKETT S. T. A., KOLASA J., ARMESTO J. J. and COLLINS S. L. (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54: 129 - 136.
- PIGNATTI S. (1982). La flora d'Italia. Edagricole
- PIGNATTI S. (1979). Evolutionary trends in Mediterranean flora and vegetation. *Vegetatio*, 33, 3: 175 - 185.
- PIGNATTI S., (1989). Origine ed evoluzione della vegetazione australe, XVI Symposium «Evoluzione biologica e i grandi problemi della biologia», Accademia Nazionale dei Lincei, Roma, 23 - 25 February.
- RUNDEL P. W., PARSONS D. J. (1979). Structural changes in chamise (*Adenostoma fasciculatum*) along a fire induced age gradient. *J. Range Manage.*, 32:462 - 466.
- SHANNON C. E. and WEAVER W. (1949). The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press, Urbana.
- TRABAUD L., LEPART J. (1980). Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43: 49 - 57.
- TRABAUD L. (1981). Man and fire: impacts of Mediterranean vegetation. Ecosystems of the World- Mediterranean type shrublands, 2 : 523 - 537.
- TRABAUD L. (1987). Natural and prescribed fire: survival strategies of plants and equilibrium in Mediterranean ecosystems. pp. 607-621. *In*: J. D. Tenhunen *et al.* eds., Plant response to stress. NATO Adv. Sci. Inst. Ser., Ecological Sciences, 15. Springer - Verlag. Berlin, New - York, Heidelberg.
- TRABAUD L., CASAL M. (1989). Fire and pastoralism in Southern Europe. pp. 120-131 *In*: Proceedings of the Man and Biosphere Symposium XVI International Grasslands Congress, Nice- France. October 7 -8.
- WESTMAN W. E. (1986). Resilience: concepts and measures. *In*: B. Dell, A. J. M. Hopkins and B. B. Lamont (eds), Resilience in mediterranean - type ecosystems. Dr. Yunk Publishers, The Hague.
- WILDI O., ORLOCI L. (1983). Management and multivariate analysis of vegetation data. Fed. Inst. of Forestry (Birmensdorf).

Table 1

Changes in the average values of species coverage recorded in the new and old-burned permanent stands, during the period of study. Values are the sums of the average coverages, given in percentage, for each plot.

PERENNIAL SPECIES	NEW-BURNED PLOTS					OLD-BURNED PLOTS				
	1985	1986	1987	1988	1989	1985	1986	1987	1988	1989
WOODY										
<i>Quercus suber</i> L.	0.05	1.00	1.00	2.00	3.00					
<i>Cistus monspeliensis</i> L.	1.30	0.35	8.10	22.0	22.0					
<i>Cistus salviifolius</i> L.	-	0.15	0.15	0.10	0.10					
<i>Erica multiflora</i> L.	0.50	5.70	5.10	7.20	5.20	1.10	1.10	3.38	5.00	1.00
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	4.10	7.05	11.0	13.0	16.1	6.07	-	1.20	3.05	2.00
<i>Daphne gnidium</i> L.	1.20	1.20	1.10	3.05	1.10	0.10	0.05	1.10	1.00	0.05
<i>Myrtus communis</i> L.	20.1	25.0	36.0	51.0	42.0	22.3	19.0	15.6	22.0	13.1
<i>Spartium junceum</i> L.	17.1	09.0	20.3	20.1	19.1	10.1	3.50	3.40	9.10	5.10
<i>Dorycnium hirsutum</i> L.	2.50	0.05	0.10	0.10	0.10	0.20	0.05	0.05	-	-
CLIMBING										
<i>Lonicera implexa</i> Aiton	0.15	0.15	1.05	0.10	0.20					
<i>Asparagus acutifolius</i> L.	0.20	0.05	-	-	0.05	0.10	0.05	-	-	-
<i>Clematis flammula</i> L.	-	-	0.10	0.05	0.05	-	0.10	-	-	-
<i>Smilax aspera</i> L.	-	0.05	0.05	0.05	0.05					
<i>Clematis vitalba</i> L.	-	0.05	0.1	0.1	-					
HERBACEOUS										
<i>Carex caryophyllea</i> La Tourr.	0.20	-	-	-	-					
<i>Inula viscosa</i> (L.) Aiton	0.10	-	-	-	-					
<i>Teucrium chamaedrys</i> L.	0.10	0.10	0.25	0.10	0.10					
<i>Lotus corniculatus</i> L.	0.10	-	-	-	-					
<i>Plantago major</i> L.	0.10	-	-	-	-					
<i>Teucrium polium</i> L.	0.10	0.05	0.10	0.05	0.05					
<i>Arum italicum</i> Miller	0.10	-	-	-	-					
<i>Cephalanthera longifolia</i> Fritsch	0.05	-	-	-	-					
<i>Romulea bulbocodium</i> Seb et Mauri	0.30	0.50	0.30	0.10	0.20					
<i>Scabiosa uniseta</i> Savi	0.05	-	-	-	-					
<i>Leontodon tuberosus</i> L.	-	0.20	-	-	-					
<i>Allium subhirsutum</i> L.	-	0.50	-	-	-					
<i>Plantago lagopus</i> var. <i>lanceolata</i> L.	-	0.05	-	-	-					
<i>Ophrys</i> sp.	-	0.05	0.05	-	-					
<i>Asperula aristata</i> subsp. <i>scabra</i> Nyman	-	-	0.05	-	-					
<i>Allium roseum</i> L.	0.05	-	-	-	-					
<i>Pulicaria odora</i> L.	0.35	0.30	0.10	0.20	0.25					
<i>Ampelodesmos mauritanicus</i> L.	0.40	5.20	7.15	3.20	5.25	37.0	28.0	27.0	26.0	30.0
<i>Brachypodium ramosum</i> L.	2.40	10.2	26.0	20.1	46.0	4.60	3.38	15.7	13.0	13.1
<i>Carlina corymbosa</i> L.	2.50	0.20	2.30	0.35	0.35	0.16	0.05	0.05	0.10	0.10
<i>Dactylis hispanica</i> L.	0.40	0.50	0.45	0.40	0.45	0.38	0.05	0.16	0.30	2.20
<i>Galactites tomentosa</i> Moench	0.40	1.40	1.40	0.45	0.30	0.16	0.30	1.38	0.25	1.25
<i>Galium lucidum</i> L.	1.30	0.40	2.20	0.40	0.40	0.30	0.38	0.16	0.15	1.10
<i>Elaeoscelinum asclepium</i> (L.) Bert	12.40	10.1	5.10	20.1	1.45	0.50	8.90	3.60	13.1	0.30
<i>Kundmania sicula</i> (L.) DC.	0.35	0.20	0.20	0.15	0.15	0.05	0.05	0.15	0.15	0.05
<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Schmidt	0.20	0.10	0.20	0.15	0.10	0.05	0.05	0.15	0.05	0.05
<i>Carex flacca</i> Schreber	0.35	-	0.30	0.10	0.20	-	-	0.05	-	-
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) Hubbard	0.35	2.40	0.30	0.45	0.30	0.25	1.50	0.05	0.30	0.10
<i>Gastridium ventricosum</i> Sch. et Th.	0.40	2.35	0.20	0.45	0.20	0.10	0.27	0.05	0.20	0.10
<i>Koeleria splendens</i> Presl.	0.40	0.10	3.20	0.40	0.35	0.15	-	-	0.15	-
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth	0.25	0.45	0.41	0.20	0.35	0.25	0.25	0.20	1.20	0.25
<i>Sonchus arvensis</i> L.	0.05	-	-	0.05	0.05	-	-	-	0.20	-
<i>Leopoldia comosa</i> (L.) Parl.	0.15	0.05	-	-	-	0.15	1.50	0.44	0.35	0.05
<i>Petrorhagia saxifraga</i> (L.) Link	0.15	0.05	0.15	0.05	0.05	0.20	0.10	0.15	0.15	0.05
<i>Serapias lingua</i> L.	0.10	-	-	-	-	0.05	0.05	-	0.05	-
<i>Cephalaria leucantha</i> (L.) Schrader	0.20	1.20	0.20	0.15	-	0.10	0.33	0.15	0.15	0.15
<i>Orchis italica</i> Poiret	0.05	-	-	-	-	0.05	-	-	-	-

Gladiolus italicus Miller	0.10	-	0.10	-	0.15	0.15	0.25	0.25	0.25	0.15
Dianthus sylvestris Wulfen	0.05	0.15	0.10	0.05	-	0.10	0.10	0.05	0.05	0.05
Andropogon distachyus L.	0.05	0.05	0.05	0.10	0.05	1.30	0.10	0.20	7.20	9.20
Hypericum perforatum L.	-	-	-	0.10	0.10	0.10	-	-	0.10	0.10
Asphodelus microcarpus Viv.	-	0.05	-	-	0.30	-	-	-	0.05	-
Thesium divaricatum Jan.	-	-	-	-	0.05	-	0.05	0.1	0.05	-
Festuca sp.	-	-	2.20	-	-	-	-	0.05	0.15	-
Phagnalon rupestre (L.)DC.	-	-	0.05	-	-	-	-	-	0.10	0.15
Psoralea bituminosa L.	0.25	0.20	0.25	0.15	0.20	4.40	0.20	5.60	7.20	8.10
Silene vulgaris subsp. angustifolia	0.05	0.10	0.10	0.10	0.05	0.05	1.10	0.05	0.05	-
Allium cyrrososum L.	0.35	0.20	-	0.05	0.25	0.05	0.05	0.30	0.05	-
Bromus erectus L.	1.25	-	-	0.10	0.15	0.05	-	-	0.40	0.05
Convolvulus cantabrica L.	0.40	0.25	0.30	0.10	0.20	0.10	0.10	1.05	1.05	0.10
Melica ciliata L.	0.20	0.10	1.20	0.25	0.20	-	-	0.10	0.15	0.10
Micromeria graeca L.	0.30	0.10	0.10	0.10	0.10	0.35	0.10	2.20	3.20	3.10
Linaria purpurea (L.)Miller						0.20	-	1.00	1.35	0.05
Sedum sediforme Pau						0.20	0.20	-	0.25	0.25
Euphorbia spinosa L.						0.15	0.10	0.05	1.05	0.15
Serapias vomeracea Briq.						0.10	-	-	-	-
Aethionema saxatile (L.)R.Br.						0.10	-	0.05	0.10	0.05
Biscutella laevigata L.						0.05	-	-	0.05	0.05
Asplenium trichomanes L.						0.05	-	-	-	-
Urginea maritima (L.)Baker						-	0.05	0.10	0.05	0.05
Erysimum pseudorhaeticum Polatschek						-	0.05	-	-	-
ANNUAL SPECIES										
Linum bienne Miller	0.35	0.30	-	0.10	0.15					
Euphorbia exigua L.	0.10	0.05	-	-	0.05					
Crepis vesicaria L.	0.10	-	0.10	-	0.10					
Cynosurus echinatus L.	-	0.05	-	-	-					
Vicia tetrasperma (L.)Schreber	-	0.05	-	-	-					
Trifolium scabrum L.	-	0.05	0.05	-	-					
Anagallis arvensis L.	0.35	0.35	-	0.35	-	-	2.50	-	0.05	-
Bellardia trixago (L.)All.	0.40	0.10	0.25	0.05	0.10	0.05	-	0.05	-	1.00
Euphorbia peplus L.	0.20	0.05	0.10	0.30	0.10	-	0.20	0.16	0.10	0.05
Geranium dissectum L.	0.10	0.35	0.25	0.20	0.20	0.05	0.16	-	0.10	-
Linum trigynum L.	0.50	0.50	0.10	0.05	-	0.50	0.50	0.05	0.15	-
Lotus orithopodioides L.	2.30	0.25	-	0.25	0.10	0.20	0.27	-	0.15	0.10
Bupleurum baldense Turra	0.10	0.40	0.35	0.25	0.15	0.27	1.38	0.35	0.30	0.25
Crupina vulgaris Cass.	0.10	0.15	0.30	0.20	0.10	0.10	0.25	0.20	0.20	0.20
Centaurea deusta Ten.	0.10	0.15	2.05	-	0.05	0.10	-	7.20	0.05	0.15
Centaurium erythraea Rafn.	0.05	0.10	0.10	0.05	0.05	0.05	0.05	1.20	0.05	0.15
Eryngium campestre L.	0.15	0.15	0.15	0.15	0.15	0.05	0.10	0.03	0.10	0.05
Lophocloa pubescens Scholz	1.00	-	-	0.50	-	0.20	-	0.05	0.05	-
Scabiosa maritima L.	0.05	0.15	0.10	-	0.10	0.05	-	-	-	-
Crucianella latifolia L.	0.05	0.10	0.25	0.05	0.05	0.20	0.33	0.20	0.30	0.15
Nigella damascena L.	0.15	0.05	0.05	0.10	-	0.05	0.15	-	0.15	0.10
Misopates calycinum Rothm	0.05	-	-	-	-	-	1.30	0.10	0.10	-
Sideritis romana L.	0.05	-	-	0.25	0.20	-	-	-	0.05	-
Carduus nutans L.	0.05	0.05	0.20	-	-	0.05	-	-	-	-
Ononis breviflora DC.	0.05	0.05	-	-	-	0.05	0.15	0.05	-	-
Linum nodiflorum L.	-	0.20	-	-	-	0.10	0.20	-	1.15	0.20
Trifolium stellatum L.	-	-	-	0.05	-	0.05	-	-	0.05	0.05
Brachypodium distachyum (L.) Beauv	-	1.30	1.20	0.25	3.40	0.05	0.05	0.05	0.10	4.05
Trifolium lappaceum L.	-	0.25	-	-	-	-	0.05	0.05	0.05	0.05
Carduus pycnocephalus L.	-	0.15	-	-	-	-	0.05	-	-	-
Linum strictum L.	-	1.50	0.05	0.45	0.50	-	0.10	0.25	0.40	0.45
Lotus edulis L.	-	-	-	0.05	0.05	-	0.05	-	-	-
Lathyrus setifolius L.	-	-	-	-	0.05	-	0.05	-	0.05	-
Conyza albida Willd.	-	-	0.05	-	-	-	-	0.20	-	-
Galium parisiense L.	-	-	0.05	0.05	-	-	-	0.10	0.20	0.05
Malva cretica Cav.	0.45	0.30	0.05	0.20	0.15	0.20	0.10	-	0.25	0.05
Scorpiurus muricatus L.	22	5.20	0.30	0.50	0.30	3.50	4.70	1.20	0.15	1.30
Sherardia arvensis L.	0.50	4.30	0.20	0.50	0.05	0.05	0.30	0.05	0.45	0.05
Sonchus tenerrimus L.	0.05	0.10	-	-	-	-	0.27	-	-	0.15
Stachys ocymastrum (L.)Briq.	19	0.05	0.30	0.50	0.30	0.30	1.15	0.05	0.40	0.15
Trifolium angustifolium L.	0.15	0.30	0.10	0.05	0.05	0.15	0.10	0.05	-	0.05
Trifolium campestre L.	0.40	0.45	1.10	1.35	0.15	0.30	0.30	0.27	0.30	0.15
Vicia sativa L.	0.40	0.30	-	-	-	0.30	0.20	-	-	-
Avna barbata L.	0.30	0.35	0.30	0.35	0.15	0.27	0.30	0.35	0.30	1.15

Briza maxima L.	0.35	1.35	1.30	0.40	0.30	0.35	0.44	0.10	0.45	0.40
Coronilla scorpioides L.	0.25	0.25	1.30	0.05	0.15	0.20	0.27	0.44	0.10	0.15
Daucus carota L.	0.30	0.20	0.20	0.05	-	-	-	0.10	-	-
Hippocrepis unisiliquosa L.	0.35	0.25	0.10	0.05	-	-	0.05	0.05	-	0.10
Hypochaeris achyrophorus L.	0.50	3.30	0.50	0.40	-	0.30	3.30	0.25	0.40	-
Valantia muralis L.						0.10	0.20	0.05	0.05	-
Campanula rapunculus L.						0.05	-	-	0.10	0.10
Blackstonia perfoliata (L.) Hudson						0.05	0.15	0.20	0.25	0.10
Tordylium apulum L.						0.05	-	0.10	0.20	-
Echium vulgare L.						0.05	0.25	0.15	0.15	0.15
Orobanche minor Sm.						-	0.10	-	-	0.05
Medicago orbicularis (L.)Bartal						-	0.05	-	-	-
Stellaria media (L.)Vill.						-	0.05	-	-	-
Medicago minima (L.)Bartal.						-	0.05	-	-	-
Bupleurum praealtum L.						-	0.05	-	-	-
Crepis neglecta L.						-	0.05	-	-	-
Arenaria leptoclados Guss.						-	0.05	-	-	-
Campanula erinus L.						-	0.05	-	-	-
Lactuca viminea (L.)Presl.						-	0.05	0.05	0.05	-
Medicago rigidula (L.)All.						-	-	0.05	-	-
Verbascum phlomoides L.						0.05	-	-	-	-

Nomenclature following PIGNATTI (1982)

Biogeografía de los *Scarabaeoidea* coprófagos (*Coleoptera*) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico)

Biogeography of the coprophage *Scarabaeoidea* (*Coleoptera*) of the Central Gredos Massif (Iberian Central System)

Jorge M. LOBO*

RESUMEN

Se ha estudiado la composición biogeográfica de la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico). El territorio se caracteriza por ser un enclave de combinación faunística, probablemente a causa de factores ecológicos (altitud, heterogeneidad ambiental) e históricos. La riqueza de especies del área es similar a la de otros territorios de Europa meridional e intermedia entre la riqueza de las comunidades de Europa del norte y las comunidades tropicales. Por último, se ha realizado una comparación cualitativa de la composición faunística de este área con respecto a la de otras localidades ibéricas.

PALABRAS CLAVE : *Scarabaeoidea*, biogeografía ibérica, comunidades coprófagas

SUMMARY

The biogeographic composition of the coprophage *Scarabaeoidea* fauna of the Gredos Central Massif (Iberian Central System) is studied. This territory is inhabited by a systematic and biogeographic variety of species, probably due to historical and ecological factors. The richness of species in the area is similar to that of other southern European territories, but intermediate between the richness of northern European and tropical communities. Finally, the faunistic composition of this area is compared with that of other Iberic sites.

KEYWORDS : Dung beetles, *Scarabaeoidea*, Iberian biogeography

RESUME

Nous avons étudié la composition biogéographique des *Scarabaeoidea* coprophages du Massif Central de Gredos (Système Central Ibérique). Le territoire est connu comme un endroit de grande richesse faunistique, probablement due à une grande diversité des variables écologiques (altitude, hétérogénéité du milieu) et historiques. La diversité des espèces du secteur est comparable à celle d'autres territoires de l'Europe méridionale et elle est intermédiaire entre la diversité des communautés de l'Europe du Nord et les communautés tropicales. Finalement, nous avons fait une comparaison qualitative de la composition faunistique de cet endroit par rapport à celles d'autres localités ibériques.

MOTS-CLES : *Scarabaeoidea*, biogéographie ibérique, communautés coprophages

ANTECEDENTES

Los *Scarabaeoidea* coprófagos son un grupo estudiado con frecuencia ultimamente, tanto desde el punto de vista ecológico como biogeográfico (HANSKI & CAMBEFORT, 1991). En la Península Ibérica, los estudios

* Museo Nacional de Ciencias Naturales
U.E.I. de Entomología. (C.S.I.C.)
c/ José Gutiérrez Abascal, 2.
28006. Madrid. ESPAÑA.
Tfn : 91/411 13 28 ext. 1107

biogeográficos sobre estos coleópteros son fundamentalmente descriptivos y no hay intentos de comparación faunística entre diferentes localidades. Una de las regiones ibéricas de las que se posee más información faunística es el Sistema Central Ibérico (LOBO, 1982 ; BAZ, 1988, MARTIN PIERA *et al*, 1986 y 1992), pero los datos disponibles no abarcan los segmentos occidentales de esta cordillera (Sierras de Gredos, Gata y Serra da Estrelha). Este trabajo tiene por objeto conocer la composición biogeográfica y sistemática de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos que habitan los pastizales de altura del Macizo Central de Gredos, realizando una comparación faunística con otros inventarios de diferentes localidades ibéricas.

METODOLOGIA

Los datos provienen de capturas realizadas en pastizales situados a partir de 1.500 metros de altura del Macizo Central de Gredos, la porción más abrupta y elevada de todo el Sistema Central Ibérico. El área en cuestión se corresponde con las praderas alpinas de la cara norte por donde discurrían los antiguos glaciares de Barbellido y Las Pozas (OBERMAYER & CARANDELL, 1916) y con los pastizales y canchales meridionales inmediatos al Puerto de Candeleda. Tiene aproximadamente una superficie de 100 km² y está situada en los términos municipales de Candeleda y San Juan de Gredos (Avila). Las características botánicas y edafológicas de este territorio, son las propias de los pisos supramediterráneo superior y oromediterráneo ubicados en la denominada subprovincia Carpetana, subsector Gredense (RIVAS MARTINEZ *et al*, 1987).

El inventario faunístico sobre el que se analizan los resultados, proviene principalmente de la realización de dos muestreos regulares : una investigación sobre la microsucesión en heces de vacuno (LOBO, 1993) y un estudio sobre la distribución espacio-temporal de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos (LOBO, 1992). Además, se incluyen en él algunas capturas manuales realizadas de forma dispersa.

El estudio microsucesional consistió en dos muestreos, uno realizado del 10 al 23 de Septiembre de 1984 y otro del 17 al 29 de Julio de 1985. En cada uno de dichos estudios se depositaron artificialmente una serie de excrementos de ganado vacuno, en dos zonas de similares características e idéntica altitud (1.900 m.), pero con diferente exposición : el denominado Prado de las Pozas (U.T.M. 30TUK099608) situado en la vertiente norte, y

las praderas altas de la Trocha Real (U.T.M. 30TUK095576) en la vertiente sur. En cada uno de los cuatro muestreos se situaron, en disposición regular, 30 excrementos de 1.000 \pm 30 gramos separados cada 10 metros. Una vez dispuestos, se recogían dos excrementos a los siguientes intervalos de tiempo : 12 horas, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 días.

El estudio sobre distribución espacio-temporal se realizó mediante la disposición de excrementos de vacuno contruidos artificialmente (1.500 gramos). Consistió en seis muestreos diferentes realizados en las siguientes fechas : del 22 al 24 de septiembre y del 28 al 30 de octubre de 1984 ; del 1 al 3 de mayo, del 11 al 13 de junio, del 22 al 24 de Julio y del 21 al 23 de agosto de 1985. En cada uno de estos seis muestreos, se dispusieron durante dos días completos 15 excrementos en cinco zonas diferentes, a razón de tres excrementos por zona. Las zonas de muestreo se sitúan en un transecto Norte-Sur desde la población de Hoyos del Espino hasta Candeleda : 1.500 y 1.740 m. en la vertiente norte (U.T.M. 30TUK123640 y U.T.M. 30TUK102611), 1.500 y 1.720 m. en la vertiente sur (U.T.M. 30TUK096553 y U.T.M. 30TUK096563) y 2.000 m. en el mismo Puerto de Candeleda (U.T.M. 30TUK093578).

RESULTADOS

Se han capturado un total de 61 especies de *Scarabaeoidea* coprófagos, en los pastizales por encima de los 1.500 metros del Macizo Central de Gredos. La tabla 1 enumera dichas especies, siguiendo los criterios taxonómicos de ZUNINO (1984) para los *Geotrupidae*, DELLACASA (1983) para los *Aphodiidae* ; y HALFFTER & EDMONDS (1982), MARTIN PIERA (1984) ó VEIGA & MARTIN PIERA (1988) para los *Scarabaeidae*.

Siguiendo el catálogo de VEIGA & MARTIN PIERA (*op. cit.*) y teniendo en cuenta las últimas adiciones de especies (VEIGA, 1988 y AVILA, 1986), en la Península Ibérica hay 214 especies que se reparten por familias como sigue : *Scarabaeidae* (54), *Geotrupidae* (31) y *Aphodiidae* (129). Ahora bien, si únicamente consideramos en las dos últimas familias, las subfamilias con hábitos predominantemente coprófagos (*Geotrupinae* y *Aphodiinae*), entonces el número de especies presentes en la Península Ibérica se reduce a 191. De esta manera, éste conjunto de muestreos ha permitido capturar el 31.9% del total de las especies coprófagas ibéricas de esta superfamilia.

Tabla 1

Inventario de las especies capturadas en el Macizo Central de Gredos según los criterios taxonómicos de Veiga & Martín Píera (1988). Se señalan con un asterisco las especies capturadas a partir de 1.700 metros de altitud y con dos asteriscos las recolectadas a partir de 1.900 metros. Distribución geográfica de acuerdo con LA GRECA (1964) : AM=amplia distribución, EU=Eurosiberianas, ET=Euroturánicas, ME=Mediterráneas, EN=Endémicas.

List of captured species, classified according to Veiga & Martín Píera (1988). Species captured at altitudes greater than 1.700 metres are marked with one asterisc, while those captured above 1.900 metres are marked with two. Geographical distribution based on LA GRAECA (1964) : AM=wide distribution, EU=Eurosiberian, EU=Euroturanian, ME=Mediterranean, EN=Endemic.

Familia GEOTRUPIDAE	ET ** O. (Palaeonthophagus) vacca (Linnaeus, 1767)
Subfamilia GEOTRUPINAE	ET * O. (Paleonthophagus) verticicornis (Laicharting, 1781).
tribu CHROMOGEOTRUPINI	ME O. (Parentius) punctatus (Illiger, 1803).
EU Typhaeus typhoeus (Linnaeus, 1758)	ME ** O. (Trichonthophagus) maki (Illiger, 1803).
tribu GEOTRUPINI	Familia APHODIIDAE
EU Anoplotrupes stercorosus (Scriba, 1796)	Subfamilia APHODIINAE
EN ** Geotrupes ibericus Baraud, 1958.	Tribu APHODIINI
EU ** Geotrupes mutator Marsham, 1802.	Género Aphodius
AM ** Geotrupes stercorarius (Linnaeus, 1758)	EN ** A. (Agolius) bonvouloiri Harold, 1860.
ME ** Sericotrupes niger (Marsham, 1802).	ET ** A. (Agrilinus) constans Duftschmidt, 1805.
EU ** Trypocopris pyrenaicus (Charpentier, 1825)	EU ** A. (Agrilinus) scybalarius (Fabricius, 1781).
EN ** Thorectes escorialensis Jekel, 1865.	ME * A. (Ammoecius) elevatus (Olivier, 1789).
Familia SCARABAEIDAE	EN ** A. (Ammoecius) frigidus Brisout, 1886.
Subfamilia SCARABAEINAE	EN ** A. (Anomius) annamariae Baraud, 1982.
tribu GYMNOLEURINI	ME ** A. (Aphodius) conjugatus (Panzer, 1795).
ET ** Gymnoleurus flagellatus (Fabricius, 1787).	AM ** A. (Aphodius) fimetarius (Linnaeus, 1758).
tribu SCARABAEINI	ME ** A. (Aphodius) foetidus (Herbst, 1783).
ME * Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis Linnaeus, 1767.	ME ** A. (Bodilus) ictericus (Laicharting, 1781)
ME Scarabaeus (Ateuchetus) puncticollis (Latreille, 1819)	AM ** A. (Calamosternus) granarius (Linnaeus, 1767).
tribu COPRINI	ME ** A. (Calamosternus) unicolor (Olivier, 1789).
ET * Copris lunaris (Linnaeus, 1758).	AM ** A. (Chilothorax) distinctus (Müller, 1776).
tribu ONITICELLINI	ME * A. (Chilothorax) lineolatus Illiger, 1803.
ET ** Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777).	ET * A. (Colobopterus) erraticus (Linnaeus, 1758).
ME Euoniticellus pallipes (Fabricius, 1781).	ME ** A. (Copriformus) scrutator (Herbst, 1789).
tribu ONITINI	AM * A. (Esymus) merdarius (Fabricius, 1775).
ME * Bubas bubalus (Olivier, 1811).	EU ** A. (Euorodalus) coenosus (Panzer, 1798).
ME * Chironitidis hungaricus (Herbst, 1798).	ME A. (Euorodalus) tersus Erichson, 1848.
tribu ONTHOPHAGINI	EU ** A. (Liothorax) niger (Panzer, 1797).
ET ** Caccobius schreberi (Linnaeus, 1767).	ME A. (Mecynodes) striatulus Walzl, 1835.
ET ** Onthophagus amyntas (Olivier, 1789).	EU * A. (Melinopterus) consputus Creutzer, 1799.
ET * Onthophagus (Furconthophagus) furcatus (Fabricius, 1781).	EU ** A. (Melinopterus) sphacelatus (Panzer, 1798).
ET ** O. (Onthophagus) taurus (Schreber, 1759).	EN ** A. (Neagolius) heydeni Harold, 1871.
ET ** O. (Palaeonthophagus) fracticornis (Preysler, 1790).	EU ** A. (Nimbus) affinis Panzer, 1823.
EU ** O. (Palaeonthophagus) similis (Scriba, 1790).	EU ** A. (Nimbus) contaminatus Herbst, 1873.
ME ** O. (Palaeonthophagus) grossepunctatus Reitter, 1905.	AM ** A. (Otophorus) haemorrhoidalis (Linnaeus, 1758).
EU ** O. (Palaeonthophagus) joannae Goljan, 1953.	EU ** A. (Sigorus) porcus (Fabricius, 1792).
ET ** O. (Palaeonthophagus) lemur (Fabricius, 1781).	AM ** A. (Teuchestes) fossor (Linnaeus, 1758).
EN ** O. (Palaeonthophagus) stylocerus Graells, 1851.	ET ** A. (Trichonotulus) scrofa (Fabricius, 1787).
	Género Heptaulacus
	EU Heptaulacus testudinarius (Fabricius, 1775).

Como se observa en la figura 1, cuantas más especies posee una tribu en la Península Ibérica, más especies han sido capturadas. Esta es una relación esperable. Sin embargo, es interesante anotar que no existen tribus de *Scarabaeoidea* bien representadas en la Península Ibérica, de las que no se haya capturado, al menos, el 25% del total de sus especies ibéricas. Únicamente los *Sisyphini*, representados por una única especie en la Península Ibérica, no están

entre las capturas. Este patrón es observable igualmente si consideramos los géneros (figura 1). También en este caso, sólo 5 de los 22 géneros presentes en la Península Ibérica no han sido recolectados : *Ceratophyus*, *Onitis*, *Sisyphus*, *Euheptaulacus* y *Oxyomus*, aunque de los tres primeros se han capturado especies en el Sistema Central en altitudes inferiores (LOBO, 1982 ; MARTÍN PIERA *et al.*, 1986).

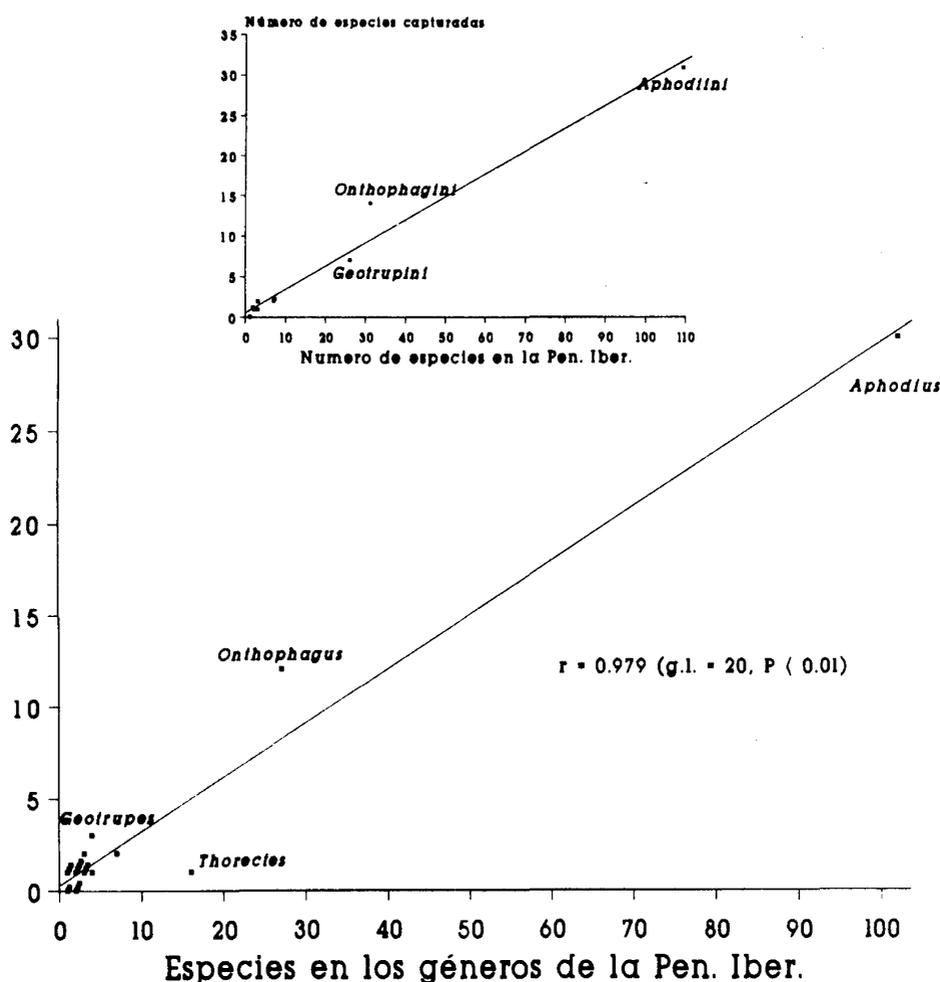


Figura 1.- Relación entre el número de especies capturadas en Gredos y el número de especies de cada tribu y cada género en la Península Ibérica.

Figure 1.- Relation between the number of species captured in Gredos and the number of species of each tribe and genera in the Iberian peninsula.

A fin de realizar un análisis biogeográfico, se han establecido cinco categorías biogeográficas inspiradas en los criterios de LA GRECA (1964) :

1.- Especies de distribución Amplia. Se trata de especies con distribución eurocentroasiática, euroasiática, paleártica, holártica o cosmopolita.

2.- Especies Eurosiberianas. Se incluyen en esta categoría aquellas claramente europeas, eurosiberianas o boreoalpinas. Una constante común, es que en ningún caso se alcanza el conjunto del área mediterránea.

3.- Especies Euroturánicas. Son especies cuya distribución se extiende desde la mayor parte de Europa hasta la llanura aralo-cáspica. Frecuentemente colonizan el mediterráneo septentrional.

4.- Especies Mediterráneas. Se trata de especies cuya distribución tiene la cuenca mediterránea como centro principal de gravitación, sin superar en ningún caso el desierto del Sahara.

5.- Especies Endémicas con una distribución limitada a la Península Ibérica.

Como se observa en la tabla 2, los elementos de Amplia distribución y Eurosiberianos constituyen el 34% del total, mientras que las especies con distribuciones Euroturánicas o Mediterráneas suponen el 54%. De las 61 especies, 53 fueron capturadas a partir de los 1.700 metros de altitud y 42 a partir de los 1.900 metros. Sin embargo, a medida que dejan de considerarse las especies capturadas por debajo de los 1.700 y los 1.900 metros, decrece muchísimo la aparición de especies con distribución Mediterránea y, en

Tabla 2
Número de especies capturadas según la altura que pertenecen a las cinco categorías biogeográficas establecidas siguiendo los criterios de LA GRECA (1964).

Elevational variation of the number of captured species according to the biogeographic categories based on LA GRECA (1964).

Altitud	AMPL	EURS	EURT	MEDI	END	Total
≥1.500	7	15	14	18	7	61
≥1.700	7	12	14	13	7	53
≥1.900	6	11	10	8	7	42

menor medida, las que poseen una distribución de tipo Euroturánico o Eurosiberiano.

Las tres familias contribuyen de manera diferente a cada una de las categorías biogeográficas (figura 2). Las especies que hemos denominado de distribución Amplia son todas *Aphodiidae* y su número apenas decae con la altura. Tampoco decae con la altura el número de especies Endémicas y, en este caso, 7 de las 8 especies son *Aphodiidae* y *Geotrupidae*. Los elementos Eurosiberianos disminuyen moderadamente en altura y entre ellos, las dos anteriores familias suponen alrededor del 80% de las especies. Los *Scarabaeidae* constituyen la mayoría de las especies Euroturánicas y su disminución con la altura también es moderada. Sin embargo, las especies Mediterráneas disminuyen bruscamente con el incremento de la altura, sobre todo las que pertenecen a la familia *Scarabaeidae*.

Resulta del todo imposible comparar las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos de diferentes localidades peninsulares. Los distintos estudios tienen tamaños de muestreo desiguales y abarcan áreas de superficie y heterogeneidad ambiental muy dispares. Pero además, los muestreos se han realizado con metodologías distintas. En unos casos el material se colectó manualmente y la unidad muestral se define a criterio del investigador (LOBO, 1982; VEIGA, 1982; AVILA, 1984 o FERNANDEZ-SIGLER, 1986), en ocasiones se utilizan trampas de caída (BAZ, 1988), y en otros casos los datos se presentan en forma de catálogo comentado (GALANTE, 1979, 1981 y 1983 ó RUANO MARCO *et al.*, 1988).

Cuando se sospecha que el tamaño del muestreo influye sobre las especies capturadas es posible utilizar el método conocido como rarefacción (HURLBERT, 1971), que estima el número de especies esperadas en una muestra de

n individuos dada. La figura 3 muestra las curvas de rarefacción de diferentes estudios europeos y nacionales y señala el número de unidades muestrales consideradas y las especies capturadas en diferentes estudios ibéricos, además de aportar la riqueza esperada en muestras de 500 y 1.000 individuos. Como se observa, la riqueza de Gredos está dentro de los límites normales. Los diferentes estudios ibéricos difieren considerablemente en sus tamaños muestrales, pero la riqueza de las comunidades peninsulares parece superior a las del centro y norte de Europa.

Aunque no sean comparables los diferentes estudios ibéricos, puede realizarse, no obstante, un análisis de afinidad entre sus inventarios utilizando únicamente datos cualitativos. La figura 4 muestra los resultados de comparar el listado de especies del Macizo Central de Gredos con el de otras regiones. La similitud faunística entre las regiones, se ha realizado estimando el porcentaje de especies comunes sobre el total que surge de ambos inventarios (índice de JACCARD; ver CANCELA DA FONSECA, 1966).

DISCUSION

En una pequeña parte de un territorio heterogeneo como el Sistema Central, es posible encontrar muy bien representados la gran mayoría de los géneros presentes en la Península Ibérica. El muestreo de un área reducida de la Sierra de Gredos, ha permitido capturar la gran mayoría de las tribus o géneros ibéricos y el 32% de las especies peninsulares. Estas especies pertenecen a distintas categorías biogeográficas y a muy variadas líneas filogenéticas. Se pueden encontrar grupos monofiléticos de indudable antigüedad en el Paleártico occidental como *Thorectes*, *Typhoeus*, *Trypocopris*, *Bubas*, *Chironitis* u *Onthophagus* de los subgéneros *Parentius*, *Trichonthophagus* o *Palaeonthophagus* «grupo *ovatus*» (ver ZUNINO, 1984; MARTIN PIERA, 1983 y 1985; MARTIN PIERA & ZUNINO, 1983; LOBO, 1992). Pero también se pueden encontrar especies que pertenecen a géneros o subgéneros Paleártico-septentrionales, ausentes en el África paleártica y con muchas posibilidades de haber penetrado durante el Plio-Pleistoceno en la península (*Aphodius* de los subgéneros *Planolinus*, *Oromus*, *Agolius* o *Neagolius* y, tal vez, *Anoplotrupes* o *Trypocopris*; LOBO, 1992).

En Europa del norte los *Aphodiinae* constituyen prácticamente el único grupo sistemático presente en las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos (HANSKI, 1980), mientras que en Europa meridional aparecen las tres familias. De esta manera, el conjunto del área

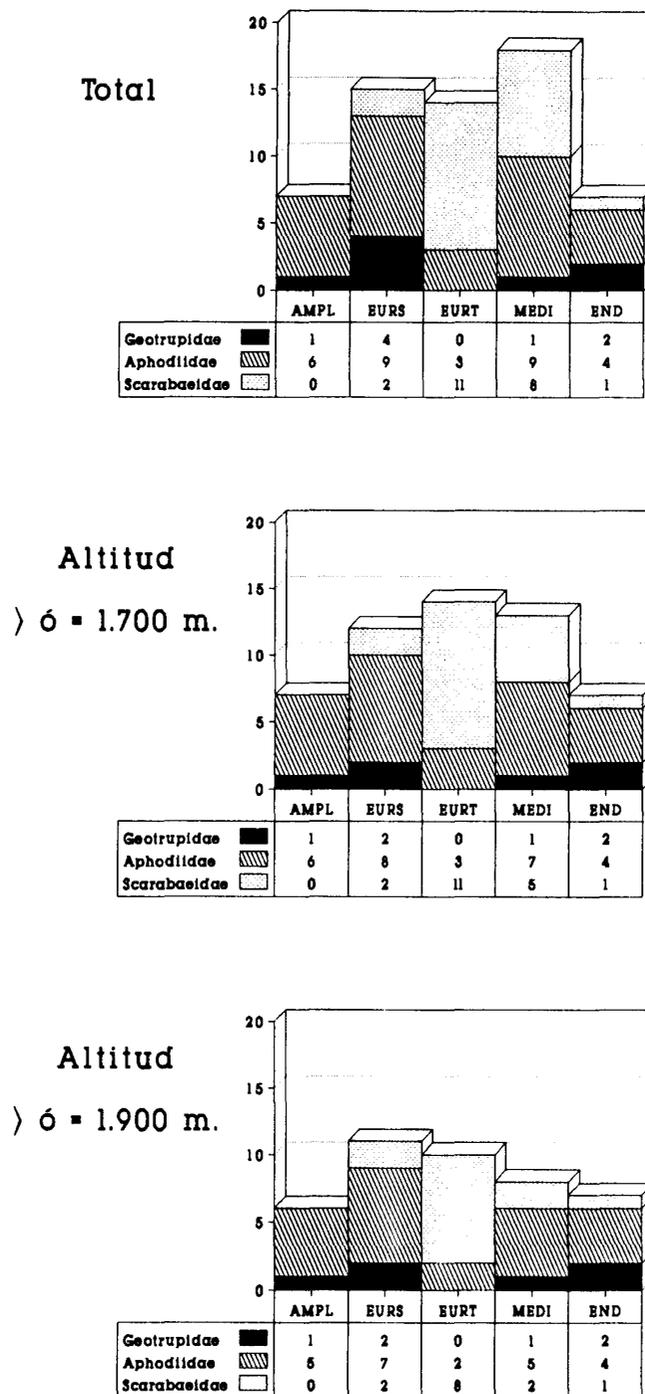


Figura 2.- Número de especies de las tres familias de *Scarabaeoidea* coprófagos que pertenecen a las cinco categorías biogeográficas establecidas según la altura (AMPL=amplia distribución, EURS=Eurosiberianas, EURT=Euroturánicas, MEDI= Mediterráneas, ENDE=Endémicas).

Figure 2.- Variation with altitude of number of coprophagous *Scarabaeoidea* species in the five biogeographic categories (AMPL=wide distribution, EURS=eurosiberian, EURT=Euroturanian, MEDI= Mediterranean, ENDE=Endemic).

en cuestión constituye un enclave de combinación faunística, incluido dentro de un territorio mayor de similares características: la denominada Zona de Transición Euromediterránea (ZUNINO, 1985). Evidentemente, ésta peculiaridad viene propiciada por la heterogeneidad ambiental existente, consecuencia de la diferente exposición y altitud del territorio. El Sistema Central Ibérico en general y la Sierra de Gredos en particular, debido a su altitud y su posición transversal en el centro peninsular entre las dos mesetas, aloja un mosaico ambiental idóneo para acoger buena parte de los elementos faunísticos de la península. Sin embargo, probablemente también han influido los factores históricos. Los cambios climáticos del Cuaternario afectaron profundamente la composición florística de la Sierra de Gredos (RUIZ ZAPATA & ACASO DELTELL, 1984 y 1988; TURNER & HANNON, 1988) y, al menos para uno de los endemismos de altura actuales (*A. bonvouloiri* HAROLD, 1860), el Sistema Central ha significado un área de refugio, ya que se encuentra en yacimientos fósiles pleistocénicos de Gran Bretaña (COOPE & ANGUS, 1975).

La riqueza disminuye aproximadamente un 30% en 500 metros de desnivel, a costa sobre todo de aquellos elementos de distribución Euroturánico-Mediterránea que pertenecen a la familia *Scarabaeidae*. Si únicamente consideramos los datos de los pastizales por encima de 1.900 metros, disminuyendo por tanto la heterogeneidad ambiental, la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos que los habita sigue perteneciendo a categorías biogeográficas variadas y, por tanto, el carácter de combinación faunística del territorio parece mantenerse con la altura.

Las especies de *Geotrupinae* capturadas en este estudio poseen distribuciones eminentemente Eurosiberianas y Endémicas. En cambio, los *Scarabaeidae* manifiestan distribuciones Euroturánico-Mediterráneas y los *Aphodiinae* se reparten entre todos los tipos de distribución. De este modo, las categorías biogeográficas que podríamos considerar de «clima frío» (Amplia y Eurosiberiana) incluyen predominantemente especies de *Aphodiinae* y *Geotrupinae* (alrededor

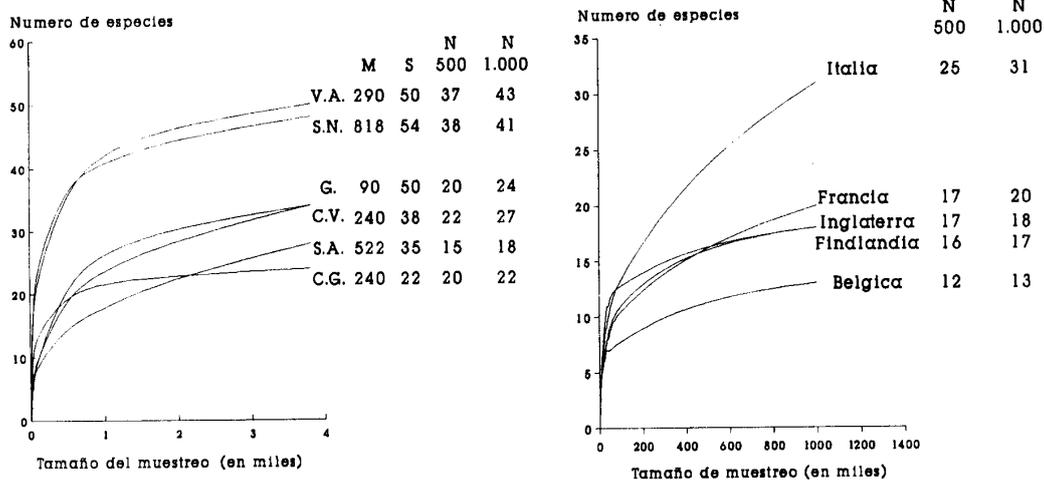


Figura 3.- Curvas de rarefacción (Hurlbert, 1971), número de unidades muestrales consideradas (M) y especies capturadas (S) en diferentes estudios. También se indica la riqueza estimada para muestras de 500 y 1.000 individuos. V.A.=Valle del Alberche (Lobo, 1982), S.N.=Sierra Nevada (Avila, 1984), C.V.=Colmenar Viejo (Veiga, 1982), S.A.=Sierra de Alfacar (Fernandez-Sigler, 1986), C.G.=Cabo de Gata (Rozas & Avila, 1990), G=Gredos (presente estudio). Los datos europeos proceden de Hanski & Koskela, 1977; Hanski, 1980; De Bast, 1980; Carpaneto & Piattella, 1985 y Lumaret & Kirk, 1987.

Figure 3.- Rarefaction curves for different local dung beetle assemblages (Hurlbert, 1971), sample size (M) and captured species (S). The expected number of species in samples of 500 and 1.000 individuals are also indicated. V.A.=Alberche Valley (Lobo, 1982), S.N.=Sierra Nevada (Avila, 1984), C.V.=Colmenar Viejo (Veiga, 1982), S.A.=Sierra de Alfacar (Fernandez-Sigler, 1986), C.G.=Cabo de Gata (Rozas & Avila, 1990), G=Gredos (the present study). The european references are from: Hanski & Koskela, 1977; Hanski, 1980; De Bast, 1980; Carpaneto & Piattella, 1985 and Lumaret & Kirk, 1987.

del 90%). Otro tanto ocurre con las especies endémicas. Como era de esperar, el número de especies de éstas categorías apenas disminuye con la altitud, debido a que la climatología de los pastizales de altura de Gredos no es diferente de las condiciones que imperan en buena parte de su área de distribución. Sin embargo, las categorías biogeográficas de «clima cálido» (Euroturánica y Mediterránea) incluyen alrededor de un 60% de especies de *Scarabaeidae* y disminuyen su riqueza casi a la mitad con la altura. En otras palabras, el carácter de combinación faunística de Gredos, se debe en parte a que existe un relevo faunístico altitudinal que se corresponde biogeográfica y taxonómicamente. En este sentido, lo más verosímil es que algunos condicionantes ecofisiológicos (adaptaciones hacia determinados rangos climáticos) sean la causa de la distribución espacial de las especies, ya sea ésta geográfica o altitudinal.

Como hemos visto, las diferencias en el número de especies capturadas en distintos estudios europeos son importantes. Esas disimilitudes pueden deberse a la heterogeneidad de habitats muestreados, al tamaño del muestreo o a cualquier otra circunstancia. La riqueza se incrementa mucho más con el tamaño del muestreo en los estudios meridionales. En realidad, en el norte y centro de Europa, las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos tienen aproximadamente 2/3 de las especies que en el sur de Europa. En los trópicos, la riqueza sería prácticamente el doble que en noroeste (ver HANSKI, 1989 ó HANSKI & CAMBEFORT, 1991) y las comunidades ibéricas tendrían 2/3 de las especies establecidas en esas comunidades tropicales.

En lo que respecta a los datos ibéricos, existe disparidad en las curvas de rarefacción. Algunos estudios incrementan rápidamente su riqueza estimada con el número de individuos (Valle del Alberche : LOBO, 1982 ; Sierra Nevada : AVILA, 1984). Ello se debe, posiblemente, a que no se han capturado especies superabundantes o a diferencias en la metodología. La consecuencia es que no puede hacerse ninguna suposición sobre la existencia de un gradiente latitudinal en la riqueza tal y como se ha efectuado en otros grupos (SCHALL & PIANKA, 1977 ; BUSACK & JAKSIC, 1982 ; MARTIN & GURREA, 1990). En todo caso, el número de especies capturado en el presente estudio, parece estar dentro de los rangos que ofrecen los estudios de Europa meridional.

La fauna del Macizo de Gredos guarda una gran similitud (más del 50 % especies comunes) con la de algunos estudios locales de áreas

próximas (Valle del Alberche, Sierra de Guadarrama) y lejanas (Cornisa Cantábrica), y con la de algunos catálogos de provincias limítrofes (Salamanca, Cáceres). La similitud es menor (entre el 30-50% de especies comunes) con el resto de los inventarios de la meseta norte no estrictamente montañosos (León, Villafáfila), con los Pirineos orientales y con las zonas meridionales montañosas (Albacete Sierra, Sierra Nevada y Sierra de Alfacer). Por último, dicha similitud resulta muy pobre (menos del 30% de especies comunes) con los inventarios insulares y los pertenecientes a las áreas áridas del sureste y noreste de la península (Depresión del Ebro, Albacete Llano, Albacete Sureste, Cabo de Gata y Baleares).

Podríamos decir que la fauna que habita los pastizales de altura de Gredos se asemeja, en primer lugar, a la de aquellos territorios que incluyen o están incluidos en el Sistema Central Ibérico. Aunque en la comparación faunística con la Cornisa Cantábrica únicamente se han podido considerar los *Scarabaeidae*, resulta interesante esta similitud ya que relaciona faunísticamente las zonas de los sistemas montañosos transversales de la mitad septentrional de la península. Después, la semejanza faunística se reduce cuando se consideran las localidades de la meseta norte, los Pirineos o las zonas montañosas meridionales. Resulta interesante que la fauna de una localidad próxima situada a 900 metros de altitud (Colmenar Viejo), se asemeje menos a la fauna de Gredos que la fauna de otras zonas de montaña más alejadas, posiblemente debido a que la variación ambiental provocada por el gradiente altitudinal, modifica fuertemente la composición de las comunidades coprófagas. Por último, los inventarios de aquellas localidades típicamente mediterráneo-orientales son los que menos se asemejan a la fauna de Gredos.

En realidad, el patrón que surge es lógico y se ajusta muy bien a los pisos bioclimáticos de la Península ibérica. Los inventarios situados dentro del piso supramediterráneo de la mitad septentrional son muy similares faunísticamente, el resto de las localidades supramediterráneas de la mitad meridional y las eurosiberianas comparten entre un 30 y un 50% de las especies y, por último, las faunas más disimilares son aquellas ubicadas en los pisos meso y termomediterráneo.

CONCLUSIONES

- 1.- Tomando en consideración los *Scarabaeoidea* coprófagos, el Macizo Central

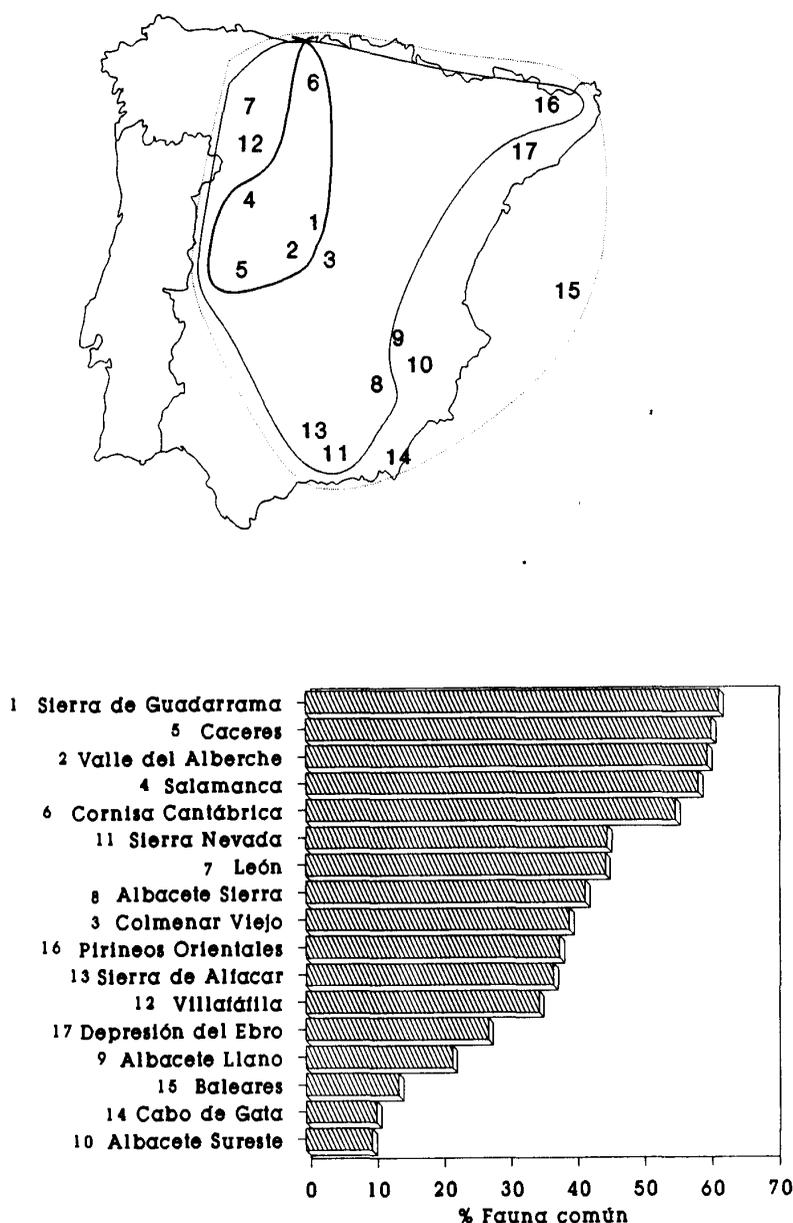


Figura 4.- Similitud faunística de diversas regiones ibéricas con respecto a la fauna del Macizo Central de Gredos utilizando el índice de Jaccard. En el mapa se han trazado líneas de diferente grosor según la afinidad con la fauna de *Scarabaeoidea* de Gredos. La similitud con León y Villafáfila (números 7 y 12) se ha estimado con las especies de *Scarabaeidae* y *Aphodiinae*, la similitud con la Depresión del Ebro y Pirineos orientales con las especies de *Onthophagus* y *Aphodius*, mientras que la similitud con la Cornisa Cantábrica y Cáceres (números 5 y 6) se ha estimado únicamente con las especies de *Scarabaeidae*. Datos tomados de Avila, 1984 ; Baz, 1988 ; Delgado & Salgado, 1982 ; Fernandez-Sigler, 1986 ; Galante, 1979, 1981 y 1983 ; Galante & Rodríguez-Menéndez, 1989 ; Galante *et al.*, 1989 ; Lobo, 1982 ; Martín Piera & Lobo, 1992 ; Martín Piera *et al.*, 1986 y 1992 ; Mesa, 1985 ; Rozas & Avila, 1990 ; Ruano Marco *et al.*, 1988 ; Salgado, 1983 ; Salgado & Delgado, 1979 y 1982 ; Salgado & Galante, 1987 ; Veiga, 1982.

Figure 4.- Fauna from various iberic regions compared with the fauna of the Central Massif of Gredos using the (Jaccard index). Line widths traced on the map reflects the degree of similarity between local and the *Scarabaeoidea* fauna of Gredos. The similarity for León and Villafáfila (numbers 7 and 12) was arrived at using the *Scarabaeidae* and *Aphodiinae* species ; that of the Ebro depression and the Pyrenees, *Onthophagus* and *Aphodius* ; while that of Cantabric cornice and Cáceres (numbers 5 and 6), only with *Scarabaeidae*. Data taken from : Avila, 1984 ; Baz, 1988 ; Delgado & Salgado, 1982 ; Fernandez-Sigler, 1986 ; Galante, 1979, 1981 y 1983 ; Galante & Rodríguez-Menéndez, 1989 ; Galante *et al.*, 1989 ; Lobo, 1982 ; Martín Piera & Lobo, 1992 ; Martín Piera *et al.*, 1986 y 1992 ; Mesa, 1985 ; Rozas & Avila, 1990 ; Ruano Marco *et al.*, 1988 ; Salgado, 1983 ; Salgado & Delgado, 1979 y 1982 ; Salgado & Galante, 1987 ; Veiga, 1982.

de Gredos constituye un área de combinación faunística, en la que aparecen especies de líneas filogenéticas dispares y con distribuciones biogeográficas muy variadas. Se postula que, tanto los factores ecológicos (heterogeneidad ambiental del territorio) como los factores históricos, son responsables de esa característica del área.

2.- El incremento en altura modifica la composición biogeográfica de los elementos que habitan el Macizo Central de Gredos, pero no elimina el carácter de combinación faunística del territorio. En realidad, el gradiente altitudinal es también responsable de que puedan cohabitar en el área especies con distintas distribuciones geográficas y diferentes requerimientos climáticos.

3.- La riqueza de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos de Gredos, está dentro de los límites de otros estudios ibéricos y de Europa meridional, y resulta intermedia entre la riqueza de las comunidades tropicales y la de las comunidades de Europa septentrional.

4.- Cualitativamente, la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Macizo Central de Gredos, se asemeja mucho a la de aquellos territorios limítrofes que comparten el Sistema Central. El resto de los inventarios de la España eurosiberiana, de la meseta norte y de los sistemas montañosos meridionales, guardan también una similitud faunística importante con Gredos, mientras que las áreas típicamente mediterráneas poseen una fauna muy disimilar.

BIBLIOGRAFIA

- AVILA, J.M. 1984. *Estudio de los Escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada* (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis Doctoral (inérita). Universidad de Granada, 670 pp.
- AVILA, J.M. 1986. *Aphodius (Melinopterus) dellacasai* una nueva especie del sur de la península ibérica (Coleoptera, Aphodiidae). *Boll. Soc. ent. ital.*, Genova, 118 (4-7) : 101-104.
- BAZ, A. 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Anns. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 24 (2) : 203-210.
- BUSACK, S.D. & JAKSIC, F.M. 1982. Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity : an analysis at regional and local levels. *J. Biogeo.*, 9 : 289-302.
- COOPE, G.R. & ANGUS, R.B. 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of last glaciation based on fossil Coleoptera from Islewort, Middlesex. *J. Anim. Ecol.*, 44 (2) : 365-392.
- CANCELA DA FONSECA, J. 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 3 : 381-407.
- CARPANETO, G.M. & E. PIATTELLA, 1985. Studio ecologico su una comunità di coleotteri Scarabaeoidei coprofagi nei Monti Cimini. *Boll. Ass. Rom. Entomol.*, 40 : 31-58.
- DE BAST, A. 1980. *Ecologie des Scarabaeoidea et autres coprophages des bouses de vaches*. Travail de fin d'études. Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat à Gembloux, Belgique. (inérite). 378 pp.
- DELGADO, A. & SALGADO, J.M. 1982. Nuevas aportaciones al conocimiento de los *Scarabaeoidea* leoneses (II). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 80 (3-4) : 175-188.
- DELLACASA, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani* (Coleoptera Scarabaeidae : Aphodiinae. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 463 pp.
- FERNANDEZ SIGLER, A. 1986. *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados de la Sierra de Alfacar (Granada)* (Coleoptera, Scarabaeoidea). Mem. de Licenciatura (inérita). Dep. de Biol. Anim., Ecol. y Gen., Universidad de Granada. 185 pp.
- GALANTE, E. 1979. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, II : Familia *Scarabaeidae*. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 3 : 129-152.
- GALANTE, E. 1981. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, IV : Familia *Geotrupidae*. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 4 : 173-177.
- GALANTE, E. 1983. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, III : Familia *Aphodiidae*. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 6 : 179-200.

- GALANTE, E. & RODRIGUEZ-MENENDEZ, H. 1989. Análisis de la distribución de *Scarabaeidae* en la provincia fitogeográfica Orocantábrica (Cordillera Cantábrica) (*Col. Scarabaeoidea*). *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 13 : 385-406.
- GALANTE, E., RODRIGUEZ-ROMO, J. & GARCIA-ROMAN, M. 1989. Distribución y actividad anual de los *Onthophagini* (*Col., Scarabaeidae*) en la provincia de Cáceres. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 12 : 333-352.
- HALFFTER, G. & W.D. EDMONDS, 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae) : an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México. 177 pp.
- HANSKI, I. 1980. The community of coprophagous beetles (*Coleoptera, Scarabaeidae* and *Hydrophilidae*) in northern Europe. *Ann. Entomol. Fenn.*, 46 : 57-74.
- HANSKI, I. 1989. Dung beetles. pp : 489-511. En *Tropical Rain Forest Ecosystem*. H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.) Amsterdam.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H. 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia (Berlin)*, 28 : 203-231.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. 1991. Species richness. pp : 350-365. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), Princeton University Press, New Jersey.
- HURLBERT, S.H. 1971. The non-concept of species diversity : A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52 : 577-586.
- LA GRECA, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Att. Acad. naz. Ital. Entomol.* 11 : 231-253.
- LOBO, J.M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Mem. de Licenciatura (inérita). Dep. Zoología, Universidad Autónoma, Madrid. 208 pp.
- LOBO, J.M. 1992. *Biogeografía y Ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera : Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral (inérita) Universidad Autónoma de Madrid, 462 pp.
- LOBO, J.M. 1993. Microsucesión de insectos en heces de vacuno : influencia de las condiciones ambientales y relación entre grupos tróficos. *Graellsia*, 47 (en prensa).
- LUMARET, J.P. & KIRK, A. 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (*Coleoptera : Scarabaeinae*). *Acta Zool. Mex.*, 24 : 1-55.
- MARTIN PIERA, F. 1983. Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de *Onthophagini* (*Coleoptera, Scarabaeidae*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 (1) : 165-200.
- MARTIN PIERA, F. 1985. Filogenia y zoogeografía de las especies paleárticas del subgénero *Parentius* Zunino, 1979 (*Col., Scarabaeoidea, Onthophagini*). *Bolm. Soc. port. Ent.*, 2 (sup. 1) : 47-56.
- MARTIN PIERA, F. 1984. Los *Onthophagini* ibero-baleares (*Col., Scarabaeoidea*). II. Corología y autoecología. *Eos*, 60 : 101-173.
- MARTIN PIERA, F. & LOBO, J.M. 1992. Los *Scarabaeoidea Laparosticti (Coleoptera)* del archipiélago balear. *Nouv. Revue Ent. CN.S.*, 9 (1) : 15-28.
- MARTIN PIERA, F., VEIGA, C.M. & LOBO, J.M. 1986. Contribución al conocimiento de los *Scarabaeoidea (Col.)* coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, 62 : 102-123.
- MARTIN PIERA, F., VEIGA, C.M. & LOBO, J.M. 1992. Ecology and Biogeography of dung-beetle communities (*Coleoptera, Scarabaeoidea*) in an Iberian mountain range. *J. Biogeogr.* (en prensa).
- MARTIN PIERA, F. & ZUNINO, M. 1983. *Amphionthophagus*, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. (*Coleoptera, Scarabaeidae*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 : 59-76.
- MARTIN, J. & GURREA, P. 1990. The peninsular effect in iberian butterflies (*Lepidoptera : Papilionoidea* and *Hesperioidea*). *J. Biogeogr.*, 17 : 85-96.
- MESA PONGILUPPI, M. 1985. *Contribució al coneixement dels Escarabèids de Catalunya. Estudi especial dels gèneres Aphodius Illiger i Onthophagus Latreille*. Tesis Doctoral (inérita). Dep. Zoología, Fac. Biología, Universidad de Barcelona, 381 pp.
- OBERMAYER, H. & CARANDELL, J. 1916. Contribución al estudio del glaciario cuaternario en la Sierra de Gredos. *Publ. Junta Ampl. Estud. Inv. Cientif., Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. ser. geol.*, 14, 54 pp.

- RIVAS-MARTINEZ, S., FERNANDEZ GONZALEZ, F. & SANCHEZ-MATA, D. 1987. El Sistema Central. pp : 419-452. En *La vegetación de España*, Peinado Lorca, M. & Rivas-Martinez, S. (eds.). Servicio de publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- RODRIGUEZ-ROMO, J., GALANTE, E. & GARCIA-ROMAN, M. 1988. Los Escarabeidos coprófagos de la provincia de Cáceres (España): *Scarabaeini*, *Coprini*, *Onitini* y *Oniticellini* (Col. *Scarabaeidae*). *Bol. Soc. port. Ent.*, 94 : 1-26.
- ROZAS, L. & AVILA, J.M. 1990. Fenología y periodos de actividad de los *Scarabaeoidea* (Coleoptera) coprófagos de los excrementos de vacuno de la zona de Cabo de Gata (Almería, España). *Mem. IV Congreso Ibérico Entomología* (1-4 Nov., 1990) : 79.
- RUANO MARCO, L. ; MARTIN PIERA, F. & ANDUJAR TOMAS, A. 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete* (Coleoptera). Inst. Est. Albacetenses, Dip. Albacete. Albacete, 201 pp.
- RUIZ ZAPATA, B. & ACASO DELTELL, E. 1984. Clima y vegetación durante el Cuaternario reciente en el Macizo central de Gredos (Ávila). *I Congr. Esp. Geol.*, 1 : 723-740.
- RUIZ ZAPATA, B. & ACASO DELTELL, E. 1988. La investigación palinológica en la Sierra de Gredos : metodología y resultados. *Act. Gredos. Bol. Univ.*, 7 : 45-54.
- SALGADO, J.M. 1983. Ciclo anual de los Escarabeidos coprófagos del ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *G. it. Ent.*, 1 : 225-238.
- SALGADO, J.M. & DELGADO, A. 1979. Contribución al conocimiento de los *Aphodiini* leoneses. *Publ. Inst. Zool. «Dr. Augusto Nobre» Porto.*, 149 : 1-48.
- SALGADO, J.M. & DELGADO, A. 1982. Contribución al conocimiento de los *Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos de la provincia de León. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 6 (1) : 17-27.
- SALGADO, J.M. & GALANTE, E. 1987. Adiciones al catálogo de *Scarabaeoidea* de la provincia de León. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 11 : 395-399.
- SCHALL, J.J. & PIANKA, E.R. 1977. Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian peninsula. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4 : 27-34.
- 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. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 318 : 451-485.
- VEIGA, C.M. 1982. *Los Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Memoria de Licenciatura (inédita). Universidad Complutense de Madrid. 195 pp.
- VEIGA, C.M. 1988. Contribución al conocimiento de los *Aphodiidae* ibéricos. IV. *Aphodius* (*Loraspis*) *frater* Mulsant & Rey, nueva especie para la fauna española (Coleoptera, *Scarabaeoidea*). *Elytron*, 2 : 85-88.
- VEIGA, C.M. & MARTIN PIERA, F. 1988. *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea* (Col.) *ibero-baleares*. Cátedra de Entomología, Univ. Complutense. 88 pp.
- ZUNINO, M. 1984. Sistematica generica dei *Geotrupinae* (Coleoptera, *Scarabaeoidea* : *Geotrupidae*), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Sci. Nat. Torino*, 2 (1) : 9-162.
- ZUNINO, M. 1985. Gli *Scarabaeoidea* coprofagi dell'area Euromediterranea : relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti. XIV Congr. naz. ital. Ent.* : 321-325.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible realizarlo gracias a los proyectos 1.530/82 de la CAICYT y PB87-0397 de la DGICYT.

Typification de syntaxa décrits en région méditerranéenne orientale

Pierre QUEZEL^{*}, Marcel BARBERO^{*} et Y. AKMAN^{**}

RESUME

En conformité avec les règles du code de nomenclature phytosociologique, les auteurs valident par la désignation de lectotypes, les unités supérieures et les associations non valablement décrites, qu'ils avaient publiées dans divers travaux relatifs à la végétation de la Méditerranée Orientale. Un certain nombre de modifications mineures sont apportées dans la désignation des syntaxa.

MOTS CLES : Code Nomenclature Phytosociologique, Méditerranée Orientale, validation, syntaxa

SUMMARY

In accordance with the rules of the phytosociological nomenclature code, the authors validate, by indicating lectotypes, the upper units and the non validly described associations, previously published in some studies related to the eastern mediterranean vegetation. Some minor changes are brought in the designation of syntaxa.

KEYWORDS : Phytosociological nomenclature code, Eastern Mediterranean, Validation of syntaxa.

INTRODUCTION

Le «Code de Nomenclature Phytosociologique» actuellement en vigueur, est la conséquence de divers travaux collectifs réalisés par des groupes ad hoc au cours des dernières décennies, et «visant à mettre à la disposition des Phytosociologues une nomenclature précise et univoque, tant pour la création de noms nouveaux que pour l'utilisation correcte de ceux déjà publiés» (IZCO et ARCO-AGUILAR, 1988).

Le premier code de nomenclature phytosociologique a été réalisé en 1976 par BARKMAN, MORAVEC et RAUSCHERT, et complété en 1986 par une deuxième édition. Les définitions, règles, articles et recommandations qui y figurent, régissent actuellement la validité des noms des syntaxa décrits.

Au cours des travaux réalisés par notre équipe, notamment en Méditerranée Orientale, un grand nombre de noms choisis pour définir les syntaxa, ne répondent pas ou ne répondent plus

aux règles évoquées ci-dessus. Afin d'éviter toute contestation, mais aussi afin d'arriver à une meilleure compréhension et à une plus grande précision, il nous a paru nécessaire d'actualiser la nomenclature que nous avons utilisée, afin qu'elle réponde aux règles actuelles du code de nomenclature. Nous avons opéré des modifications «a minima», en tenant compte en particulier de l'article 30 imposant de conserver les noms des taxa validement publiés, même si par le jeu des règles de la taxinomie classique, certains sont aujourd'hui tombés en synonymie. Par contre, nous avons inversé l'ordre des espèces ayant servi à définir les syntaxa, lorsque cela était nécessaire, en accord avec la recommandation 10 C. Enfin, le choix des relevés-types nomenclaturaux d'association (synlectotype), n'a été fait que pour les publications postérieures au 1.1.1979 en accord avec l'article 5 du code.

Nous envisagerons donc ci-dessous successivement la typification des syntaxa d'ordre supérieur, pour l'ensemble de nos publications et la typification des associations décrites après le 1.1.1979.

Dans un souci d'homogénéisation, nous avons latinisé l'ensemble des noms de syntaxa initialement publiés en français.

^{*} Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, URA 1152, Université Aix-Marseille III, Centre Saint-Jérôme, 13397 MARSEILLE / Cedex 20

^{**} Ankara Üniversitesi, Fen Fakültesi, Biyoloji Bölümü, ANKARA, TURQUIE

TYPIFICATION DES SYNTAXA D'ORDRE SUPERIEUR

ASPLENIETEA TRICHOMANIS Br.-Bl. 1934

- Potentilletalia speciosae** Quézel 1964 : *Silenion auriculatae* Quézel 1964
Silenion auriculatae Quézel 1964 : *Campanuletum aizoo-rupicolae* Quézel 1964
Galion degenii Quézel 1967 : *Achilleo clavennae-Minuartietum stellatae* Quézel 1967
Aubrietion olympicae Quézel et Pamukcuoglu 1970 :
Phaeoppapo drabifoliae-Anthemidetum carpaticae Quézel et Pamukcuoglu 1970

Silenetalia odontopetalae Quézel 1973 : *Silenion odontopetalae* Quézel 1973

- Silenion odontopetalae* Quézel 1973 :
Geranio glaberrimi-Nepetetum concoloris Quézel 1973
Onosmion mutabile Quézel 1973 :
Valeriano speluncariae-Campanuletum leucosiphonis Quézel 1973

Drypetalia spinosae Quézel 1964 : *Silenion coesiae* Quézel 1964

- Silenion coesiae* Quézel 1964 :
Sclerochorto juncei-Euphorbietum deflexae Quézel 1964
Campanulion hawkinsianae Quézel 1967 :
Cardamino glaucae-Silenetum haussknechtii Quézel 1967

Heldreichietalia bourgao-bupleurifoliae nom. nov. Quézel 1973 :

- Heldreichion bourgao-bupleurifoliae* all. nov.
Heldreichion bourgao-bupleurifoliae :
Lamio eriocephali-Heldreichietum bupleurifoliae Quézel 1973

JURINETEA DEPRESSAE Quézel 1973 prov.

- Jurinion depressae* Quézel 1973 prov. : *Cicero incisi-Jurinetum depressae* all. nov.

DAPHNO OLEOIDIS-FESTUCETEA VARIAE Quézel 1964 :

- Daphno oleoidis-Festucetalia variae* Quézel 1964
Daphno oleoidis-Festucetalia variae Quézel 1964 :
Eryngio multifidi-Bromion fibrosi Quézel 1964
Stipo pulcherrimae-Morinion persicae Quézel 1964 :
Scabioso taygeteae-Onosmetum leptanthae Quézel 1964
Eryngio multifidi-Bromion fibrosi Quézel 1964 :
Marrubio velutini-Astragaletum rumelici Quézel 1964
Astragalo angustifolii-Seslerion coerulantis Quézel 1964 :
Rindero graecae-Acantholimonetum echini Quézel 1964
Astragalion ptilodes Quézel et Pamukcuoglu 1970 :
Asperulo nitidae-Festucetum punctoriae Quézel et Pamukcuoglu 1970

ASTRAGALO MICROCEPHALI-BROMETEA TOMENTELLI Quézel 1973 :

- Astragalo microcephali-Brometalia tomentelli* Quézel 1973
Astragalo microcephali-Brometalia tomentelli Quézel 1973 :
Agropyro taurii-Stachydion lavandulaefoliae Quézel 1973
Tanacetion preteriti Quézel 1973 :
Astragalo microcephali-Salvietum chrysophyllae Quézel 1973
Agropyro taurii-Stachydion lavandulaefoliae Quézel 1973 :
Erodio cedrorum-Hypericetum kotschyanum Quézel 1973
Thuryion capitatae Quézel 1973 :
Leontodo masmeneani-Cochlearietum sempervivi Quézel 1973

Androsaco congestae-Drabetalia brunifoliae Quézel 1973 : *Silenion oreades* Quézel 1973

- Paronychion lycicae* : *Campanulo junceae-Violetum crassifoliae* Quézel 1973
Silenion oreades Quézel 1973 :
Thesio brachyphylli-Asyneumetum compacti Quézel 1973
Silenion pharnacaeoidis Quézel 1973 :
Aethionemo coridifolii-Astragaletum chrysochlori Quézel 1973
Alopecurion lanatae Quézel et Pamukcuoglu 1970 :

- Sileno falcatae-Scorzoneretum pygmaeae* Quézel et Pamukcuoglu 1970

Hyperico linarioidis-Thymetalia skorpilii Akman, Quézel, Yurdakulol, Ketenoglu et Demirors 1987 :

- Sileno olympicae-Astragalion densifolii* Akman *et al.* 1987
Sileno olympicae-Astragalion densifolii Akman *et al.* 1987 :
Campanulo stevenii-Drabetum brunifoliae Akman *et al.* 1987
Pedicularo sibthorpii-Asterion alpini Akman *et al.* 1987 :

- Seselo resinosi-Onobrychidetum cornutae Akman *et al.* 1987
Globulario cordifoliae-Dianthenion leucophaei Akman, Quézel, Barbero, Aydogdu, Demirors et Ekim 1988 :
 Sempervivo armeni-Saxifragetum paniculatae Akman *et al.* 1988
- Onobrychido armenae-Thymetalia leucostomi** Akman, Ketenoglu, Quézel et Demirors 1984 :
Salvio tchihatcheffii-Hedysarion varii Akman *et al.* 1984
Salvio tchihatcheffii-Hedysarion varii Akman *et al.* 1984 :
 Onobrycho hypargyreae-Astragaletum brachypteri Akman *et al.* 1984
Convolvulo holosericeae-Ajugion salicifoliae Akman *et al.* 1984 :
Salvio cryptanthae-Stipetum lessingianae Akman *et al.* 1984
Phlomido armeniaca-Astragalion microcephali Akman *et al.* 1984 :
Salvio hypargeriae-Astragaletum lydii Akman *et al.* 1984
Astragalo karamasici-Gypsophilion eriocalycis Ketenoglu et Quézel 1983 :
Achilleo monocephalae-Astragaletum anthylloides Ketenoglu et Quézel 1983
Asperulenion bormuellerii Ketenoglu et Quézel 1983 :
Achilleo monocephalae-Astragaletum anthylloides
Artemisenion santonici Ketenoglu et Quézel 1983 :
Phleo exarati-Alkannetum orientalis Ketenoglu et Quézel 1983
- Trifolietalia parnassi** Quézel 1964 : *Trifolion parnassii* Quézel 1964
Trifolion parnassi Quézel 1964 : *Luzulo pindicae-Nardetum strictae* Quézel 1964
- TRIFOLIO ANATOLICI-POLYGONETEA ARENASTRIS Quézel 1973 : *Trifolio anatolicae-Polygonetalia arenastri* Quézel 1973
- Trifolio anatolicae-Polygonetalia arenastri** Quézel 1973 :
Bolanthion frankenioidis Quézel 1973
Bolanthion frankenioidis Quézel 1973 :
Plantagino carinatae-Poetum persicae Quézel 1973
Trifolio anatolicae-Polygonion arenastri Quézel 1973 :
Marrubio micranthi-Geranietum stepporum Quézel 1973
- QUERCETEA ILICIS Br.-Bl. 1947
- Pistacio-Rhamnetalia** Rivas-Martinez 1974
Cerantonio siliquae-Rhamnion oleoidis Barbero et Quézel 1979 :
Cerantonio siliquae-Pistacietum palaestinae Zohary et Orshan 1959
Pistacio terebinthi-Rhamnion alatarni Barbero et Quézel 1975 :
Quercu pseudococciferae-Phillyreum mediae Barbero et Quézel 1975
Gonocytiso pterocladii-Pinion brutiae Barbero, Chalabi, Nahal et Quézel 1977 :
Hyperico russegeri-Pinetum halepensis Barbero, Chalabi, Nahal et Quézel 1977
Ptosimoppapo bracteati-Quercion microphyllae Barbero, Chalabi, Nahal et Quézel 1977 :
Glycirrhizo flavescens-Pinetum brutiae Barbero, Chalabi, Nahal et Quézel 1977
Aceru sempervirentis-Cupressio sempervirentis Barbero et Quézel 1979 :
Luzulo nodulosae-Cupressetum sempervirentis Barbero et Quézel 1979
Quercu calliprini-Juniperion excelsae Barbero et Quézel 1979 :
Juniperetum oxycedro-excelsae nom. nov. in Akman, Barbero et Quézel 1980
- Quercetalia ilicis** Br.-Bl. 1947
Quercion calliprini Zohary 1962 em. Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Pistacio palaestinae-Quercetum calliprini Zohary 1960
Quercion alnifoliae Barbero et Quézel 1979 :
Quercu alnifoliae-Pinetum brutiae Barbero et Quézel 1979
Cyclamino cretici-Quercion ilicis Barbero et Quézel 1980 :
Chamaecytiso cretici-Quercetum ilicis Barbero et Quézel 1980
- QUERCETEA PUBESCENTIS Doingt Kraft 1955
- Quercu cerridis-Carpinetalia orientalis** Akman, Barbero et Quézel 1980 :
Carpino betuli-Acerion hyrcani Quézel, Barbero et Akman 1978
Melito albidae-Quercion frainetto Barbero et Quézel 1976 :
Cytiso villosi-Castaneetum sativae Barbero et Quézel 1976
Abieto cephalonicae-Pinion pallasiana Barbero et Quézel 1976 :
Lilio heldreichii-Abietetum cephalonicae Barbero et Quézel 1976
Chamaecytiso hirsuti-Pinion pallasiana Barbero et Quézel 1976 :
Stachelino uniflosculosae-Pinetum pallasiana (Grebensikov 1956) Barbero et Quézel 1976
Staphylleo pinnatae-Buxion sempervirentis Quézel, Barbero et Akman 1980 :

- Pruno laurocerasi-Fagetum orientalis* Quézel, Barbero et Akman 1980
Carpino betuli-Acerion hyrcani Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Scaligerio tripartitae-Carpinetum betuli Akman, Barbero et Quézel 1979
Cisto laurifolii-Pinion pallasianae Akman, Barbero et Quézel 1978 :
Ferulago galbaniferae-Pinetum pallasianae Ekim 1977 em. Akman, Barbero et Quézel 1979
Quercion anatolicae Akman, Barbero et Quézel 1979 :
Pyro elaeagnifoliae-Quercetum anatolicae Akman et Ketenoglu 1976 em. Akman, Barbero et Quézel 1979
Quercus pseudocerridis-Cedretalia libani Barbero, Loisel et Quézel 1974 :
Abieto cilicicae-Cedron libani Quézel, Barbero et Akman 1978
Quercion infectoriae Bargachoun 1976 :
Allio trifoliati-Quercetum infectoriae Abi-Saleh 1978
Abieto cilicicae-Cedron libani Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Acer tauricauli-Abietetum cilicicae Akman, Barbero et Quézel 1979
Lonicero nummulariaefoliae-Cedron libani Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Alliario officinalis-Cedretum libani Akman, Barbero et Quézel 1979
Geranio libani-Cedron libani Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Quercus cedrorum-Cedretum libani Abi-Saleh, Khouzami et Quézel 1974
Ostrya carpinifoliae-Quercion pseudocerridis Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Tanacetum parthenii-Quercetum pseudocerridis Akman 1973
Adenocarpus complicati-Pinion pallasianae Quézel, Barbero et Akman 1978 :
Symphitum brachycalicis-Pinetum pallasianae Akman, Barbero et Quézel 1979
Cephalorhynchus cyprici-Pinion pallasianae Barbero et Quézel 1979 :
Euphorbietum rigoi-Pinetum pallasianae Barbero et Quézel 1979
Rhododendro pontici-Fagetalia orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Castaneo sativae-Carpinion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980
Crataego pentagynae-Fagion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Ilici colchicae-Fagetum orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980
Castaneo sativae-Carpinion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Erico arboreae-Carpinetum orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980
Alnion barbatae Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Theliptero limbospermae-Alnetum barbatae Quézel, Barbero et Akman 1980
Pino silvestri-Piceetalia orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Veronico peduncularis-Fagion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980
Veronico peduncularis-Fagion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Parido orientalis-Piceetum orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980
Geranio iberici-Pinion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Lilio ciliati-Pinetum sylvestris Quézel, Barbero et Akman 1980
Fagetalia sylvestris Pawlowski 1928
Fagion orientalis Quézel, Barbero et Akman 1980 :
Trachystemo orientalis-Fagetum orientalis Akman, Barbero et Quézel 1978

CHOIX DE SYNLECTOTYPES NOMENCLATUREUX D'ASSOCIATION (RELEVÉS-TYPES)

AKMAN, BARBERO et QUEZEL 1979 : Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne, 2 et 3, Phytocoenologia, 5 (2) : 189-276, 5 (3) : 277-346

<i>Salvia forskhali-Quercetum cerridis</i>	(T. 19, r. 3)
<i>Quercetosum frainetto</i>	(T. 19, r. 3)
<i>Helleboretosum orientalis</i>	(T. 19, r. 12)
<i>Paeonio peregrinae-Quercetum cerridis</i> Ekim 1977 em. Akman <i>et al.</i> 1979	(T. 19, r. 18)
<i>Quercetum macrolepido-trojanae</i>	(T. 20, r. 1)
<i>Pyrolo secundae-Fagetum orientalis</i>	(T. 36, r. 20)
<i>Trifolio medii-Quercetum anatolicae</i>	(T. 22, r. 1)
<i>Pyro elaeagnifoliae-Quercetum anatolicae</i>	(T. 22, r. 3)

Corno australis-Ostryetum carpinifoliae	(T. 23, r. 1)
Tanaceto parthenii-Quercetum pseudocerridis	(T. 23, r. 3)
Ferulago galbaniferae-Pinetum pallasianae	(T. 25, r. 9)
Trifolietosum medii	(T. 25, r. 2)
Silenetosum compactae	(T. 25, r. 9)
Seslerio argenteae-Pinetum pallasianae	(T. 25, r. 15)
Symphyto brachycalicis-Pinetum pallasianae	(T. 26, r. 1)
Seslerio anatolicae-Pinetum pallasianae	(T. 27, r. 8)
Agropyro panormitani-Pinetum pallasianae	(T. 27, r. 2)
Asperulo cymosae-Pinetum pallasianae	(T. 28, r. 1)
Thlaspo oxyceratis-Pinetum pallasianae	(T. 29, r. 7)
Symphyto palaestini-Pinetum pallasianae	(T. 29, r. 17)
Potentillo calycinae-Abietetum cilicicae	(T. 30, r. 2)
Lecokio creticae-Abietetum cilicicae	(T. 30, r. 12)
Acero tauricoli-Abietetum cilicicae	(T. 31, r. 1)
Quercetosum libani	(T. 31, r. 6)
Ciceretosum isaurici	(T. 31, r. 11)
Galietosum peplidifolii	(T. 31, r. 17)
Thlaspo cataonici-Cedretum libani	(T. 32, r. 2)
Alliario officinalis-Cedretum libani	(T. 33, r. 2)
Paeonietosum turcicae	(T. 33, r. 8)
Festucetosum variae	(T. 33, r. 13)
Cerastietosum fragillimi	(T. 33, r. 19)
Oryzopsido holciformi-Cedretum libani	(T. 33, r. 24)
Pyrolo secundae-Pinetum sylvestris	(T. 34, r. 3)
Trachystemo orientalis-Fagetum orientalis	(T. 36, r. 15)

QUEZEL, BARBERO ET AKMAN 1980 : CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA VEGETATION FORESTIERE D'ANATOLIE SEPTENTRIONALE, PHYTOCOENOLOGIA, 8 (3/4) : 365-519.

Phillyreo mediae-Lauretum nobilis	(T. 1, r. 5)
Phillyreo mediae-Carpinetum orientalis	(T. 1, r. 7)
Juniperetum oxycedro-excelsae nom. nov.	(T. 3, r. 2)
Jasmino fruticantis-Pistacietum atlanticae	(T. 3, r. 5)
Jasmino fruticantis-Pinetum brutiae	(T. 6, r. 6)
Ilici colchicae-Fagetum orientalis	(T. 7, r. 4)
Telekio speciosae-Abietetum bornmuellerianae	(T. 8, r. 4)
Erico arboreae-Carpinetum orientalis	(T. 9, r. 1)
Ericetosum arboreae	(T. 9, r. 14)
Arbutetosum andrachnes	(T. 9, r. 1)
Buxetosum sempervirentis	(T. 9, r. 11)
Campanulo alliariaefoliae-Castaneetum sativae	(T. 10, r. 18)
Epimedio colchici-Pinetum lazicae	(T. 10, r. 22)
Theliptero limbospermae-Alnetum barbatae	(T. 11, r. 5)
Veronico melissaefoliae-Fagetum orientalis	(T. 12, r. 3)
Fago orientalis-Piceetum orientalis	(T. 13, r. 9)
Parido orientalis-Piceetum orientalis	(T. 13, r. 18)
Vaccinio myrtilli-Pinetum sylvestris	(T. 13, r. 33)
Telekio speciosae-Piceetum orientalis	(T. 14, r. 8)
Lilio ciliati-Pinetum sylvestris	(T. 14, r. 13)
Daphno glomeratae-Pinetum sylvestris	(T. 14, r. 23)
Pterocaryo pterocarpae-Alnetum glutinosae	(T. 15, r. 4)
Pruno laurocerasi-Fagetum orientalis	(T. 16, r. 7)
Ostryetosum carpinifoliae	(T. 16, r. 7)
Fagetosum orientalis	(T. 16, r. 7)
Abietetosum bornmuelleri	(T. 16, r. 10)
Taxetosum baccatae	(T. 17, r. 4)

Vincetoxico nigri-Fagetum orientalis prov.	(T. 17, r. 1)
Doronico macrolepidis-Piceetum orientalis	(T. 17, r. 10)
Dictamno albi-Quercetum sypirensis	(T. 18, r. 4)
Quercetosum sypirensis	(T. 18, r. 4)
Pinetosum pallasianae	(T. 18, r. 10)
Daphno ponticae-Quercetum ibericae	(T. 19, r. 10)
Abietetum bornmuellerianae	(T. 19, R. 4)
Quercetosum ibericae	(T. 19, r. 10)
Scaligerio tripartitae-Carpinetum betuli	
Carpinetosum betuli	(T. 20, r. 5)
Fagetosum orientalis	(T. 20, r. 10)
Crataego curvisepalae-Quercetum cerridis	(T. 21, r. 4)
Carpinetum betulo-orientalis : nom. nov.	(T. 22, r. 4)
Rusco aculeati-Carpinetum orientalis	(T. 22, r. 14)
Scaligerio lazicae-Carpinetum orientalis prov.	(T. 23, r. 1)
Chamaecytiso pygmaei-Pinetum pallasianae :	(T. 24, r. 8)
Pino sylvestris-Cedretum libani nom. nov.	(T. 24, r. 2)
Trachystemo orientalis-Fagetum orientalis Akman, Barbero et Quézel 1978	
	(T. 26, r. 7)
Hieracio tossiani-Abietetum bornmuellerianae	(T. 27, r. 11)

AKMAN, KETENOGLU, QUEZEL et DEMIRORS 1984 : A syntaxonomic study of steppe vegetation in Central Anatolia, Phytocoenologia, 12(4) : 563-584

Astragalo vulnerariae-Salvietum cryptanthae	(T. 1, r. 3)
Fumano aciphyllae-Salvietum wiedemannii	(T. 1, r. 8)
Jurineo consanguineae-Genistetum jaubertii	(T. 1, r. 94)
libero tauricae-Astragaletum microcephalae	(T. 1, r. 104)
Salvio cryptanthae-Stipetum lessingiana	(T. 2, r. 1)
Astragalo wiedemanniani-Artemisietum santonici	(T. 2, r. 71)
Achilleo monocephalae-Salvietum cryptanthae	(T. 3, r. 14)
Asperulo lilaciflorae-Gypsophylletum venustae	(T. 3, r. 115)
Digitalo lamarckii-Fumanetum paphlagonicae	(T. 3, r. 41)
Euphorbio seguierianae-Astragaletum densifolii	(T. 3, r. 100)
Onobrychido hypargyreae-Astragaletum brachypteri	(T. 4, r. 47)
Astragalo acicularis-Linetum flavi	(T. 4, r. 121)
Astragaletum condensato-lycii	(T. 4, r. 89)
Salvio hypargeriae-Astragaletum lydii	(T. 5, r. 110)
Lino austriaci-Paronychietum kurdicae	(T. 5, r. 130)
Arenario argyrolobae-Achilleetum biebersteinii	(T. 5, r. 137)
Thymo praecocis-Astragaletum barbae-jovis	(T. 5, r. 140)

OUVRAGES CITES

- ABI-SALEH B., 1978 - Etude phytosociologique, phytodynamique et écologique des peuplements sylvatiques du Liban. Thèse Univ. Droit Econ. Sciences Aix-Marseille III : 1-184 (1 annexe tab. et fig.).
- ABI-SALEH B., KOUZAMI et QUEZEL P., 1974 - A propos de quelques groupements forestiers du Liban. Biol. Ecol. Méd. Marseille, I : 63-77.
- AKMAN Y., 1974 - Etude phytoécologique de la région de Beypazari-Karasar et Nallihan. Comm. Fac. Sc. Ankara, 18 C : 51-113.
- AKMAN Y., BARBERO M., et QUEZEL P., 1978 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne, I. Phytocoenologia, 5 (1) : 1-79.
- AKMAN Y., BARBERO M., et QUEZEL P., 1979 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne, II et III. Phytocoenologia, 5 (2) : 189-276 et 5 (3) : 277-346.
- AKMAN Y., et KETENOGLU O., 1976 - The phytosociological and phytoecological investigation on Ayas mountains. Comm. Fac. Sc. Ankara 20 : 2-43.
- AKMAN Y., KETENOGLU O., et QUEZEL P., 1984 - A syntaxonomic study of steppe vegetation in Central Anatolia. Phytocoenologia, 12, 4 : 563-584.
- BARBERO M., et QUEZEL P., 1976 - Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. Ecologia Mediterranea, 2 : 1-86, Marseille.
- BARBERO M., et QUEZEL P., 1979 - Contribution à l'étude des groupements forestiers de Chypre. Doc. phytosociologiques N.S., VI : 9-34.
- BARBERO M., et QUEZEL P., 1979 - Le problème des manteaux forestiers des Pistacio *Rhamnetalia alaterni* en Méditerranée Orientale. Coll. phytosociologiques VIII : 9-20, Lille.
- BARBERO M., et QUEZEL P., 1980 - La végétation forestière de Crète. Ecologia Mediterranea, 5 : 175-210, Marseille.
- 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.
- BARGHACHOUN A., 1976 - Etudes écologiques phytogéographiques des forêts de chênes à feuilles caduques du Liban. Thèse 3ème cycle, Marseille : 1-72.
- BARKMAN J.J., MORAVEC J., et RAUSCHERT S., 1976 - Code de nomenclature phytosociologique. Vegetatio, 32, 3 : 131-185.
- EKIM T., 1977 - Etude phytoécologique du Sundiken Dag. Thèse Université Ankara.
- IZCO J., et ARCO-AGUILAR M.J. del, 1988 - Código de nomenclatura fitosociológica. Opusc. Bot. Pharm. Complutensis, 4 : 5-74, Madrid.
- KETENOGLU O., QUEZEL P., AKMAN Y., et AYDOGLU M., 1983 - New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. Ecologia Mediterranea, IX, 3-4 : 211-221, Marseille.
- QUEZEL P., 1964 - Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale. Vegetatio, 12, 5-6 : 289-386.
- QUEZEL P., 1967 - La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. Vegetatio, 14 : 127-228.
- QUEZEL P., 1973 - Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. Phytocoenologia, 1 (2) : 131-222.
- QUEZEL P., BARBERO M., et AKMAN Y., 1977 - Interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. Doc. Phytosoc., Lille, Vaduz, 2 : 329-252.
- 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.
- ZOHARY M., 1962 - Plant life of Palestine and Jordan, New-York, Ronald Press.
- ZOHARY M., et ORSHAN G., 1959 - The maquis of *Ceratonia siliqua* in Israël. Vegetatio, 8 : 285-297.

Biomasse, minéralomasse, productivité et gestion de certains éléments biogènes dans une forêt de *Quercus suber* L. en Sicile (Italie)

Salvatore LEONARDI*, Maurice RAPP**, Maria FAILLA*
et Elisabeth KOMAROMY**

RESUME

La biomasse et la productivité d'une subéraie de Sicile (Italie) ont été estimées aussi bien en ce qui concerne la strate arborée à *Quercus suber*, que la strate arbustive. Les biomasses aériennes sont respectivement de 42.1 et de 2.5 Mg ha⁻¹ dans les deux strates et la productivité annuelle du chêne liège s'élève à 5 Mg ha⁻¹. L'étude d'arbres d'âge différent traduit bien l'exploitation régulière du liège dans ce peuplement.

Certains paramètres du cycle biogéochimique (minéralomasse, restitution de nutriments au sol par les litières, translocations des feuilles vers les organes pérennes) ont également été évalués pour cinq éléments majeurs (N, P, K, Ca, Mg). Les 837 kg ha⁻¹ de minéralomasse sont constitués à 95% par *Quercus suber* (796 kg ha⁻¹ an⁻¹). Cette espèce utilise annuellement 135 kg ha⁻¹ de ces mêmes éléments lors de la production primaire, pour en restituer 115 kg ha⁻¹ an⁻¹ au sol par l'intermédiaire des litières, le reste étant immobilisé dans les organes pérennes.

MOTS CLEFS : biomasse, productivité, bioéléments, *Quercus suber*

SUMMARY

Biomass and productivity of a cork oak stand in Sicily (Italy) has been estimated for the *Quercus suber* trees and the understory tree species. Biomass amount respectively 42.1 and 2.5 Mg ha⁻¹ in the two strates. Mean annual above ground productivity of the cork oaks amount 5 Mg ha⁻¹. A study of trees of various age, indicates clearly that cork has been removed regularly in the past.

Some nutrient cycling compartments and fluxes (nutrients within biomass, litterfall and nutrient translocation from the leaves to perennial organs) have been studied for five major elements (N, P, K, Ca, Mg). The above ground biomass of the stand includes 837 kg ha⁻¹ of these 5 nutrients, 95% of which within the *Quercus suber* trees. The uptake by the same species amount 135 kg ha⁻¹ year⁻¹, 115 kg ha⁻¹ year⁻¹ are recycled within the litterfall and 20 kg ha⁻¹ year⁻¹ are immobilized within perennial biomass.

KEYWORDS : biomass, productivity, nutrients, *Quercus suber*

INTRODUCTION

Les peuplements forestiers typiquement méditerranéens de la Sicile sont essentiellement constitués par trois essences : le chêne vert (*Quercus ilex* L.), le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) et le chêne liège (*Quercus suber* L.).

Quercus suber se rencontre dans tout le bassin occidental de la Méditerranée, le plus souvent sur sols acides ou décarbonatés, sous forme de massifs relativement importants (France, Espagne, Portugal, Maroc), soumis de longue date à une gestion forestière appropriée à cause des débouchés économiques de cette espèce. ZELLER (1959), SAUVAGE (1961) et LOISEL (1971) ont étudié en détail les formations à *Quercus suber* d'Espagne, du Maroc et de France.

* Istituto di Botanica, 19 via A. Longo, 95125 CATANIA (Italie)

** CNRS-CEFE Centre Emberger, BP 5051
34033 MONTPELLIER Cedex (France)

En Sicile, les subéraies se rencontrent dans toute l'île, soit en petits peuplements, soit en massifs plus importants. Elles ont fait l'objet de nombreuses études, surtout phytosociologiques, de GENTILE (1960), FURNARI (1965), DE MARCO et FURNARI (1976) et BARBAGALLO (1983).

Parmi ces peuplements, le plus important et le mieux connu de la Sicile se trouve dans le massif forestier de Santo Pietro, à proximité de Caltagirone. Cette forêt, qui couvrait 4900 ha au moyen âge (ZAMBRANO, 1889), occupait encore 2300 ha en 1955 (CAROCCI-BUZI, 1956). Elle forme, avec les subéraies de Sardaigne, un des peuplements les plus productifs d'Italie (CORTI et BOSETTO, 1955, *in* FURNARI, 1965).

Le présent travail porte sur la biomasse, la productivité et sur certains paramètres de la gestion des bioéléments dans un peuplement à *Quercus suber* du massif forestier de Santo Pietro. Il complète : (1) l'étude d'ensemble du fonctionnement et de l'écologie des trois formations forestières méditerranéennes typiques de la Sicile. (2) les nombreuses études phytosociologiques consacrées à cette essence en se basant sur une approche plus écologique et plus fonctionnelle.

DESCRIPTION DE LA STATION

Comme déjà signalé, le massif forestier de Santo Pietro couvre une superficie de 2.253 ha, dont 700 ha environ sont constitués de *Quercus suber*. Le bois de «Bongiovanni», dans lequel est implantée la station d'étude a lui une superficie de 40 ha.

La placette d'étude retenue se trouve à une altitude de 300 m, sur un versant sud/sud-est, ayant une pente de 15%.

1. Climat

Il est de type méditerranéen subhumide à semi-aride, selon la classification d'EMBERGER (FURNARI, 1965).

D'après PICCIONE *et al.* (1985), la moyenne des précipitations annuelles sur 50 ans (1931-1980) s'élève à 556,6 mm, avec des valeurs annuelles extrêmes de 1112 mm au cours de 89 événements pluvieux et 284 mm en 43 événements.

Le régime pluviométrique est de type hiver-automne-printemps-été, avec les moyennes saisonnières suivantes sur la même période de cinquante ans :

	en mm
hiver	213
automne	186
printemps	126
été	31

La température moyenne annuelle, observée durant 60 années, (1921-1980) est de 16°8 C, avec 7°9 C pour la moyenne du mois le plus froid (janvier) et 24°7 C pour la moyenne du mois le plus chaud (juillet).

2. Sol

Le sol est un régosol d'une épaisseur moyenne de 40 à 60 cm, sur roche mère constituée d'alluvions sableuses du pléistocène de coloration jaunâtre ou ocre.

On distingue :

A ₀₀	2 cm	litière fraîche
A ₁	0-3 cm	litière décomposée, texture sableuse
A ₁₁	3-10 cm	beaucoup de racines, texture sableuse avec des cailloux, forte teneur en matière organique
A/B	10-60 cm	texture sableuse, forte diminution du taux de matière organique, quelques racines

FURNARI (1965), indique les caractéristiques physico-chimiques suivantes pour 100 g de terre fine :

Profondeur	argile %	limon %	sable %	matière organique %	pH	CaCO ₃ actif %
1-10cm	7,5	5,3	87,1	2,2	6,8	4,7
10-60	10,8	1,8	87,3	0,6	7,4	5,7

3. Végétation

La station étudiée correspond au *Quercetum ilicis suberetosum* (BRAUN-BLANQUET, 1936) avec des espèces de l'Oleo-Ceratonion (FURNARI, 1965).

Il comprend une strate arborée composée presque exclusivement de *Quercus suber* ; une strate arbustive avec en plus du chêne liège, *Quercus congesta*, *Olea europaea* var. *oleaster*, *Crataegus monogyna*, *Pistacia lentiscus* et *Pistacia terebinthus*, *Pyrus pyraister* et *Smilax aspera*. La strate herbacée est dominée par *Stipa bromoides*, *Pulicaria odora*, *Melica arrecta*, *Cistus salvifolius* et *Cistus incanus*, *Chamaerops humilis*, *Calicotome spinosa* subsp. *infesta*.

Dans la strate arborée, une zone de 10.00 m² a été identifiée et tous les individus relevés et leur circonférence à 1,3 m mesurée. La répartition des *Quercus suber* en classes de circonférence est représentée sur la figure 1.

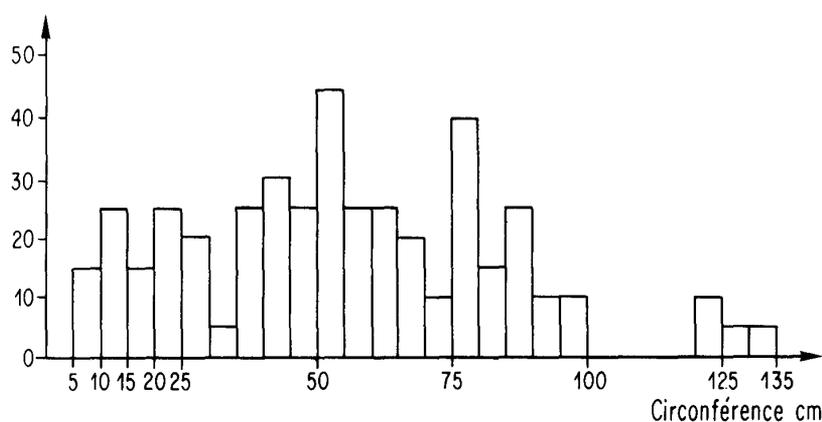


Figure 1.- Histogramme de la répartition des *Quercus suber* par classe de circonférence à 1,3 m

METHODES D'ETUDE

1. Biomasse

11. Choix des arbres représentatifs

Cinq arbres, représentatifs des différentes classes de circonférences à 1,3 m ont été sélectionnés et abattus.

Le tronc a été séparé en billons, dont le poids frais a été déterminé immédiatement. Des rondelles, prélevées à la base, à 1,30 m, puis tous les deux mètres, ont servi à déterminer leur teneur en eau, puis à calculer le poids sec du tronc et la proportion de bois et d'écorce (liège). L'ensemble des branches a été pesé sur le terrain et des échantillons représentatifs des différentes classes de diamètre à leur insertion sur le tronc ont été transportés au laboratoire. Après séparation du bois et des feuilles, on a déterminé le poids sec des deux fractions après séchage à l'étuve à 80°C jusqu'à poids constant.

12. Etablissement du tarif de biomasse

A partir des données dendrométriques et pondérales concernant plus particulièrement le poids de bois, d'écorce et de feuilles (Tableau 1) on a calculé les équations de régression entre la

circonférence du tronc à 1,30 m et les différentes fractions de la biomasse aérienne (Tableau 2).

Nous avons retenu des équations de puissance de type :

$$Y(\text{biomasse}) = A X^B \quad (X = \text{circonférence à 1,3 m})$$

qui donnent les meilleurs résultats pour le peuplement étudié.

13. Biomasses des strates arbustives et herbacées

La strate arbustive a été estimée à partir du poids sec de 3 à 6 individus, de différentes tailles, de chacune des espèces constituant cette strate.

La valeur moyenne a été multipliée par le nombre total d'individus par hectare qui est de :

810	<i>Quercus suber</i>
105	<i>Quercus congesta</i>
154	<i>Olea europea</i>
420	<i>Crataegus monogyna</i>
121	<i>Pistacia sp.</i>

Quant à la strate herbacée, elle a été évaluée à partir d'une coupe de 4 surfaces de 4 m² chacune.

Tableau 1

Biomasses des arbres étudiés (g)

Age ans	Circonf. 1.30 m	Tronc bois	Tronc écorce	Branches	Bois	Feuilles	TOTAL
4					418	41	459
7	13	1432	537	513	2482	148	2630
18	31	11978	4414	4277	20669	612	21281
29	52	38546	13731	14833	67110	3609	70719
44	74	76313	33321	63295	172929	8860	181789

Tableau 2

Equations de régression pour établir les biomasses de *Quercus suber*

Tronc	
Bois	$Y = 4,078 X^{2,304}$ $n = 4$ $r = 0,999$
Ecorce	$Y = 1,218 X^{2,359}$ $n = 4$ $r = 0,999$
Branches	$Y = 0,474 X^{2,683}$ $n = 4$ $r = 0,996$
Total bois	$Y = 19,233 X^{2,062}$ $n = 5$ $r = 0,996$
Feuilles	$Y = 0,266 X^{2,385}$ $n = 5$ $r = 0,986$
	Y = biomasse en g X = circonférence à 1,30m en cm

3. Retombée de litière

Seize paniers collecteurs, d'un quart de mètre carré de surface d'interception chacun, ont été disposés au hasard dans la station et relevés mensuellement. La litière récoltée a été séparée en feuilles, brindilles et écorce, organes reproducteurs et matériel divers (non identifiable ou provenant de la strate arbustive).

4. Analyses chimiques

Des échantillons représentatifs des différentes fractions de la biomasse (bois et écorce du tronc à 0, 1,30, 3, 5 et 6,5m, branches de différents diamètres et feuilles âgées d'un et de deux ans), ainsi que des retombées de litière ont été séchés à 80°C, broyés puis analysés en vue de la détermination de leur teneur en N, P, K, Ca et Mg.

Les cations et le phosphore ont été dosés après minéralisation nitroperchlorique (10cc HNO₃ et 2 cc HClO₄). Le phosphore colorimétriquement en présence de nitrovanadomolybdate d'ammonium, K, Ca et Mg par spectrophotométrie à absorption atomique.

L'azote a été déterminé selon la méthode de Kjeldahl.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Biomasse

1.1. Strate arborée : *Quercus suber*

La biomasse aérienne du peuplement de chênes lièges s'élève à 42.200 kg ha⁻¹ se décomposant en :

25.700 kg ha⁻¹ de troncs (bois et écorce=liège)
12.200 de branches
2.300 de feuilles

Le tronc se subdivise lui-même en 19.800 kg ha⁻¹ de bois et 7.900 kg ha⁻¹ de liège, qui représente donc 31% du poids total de cet organe.

Pour les 4 arbres étudiés en détail, la proportion d'écorce est de 35 ± 5 % du poids total du tronc, avec une répartition uniforme tout au long du tronc (Tableau 3).

Tableau 3

Pourcentage d'écorce en fonction de la hauteur du tronc

Circonférence tronc 1.30 m	0-1.3m	1.3-3.0m	3.0-5.0m	>5.0m
13 cm	35 %	33 %		
31	38 %	37 %	42 %	
52	37 %	31 %	33 %	37 %
74	22 %	38 %	33 %	39 %

Ces valeurs élevées d'écorce, caractéristiques de cette essence, sont depuis toujours à la base de son exploitation. DE PHILIPPIS (1957/58) indique des productions de 20 à 30 kg de liège par arbre et par rotation d'exploitation (8 à 15 ans selon le cas), correspondant à une production moyenne annuelle de 1,5 à 2 kg de liège par arbre. Ces dernières valeurs sont établies pour des arbres ayant une circonférence à 1,3 m supérieure à 45cm. Ceci concerne 209 pieds de la placette étudiée, ayant une hauteur moyenne de 8m, et 7.500 kg ha⁻¹ d'écorce, soit 36 kg par arbre (7500/209). En tenant compte que seule une tranche de 3 à 4 m du tronc est exploitée, cela représente, comparativement aux indications de DE PHILIPPIS (1957/58), une production de l'ordre de 19 à 20 kg de liège par arbre, ceci sans pouvoir déterminer avec précision la durée des rotations successives. Cela situerait le peuplement à la limite inférieure des subéraies très productives de Sardaigne, citées par DE PHILIPPIS (1957/58), si du moins les résultats de ce dernier sont exprimés en poids sec.

Les valeurs de biomasse trouvées sont voisines de celles d'un peuplement de Pins d'Alep de la même région bioclimatique. Celles-ci avec 563 pieds à l'hectare, s'élève respectivement à 26.500, 20.600 et 2.100 kg ha⁻¹ pour les troncs, les branches et les feuilles (LEONARDI et RAPP, 1989). Mais cette comparaison n'est pas valable dans l'absolu, car elle ne tient pas compte des prélèvements de liège qui ont été opérées à plusieurs reprises, dans la station de *Quercus suber*.

12. Strate arbustive (Tableau 4)

Pour les cinq espèces les plus représentatives, qui ont été étudiées en détail, la biomasse épigée s'élève à 2.500 kg ha⁻¹ dont 2.300 kg ha⁻¹ de bois et 200 kg ha⁻¹ de feuilles.

Tableau 4

Biomasse des strates arbustives et herbacées du peuplement (kg ha ⁻¹)			
Espèce	bois	feuilles	total
<i>Quercus congesta</i>	295	26	321
<i>Quercus suber</i>	191	18	209
<i>Olea europea</i>	1735	109	1844
<i>Crataegus monogyna</i>	63	11	74
<i>Pistacia</i> sp.	74	29	103
strate herbacée		6722	6722
Biomasse totale	2358	6915	9273

Olea europea avec 1.800 kg ha⁻¹, est de loin l'espèce la plus répandue et la plus importante du point de vu de la production de biomasse arbustive.

13. Strate herbacée

Globalement elle s'élève à 6.700 kg ha⁻¹ de matière sèche, représentée essentiellement par des graminées et quelques cistes.

2. Productivité des chênes lièges

A partir de l'étude des arbres abattus (Tableau 1) on peut également estimer l'incrément annuel moyen de la biomasse totale ou de celle des différents organes en fonction de l'âge des arbres, en divisant les différents résultats pondéraux par les différents âges.

On constate une décroissance régulière de cet incrément annuel avec l'âge, pour le tronc, l'écorce et l'ensemble du matériel pérenne aérien.

Ainsi la biomasse du bois et de l'écorce du

tronc augmente chaque année, respectivement de 66,9 et 65,6% entre 7 et 18 ans, de 20,2 et 19,2% entre 18 et 29 ans et de 6,5 et 9,5% entre 29 et 44 ans. Ce n'est qu'après trente années que la production de liège devient donc maximale et supérieure à celle du bois.

Mais à partir des mêmes données du tableau I on peut également calculer la régression entre l'âge des arbres, leur circonférence à 1,3 m et leur production pérenne aérienne.

L'équation de régression entre l'âge des arbres et leur circonférence à 1,3 m est :

$$Y(\text{âge}) = 2,013 X(\text{circ.})^{0,956}$$

avec n = 4 et r = 0,999

ce qui permet de classer la population de chênes lièges de la station dans les classes d'âge suivantes :

<7 ans	33 individus	<12 cm de circonférence
7 - 18	53	12 à 32 cm
18 - 29	103	32 à 52
29 - 44	66	52 à 72
44 - 55	66	72 à 92
55 - 73	16	92 à 122
73 - 79	8	122 à 132

La régression entre l'âge et le poids pérenne aérien des arbres correspond à l'équation :

$$Y(\text{poids}) = 26,937 X(\text{âge})^{2,315}$$

avec n = 4 et r = 0,999

ce qui donne le poids suivant par arbre selon son âge :

7 ans	2,5 kg	valeur déterminée
18	20,7	id.
29	67,1	id.
44	172,9	id.
55	287,9	valeur calculée
73	554,5	id.
79	665,8	id.

On peut également établir les poids respectifs du bois et de l'écorce ou liège du tronc en fonction de l'âge des individus. Les équations de régression correspondantes sont :

$$\text{Bois } Y = 20,44 X(\text{âge})^{2,201}$$

avec n = 4 et r = 0,998

$$\text{Ecorce } Y = 6,64 X(\text{âge})^{2,256}$$

avec n = 4 et r = 0,999

Ces valeurs, multipliées par le nombre d'arbres de chaque classe par hectare, divisées par l'âge moyen de chaque classe, permettent d'estimer la production moyenne annuelle, globale et par fraction, du peuplement (Tableau 5). La production moyenne annuelle du peuplement

Tableau 5

Production actuelle, totale et partielle (tronc, branches et écorce) du peuplement ($\text{kg ha}^{-1} \text{an}^{-1}$) en fonction des productions moyennes annuelles des différentes classes d'âge (établies à partir de valeurs réelles et de valeurs calculées pour 55, 73 et 79 ans).

Classe Age ans	Biomasses correspondantes kg ha^{-1}	Production $\text{kg ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ par classe d'âge			
		tronc	branches	écorce	total
7	49	7	3	2	12
18	565	35	13	13	61
29	5366	137	52	49	238
44	7311	114	95	50	259
55	14270	166	112	67	345
73	7164	56	42	23	121
79	5278	31	23	13	67
TOTAL	40005	546	340	217	1103

au moment de l'étude s'élève donc à 1103 kg ha^{-1} de matériel aérien pérenne, se décomposant en 546 kg ha^{-1} de bois de troncs, 340 kg ha^{-1} de bois de branches et 217 kg ha^{-1} de liège. Quant à la productivité primaire nette, qui correspond, d'après DUVIGNEAUD (1974), à la somme de l'incrément annuel de biomasse pérenne, plus la retombée de litière, elle s'élève à :

$1.103 + 3.833 = 4.936 \text{ kg ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ de matériel végétal.

L'on note que pour la station étudiée, la production moyenne annuelle par classe d'âge augmente jusqu'à l'âge de 50-60 ans, pour diminuer brutalement au-delà de cet âge.

Ceci résulte certainement de la conjonction de deux processus. (1) La diminution de la productivité globale du peuplement au-delà de 50 ans, qui est confirmée aussi bien au niveau de la production de bois du tronc que de branches et (2) la rythmicité de la récolte du liège. En effet, les valeurs de la production de liège, prises isolément, sont très fluctuantes. Alors que la production aérienne globale, de même que celle du tronc et des branches, augmente régulièrement jusqu'à 55 ans, celle du liège est pratiquement nulle entre 28 et 44 ans et diminue entre 55 et 79 ans. Ceci résulte probablement des récoltes de liège successives qui ont dû se répéter régulièrement.

3. Composition chimique et minéralomasse (figure 2)

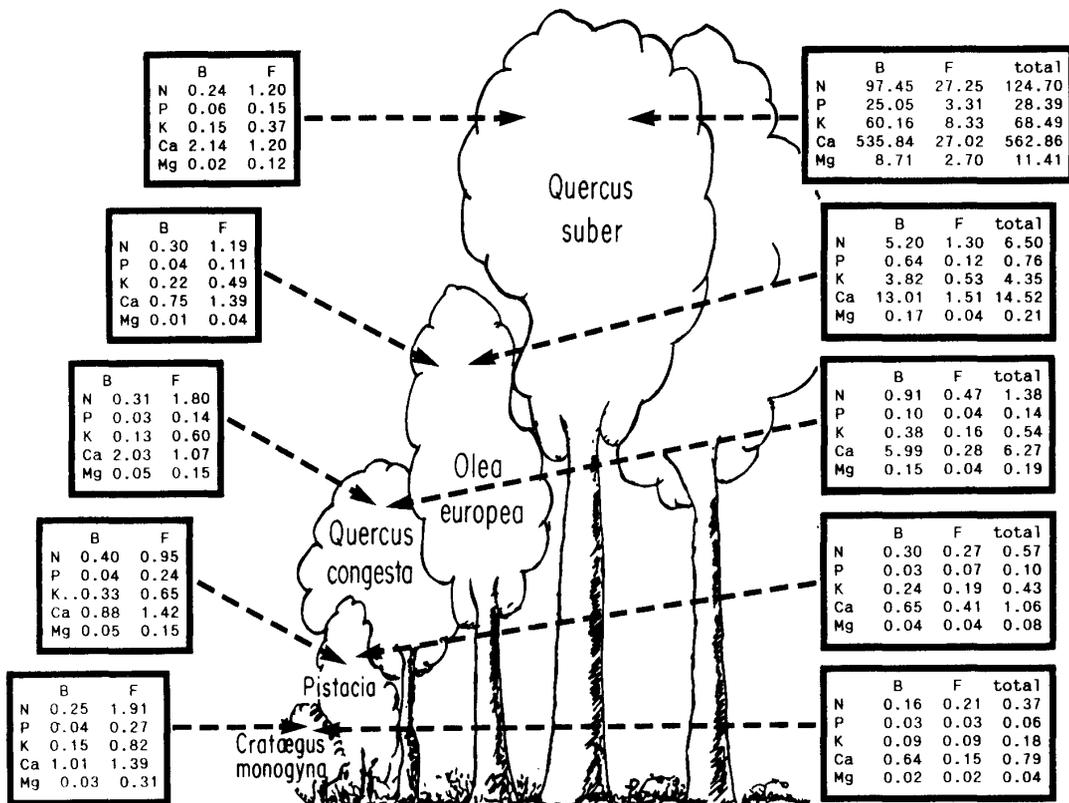


Figure 2.- Composition chimique moyenne (%) des différentes essences arborescentes et arbustives de la station de Santo Pietro

Les teneurs en bioéléments sont relativement voisines dans les différentes essences étudiées dans la station et suivent globalement le même ordre d'importance.

Pour le bois l'on a la succession d'importance décroissante suivante :



et pour les feuilles :



Chez *Quercus congesta* les teneurs en magnésium sont toujours supérieures à celles de phosphore, quelque soit l'organe considéré. Dans la fraction feuilles, les valeurs des teneurs en azote dépassent largement celles en calcium pour *Quercus congesta* et *Crataegus monogyna*.

Pour le matériel pérenne, c'est *Quercus congesta* qui a la plus forte teneur en éléments majeurs (2,55%), suivi de *Pistacia* (1,70%) et de *Crataegus monogyna* (1,48%).

Cette dernière essence renferme le plus d'éléments majeurs dans les feuilles (4,70%). Elle est suivie de *Quercus congesta* (3,76%) et de *Pistacia* (3,41%).

Quercus suber est l'espèce la moins riche en bioéléments de la station, si l'écorce, véritable organe d'accumulation dans cette espèce (Tableau 6), n'est pas prise en compte. Ce dernier tissu est caractérisé par une accumulation importante de calcium et d'azote. Le taux global des 5 éléments dosés passe de 1% dans le bois à 3% dans le liège.

Tableau 6

Composition chimique (%) et minéralomasse des différents organes et tissus (kg ha^{-1}) du *Quercus suber*

	N	P	K	Ca	Mg
Tronc					
Bois %	0,10	0,06	0,13	0,67	0,03
kg ha ⁻¹	19,8	11,3	25,7	132,6	5,9
Ecorce %	0,36	0,04	0,14	2,45	0,01
kg ha ⁻¹	28,6	3,0	11,1	194,9	0,3
Branches %	0,40	0,09	0,19	1,70	0,02
kg ha ⁻¹	49,0	10,8	23,3	208,3	2,4
Feuilles %	1,21	0,15	0,37	1,20	0,12
kg ha ⁻¹	27,2	3,3	8,3	27,0	2,7

A partir de la composition chimique moyenne des différentes essences ou des différents organes et de leurs poids respectifs, l'on a

calculé la minéralomasse épigée du peuplement.

Cette dernière s'élève à $585,6 \text{ kg ha}^{-1}$ de calcium, $135,6$ d'azote, $73,9$ de potassium, $29,5$ de phosphore et $12,0$ de magnésium, avec respectivement $562,9 - 124,7 - 68,5 - 28,4$ et $11,4 \text{ kg ha}^{-1}$ dans les chênes lièges et $22,7 - 8,9 - 5,4 - 1,1$ et $0,6 \text{ kg ha}^{-1}$ dans les quatre autres espèces étudiées. 91% des éléments dosés dans le *Quercus suber* sont contenus dans le matériel pérenne, contre 85% seulement dans celui des autres arbustes de la station. Ceci résulte encore du rôle d'accumulateur joué par le liège. En effet, au niveau du tronc, l'écorce du chêne liège renferme 55% de l'ensemble du stock d'éléments minéraux dosés.

Annuellement l'accroissement de biomasse pérenne, de 1103 kg ha^{-1} (Tableau 6), s'accompagne d'une immobilisation de $2,69 \text{ kg ha}^{-1}$ d'azote, de $0,73$ de phosphore, de $1,66$ de potassium, de $14,76$ de calcium et de $0,25$ de magnésium.

Ces éléments se répartissent entre les principaux organes et tissus que sont le bois et l'écorce du tronc et les branches, avec respectivement, en kg ha^{-1} :

	N	P	K	Ca	Mg
Bois tronc	0,54	0,33	0,71	3,66	0,16
Bois branches	1,36	0,31	0,65	5,78	0,07
Ecorce = liège	0,79	0,09	0,30	5,32	0,02

Les besoins en nutriments du peuplement, pour couvrir la production primaire, peuvent être estimés à partir de la somme des éléments contenus dans la litière retournant annuellement au sol (Tableau 7) augmentée de celle des mêmes éléments immobilisés dans l'incrément annuel de biomasse. Ils correspondent à : $34 \text{ kg ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ d'azote ($2,7+31,3$), $4,6$ de phosphore ($0,7+3,9$), $14,6$ de potassium ($1,7+12,9$), $79,0$ de calcium ($14,8+64,3$) et $2,9$ de magnésium ($0,2+2,7$).

4. Retombée de litière

Au cours d'une année, 3.833 kg ha^{-1} de litière retournent au sol de la station, dont la moitié entre avril et juin (figure 3), essentiellement sous forme de feuilles (66% de cette fraction arrive au sol durant ces 3 mois). Les retombées de bois, d'écorce et de brindilles se produisent principalement en janvier, mars, novembre et décembre, qui sont les mois les plus pluvieux et les plus ventés et peuvent varier d'une année sur l'autre en fonction de ces facteurs climatiques. Les inflorescences tombent en mai et en juin, les fruits en automne.

Tableau 7
Composition chimique des litières (%) et
restitution au sol de bioéléments
(kg ha⁻¹ an⁻¹) par leur intermédiaire

Composition chimique %	N	P	K	Ca	Mg
Feuilles	0,85	0,068	0,28	1,22	0,07
Bois	0,56	0,060	0,28	2,46	0,05
Organes reproducteurs	1,11	0,107	0,73	1,20	0,07
Divers	1,13	0,67	0,30	1,85	0,15
Restitution au sol kg ha ⁻¹ an ⁻¹					
Feuilles	17,0	1,3	5,6	24,4	1,4
Bois	6,9	0,7	3,5	30,5	0,6
Organes reproducteurs	4,7	0,4	3,1	5,0	0,3
Divers	2,6	1,5	0,7	4,3	0,4
TOTAL	31,3	3,9	12,9	64,2	2,7

Par l'intermédiaire de cette litière, le sol a bénéficié durant l'année étudiée d'une restitution de 115 kg ha⁻¹ an⁻¹ des cinq éléments déterminés. Le calcium, avec 56% du total est de loin l'élément le plus important, suivi dans l'ordre de l'azote (27%), du potassium (11%), du phosphore et du magnésium (Tableau 7).

Les feuilles et le bois sont les vecteurs respectifs du transfert de 43 et 37 % des éléments

de la végétation vers le sol. Les premières recyclent l'azote et à un degré moindre le calcium et le potassium, alors que les litières «bois» restituent essentiellement du calcium.

En comparant la composition chimique moyenne de la fraction «feuilles» de la litière (Tableau 7) à celle des feuilles sur l'arbre (figure 2), l'on constate une diminution des teneurs de la litière dans tous les éléments, exception faite du calcium. Cette diminution des teneurs varie entre 24% pour le potassium et 53% pour le phosphore (N -30% et Mg -42%).

Cette diminution correspond essentiellement à une translocation des bioéléments du feuillage vers les organes de réserve pérennes, préalablement à la sénescence et à la chute des feuilles. Le lessivage des litières dans les paniers collecteurs peut être considéré comme négligeable, au vu de la fréquence des relevés et des conditions climatiques locales lors de la retombée des feuilles. Quant au pluviollessivage après récréation par le feuillage, qui est bien connu pour K et Mn (ULRICH et al., 1973) et Ca dans les régions à fortes pluies acides (LEONARDI et FLUCKIGER, 1989), il est plus aléatoire pour les autres éléments. Par ailleurs les physiologistes admettent souvent un remplacement rapide dans les tissus foliaires des cations récréés. En comparant les valeurs à l'hectare, de la minéralomasse

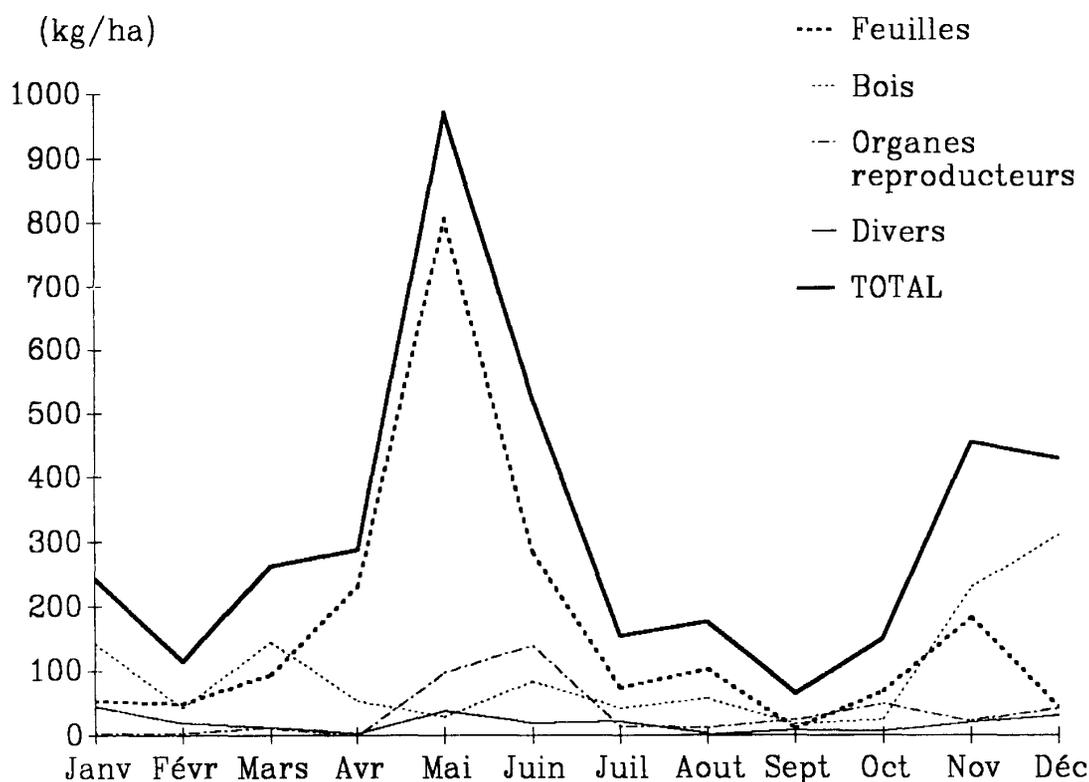


Figure 3.- Retombée mensuelle de litière

de la nappe foliaire, à celles de la fraction «feuilles» de la litière, on peut évaluer les pertes par pluviollessivage au moment de la senescence et les transferts annuels vers les organes de réserve à 39,8 kg ha⁻¹ de calcium, 10,2 d'azote, 2,7 de potassium, 2,0 de phosphore et 1,6 de magnésium. Ceci semble indiquer une mise en réserve importante dans l'appareil racinaire.

RESUME ET CONCLUSIONS

La biomasse aérienne d'un des peuplements de *Quercus suber* des plus importants de Sicile (forêt de Santo Pietro) s'élève à 42.200 kg ha⁻¹ dont respectivement 25.700 et 12.200 kg ha⁻¹ pour les troncs et les branches et 2.300 pour les feuilles.

La biomasse pérenne aérienne renferme 97,4 kg ha⁻¹ d'azote, 25,1 de phosphore, 60,1 de potassium, 535,8 de calcium et 9,0 de magnésium. Les feuilles pour leur part contiennent 27,2 - 3,3 - 8,3 - 27 et 2,7 kg ha⁻¹ des mêmes cinq éléments.

L'écorce participe pour plus de 30% à la biomasse du tronc et représente 28% de la production de cet organe et 20% de la production aérienne pérenne. Mais l'absence de connaissance exactes sur la périodicité de l'exploitation du liège, laisse subsister une certaine imprécision sur ces valeurs.

Par contre les teneurs en azote et en calcium sont quatre fois plus élevées dans l'écorce que dans le bois.

Par l'intermédiaire de la litière, 3.833 kg ha⁻¹ de substances végétales retournent annuellement au sol, dont plus de la moitié est constituée par les feuilles. Cette litière restitue au sol 64 kg ha⁻¹ de calcium, 31 d'azote et respectivement 13, 4 et 3 de potassium, de phosphore et de magnésium.

Au moment de la sénescence des feuilles, l'on assiste à une translocation de 39,8 - 10,2 - 2,7 - 2,0 - et 1,6 kg ha⁻¹ des mêmes cinq éléments (Ca, N, K, P et Mg) vers les organes de réserve pérennes, aériens ou souterrains, à laquelle il faut retrancher éventuellement une fraction pluviollessivée lors de la senescence des feuilles.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à exprimer leur gratitude aux Drs. A. DRAGO et G. SCRIMALI, de

l'Ispettorato Ripartimentale Agricoltura e Foreste de Catania, pour leur accueil et l'aide matérielle fournie au cours des travaux de terrain.

REFERENCES

- BARBAGALLO, C., 1983. Vegetazione di alcuni boschi di Sughera (*Quercus suber* L.) della Sicilia Meridionale-Orientale. Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat., 16, 321, 289-296.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1936. La forêt d'Yeuse languedocienne (*Quercion ilicis*). Monographie Phytosociologique, S.I.G.M.A., 40, 147 pp.
- CAROCCI BUZI, V., 1956. Redenzioni agroforestali. Il comprensorio di Santo Pietro (Caltagirone). Tecnica Agricola, 8, 9-10, 371-382.
- DE MARCO, G. & FURNARI, F., 1976. Lineamenti della vegetazione del territorio di Santo Pietro (Caltagirone) a commento della carta in scala 1 : 25000. Atti Acc. Gioenia Sci. Nat., 7, 8, 123-135.
- DE PHILIPPIS, A., 1957/58. Lezioni di Selvicoltura speciale. C. a M. (Ed.), Via Castelluccio 42, Firenze. pp.
- DUVIGNEAUD, P., 1974. La synthèse écologique. Doin (Ed.), Paris, 296 pp.
- FURNARI, F., 1965. Boschi a *Quercus suber* L. e di *Quercus ilex* L. e garighe del Rosmarino-Ericion in territorio di Santo Pietro (Sicilia meridionale). Boll. Ist. Bot. Univ. Catania, 3, 5, 1-31.
- GENTILE, S., 1960. Ricerche sui pascoli e sui boschi del territorio di Nicosia (Sicilia Nebrodense). Boll. Ist. Bot. Univ. Catania, 2, 2, 87-130.
- LEONARDI, S. & RAPP, M. 1989. Productivité et gestion des bioéléments dans un peuplement de Pin d'Alep de Sicile méridionale. Arch. Bot. Italiano, 65, 1-2, 59-72.
- LEONARDI, S. & FLUCKIGER, W., 1989. Effects of cation leaching on mineral cycling and transpiration : investigation of throughfall chemistry beneath a mixed hardwood forest. J. Env. Qual., 18, 274-280.
- LOISEL, R., 1971. Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel. Bull. Soc. Bot. Fr., 118, 203-236.

- PICCIONE, V., DELEONARDIS, W. & VENORA, G., 1985. Caratterizzazione termodynamica e bioclimatica del Comprensorio di Caltagirone (Sicilia). Assessorato Agricoltura e Foreste, Stazione Sperimentale di Granicoltura per la Sicilia, Caltagirone. 143pp.
- PIGNATTI, S., 1982. Flora d'Italia, vol. 1-4, Edagricole (Ed.), Bologna.
- SAUVAGE, C., 1961. Recherches géobotaniques sur les subéraies marocaines. Tr. Inst. Sci. Chérifien (Rabat), Série bot., 21, 462pp..
- ULRICH, B., STEINHARDT, U. & MÜLLER-SUUR, A., 1973. Untersuchungen über den Bioelementgehalt in der Kronentraufe. Göttinger Bodenkundliche Berichte, 29, 133-192.
- ZAMBRANO, G., 1889. Sguardo economico scientifico sul bosco comunale di Santo Pietro nel territorio di Caltagirone. Caltagirone.
- ZELLER, W., 1959. Etude phytosociologique du Chêne liège en Catalogne. Thèse Univ. Zaragoza.
-

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 exemplaire, 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 édités 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 numéroté 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 enserment. 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 16 x 22 cm au maximum, ou 8 x 22). Les figures comme les tableaux doivent être conçus pour être vus ou lus en format "Portrait" et non "Paysage" (ou "à l'italienne"). 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**.

TABLE DES MATIERES

Hommage à Françoise SERRE-BACHET (1940-1992)	1
O.A. CORREIA, A.C. MARTINS, F.M. CATARINO.- Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in mediterranean species of Portugal	7
B. EL HAJZEIN.- Etude de la germination de <i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad. III. Les températures optimales de germination à l'obscurité	19
A. FERCHICHI, M. NEFFATI.- Essai de resemis d'espèces pastorales autochtones en Tunisie centrale	25
P. HEURTEAUX, O. CROMBE, C. TONI.- Essai de quantification de l'eau d'irrigation introduite en Grande Camargue notamment pour la riziculture	31
H. HULEBO, I. MESSING, E. STEEN.- Influence de la biomasse racinaire, du diamètre des racines et de la mortalité racinaire sur la conductivité hydraulique des sols arides	49
M. de LILLIS, A. TESTI.- Fire disturbance and vegetation dynamics in a mediterranean maquis of central Italy	55
J.M. LOBO.- Biogeografía de los <i>Scarabaeoidea</i> coprófagos (<i>Coleoptera</i>) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico)	69
P. QUEZEL, M. BARBERO, Y. AKMAN.- Typification de syntaxa décrits en région méditerranéenne orientale	81
S. LEONARDI, M. RAPP, M. FAILLA, E. KOMAROMY.- Biomasse, minéralomasse, productivité et gestion de certains éléments biogènes dans une forêt de <i>Quercus suber</i> L. en Sicile (Italie)	89