

ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XIX 1993

Fascicule 1/2

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 Paléocécologie (Case 461)
Avenue escadrille Normandie-Niemen
F 13397 MARSEILLE Cedex 20
Fax : 91 28 86 68

Directeur de la publication

P. QUEZEL

Editor

Secrétaire général

H. BRISSE

Co-editor

Comité de rédaction

L. BIGOT, R. LOISEL, N. POINSOT-BALAGUER, L. TESSIER

Editorial board

Trésorier

J.-L. de BEAULIEU

Treasurer

Equipe technique

C. GABOURIAUT, C. GOEURY

Technical board

COMITE DE LECTURE

AKMAN, Y., Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu, Ankara, Turquie.
AUSSENAC, G., INRA, CNRF, Unité de Recherches en Bioclimatologie Forestière, Champenoux, F 54280 Seichamps.
BARBAULT, R., ENS, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris Cedex 05.
BARBERO, M., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne (Case 461), Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
BIROT, Y., INRA, Département des Recherches Forestières, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
BONIN, G., UAM I, Laboratoire de Biosystématique, Faculté de Saint Jérôme, F 13397 Marseille Cedex 13.
BOTTEMA, S., Biologisch-Archaeologisch Institut, Rijksuniversiteit Groningen, Poststraat 6, NL-9712, Groningen, Pays-bas.
BOUDOURESQUE, C.-F., UAM II, Faculté des Sciences de Luminy, LBMEB, (Case 901), F 13288 Marseille Cedex 9.
BOUVAREL, P., Thibompré, F 88480 Saint Rémy.
CATARINO, F.M., Museu, Laboratorio e Jardim Botanico, Faculdade de Ciencias, rua da Escola Politecnica, P 1294 Lisboa Cedex.
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.
DJEBAÏLI, S., Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumedienne, INA, BP 9, Dar el-Beida, Alger, Algérie.
DODD, R.S., University of California, Forest Products Laboratory Richmond, Berkeley, CA-94804, Etats Unis d'Amérique.
Du MERLE, P., INRA, Station de Zoologie Forestière, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
GHABBOUR, S., Institut of African Research and Studies, Department of Natural Resources, Cairo University, Giza, Egypte.
GIUDICELLI, J., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire d'Ecologie Animale, Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
GONZALEZ-BERNALDEZ, F., Universita Autonomia de Madrid, Facultad de Ciencias, Catedra de Ecologia, Ciudad Universitaria de Canto Blanco, 28049 Madrid, Espagne.
LAMOTTE, M., ENS, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris 05.
LEFEUVRE, J.-C., MNHN, Laboratoire de l'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, 57 rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 13.

LEMEE, G., 6 Avenue Garennière, F 94260 Fresnes.
LOWE, J.J., Royal Holloway and Bedford New College, Department of Geography, Egham, Surrey TW20 0EX, Royaume Uni.
LUMARET, R., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
MARGARIS, N.S., University of the Aegean, Department of Environmental Studies, 17 Karadotni str., 81100 Mytilène, Grèce.
M'HIRIT, O., Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols, Division de Recherches et d'Expérimentations Forestières, Charia Omar ibn El-Khattab, BP 763, Rabat (Agdal), Maroc.
MUNAUT, A.V., Université Catholique de Louvain, Laboratoire de Palynologie et Dendrochronologie, 4 Place Croix-du-Sud, B 1348 Louvain-la-Neuve.
NAHAL, I., Université d'Alep, Faculté d'Agronomie, Laboratoire de Botanique, Alep, Syrie.
OECHEL, W., San Diego State University, Colleges of Sciences, Department of Biology, San Diego, CA 92182-0057, Etats Unis d'Amérique.
OZENDA, P., Université Joseph Fourier, Laboratoires d'Ecologie Végétale, BP 53 X, F 38041 Grenoble Cedex.
PEDROTTI, F., Università degli Studi di Camerino, Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Via Pontoni 5, I 62032 Camerino.
PIUSSI, P., Università degli Studi di Firenze, Istituto di Selvicoltura, Via S. Bonaventura 13, I 50145 Firenze.
PONS, A., UAM III, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie (Case 451), F 13397 Marseille Cedex 13.
RASMONT, P., Université de Mons, Laboratoire de Zoologie, Avenue Maistriau, B 7000 Mons.
RIOUX, J.-A., Université de Montpellier, Faculté de Médecine, Laboratoire d'Ecologie Médicale et Pathologie Parasitaire, 163 rue Auguste Broussonet, F 34000 Montpellier.
RIVAS-MARTINEZ, S., Universidad Complutense, Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Madrid 3, Espagne.
ROMANE, F., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
RUNDEL, P.W., University of California, Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences, 900 Veteran Avenue, Los Angeles, CA 90024-1786, Etats Unis d'Amérique.
SPECHT, R.L., The University of Queensland, Botany Department, St Lucia, Queensland 4072, Australie.
TERRADAS, J., Universitat Autonomia de Barcelona, Centre de Recerca Ecologica i Aplicacions Forestals, 08193 Bellaterra (Barcelona), Espagne.
TAYLOR, H.C., Botanical Research Unit, PO Box 471, 76000 Stellenbosch, République Sud-Africaine.
VAN DEN MAAREL, E., Växtekniska 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
Abonnement 1993 (Tome XIX)	

La collection complète, incluant les tomes XV et XVI, est facturée 1.500 FF.

Tous les fascicules d'*Ecologia Mediterranea* sont disponibles. Les numéros antérieurs à 1989 sont facturés forfaitairement 200 FF par année. Les commandes doivent être adressées au Trésorier de la revue, accompagnées du paiement par chèque ou mandat libellé au nom du :

Régisseur d'avances de l'U.D.E.S.A.M.

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

Las comunidades valencianas de la alianza *Bartramio strictae-Polypodium serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 (*Asplenietea, Anomodonto-Polypodietalia*)

Les communautés valenciennes de l'alliance *Bartramio strictae-Polypodium serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 (*Asplenietea, Anomodonto-Polypodietalia*)

Valencian plant communities of *Bartramio strictae-Polypodium serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 (*Asplenietea, Anomodonto-Polypodietalia*)

Manuel B. CRESPO *

RESUMEN

Se realiza una revisión de las asociaciones de la alianza *Bartramio-Polypodium serrulati* existentes en las montañas valencianas : *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae*, *Minuartietum valentinae*, *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati* y *Pterogonio gracilis-Polypodietum vulgare*. Para todas ellas se aportan nuevos datos sobre su ecología y corología. En los aspectos sintaxonómico y nomenclatural, se ofrece una interpretación diferente de la *Minuartietum*, se corrige el nombre *Arenario-Polypodietum*, y finalmente se realiza la ordenación de las asociaciones consideradas en dos nuevas subalianzas : *Sedo-Polypodiunion serrulati* y *Pterogonio-Polypodiunion vulgare*.

PALABRAS CLAVE : vegetación rupícola calcífuga, ecología, E de España, fitogeografía, sintaxonomía

ABSTRACT

A revision of the calcifuge, saxicolous plant associations belonging to *Bartramio-Polypodium serrulati* in the Valencian mountains (eastern Spain) is realized : *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae*, *Minuartietum valentinae*, *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati* and *Pterogonio gracilis-Polypodietum vulgare*. On one hand, new data on the ecology and chorology of each syntaxon are reported. On the other, the syntaxonomic position of *Minuartietum* is reconsidered, the name *Arenario-Polypodietum* is corrected, and two new sub-alliances are also proposed : *Sedo-Polypodiunion serrulati* and *Pterogonio-Polypodiunion vulgare*.

KEYWORDS : Saxicole calcifuge vegetation, ecology, eastern Spain, phytogeography, syntaxonomy

RESUME

Les associations calcifuges de l'alliance *Bartramio-Polypodium serrulati* des montagnes de la Communauté de Valence (E de l'Espagne) ont été étudiées : *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae*, *Minuartietum valentinae*, *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati* et *Pterogonio gracilis-Polypodietum vulgare*. Dans le présent travail, sont apportées de nouvelles informations sur leur écologie et chorologie. En ce qui concerne les aspects syntaxonomique et nomenclatural, l'Auteur interprète différemment le *Minuartietum*, corrige le nom *Arenario-Polypodietum*, et finalement répartit les associations dans deux nouvelles sous-alliances : le *Sedo-Polypodiunion serrulati* et le *Pterogonio-Polypodiunion vulgare*.

MOTS-CLES : végétation saxicole calcifuge, écologie, E de l'Espagne, phytogéographie, syntaxonomie

* Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales (Botánica). Universidad de Alicante. Apartado 99. E-03080 Alicante, España. FAX 34-6-5903464

INTRODUCCIÓN

La vegetación rupícola silícicola de las montañas valencianas se reparte en tres alianzas. Por un lado, las comunidades comofíticas esciófilas se incluyen en los *Bartramio strictae-Polypodium serrulati*, mientras que las fisurícolas heliófilas se encuadran mayoritariamente en los *Phagnalo-Cheilanthon maderensis* Loisel 1970, *corr.* Pérez-Carro *et al.* 1989 (*Cheilanthes marantae-maderensis* Sáenz & Rivas-Martínez 1979); aunque también aparece puntualmente representada la alianza de óptimo iberoatlántico *Cheilanthon hispanicae* Rivas Goday 1955 (MATEO & CRESPO, 1989).

La alianza *Bartramio-Polypodium serrulati*, objeto del presente estudio, fue propuesta por Bolòs & Vives (*in* BOLÒS, 1957 : 533) para englobar las comunidades calcífugas del orden *Anomodonto viticulosi-Polypodietales serrulati*, que también daban a conocer en dicha publicación. Dicho orden puede situarse en el seno de la clase *Asplenietea* e incluye, siguiendo el espíritu de sus descriptores, la «vegetación en gran parte pterido-briófitica, que coloniza las fisuras anchas y reviste la superficie de las rocas sombrías; a veces cubre también los taludes de arcilla compacta y aun la base de los troncos de árbol».

Con todo ello, se consideraban característicos de la alianza : *Bartramia stricta*, *Funaria dentata*, *Anogramma leptophylla*, *Pterogonium gracile*, *Reboulia hemisphaerica*, *Sedum cepaea*, *Selaginella denticulata* y *Targionia hypophylla*.

En el territorio valenciano se han reconocido dentro de esta alianza generalmente sólo dos asociaciones, más o menos fragmentariamente constituidas (BOLÒS, 1967 : 17) : *Selaginello-Anogrammetum* y *Sedo-Polypodietum serrulati*, a las que recientemente se añadía la descrita por MATEO (1984 : 159) de las áreas silícicas maestracenses de la provincia de Valencia, con el nombre de *Pterogonio gracilis-Polypodietum vulgaris*. Además, se han ofrecido algunos datos sobre briófitos propios de estas comunidades (PUCHE & MATEO, 1982 ; PUCHE *et al.*, 1987), que resultan de interés para una mejor interpretación de la vegetación de *Bartramio-Polypodium*.

No obstante, estudios recientes sobre la vegetación silícicola de las sierras litorales valencianas y castellonenses han revelado datos que permiten realizar un enfoque sensiblemente diferente de la alianza *Bartramio-Polypodium*, tal y como aquí se propone.

MATERIAL Y MÉTODOS

Para la nomenclatura de los sintáxones se siguen las normas del Código de Nomenclatura Fitosociológica (C.N.F.), en su versión española (IZCO & ARCO-AGUILAR, 1988).

Los inventarios de la vegetación se han realizado siguiendo la metodología clásica sigmatista, sintetizada por GEHU & RIVAS-MARTÍNEZ (1981).

Los aspectos corológicos y bioclimáticos se presentan de acuerdo a las directrices de RIVAS-MARTÍNEZ (1987). Más información sobre éstas y otras características del territorio estudiado pueden encontrarse en STÜBING *et al.* (1989).

Las autorías de los táxones corresponden a las indicadas en MATEO & CRESPO (1990) y SALVO (1990) para los vasculares, en CASAS *et al.* (1985) para los briófitos, y en CLAUZADE & ROUX (1985) para los líquenes.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Sintáxones considerados :

Atendiendo a la información que sobre la alianza *Bartramio-Polypodium* ha podido obtenerse en las montañas silícicas valencianas, aquí se considera que deben incluirse en ella las siguientes cuatro asociaciones :

1.- *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae* Molinier 1937, *nom. mut.*

Holotypus : *Selaginello denticulatae-Grammitetum leptophyllae* Molinier 1937, *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon* 21 : 32.

SINESTRUCTURA Y SINECOLOGÍA : Comunidad dominada, generalmente, por *Selaginella denticulata*, a la que suele acompañar *Anogramma leptophylla* y algunos briófitos y líquenes (*Targionia hypophylla*, *Reboulia hemisphaerica*, *Bartramia stricta*, *Cladonia furcata*, etc.). Se instala sobre taludes arcillosos compactados, silícicos o muy pobres en bases, en áreas particularmente protegidas y húmedas; principalmente en zonas con escorrentía o con notable criptoprecipitación por rocío. Bioclimáticamente se presenta en los pisos termo y mesomediterráneo inferior, bajo ombroclima dominante subhúmedo (aunque microclimáticamente húmedo).

SINCOROLOGÍA : Se trata de un sintaxon de

amplia distribución mediterráneo-noroccidental. En las montañas valencianas aparece esporádicamente en algunos puntos especialmente húmedos de los rodénos de la Sierra de Espadán (sur de Castellón) y de las áreas descarbonatadas de las sierras del norte de Alicante (Bernia, Montgó, etc), donde ya es muy rara. Mapa 1.

VARIABILIDAD : BOLÒS (1962 : 92 ; 1967 : 17) reconoce dos subasociaciones, de las que aquí únicamente se considera una de ellas (Tabla 1) :

subass. asplenio-anogrammetosum O. Bolòs 1962 : la típica, propia de sustratos silíceos y con *Anogramma leptophylla*, *Bartramia stricta*, *Asplenium onopteris*, *Ceterach officinarum*, etc.; aunque en el área considerada falta *Asplenium billotii*, que sí aparece en Cataluña. Ha sido identificada en unos pocos puntos de Espadán y Bernia.

Respecto a las comunidades del Montgó (Denia, Alicante) y de otras áreas setabenses y diánicas próximas, que BOLÒS (1967 : 17) refiere a la subass. *trichostometosum crispi* O. Bolòs 1962, cabe indicar que son muy pobres en elementos propios de la alianza (faltan *Anogramma*, *Bartramia*, etc.). Por ello, según MATEO (en prensa) podrían estar más directamente relacionadas con los pastizales vivaces de los *Phlomidio-Brachypodium retusi* (Rivas-Martínez 1978) G. Mateo 1983 o incluso de los *Astragalo-Poion bulbosae* Rivas Goday et Ladero 1970, nom. inv. (ass. *Leontodonto tuberosi-Ranunculetum bullati* G. Mateo, inéd.).

2.- *Minuartietum valentinae* O. Bolòs 1975
= Comunidad de *Minuartia pau* Rivas Goday & Borja 1961, *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 19 : 149-150, cuadro 26.

Holotypus : *Minuartietum valentinae* O. Bolòs 1975, *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32(2) : 477, inv. 1.

SINESTRUCTURA Y SINECOLOGÍA : Comunidad dominada por el bello endemismo valenciano *Minuartia valentina*, al que ocasionalmente acompaña *Polypodium cambricum* subsp. *serrulatum* y algunos táxones rupícolas o subrupícolas como *Hieracium compositum*, *Centaurea pau*, *Silene mellifera*, *Leucanthemopsis pallida* subsp. *virescens*, *Sedum dasyphyllum*, *Biscutella calduchii*, *Leucanthemum maestracense*, etc. Ecológicamente se sitúa en pedregales estabilizados de areniscas rojas (rodénos) o cuarcitas, y en taludes pedregosos húmedos,

desde el piso mesomediterráneo medio hasta prácticamente el supramediterráneo (600-1000 m), aunque puede alcanzar empobrecida el termomediterráneo (400 m) en las zonas septentrionales de su área de distribución, y constantemente bajo ombroclima subhúmedo.

SINCOROLOGÍA : Atendiendo a los datos de que se dispone actualmente (MATEO & AGUILELLA, 1990 : 74), su distribución se limita a las áreas espadánicas del sector Valenciano-Tarraconense (Sierras de Espadán, Calderona y Desierto de las Palmas), donde coloniza los rodénos de las áreas interiores más frescas y elevadas. Mapa 1.

VARIABILIDAD : Se presenta bastante homogénea en toda su área de distribución, donde además de *Minuartia valentina* actúan territorialmente como táxones diferenciales los endemismos espadánicos septentrionales *Helianthemum origanifolium* subsp. *molle* y *Centaurea pau* (Tabla 2). No obstante, en las zonas meridionales, donde la asociación aparece finícola y restringida a enclaves especialmente protegidos, se empobrece paulatinamente y deja paso gradualmente a la asociación que a continuación se estudia.

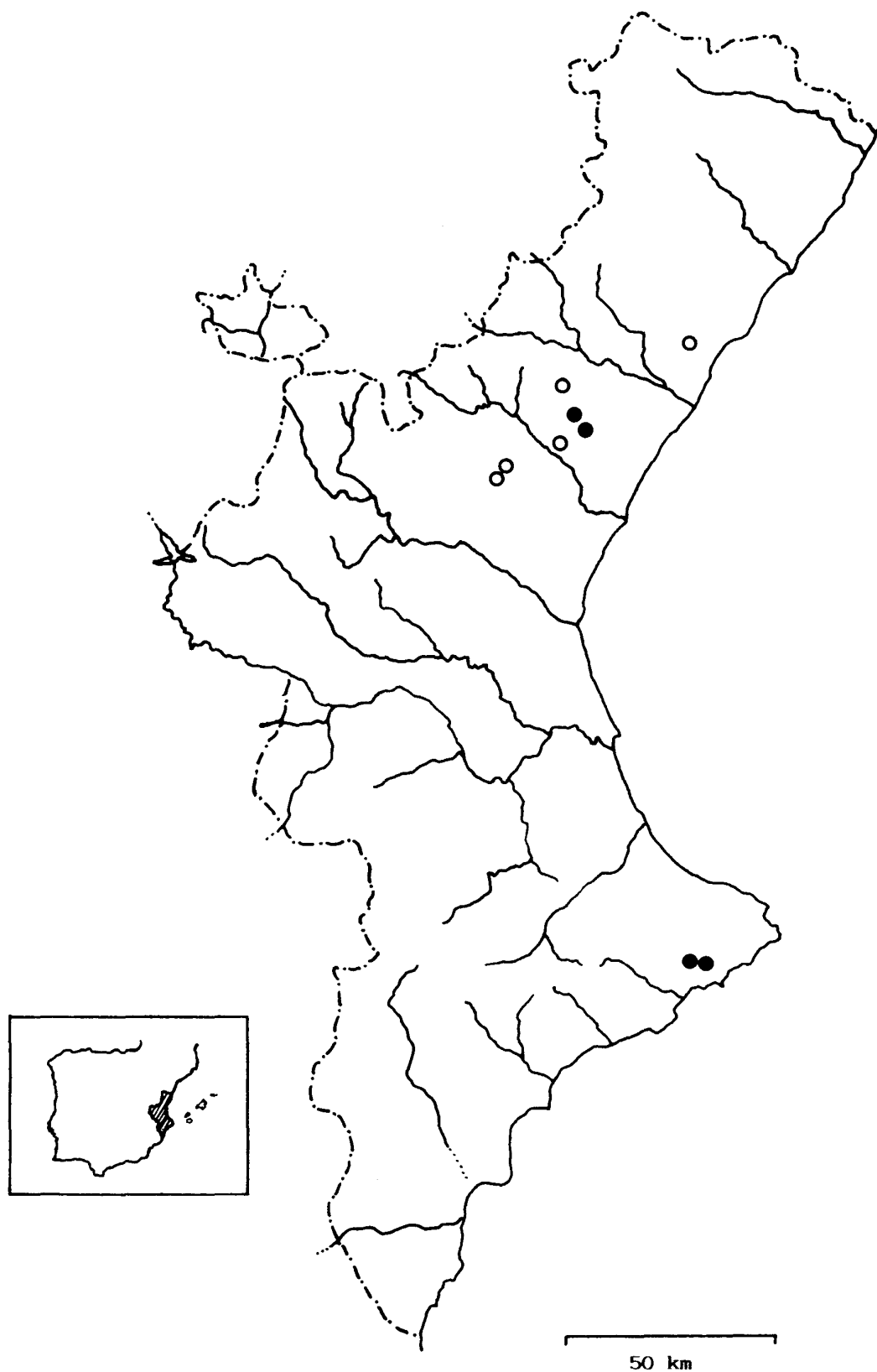
DISCUSIÓN SINTAXONÓMICA : La asociación *Minuartietum valentinae* fue inicialmente descrita de la Sierra de Espadán (BOLÒS, 1975 : 477) y situada en la alianza *Polypodium serrulati* («*Homalothecio-Polypodium*»), que agrupa las comunidades calcícolas del orden. Según nuestras observaciones, las poblaciones de *Minuartia valentina* ocupan en todos los casos áreas rocosas o pedregosas silíceas, lo cual concuerda con lo expuesto por FAVARGER & MONTSERRAT (1990 : 242). Es por ello que su encuadre sintaxonómico debería realizarse en la presente alianza, como ya poníamos de manifiesto (CRESPO & MATEO, 1988 : 96). Por otra parte, a esta asociación cabe sinonimizar la comunidad de *Minuartia pau* mencionada por RIVAS GODAY & BORJA (1961 : 149-150), de la castellonense Sierra de Espadán.

3.- *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati* M. B. Crespo 1989, corr.

- *Arenario intricatae-Polypodietum cambrici* M. B. Crespo 1989, *Contrib. Estud. Fl. Fitosoc. Fitogeogr. Serra Calderona* : 317, Tabl. 6, *holotypus* inv. 4. [basiòn.]

- *Sedo-Polypodietum serrulati auct., non* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957

Holotypus : loc. cit.



Mapa 1.- Localidades estudiadas de las asociaciones *Selaginello-Anogrammetum leptophyllae* (●) y *Minuartietum valentinae* (○) en la Comunidad Valenciana (Este de España).

SINESTRUCTURA Y SINECOLOGÍA : Comunidad eminentemente brio-pteridofítica, dominada por *Polypodium cambricum* subsp. *serrulatum*, al que acompañan numerosos briófitos característicos de las unidades superiores (*Lejeunea cavifolia*, *Targionia hypophylla*, *Reboulia hemisphaerica*, *Radula complanata*, *Lophocolea bidentata*, *Bartramia stricta*, *Pterogonium gracile*, etc.), líquenes (*Cladonia rangiformis*, *C. pyxidata*, *Peltigera canina*, etc.) y espermatófitos, entre los cuales destacan por su abundancia y constancia *Arenaria montana* subsp. *intricata*, *Biscutella calduchii*, *Centaurea saguntina* y *Sedum dasyphyllum*. De óptimo invernal-primaveral, se sitúa sobre rellanos de los rodénos umbrosos (generalmente orientados al norte), bajo ombroclima seco a subhúmedo y dentro de los pisos termo- y mesomediterráneo (generalmente entre 50-600 m de altitud, aunque alcanza los 1000 m en el extremo sudoccidental de su área). Prefiere litosuelos de textura ligeramente arenosa y con pH débilmente ácido (constantemente con ausencia de carbonatos).

SINCOROLOGÍA : Su óptimo se presenta en las sierras espadánicas silíceas del sector Valenciano-Tarraconense (Calderona, La Rodana de Villamarchante y Espadán), donde se presenta en las áreas litorales térmicas y poco elevadas. No obstante, penetra bastante empobrecida hasta las zonas con termoclima mesomediterráneo medio en contacto con el sector Maestracense; concretamente los rodénos de Andilla, al noroeste de la provincia de Valencia (AGUILELLA, 1985 : 484). Mapa 2.

VARIABILIDAD : El estudio de este sintaxon en toda su área potencial nos permite reconocer aquí dos variantes con carácter territorial (Tabla 3) :

- vte. de *Arenaria intricata* (invs. 1-5) : La típica, propia de las áreas meridionales más secas del área de distribución general de la asociación (Sierra Calderona, la Rodana de Villamarchante y rodénos de Andilla). Queda bien caracterizada fundamentalmente por la presencia abundante de *A. montana* subsp. *intricata*, *Centaurea saguntina* y *Helianthemum origanifolium* subsp. *glabratum*, taxon este último de elevado valor diagnóstico que permite reconocer a la asociación ya finícola en Andilla.

- vte. de *Helianthemum molle* M. B. Crespo nov. (invs. 6-9; *holotypus* inv. 6) : En las áreas subhúmedas septentrionales de su área de distribución (Sierra de Espadán), la asociación se enriquece con los bellos endemismos espadánicos *Helianthemum origanifolium* subsp. *molle* y *Centaurea paui*, lo que permite reconocer la presente variante, que constituye el tránsito

entre ésta y la *Minuartietum*.

DISCUSIÓN SINTAXONÓMICA : Como ya expusimos en la descripción de la asociación (CRESPO, 1989 : 317), esta comunidad representa la vicariante meridional valenciano-tarraconense de la *Sedo cepaeae*-*Polypodietum serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 de las montañas silíceas litorales catalanas (sector Vallesano-Empordanés y áreas tarraconenses septentrionales del Valenciano-Tarraconense), con la que frecuentemente ha sido identificada. La asociación valenciana se reconoce fácilmente por la ausencia de táxones propios de aquélla (*Sedum cepaea*, *S. telephium* subsp. *maximum*, *S. hirsutum*, *Narcissus poeticus*, etc.) y por la presencia de plantas de gran valor territorial como la mencionada *Arenaria montana* subsp. *intricata*, *Biscutella calduchii*, *Dianthus multiaffinis*, *Helianthemum origanifolium* (s.l.) y *Centaurea saguntina*. Por otra parte, cabe mencionar que *A. montana* subsp. *intricata* actúa también como diferencial frente a la *Minuartietum valentinae*, puesto que actúa a modo de vicariante de *Minuartia valentina* en las áreas silíceas más térmicas del sector Valenciano-Tarraconense. Finalmente, la corrección del nombre original de la asociación se propone aquí tomando como base la propuesta de PICHISERMOLLI (1986 : 49), según la cual las poblaciones litorales iberolevantinas de polipodios deben referirse al taxon *Polypodium cambricum* subsp. *serrulatum* (F. W. Schultz ex Arcangeli) Pichi-Sermolli.

4.- *Pterogonio gracilis*-*Polypodietum vulgaris* G. Mateo 1984

Holotypus : *Pterogonio gracilis*-*Polypodietum vulgaris* G. Mateo, 1984, *Monografías ICONA* 31 : 159. Cuadro 30; inv. 349.

SINESTRUCTURA Y SINECOLOGÍA : Comunidad fisonómicamente semejante a la *Arenario-Polypodietum serrulati*, pero en este caso dominada por *Polypodium vulgare* y *Asplenium adiantum-nigrum*, a los que acompañan numerosas especies características de unidades superiores (*Bartramia stricta*, *Pterogonium gracilis*, *Lejeunea cavifolia*, *Frullania tamarisci*, *Porella platyphylla*, *Metzgeria furcata*, *Barbilophozia barbata* o *Antitrichia curtipendula*) y líquenes foliosos muscícolas (*Peltigera canina*, *Lobaria pulmonaria*, etc.). Como espermatófitos más característicos pueden mencionarse *Biscutella atropurpurea*, *Hieracium amplexicaule*, *Sedum brevifolium*, etc. Su óptimo es primaveral y ocupa rellanos terrosos de los rodénos y

conglomerados triásicos localizados en umbrías supramediterráneas subhúmedas (1000-1500 m), de carácter marcadamente continental. Prefiere litosuelos de naturaleza arenosa y pH notablemente ácido.

SINCOROLOGÍA : Asociación con óptimo corológico en los sectores Maestracense y Celtibérico-Alcarreño. En la Comunidad Valenciana sólo se conoce de las áreas más interiores de la provincia de Valencia colindantes con la de Cuenca, desde donde alcanza fragmentaria las áreas más continentales y elevadas del sudoeste de la provincia de Castellón (AGUILELLA, 1985 : 484). Mapa 2.

VARIABILIDAD : Reconocemos dos variantes con carácter territorial (Tabla 4) :

- vte. de *Biscutella atropurpurea* (invs. 1-4) : La típica, con distribución óptima celtibérico-alcarreña y con penetraciones maestracenses. En la Comunidad Valenciana se presenta en las sierras interiores colindantes con Cuenca (S^a de Mira, Talayuelas, etc.) y Teruel (S^a del Toro). Queda bien caracterizada por la presencia de *Biscutella atropurpurea*, taxon de elevado valor diagnóstico.

- vte. de *Biscutella calduchii* M. B. Crespo *nov.* (*holotypus* inv. 5) : Corresponde a la variante más meridional de la asociación, que se localiza finícola y empobrecida en los rodénos culminales supramediterráneos de la Sierra de Pina (sudoeste de la provincia de Castellón), donde confluyen los sectores Maestracense y Valenciano-Tarraconense. Florísticamente se caracteriza por la presencia abundante de *Biscutella calduchii* y *Centaurea x sanctae-barbarae*, y matiza el tránsito hacia otras asociaciones vicariantes de carácter más litoral y termófilo.

SINTAXONOMÍA : Esta asociación parece presentar ciertas relaciones con la *Sedo maximi-Polypodietum vulgaris*, descrita por BOLÒS & MASALLES (1983) de las áreas montanas del pirineo oriental e incluida en los *Hypnocupressiformis-Polypodium vulgaris* Jurko & Peciar 1963, alianza que reúne la vegetación comofítica silicícola eurosiberiana. No obstante, por razones florísticas y corológicas, consideramos como ya hiciera MATEO (1984 : 159), que el sintaxon aquí tratado puede relacionarse más directamente con la alianza mediterránea *Bartramio-Polypodium*; aunque, evidentemente, resulta un tanto desviante en su seno. Ello viene apoyado, además, por el hecho de que en el área de la asociación, las comunidades heliófilas silicícolas se incluyen todavía en la alianza mediterránea *Phagnalo-Cheilanthon maderensis*

Discusión sintaxonómica :

Pese a que las comunidades comofíticas de *Anomodonto-Polypodietalia* presentan una personalidad propia dentro del conjunto de la vegetación rupestre, de acuerdo con DÍAZ GONZÁLEZ (inéd.) consideramos más apropiado reunir toda la vegetación rupícola en una única clase : *Asplenietea trichomanis* (incl. *Parietarietea*, *Phagnalo-Rumicetea* y *Anogrammo-Polypodietea*).

Respecto a la nomenclatura de los sintáxones inicialmente descritos por BOLÒS & VIVES (loc. cit.) cabe mencionar que, atendiendo al artículo 44 del C.N.F., no es posible la utilización del epíteto *Polypodium serratum* (Willd.) A. Kerner, puesto que resulta ilegítimo (BADRE & DESCHATRES, 1979 : 439 ; MUÑOZ GARMENDIA in CASTROVIEJO *et al.*, 1986 : 41). Por ello, dichos sintáxones tendrán que nombrarse con la desinencia *serrulati*, de acuerdo con la modificación propuesta por BOLÒS (1967 : 17).

El estudio de las comunidades incluíbles en los *Bartramio-Polypodium* (Tabla 5) revela la existencia de dos grandes grupos de asociaciones florísticas y ecológicamente distintas, que permiten distinguir dos unidades con el rango de subalianza :

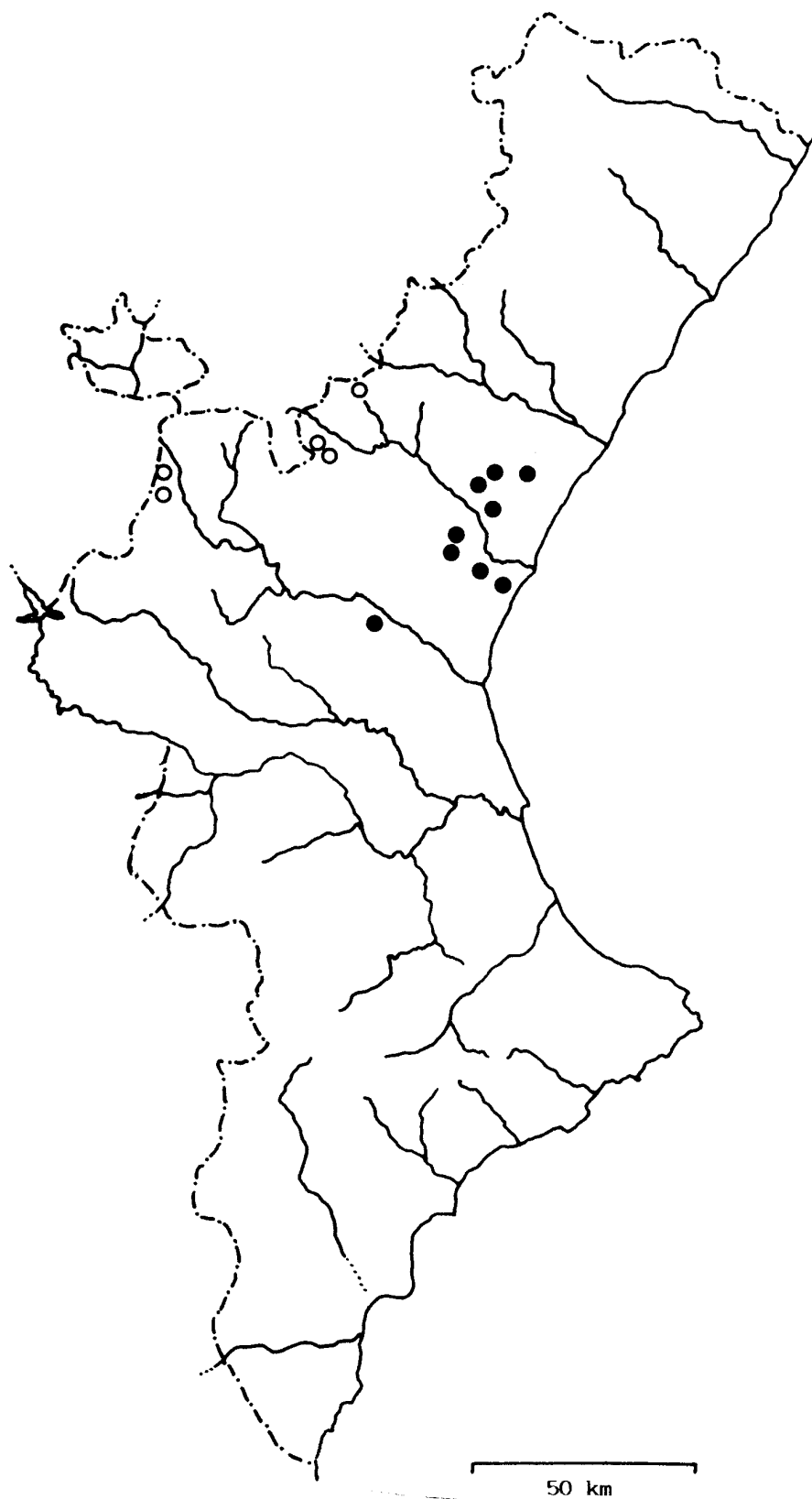
Suball. *Sedo cepaeae-Polypodienion serrulati* M. B. Crespo *nov.*

Holotypus : *Sedo cepaeae-Polypodietum serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957, *Collect. Bot. (Barcelona)* 5(2) : 533. [*serrati*].

Táxones característicos y diferenciales : *Arisarum simorrhinum* (terr.), *Exormotheca pustulosa*, *Galium maritimum* (terr.), *Minuartia valentina* (dif.), *Narcissus poeticus*, *Sedum cepaeae*, *Selaginella denticulata*, *Targionia hypophylla* (dif.), *Centaurea paui* (terr.), *C. saguntina* (terr.), *Biscutella calduchii* (terr.), etc.

Diagnosis : Comunidades comofíticas, esciófilas y calcífugas de carácter litoral-termófilo, con óptimo en las áreas costeras iberolevantineas de la provincia corológica Catalano-Valenciano-Provenzal; aunque también presente en la provincia Balear y en las áreas iberoatlánticas meridionales con influencia marina del sudoeste de la Península Ibérica (DÍAZ GONZÁLEZ, inéd.). Incluye, en esencia, el espíritu de los *Bartramio-Polypodium*, en sentido estricto.

Sintáxones incluídos : Se considera que esta subalianza incluye a las asociaciones *Sedo cepaeae-Polypodietum serrulati* (óptimo en el sector Vallesano-Empordanés), *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae*, *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati*,



Mapa 2.- Localidades estudiadas de las asociaciones *Arenario-Polypodietum serrulati* (●) y *Pterogonio-Polypodietum vulgaris* (o) en la Comunidad Valenciana (Este de España).

Minuartietum valentinae y *Narcisso poetici-Arisaretum simorrhini* (óptimo en el sector Vallesano-Empordanés).

Suball. *Pterogonio gracilis*-*Polypodienion vulgaris* M. B. Crespo *nov.*

Holotypus : *Pterogonio gracilis*-*Polypodietum vulgaris* G. Mateo 1984, *Monografías ICONA* 31 : 159. Tabla 30 ; inv. 349.

Táxones característicos y diferenciales : *Antitrichia curtipendula*, *Asplenium adiantum-nigrum* (terr.), *Biscutella atropurpurea* (dif.), *Exorhiza bullosa*, *Hieracium amplexicaule* (terr.), *Polypodium vulgare* (terr.), *Sedum brevifolium* (dif.), etc.

Diagnosis : Comunidades comofíticas, esciófilas y calcífugas de carácter continental, con óptimo en las áreas mastracenses y celtibérico-alcarreñas de la provincia corológica Castellano-Maestrazgo-Manchega. Puede considerarse como las últimas irradiaciones de los *Bartramio-Polypodium* en las áreas continentales del interior de la Península Ibérica. Se diferencia bien de la subalianza típica por la ausencia de elementos termófilos y la entrada de táxones propios de ambientes más fríos, algunos de ellos compartidos con otros sintáxones de *Asplenietea*. Aunque resulta un tanto desviante en el contexto de la alianza, no consideramos apropiado, según los datos disponibles, otorgarle un nivel sintaxonómico más elevado.

Sintáxones incluidos : Hasta el momento únicamente incluye la asociación tipo *Pterogonio-Polypodietum vulgaris*.

CONCLUSIONES

Atendiendo a las peculiaridades florísticas y biogeográficas de las asociaciones dominadas por comófitos calcífugos y esciófilos (alianza *Bartramio-Polypodium serrulati*), en la

Comunidad Valenciana pueden diferenciarse dos grupos de sintáxones bien caracterizados, que aquí se proponen con el rango de subalianza. Por un lado, las asociaciones propias de áreas litorales de escasa altitud, donde abundan táxones de carácter termófilo, se corresponden con el espíritu original de la alianza *Bartramio-Polypodium*, por lo que se incluyen en la subalianza tipo (*Sedo-Polypodienion serrulati*); por otro, las comunidades propias de áreas más continentales y elevadas, donde faltan los táxones termófilos, pueden reconocerse como una nueva subalianza *Pterogonio-Polypodienion vulgaris*, que representa la penetración finícola de la alianza en territorios mediterráneo-iberolevanticos más interiores.

Finalmente, resulta interesante destacar el valor intrínseco de este tipo de comunidades, que acogen numerosos endemismos de área de distribución reducida (en su mayoría diferenciales territoriales de las asociaciones y subalianzas) o táxones con área disyunta, que merecen cierto grado de protección.

APENDICE FLORÍSTICO

Seguidamente se indican las correspondencias entre las abreviaturas incluidas en las tablas y los táxones subespecíficos a los que corresponden.

Antirrhinum litigiosum = *A. barrelieri* subsp. *litigiosum*
Arenaria intricata = *A. montana* subsp. *intricata*
Asperula scabra = *A. aristata* subsp. *scabra*
Asplenium quadrivalens = *A. trichomanes* subsp. *quadrivalens*
Helianthemum molle = *H. organifolium* subsp. *molle*
Helianthemum glabratum = *H. organifolium* subsp. *glabratum*
Leucanthemopsis virescens = *L. pallida* subsp. *virescens*
Polypodium serrulatum = *P. cambricum* subsp. *serrulatum*
Rubia longifolia = *R. peregrina* subsp. *longifolia*
Sedum maximum = *S. telephium* subsp. *maximum*

ESQUEMA SINTAXONÓMICO

Cl. *Asplenietea trichomanis* Br.-Bl. in Meier & Br.-Bl. 1934

Ord. *Anomodonto-Polypodietalia serrulati* O. Bolòs & Vives 1957

All. *Bartramio-Polypodium serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957

Suball. *Sedo cepaeae-Polypodienion serrulati* M. B. Crespo *nov.*

Ass. *Sedo cepaeae-Polypodietum serrulati* O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957

Ass. *Selaginello denticulatae-Anogrammetum leptophyllae* Molinier 1937, *nom. mut.*

Ass. *Narcisso poetici-Arisaretum simorrhini* O. Bolòs 1962

Ass. *Minuartietum valentinae* O. Bolòs 1975

Ass. *Arenario intricatae-Polypodietum serrulati* M. B. Crespo 1989, *corr.*

Suball. *Pterogonio gracilis-Polypodienion vulgaris* M. B. Crespo *nov.*

Ass. *Pterogonio gracilis-Polypodietum vulgaris* G. Mateo 1984

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su sentimiento de gratitud al Prof. Dr. O. de Bolòs, del Institut Botànic de Barcelona, por sus orientaciones y por la valiosa información facilitada. Igualmente, a la Dra. M^a Felisa Puche, del Dpt. de Biología Vegetal (U. D. Botànica) de la Universitat de València, por su asesoramiento en la identificación y sus aclaraciones sobre cuestiones biogeográficas de diversos briófitos, y al Dr. Antonio de la Torre, del Dept. de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales (Botànica) de la Universidad de Alicante, por sus interesantes comentarios al manuscrito original.

BIBLIOGRAFÍA

- AGUILLELLA, A. (1985). Flora y vegetación de la Sierra del Toro y las Navas de Torrijas (estribaciones sudorientales del Macizo de Javalambre). Tesis Doctoral, inéd. Facultad de Biología. Universidad de Valencia.
- BOLÒS, O. (1957). De vegetatione valentina, I. Collect. Bot. (Barcelona) 5(2) : 527-596.
- BOLÒS, O. (1962). El paisaje vegetal barcelonés. Fac. Filos. Letr. Universidad de Barcelona.
- BOLÒS, O. (1967). Comunidades vegetales de las comarcas próximas al litoral situadas entre los ríos Llobregat y Segura. Mem. Real Acad. Ci. Art. Barcelona 38(1) : 3-280.
- BOLÒS, O. (1975). De vegetatione valentina, II. Anales Inst. Bot. Cavanilles 32 : 477-488. Madrid.
- BOLÒS, O., VIGO, J., MASALLES, R. M. & NINOT, J. M. (1990). Flora manual dels Països Catalans. Ed. Pòrtic. Barcelona.
- CASAS, C., BRUGUÉS, M. & CROS, R. M. (1985). Catàleg de les espècies de briòfits dels Països Catalans. In X. Llimona (Coord.), Història Natural dels Països Catalans. 4. Plantes inferiors, 528-533. Enciclopèdia Catalana. Barcelona.
- CASTROVIEJO, S., LAÍNIZ, M., LÓPEZ GONZÁLEZ, G., MONTSERRAT, P., MUÑOZ GARMENDIA, F., PAIVA, J. & VILLAR, L. (Eds.) (1986). Flora iberica. 1. Lycopodiaceae-Papaveraceae. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- CLAUZADE, G. & ROUX, C. (1985). Likenoj de Okcidenta Eŭropo. Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, Nouv. sèr. No. Special, 7. Royan.
- CRESPO, M. B. (1989). Contribución al estudio florístico, fitosociológico y fitogeográfico de la Serra Calderona (Valencia-Castellón). Publ. Univ. Valencia. Colección Tesis Doctorales n^o 055-4. Valencia.
- CRESPO, M. B. & MATEO, G. (1988). Aspectos fitogeográficos comparados entre las sierras de Espadán y la Calderona. In Carlos Pau Español (1857-1937), 87-99. Publ. Inst. Estud. Alto Palancia. Segorbe.
- DÍAZ GONZÁLEZ, T. E. (inéd.). Biogeografía y sintaxonomía de comunidades rupícolas (ensayo preliminar para una revisión de la clase *Asplenietea trichomanis* en la Península Ibérica, Baleares y Canarias. IX Jornadas Internacionales de Fitosociología, septiembre 1989. Alcalá de Henares.
- FAVARGER, C. & MONTSERRAT, P. (1990). *Minuartia* Loebl. ex L. In S. CASTROVIEJO *et al.* (Eds.), Flora iberica. 2. Platanaceae-Plumbaginaceae (partim). Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.
- GEHU, J. M. & RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1981). Notions fondamentales de Phytosociologie. In M. Dierschke (Ed.), Syntaxonomie, 5-33. J. Cramer. Vaduz.
- IZCO, J. & ARCO-AGUILAR, M. J. del (1988). Código de Nomenclatura Fitosociológica. Opusc. Bot. Pharm. Complutensis 4 : 5-74. Madrid.
- JURKO, A. & PECIAR, V. (1963). Pflanzengesellschaften an schattigen Felsen in den Westkarpaten. Vegetatio 11(4) : 199-209. Dordrecht.
- MATEO, G. (1984). Estudio sobre la flora y vegetación de las sierras de Mira y Talayuelas. Monogr. ICONA 31. Madrid.
- MATEO, G. (en prensa). Flora y vegetación de la Dehesa del Saler (Valencia). Monogr. Ajuntament de València. Valencia.
- MATEO, G. & AGUILLELLA, A. (1990). Aportación al conocimiento fitogeográfico de la Sierra de Espadán (Castellón). Folia Bot. Misc. 7 : 67-80. Barcelona.
- MATEO, G. & CRESPO, M. B. (1989). Comportamiento fitosociológico de las poblaciones iberolevantineas de *Cheilanthes hispanica* Mett. Anales Jard. Bot. Madrid 46(2) : 577-582.

- MATEO, G. & CRESPO, M. B. (1990). Claves para la flora valenciana. Del Cenia al Segura. Valencia.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G. (1977). Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia 31 : 313-512. Florencia.
- PUCHE, M. F., CASAÑ, A. & HERRERO-BORGOÑÓN, J. J. (1987). El género *Exormotheca* Mitt. (Hepaticophytina) en la Península Ibérica. Acta Bot. Malacitana 12 : 246-248. Málaga.
- PUCHE, M. F. & MATEO, G. (1982). Aportación al conocimiento de la brioflora valenciana : especies silicícolas. Collect. Bot. (Barcelona) 13(1) : 211-222.
- RIVAS GODAY, S. & BORJA, J. (1961). Vegetación y flórmula de las sierras de Gúdar y Javalambre. Anales Inst. Bot. Cavanilles 19. 550 pp. Madrid.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S. (1987). Memoria del Mapa de Series de Vegetación de España, escala 1 : 400000. ICONA, M^º Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid.
- STÜBING, G., PERIS, J. B. & COSTA, M. (1989). Los matorrales seriales termófilos valencianos. Phytocoenologia 17(1) : 1-69. Berlin-Stuttgart.
-

TABLA 1

Ass. *Selaginello-Anogrammetum leptophyllae*
Molinier 1937

Nº de orden	1	2	3	4	5
Altitud (m.s.n.m)	-	550	450	800	750
Area (m ²)	-	1	0.5	1	1
Cobertura (%)	-	95	90	90	95
Exposición (°)	-	40NE	30N	45N	45N
Fecha (mes/año)	-	3/87	4/89	3/91	3/91

Características de la asociación y las unidades superiores :

<i>Selaginella denticulata</i> (dif.)	3.3	4.5	4.4	3.4	4.5
<i>Targionia hypophylla</i>	.	2.3	1.2	1.2	1.2
<i>Anogramma leptophylla</i>	1.1	+2	+	1.2	.
<i>Reboulia hemisphaerica</i>	.	+	+	+	1.2
<i>Bartramia stricta</i>	.	1.2	1.2	.	.
<i>Polypodium serrulatum</i>	.	.	+2	.	+2
<i>Ceterach officinarum</i>	.	.	.	+	+
<i>Asplenium billotii</i> (dif.)	1.2	.	.	.	.

Compañeras :

<i>Asplenium onopteris</i>	.	+2	+	.	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	2.2	1.2	.	.
<i>Brachypodium retusum</i>	.	.	1.2	.	+2
<i>Anthoceros dichotomus</i>	3.3	.	.	.	.
<i>Tortella flavovirens</i>	2.3	.	.	.	.
<i>Funaria fascicularis</i>	1.2	.	.	.	.
<i>Fissidens taxifolius</i>	1.2	.	.	.	.
<i>Brachythecium rutabulum</i>	1.2	.	.	.	.
<i>Juncus capitatus</i>	1.1	.	.	.	.
<i>Polystichum setiferum</i>	.	+2	.	.	.
<i>Juncus bufonius</i>	+	.	.	.	.
<i>Riccia michelii</i>	+	.	.	.	.
<i>Cardamine hirsuta</i>	.	+	.	.	.
<i>Asterolinon linum-stellatum</i>	.	.	+	.	.
<i>Ophrys dyris</i>	.	.	.	+	.
<i>Neotinea maculata</i>	.	.	.	.	+

TABLA 2

Ass. *Minuartietum valentinae* O. Bolòs 1975

Nº de orden	1	2	3	4	5
Altitud (m.s.n.m)	650	700	700	900	650
Area (m ²)	-	1	1	1	2
Cobertura (%)	100	100	100	90	75
Exposición (°)	NE	25SW	25SW	70N	65N
Fecha (mes/año)	-	5/86	5/86	1/91	1/91

Características de la asociación y las unidades superiores :

<i>Minuartia valentina</i> (dif.)	5.5	5.5	5.5	4.5	3.4
<i>Galium maritimum</i>	+	+2	+	+	+
<i>Bartramia stricta</i>	.	2.2	1.2	1.1	1.2
<i>Biscutella calduchi</i>	.	+	+2	+	+2
<i>Sedum dasyphyllum</i>	.	.	1.1	1.2	+
<i>Asplenium onopteris</i>	.	+2	1.2	.	+
<i>Umbilicus rupestris</i>	.	.	+	+2	+2
<i>Polypodium serrulatum</i>	2.2	1.2	.	.	.
<i>Leucanthemum maes-tracense</i> (terr.)	.	+2	+2	.	.
<i>Helianthemum molle</i> (dif.)	.	+2	+2	.	.
<i>Asplenium quadrivalens</i>	+	.	.	+2	.
<i>Hieracium compositum</i> (terr.)	.	1.1	.	.	.
<i>Leucanthemopsis virescens</i> (terr.)	.	+2	.	.	.
<i>Reboulia hemisphaerica</i>	.	.	+2	.	.
<i>Dianthus multiaffinis</i>	.	.	.	+2	.
<i>Centaurea paui</i> (dif.)	.	+	.	.	.

Compañeras :

<i>Hypnum cupressiforme</i>	.	1.1	+2	+	.
<i>Brachypodium retusum</i>	.	.	+2	.	+2
<i>Hedera helix</i>	+	.	+	.	.
<i>Sedum sediforme</i>	+	.	.	.	+
<i>Silene mellifera</i>	.	+	.	+	.
<i>Frullania dilatata</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Geranium purpureum</i>	+	.	.	.	.
<i>Rubus ulmifolius</i>	+	.	.	.	.
<i>Peltigera canina</i>	.	+	.	.	.
<i>Cladonia rangiformis</i>	.	+	.	.	.
<i>Melica minuta</i>	.	.	.	.	+

Procedencia de los inventarios :

1. Iles d'Hyères (Francia). *Holotypus* (MOLINIER, 1937)
2. Bco. de la Caridad, Los Noguerals (Ahín, Cs), 30SYK2618.- 3. Los Organos de Benitandús (Alcudia de Veo, Cs), 30SYK2724.- 4. Subiendo al El Forat (S^a de Bernia, A), 30SYH5783.- 5. Cerca del anterior (S^a de Bernia, A), 30SYH5883.

Procedencia de los inventarios :

1. Sobre Almedíjar (Cs), 30SYK21. *Holotypus* (BOLÒS, 1975).- 2. Villamalur-Torralba del Pinar (Cs), 30SYK1928.- 3. Desierto de las Palmas (Benicasim, Cs), 31TBE4741.- 4. Penyes Altes (Serra, V), 30SYJ1900.- 5. Barranco de la Jara (Segorbe, Cs), 30SYK1800.

TABLA 3
Ass. Arenario intricatae-*Polypodietum serrulati* M. B. Crespo 1989, corr.

Nº de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altitud (m.s.n.m.)	500	500	370	370	300	360	500	400	300
Area (m²)	1	0.5	1	1	2	0.5	1	2	0.5
Cobertura (%)	80	70	80	70	90	80	70	75	80
Exposición (°)	40S	45S	45SE	30SW	80SE	80NW	90NW	90N	75NE
Fecha (mes/año)	4/86	2/86	2/86	4/86	10/90	1/91	1/91	3/91	3/91

Características de la asociación y la alianza :

<i>Polypodium serrulatum</i>	3.4	2.3	3.4	2.3	4.4	4.4	2.3	2.3	3.3
<i>Bartramia stricta</i>	.	2.2	1.2	+2	1.2	2.3	2.2	+2	+2
<i>Arenaria intricata</i> (dif.)	1.2	+2	1.2	+2	1.2	1.2	.	+2	1.2
<i>Targionia hypophylla</i>	2.3	1.2	1.3	.	2.2	+2	.	1.2	2.3
<i>Biscutella calduchi</i>	(+)	+	.	.	+2	+2	+2	+2	1.1
<i>Helianthemum glabratum</i> (dif.)	+2	+2	1.2	+	+2	.	.	.	.
<i>Radula complanata</i>	.	.	+	+	.	+	+2	1.2	.
<i>Galium maritimum</i>	.	+2	.	+2	.	+2	.	+	+2
<i>Lejeunea cavifolia</i>	+2	1.2	.	.	.	+	.	.	+
<i>Centaurea saguntina</i> (dif.)	(+)	+2	+2	.	+2	.	.	.	.
<i>Asplenium onopteris</i>	.	+2	.	.	.	+2	1.2	.	.
<i>Reboulia hemisphaerica</i>	(+2)	.	.	.	.	.	+	1.2	.
<i>Pterogonium gracile</i>	.	.	.	.	1.2	+2	.	.	.
<i>Lophocolea bidentata</i>	.	.	.	.	.	.	+2	1.2	.
<i>Dianthus multiaffinis</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.

Características del orden y la clase :

<i>Umbilicus rupestris</i>	+	+	+	+2	.	1.2	2.2	1.2	.
<i>Sedum dasyphyllum</i>	1.2	1.2	1.1	+2	+2	.	+	.	+
<i>Phagnalon saxatile</i>	.	.	.	.	+2	+2	.	1.2	+2
<i>Ceterach officinarum</i>	.	+	.	.	+	+2	.	1.2	.
<i>Asplenium quadrivalens</i>	.	.	.	+2	.	.	+2	1.2	.
<i>Micromeria fruticosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	+2	+
<i>Lactuca tenerrima</i>	.	.	.	.	.	.	.	+2	.
<i>Anogramma leptophylla</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.

Diferenciales de la variante :

<i>Helianthemum molle</i>	.	.	.	.	.	+2	+2	+2	+
<i>Centaurea paui</i>	.	.	.	.	.	+2	.	+2	.

Compañeras :

<i>Frullania dilatata</i>	(+2)	1.2	1.2	.	.	+2	+2	.	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+2	1.2	.	.	+	.	1.2	.	1.2
<i>Hedera helix</i>	.	.	+2	.	.	+2	1.2	1.2	+2
<i>Sedum sediforme</i>	.	.	.	.	+	+2	.	1.2	+
<i>Antirrhinum litigiosum</i>	.	.	.	+2	+2	.	.	+2	+
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	.	.	.	+	.	+	+2	.
<i>Cladonia rangiformis</i>	.	.	.	1.2	.	.	+2	1.2	.
<i>Ulex parviflorus</i>	.	.	+2	.	.	.	.	+2	+2
<i>Thymus vulgaris</i>	.	.	.	.	+2	.	+2	.	+2
<i>Reichardia intermedia</i>	.	.	.	.	+	+	.	+2	.

Además, compañeras presentes en uno o dos inventarios : *Brachypodium retusum* 1.2 en 6 y +2 en 9; *Sedum album* + en 5 y en 9; *Piptatherum coerulescens* +2 en 4 y en 8; *Clematis flammula* +. 2 en 5 y en 8; *Erica arborea* +2 en 7 y + en 9; *Bryum capillare* 1.1 en 6; *Peltigera canina* 1.1 en 8; *Geranium purpureum* + en 6; *Hypochaeris radicata* + en 7; *Rubia longifolia*, + en 7.

Procedencia de los inventarios :

1. Castillo de Serra (V), 30SYJ2195. *Holotypus* (CRESPO, 1989).- 2. El Garbí (Estivella, V), 30SYJ2597.- 3. Monte Picaio (Sagunto, V), 30SYJ3091.- 4. Sancti-Spiritus (Gilet, V), 30SYJ2794.- 5. La Rodana (Villamarchante, V), 30SYJ0479.- 6. Azuébar (Cs), 30SYK2813.- 7. Ahín (Cs), 30SYK2719.- 8. Almedíjar (Cs), 30SYK2116.- 9. Artana (Cs), 30SYK31.

TABLA 4
Ass. *Pterogonio gracilis*-*Polypodietum*
***vulgaris* G. Mateo 1984**

Nº de orden	1	2	3	4	5
Altitud (m.s.n.m)	1290	1100	1350	1300	1400
Area (m2)	-	1	1	1	1
Cobertura (%)	50	450	50	60	50
Exposición (°)	55N	45NE	50NW	40NW	40W
Fecha (mes/año)	-	3/90	4/90	4/90	3/91

Características de la asociación y las unidades superiores :

<i>Polypodium vulgare</i> (dif.)	2.4	2.2	2.3	3.4	2.3
<i>Pterogonium gracile</i>	1.3	+2	2.2	1.2	1.2
<i>Frullania tamarisci</i>	2.4	1.2	1.2	+2	+2
<i>Bartramia stricta</i>	1.2	1.1	.	+2	1.2
<i>Asplenium quadrivalens</i>	1.1	1.1	.	1.1	+
<i>Umbilicus rupestris</i>	+	+	+	.	1.2
<i>Biscutella atropurpurea</i> (dif.)	+	+2	+	+2	.
<i>Homalothecium sericeum</i>	1.2	.	1.2	1.2	.
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> (terr.)	+	+	.	.	+
<i>Hieracium amplexicaule</i> (terr.)	+	.	.	.	1.1
<i>Metzgeria furcata</i>	+	+	.	.	.
<i>Plagiochila asplenioides</i>	+	+	.	.	.
<i>Porella platyphylla</i>	+	.	.	+	.
<i>Antitrichia curtipendula</i> (dif.)	.	1.2	.	.	.
<i>Sedum brevifolium</i> (terr.)	.	.	.	.	1.1
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	.	.	.	.

Diferenciales de la variante :

<i>Biscutella calduchii</i>	.	.	.	.	+2
<i>Centaurea x sanctae-barbarae</i>	.	.	.	.	+2

Compañeras :

<i>Hypnum cupressiforme</i>	1.4	1.1	1.2	2.3	1.2
<i>Frullania dilatata</i>	1.2	+	.	+	.
<i>Peltigera canina</i>	1.1	.	+	.	+2
<i>Antirrhinum litigiosum</i>	.	+	.	+	+
<i>Parmelia caperata</i>	1.1	.	.	.	+
<i>Sedum album</i>	+	.	.	1.1	.
<i>Saxifraga cuneata</i>	+	.	.	+2	.
<i>Lobaria pulmonaria</i>	1.1	.	.	.	.
<i>Bryum alpinum</i>	+	.	.	.	.
<i>Campanula hispanica</i>	+	.	.	.	.
<i>Lobaria laetevirens</i>	+	.	.	.	.
<i>Peltigera aphosa</i>	+	.	.	.	.
<i>Rubia peregrina</i>	+	.	.	.	.
<i>Brachypodium retusum</i>	.	.	+	.	.
<i>Cistus laurifolius</i>	.	.	.	.	+

Procedencia de los inventarios :

1. El Picarcho (Talayuelas, Cu), 30SXX5211. *Holotypus* (MATEO, 1984).- 2. La Redonda (Titaguas, V), 30SXX5310.- 3. El Rasinero (Bejís, Cs), 30SXX8918.- 4. Cerca del anterior (Bejís, Cs), 30SXX8919.- 5. Santa Bárbara de Pina (Cs), 30TYK0233.

TABLA 5
Cuadro sinóptico de las asociaciones aquí incluidas en la alianza *Bartramio-Polypodium serrulati* (considerando sólo sus variantes típicas)

Nº de orden	1	2	3	4	5	6
Nº de inventarios	5	9	5	5	9	7
Características y diferenciales de las asociaciones :						
<i>Selaginella denticulata</i>	V	I	.	.	.	.
<i>Asplenium billotii</i>	I	.	.	.	.	.
<i>Sedum hirsutum</i>	.	III	.	.	.	.
<i>Sedum cepaea</i>	.	I	.	.	.	.
<i>Narcissus poeticus</i>	.	I	V	.	.	.
<i>Arisarum simorhinum</i>	.	.	IV	.	.	.
<i>Minuartia valentina</i>	.	.	.	V	.	.
<i>Helianthemum molle</i>	.	.	.	II	.	.
<i>Leucanthemum maestracense</i>	.	.	.	II	.	.
<i>Centaurea paui</i>	.	.	.	I	.	.
<i>Hieracium compositum</i>	.	.	.	I	.	.
<i>Arenaria intricata</i>	.	.	.	.	IV	.
<i>Centaurea saguntina</i>	.	.	.	.	III	.
<i>Helianthemum glabratum</i>	.	.	.	.	III	.
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	.	.	V
<i>Frullania tamarisci</i>	.	.	.	.	.	V
<i>Hieracium amplexicaule</i>	.	.	.	.	.	III
<i>Biscutella atropurpurea</i>	.	.	.	.	.	III
Diferenciales de <i>Sedo-Polypodiunion</i> :						
<i>Galium maritimum</i>	.	.	.	V	II	.
<i>Asplenium onopteris</i>	.	.	.	IV	.	.
<i>Biscutella calduchii</i>	.	.	.	IV	IV	.
<i>Targionia hypophylla</i>	IV	.	.	.	IV	.
<i>Dianthus multiaffinis</i>	.	.	.	I	I	.
Diferenciales de <i>Pterogonio-Polypodiunion</i> :						
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	.	.	.	.	.	IV
<i>Sedum brevifolium</i>	.	.	.	.	.	I
<i>Antitrichia curtipendula</i>	.	.	.	.	.	I
Características de la alianza :						
<i>Polypodium serrulatum</i>	II	V	V	II	V	.
<i>Bartramia stricta</i>	II	III	.	IV	V	IV
<i>Reboulia hemisphaerica</i>	IV	II	.	I	II	.
<i>Pterogonium gracile</i>	.	IV	.	.	I	IV
<i>Lejeunea cavifolia</i>	.	II	.	.	III	III
<i>Radula complanata</i>	.	.	.	.	III	.
<i>Porella platyphylla</i>	.	.	.	.	.	III
<i>Metzgeria furcata</i>	.	.	.	.	.	III
<i>Plagiochila asplenioides</i>	.	.	.	.	.	III
<i>Asplenium billotii</i>	I	.	.	.	.	.
<i>Lophocolea bidentata</i>	.	.	.	.	I	.
<i>Barbilophozia barbata</i>	.	.	.	.	.	I
<i>Frullania tamarisci</i>	.	.	.	.	.	I
Características del orden y la clase :						
<i>Asplenium quadrivalens</i>	.	V	V	II	II	V
<i>Umbilicus rupestris</i>	.	V	.	IV	IV	V
<i>Homalothecium sericeum</i>	.	I	.	IV	II	IV
<i>Sedum maximum</i>	.	II	III	.	.	.
<i>Ceterach officinarum</i>	II	.	.	.	II	.
<i>Anogramma leptophylla</i>	IV	.	.	.	+	.
<i>Sedum dasyphyllum</i>	.	.	.	IV	IV	.
<i>Phagnalon saxatile</i>	.	.	.	.	II	.
<i>Micromeria fruticosa</i>	.	.	.	.	I	.
<i>Anomodon viticulosus</i>	.	I	.	.	.	.
<i>Lactuca tenerrima</i>	.	.	.	.	+	.

Procedencia de los inventarios :

1. *Selaginello-Anogrammetum leptophyllae* (Tabla 1).
2. *Sedo-Polypodietum serrulati* (cf. BOLÓs, 1957 : 533).
3. *Narcisso-Arisaretum simorhini* (cf. BOLÓs, 1967 : 18).
4. *Minuartietum valentinae* (Tabla 2).
5. *Arenario-Polypodietum serrulati* (Tabla 3).
6. *Pterogonio-Polypodietum vulgare* (cf. MATEO, 1983 : 162)

Les populations de *Parnassius mnemosyne* (Linné) à la Sainte Baume (Bouches-du-Rhône, France) : structure génétique, origine et histoire (Lepidoptera : Papilionidae)

Henri DESCIMON* et Michel NAPOLITANO*

RESUME

Les populations de *Parnassius mnemosyne* de la Sainte Baume ont été étudiées quant à leur structure spatiale et génétique par observation sur le terrain et électrophorèse de 24 systèmes enzymatiques. Quatre autres populations des Préalpes de Haute Provence ont servi de base de comparaison. La falaise médiane de la Sainte Baume sépare deux ensembles distincts entre lesquels les échanges géniques sont très faibles, alors que les obstacles mineurs qui interrompent la continuité des habitats n'ont aucun effet. Les populations de la Sainte Baume sont issues de celles des Préalpes de Digne et Grasse par un processus de colonisation vers le sud, accompagné d'une perte progressive du polymorphisme enzymatique ; cette dernière est particulièrement sévère chez la colonie de l'ouest de la chaîne. Les données paléoécologiques permettent de penser que cette colonisation a procédé par sauts discontinus et qu'elle est assez récente, sans qu'il soit possible de la dater avec une grande précision.

MOTS-CLES : biogéographie, génétique des populations, colonisation, dérive génétique, fragmentation, insularité, polymorphisme

SUMMARY

The spatial and genetic structures of the populations of the montane butterfly *Parnassius mnemosyne* from the Sainte Baume, S.-E. France, were studied by direct field observation and electrophoresis of 24 enzymatic loci. Four other populations from the Prealps of Provence were used for comparizon. A 2 km - wide cliff situated in the middle part of the Sainte Baume complex separates two *P. mnemosyne* populations having a low gene exchange rate, whereas smaller topographic and vegetation discontinuities seem to have no effect. The populations of the Sainte Baume are likely to have been founded by individuals coming from the Digne and Grasse Prealps by colonization towards the south, with a progressive loss of polymorphism ; this loss is especially severe in the western Sainte Baume colony. Paleocological data suggest that colonization process took the form of discontinuous jumps. This process is probably rather recent, but a precise datation of these events is not yet possible.

KEYWORDS : biogeography, population genetics, colonization, genetic drift, insularity, fragmentation, polymorphism

INTRODUCTION

Les colonies insulaires représentent un bon exemple des capacités d'adaptation et de survie des espèces. La biogéographie des îles est un chapitre majeur de la théorie de l'évolution, en partant de DARWIN et WALLACE jusqu'à R. MACARTHUR. Il existe deux grands types d'îles : les îles permanentes (par exemple les îles océani-

ques d'origine volcanique) et les îles par morcellement, qui résultent de la disjonction d'une aire précédemment continue. On sait bien que le terme ne s'applique pas seulement à des terres entourées par l'eau : il existe des «îles continentales», comme les montagnes.

Dans la biogéographie insulaire, il existe une approche stochastique moderne (MACARTHUR et WILSON, 1967 ; SIMBERLOFF et WILSON, 1969), qui évacue toute anecdote biologique et taxinomique. Mais il peut y avoir un autre type d'approche, qui analyse les cas parti-

* Laboratoire de Systématique évolutive
Université de Provence
3, place Victor Hugo
F-13331 MARSEILLE CEDEX 3 (France)

culiers, en tenant compte de l'approche macarthurienne.

Nous avons rencontré aux environs de Marseille un cas qui nous a paru typique. La chaîne de la Sainte Baume est une île bien caractérisée, éloignée du «continent» que représente le massif alpin (figure 1). Parmi les espèces qui la peuplent et dont la présence peut paraître paradoxale, il y a un papillon, *Parnassius mnemosyne*, découvert par SIÉPI en 1931. Cette trouvaille a souvent suscité la surprise et a même parfois été niée. On a très longtemps cru que la colonie était limitée à la partie est de la chaîne, au-dessus des Glacières de Fonfrège. Il existe cependant des colonies denses sur les vires pourtant exiguës de la partie ouest, mais le peuplement s'arrête 800 m environ avant l'aplomb du Pic de Bertagne. Une particularité intéressante est que la falaise de la Grotte, qui coupe la face nord de la Sainte Baume à peu près en son milieu, interrompt les habitats sur 1 à 2 km.

D'un point de vue écogéographique, selon BIGOT (1956), *P. mnemosyne* fait partie du «cortège du Hêtre»; il est inféodé à une Fumariacée caractéristique de la Hêtraie, *Corydalis solida* (L.) Sm. (BIGOT, 1961, 1965). Cependant, cette plante est nettement plus répandue que son hôte, nous le verrons, et elle déborde largement de la Hêtraie.

L'insularisation a de profondes conséquences sur la structure génétique des populations, d'abord à travers la dérive, associée aux faibles effectifs, et, dans le cas du peuplement d'une île primitivement «vide», à travers l'«effet des fondateurs» (MAYR, 1963). Il peut y avoir des modifications plus subtiles, dénommées «syndrome d'insularité» par BLONDEL (BLONDEL *et al.*, 1990). Il est donc permis de poser la question de l'origine et des affinités du peuplement d'une île, des modifications qui ont découlé de l'insularité et éventuellement de la diversification interne du peuplement («effet archipel»). A la limite, il sera intéressant de s'interroger sur le devenir prévisible des colonies, ce qui débouche évidemment sur le problème brûlant de la conservation de la diversité du monde vivant.

Un travail précédent (NAPOLITANO *et al.*, 1988, NAPOLITANO, 1989) a mis en lumière la diminution considérable de la diversité génétique des colonies de la Sainte Baume, spécialement dans la partie ouest de la chaîne, par rapport à celles de l'aire principale, continue, de l'espèce. Un échantillonnage plus serré au long de celle-ci et la découverte d'une population

préalpine qui est géographiquement la plus proche possible ont amené de nouvelles données qui permettent de mieux comprendre la structure et l'origine des populations de la chaîne marseillaise.

MATERIEL ET METHODES

Localités échantillonnées

Les papillons, tous mâles, ont été collectés dans cinq noyaux de peuplement repérés lors d'un transect effectué tout au long du massif. Les trois premiers sites de prélèvement appartiennent au secteur occidental, à l'ouest de la falaise de la grotte, les deux autres à la partie orientale (figure 2). Ils correspondent aux places de vol numérotées 1, 2, 4, 6 et 8 dans l'exposé ci-dessous.

Par ailleurs, nous avons également récolté des échantillons dans la région des gorges du Verdon (pentes du Grand Margès, 1201 m), à la Montagne de La Chens (1400-1700 m) au sud-est de Castellane, sur la Barre des Dourbes (1400 m) près de Digne et au col de Vence (1000 m) au-dessus de la ville du même nom (figure 1).

Les récoltes ont été effectuées en mai-juin 1986, 1987 et 1988. Aucun papillon n'a été observé à la Sainte Baume en mai-juin 1989 et 1990, malgré un suivi régulier (une visite par semaine, en conditions météorologiques favorables, étalées sur la période du 15 mai au 15 juin); en 1991, nous avons revu dans les mêmes conditions un nombre très faible de papillons (une trentaine, dont un seul dans la localité ouest), en 1992, la colonie orientale s'est nettement étendue, mais seulement 3 individus, étroitement localisés, ont été vus à l'ouest.

Electrophorèse

Les individus collectés ont été conservés dans l'azote liquide jusqu'au moment de leur analyse. Les muscles du thorax (50 mg) ont été broyés dans 0,5 ml de tampon TRIS-HCl à pH 8 et les homogénats obtenus centrifugés pendant 18 mn à 18 000 g. Les surnageants ont été prélevés et soumis à une électrophorèse verticale selon les méthodes exposées par GEIGER (1982). Les extraits de 20 échantillons sont traités simultanément et les gels sont débités en 3 tranches pour étude de plusieurs locus.

Les 24 locus suivants ont été étudiés : Aldolase (Ald), Arginine-Kinase (APK), Fumarase (Fum), Glucose-6-Phosphate Déshydrogénase (G-6-PDH), Aspartyl-Amino-Transférases (AAT-1 et AAT-2), Glutamate-



Figure 1.- Localisation des stations de *P. mnemosyne* étudiées en Provence et dans les Préalpes du Sud (cercles et chiffres) et des stations connues de *Corydalis solida* où son phytophage n'a pas été observé (triangles et lettres). 1 : Sainte Baume, col de Bertagne ; 2 : id., Joug de l'Aigle ; 3 : id., Saint-Cassien ; 4 : Grand Margès ; 5 : les Dourbes ; 6 : montagne de La Chens ; 7 : col de Vence ; 8 : montagne de Lure. Les petits cercles correspondent à des stations du Lépidoptère qui ne sont pas étudiées ici. A : Mont Aurélien ; B : Gros Bessillon ; C : Notre Dame des Anges ; D : Chartreuse de la Verne ; E : environs de Saint Paul en Forêt ; F : Mourré d'Agnis. La courbe de niveau 500 m est figurée.

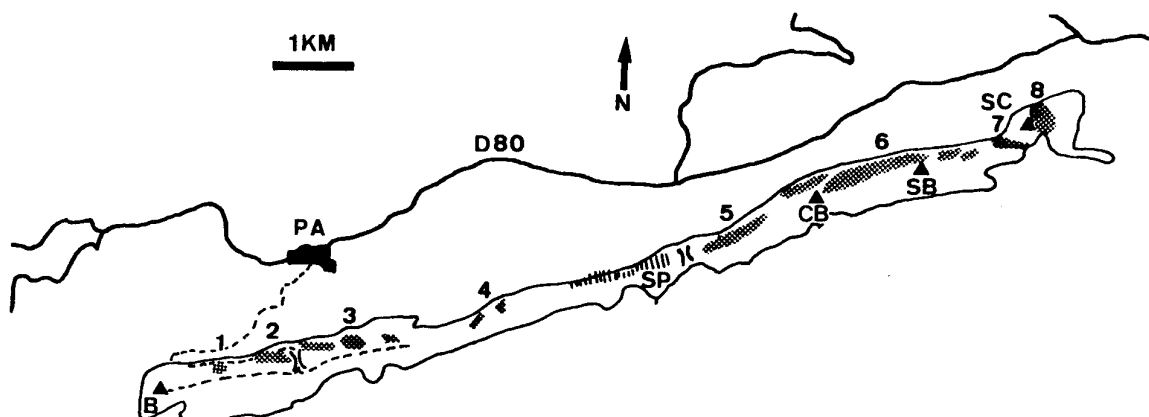


Figure 2.- Distribution des peuplements de *P. mnemosyne* à la Sainte Baume. Les numéros renvoient aux stations citées dans le texte. Les zones hachurées correspondent aux places de vol. La courbe de niveau 900 m est figurée.

Pyruvate-Transaminase (GPT), Glyceraldéhyde-Phosphate Déshydrogénase (GAPDH), α -Glycérophosphate Déshydrogénase (α -GPDH), Hexokinases (HK-1, HK-2 et HK-3), Indophénol-Oxydase (IPO), Isocitrate-Déshydrogénases (IDH-1 et IDH-2), Malate-Déshydrogénases (MDH-1 et MDH-2), enzymes maliques (ME-1 et ME-2), 6-Phosphogluconate-Déshydrogénase (6-PGD), Phosphoglucomutases (PGM-1 et PGM-2), Phosphoglucose-Isomérase (PGI) et Pyruvate-Kinase (PK). L'interprétation des génotypes est en général facile ; les locus polymorphes correspondent à des enzymes monomériques ou dimériques. L'identification des allèles a été effectuée par comparaison avec des individus de référence. La GPT, dont la révélation est incertaine, n'a été mise en oeuvre que dans une partie de l'étude.

Analyse des données

Les calculs des coefficients «classiques» de la génétique des populations ont été effectués grâce au logiciel «BIOSYS1» de SWOFFORD et SELANDER (1981) ; l'étude des génotypes individuels par analyse factorielle des correspondances (AFC), analyse en composantes principales (ACP) et analyse discriminante (AFD) a été réalisée grâce au logiciel «STATITCF» de l'Institut Technique des Céréales et Fourrages (DESCIMON *et al.*, sous presse). Le tableau de données créé comporte en «observations» (lignes) chaque individu, plus un individu moyen de chaque population et en «variables» (colonnes) chaque allèle des locus polymorphes. Pour chaque individu, il est noté le nombre d'allèles qu'il possède (0, 1 ou 2) ; des individus moyens sont obtenus en multipliant par 2 la fréquence allélique dans chaque population. Pour l'AFC, dont la métrique privilégie les modalités rares des variables, les allèles dont la fréquence n'est pas supérieure à 10% dans au moins une des populations («allèles peu fréquents») ont été éliminés ; pour les locus dialléliques, dont les deux composants sont corrélées à 100%, un seul allèle est conservé dans toutes les analyses. Les AFD ont été réalisées en utilisant les coordonnées des individus sur les 5 premiers axes d'une AFC ou ACP préliminaire.

RESULTATS

Observations de terrain

Sur plusieurs années (1986, 1987 et 1988), nous avons effectué des transects d'un bout à l'autre de la chaîne (figure 2), avec des résultats très constants ; les papillons se sont toujours montrés aux mêmes endroits, avec des abondan-

ces peu variables. En partant de l'ouest, *P. mnemosyne* est absent des banquettes, pourtant étendues, qui se trouvent au pied des falaises du pic de Bertagne ; ce fait semble être tout simplement dû à l'absence de la Corydale. A peu près 500 m à l'est du pic, toujours en-dessous de la falaise mais au-dessus de la route qui monte aux diverses installations de la crête, on observe une première colonie (1), toute petite ; nous n'y avons pas vu plus de 10 individus volant en même temps. Des enrochements interrompent les places de vol sur environ 500 m ; nous n'y avons jamais observé le moindre papillon. Puis une pente herbeuse assez large, d'environ 1,5 ha, juste avant le col de Bertagne où aboutit la route, constitue le premier biotope important du Lépidoptère (2) ; c'est là que nous avons effectué nos premières études (NAPOLITANO *et al.*, 1988). Toujours vers l'est, un creux assez boisé, rendant la progression difficile, interrompt à nouveau les places de vol ; une nouvelle croupe lui succède, où on observe encore des papillons (3). La topographie change, il reste comme biotope d'étroites vires juste en dessous de la crête - il n'y a plus d'escarpement sommital ; des papillons peu abondants y sont observables (4). En dessous de cette région se trouve une dépression, le vallon de Betton, le seul parallèle à l'axe de la chaîne. Il est maintenant boisé de Cèdres déjà grands ; les Corydales y sont abondantes et néanmoins nous n'y avons jamais observé *P. mnemosyne*. Passé cette zone, une falaise haute et très raide tombe directement de la crête sommitale dans la hêtraie des environs de la grotte de Sainte Marie Madeleine ; là encore, on trouve de vigoureuses touffes de Corydale mais jamais son hôte ; le caractère forestier du site est évidemment à l'origine de cette absence. La chaîne s'abaisse un peu à l'est (col du Saint Pilon) ; à proximité, à l'est du chemin qui mène à celui-ci, de nouvelles banquettes herbeuses abritent quelques *Parnassius* (5). Mais c'est à partir de 500 m à l'est que l'espèce devient abondante ; en effet, la chaîne s'élève sensiblement (1148 m à la Croix des Béguines et au sommet de la Sainte Baume) ; il y a une succession de vires en escalier entre 900 et 1100 m ; l'habitat s'étend sur toute cette zone et il y a des papillons partout (6). A l'est du sommet de la Sainte Baume, les escarpements deviennent prédominants, mais il existe de petits replats d'accès très difficile où nous avons aperçu des papillons à la jumelle. Le long du chemin qui monte au Pas de l'Ane, il existe encore un peuplement assez abondant (7), puis de petites taches où l'on voit quelques individus. De l'autre côté du Pas, on retombe sur un large thalweg plein de papillons (8). La chaîne s'effondre à l'est de la Croix de Saint Cassien et on ne trouve plus rien. Nous n'avons jamais pu explorer les pentes du Mourré d'Agnis (915m), un peu à

l'est ; MOLINIER (1960) y mentionne la présence de la Corydale, d'après des citations antérieures non vérifiées.

Par comparaison avec bien d'autres populations que nous avons étudiées dans les Alpes et les Pyrénées, celles de la Sainte Baume ne sont nullement rares et clairsemées ; on peut même les inclure parmi les plus abondantes que nous connaissions. Beaucoup de places de vol sont encadrées de précipices assez impressionnants qui constituent une protection efficace contre les prélèvements abusifs. A notre connaissance, d'ailleurs, le lieu, d'un accès assez incommode, n'est pas fréquenté par les collectionneurs.

L'observation comportementale montre que les papillons craignent fort de quitter leur biotope. Contrôlant extrêmement bien leur vol, il se tiennent à quelques décimètres du sol. L'activité des mâles, au vol «patrouillant» (selon l'expression anglo-américaine), est beaucoup plus continue que celle des femelles, qui passent une grande partie de leur temps cachées dans l'herbe, souvent à proximité des Corydales où elles pondent. Nous n'avons jamais aperçu de papillons sur la crête et les pentes sud et non plus dans la forêt. Ils savent en revanche «sauter» un escarpement, en se laissant planer et, dans la partie orientale, nous les avons ainsi souvent vu passer d'une vire à l'autre. J. et A. NEL (comm. pers.) ont parfois observé des femelles dans les clairières et sur les chemins ensoleillés de la hêtraie, voire de la Chênaie blanche, nettement en-dessous des places de vol. Perdu, un papillon semble d'ailleurs plutôt descendre que monter. Quand il rencontre une zone boisée, il revient en arrière. Ces insectes ne semblent pas capables de voler au-dessus de la canopée.

Electrophorèses

A la Sainte Baume, seuls 6 locus se sont révélés polymorphes sur les 24 étudiés (MDH-1, HK-1, HK-2, IDH-1, PGI et GPT) (tableau 1). Les autres populations (Verdon, La Chens, les Dourbes, Vence) (tableau 2) sont nettement plus diverses enzymatiquement, puisque 3 locus polymorphes supplémentaires y ont été détectés (AAT-1, AAT-2, PGM-1 et PGM-2 ; le locus GPT n'a été étudié que partiellement et il était polymorphe) ; il s'y montre aussi un plus grand nombre d'allèles. Le taux d'hétérozygotie s'en trouve augmenté ; on notera qu'il décroît progressivement des Dourbes au Verdon et à la Sainte Baume. La montagne de La Chens présente aux locus PGI, PGM1 et surtout PGM2 une grande abondance d'allèles rares. Il y en a nettement moins à Vence et aux Dourbes. Leur absence à la Sainte Baume est remarquable.

Tableau 1

Fréquences alléliques (en pourcentage) et leurs écarts-types à 5 locus polymorphes dans 6 sous-populations de *Parnassius mnemosyne* à la Sainte Baume (pour leur localisation, voir texte et figure 2). Le taux d'hétérozygotie est calculé sur l'ensemble des locus étudiés, le nombre moyen d'allèles par locus sur les 9 locus trouvés polymorphes dans l'ensemble des populations (la GPT a été exclue).

		région occidentale			région orientale	
N° des stations		1	2	3	6	8
Effectif échantillonné		6	20	20	20	24
LOCUS	Allèle					
MDH-1	75	25±12	11±5	11±5	04±3	04±3
	100	75±12	89±5	89±5	96±5	96±3
HK-1	92	0	0	0	20±6	22±6
	100	100	100	100	80±6	78±6
HK-2	100	67±13	61±8	67±7	82±6	77±6
	106	33±13	39±8	33±7	18±6	23±6
GPT	96	0	0	0	04±3	06±3
	100	100	100	100	96±3	94±3
PGI	100	67±13	71±7	68±7	42±8	40±7
	110	33±13	29±7	32±7	58±8	60±7
IDH-1	100	100	96±3	96±3	92±4	92±4
	107	0	04±3	04±3	08±4	08±4
Hétérozygotie observée (%)		04	04	04	08	08
Nb. moyen d'allèles par locus		1,33	1,33	1,33	1,56	1,56

Dans cette dernière région, l'hétérozygotie observée dans les deux échantillons du secteur oriental atteint 0,08, alors qu'elle n'excède pas 0,04 dans les trois noyaux de peuplement occidentaux. Les locus GPT et HK1, dialléliques à l'est de la chaîne, sont monomorphes à l'ouest. Les allèles conservés dans la partie occidentale sont, pour chacun de ces deux systèmes, les plus fréquents de ceux identifiés dans les colonies de la partie orientale (tableau 1). Le nombre moyen d'allèles par locus évolue de la même façon que le taux d'hétérozygotie.

Tableau 2

Fréquences alléliques (en pourcentage) et leurs écarts-types à 9 locus polymorphes dans les populations de *P. mnemosyne* les plus proches de la Sainte Baume. Les effectifs sont de 20 individus par station. Le taux d'hétérozygotie moyen est calculé sur tous les locus étudiés, monomorphes compris ; le nombre moyen d'allèles par locus est calculé sur les seuls locus polymorphes. * : allèles «peu fréquents», non pris en compte dans l'AFC.

	VERDON	LES DOURBES	LA CHENS	VENCE
LOCUS				
Allèle				
MDH-1				
75	13±5	36±7	0	10±5
100	66±8	64±7	64±7	67±8
113	21±6	0	36±7	23±7
HK-1				
92	25±7	29±7	57±8	47±8
100	75±7	71±7	43±8	53±8
HK-2				
100	75±7	59±8	79±6	80±6
106	25±7	41±8	21±6	20±6
AAT-1				
100	89±5	96±3	93±4	100
104	11±5	04±3	07±4	0
AAT-2				
100	96±3	100	100	97±2
104*	04±3	0	0	03±2
PGI				
100	31±7	48±8	21±6	43±8
110	69±7	52±8	61±8	53±8
120	0	0	18±6	03±2
PGM-1				
100	69±7	59±8	64±8	50±8
104	31±7	36±7	21±6	23±7
108*	0	0	04±3	0
110	0	05±3	11±5	27±7
PGM-2				
87	0	0	11±5	0
94	0	30±7	11±5	30±7
95*	0	0	07±4	0
100	100	68±7	46±8	50±8
101	0	0	04±3	20±6
104	0	02±2	14±5	0
110*	0	0	07±4	0
IDH-1				
100	81±6	91±4	93±4	100
107	19±6	09±4	07±4	0
Hétérozygotie observée (%)	11,5	13	14,5	13,5
Nombre moyen d'allèles par locus	2,0	2,11	2,78	2,22

Les populations de la Sainte Baume, associées à celles récoltées dans les localités connues les plus voisines précisées plus haut, ont été soumises à une AFC préliminaire, selon les méthodes décrites plus haut. Le plan 1-2 de cette analyse exprime 38,1% de la variabilité totale des individus étudiés (l'axe 3 ajoute 13,6%). Ce sont les allèles du locus PGM2 qui contribuent le plus à l'inertie expliquée par le plan principal (PGM2-104 : 41%, PGM2-94 : 30,1%), suivis par ceux de PGM1 (PGM1-104 : 27,8% et PGM1-110 : 24,1%), puis MDH1-113 (23,7%). Les locus HK1, HK2, AAT1, AAT2 et IDH1 ne présentent de contribution significative à aucun des axes et il faut se reporter au 5ème axe pour trouver une contribution relative importante de PGI. Nous ne figurons pas les plans de cette AFC, mais les coordonnées des individus ont été soumis à une AFD dont les groupes ont été évidemment définis par les localités de capture (figure 3). Le total des contributions à l'inertie des deux premiers axes discriminants est de 81,4%, le 3ème axe contribuant encore de manière significative (15,6%), mais non les suivants. Les individus de la Sainte Baume sont étroitement regroupés dans la moitié droite du plan et sur une aire restreinte ; il y a beaucoup de points superposés. Les individus du Verdon et leur centroïde sont situés à proximité de l'origine et ceux de La Chens et des Dourbes, plus dispersés, occupent les premiers le quart inférieur gauche, les seconds le quart supérieur du même côté. L'examen du tableau d'appartenance-affectation est révélateur (tableau 3). Les groupes de la Sainte Baume sont bien définis, alors que ceux de La Chens et des Dourbes voient beaucoup de leurs individus affectés à d'autres groupes, y compris à la Sainte Baume.

Une ACP a été pratiquée de la même façon mais, comme sa métrique le permet, les allèles «rares» n'ont pas été éliminés. Les résultats obtenus sont néanmoins très proches des précédents, les allèles précédemment éliminés n'étant jamais significativement corrélés avec les axes ; le seul changement important est représenté par le transfert de l'apport de PGI, dont les allèles 100 et 110 sont très fortement corrélés avec le 2ème axe, alors qu'il fallait aller jusqu'au 5ème pour les trouver dans l'AFC. La disposition des individus dans le plan 1-2 (qui représente 41,8% de la variation totale) est sensiblement la même que dans l'AFC. Ceci se retrouve dans l'AFD qui a été tirée des coordonnées des individus sur les axes de l'ACP. Nous nous contenterons de fournir le tableau d'appartenance-affectation de cette analyse, qui concorde très bien avec le précédent (tableau 3).

Deux dendrogrammes réalisés à l'aide du logiciel Biosys1 et mettant classiquement en

Tableau 3

Tableau d'appartenance-affectation des individus des 6 populations de *P. mnemosyne* étudiées. A : d'après une AFD suivant une AFC sur les génotypes individuels (allèles «peu fréquents» éliminés) ; B : d'après une AFD suivant une ACP sur les mêmes données (allèles «peu fréquents» conservés). En lignes, les groupes d'appartenance, en colonnes, les groupes d'affectation.

A	Ste Baume O	Ste Baume E	Gd Margès	La Chens	Vence	Les Dourbes
Ste Baume O	9	4	1	0	0	0
Ste Baume E	4	18	2	0	0	0
Grd Margès	1	8	11	3	0	1
La Chens	0	4	1	4	5	0
C. de Vence	0	0	1	4	7	3
Les Dourbes	3	4	2	0	1	12
B	Ste Baume O	Ste Baume E	Gd Margès	La Chens	Vence	Les Dourbes
Ste Baume O	9	4	1	0	0	0
Ste Baume E	6	16	2	0	0	0
Grd Margès	0	7	12	1	0	4
La Chens	0	3	2	3	6	0
C. de Vence	0	1	2	3	7	2
Les Dourbes	3	3	4	0	4	8

oeuvre la distance de NEI non biaisée et celle de ROGERS et le critère d'agrégation de la moyenne non pondérée (NEI, 1987), montrent l'existence de deux groupes, le premier oriental (Vence et La Chens) et septentrional (les Dourbes) et le deuxième méridional (Verdon, Sainte Baume) (figure 4). La topologie de l'arbre utilisant la distance de ROGERS est la plus claire et la plus cohérente géographiquement ; c'est d'ailleurs celle qui montre la meilleure corrélation cophénétique (0,81 contre 0,74 pour la distance de NEI).

DISCUSSION

Structure du peuplement de *P. mnemosyne* à la Sainte Baume

Les noyaux de peuplement décrits ne présentent pas tous le même aspect. Certains sont compacts et très denses, notamment ceux situés

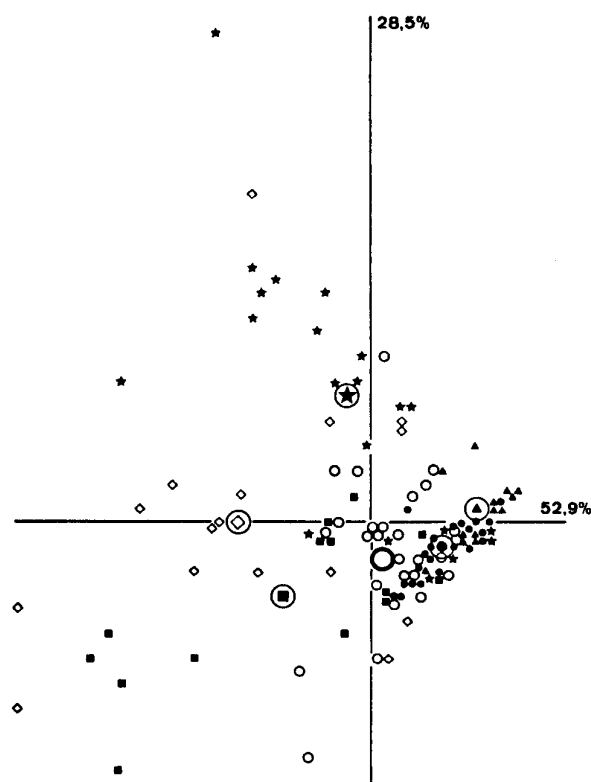


Figure 3.- Analyse factorielle discriminante pratiquée sur les génotypes d'individus de *P. mnemosyne* récoltés dans les stations 2 (triangles) et 4 (cercles noirs) de la Sainte Baume, au grand Margès (cercles blancs), à la montagne de La Chens (carrés), au col de Vence (losanges blancs) et aux Dourbes (étoiles). Les variables utilisées sont les coordonnées des individus sur les 5 premiers axes d'une AFC exécutée à partir des génotypes individuels. Le symbole entouré d'un cercle correspond au centroïde de chacun des groupes. Nous avons figuré légèrement décalés de nombreux points superposés.

au Saint Cassien, au Joug de l'Aigle, au col de Bertagne ; d'autres, disséminés tout au long des vires, sont plus diffus et moins peuplés. L'observation en transect permet donc de préciser la forme d'agrégation des individus : il s'agit d'une structure réticulée mais continue. L'interruption nette observée au niveau de la grotte n'en est que plus frappante.

La population qui vole au Saint Cassien, à l'extrémité orientale de la chaîne, a été la première décrite, dès le premier tiers du siècle; SIÉPI (1931) a d'ailleurs cru bon d'en faire une sous-

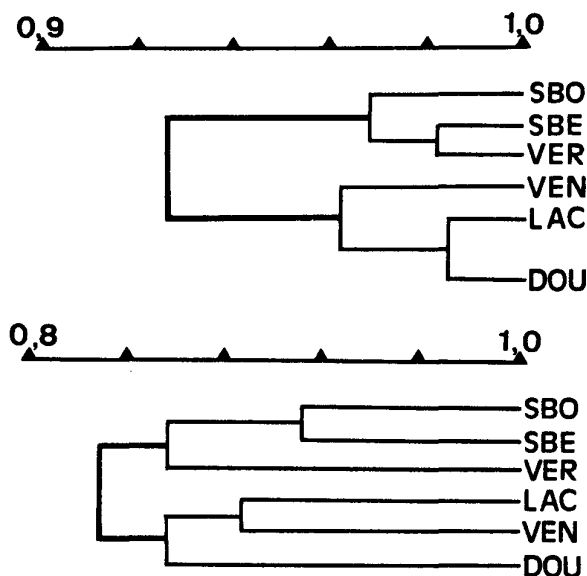


Figure 4.- Dendrogrammes (groupement par l'association moyenne) réalisés à partir des distances de NEI (en haut) et de ROGERS (en bas) sur les 6 populations étudiées de *P. mnemosyne*. SBO : Sainte Baume ouest ; SBE : id., est ; VER : Grand Margès (gorges du Verdon) ; LAC : montagne de La Chens ; VEN : col de Vence ; DOU : montagne des Fourbes. Les deux échelles correspondent aux indices d'identité précités.

espèce, *cassienensis*. Le bien-fondé d'une telle érection sort du domaine du présent travail ; une analyse biométrique multivariée de la variabilité géographique de l'espèce dans le sud de la France précisera ultérieurement ces problèmes. L'auteur affirme que seules quelques centaines d'individus auraient été rencontrés. A notre connaissance, rien n'indique que le papillon ait été observé ailleurs dans le massif pendant près de quarante ans. En effet, aucune nouvelle localité, plus occidentale, n'a jamais été décrite pendant cette période. La sous-espèce provençale aurait même été considérée comme éteinte jusqu'à sa «redécouverte» par Stempffer en 1949 (REMINGTON, 1950). En fait la description du biotope que donne Stempffer - «une prairie naturelle de 1000 m de long sur 50 à 200 m de large» - paraît autant correspondre à celle des localités occidentales qu'à celle du Saint Cassien qu'en fera BIGOT en 1956. Comme Stempffer considère que la description par SIEPI du biotope original était inexacte, faut-il supposer que les localités visitées en 1949 se situaient, en fait, plus à l'ouest dans le massif ? L. BIGOT (comm. pers.) doute que la colonie occidentale soit passée si longtemps inaperçue, si elle existait. Cependant, PLANEIX (1968) a observé en 1967 une colonie de «*P. mnemosyne* qui a prospéré dans la partie occidentale de cette localité très xérique et

ventée». Si LUQUET (1974) signale la capture par J.C. ENEL de *P. mnemosyne* à la Sainte Baume le 30 juin 1972, en fin de période de vol, il n'y a pas d'indication certaine sur le lieu précis ; le même auteur, en 1976, précise nommément le Saint Cassien comme site d'observation le 8 juin 1974.

Pendant la période principale où nous avons travaillé, la taille de la population de *P. mnemosyne* que nous avons suivie autour du col de Bertagne est restée comprise entre 2000 et 3000 individus (NAPOLITANO *et coll.*, 1988). Il s'agit là d'une estimation qui semble réaliste, tant la population nous est apparue visuellement comme dense ; compte tenu de la superficie du biotope, 1,5 ha environ, la densité moyenne avoisinerait 2000 papillons par hectare. Ce nombre est étonnamment élevé ; selon EHRLICH (1984), la densité d'un noyau de peuplement aussi isolé chez les Lépidoptères ne dépasse guère quelques centaines d'individus à l'hectare. Mais la plupart des auteurs (p. ex. BOURGOGNE, 1949) considèrent ce *Parnassius* comme «localisé mais abondant dans ses stations». De même, les évaluations effectuées au Japon par MATSUMOTO (1985) sur des populations de l'espèce très voisine *P. glacialis* révèlent aussi des effectifs importants. Ceci pourrait poser des problèmes à la plante nourricière, dont la densité est certes notable, mais qui présente un volume foliaire faible et une période de végétation courte ; la chronologie du développement larvaire du Lépidoptère est d'ailleurs étroitement dépendante de celle-ci. Si on extrapole, au vu des surfaces de vol, l'effectif des dèmes de *P. mnemosyne*, on peut considérer que l'ensemble occidental comportait au milieu des années 1980 autour de 3000 individus et l'ensemble oriental au moins 10000. On gardera présent à l'esprit que l'«inflation quantitative» est un des constituants du «syndrome d'insularité» (BLONDEL *et al.*, 1990). Ces effectifs sont-ils susceptibles de varier d'une manière importante ? Les observations de MATSUMOTO, étalées sur 3 ans, ne mettent pas en évidence de fluctuations considérables et le suivi à vue que nous avons effectué de 1984 à 1988 non plus ; il est en revanche certain que les hivers anormalement chauds de 1989 et 1990 ont provoqué un véritable effondrement démographique dont on ne peut pas encore mesurer les conséquences. Dans des conditions «normales», il est assez facile de calculer l'«effectif efficace» (N_e), dont la connaissance est essentielle pour les raisonnements qui vont suivre. *P. mnemosyne*, comme les autres espèces du genre, présente des caractéristiques éthologiques qui simplifient beaucoup les calculs ; le *sphragis*, poche cornée sécrétée par le mâle lors de l'accouplement, condamne la femelle à la monogamie (DESCIMON *et al.*, 1989). Quant au mâle,

l'énormité du *sphragis* chez *P. mnemosyne* limite certainement le nombre de femelles qu'il peut féconder à une seule. L'effectif des reproducteurs est alors égal à deux fois celui du sexe le moins abondant, ici les femelles ; on peut remarquer que ces particularités optimisent l'effectif efficace. Reste alors à apprécier l'effet de la variance de l'efficacité gamétique (WRIGHT, 1938) et celui des fluctuations de l'abondance (WRIGHT, 1938 ; MARUYAMA et KIMURA, 1980) ; de toutes façons, ces deux facteurs diminuent N_e . Tenant compte des estimations précitées, des effectifs efficaces de 5000 pour la colonie orientale et de 1000 pour l'occidentale nous semblent raisonnablement optimistes, à condition que les fluctuations récentes aient été exceptionnelles.

Différenciation génétique et échanges géniques à la Sainte Baume

D'un point de vue génétique, les populations de la Sainte Baume sont constituées de deux larges unités démiques, d'une grande homogénéité interne mais très nettement distinctes entre elles ; la séparation correspond à l'obstacle topographique majeur de la falaise médiane. La netteté du phénomène est étonnante ; la multitude de petits obstacles qui brisent la continuité de l'habitat n'a aucun effet sur la structure génétique alors qu'une barrière seulement un peu plus sérieuse (2 km au lieu de 100 à 500 m) a des conséquences importantes.

Les conditions écoclimatiques rencontrées dans des biotopes espacés de peu de kilomètres ne doivent pas être très différentes même si nous avons observé un décalage sensible et constant de la période d'éclosion de l'ouest à l'est ; MOLINIER et PIALOT (1952) ont mis en évidence un gradient de nébulosité et de pluviosité qui semble à même d'expliquer le retard des colonies orientales, qui volent de surcroît à une altitude un peu supérieure. L'amplitude des variations écologiques dans les deux stations ne doit pas, en tout cas, être très différente. Parfois invoqué pour expliquer le niveau de diversité génétique (BRYANT, 1974, POWELL et WISTRAND, 1978), ce facteur nous paraît devoir être écarté ici.

En fait, la différence entre les deux dèmes est claire : celui de l'ouest est appauvri génétiquement. Ce fait plaide en faveur d'un mécanisme de différenciation de type stochastique, dérive ou effet des fondateurs. L'examen des diagrammes d'AFD est démonstratif à cet égard : tout se passe comme si les individus de l'ouest avaient été extraits de l'ensemble plus large de l'est.

Un tel niveau de différenciation implique que les échanges géniques entre les deux unités sont faibles. Il est possible de les estimer par des calculs génétiques, essentiellement grâce à l'indice d'identité de NEI (LARSON *et al.*, 1984). Les statistiques F (WRIGHT, 1943), souvent utilisées, exigent que plus de deux populations soient impliquées ; nous en avons présenté les résultats précédemment (NAPOLITANO *et al.*, 1988). La méthode des «allèles privés» (c'est-à-dire spéciaux à une population ou à un groupe restreint) de SLATKIN (1985) ne peut pas être appliquée dans le cas présent car ce type d'allèles est absent dans les colonies étudiées et pour l'ensemble d'enzymes révélées. La première méthode suggère un taux de 10^{-4} pour les échanges entre la colonie est et la colonie ouest et un taux de 3×10^{-4} entre Verdon et Saint Cassien. Le calcul de la F_{ST} pour le groupe de populations Verdon-Sainte Baume donne un produit $4N_e m$ de 2,95 (N_e étant l'effectif efficace et m le taux de migration) ; si on considère un effectif efficace maximum de 5 000 papillons, cohérent avec les évaluations précédentes et une *sex ratio* peu différente de 1, le taux de migration global serait de $1,5 \times 10^{-4}$. Les deux évaluations sont parfaitement compatibles. Il faut néanmoins garder présent à l'esprit qu'il s'agit là d'estimations très théoriques, considérant un état d'équilibre à long terme. Si la colonisation de l'ouest de la chaîne est récente, cet équilibre n'a guère eu le temps de s'établir.

L'observation directe est d'un secours limité ; nous avons mis en évidence des tendances sédentaires très nettes chez les papillons du col de Bertagne (NAPOLITANO *et al.*, 1988). Nous n'avons jamais trouvé un des papillons marqués à plus de 400 m de l'endroit initial du marquage. Le phénomène le plus significatif nous semble être que, sortis du biotope auquel ils sont adaptés, ces insectes ont tendance à descendre. J. et A. NEL (comm. pers.) ont parfois observé des femelles dans les clairières et sur les chemins du versant nord, vers le Plan d'Aups. En revanche, *P. mnemosyne* montre une répugnance marquée à se maintenir sur la crête et *a fortiori* à la suivre, ce qui serait le plus sûr moyen de passer d'une station à l'autre. Par ailleurs, la forêt du versant nord en dessous de la grotte est épaisse et ne ménage pas de cheminement ouvert et ensoleillé continu. Enfin, il faut remarquer que le seul flux génique significatif, amenant des allèles nouveaux, irait d'est en ouest ; or le vent dominant par temps ensoleillé est de nord-ouest. D'une manière générale, vue la topographie, les vents suivent rarement la crête en enfilade.

Finalement, les deux types de point de vue se recoupent assez bien : l'estimation génétique permet de prévoir des échanges faibles et l'ob-

servation sur le terrain montre qu'ils sont freinés par des barrières efficaces. Il faut enfin faire remarquer que seule l'échange de femelles présente une efficacité notable ; or, chez *P. mnemosyne*, elles semblent encore plus casanières que les mâles.

Une comparaison extrêmement intéressante nous est permise par la publication récente d'un travail sur la même espèce par KUDRNA et SEUFERT (1991). Ces auteurs assimilent le peuplement de *P. mnemosyne* en Bohême à une «métapopulation» (LEVINS, 1971) ; ils y décrivent la colonisation éphémère de stations périphériques à partir d'un noyau central stable. Des marquages leur ont permis de déceler des échanges d'individus d'une «tache» de peuplement à l'autre. Il semble bien que les populations de Bohême, nettement moins «insulaires», sont plus ouvertes que celles de la Sainte Baume ; nous avons observé des phénomènes du même ordre dans les Alpes et les Pyrénées.

Affinités et origine du peuplement de *P. mnemosyne* à la Sainte Baume

L'examen des dendrogrammes de la figure 4 montre que les colonies de la Sainte Baume et la colonie du Verdon forment un groupe homogène ; il en est de même des populations des Préalpes de Digne, dont nous avons extrait une seule pour les besoins du présent article (NAPOLITANO et DESCIMON, en préparation), celles de La Chens et de Vence se regroupant elles aussi. La structure taxonomique de l'ensemble est donc claire, mais l'ordre de branchement ne permet pas vraiment de résoudre les problèmes de filiation du complexe. Comme le recommande LESSA (1990), il faut faire appel aux ordinations en espace réduit.

La simple étude des fréquences alléliques permet de constater que la colonie du Verdon, tout en n'étant pas très polymorphe (elle a en particulier perdu toute variation au locus PGM2, ce qui est surprenant eu égard à la multiplicité des allèles observée à La Chens), possède à la fois des allèles caractéristiques des Préalpes de Digne et de celles de Grasse. Grâce à l'AFC, à l'ACP et aux AFD qui en sont issues, sa position apparaît intermédiaire entre ces deux dernières régions. C'est surtout l'AFD qui permet de se représenter les rapports des différents dèmes ; il y a des individus des Dourbes et de La Chens - que l'on pourrait assimiler à des «migrants» - qui sont affectés au Verdon, alors que la réciproque est moins vraie. On peut en déduire que la région du Verdon a été peuplée à la fois depuis le nord et depuis l'est, avec déjà une perte de diversité génétique qui indique que les effectifs impliqués

ont subi des goulots d'étranglement. Bien entendu, le raisonnement peut être poursuivi avec la Sainte Baume : on y observe des «migrants» du Grand Margès (et d'autres régions) et, à l'ouest de la Sainte Baume, de la colonie orientale. Dans l'ensemble des populations, il existe une opposition particulièrement nette entre les colonies de la Sainte Baume et celles de La Chens en ce qui concerne le polymorphisme. Alors que les premières ont perdu une grande part du polymorphisme de l'espèce, qui ne subsiste que sous forme du diallélisme de quelques locus, la seconde présente une grande richesse en allèles, particulièrement aux locus PGM1 et PGM2. En ceci, elle se rapproche des peuplements des grandes Alpes.

Il est donc permis d'imaginer un scénario simple et étayé de l'origine des peuplements de *P. mnemosyne* de notre région. Dans les Préalpes du sud se trouvent des noyaux dont le niveau de polymorphisme élevé témoigne d'une stabilité spatiale et temporelle prolongée. L'indice de NEI permet théoriquement d'avoir une idée de l'ancienneté des souches considérées ; en l'absence d'éléments sérieux de calibration de l'horloge moléculaire, nous nous abstenons de donner des chiffres précis, mais les valeurs de l'indice d'identité reportées figure 5 permettent d'affirmer que la présence de l'espèce est antérieure à la dernière glaciation ; elle a pu se maintenir presque sur place en suivant la descente et la montée des étages de végétation au cours des vicissitudes climatiques. Plus au sud, plateau du Verdon compris, sa présence est plus précaire, mais les modalités du peuplement actuel restent, nous allons le voir, à préciser.

Si les échanges entre les deux colonies de la Sainte Baume, séparées par une barrière minime, sont déjà si difficiles, que peut-il en être avec les plus proches voisines de la région du Verdon et des Préalpes ? Les calculs génétiques ne donnent pas des évaluations très inférieures - ce qui souligne essentiellement leurs limites -. Entre le Grand Margès et le Saint Cassien, il y a 60 km. Y a-t-il des relais, des «pas japonais» (*stepping stones*) qui raccourciraient le saut ? Il existe en effet deux localités de Corydale qui ont pu héberger *P. mnemosyne* au cours de son voyage : le flanc nord du Mont Aurélien au dessus de Saint-Maximin et le Gros Bessillon près de Barjols (figure 1) (LOISEL, comm. pers.). Il va sans dire que nous y avons recherché le papillon - en vain ! Il en a d'ailleurs été de même dans d'autres stations «abyssales» de la plante-hôte, sur le flanc nord de la Sauvette et dans d'autres localités des hautes Maures et de la région de Bagnols-en-Forêt. A l'heure actuelle, le *Parnassius* semble incapable d'y vivre ; de plus, la taille limitée des peuplements de la plante

ne pourrait guère supporter une colonie viable du papillon, au moins jusqu'à notre époque. Mais une vision «à la Mac Arthur» du processus de peuplement peut être considérée : les «stepping stones» du Bessillon et de l'Aurélien auraient été peuplées dans le passé, mais le *turnover* spécifique accéléré sur ces surfaces réduites les aurait anéanties.

Le problème se circonscrit autour d'une question-clé de la biogéographie, naguère schématisée dans l'opposition facteurs actuels - facteurs passés (CAILLEUX, 1953). L'aire de *P. mnemosyne* telle que nous l'observons peut s'expliquer simplement par la colonisation à distance des aires favorables dans les conditions écologiques présentes. Les îlots périphériques disjoints peuvent aussi être des reliques, témoins d'une aire continue au moment où des conditions différentes régnaient sur la Provence.

Existe-t-il des arguments permettant de discriminer les deux éventualités ? Quelques raisonnements très simples permettent au moins de poser le problème. La décroissance du taux d'hétérozygotie en effectif limité peut être estimée par la formule :

$$H_t = H_0 (1 - 1/2N_e)^t$$

(WRIGHT, 1938), H_t étant l'hétérozygotie après t générations annuelles et H_0 l'hétérozygotie de départ. Pour cette dernière, un chiffre de 0,20 est en accord avec ce que nous avons mesuré dans les colonies du «continent alpin» (NAPOLITANO, 1989).

Une succession de sauts sur des «pas japonais» s'accompagnerait d'un «effet des fondateurs». Celui-ci abaisserait à chaque fois l'hétérozygotie de 25% (N_e étant égal à 2 dans le cas d'une femelle fécondée par un seul mâle) ; il serait suivi d'une dérive d'autant plus réduite que la multiplication subséquente à la colonisation est plus rapide (NEI *et al.*, 1975). Des observations effectuées sur d'autres Lépidoptères montrent en effet que la prolifération initiale est importante. La réduction par étapes du taux d'hétérozygotie de 0,13 aux Dourbes (et 14,5 à La Chens) à 0,115 au grand Margès, à 0,08 au Saint Cassien et à 0,04 à Bertagne est tout à fait en accord avec cette colonisation par sauts. BONHOMME et THALER (1988) mentionnent eux aussi un appauvrissement génétique progressif lors de la colonisation de l'Europe du sud par *Mus spretus*.

L'hypothèse de la fragmentation est-elle du coup à rejeter ? Si on envisage que les peuplements de *P. mnemosyne* étaient continus au cours du Würm dans le sud de la France et que le

réchauffement post-glaciaire les a morcelés, on peut considérer que les échanges géniques ont été arrêtés ou fortement freinés depuis 10 000 ans. Si on admet que les effectifs sont restés constants depuis cette période dans les deux colonies de la Sainte Baume et si on néglige les migrations, les taux d'hétérozygotie auraient subi un décretement annuel de 1/10 000 dans la colonie de l'est et de 1/2 000 dans la colonie de l'ouest. Sachant que l'hétérozygotie des colonies du centre de l'aire tourne autour de 0,20, on peut prévoir un taux de 0,12 pour la première et de $1,2 \times 10^{-3}$ pour la seconde. On mesure ici l'impact d'un changement d'effectif de 5 fois ; le taux prévu pour la première colonie est supérieur de 50% au taux observé, mais il n'en représente que 15% pour la seconde. S'il est donc inutile de faire intervenir les migrations pour comprendre le maintien de la diversité génétique de la colonie orientale, elles sont nécessaires pour expliquer le taux pourtant faible de la colonie occidentale.

Si on met en avant un scénario selon lequel la Sainte Baume aurait été colonisée par un couple il y a 10 000 ans puis serait restée complètement isolée depuis cette époque, on retombe sur un taux de 0,09 pour la colonie orientale, qui est très voisin de celui observé. La colonie occidentale, qui a très bien pu être «refondée» plus récemment, devrait son faible taux d'hétérozygotie essentiellement aux échanges avec sa voisine immédiate. Seules des techniques beaucoup plus fines, utilisant par exemple l'ADN mitochondrial, ou peut-être l'ADN hypervariable, seraient à même d'amener un progrès significatif.

Des faits récents nous incitent à rester prudents sur la constance postulée des effectifs ; si la réduction dramatique observée de 1989 à 1991 n'est pas un fait exceptionnel, la dérive a pu agir beaucoup plus énergiquement et il faudrait revoir à la baisse l'ancienneté de l'établissement de *P. mnemosyne* à la Sainte Baume.

Plus indirectement mais moins abstraitement, il est permis de considérer que le papillon et sa plante ont accompagné la biocénose à laquelle ils sont liés dans les flux et reflux qu'elle a subis. Ici, on manque un peu moins de données, grâce à la palynologie et à l'étude des charbons subfossiles. D'après TRIAT-LAVAL (1979), la Provence aurait été couverte pendant les glaciations d'une végétation steppique, avec de rares îlots forestiers dans les creux protégés, où le hêtre aurait tenu une place modeste. C'est plus tard, vers 3 000 avant J.-C., que la hêtraie aurait constitué une véritable ceinture continue au-dessus de 800 m, puis aurait été démantelée par l'homme. On soulignera qu'une telle situation est bien peu différente de l'actuelle et qu'elle

ne permet aucunement de postuler la continuité des habitats entre les Préalpes et la Sainte Baume : même un abaissement à 500 m de la limite inférieure des conditions favorables laisserait de larges lacunes (figure 1). Mais il y a bien plus : les récents résultats de THINON (comm. pers.), en paléanthracologie, suggèrent que la fameuse hêtraie relique et sacrée est d'origine artificielle : elle aurait été plantée il y a quelques siècles. De même, BONIN *et al.* (1983), soulignent le caractère plus transgressif que rélictuel de la formation, fait déjà noté par Decrock en 1921. Ceci ne signifie en rien que le couple *Parnassius-Corydalis* est d'une arrivée aussi récente; le hêtre n'est pas nécessaire à l'existence du papillon et de «sa» plante, puisque ceux-ci sont fort abondants dans des régions où l'arbre est absent, comme le Briançonnais. En fait, ses peuplements denses constituent même, nous l'avons vu, un obstacle à la vie et au déplacements du papillon. Nos propres observations, tant à la Sainte Baume qu'à la Montagne de Lure (Jas de Madame), ne sont pas du tout en faveur d'une association serrée Hêtraie-Corydale. Dans ces deux localités, la plante vit dans la chênaie blanche, souvent à l'ombre de ces arbres ou des Alisiers et Amélanchiers. Il ne faut d'ailleurs pas assimiler une forêt contenant des Hêtres à un *Fagetum*, comme le soulignait déjà plaisamment le regretté René MOLINIER (1954) ; il peut tout aussi bien s'agir d'un *Quercion pubescentis* (THIÉBAUT, 1982). Nous laissons aux écologistes végétaux le soin de définir les preferences de la Corydale ; nous noterons simplement le caractère humicole, voire nitrophile, de cette Fumariacée. Elle et son phytophage se retrouvent souvent en abondance dans les repaires à bétail alpins et pyrénéens.

En tout cas, l'hypothèse d'une aire continue semble, dans l'état actuel de nos connaissances, bien difficile à soutenir. La Corydale, aux siliques légères, a fort bien pu être apportée par le vent du nord des massifs préalpins. La thèse de la colonisation par sauts nous semble la plus vraisemblable pour le couple hôte-phytophage. En revanche, la datation de leur arrivée nous semble problématique : le «principe d'incertitude» opérerait-il aussi en Biogéographie ?

Finalement, une vision plus dynamique des choses semble être à même de mieux faire comprendre l'histoire de *P. mnemosyne* en Provence ; elle s'inspire du concept de métapopulation (LEVINS, 1971, OLIVIERI *et coll.*, 1990 ; HANSKI et GILPIN, 1991). Les noyaux de peuplement n'y seraient pas des entités définitivement stables. Certains s'éteindraient, laissant un moment la place vide ; une nouvelle colonisation pourrait ensuite prendre place -un exemple de ce processus a été fourni, chez un

autre Lépidoptère, *Euphydryas editha*, par HARRISON *et coll.* (1988). Le devenir de la population occidentale pourrait bien, nous l'avons vu, correspondre à ce scénario. MARUYAMA et KIMURA (1980) ont développé un modèle de l'évolution de telles formes de peuplement ; il nécessite de connaître de nouveaux paramètres, comme le taux d'extinction des colonies et le taux de mutation. Une des lacunes majeures des données électrophorétiques dont nous disposons est leur faible résolution temporelle ; l'appel à des marqueurs plus sensibles (ADN mitochondrial ou nucléaire, en particulier) sera nécessaire pour une analyse plus fine.

REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. L. BIGOT, R. LOISEL, A. et J. NEL et M. THINON pour les renseignements botaniques et entomologiques qu'ils ont bien voulu nous communiquer Mr P. RASMONT pour les corrections et modifications suggérées et Mr G. NEVE pour ses commentaires. Le présent travail est réalisé dans le cadre du programme «protection des populations menacées de *Parnassius*» du Ministère de l'Environnement.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT, L. (1961). - Chasses aux papillons dans les biotopes de la Sainte Baume. *Alexandria*, 2 : 137-144.
- BIGOT, L., (1965). - Biogéographie des Lépidoptères de la Provence. *Vie Milieu*, 7 : 429-480.
- BLONDEL, J., D. CHESSEL and B. FROCHOT, (1990). - Bird species impoverishment, niche expansion, and density inflation in mediterranean island habitats. *Ecology*, 69 : 1899-1917.
- BONHOMME, F. et L. THALER, (1988). - L'évolution de la Souris. *La Recherche*, 199 : 606-616.
- BONIN, G., J. GAMISANS et M. GRUBER, (1983). - Etude des successions dynamiques de la végétation du Massif de la Sainte Baume (Provence). *Ecol. Mediterr.*, 9 : 129-171.
- BOURGOGNE, J. (1949). - Les *Parnassius* des montagnes françaises. *L'Entomologiste*, 5 : 5-10.
- BRYANT, E.H., (1974). - On the adaptive

- significance of enzyme polymorphisms in relation to environmental variability. *Am. Nat.*, **108** : 1-19.
- CAILLEUX, A., (1953). - Biogéographie mondiale. Que Sais-je? P. U. F., Paris.
- DECROCK, E., (1921). - Notes de Phytogéographie provençale. Les gorges du Caramy. *Le Chêne*, **17** : 1058-1068.
- DESCIMON, H., GENTY, F. et VESCO, J.P., (1989). - L'hybridation naturelle entre *Parnassius apollo* et *P. phoebus* dans les Alpes du Sud. (Lepidoptera Papilionidae). *Ann. Soc. Entomol. Fr. (N. S.)*, **25** : 209-234.
- DESCIMON, H., M. NAPOLITANO et S. BRACONNOT (1991). - Etude des génotypes individuels par l'analyse factorielle des correspondances. Actes du colloque de Taxinomie informatisée, UNESCO, Paris, 4 Décembre 1990. (sous presse).
- EHRlich, P.R., (1984). - The structure and dynamics of Butterfly populations. In «The Biology of Butterflies». R.I. Vane-WRIGHT and P.R. Ackery (eds). Symposium of the Royal entomological Society of London, **11**. Academic Press, London.
- GEIGER, H.J., (1982). - Biochemisch-genetische Untersuchungen zur Systematik und Evolution von Weisslingen des europäischen Faunengebietes (Lepidoptera, Pieridae). PhD thesis. University of Bern.
- HANSKI, I. and GILPIN, M., 1991. Metapopulation dynamics. Brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.*, **42** : 3-16.
- HARRISON, S., MURPHY, D. D. and EHRlich, P. R., 1988. Distribution of the Bay Checkerspot Butterfly, *Euphydryas editha bayensis*. Evidence for a metapopulation model. *Am. Nat.*, **132** : 360-382.
- KUDRNA, O. und SEUFERT, W., 1991. - Ökologie und Schutz von *Parnassius mnemosyne* (LINNAEUS, 1758) in der Röhn. *Oedippus*, **2** : 1-44.
- LARSON, A., WAKE, D.B. and YANEW, K.P., 1984. - Measuring gene flow among populations having high levels of genetic fragmentation, *Genetics*, **106** : 293-308.
- LESSA, E.P. 1990. Multidimensional analysis of geographic genetic structure. *Syst. Zool.* **39** : 242-252.
- LEVINS, R., (1971). - Evolution in changing environment. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- LUQUET, J. C., (1974). - L'année entomologique 1972. *Alexandor*, **8** : 221-226.
- LUQUET, G. C., (1976). - Aperçu lépidoptérologique des années 1973 et 1974. *Alexandor*, **9** : 303-312.
- MAC ARTHUR, R. H. and E. O. WILSON, (1967). - The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N. J..
- MARUYAMA, T. and M. KIMURA, (1980). - Genetic variability and effective population size when local extinction and recolonization of populations are frequent. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **77** : 6710-6714.
- MATSUMOTO, K., (1985). - Population dynamics of the Japanese clouded Apollo *Parnassius glacialis* Butler (Lepidoptera : Papilionidae). I. Changes in population size and related parameters for three successive generations. *Res. Pop. Ecol.*, **27** : 301-312.
- MAYR, E., (1963). - Animal species and evolution. The Belknap Press of the Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- MOLINIER, R., 1954. - La hêtraie sans hêtre et l'étage du hêtre sans hêtraie. *Rev. Forest. Fr.*, **3** : 154-150.
- MOLINIER, R., 1960. - Monographies phytosociologiques. Le Massif du Mourré d'Agnis (Var). *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **20** : 5-42.
- MOLINIER, R. et H. PIALOT, 1952. - Carte des groupements végétaux de la forêt domaniale de la Sainte Baume (Var) dressée au 1/2000. Ed. du C.N.R.S., Paris.
- NAPOLITANO, M., GEIGER, H.J. et DESCIMON, H., (1988). - Structure démographique et génétique de quatre populations provençales de *Parnassius mnemosyne* (L.) (Lepidoptera : Papilionidae) : isolement et polymorphisme dans des populations menacées. *Génét. Sél. Evol.*, **20** : 51-62.
- NAPOLITANO, M., (1989). Structure génétique des populations de *Parnassius mnemosyne* dans le sud de la France. Etude biométrique et électrophorétique. *Nota lepid.*, **12** : 38-41.

- NEI, M., (1987). - Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press. New York.
- OLIVIERI, I., D. COUVET and P. H. GOUYON, (1990). - The genetics of transient populations: research at the metapopulation level. *Trends Ecol. Evol.*, **5** : 207-210.
- PLANEIX, P., (1968). - Chasses printanières en Provence. *Alexandria*, **5** : 275-278.
- POWELL, J.R. and WISTRAND, H., (1978). - The effect of heterogeneous environments and a competitor on genetic variation in *Drosophila*. *Amer. Natur.*, **112** : 935-947.
- REMLINGTON, C. L., (1950). - The re-discovery of a French *Parnassius*. *Lepidopterists' News*, **4** : 15.
- SIÉPI, P., (1931). - Catalogue raisonné des Lépidoptères du département des Bouches du Rhône et de la région de la Sainte Baume (2^e édition revue par M. Lucas). *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **25** : 25-244.
- SIMBERLOFF, D. S. and E. O. WILSON, (1969). - Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, **50** : 278-296.
- SLATKIN, M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, **39** : 53-65.
- SWOFFORD, D.L., and R.B. SELANDER. 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* **72** : 281-283.
- THIÉBAUT, B., 1982. Existe-t-il une hêtraie "méditerranéenne" distincte des autres forêts de hêtre en Europe occidentale ? *Vegetatio*, **50** : 23-42.
- TRIAT-LAVAL, H. (1979). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse, Aix-Marseille III.
- WRIGHT, S., (1938). - Size of populations and breeding structure in relation to evolution. *Science*, **87** : 430-431.
- WRIGHT, S., (1943). - The differential equation of the distribution of gene frequencies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **31** : 382-389.
- WRIGHT, S., (1943). - Isolation by distance. *Genetics*, **16** : 114-138.

Communauté des coléoptères d'un littoral sableux méditerranéen : la plage de Bou-Areg (Maroc)

Mustapha MAACHI* et Mohamed RADOUANI*

RESUME

Les auteurs étudient les quatre biotopes sur une barre sableuse du littoral méditerranéen marocain : la plage, la dune, la sansouire et la rive de la lagune de Nador. Après description des différents biotopes, l'inventaire faunistique global (134 espèces de Coléoptères) a été établi.

Les peuplements des différents biotopes ont été analysés et comparés par l'indice de JACCARD. Les communautés ripicoles et sabulicoles ont été comparées avec celles du littoral atlantique.

MOTS-CLES : plage sableuse, littoral méditerranéen, écologie, coléoptères, peuplements, Maroc

ABSTRACT

The authors study the four biotopes distinguished on a sandy bar of the moroccan mediterranean littoral : the beach, the sandy-dune, the sansouire and the Nador lagoon bank. After description of differents biotopes, the species general inventory (134 Beetles) is established.

The populations of the differents biotopes are analysed and compared with the JACCARD's index. The sandy and the ripicol communities have been compared with those of the atlantic littoral.

KEYWORDS : sandy beach, Mediterranean littoral, ecology, Coleoptera, peoplings, Morocco

MILIEU D'ETUDE

Généralités

La barre sableuse de Bou-Areg (figure 1), située au nord-est du Maroc, sépare la Méditerranée de la lagune de Nador. Ses coordonnées sont : 35° 6' latitude nord et 2° 45' longitude ouest. Cette barre sableuse, de direction NW-SE, est interrompue par une petite ouverture appelée localement «Bocana». Les échanges hydriques entre la mer et la lagune se font à travers cette ouverture. Cette barre sableuse a 24 Km de long pour 250 à 400 mètres de large ; son altitude atteint une vingtaine de mètres dans sa partie S-E et ne dépasse pas trois mètres au N-W.

Climatologie

La région étudiée se situe dans l'étage bioclimatique semi-aride. Le diagramme ombrothermique de la région (figure 2) montre une période biologiquement sèche de cinq mois et demi. Le régime pluviométrique revêt un caractère très irrégulier ; en 1983, 116,3 mm de précipitations ont été enregistrés pour passer en 1985 à 430,6 mm. Les températures ne montrent pas beaucoup de variations d'une année à l'autre.

Description des stations de prélèvement

Du point de vue écologique, quatre biotopes (figure 3) formant des bandes étroites et allongées parallèlement peuvent être facilement individualisés au niveau de la barre sableuse ; du NE au SW nous distinguons :

* Laboratoire de Biologie Générale et de Zoologie
Faculté des Sciences de Rabat. Charia Ibn Battouta. B.P.1014
Université Mohammed V. Tél. 77-18-34/35/46. Rabat (Maroc)

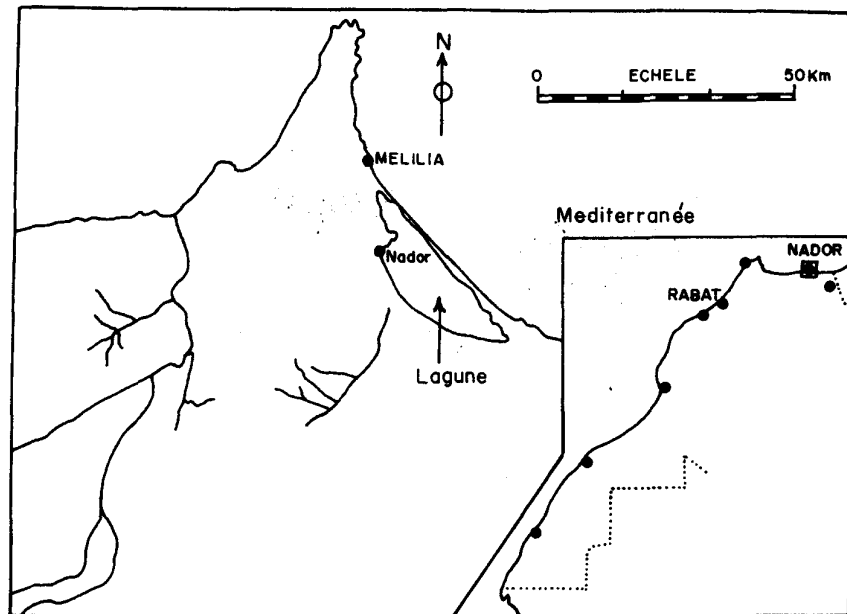


Figure 1.- Localisation de la région étudiée

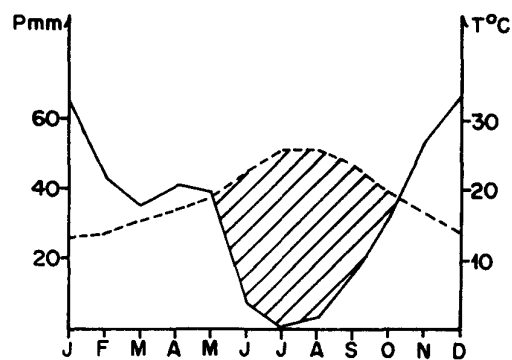


Figure 2.- Diagramme ombrothermique (moyenne des années 1933-1963)

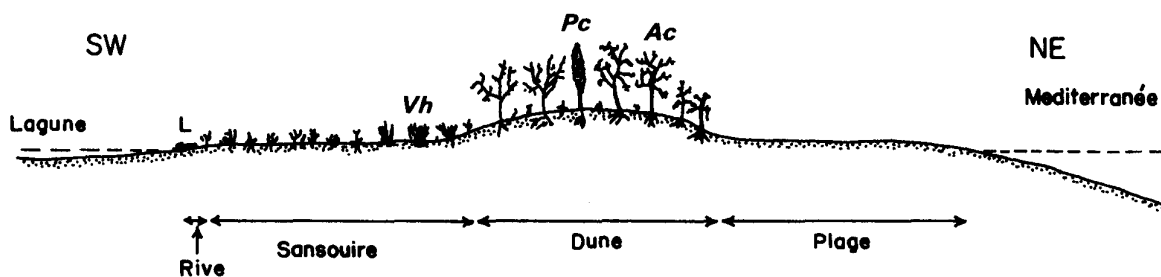


Figure 3.- Différents biotopes de la barre sableuse (L: laisses)

Vh Végétation halophile

Ac *Acacia cyanophylla*Pc *Phoenix canariensis*

La plage

En bordure de Méditerranée, constamment dépourvue de végétation, la plage est constituée en grande partie de coquilles de Bivalves mélangées avec du sable. Les espèces les plus abondantes sont : *Cardium tuberculatum*, *Glycemeris violaceus*, *Donax trunculus*, *Solen marginatus*, *Tapes decussatus*, ... Une étroite zone de la plage est constamment mouillée par les vagues de la Méditerranée (Ph) tandis que la zone interne reste sèche (Ps).

La dune

Il s'agit là d'un seul cordon dunaire (D) où le sable meuble est fixé par une population actuellement très dégradée d'*Acacia cyanophylla* mélangée à quelques pieds de *Tamarix aphylla* et de *Phoenix canariensis*. Dans ce biotope se développe une végétation psammophile très diversifiée constituée essentiellement de *Silene pardoii*, *Lolium perenne*, *Euphorbia paralias*, *Medicago littoralis*, *Medicago marina*, *Lotus creticus*, *Ononis variegata*, *Eryngium maritimum*, *Plantago coronopus*, *Daucus pumilus*, *Lythrum flexuosum*, *Spergularia marginata*, *Echium arenarium*, *Ammophila australis*, *Mesembryanthemum cristallinum*, *Mesembryanthemum nodiflorum*, ...

La sansouire

C'est une vaste étendue plane située en bordure de la lagune. Le sol sableux, plus au moins compact, est imprégné de limons et de chlorure de sodium. Selon le degré de chlorinité, la sansouire (S) regroupe plusieurs formations végétales.

+ Sur le sol peu humide et peu salé, le plus proche du cordon dunaire, se développe une communauté formée principalement de *Cakile maritima*, *Inula crithmoides*, *Juncus acutus*, *Salsola Kali*, ...

+ Sur le sol riche en sel et humide se développe l'association à *Chenopodium murale*, *Suaeda brevifolia*, *Frankenia crassicastrata*, *Salicornia fruticosa*, *Limonium gummiferum*, *Atriplex halimus*, *Atriplex mauritanica*, ...

+ Sur le sol situé en bordure de la lagune domine *Salicornia glaucum* mélangée à *Suaeda brevifolia*, *Juncus maritimus*, *Spergularia marginata*, *Polygonum maritimum*, ...

Dans ce biotope se rencontrent des coquilles de Mollusques; les espèces dominantes sont : *Cardium tuberculatum*, *Glycemeris violaceus*, *Tellina tenuis*, *Dosinia exoleta*, *Murex brandaris*, *Gibbula ardeus*, ...

La rive

C'est le bord immédiat de la lagune périodiquement inondé par les eaux de celle-ci. Deux faciès peuvent être individualisés à ce niveau :

R1 : localisé à l'extrémité NW de la lagune où le sol est limono-argileux. Le retrait du plan d'eau s'accompagne de la formation de très nombreuses petites fentes de retrait. L'algue *Enteromorpha compressa* se dépose en grande quantité sur la plage dégagée.

R2 : s'étendant très étroitement tout au long de la lagune, ce faciès est caractérisé par un substrat sableux coquillé où le sol ne forme jamais de fentes de dessiccation. Sur cette rive s'accumule l'angiosperme *Zostera marina*.

METHODES D'ETUDE

Dans chaque biotope nous avons réalisé, pendant les années 1985-1987, 34 prélèvements qualitatifs de faune. La méthode utilisée consiste à explorer en détail les différents micromilieus constituant le biotope afin d'obtenir la liste complète des espèces présentes.

Généralement, la faune se cache dans différents abris ; le prélèvement consiste donc à gratter le sol, à soulever les pierres, les morceaux de bois, les cadavres échoués et à fouiller les laisses végétales. En plus, au niveau de la dune, nous avons procédé au tamisage du sable pour récolter les espèces psammophiles.

La faune est récoltée à l'aide d'un aspirateur à bouche ou d'une pince souple et conservée par la suite dans l'alcool 70°.

Le seul indice écologique utilisé dans cette étude basée sur le critère présence-absence est l'indice de JACCARD. Il permet de quantifier à partir de relevés qualitatifs le degré d'affinité entre différents peuplements comparés entre eux deux à deux. Cet indice s'exprime par la formule $J_{ij} = (a/a+b+c) \times 100$.

J_{ij} = Coefficient calculé entre les peuplements i et j.

a = nombre d'espèces communes aux deux peuplements.

b = " " propre au peuplement i.

c = " " propre au peuplement j.

La matrice de similitude ainsi obtenue est interprétée par la méthode des dendrogrammes en utilisant l'algorithme préconisé par LANCE et WILLIAMS (in Dajet, 1976) :

Tableau I

Inventaire faunistique

Les espèces nouvelles pour la région sont indiquées par le signe +. Les chiffres indiquent le nombre de captures de l'espèce dans chaque biotope.

	Rive		S	D	Plage	
	R1	R2	S	D	Ps	Ph
CICINDELIDAE						
<i>Lophyridia littoralis</i> F	12	1	.	.	.	1
<i>Lophyra flexuosa</i> F	2	1	.	.	.	.
<i>Eugrapha trisignata trisignata</i> Dej.	.	.	.	.	.	1
<i>Cephalota litorea</i> Forsk	1	.	.	.	.	2
SCARITIDAE						
+ <i>Dyschirius numidicus</i> Putz.	.	.	.	.	.	2
" <i>dalila</i> Ant.	1	1	.	.	.	.
" <i>clypeatus</i> Putz.	4	7	.	.	.	2
+ " <i>fossulicola</i> Ant.	.	1	.	.	.	.
<i>Scarites buparius</i> Forsk	.	.	.	1	.	.
" <i>terricola maroccanus</i> Ant.	2	.	.	.	.	.
TRECHIDAE						
+ <i>Tachys scutellaris dimidiatus</i> Mots.	19	16	.	.	.	.
<i>Notaphus varius</i> Ol.	2	.	.	.	.	.
+ <i>Emphanes normannus</i> Dej.	7	9	.	.	.	.
<i>Pogonus gilvipes</i> Dej.	1	.	.	.	.	.
+ " <i>luridipennis</i> Germ.	.	.	.	.	.	1
" <i>chalceus viridanus</i> Dej.	28	18	.	.	.	.
+ <i>Pogonistes gracilis</i> Dej.	21	.	.	.	.	.
PTEROSTICHIDAE						
<i>Orthomus barbarus</i> Kocher Matéu	1	.	.	.	.	.
<i>Calathus mollis encaustus</i> Frm.	.	.	.	1	.	.
<i>Sphodrus leucophthalmus</i> L.	.	.	.	2	.	.
<i>Pristonychus complanatus</i> Dej.	1	.	.	.	.	.
<i>Acorius metallescens</i> Zimm.	.	.	.	1	.	.
<i>Amathitis rufescens schismatica</i> Ant.2	.	.	.	2	.	.
HARPALIDAE						
+ <i>Harpalus distinguendus</i> Duft.	1	.	.	.	.	.
" <i>tenebrosus</i> Dej.	1	.	.	.	.	.
" <i>fulvus littoralis</i> Ramb.	.	.	.	1	.	.
+ " <i>attenuatus</i> Steph.	1	.	.	.	.	.
<i>Acinopus grassator</i> Coqu.	1	.	.	.	.	.
<i>Dichrotrichus obsoletus</i> Dej.	17	14	15	.	.	.
CALLISTIDAE						
+ <i>Chlaeniellus vestitus distinctus</i> Chd.	1	.	.	.	.	.
<i>Chlaenites spoliatus</i> Rossi	1	.	.	.	.	.
MASOREIDAE						
<i>Masoreus wetterhalli testaceus</i> Luc.	.	.	.	14	.	.

LEBIIDAE

<i>Lebia trimaculata</i> Villers	2	.	.	.	.	.
<i>Cymindis setifensis</i> Luc.	1	.	.	.	.	.
<i>Trichis maculata</i> Klug.	8	3	3	.	.	.
<i>Synthomus fuscomaculatus</i> Mots.	2	.	2	3	1	.
<i>Microlestes luctuosus</i> Holdh.	5	.	3	1	.	.
" <i>abeillei brisouti</i> Holdh	4	.	.	.	2	.

DYTISCIDAE

<i>Potamonectes clarki</i> Woll.	1	.	.	.	.	.
----------------------------------	---	---	---	---	---	---

LIMNEBIIDAE

+ <i>Ochtebius maculatus</i> Rche.	.	5	.	.	.	.
" <i>bifoveolatus</i> Walt.	1	2	.	.	.	.

HYDROPHILIDAE

+ <i>Cercyon</i> sp	.	1	.	.	.	.
<i>Paracymus aeneus</i> Germ.	.	10	.	.	.	.
+ <i>Enochrus bicolor</i> F.	18	21	.	.	.	.

SILPHIDAE

<i>Silpha puncticollis</i> Luc.	1	.	.	1	.	.
---------------------------------	---	---	---	---	---	---

OXYTELIDAE

<i>Oxytelus plagiatus</i> Rosh.	1	.	.	.	.	.
" <i>sculpturatus</i> Grav.	.	1	.	.	.	.
+ <i>Bledius furcatus</i> Ol.	12	1	.	.	.	2
+ " <i>graëllsi</i> Fauv.	.	.	.	.	.	1
+ " <i>corniger</i> Rosh.	1	.	.	.	.	.
+ " <i>unicornis</i> Germ.	11	6	.	.	.	.
+ " <i>angustus</i> Muls & Rey	.	1	.	.	.	.
+ <i>Bledius</i> sp	.	.	.	.	.	1

STAPHYLINIDAE

+ <i>Xantholinus linearis</i> Ol.	.	.	.	1	.	.
" <i>glabratus</i> Grav.	2	.	.	.	.	.
<i>Gauropterus fulgidus</i> F.	2	.	.	.	.	.
<i>Philonthus ochropus</i> Grav.	3	.	.	.	.	.
" <i>pachycephalus</i> Nor.	1	.	.	.	.	.
+ <i>Spatulonthus minutus</i> Boh.	1	.	.	.	.	.
+ <i>Cafius sericeus</i> Holme	.	1	.	.	.	.
+ <i>Tasgius planipennis</i> Aubé	.	.	1	.	.	.
+ <i>Heterothops dissimilis</i> Grav.	.	1	.	.	.	.

TACHYPORIDAE

<i>Tachyporus nitidulus</i> F.	1	.	1	2	1	.
--------------------------------	---	---	---	---	---	---

ALEOCHARIDAE

<i>Cardiola obscura</i> Grav.	.	.	.	2	.	.
+ <i>Myrmecopora laesa</i> Er.	.	2	.	.	.	1
<i>Sipalia musicola</i> Woll.	1	.	.	.	.	.
<i>Hydrosmehta thinobioides</i> Kr.	1	1	.	.	.	.
<i>Atheta</i> sp.	.	.	.	.	1	.
<i>Coprothassa sordida</i> Marsh.	1	.	.	.	.	.
<i>Aleochara moesta</i> Grav.	.	.	.	1	.	.
" <i>bipustulata</i> L.	2	.	.	2	1	.
+ <i>Phytosus balticus</i> Kr.	.	.	.	1	.	.

PSELAPHIDAE

+ <i>Brachyglutina sardoa</i> Saulcy	.	8	.	.	.	.
--------------------------------------	---	---	---	---	---	---

HISTERIDAE					+ " fenestratus Schm.				
<i>Saprinus semipunctatus</i> F.	.	.	.	1	<i>Anthicus</i> sp.	.	.	3	4
" <i>aerosus</i> Norm. & Thérond	1	.	.	6		.	.	2	1
" <i>semistriatus</i> Sriba	.	.	.	1	TENEBRIONIDAE				
" <i>politus</i> Brahm.	1	.	.	.	<i>Erodius emondi</i> Sol	4	.	18	2
<i>Baeckmanniolus dimidiatus</i> Illig.	.	.	.	1	<i>Zophosis punctata</i> Brul.	2	.	.	1
<i>Carcinops</i> 14-striata Seph.	1	.	.	.	<i>Pachychila haroldi</i> Kr.	4	.	2	22
<i>Hister</i> 12-striatus Schrk.	1	.	.	.	<i>Tentyria thunbergi</i> Stern.	1	.	.	.
CLERIDAE					<i>Alphasida melillensis</i> Esc.	4	.	.	.
<i>Necrobia rufipes</i> Deg.	4	.	2	.	<i>Scaurus punctatus</i> F.	1	.	1	.
HETEROCERIDAE					" <i>uncinus</i> Forst.	2	.	17	2
+ <i>Heterocerus aragonicus</i> Kiesw.	.	8	.	.	<i>Pimelia mauritanica breiti</i> Koh.	.	.	1	16
DERMESTIDAE					<i>Blaps gigas</i> L.	.	.	1	.
<i>Dermestes frischii</i> Kug.	4	.	.	3	" <i>prodigiosa</i> Er.	.	.	1	.
TEMNOCHILIDAE					" <i>nitens</i> Cast.	13	.	4	.
<i>Tenebroides mauritanicus</i> L.	.	1	.	.	<i>Gonocephalum perplexum</i> Luc.	6	.	2	.
NITIDULIDAE					<i>Ammobius pardoii</i> Kolbe	.	.	6	2
<i>Carpophilus hemipterus</i> L.	1	1	.	.	<i>Trachyscelis aphodioides</i> Latr.	.	.	3	14
+ " <i>immaculatus</i> Luc.	1	.	.	.	<i>Phaleria acuminata</i> Küst	.	.	5	20
<i>Nitidula flavomaculata</i> F.	1	.	.	.	<i>Crypticus pubens</i> Frm.	4	.	2	21
CRYPTOPHAGIDAE					" <i>pruinus</i> Duf.	.	.	19	7
<i>Cryptophagus distinguendus</i> Strm.	.	.	.	3	<i>Cataphronetes crenata</i> Germ.	21	1	4	.
COCCINILLIDAE					<i>Alphitobius diaperinus</i> Panz.	1	.	.	1
<i>Rhizobius litura</i> F.	1	.	.	.	<i>Nesotes aenescens</i> Rche.	.	.	1	.
<i>Scymnus bipunctata</i> Klug.	1	.	1	.	SCARABEIDAE				
<i>Adonia variegata</i> Gze.	1	.	.	.	<i>Scarabaeus semipunctatus</i> F.	.	.	7	.
<i>Coccinella</i> 7- punctata L.	14	.	1	1	<i>Aphodius granarius</i> L.	2	.	.	.
ANOBIIDAE					<i>Psammobius porcicollis</i> Ill.	3	.	13	4
<i>Xyletinus bucephalus</i> Illig.	.	.	.	1	<i>Diaeticus tibialis</i> F.	.	.	.	1
PTINIDAE					<i>Pentadon bispinosus</i> Küst	.	.	1	.
<i>Ptinus fossulatus</i> Luc.	.	.	.	1	CHRYSOMELIDAE				
OEDEMERIDAE					<i>Entomoscelis rumicis</i> F.	.	.	.	1
<i>Probosca unicolor</i> Küst	3	.	4	.	<i>Galeruca barbara</i> Er.	1	.	.	1
ANTHICIDAE					<i>Psyllioides hospes</i> Woll.	.	.	1	4
+ <i>Anthicus desbrochersi</i> Pic	24	4	.	.	<i>Cassida vittata</i> Vill.	1	.	.	.
+ " <i>constrictus</i> Curt.	1	.	.	.	CURCULIONIDAE				
+ " <i>opaculus</i> Woll.	1	2	6	.	<i>Otiorrhynchus sordidus</i> Stierl.	1	.	.	.
					<i>Cathormiocerus grandini</i> Dbr.	.	.	1	.
					<i>Conorhynchus conicirostris</i> Ol.	1	.	1	.
					<i>Coniocleonus excoriatus</i> Gyll.	1	.	.	.
					<i>Coniatus repandus</i> F.	.	.	2	2
					Richesses spécifiques				
					Espèces exclusives	82	30	19	44
						38	12	02	18
							05	05	

$$JK_{ij} = 0,625(JK_i + JK_j) - 0,25J_{ij}$$

JK_{ij}= niveau de similitude entre K et le groupe ij.

JK_i= " " " K et i.

JK_j= " " " K et j.

J_{ij}= " " " i et j.

Les valeurs du coefficient de similitude sont comprises entre 0 et 100 ; plus elles sont proches de 100, plus les deux peuplements sont qualitativement semblables

INVENTAIRE FAUNISTIQUE

Au total, 134 espèces de Coléoptères, appartenant à 33 familles, ont été recensées au niveau des différents biotopes. La famille des Ténébrionidés est la mieux représentée avec 20 espèces.

Pour chaque espèce, nous avons indiqué le ou les biotopes fréquentés (Tableau I).

Certaines espèces capturées dans la région étudiée nécessitent quelques brefs commentaires.

Dyschirius numidicus (Putzeys)

En Afrique du nord, cette espèce n'a été signalée que de la région saharienne du Maroc et de l'Algérie : Figuig (ALLUAUD, 1926), Sahara marocain (ANTOINE, 1933 et 1953), Beni-Abbès (MATEU, 1964 ; GIRARD, 1965). Nous avons capturé une dizaine d'individus sur la plage humide. Sa présence dans cette région n'est pas extraordinaire puisque d'après JEANNEL (1942) *D. numidicus* est présente sur toutes les côtes sableuses de la Méditerranée. VERDIER et QUEZEL (1951) l'ont signalée de la région littorale Languedocienne.

Pogonus luridipennis (Germar)

Un seul exemplaire a été capturé sur la plage humide. Sur le littoral méditerranéen, elle a été signalée de Tanger (KOCHER, 1963).

Pogonistes gracilis (Dejean)

Selon ANTOINE (1955) et KOCHER (1963), cette espèce reste jusqu'à présent localisée à Douyet près de Fès. Nous l'avons capturée abondamment et constamment sur la rive où elle se trouve en compagnie de *Pogonus chalceus*.

Trichis maculata (Klug)

Au Maroc, ANTOINE (1962) a déjà signalé la présence de *T. maculata* à Melilla : Lengua de Tierra, où un seul exemplaire a été capturé sous un tas d'algue sèche. Récemment, elle a été reprise dans la même région par YUS RAMOS et CABO HERNANDEZ (1986). Dans nos prélèvements, cette espèce est assez fréquente ; elle est récoltée constamment sous la végétation halophile et les algues sèches respectivement de la sansouire et de la rive. L'édéage, jusqu'à présent inconnu, est représenté dans la figure 4.

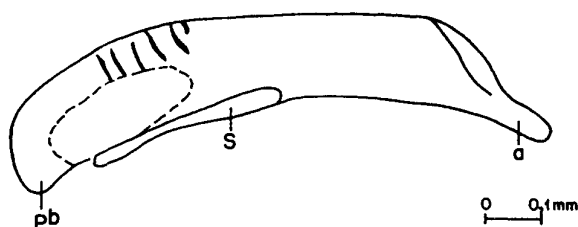


Figure 4.- Edéage en vue latérale de *Trichis maculata* Klug.

pb.: partie basale, s. : style, a.: apex

Brachyglutina sardoa (Saulcy)

Espèce nouvelle pour le Maroc, elle est décrite de Sardaigne et signalée également de Corse, de Tunisie et d'Algérie (JEANNEL, 1950).

Nous avons capturé (MAACHI, 1991) fréquemment ce Psélaphide sous des tas de *Zostera marina* de la rive R2. Ce genre jusqu'à présent monospécifique au Maroc n'était représenté que par *Brachyglutina globulicollis*. La détermination de cette nouvelle espèce est facilitée par l'étude des génitalia ; ceux-ci correspondent exactement à ceux de *B. sardoa* donnés par JEANNEL dans la Faune de France.

PEUPELEMENTS DES DIVERS BIOTOPES

Il faut noter que les richesses spécifiques diffèrent d'un biotope à l'autre (Tableau I). La rive R1 est la plus peuplée avec 82 espèces ; la plage humide est la zone la plus pauvre avec seulement 12 espèces de Coléoptères. Au sein de chaque peuplement, trois catégories d'espèces peuvent être différenciées :

- les espèces caractéristiques étroitement inféodées à un milieu donné ;
- les espèces erratiques dont la présence, accidentelle, est sans rapport avec l'originalité du substrat ;
- les espèces ubiquistes définies par AMANIEU (1969) comme étant des « espèces qui fréquentent des biotopes variés ».

La plage

- Plage humide

Cette zone est toujours pauvre en espèces. Parmi les Coléoptères récoltés à ce niveau, 11 espèces sont fortement halophiles ; les genres *Dyschirius* et *Bledius* se tiennent dans de petites galeries à la limite de la zone humide rarement balayée par les grandes vagues de la Méditerranée. La cohabitation sur la plage de trois espèces de cicindèles est intéressante à signaler. *E. trisignata trisignata* est la seule espèce caractéristique de ce biotope. Parmi la faune non coléoptérologique, le crustacé *Talitrus saltator* est bien représenté.

- Plage sèche

Cette portion de plage présente peu de conditions favorables de nourriture et d'abris pour l'installation d'une faune abondante et variée. *P. acuminata*, espèce constamment présente sur la plage, caractérise ce biotope ; les individus se regroupent en petits îlots sous les abris disponibles. Les autres espèces, dont la présence est accidentelle, forment un peuplement instable et constituent ce qu'on peut appeler une faune de passage.

La dune

Le milieu dunaire, contrairement aux biotopes déjà cités, est peuplé par une faune hautement spécialisée et bien adaptée à ce biotope. Les espèces sabulicoles, constituées en grande partie de Ténébrionidés, se tiennent à une faible profondeur dans le sable, au pied des divers plantes ou sous les abris. Beaucoup d'espèces y sont abondamment et constamment présentes ; les espèces *P. haroldi*, *E. emondi*, *T. aphodioides*, *C. pubens*, *C. pruinus* et *P. porricollis* forment le noyau du peuplement sabulicole. *C. pruinus*, très abondante, reste strictement liée aux sables dunaires. D'autres espèces, bien que caractéristiques de ce biotope, peuvent se retrouver en individus isolés dans les biotopes adjacents.

La sansouire

C'est un milieu pauvre en espèces dont aucune n'est caractéristique. Le peuplement instable de ce biotope est formé par des espèces erratiques ou ubiquistes qui trouvent refuge dans la végétation dense de la sansouire. *D. obsoletus* est l'espèce la mieux représentée et la plus abondante de ce biotope ; elle se tient en petits groupes sous les abris, de préférence non végétaux.

La rive

Avec 95 espèces récoltées à ce niveau, la rive constitue le milieu le plus riche en espèces. Elle offre par son humidité élevée et par ses laisses végétales de très bonnes conditions pour l'installation d'une faune qualitativement et quantitativement bien représentée. Parmi les espèces caractéristiques de ce biotope, ce sont les Tréhidés et les Staphylinidés qui sont les mieux adaptés à ces biotopes humides.

La rive héberge une faune ripicole fortement hygrophile à laquelle viennent s'ajouter d'autres espèces de tendances écologiques variées. Ce mélange est dû au fait que ce biotope est un écotone entre les domaines terrestre et aquatique.

17 espèces sont communes aux rives R1 et R2 ; 65 espèces sont exclusives dans R1 et 13 espèces seulement dans R2.

La présence de six espèces de Coléoptères aquatiques dans la lagune, où la salinité des eaux peut dépasser celle de la Méditerranée, revêt une importance particulière. *E. bicolor* est récoltée constamment et abondamment dans l'algue *Enteromorpha compressa*. *P. aeneus*, fréquentant le sédiment sableux n'est capturée que sur R2.

La faune ripicole, strictement liée à la zone humide, est formée par un noyau d'espèces fortement halophiles. Sur R1 se rencontrent fréquemment, en parfaite association, les espèces *T. scutellaris*, *E. normannus*, *P. chalceus*, *P. gracilis* et *A. desbroschersi*. L'abondance également à ce niveau de *E. bicolor* a été déjà signalée. Les espèces caractéristiques de R2 sont, par ordre décroissant, *P. chalceus*, *E. normannus* et *T. scutellaris*. L'espèce *P. gracilis* n'a pas été capturée sur R2.

D'autres espèces non hygrophiles fréquentent également ce biotope, attirées par la variété des abris qu'il offre contre les prédateurs et par l'abondance de la nourriture ; parmi ces espèces *B. nitens* et *C. crenata* sont abondants sur R1.

Parmi la faune non Coléoptérologique, les Crustacés *Talitrus saltator* et *Oniscus asellus* forment de véritables populations sous les amas de *Zostera marina*. Le Dermaptère *Labidura riparia*, bien représenté sur la rive, est présent en effectifs moins élevés sur les autres biotopes à l'exception de la dune.

COMPARAISON DES PEUPELEMENTS

L'analyse du dendrogramme (figure 5) montre que les niveaux de similitude entre les différents peuplements comparés sont très bas.

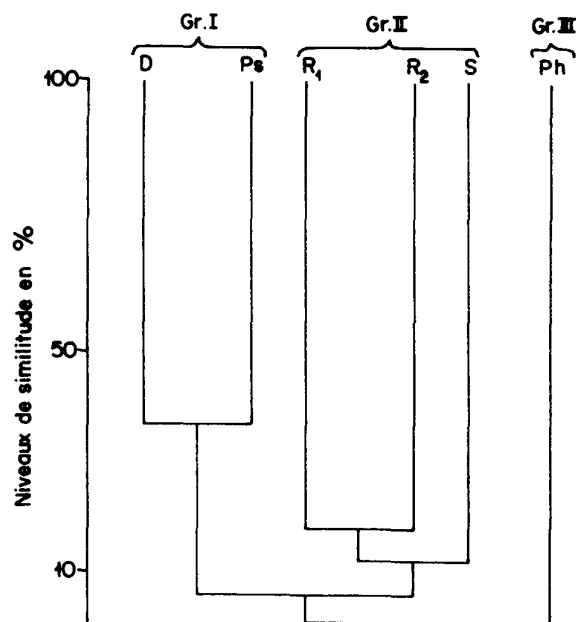


Figure 5.- Dendrogramme interprétatif de la matrice de similitude obtenue par l'indice de JACCARD

L'hétérogénéité des biotopes étudiés et la présence d'un pourcentage élevé d'espèces exclusives dans chaque biotope (Tableau I) sont les principaux facteurs de cette dissimilitude. Cependant trois groupes de peuplements se dégagent de cette analyse (figure 5). Les peuplements du premier groupe présentent le plus fort coefficient ; la présence du sable sec permet à de nombreuses espèces de coloniser la dune et la plage sèche. Le niveau de similitude très bas du groupe II, malgré les fortes humidité et chlorinité du sédiment, est dû principalement à une différence morphologique (végétation, texture du substrat, ...) des biotopes.

Le peuplement de la plage humide présente très peu d'affinité avec les autres peuplements ; ceci est dû aux conditions écologiques particulières de ce biotope.

L'individualisation de plusieurs peuplements sur la barre sableuse permet de mettre en évidence la relation très étroite faune-substrat. Au niveau de chaque biotope, l'interaction de plusieurs facteurs écologiques conditionne la mise en place d'un peuplement dont les espèces ont vis-à-vis de ces facteurs des exigences strictes et définies.

COMPARAISON ENTRE LES PEUPELEMENTS DU LITTORAL MEDITERRANEEN ET ATLANTIQUE

Signalons que de nombreux travaux d'analyse des communautés de plages marines ont été réalisés en France sur le littoral atlantique notamment par LAGARDERE (1966), CAUSSANEL (1970), ESTEVE (1980) et sur le littoral méditerranéen par ANGELIER (1950), THEROND & BIGOT (1964), BIGOT & al. (1982), ... La faune du littoral méditerranéen marocain sera comparée avec celle du littoral atlantique étudiée respectivement dans la zone entre Mehdyia et Mohammedia (IDRISSI, 1984) et dans la Merja de Sidi-Boughaba (MAACHI, 1985), sachant que ce sont les seuls travaux réalisés à ce niveau. Compte-tenu des paramètres écologiques très différents sur les plages de la Méditerranée et de l'Atlantique, cette comparaison est à considérer avec prudence dans ce premier niveau d'étude.

Au niveau de la plage trois espèces sabulicoles : *T. aphodioides*, *P. porcicollis* et *S. semipunctatus* ont été retrouvées simultanément sur le littoral méditerranéen et atlantique. Les peuplements de la plage humide, mieux représentés sur la Méditerranée, ne possèdent aucune espèce en commun.

Au niveau de la dune, les espèces *B. dimidiatus*, *P. porcicollis*, *C. setifensis*, *S. buparius* et *T. aphodioides* sont communes aux deux peuplements. *M. wetterhali* que nous avons récolté abondamment sur la dune n'a été retrouvée que sur la plage du littoral atlantique.

Signalons tout d'abord que le plan d'eau nommé Merja de Sidi-Boughaba est un milieu permanent aux eaux saumâtres. Celui-ci est situé à faible distance de l'atlantique, à proximité de Mehdyia. Douze espèces strictement ripicoles sont communes aux deux plans d'eau. Parmi ces espèces *P. chaldeus*, *T. scutellaris* et *E. normannus* sont bien représentées dans les deux milieux. Cependant *P. gilvipes*, espèce hautement halophile très abondante sur la rive de la Merja, n'est capturée qu'en un seul exemplaire au niveau de la lagune.

Les peuplements ripicole et sabulicole du littoral méditerranéen comparés avec ceux du littoral atlantique sont composés d'espèces dont la plupart sont propres à l'un des peuplements avec un faible pourcentage d'espèces communes. Sur la rive de la lagune il y a moins d'espèces caractéristiques qu'il n'y en a au niveau de la Merja. Il en est de même pour le peuplement dunaire. La répartition géographique des espèces le long du littoral marocain pourrait expliquer la différence de composition et de richesse spécifique entre les différents peuplements. Signalons que plusieurs espèces ne se rencontrent que sur l'un des deux littoraux marocain. Vu l'aptérisme de certaines espèces sabulicoles et leur faible capacité de déplacement, celles-ci n'occupent que des zones restreintes et peu étendues. Elles sont remplacées dans d'autres zones par d'autres espèces de même moeurs. Ainsi les espèces se partagent le littoral en zones plus ou moins étendues. *Phaleria acuminata* est remplacée sur le littoral atlantique par *P. cadaverina*.

L'absence de certaines espèces à large répartition doit être attribuée aux exigences écologiques de ces espèces. Ainsi l'absence de *Eunebria complanata* dans nos relevés peut s'expliquer par l'absence de bois échoués qui constituent sans conteste son habitat préférentiel. Signalons également que cette espèce disparaît rapidement des milieux trop fréquentés par l'homme.

CONCLUSIONS

Il ressort de cette étude que la position de la barre sableuse, entre la Méditerranée et la lagune, est particulièrement intéressante pour une étude écologique. En effet, quatre biotopes différents se dégagent déjà à partir des caractères physiques du milieu et de la végétation. L'hétéro-

généité de ce milieu entraî ne une grande diversité spécifique. 134 espèces de Coléoptères ont été inventoriées dont 32 sont capturées pour la première fois dans la région. L'espèce *B. sardoa* est nouvelle pour le Maroc. Cette étude a permis de préciser la répartition de certaines espèces considérées jusqu'à présent comme localisées soit au Maroc atlantique, soit au sud du Maroc, soit en dehors du pays.

Les biotopes qui composent la barre sableuse abritent plusieurs peuplements distincts de Coléoptères dont la composition et la richesse spécifique diffèrent selon les particularités du biotope. La rive favorisée par plusieurs facteurs abiotiques (forte humidité, abondance d'abris et de nourriture) attire une faune abondante et diversifiée. La dune et la rive possèdent chacune une faune stable, spécialisée et étroitement liée à ces biotopes. Les autres biotopes sont peuplés par une faune constituée en quasi-totalité d'espèces préférentes ou étrangères et dont la présence n'est qu'accidentelle.

La faune sabulicole, peu nombreuse, est dominée par les Ténébrionidés. Certaines espèces restent étroitement liées à la dune tandis que d'autres éléments plus plastiques se retrouvent accidentellement dans d'autres biotopes.

La faune ripicole diversifiée et dense, est dominée par les Tréhidés et les Staphylinidés. L'hygrophilie des espèces ripicoles est un facteur limitant leur dispersion dans les biotopes adjacents.

Les espèces caractéristiques de chaque biotope ne représentent qu'un faible pourcentage de la richesse spécifique totale du peuplement. Ainsi BIGOT et GAUTIER (1981), en citant DAJOS, rappellent qu'en général, dans une biocénose, il y a moins d'espèces caractéristiques que d'espèces préférentes ou étrangères.

La comparaison des peuplements par l'indice de JACCARD montre des niveaux très bas de similitudes même entre les biotopes comparables. Le nombre d'espèces exclusives, très élevé dans certains peuplements, contribue à leur individualisation. Des milieux similaires pris sur le littoral méditerranéen et atlantique marocain abritent des peuplements différents ayant chacun des espèces qui leur sont propres.

AUTEURS CITES

ALLUAUD C., 1926. Compte rendu d'une mission zoologique dans le Maroc sud-oriental. Bull. Soc. Sci. Nat. Phy. Maroc, VI, 1-6 : 12-28.

AMANIEU M., 1969. Recherche écologique sur les faunes des plages abritées de la région d'Arcachon. Helgolander Wiss, Meeresunters. Germany, 19 : 455-557.

ANGELIER E. (1950). - Recherches sur la faune des sables littoraux méditerranéens. Vie et Milieu, 1 (2) : 185-190.

ANTOINE M. (1933). - Sur les *Dyschirius* du Maroc. Bull. Soc. Sci. Nat. Phy. Maroc, XIII, (7-8) : 181-190.

- (1953). - Note d'Entomologie marocaine - LIX- Recherche synonymique sur le *Dyschirius numidicus* Putz. et description d'une race nouvelle. Bull. Soc. Sci. Nat. Phy. Maroc, XXXIII, 4° tri. : 183-185.

- (1955-1962). - Coléoptères Carabiques du Maroc. Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc, (11) : 1-537.

BIGOT L. & G. GAUTIER (1981). - Originalité et intérêt écologique de la communauté ripicole et pélophile de surface. Bull. Mus. His. Nat. Marseille, (41) : 13-30.

BIGOT L., J. PICARD & M. L. ROMAN (1982). - Contribution à l'étude des peuplements des invertébrés des milieux extrêmes 1) La plage et les dunes vives de l'Espiguette (Grau-du-Roi, Gard). Ecologia Mediterranea, VIII (3) : 3-29.

CAUSSANEL C. (1970). - Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. Vie et Milieu, Série C, Biologie terrestre, 21, fasc. 1C : 59-104.

DAJET J. (1976). - Les modèles mathématiques en écologie. Masson Paris : 1-172.

ESTEVE G. (1980). - Les zoocénoses d'Arthropodes des sables mobiles littoraux, in La vie dans les dunes du Centre-Ouest, Flore et Faune. Bull. Soc. bota. du Centre-Ouest, N° série, n° spécial 4 : 174-208.

GIRARD C. (1965). - Coléoptères ripicoles observés à Beni-Abbès (Sahara nord-occidentale) pendant la saison chaude. L'Entomologiste, 21 (4-5) : 66-74.

IDRISSI L. (1984). - Contribution à l'étude écologique des Coléoptères sabulicoles du littoral atlantique marocain. Thèse 3° cycle, Fac. Sci. Rabat : 194.

JEANNEL R. (1942). - Coléoptères Carabiques. Faune de France, 39-40 : 1-1173.

- (1950). - Coléoptères Psélaphidés. Faune de France, 53 : 1-421.
- KOCHER L. (1956-1969). - Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc. Trav. Inst. Sci., série Zoologie, Rabat.
- LAGARDERE J.-P. (1966). - Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte Basque. Bull. Centr. Etud. Rech. sci. Biarritz, 6 (2) : 143-209.
- MAACHI M. (1985). - Les communautés d'Arthropodes ripicoles des Dayas et Merjas du Maroc atlantique. Thèse 3^e cycle, Fac. Sci. Rabat : 1-137.
- (1991). - Coléoptères Brachélytres nouveaux ou mal connus du Maroc. L'Entomologiste, 47 (5) : 249-252.
- MATEU J. (1964). - Les Coléoptères Carabiques de Beni-Abbès et régions limitrophes. Bull. Soc. Sci. Nat. Phy. Maroc, 44, 1^{er} et 2^e tri. : 17-47.
- THEROND J. & BIGOT L. (1964). - Les populations de Coléoptères des dunes littorales en Camargue. Bull. Soc. Etude Sci. nat. Nîmes, 50 : 1-15, repris in Entomologiste, 20 (3-4) : 38-4.
- VERDIER P. & P. QUEZEL (1951). - Les populations de Carabiques dans la région littorale Languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. Vie et Milieu, 2 : 69-94.
- YUS RAMOS R. & J. M. CABO HERNANDEZ (1986). - Guia de la naturaleza de la region de Melilla. Asociacion socio cultural del Excmo. Ayuntamiento de Melilla : 1- 431.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tous ceux qui ont bien voulu vérifier ou déterminer certains de nos Coléoptères : L. BIGOT, N. AOUAD et P. DAUPHIN, ainsi que M.P. AGUESSE pour la lecture de notre premier manuscrit.

L'étude des conditions de germination des espèces : une nécessité pour le succès des travaux de réhabilitation

Mohamed NEFFATI*, Nouredine AKRIMI* et Edouard LE FLOC'H**

RESUME

En zone aride tunisienne, les précipitations présentent un premier pic en décembre puis un second pic moins important durant le mois d'avril.

C'est en tenant compte de cette caractéristique et des performances germinatives à différentes températures des espèces étudiées ainsi que de l'évolution de ces performances avec l'âge des graines qu'il est possible de raisonner utilement à la fois sur le choix des dates optimales de semis et sur la constitution des mélanges à semer en fonction de la viabilité des semences. Ces questions sont abordées en prenant en considération les données de recherches conduites sur les exigences germinatives de diverses espèces steppiques susceptibles d'être réensemencées lors d'essais de réhabilitation de parcours dégradés.

MOTS-CLES : zone aride, Tunisie, réhabilitation, germination, pluviométrie

ABSTRACT

In the arid zone of Tunisia the rainfall distribution through the year shows a first peak in December and a second less important one in April. Taking in account this feature, the germination capacities at different temperatures of the studied species and their evolution with age, it is possible to argue usefully about the choice of optimal dates of sowing and at the same time about the choice of seed combination to sow according to the viability of the seeds. These questions are raised by considering the results of studies on germination requirements of different steppe species able to be used in rehabilitation experiments of degraded pasture land.

KEY WORDS : arid zone, Tunisia, rehabilitation, germination, rainfall

INTRODUCTION

En zone aride nord-africaine, l'accélération depuis au moins deux décennies, de la détérioration des écosystèmes a entraîné la raréfaction voir la disparition d'un certain nombre d'espèces d'intérêt pastoral (LE HOUEROU, 1969 ; TELAHIGUE, 1981 ; FLORET & PONTANIER, 1982 ; BENDALI, 1987 ; AKRIMI, 1990 ; NEFFATI & AKRIMI, 1991, etc.). De fait, dans certaines situations, le recours à la mise en défens ne permet plus, à lui seul, la restauration du paysage végétal antérieur et des fonctions de production des écosystèmes (FLORET, 1981 ; NOVIKOFF, 1983). Il paraît donc, dans ces conditions, nécessaire d'avoir recours aux techniques dites de réhabilitation (CCE, 1988 ; LE FLOC'H, 1990 ; CHAIEB *et al.*, 1990, etc.).

Il s'agit, par exemple, de procéder à la réintroduction volontaire de bonnes espèces pastorales, raréfiées ou disparues, capables en un relativement bref laps de temps, de relever à un niveau suffisant les ressources pastorales (CCE, 1988). Le souhait d'un recours à la réhabilitation pose de manière cruciale la nécessité d'opérer, parmi un certain nombre d'«espèces candidates», le choix des espèces à réintroduire. En effet, si un grand nombre d'espèces sont candidates, satisfaisant en particulier aux critères de bonnes espèces pastorales, toutes n'offrent cependant pas de grandes facilités de germination et d'installation. Il s'avère donc utile de tenter d'évaluer *a priori* ces facilités d'installation et, en tout premier lieu, les chances réelles de germination dans les conditions du terrain.

Evaluer les chances de succès de la réintroduction des espèces, au moment de la germination, permet de réfléchir et de concevoir

* Institut des régions arides, 4119 Médénine, Tunisie

** Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Louis Emberger
BP 5051, 34033 Montpellier Cedex France

un certain nombre de propositions relatives :

- aux mélanges performants (espèces, doses,...) d'espèces complémentaires pour une utilisation rationnelle de l'eau disponible dans le sol et pour une production forte et étalée dans le temps.
- aux techniques de semis (date optimale, type de travail du sol,...).

Les conditions climatiques qui déterminent le contexte zone aride, en Afrique du Nord, sont marquées dans le temps par une conjugaison particulière des valeurs des paramètres précipitations et températures. De même, les espèces «utilisables» dans la réhabilitation présentent des exigences et des caractéristiques définissant leur comportement germinatif. La confrontation de ces données, relatives au climat d'un site et au comportement germinatif des espèces, est susceptible de renseigner utilement sur les chances de succès des propositions faites pour la réhabilitation. Afin de préciser ce point de vue, nous raisonnerons à partir d'une situation concrète à savoir la réintroduction par graines d'un certain nombre d'espèces dans la zone d'El Fjé (Médénine - Tunisie).

1. Les conditions stationnelles ; le matériel végétal

1.1. Les conditions climatiques à El Fjé, leur variabilité

La station d'El Fjé, où sont menées une partie des études de réhabilitation des terres dégradées entreprises dans le cadre des activités de l'Institut des Régions Arides, est située à 25 km au Nord de Médénine aux coordonnées suivantes : 37Gr 22 Est ; 9Gr 23 Nord.

Du point de vue bioclimatique, cette station est située en bioclimat méditerranéen aride

inférieur à hivers doux au sens d'Emberger. En ce qui concerne les précipitations, nous utiliserons les données relevées dans la station d'El Fjé elle même. Pour les températures, qui ne présentent que de très faibles variations interannuelles, nous nous référons aux données de la station de Médénine appartenant au réseau synoptique de l'Office de la Météorologie Nationale. Les données utilisées sont rapportées au tableau 1 et illustrées sur les figures 1 et 2. Il apparaît clairement que les pluies présentent une grande variabilité quand au total annuel précipité et à leur répartition dans le temps. Une année peut être soit précoce, moyenne ou tardive en ce qui concerne le début et la fin des précipitations. En moyenne, sur la période considérée (1984-1992), les précipitations présentent bien un premier pic en décembre puis, après un creux en février, un second pic moins important en avril. La période chaude est sèche, l'essentiel des précipitations étant hivernales.

1.2. Le matériel végétal et son comportement germinatif

Les semences d'un certain nombre d'espèces ont déjà été étudiées (CCE, 1988 ; NEFFATI *et al.* 1992) à l'Institut des Régions Arides où ces études se poursuivent selon des protocoles en conformité avec les recommandations au plan international (ISTA, 1985). Les graines utilisées ont été collectées *in natura*, dans la zone aride tunisienne, juste avant leur dissémination. Les essais ont été effectués à températures stables en chambre de germination sur 4 lots de 50 graines par espèce et par traitement. Les semences étaient déposées en boîte de Pétri sur deux couches de papier filtre maintenues humectées à l'eau distillée. Chaque expérimentation a été menée, à l'obscurité, sur une période de deux semaines. Les comptages étaient effectués tous les deux jours avec élimination des graines considérées

Tableau 1

Données météorologiques retenues. Températures moyennes (station de Médénine, 1980-1990) ; précipitations moyennes, (1984-1992) et précipitations mensuelles (1984/85 et 1988/89) station d'El Fjé

	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A
Températures moyennes	27,4	23,6	17,7	13,3	11,9	13,9	15,8	19,8	22,8	26,6	29,3	29,8
Pluies moyennes (mm)	14,7	21,1	32,7	47	31,8	6,9	8,7	8,6	2	0	0,3	2
Pluies 1984/85 (mm)	64,7	116	18,6	41,9	25,1	1	9,9	18,2	1	0	0	0
Pluies 1988/89 (mm)	0	13	2	57	13	18	11,5	0	0	0	0	12

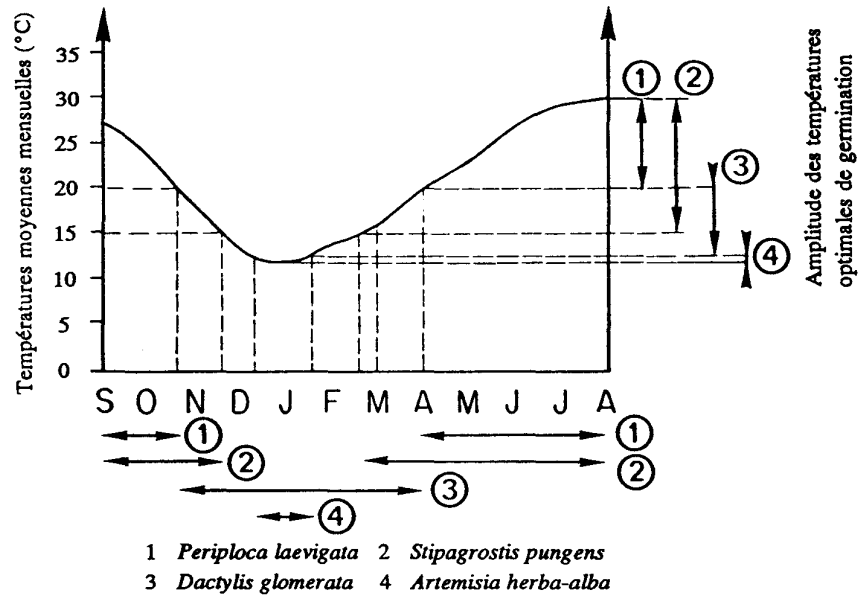


Figure 1.- Détermination des périodes optimales de germination *in situ* d'espèces pastorales, en fonction de leurs exigences en températures

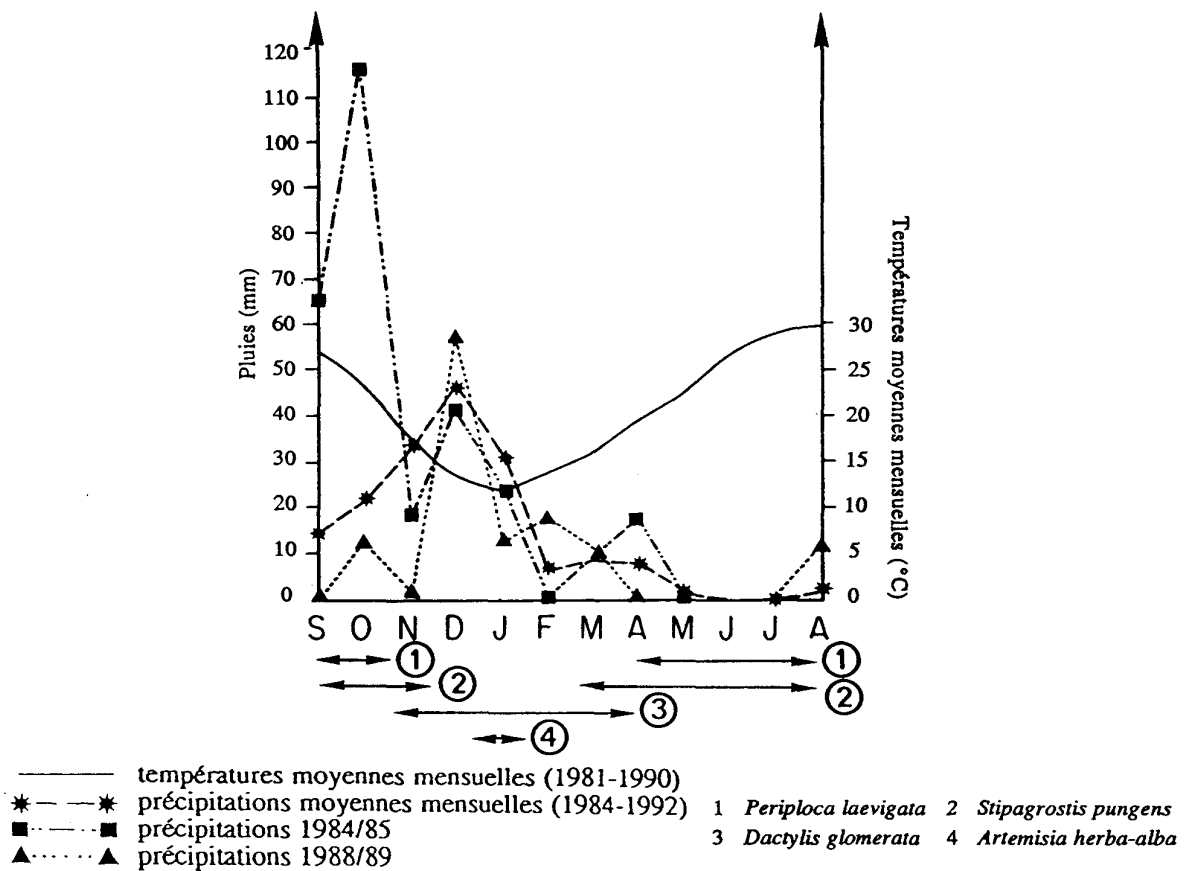


Figure 2.- Diagrammes ombrothermiques à El Fjé (Tunisie) entre 1984 et 1992 et périodes optimales de germination d'espèces pastorales

comme ayant germées [radicule ayant percé le tégument, (COME, 1970)].

Les essais, qui y ont été conduits ont permis de connaître les niveaux d'exigences des semences de diverses espèces vis-à-vis de la température de germination dans divers contextes. Les résultats de tels essais, sont exprimés en référence à un certain nombre de paramètres définis comme suit:

- la capacité germinative (cg), qui représente (COME, 1970) le pourcentage de semences capables de germer dans les conditions de l'expérimentation (température, durée,...),
- la vitesse de germination (vg) exprimé ici par le coefficient de vélocité de Kotowski (in Côme, 1968) est relative au temps mis par les semences pour germer dans les conditions expérimentales définies.

Dans le présent travail, nous nous référons plus particulièrement aux résultats (CCE, 1988 ; NEFFATI *et al.*, 1992) des essais entrepris relatifs à :

- la recherche de la température optimale de germination de chaque espèce,
- l'étude des performances des espèces lors de

la germination en conditions de contraintes hydriques simulées,

- l'étude de l'évolution dans le temps de la capacité germinative.

Les données de référence sont présentées aux tableaux 2 et 3. Les lots de semences testés présentent donc, pour l'ensemble des paramètres retenus et pour les différents essais, des réponses diverses. Il est important d'insister sur le fait que les résultats présentés ont été acquis sur des lots de semences. Ces essais doivent être répétés, dans différentes conditions (type d'années, date de récolte, conditions de stockage, etc.) avant que les résultats puissent être considérés comme caractérisant les espèces et non plus seulement les lots de semences.

Artemisia herba-alba Asso [syn. *A. inculta* Del. ; *Seriphidium inculta*] germe préférentiellement à basse température (10°C.), *Dactylis glomerata* L. à 15 - 20°C., *Stipagrostis pungens* (Desf.) de Winter à 25°C. et enfin *Periploca laevigata* Ait. subsp. *angustifolia* (Labill.) Markgraf [syn. *P. angustifolia* Labill.] à 20 - 30°C (Tableau 2).

Tableau 2

Espèces	Param.	Taux de germination (%) en fonction de la température							
		Températures (°C) testées							
		5	10	15	20	25	30	35	40
<i>Artemisia herba-alba</i>	cg	56	70,5	18	2,5	3	3,5	1	0
	vg	9,9	8,9	7,6	7,6	8,5	9,2	7	
<i>Dactylis glomerata</i>	cg	0	64	94,5	95	44,5	13,5	0	0
	vg			13,9	8,6	8,1	11,2	11,8	
<i>Periploca laevigata</i>	cg	0	0	49,5	87	85	88	36	0
	vg			10,2	4,3	3,5	4,6	9	
<i>Stipagrostis pungens</i>	cg	0	2,5	73,5	80	89,5	80,5	21,5	29
	vg		15	5,4	4,3	4,1	4,6	8,4	12,1

Paramètres : cv = capacité germinative ; vg = vitesse germinative

Tableau 3

Capacité relative de germination de semences soumises à un gradient de stress hydrique (en % du témoin non stressé)

Potentiel hydrique (-MPa)	Température optimale de germination			
	15°C		25°C	
	<i>Artemisia herba-alba</i>	<i>Stipa lagascae</i>	<i>Periploca laevigata</i>	<i>Stipagrostis pungens</i>
0 (témoin)	100	100	100	100
-0,1	100	109,5	97,2	116,7
-0,3	75	106,5	72,5	120
-0,7	25	74,2	46,7	98,5
-1,6	0	0,5	0	4,7

En ce qui concerne l'influence du stress hydrique sur la germination à la température optimale de germination de chaque espèce, il paraît à l'évidence (Tableau 3) que *Periploca laevigata* est sensible au stress même faible (-0,1 MPa). Des espèces telles que *Stipa lagascae* Roem. & Schultes et surtout *Stipagrostis pungens* voient au contraire leur capacité germinative croître avec l'accroissement du stress hydrique jusqu'à -0,3 MPa. Une telle donnée informe sur la résistance relative des espèces à la sécheresse durant la phase de germination. Sur ce point, malgré leurs similitudes en ce qui concerne les températures optimales de germination, *Periploca laevigata* apparaît comme très différent de *Stipagrostis pungens* et *Artemisia herba-alba* de *Stipa lagascae*. Les espèces présentant une température de germination élevée bénéficieraient certainement beaucoup du fait que cette même germination soit favorisée par un stress hydrique modéré.

Pour ce qui est de l'évolution dans le temps de la faculté germinative, à température optimale, les données rapportées à la figure 3 montrent que *Periploca laevigata* atteint rapidement un taux élevé de germination et que ce taux reste ensuite élevé fort longtemps. Pour *Stipagrostis pungens* la même observation peut être effectuée, avec cependant une forte régression de la capacité germinative dès la quatrième année. *Rhanterium suaveolens* Desf. présente un taux de germination croissant au cours du temps (maximum à 4 ans) mais restant cependant toujours modeste (inférieur à 50%). Chez *Stipa lagascae* il faut constater une décroissance régulière et assez brutale de la capacité germinative dès sa dissémination.

Ces données, encore incomplètes, peuvent déjà servir à la résolution de certains des problèmes posés par la réhabilitation.

2. Les propositions à raisonner : réhabilitation et germination

Parmi les problèmes importants à résoudre pour disposer d'acquis techniques suffisants permettant la promotion et la diffusion des techniques de réhabilitation, nous raisonnerons ici sur :

- le choix de la période optimale de semis en fonction des facteurs hydriques et thermiques caractérisant le climat et le comportement germinatif des espèces,
- les règles de constitution des mélanges d'espèces en fonction, en particulier, de la viabilité des semences dans le temps.

2.1. Choix des dates optimales de semis en fonction des facteurs hydriques et thermiques

Il est proposé, ici, de considérer qu'une espèce ne présentant qu'un faible taux de germination ne peut raisonnablement être utilisée de façon pratique lors d'opérations de réhabilitation. Nous proposons que ce seuil soit fixé à 50% de capacité germinative.

Le facteur thermique ne peut à lui seul définir la période favorable à la réintroduction d'espèces. Dans la nature, au cours du temps, humidité et températures déterminent des conditions plus ou moins favorables à la germination ainsi que le suggèrent de nombreux auteurs (WHYTE *et al.*, 1952 ; PEARSON & ISON, 1987 ; BOYCE & FLORET, 1988 ; BELLOTI & BLAIR, 1989). Un sol humecté à une période de fortes chaleurs se dessèchera très vite entraînant éventuellement la mort des semences, alors en cours de germination, mais non encore établies. Il sera important, dans ce cas, de prendre en compte la vitesse de germination. En effet dans cette situation, entre deux espèces présentant les mêmes taux de germination, il est évident que celle ayant la plus grande vitesse de germination sera la plus apte à s'établir. Par ailleurs, ainsi que nous l'avons déjà vu (Tableau 3) la germination des espèces est soit favorisée soit défavorisée par un stress hydrique modéré.

C'est donc la combinaison d'un taux seuil de capacité germinative et d'une vitesse seuil de germination qui permettrait la définition des caractéristiques germinatives rendant acceptable le recours à telle ou telle espèce dans les essais de réhabilitation. En ce qui concerne la vitesse minimale de germination, il nous paraît qu'il n'est pas nécessaire, jusqu'à la température moyenne mensuelle de 20°C, de retenir de seuil puisqu'à la fois à cette période (de novembre à la mi-avril), dans les conditions des zones arides d'Afrique du nord, les basses températures n'entraînent qu'une faible demande évaporative et les pluies sont les plus fréquentes (figure 2). Il est dès lors possible, pour ces températures moyennes mensuelles inférieures à 20°C, à partir des données des divers tableaux précédents et pour chaque espèce, de définir des intervalles pour lesquels les performances sont compatibles avec le seuil imposé d'un taux de germination supérieur à 50%. Pour les températures supérieures à 20°C, et dans ce contexte pour les espèces qui telle que *Periploca laevigata* sont relativement sensibles au stress hydrique, le seuil de vitesse de germination de 10 jours pourra être retenu. Ceci signifie qu'une espèce ne sera considérée comme pouvant être utilisée dans les actions de réhabilitation, aux périodes où la température

moyenne mensuelle est supérieure ou égale à 20°C, que si son taux de germination atteint au moins 50% au bout de 10 jours. Il est bien entendu possible de discuter sur l'intérêt d'un tel seuil de 10 jours. Notre proposition, qui se veut être pragmatique, est basée sur le fait qu'aux températures les plus élevées le dessèchement du sol s'effectue rapidement. Il est, dans ces conditions, nécessaire que la vitesse de germination soit suffisamment rapide pour que la plantule ait quelques chances de succès d'installation.

Les règles précédemment évoquées sont mises en oeuvre pour l'établissement de la figure 1. Sur le côté droit de ce graphique, la rubrique «Amplitude de température acceptable pour le semis» prend en compte ce qui a été exposé précédemment. La rubrique «Période acceptable pour le semis» résulte de la projection sur la courbe de la moyenne mensuelle des températures des données de l'amplitude de température acceptable». Il en découle donc la détermination des périodes pour lesquelles les semis des différentes espèces sont le plus susceptibles d'être couronnés de succès sur la base de la considération du seul critère des températures et de leurs répercussions sur les paramètres capacité et vitesse de germination.

Ces informations peuvent également être rapportées sur le graphique relatif aux précipitations mensuelles (figure 2). La période retenue, à la figure 1, comme étant favorable à la germination de *Artemisia herba-alba* est située à la période également favorable sur le plan hydrique. Il en est de même pour *Dactylis glomerata*, du moins durant une grande partie de la période qui lui est favorable du point de vue des températures. *Stipagrostis pungens* et *Periploca laevigata* ne bénéficient de situations réellement favorables qu'en année de pluies précoces et fortes comme ce fut le cas par exemple en 1984/85 (figure 2). Le printemps et l'été, quoique favorables en ce qui concerne les températures, sont le plus souvent défavorables sur le plan hydrique (exemple l'année 1988/89).

La discussion pourrait se poursuivre ; les diverses définitions des mois secs (AUBREVILLE, 1949 ; BAGNOULS et GAUSSEN, 1953 ; WALTER & LIETH, 1960 ; LE HOUEROU & POPOV, 1981) permettant d'envisager, en fonction de la validité de leur signification biologique, de simplifier ce problème en réduisant la période favorable aux mois considérés comme non secs car satisfaisants au moins à la demande évaporative.

2.2. Constitution des mélanges à semer en fonction de la viabilité des semences

Plusieurs paramètres sont à évoquer pour raisonner les mélanges d'espèces proposés :

- la densité relative des espèces retenues dans les formations naturelles (CHAIEB, 1989),
- la compétitivité des espèces, au stade plantule et lors de la phase d'installation,
- la capacité germinative au moment du semis des semences utilisées.

Les données des tableaux 2 et 3 sont les résultats d'expérimentations menées depuis 6 ans, à la température optimale, sur des semences récoltées l'année même du démarrage des tests et stockées aux conditions du laboratoire.

Il est envisagé, afin de pouvoir bénéficier des conjonctions climatiques favorables mais imprévisibles, qu'en cas d'insuccès lors d'une année, les semis puissent être répétés avec l'espoir de bénéficier d'une année plus favorable pour la germination et l'installation. Il est donc nécessaire, pour répondre à une telle demande, de disposer de suffisamment de graines ayant de bonnes qualités germinatives (taux et vitesse de germination élevés). Une telle nécessité démontre l'intérêt de connaître pour chaque espèce l'évolution dans le temps de son taux de germination.

Ainsi que nous l'avons vu, à la figure 3, l'évolution au cours du temps du taux de germination diffère selon les espèces. L'application rigoureuse de la règle du seuil minimum de 50% de taux de germination entraîne, pour les lots de semences considérés dans cette expérimentation, que :

- six années après le début des tests *Periploca laevigata* est toujours utilisable pour la réhabilitation,
- après 4 ans *Stipagrostis pungens* passe sous ce seuil de 50%,
- *Rhanterium suaveolens* et *Stipa lagascae*, n'ayant jamais atteint ce seuil au cours de l'expérimentation qui se poursuit encore et ne peuvent donc être employées dans les opérations de réhabilitation.

Ces données appellent quelques commentaires sur les choix techniques possibles. Il semble tout d'abord que pour ces espèces, à l'exclusion de *Stipa lagascae*, il ne soit pas très indiqué d'utiliser les semences dès leur collecte. Il est probable que la maturité physiologique des graines ne soit en effet atteinte qu'au terme de quelques mois de conservation. Il est envisageable d'adapter les densités respectives des diverses espèces dans un mélange donné en tenant compte du taux de germination en fonction de l'âge. Il semble cependant préférable, pour des raisons de sécurité des résultats, de problèmes de stockage

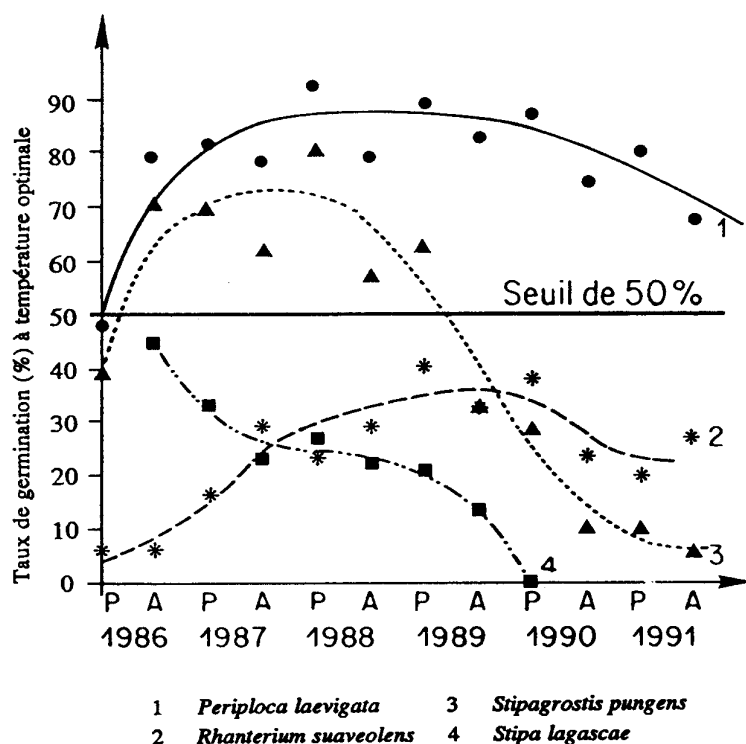


Figure 3.- Evolution dans le temps de la capacité germinative de semences d'espèces pastorales collectées en 1986

et de manipulation, que le choix soit fait pour du matériel végétal à l'optimum de ses capacités germinatives. Rappelons que d'autres lots de semences des mêmes espèces collectées dans des conditions différentes auraient pu donner des résultats peut-être différents.

CONCLUSIONS

Il apparaît que de nombreux progrès techniques restent à faire en particulier au niveau des prétraitements permettant d'améliorer les performances des semences des espèces pour lesquelles les taux de germination sont actuellement trop faibles. La conservation des graines viables, et plus précisément le maintien sur une longue durée de taux élevés de germination, est une urgence pour que les techniques puissent devenir fiables.

Conjointement les techniques, en particulier, de semis doivent être améliorées. Date et mode de semis (profondeur, etc.) sont en effet susceptibles d'influencer fortement la qualité des résultats

Dans la nature, les événements résultent de combinaisons plus complexes, que celles rete-

nues ici, des divers paramètres dont certains n'ont pas été évoqués ici. C'est ainsi que, sous une même pluviométrie, les conditions d'humidité stationnelle varient selon la nature du sol, l'épaisseur des horizons et encore d'autres facteurs tels que la topographie (FLORET & PONTANIER, 1982). Les chances de succès de la réhabilitation passent par une amélioration des possibilités d'effectuer les choix judicieux (espèces, doses, dates,...). Ceci implique des connaissances approfondies des caractéristiques des espèces. Le véritable écueil est, en zone aride, l'impossibilité de garantir les conditions d'humidité minimales exigibles pour assurer la réussite des semis. Cette contrainte, à l'origine des nombreux échecs constatés, ne peut être contournée que par la répétition des tentatives. Une telle démarche nécessite donc que l'on puisse disposer de stocks suffisants de semences, à l'optimum de leurs aptitudes germinatives. Ceci implique que l'on prenne soin d'assurer, sous les meilleures conditions, la multiplication des espèces les plus intéressantes sur le plan pastoral ce qui ne peut être réalisé que dans le cadre d'une stratégie de développement agro-pastoral intégré.

BIBLIOGRAPHIE

- AKRIMI N., 1990 Aptitudes pastorales de la végétation naturelle en zone aride tunisienne et possibilités de son amélioration. *Ecologia Mediterranea*, XVI : 371-381.
- AUBREVILLE A., 1949 Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Soc. d'Édition Géographiques Maritimes et Coloniales. Paris.
- BAGNOULS F. & GAUSSEN H., 1953 Saison sèche et indice xérothermique. Documents pour les cartes des productions végétales. Série Généralités, III (1) : 1-48.
- BELLOTTI W.D. & BLAIR G.J., 1989 The influence of sowing method on perennial grass establishment. III Survival and growth of emerged seedlings. *Australian Journ. of Sc. Research*, 40 : 323-331.
- BENDALI F., 1987 Dynamique de la végétation et mobilité du sable en Jeffara tunisienne. *Thèse de doctorat Univ. Sc. et Techn. du Languedoc*, Montpellier ; 242 p. et annexes.
- 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. Institut des Régions Arides, Tunisie.
- C.C.E. (Commission de Communautés Européennes), 1988 Réhabilitation des terres à pâturage et des zones affectées par l'érosion éolienne en Tunisie présaharienne. Rapport final IRA (Médenine - Tunisie), CEF/CEFE/CNRS (Montpellier - France) et ORSTOM (Paris - France) ; 179 p.
- CHAIÉB M., 1989 Influence des réserves hydriques du sol sur les comportements comparés de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. *Thèse doct. Univ. Sc. et Techn. du Languedoc*, Montpellier, 292 p.
- CHAIÉB M., FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R., 1990 Les graminées pérennes, un recours pour la réhabilitation de parcours dégradés en zone aride tunisienne ? Vol. jubilaire du Professeur P. Quézel. *Ecologia Mediterranea*, XVI 415-425.
- COME D., 1968 Problèmes de terminologie posés par la germination et ses obstacles. *Bull. Soc. fr. Physiologie Végétale*, 14 (1) : 3-9.
- COME D., 1970 Les obstacles à la germination. Masson et Cie, Paris.
- FLORET C., 1981 The effects of protection on steppic vegetation in the mediterranean arid zone of southern Tunisia. *Vegetatio*, 46 : 117-119.
- FLORET C. & PONTANIER R., 1982 L'aridité en Tunisie présaharienne, climat, sol, végétation et aménagement. Thèse de doct. d'Etat, Univ. Sc. et Techn. du Languedoc, Montpellier. *Trav. et documents de l'ORSTOM*, n° 150 : 544 p.
- I.S.T.A. (Internat. Seed Testing Association), 1985 Seed Science and Technology. Règles Internationales pour les essais de semences. Vol. 13, supplément 2 ; 236 p.
- LE FLOC'H E., 1990 Réhabilitation des terres à pâturage dégradées en zones arides (Etude de cas : la Tunisie présaharienne). Atelier interrégional Afrique/Amérique Latine MAB-UNESCO Bases écologiques du développement rural intégré et lutte contre la désertification en zones arides et semi-arides. Exposés et études de cas d'Afrique. *Terra Arida* n°7 : 241-263.
- LE HOUEROU H.N., 1969 La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. de Tunisie* 42 (5), 1 Vol. texte : 624 p., 1 pochette tabl. et cartes.
- LE HOUEROU H.N. & POPOV G.F., 1981 An ecoclimatic classification of intertropical Africa. FAO, Rome. Plant production and protection paper 31 ; 40 p., maps.
- NEFFATI M. & AKRIMI N., 1991 Espèces autochtones à usages multiples susceptibles d'être utilisées pour la revégétation des parcours dégradés en zones arides. Inst. des Régions Arides - Tunisie. *Revue des Régions Arides* n°2 ; 107 p.
- NEFFATI M., AKRIMI M. FLORET C. & LE FLOC'H E., 1992 Stratégies germinatives de quelques espèces pastorales de la zone aride tunisienne. Conséquences pour le semis des parcours. Actes du IV^e Congrès Internat. Des Terres à Pâturages, Montpellier avril 1991. Vol. I : 283-286.
- NOVIKOFF G., 1983 Essais de lutte contre l'érosion éolienne dans les parcours à *Rhanterium suaveolens* de la Jeffara et leur application. Séminaire sur les problèmes de

- l'érosion éolienne dans les zones
prédésertiques. Projet IPAL - Tunisie. : 97-
102.
- PEARSON C.J. & ISON R.L., 1987 Agronomy
of grassland systems. Cambridge Univ. Press. :
169 p.
- TELAHIGUET T., 1981 Contribution à l'étude des
déséquilibres écologiques et agricoles en zone
aride tunisienne. Cas des friches post-
culturales dans la région de Bir Lahmar. *Thèse
de Doct. Ing., Univ. Sc. et Techn. du
Languedoc*, Montpellier, 159 p.
- WALTER H. & LIETH H., 1960 Klimadiagram
Weltatlas. G. Fisher Iéna.
- WHYTE R.O., MOIR T.R.G. & COOPER J.P.,
1959 Les graminées en agriculture. Etudes
Agricoles de la FAO, Rome.
-

Analyse syntaxinomique des forêts de *Liquidambar orientalis* en Turquie

Y. AKMAN*, P. QUEZEL**, O. KETENOGLU* et I. KURT*

RESUME

Dans ce travail, les communautés végétales individualisées par *Liquidambar orientalis* Mill. sont étudiées du point de vue syntaxinomique et écologique. *Liquidambar orientalis* représente un élément résiduel spécial à la Turquie et d'un grand intérêt biogéographique. Deux syntaxa nouveaux sont décrits : l'*Irido xanthosporiae-Liquidambaretum orientalis* en situation sub-littorale et l'*Alno pubescentis-Liquidambaretum orientalis* plus à l'intérieur. Ils ont été respectivement rattachés aux classes des *Molinio-Juncetea* et *Alno-Populetea*.

MOTS CLES : *Liquidambar orientalis*, syntaxinomie, Anatolie sud-occidentale, valeur écologique et biogéographique

SUMMARY

In this study, the communities constituted by *Liquidambar orientalis*, species endemic of Turkey, were investigated from the syntaxonomical and ecological point of view. These communities were included in two new syntaxa : the *Irido xanthosporiae-Liquidambaretum orientalis* in sub-littoral situation and the *Alno pubescentis-Liquidambaretum orientalis* of inland. They were placed respectively in the class of *Molinio-Juncetea* and *Alno-Populetea*.

KEYWORDS : *Liquidambar orientalis*, syntaxonomy, South-western Anatolia, ecological and biogeographical value

INTRODUCTION

Liquidambar orientalis Mill. est un arbre endémique de Turquie dont la valeur écologique, biogéographique mais aussi économique est considérable. En effet, cette espèce appartient à un genre représenté encore par 5 ou 6 espèces réparties depuis l'Amérique du Nord orientale jusqu'en Asie de l'Est et au Japon. En région méditerranéenne, elle est étroitement localisée dans le sud-ouest de l'Anatolie où elle se rencontre dans les provinces d'Antalya, Mugla et Denizli. *Liquidambar orientalis* est par ailleurs cultivé depuis l'antiquité notamment à Rhodes et à Chypre (REICHINGER, 1943 ; MEIKLE, 1977).

Soulignons que du point de vue taxinomique (KUPRIANOVA, 1960) il est très proche de l'espèce nord-américaine *Liquidambar styraciflua* L. ; certains auteurs (MAKAROVA, 1957) estiment même qu'il s'agit de simples variétés de la même espèce.

Du point de vue biogéographique (figure 1), *Liquidambar* appartient à un contingent de taxons ayant joué un rôle important en région méditerranéenne en particulier durant le Tertiaire, et qui correspond (QUEZEL, 1985) à un groupe holarctique mésotherme, représenté actuellement surtout en région méditerranéenne orientale, voire en région euxino-hyrcanienne et auquel appartiennent également les genres *Platanus*, *Aesculus*, *Pterocarya*, *Juglans*, *Laurocerasus*, *Zelkova*, etc. *Liquidambar* est connu à l'état de macrorestes dans de très nombreux gisements européens (ROIRON, 1979) généralement rapportés alors à l'espèce fossile

* University of Ankara, Science Faculty, Biology department

** Ecologie méditerranéenne, Faculté des Sciences de Saint-Jérôme Marseille, URA 1152

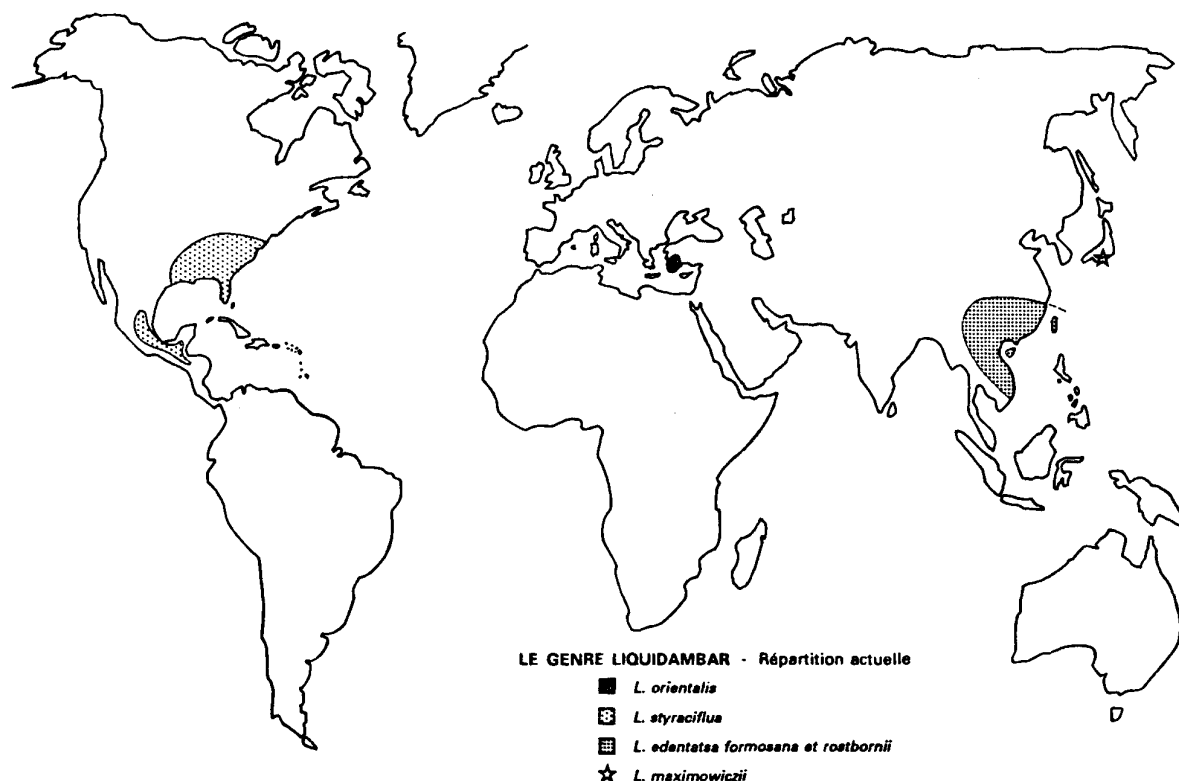


Figure 1.- Carte de la répartition actuelle du genre *Liquidambar*

Liquidambar europaea Al. Br., considérée comme l'ancêtre à la fois de *Liquidambar styraciflua* et de *Liquidambar orientalis*. Au Miocène, *Liquidambar* est en particulier cité dans près de 30 localités situées surtout en Europe moyenne ; il paraît plus rare au Pliocène voire au Pléistocène où il est connu de Toscane (GAUDIN et STROZZI, 1858-62). Les données palynologiques sont moins fournies. PONS (1954) signale en particulier *Liquidambar europaea* et *Liquidambar orientalis* dans quatre gisements mio-pliocènes de la vallée du Rhône ; SUC (1980) cite le pollen de *Liquidambar orientalis* dans quelques localités pliocènes du Languedoc et ZHENG et CRAVATTE (1986) sur le littoral provençal et ligurien. A la charnière plio-pléistocène, voire au pléistocène supérieur, *Liquidambar* est présent à Crotone (COMBOURIEU-NEBOUT, 1990).

L'ensemble de ces données confirme donc la rétraction considérable de l'aire de répartition de *Liquidambar* en Europe déjà lors du début des phases glaciaires, ce qui est en rapport avec les exigences de cet arbre qui réclame un climat très humide et chaud. Sa localisation actuelle dans la pointe sud-occidentale de l'Anatolie n'est donc pas gratuite, puisqu'il a trouvé là des milieux favorables à sa survie.

Du point de vue écologique, *Liquidambar orientalis* est en effet une espèce très exigeante. La quasi-totalité de ses localités actuelles se situe en bioclimat humide et du point de vue thermique, dans la variante tempérée voire chaude de ce bioclimat. Il se cantonne surtout à l'étage thermoméditerranéen, entre 0 et 300 m d'altitude. Les sols qu'il colonise sont des sols essentiellement hydromorphes.

Du point de vue économique, *Liquidambar orientalis* est exploité depuis l'antiquité pour l'extraction d'une résine riche en acide cinnamique (*Styrax officinal*), et ses populations actuelles sont utilisées très généralement encore à cette fin.

Devant l'intérêt de cette espèce, mais aussi les menaces qui pèsent sur elle, le gouvernement turc a engagé diverses recherches le concernant, en particulier sur sa morphologie, son anatomie et sa palynologie (EFE et DIRIK, 1992 ; EFE 1987). C'est l'étude des structures de végétation qu'il constitue qui est envisagée ici.

REPARTITION ET EXIGENCE ECOLOGIQUES

Liquidambar orientalis n'occupe guère en Anatolie qu'une superficie de 1337 ha, alors qu'au début du siècle ses peuplements couvraient encore 6312 ha et étaient régulièrement exploités pour la production de baume. Cette réduction est liée surtout à des défrichements à visée agricole. Actuellement, les populations les plus importantes se situent sur les berges du Lac de Köycegiz, mais les plus belles se situent au voisinage de Sütcüler et de Candir au nord d'Antalya, où se rencontrent encore 8 ha et demi de magnifiques individus atteignant 30 m de hauteur et un diamètre de 1 m, en population presque pure. En dehors de ces deux localités (DAVIS, 1965-88) *Liquidambar* est également présent dans les régions de Datca, Mugla, Marmaris, Dalaman, Fethiye et Denizli-Acipayam.

Du point de vue climatique, la quasi-totalité de l'aire de répartition de *Liquidambar orientalis*, se situe dans des zones très arrosées en bioclimat humide (AKMAN et DAGET, 1971 ; AKMAN, 1982) ; les précipitations annuelles atteignent 1203 mm à Marmaris et 1209 à Mugla, 1030 à Antalya. Les valeurs de m sont comprises entre 4 et 7 degrés centigrades et l'indice Q2 d'EMBERGER est indiqué ci-dessous :

LOCALITES	m	Q2	BIOCлимATS
Datca	9,9	119,7	Subhumide
chaud			
Marmaris	6,8	133,5	Humide tempéré
Koycegiz	4,6	125,1	Humide tempéré
Dalaman	5,9	137,2	Humide tempéré
Fethiye	5,7	111,0	Humide tempéré
Antalya	6,1	135,7	Humide tempéré
Mugla	1,6	133,5	Humide frais

Les localités marginales situées en bioclimat subhumide, bénéficient en fait d'apports hydriques supplémentaires liés à la présence de cours d'eaux pérennes que *Liquidambar* colonise en ripisylve. La présence d'eau dans le sol est d'ailleurs un caractère général du point de vue écologique, cet arbre se comportant comme un hygrophYTE bénéficiant toujours de la présence d'une nappe superficielle ou d'un inféoflux. Du point de vue thermique, sa présence en bioclimat frais, en particulier dans la région de Mugla semble indiquer qu'il est moins sensible au froid, du moins pour certaines races, qu'il n'est généralement admis ; des observations d'individus isolés à près de 1000 m d'altitude confirment ce point de vue. De même, bien que végétant en région méditerranéenne dans une zone où la période de sécheresse estivale est comprise entre 3 et 5 mois, *Liquidambar* y échappe totalement, en raison de sa situation écologique.

Les substrats colonisés par cette essence sont essentiellement des sols hydromorphes de marais, profonds, à nappe superficielle même en été, noirs et souvent constitués en surface par une tourbe à Cypéracées ou à Graminées. Toutefois il peut également s'observer sur des banquettes alluviales en ripisylve voire dans le lit majeur des cours d'eau, et alors souvent associé à *Platanus orientalis* et *Nerium oleander* sur des accumulations de galets colmatés en profondeur par des alluvions fines. De toutes façons, *Liquidambar* colonise à peu près exclusivement des zones planes ou à inclinaison très faible, où l'eau peut s'accumuler et persister durant toute l'année.

ANALYSE SYNTAXINOMIQUE

L'analyse syntaxinomique des formations à *Liquidambar orientalis* a été réalisée à partir de 32 relevés effectués suivant la technique classique de l'école Zuricho-Montpelliéraine.

L'ensemble de nos relevés peut se dissocier aisément en deux blocs correspondant, soit à des ripisylves, soit à des forêts alluviales sur sols hydromorphes.

Dans le premier cas, il s'agit d'une ripisylve essentiellement formée d'arbres et d'arbustes où *Liquidambar* n'est pas toujours dominant ; les herbacées sont peu nombreuses et peu significatives exception faite de *Adiantum capillus-veneris* et de *Campanula peregrina* qui soulignent la proximité de tufs suintants.

Dans le second cas la végétation est essentiellement constituée d'espèces hygrophiles herbacées parmi lesquelles les Cypéracées,

Graminacées, Juncacées, Polygonacées, mais aussi les genres *Equisetum*, *Scrofularia*, *Iris*, *Galium*, jouent un rôle majeur ; ils constituent la strate inférieure de végétation, en général fermée et exubérante. La strate arborée, elle aussi fermée, est constituée presque exclusivement par *Liquidambar* ; en fonction des situations ou des localités, *Platanus*, *Alnus orientalis* voire *Laurus nobilis* et *Fraxinus angustifolia* peuvent s'y adjoindre, ainsi que de rares arbustes : *Vitex*, *Nerium* surtout. Les lianes jouent un rôle appréciable et surtout *Periploca graeca* et *Hedera helix*.

L'interprétation syntaxinomique des tableaux réalisés n'est pas aisée, essentiellement en raison de l'absence totale de données phytosociologiques sur la végétation hygrophile en région méditerranéenne orientale ; on est de la sorte obligé de se rapporter à des schémas établis dans l'ouest du bassin, en attendant des compléments d'information. Pour ce qui est des ripisylves, les travaux de KARPATI et KARPATI (1961) dans les Balkans et de BARBAGALLO, BRULLO et FAGOTTO (1979) en Sicile, permettent toutefois une meilleure approche. Deux associations dont l'une constituée par diverses sous-associations, sont décrites ci-dessous¹.

Alno pubescentis-Liquidambaretum orientalis ass. nov. (tableau n°1)

Ce groupement, extrêmement résiduel, n'existe que dans la région d'Isparta, près des localités de Bucak et Turgutlu, à une trentaine de kilomètres au Nord d'Antalya et à des altitudes comprises entre 300 et 600 m, c'est-à-dire à l'horizon supérieur du Thermoméditerranéen. Il représente une structure classique de ripisylve, installée sur les berges de rivières permanentes, où l'inclinaison peut atteindre 25 %. Le substrat est calcaire, souvent avec des affleurements tufeux.

Liquidambar, *Alnus orientalis* subsp. *pubescens* et *Populus nigra* subsp. *caudina* permettent de caractériser ce groupement dont l'appartenance à une hiérarchie d'unités supérieures peut être proposée ; en effet les *Populetales* *albae* Br. Bl. 1931 sont encore représentés par *Brachypodium silvaticum* et *Carex pendula*, alors que l'on peut rattacher aux *Platanetalia orientalis* Knapp 1959 et au *Platanion orientalis* Karpati et Karpati 1961, *Platanus*, *Periploca graeca*, *Nerium oleander*, *Vitex agnus-castus*, *Vitis sylvestris*, d'après BARBAGALLO et al. 1979.

Cette interprétation ne saurait toutefois

¹ Les numéros des relevés types sont indiqués par un astérisque dans les tableaux.

être que provisoire, en particulier tant que ne seront pas précisés en Méditerranée orientale les rapports respectifs susceptibles d'exister entre *Platanetalia orientalis* et *Nerio-Tamariscetea* de toute évidence plus méridionaux, mais dont les aires de répartition se chevauchent largement.

Irido xanthosporiae-Liquidambaretum orientalis ass. nov. (tableau n°2)

Nous avons regroupé dans cette unité, l'ensemble des relevés réalisés dans les forêts alluviales hygrophiles voire inondées, dans la portion sud-occidentale de l'Anatolie comprise entre Fethiye, Marmaris, Denizli, le plus souvent en situation sublittorale, plus rarement à l'intérieur, à des altitudes comprises entre 0 et 200 m environ et à l'horizon inférieur de l'étage thermoméditerranéen, en bioclimat humide tempéré le plus souvent.

Du point de vue syntaxinomique, son interprétation est délicate, car bien qu'il s'agisse indiscutablement du point de vue physionomique et structural d'une véritable forêt, très peu d'espèces arborées, arbustives, voire de lianes sont bien représentées à l'exception de *Liquidambar*, *Alnus orientalis*, *Nerium*, *Vitex*, c'est-à-dire les représentants des *Platanetalia*, sont à peine présents ; *Periploca graeca* et *Vitis sylvestris* un peu mieux représentés. Par contre, et malgré les incertitudes qui planent encore sur la signification précise de ces unités en Méditerranée Orientale, les hygrophytes et tout spécialement les caractéristiques des *Molinio-Juncetea* Br.-Bl. 1947 et des *Holoschoenetalia* Br.-Bl. (1931) 1947, y jouent un rôle important et il était dans ce cas possible de rattacher ce groupement à ces unités. Remarquons que les caractéristiques des *Quercetea ilicis* ne sont pas totalement absentes, mais n'apparaissent que de façon épisodique sauf *Smilax aspera*.

Du point de vue floristique, un lot important d'espèces peut être considéré comme caractéristique ou différentiel de cette association sans doute en attendant qu'une meilleure connaissance de la végétation hygrophile d'Anatolie et du Proche Orient permettent de choisir certaines d'entre elles comme caractéristiques d'une alliance. En effet, la majeure partie d'entre elles, sans être spéciales à la zone colonisée par ce groupement, est constituée par des taxa de valeur biogéographique diverse : les éléments anatoliens sont représentés par *Iris xanthosporia*, dont l'aire de répartition est voisine de celle de *Liquidambar orientalis* ; les éléments orientaux regroupent *Rumex tmoleus* et *Rumex tuberosus* subsp. *creticus*, les est-européens *Scrofularia scopoli* et *S. umbrosa* et *Galium rivale*. Les autres espè-

ces à aire de répartition moins significative devront voir leur valeur précisée en Anatolie.

Au sein du tableau publié ici, s'individualisent aisément plusieurs ensembles floristiques qui auraient pu être individualisés comme des associations distinctes au sein d'une alliance définie précisément par les espèces indiquées ci-dessus. Toutefois en raison d'un manque quasi-total d'informations comparatives, il nous a semblé préférable de les considérer seulement comme des sous-associations, d'autant que certaines d'entre elles ne sont définies que par un nombre réduit de relevés.

- La sous-association *Juncetosum sparganii-folii* n'a été observée que dans les environs de Marmaris, où elle se développe en bordure de marécages permanents sur des substrats quaternaires récents ; elle est caractérisée par des éléments est-méditerranéens tels que *Juncus gerardi* var. *libanoticus*, *Ophrys argolica* subsp. *argolica* ou encore anatolien tel que *Juncus sparganiiifolius* qui en est sans doute l'espèce la plus significative ; *Orchis morio* subsp. *picta* par contre est essentiellement méditerranéen.

- La sous-association *Fraxinetosum angustifolii* est largement présente dans la région de Marmaris et de Köycegiz ; elle constitue l'aspect le plus fréquent du groupement et représente typiquement une forêt alluviale installée ici sur périodites et serpentines, submergée durant toute l'année, à sols nettement asphyxiques. Elle est caractérisée par *Fraxinus* physonomiquement important, mais aussi par quelques éléments locaux tels que *Silene lycaonica* et *Scorzonera elata* ; *Myosotis lithospermifolia* est plutôt une espèce euxinienne qui trouve ici des localités excentrées.

- La sous-association *Lauretosum nobilis* n'a été observée que dans la région de Marmaris, en situation sub-maritime et sur des sols sablonneux. *Laurus* en est l'élément le plus significatif, car les deux autres différentielles, *Tremastelma palestinum* et *Juncus heldreichianus*, sont largement répandus en Méditerranée orientale.

- La sous association *Apietosum nodiflori* est la plus continentale puisque les trois relevés dont nous disposons ont été effectués dans la région de Denizli-Dalaman. Les substrats sont constitués par des alluvions quaternaires récentes submergées une grande partie de l'année. Ses différentielles sont des espèces banales, mais liées aux sources ou cours d'eau frais : *Apium nodiflorum*, *Nasturtium officinale* et *Polygonum maritimum*. Cette sous-

association constitue en fait plus une ripisylve qu'une véritable forêt alluviale.

- La sous-association *Juncetosum bulbosi* correspond à des relevés nettement appauvris provenant de la région de Fethiye et réalisés sur des sédiments alluviaux récents submergés en permanence et à sols asphyxiques peu profonds. Ses différentielles *Juncus bulbosus*, *Mentha pulegium* et *Mentha spicata* subsp. *tomentosa* sont sans grande signification biogéographique et correspondent à des hygrophites à large distribution.

Les deux derniers relevés, en provenance de la région de Datca, eux aussi très appauvris, ne peuvent pas être caractérisés du point de vue floristique, sauf par la présence de *Myrtus communis*. Il nous a paru prématuré de définir pour eux une sous-association spéciale.

CONCLUSIONS

Il peut paraître difficilement justifiable, sur le plan syntaxinomique, de rattacher à un ensemble d'unités supérieures constituées par des hémicryptophytes hygrophiles une végétation dominée par un phanérophyte. Toutefois, la structure de la végétation, où les individus de *Liquidambar* s'intègrent parfaitement à cet ensemble, dans un milieu où l'eau est omniprésente et le sol constitué par des sols noirs de marais voire localement des tourbes peut justifier cette solution. Si cette dernière n'était pas retenue, il conviendrait alors d'intégrer cette formation aux *Alno-Populetea* et aux *Platanetalia orientalis*, représentés seulement par 7 ou 8 espèces très éparpillées au niveau de relevés effectués sur des surfaces réduites (40 m² en général), où se rencontrent par ailleurs un riche cortège d'hygrophites. Il n'est pas douteux par ailleurs que l'*Irido-Liquidambaretum*, surtout par ses sous-associations *Juncetosum sparganiiifolii*, *Fraxinetosum angustifolii* et *Lauretosum nobilis*, représente l'optimum écologique pour le développement de *Liquidambar orientalis*. Cette structure de forêt inondée avec *Liquidambar* n'a plus d'équivalent en région méditerranéenne à l'heure actuelle, même si les documents historiques évoqués ci-dessus confirment l'hypothèse de sa présence au Miocène et au Pliocène essentiellement.

Soulignons toutefois que *Liquidambar orientalis* est localement susceptible de s'intégrer à une végétation de ripisylve, en particulier au niveau de l'*Alno-Liquidambaretum* ; mais dans cette situation, sa présence reste exceptionnelle et hautement résiduelle. Dans ce cas, les groupements qu'il individualise s'intègrent sans

difficultés aux *Alno-Populetea* et aux *Platanetalia orientalis*, mais les conditions écologiques sont alors fondamentalement différentes tant par la structure des sols que par les critères hydriques.

Les formations à *Liquidambar orientalis* étudiées ici représentent pour la Turquie, un milieu écologique et biologique de tout premier intérêt. Des mesures efficaces de protection s'imposent pour empêcher leur destruction par l'homme, d'autant que des études complémentaires restent nécessaires pour étudier la dynamique et le fonctionnement de ces écosystèmes, mais aussi les problèmes liés à leur régénération et leur productivité. La question de l'utilisation par l'homme à des fins de production de résine reste également posée puisque nous ne savons rien de l'impact de ce type de traumatisme sur la biologie de cet arbre.

Localisation des relevés

Tableau n° 1 : 21 à 27 - Province d'Antalya à Bucak, Sütçüller et Candir. 28 à 31 - Province de Mugla à Turgutköy et Kavaklıköy.

Tableau n° 2 : 1,2,5 - Environs de Marmaris - Cetibeli. 3,4,11,12,13,14 - Région de Marmaris - Kizilyaya et de Köycegiz - Toparlar. 6,7,8,9,10 - Région de Marmaris - Günlecek. 22,15,16 - Köycegiz-Dalaman et Toparlar-Atakent. 17,18,32 - Région de Fethiye - Yaniklarköy.

BIBLIOGRAPHIE

- AKMAN Y., 1982 - Climats et bioclimats méditerranéens en Turquie. *Ecol. Medit*, 8, 1-2.
- AKMAN Y. et DAGET P., 1971 - Quelques aspects synoptiques des climats de Turquie. *Bull. Soc. Lang. Géog.*, 5, 3.
- BARBAGALLO C., BRULO S. et FAGOTTO F., 1979 - Vegetazione a *Platanus orientalis* e altri aspetti igrofilici dei fiumi Iblei (Sicilia meridionale). *Pub. Inst. Bot. Fac. Sc. Catania*, 26 p.
- COMBOURIEU-NEBOUT N., 1990 - Les cycles glaciaires et interglaciaires en région méditerranéenne : analyse palynologique de la série de Crotone (Italie méridionale); *Palaeobiol. continentale*, Montpellier XVII : 35-59.
- DAVIS P.H., 1965-88 - *Flora of Turkey and East Egean Islands*, vol. I-X, Uni. Press. Edinburgh.
- EFE A., 1987 - *Liquidambar orientalis* in morfolojik ve palinolojik özellikleri üzerinde araştırmalar. *I.U. Orman Fakültesi Dergisi Seri A*, Cilt. 37, Sayı 2 : 84-14.
- EFE A. et DIRIK H., 1992 - Une espèce peu connue de la forêt méditerranéenne : *Liquidambar orientalis*. *Forêt méditerranéenne XII*, 2 : 91-95, Marseille.
- GAUDIN C. et STROZZI C., 1858 - Contribution à la flore fossile italienne. *Mem. Soc. Helvétique Sc. Nat.*, 16 : 47 p.
- KARPATI I. et KARPATI V., 1961 - Die Zöologischen Verhältnisse der Auenwälder Albaniens. *Act. Bot. Ac. Sc. Hung.* : 235-301.
- KUPRIANOVA L.A., 1960 - Palynological data contributing to the history of *Liquidambar*. *Pollen et Spores*, 2, I : 71-88.
- MAKAROVA B., 1957 - De Genera *Liquidambar* L. *Naturae Systematicae ex Herbario Academicarum-Scientiarum, U.R.S.S., Leningrad (XVIII)* : 77-89.
- MEIKLE R.D., 1977 - *Flora of Cyprus*. Kew, Royal Bot. Gard. : 1979 p.
- PONS A., 1964 - Contribution à l'étude palynologique de la flore et de la végétation pliocène de la région rhodanienne. *Masson Edit.*, Paris : 215 p + ann.
- QUEZEL P., 1985 - Définition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In *Plant conservation in Medit. area*, GOMEZ-CAMPO Edit., JUNG Publ. : 9-24.
- REICHINGER K.H., 1951 - *Flora Aegaea* - *Denkschr. Akad. Wiss., Wien Mat. Nat. Kl.*, 105 : 924 p.
- ROIRON, 1979 - Recherches sur les flores plio-quadernaire méditerranéenne ; la macroflore pliocène de Pichégry. Th. 3ème cycle, Univ. Sc. Tech. Montpellier : 220 p.
- SUC J.P., 1980 - Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale. Th. Doct. Fac. Sc. Montpellier : 198 p + ann.
- ZHENG Z. et CRAVATTE J., 1986 - Etude palynologique du Pliocène de la Côte d'Azur et du littoral ligurien. *Geobios*, 19, 2 : 815-823.

Tableau 1

Alno pubescentis* - *Liquidambaretum orientalis

Numéros des relevés	21	23	24	25	26	27	28	29	30*	31
Altitude (m)	550	200	250	250	200	200	250	200	200	200
Exposition	SW	SW	W	SW	W	SW	S	SW	S	SW
Inclinaison (%)	25	10	5	5	10	10	10	10	5	5
Substrat	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg
Surface (m ²)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40

Espèces caractéristiques et différentielles de l'association

<i>Liquidambar orientalis</i>	2.2	4.4	3.3	4.4	4.1	4.4	4.4	4.4	4.4	2.2	10	III
<i>Alnus orientalis</i> subsp. <i>pubescens</i>	1.2	1.2	++.	++.	+1	.	1.1	1.1	1.1	2.2	9	III
<i>Adiantum capillus-veneris</i>	2.2	2.2	.	2.3	.	3.3	3.3	.	1.2	1.1	7	II
<i>Populus nigra</i> subsp. <i>caudina</i>	.	.	.	1.1	.	.	+1	.	+1	1.1	4	I

Caractéristiques du *Platanion* et des *Platanetalia orientalis*

<i>Platanus orientalis</i>	2.2	.	1.2	1.1	.	1.2	.	.	+1	.	5	II
<i>Nerium oleander</i>	2.3	1.2	1.2	.	.	.	++.	++.	++.	1.2	7	II
<i>Vitex agnus-castus</i>	+1	.	.	.	.	.	++.	++.	++.	++.	5	II
<i>Periploca graeca</i>	.	.	++.	.	++.	.	++.	.	++.	.	4	I

Caractéristiques des *Alno-Populetea*

<i>Brachypodium sylvaticum</i>	.	++.	1.2	.	++.	1.1	1.2	1.2	1.2	.	7	II
<i>Carex pendula</i>	.	.	1.1	.	1.1	.	++.	++.	++.	.	5	II

Compagnes

<i>Smilax aspera</i>	.	++.	++.	++.	++.	.	++.	++.	++.	.	7	II
<i>Campanula peregrina</i>	.	1.2	1.1	+1	+1	1.2	.	.	.	.	5	II
<i>Carex distachya</i>	.	.	++.	++.	.	++.	.	1.1	.	.	4	I
<i>Schoenus nigricans</i>	.	1.1	.	+1	.	1.2	.	1.2	.	.	4	I
<i>Vitis sylvestris</i>	.	.	.	.	.	.	1.2	1.2	1.2	.	3	I
<i>Cyperus longus</i>	.	.	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	.	3	I
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	.	.	.	2.3	2.3	2.3	.	3	I
<i>Tamus communis</i>	.	.	.	.	.	.	++.	++.	++.	.	3	I
<i>Arum dioscoridis</i>	.	.	.	.	.	.	++.	++.	++.	.	3	I
<i>Plantago major</i>	.	++.	.	.	.	++.	++.	.	.	.	3	I
<i>Epilobium parviflorum</i>	.	++.	.	.	++.	.	.	.	.	.	2	I
<i>Poa stolonifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	++.	.	1	I

Tableau 2

Irido xanthosporiae - Liquidambar orientalis

Nombres des relevés	1	2	5	3	4	11	12	13	14	6	7	8	9	10	10	15	16	17	18	32	19	20		
Altitude (m)	200	100	00	100	100	50	50	50	50	5	5	5	00	00	100	30	30	20	10	15	30	15		
Exposition	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Inclinaison (%)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
Substrat	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg	Hyg		
Surface (m2)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40		
Espèces caractéristiques et différentielles de l'association																								
<i>Liquidambar orientalis</i>	4.4	4.4	4.4	4.4	4.4	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	2.3	3.4	4.5	4.5	4.4	4.5	4.5	4.4	4.5	4.5	4.5	4.5	22	VI
<i>Carex otrubae</i>	1.1	1.1	.	1.2	1.2	++	++	++	++	2.2	.	.	+1	+1	.	.	.	3.3	3.3	.	1.1	++	15	IV
<i>Rumex tuberosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. creticus	.	2.2	++	2.2	2.2	.	.	.	.	1.1	++	2.2	++	++	.	.	+1	1.2	.	.	.	.	10	III
<i>Cyperus rotundus</i>	1.2	.	1.2	.	.	2.2	2.2	2.2	2.2	.	.	.	.	.	2.2	.	.	.	1.2	1.2	.	.	9	III
<i>Iris xanthospuria</i>	.	1.1	.	2.3	2.3	.	1.1	.	.	1.1	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	.	.	.	.	.	8	II
<i>Galium rivale</i>	1.1	.	.	2.2	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	.	++	++	.	.	7	II
<i>Equisetum telmateia</i>	2.3	2.2	2.2	.	.	.	.	.	2.2	.	2.3	.	2.2	.	.	.	.	.	.	.	++	.	7	II
<i>Scrophularia umbrosa</i>	++	.	2.2	.	1.1	.	1.2	.	.	.	1.1	.	.	.	2.2	.	.	.	++	++	.	.	7	II
<i>Scophularia scopolii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. scopolii	.	++	++	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	.	++	5	II
<i>Rumex tmoleus</i>	.	.	.	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	1.2	.	4	I
Différentielles de la sous-association juncetosum sparganifolii																								
<i>Juncus sparganiifolius</i>	1.2	1.2	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	4	I
<i>Juncus gerardi</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. libanoticus	2.2	2.2	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	I
<i>Orchis morio</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. picta	++	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
<i>Ophrys argolica</i>	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	I
subsp. argolica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Différentielles de la sous-association fraxinetosum angustifoliae																								
<i>Fraxinus angustifolia</i>	.	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	II
<i>Silene tlycaonica</i>	.	.	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
<i>Scorzonera elata</i>	.	.	.	.	.	++	++	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
<i>Myosotis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
lühospermifolia	.	.	.	++	++	.	.	++	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
Différentielles de la sous-association lauretosum nobilis																								
<i>Juncus heldreichianus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	1.2	1.1	++	++	.	.	.	.	.	.	.	.	5	II
<i>Tremastelma</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
palaestinum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	1.1	2.2	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
<i>Laurus nobilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	4.5	.	3.3	3.3	.	.	.	.	.	.	.	.	4	I
Différentielles de la sous-association apietosum nodiflori																								
<i>Polygonum maritimum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	++	.	.	.	.	.	3	I
<i>Apium nodiflorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	2.2	.	.	.	.	.	2	I
<i>Nasturtium officinale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	.	.	2	I
Différentielles de la sous-association juncetosum bulbosi																								
<i>Juncus bulbosus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	.	.	3	I
<i>Mentha pulegium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	.	.	2	I
<i>Mentha spicata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. tomentosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	++	.	.	2	I
Caractéristiques des Molinio-Juncetea																								
<i>Oenanthe pimpinelloides</i>	.	++	++	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.2	2.3	1.2	1.2	++	1.1	1.1	3.4	.	.	3.3	.	18	V
<i>Scipoides holoschoenus</i>	.	2.2	.	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	++	+1	2.3	1.2	1.2	.	1.1	1.1	.	.	.	3.4	2.2	16	V
<i>Mentha suaveolens</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	.	.	+1	+1	.	.	.	++	.	.	.	2.2	2.2	.	++	9	III
<i>Juncus inflexus</i>	.	1.2	.	1.1	.	.	.	.	.	1.2	1.2	.	2.2	.	.	.	1.2	1.2	.	.	1.2	1.2	9	III
<i>Juncus articulatus</i>	.	.	.	1.1	.	1.1	.	1.2	.	1.1	.	.	1.2	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	6	III
<i>Prunella vulgaris</i>	++	.	.	+1	+1	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+1	.	.	.	.	5	II
<i>Inula viscosa</i>	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	++	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	3	I
<i>Pulicaria dysenterica</i>	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	+1	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	3	I
<i>Epilobium hirsutum</i>	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	I
Caractéristiques des Phragmitetea																								
<i>Cladium mariscus</i>	.	1.1	1.1	.	.	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	.	.	.	.	2.2	.	.	.	++	++	.	4.4	11	III
<i>Cyperus longus</i>	.	1.2	.	1.2	1.2	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.	1.2	1.2	1.2	.	.	.	.	.	7	II
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	++	.	.	.	.	.	.	1	II

Relations between modern pollen rain and vegetation in the Sierra de Guadarrama (Madrid, Spain)

Raquel VAZQUEZ GOMEZ* and Manuel PEINADO LORCA*

SUMMARY

(1) The pollen analysis of surface samples collected along transects which crossing several zonal and non-zonal ecosystems through the mountain pass of Navafría, in the Sierra de Guadarrama (Madrid, Spain), permit to establish relationships between modern spore-pollen rain and vegetation.

(2) The data of the pollen analysis are represented in a pollen diagram which permits to make clear, palynologically, the main plant formations.

(3) In order to understand better the relationship between pollen rain and modern vegetation and to find a more precise significance to several particular spectra, the pollen data have been processed through several statistical methods : principal components analysis (PCA), taxonomic diversity, variance and automatic grouping. With PCA we obtained that the most important factor in the constitution of a spectrum (61% of the total variance) is the pollen expression of the taxa (sum of the local, neighbouring, regional and distant transport capacity) and, not so strongly, the areal arboreal covering and the position of the sample in relation to the immediately surrounding vegetation.

(4) Because of the fact that the modern pollen spectrum does not always represent reliably the real vegetation, the interpretation of the fossil pollen spectra have to take into account the factors which have an influence on the composition of the spectrum.

KEYWORDS : palynology, modern pollen rain, vegetation, Sierra de Guadarrama, Madrid, Spain

RESUME

(5) Des transects de surface, constitué par 47 échantillons récoltés sur les versants nord et sud du Col de Navafría, dans la Sierra de Guadarrama (Madrid, Espagne), traversent plusieurs écosystèmes de type zonal et non zonal. L'analyse pollinique de chaque plateau permet d'établir la relation existant entre la pluie pollinique actuelle et la végétation.

(6) Les résultats de cette analyse sont présentés sous forme d'un diagramme en fréquences relatives qui permet de mettre en évidence les différentes formations végétales.

(7) Afin d'explicitier les relations pluie pollinique-végétation ainsi que la signification des spectres particuliers, plusieurs méthodes statistiques ont été mises en oeuvre : l'analyse en composantes principales (ACP), l'analyse de la diversité taxonomique pollinique, la variance entre les spectres et la zonation automatique. Ainsi, l'ACP fait apparaître que 61% de la variance est expliquée par l'expression pollinique des taxons, et dans une moindre mesure, par l'importance de la couverture arborée et par la végétation existant dans les environs immédiats de l'échantillon considéré.

(8) Si l'on considère qu'un spectre actuel ne représente pas toujours la végétation réelle existante, l'interprétation d'un diagramme de spectres fossiles devra tenir compte des facteurs influençant les relations pluie pollinique-végétation.

MOTS-CLES : palynologie, pluie pollinique actuelle, végétation, Sierra de Guadarrama, Madrid, Espagne

* Departamento de Biología Vegetal. Universidad de Alcalá de Henares, 28871 Alcalá de Henares (Madrid), España

INTRODUCTION

The pollen analysis of surface samples, which permits the establishment of the modern pollen spectra, enables one to relate the modern pollen rain with the vegetation from a territory (TAUBER, 1965 ; HEIM, 1967). In the Mediterranean region, some studies have been made already (REILLE, 1975 ; TRIAT-LAVAL, 1978 ; BEN TIBA, 1982, PEREZ & ROURE, 1985 ; STEVENSON, 1985 ; STEVENSON & MOORE, 1985 ; SAADI & BERNARD, in press ; among others). The interest of these works lies in making possible an objective reconstruction of the Quaternary vegetation comparing modern spectra with the spectra of the diagrams of fossilized pollen (WRIGHT, 1967). In this way, the reconstructions provide a more solid base for the phytosociological studies of potential and real vegetation.

In this work, we try to discover the relationships between pollen rain and vegetation and to find a meaning for the more particular modern pollen spectra from several transects in the Sierra de Guadarrama by making a pollen diagram and by using several statistical classification methods (taxonomic diversity, variance, automatic grouping and principal components analysis). The results obtained with this methodology provide information which is useful not only for the general interpretation of a Quaternary pollen diagram, but, besides, also for the interpretation of the irregular fossil spectra which sometimes appear within the diagram.

MATERIALS AND METHODS

Location and description of the transects

During the months of August and September of 1988, 47 surface samples were collected, mostly Bryophyta, following the methodology exposed by HEIM (1967). In 3 cases and because of the absence of species of this division, clods of Gramineae were collected. The sampling points were located throughout transects established from east to west and from north to south on both slopes of the Sierra de Guadarrama and through the mountain pass of Navafría (3°48'45" W, 40°59'23" N) (figure 1).

The transects are included in the sector «Guadarrámico» of the «Carpetano-Ibérico-Leonesa» biogeographical province, according to the terminology used by PEINADO & RIVAS-MARTINEZ (1987). On the table 1, we have made a description of these transects.

Processing of the samples

To extract the pollen from the surface samples, we have used a similar method as that proposed by HEIM (1967) but with some modifications (GOEURY, verb. com.). First of all, they have been treated with hot NaOH for the deflocculation and to remove the humic acids, followed by a filtration through a mesh of 500 micron. HCl was used for the decarbonation. Then, the HF, followed by a washing with hot HCl, permits to dissolve and remove the siliceous material. After an other filtration through a mesh of 160 micron, the final residuum is treated with the classic acetolysis of ERDTMAN (1960) and mounted in pure glycerin.

Pollen analysis and data processing

The slides were observed under an optical Leitz Wetzlar microscope. The average of grains counted per sample is 466 and the mean of pollen types per spectrum is 26. However, to get a complete idea of the existent pollen variety, once we finished the counting, the new types found after a quick scanning of the non-examined zones of the slides were annotated. The results of the pollen analysis of each sample are represented in a spectrum (relative frequencies of each pollen type in relation to the sum (T) of counted pollen and spores) In the representation of these frequencies in pollen diagrams, histograms were used except for those frequencies <1%, for which a point was used. Besides, the diagram includes a curve of the proportion AP/NAP (AP : arboreal pollen ; NAP : non-arboreal pollen). The pollen types are designated following generally the nomenclature used by MOORE & WEBB (1978).

The data derived from pollen analysis have been processed by the G1PAL (GOEURY, 1988) and MVSP (KOVACH, 1986) programs. The calculations and graphic representations of the relative pollen frequencies, the relative pollen taxonomic diversity, the variance and the automatic grouping of the pollen spectra were realized with G1PAL (figures 2 and 7). The MVSP program enables the use of a multidimensional method : an analysis of the principal components (PCA) (figures 3, 4, 5 and 6).

In all the statistical calculations, those spores denominated by us as trilete were excluded from the base sum. For the principal components analysis twenty pollen types were selected, generally those of higher frequency and also those which presented a singular behaviour. The results in the automatic grouping of the pollen spectra and the calculation of the variance were

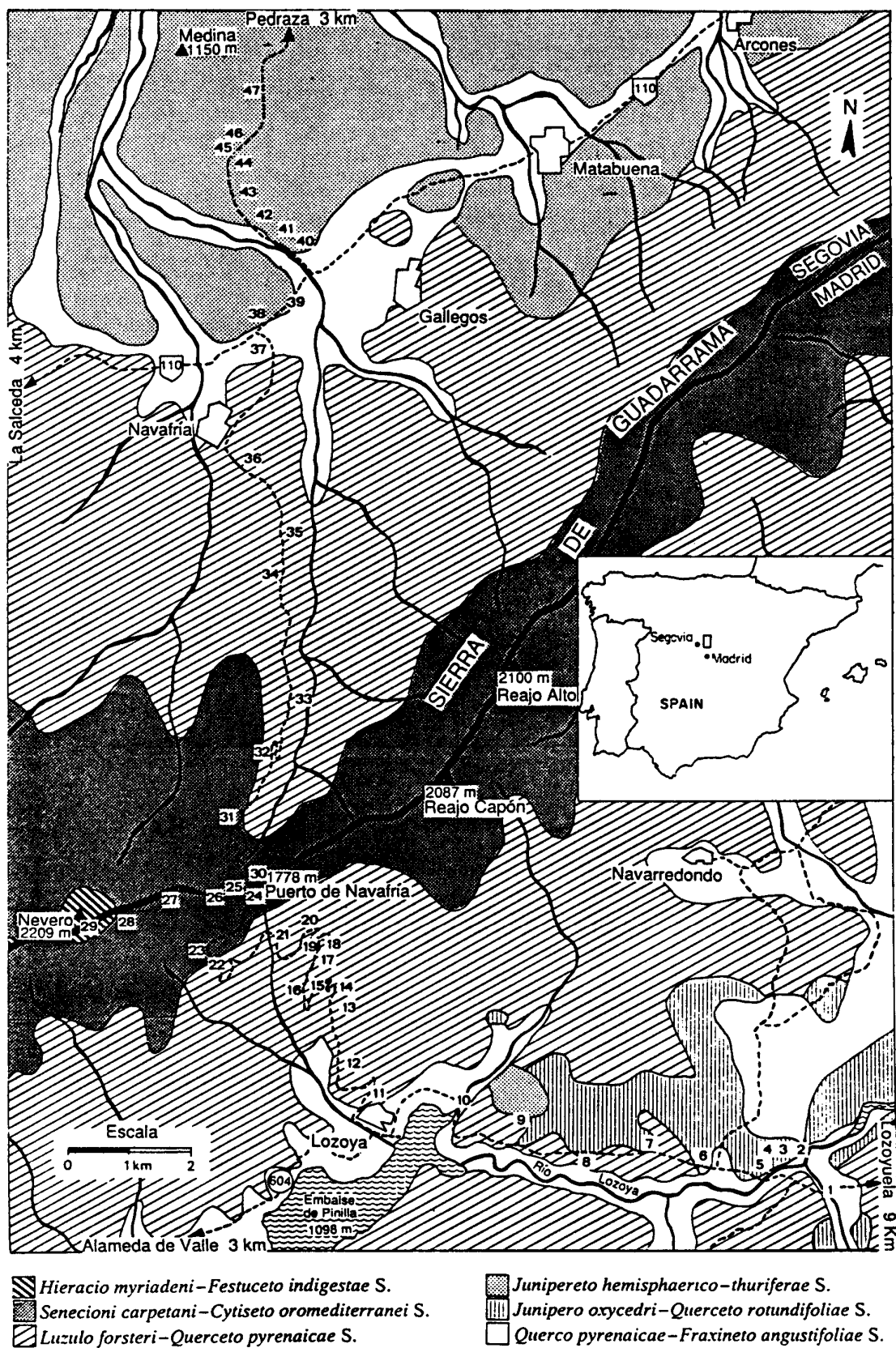


Figure 1.- Map of the series of potential vegetation of the eastern sierra de Guadarrama according to RIVAS-MARTINEZ (1982, 1987) and location of pollen surface samples in the transects (numbers 1-47).

TABLE 1

Number and type of the sample (B=Bryophyta ; G=Gramineae), altitude in meters above sea level, series of potential vegetation, present day state of the vegetation and precise location of the sample. The terminology used for the series and associations is that used by RIVAS-MARTINEZ (1982, 1987) and PEINADO & RIVAS-MARTINEZ (1987). The names of the taxa are those which appear in TUTIN, HEYWOOD *et al.* (1964, 1968, 1972, 1976, 1980) excepting both the family names for which we follow the nomenclature of HEYWOOD (1978), and the following cases : *Deschampsia iberica* (*D. flexuosa* (L.) Trin. subsp. *iberica* Rivas-Martínez), *Cytisus oromediterraneus* Rivas-Martínez *et al.*, *Arrhenatherum baeticum* (*A. elatius* subsp. *baeticum* Romero-Zarco), *Dactylis hispanica* (*D. glomerata* L. subsp. *hispanica* (Roth) Nyman) and *Juniperus nana* (*J. communis* L. subsp. *nana* Syme in Sownhy).

- 1 : B. (1060 m. above sea level). *Quercus pyrenaicae-Fraxineto angustifoliae* S. Isolated presence of *Quercus pyrenaica* and *Fraxinus angustifolia* in meadow of Gramineae and Compositae, with bramble patches of *Rubus-Rosetum corymbiferae*. Sample under cloak of Rosaceae.
- 2 : B. (1060). Contact of *Juniperus oxycedri-Querceto rotundifoliae* S. with *Quercus pyrenaicae-Fraxineto angustifoliae* S. Isolated specimens of *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* in «vallicar» of *Trifolium-Agrostetum castellanum* and bramble patch of *Rubus-Rosetum corymbiferae*. Besides, *Eryngium campestre*, *Anthemis nobilis*, *Juncus bufonius*, *Daucus maximus*, *Hieracium pilosella* and *Anthoxanthum aristatum*. Sample under *Rosa* sp. and *Rubus ulmifolius*.
- 3 : B. (1060). *Juniperus oxycedri-Querceto rotundifoliae* S. *teucrietosum scorodoniae*. Isolated specimens of *Quercus rotundifolia* in open brushwood of *Lavandula pedunculata* and *Helichrysum stoechas*, in meadow of *Stipa lagascae*, *Stipa gigantea* and *Koeleria crassipes*. Besides, *Tuberaria guttata*, *Thymus zygis*, *Thymus mastichina*, *Corinephorus canescens*, *Centaurea ornata*, *Carlina corymbosa*, *Digitalis thapsi*, *Merendera bulbocodium* and *Jasione montana*. Sample on rocks.
- 4 : B. (1060). Site similar to the latter. Sample on rocks.
- 5 : B. (1040). Similar to the latter. Besides, *Artemisia campestris* ssp. *glutinosa*, *Chondrilla juncea*, *Agrostis castellana* and *Tunica prolifera*. Sample under *Rubus ulmifolius*.
- 6 : B. (1060). Similar to the latter, but with dominance of *Stipa gigantea* (*Arrhenathero-Stipetum giganteae*). Besides, *Genista florida*, *Agrostis castellana*, *Bellardia trixago*, *Trifolium campestre*, *Trifolium angustifolium*, *Andryala ragusina*, *Campanula rapunculus* and *Rumex angiocarpus*. Recent plantations of *Pinus sylvestris*. Sample under *Quercus rotundifolia*.
- 7 : B. (1100). Contact of *Quercus pyrenaicae-Fraxineto angustifoliae* S. with *Juniperus oxycedri-Querceto rotundifoliae* S. Isolated specimens of *Fraxinus angustifolia*, *Quercus pyrenaica* and *Quercus rotundifolia*, with dominance of meadows of *Agrostetalia castellanum*. Sample on rocks, under *Quercus rotundifolia*.
- 8 : B. (1100). Similar to the latter, but in contact with *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. (isolated specimens of *Juniperus thurifera*). Besides, *Antirrhinum*

- sp. and *Juniperus communis*. Sample under *Quercus pyrenaica*.
- 9 : B. (1100). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S., faciation of *Juniperus oxycedrus*. Isolated specimens of *Juniperus thurifera* and *Juniperus oxycedrus* in meadows-brushwood (*Santolina rosmarinifolia*, *Agrostis nebulosa*, *Dactylis hispanica*, *Corynephorus canescens*, *Stipa lagascae*, *Thymus mastichina*, *Thymus zygis*, *Tuberaria guttata*, *Plantago radicans*). Sample under *Juniperus thurifera*.
- 10 : B. (1120). *Quercus pyrenaicae-Fraxineto angustifoliae* S. Mixed wood of *Quercus pyrenaica* and *Fraxinus angustifolia*, near to a river. Besides, *Rosa* sp., *Agrostis castellana*, *Dactylis hispanica* and *Anthoxanthum aristatum*. Sample under *Fraxinus angustifolia*.
- 11 : B. (1140). *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S. Open wood of «melojos» (*Quercus pyrenaica*). Dominant : *Quercus pyrenaica*, *Rosacantha*, *Rubus ulmifolius*. Besides, *Cucubalus baccifer*, *Bromus sterilis*, *Melica magnolia* and *Galium aparine*. Sample under *Quercus pyrenaica*.
- 12 : B. (1230). Site similar to the latter. Besides, *Santolina rosmarinifolia*, *Salix atrocinerea*, *Prunella vulgaris*, *Agrostis castellana*, *Dactylis hispanica*, *Rosa canina*, *Pteridium aquilinum*, *Adenocarpus grandiflorus*, *Juncus inflexus* isolated and reafforested *Pinus sylvestris*. Sample on the side of a track, under *Santolina rosmarinifolia*.
- 13 : B. (1280). *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S. More closed «melojar», with dominance of *Quercus pyrenaica*. Besides, *Genista florida*, *Rubus ulmifolius*, *Cytisus scoparius*, *Pteridium aquilinum*, *Stipa gigantea*, *Vulpia myuros*, *Santolina rosmarinifolia*, *Thymus mastichina*, *Agrostis castellana*, *Geranium purpureum*, *Trifolium pratense* and *Adenocarpus grandiflorus*. Sample under *Quercus pyrenaica*.
- 14 : B. (1320). Contact of *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S. with incipient *Rubus-Saliceto atrocinereae* S. Besides, *Salix atrocinerea*, *Adenocarpus grandiflorus* and *Lavandula pedunculata*. Sample under *Quercus pyrenaica*, near to a stream.
- 15 : B. (1350). *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S. More closed «melojar» with predominance of wooded seral stage (*Quercus pyrenaica*) and «piornal» (*Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Adenocarpus grandiflorus*). Besides, *Rosa canina*. Sample under the forest.
- 16 : B. (1420). *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S. Closed «melojar». In the more open zones, *Santolina rosmarinifolia* and *Pteridium aquilinum*. Sample under the forest.
- 17 : B. (1430). As in 15 and 16. Sample under the forest.
- 18 : B. (1465). *Luzulo forsteri-Querceto pyrenaicae* S., but with large-scale reafforestation of *Pinus sylvestris*. Pine grove of *Pinus sylvestris*, not very compact, with isolated specimens of *Quercus pyrenaica*. Besides, *Pteridium aquilinum*, *Genista florida*, *Cytisus scoparius*, *Agrostis castellana*, *Senecio erucifolius*, *Rosa* sp., *Dactylis hispanica* and *Adenocarpus grandiflora*. Sample under the forest.
- 19 : B. (1520). As in 18, but greater dominance of *Quercus pyrenaica*. Sample under *Quercus pyrenaica*.
- 20 : B. (1540). Site similar to number 18, but with absence of *Quercus pyrenaica*. Besides, *Populus tremula*. Sample collected in recreation zone.
- 21 : B. (1590). As in 20, but more closed pine grove of *Pinus sylvestris*. Sample under *Pinus sylvestris* and *Ilex aquifolium*.
- 22 : B. (1680). As in 21, with some isolated specimens of *Quercus pyrenaica*. Sample under *Pinus sylvestris*.
- 23 : B. (1700). *Senecioni carpetani-Cytiseto oromediterranei* S. Compact pine grove of *Pinus sylvestris*. Besides, *Cytisus oromediterraneus*, *Luzula forsteri*, *Arrhenatherum baeticum*, *Pteridium aquilinum*, *Digitalis*

thapsi and *Deschampsia iberica*. Sample on slope, on the side of the road.

24 : B. (1780). Site similar to the latter. Sample under pine grove, near to a recreation zone.

25 : B. (1850). As in 24. Sample under the forest.

26 : B. (1950). *Senecioni carpetani*-*Cytiseti oromediterranei* S. Dominance of *Cytisus oromediterraneus*, under very cleared pine grove. Besides, *Festuca* sp., *Luzula forsteri*, *Rumex acetosella*, *Sedum* sp., *Agrostis castellana* and *Deschampsia iberica*.

27 : G. (2010). *Senecioni carpetani*-*Cytiseti oromediterranei* S. The pine grove disappears, though some dwarf *Pinus sylvestris* remain. Dominance of *Juniperus nana* and *Cytisus oromediterraneus* (they cover 50% of the surface), in pasture of Gramineae (*Festuca* sp., *Arrhenatherum baeticum*, *Avenula* sp., *Deschampsia iberica*). Sample in meadow, in open zone.

28 : G. (2120). As in 27, but greater dominance of *Juniperus nana* and *Cytisus oromediterraneus* (together, they cover 90% of the surface). Without *Pinus sylvestris*. Besides, *Sempervivum tectorum*, *Rumex acetosella*, *Senecio carpetanus* and *Armeria caespitosa*. Sample under *Juniperus nana* and *Cytisus oromediterraneus*.

29 : G. (2200). *Hieracio myriadeni*-*Festuceto indigestae* S. Meadows of *Festuca indigesta* with sporadic presence of *Juniperus nana*. Besides, *Digitalis purpurea*, *Cryptogramma crispa*, *Hieracium myriadenum*, *Verbascum* sp., *Armeria caespitosa* and *Senecio carpetanus*. Sample in pasture.

30 : B. (1778). As in 23. Sample on the side of a track, among *Deschampsia iberica*.

31 : B. (1690). As in 30. Besides, *Rubus ulmifolius*. Sample under a pine grove of *Pinus sylvestris*.

32 : B. (1590). *Luzulo forsteri*-*Querceto pyrenaicae* S., but reafforested with *Pinus sylvestris*. Local absence of *Quercus pyrenaica*. Besides, *Pteridium aquilinum*, *Rubus ulmifolius* and *Rosa* sp. Sample on a slope, near to a road, under *Deschampsia iberica*.

33 : B. (1510). As in the latter. Sample under the forest.

34 : B. (1420). *Luzulo forsteri*-*Querceto pyrenaicae* S., but with very cleared reafforestations of allochthonous conifers and allochthonous deciduous trees (*Castanea sativa*, *Aesculus hippocastaneum*, *Cedrus* sp.). Abundance of *Hedera helix*. Local absence of *Quercus pyrenaica*. Besides, *Salix alba*, *Crataegus monogyna*, *Prunus* sp., *Cistus laurifolius*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus ulmifolius* and *Pinus sylvestris*. Sample in open zone.

35 : B. (1350). *Luzulo forsteri*-*Querceto pyrenaicae* S. Present day dominating vegetation *Santolino rosmarinifoliae*-*Cistetum laurifolii*, with *Cytisus oromediterraneus* and *Genista florida*. Besides, pasture of *Tuberaria guttata*, *Centaurea alba*, several species of *Trifolium*, *Hipochaeris radicata*, *Agrostis castellana*,

Jasione montana and *Thymus mastichina*. Local absence of *Quercus pyrenaica*. Sample on rocks, among *Santolina rosmarinifolia* and *Cytisus purgans*.

36 : B. (1260). Similar to 35.

37 : B. (1200). *Querceto pyrenaicae*-*Fraxineti angustifoliae* S. Present day vegetation similar to that of locality 1. Sample in open meadow.

38 : B. (1180). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. Present day vegetation very open, with *Juniperus thurifera* and *Quercus rotundifolia* in *Arrhenathero-Stipetum giganteae*. Abundance of *Lavandula pedunculata*. Sample under *Juniperus thurifera*.

39 : B. (1170). Contacts of *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. with *Querceto pyrenaicae*-*Fraxineti angustifoliae* S. Very open wood of *Quercus rotundifolia* in contact with degraded *Querceto pyrenaicae*-*Fraxinetum angustifoliae*. There is no *Juniperus thurifera*. *Agrostis castellana* abundant and, besides, *Sedum* sp., *Digitalis thapsi* and *Thymus mastichina*. Sample in open zone.

40 : B. (1160). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. At present, fragmentary «jaral-piornal» with predominance of *Santolino rosmarinifoliae*-*Cistetum laurifolii*, in pasture of *Arrhenathero-Stipetum giganteae*. Sample among *Cytisus scoparius* and *Lavandula pedunculata*.

41 : B. (1160). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. Open park with isolated specimens of *Quercus rotundifolia* and *Juniperus thurifera* in pasture of *Stipa gigantea*, *Stipa lagascae*, *Centaurea ornata*. Besides, *Cytisus scoparius* and *Agrostis castellana*. Sample under *Quercus rotundifolia*.

42 : B. (1160). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. Compact wood of *Juniperus thurifera* and *Quercus rotundifolia*. Besides, *Cistus laurifolius*, *Cytisus scoparius*, *Genista florida*, *Lavandula pedunculata* and *Juniperus hemisphaerica*. Sample under *Juniperus thurifera* and *Genista florida*.

43 : B. (1160). Site similar to the latter.

44 : B. (1170). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. Isolated specimens of *Quercus rotundifolia* and *Juniperus thurifera* in brushwood of *Lavandula pedunculata*. Besides, *Daucus maximus*, *Thymus mastichina*, *Reseda lutea*, *Centaurea ornata*, *Agrostis castellana* and *Cynosurus echinatus*. Sample under *Lavandula pedunculata*.

45 : B. (1160). As in 44, but even more open. Sample near to *Juniperus thurifera*.

46 : B. (1160). *Junipereto hemisphaerico-thuriferae* S. More open «sabinar» in nitrophilous «tomillar» of *Artemisia glutinosae*-*Santolinum rosmarinifoliae*. Besides, *Agrostis castellana*, *Dactylis hispanica* and *Eryngium campestre*. Sample within the «tomillar».

47 : B. (1150). Similar to 46. Sample on a slope, near to the road and under *Juniperus thurifera*.

improved using the 41 pollen types with higher percentages in the diagram. The types added after the counting were eliminated for the calculation of the relative pollen taxonomic diversity. This calculation is based on the relation between the number of pollen types and the base sum (T) of each spectrum. This relation follows an asymptotic curve; the higher the number of counted grains is the lower the probability to find a new type. The G1PAL program permits the calculation of the richness of the spectra in pollen types in relation to the mean (100%), and its following representation in histograms.

The automatic grouping of the pollen spectra is based on the comparison of each of the spectra from one series with all the others through a mean variability rate. The graphic representation of these rates is realized automatically through symbols. The smaller the differences are between spectra the darker these symbols.

For the calculation of the variance, G1PAL uses a coefficient of variation among spectra considered in 5 by 5. Its representation with histograms allows one to visualize stability zones (low variance) and transition zones (high variance). In the first case the spectra which

follow one another have pronounced affinities in relation to their composition of pollen types and their percentages, whereas in the transition zones the differences among spectra are maximized.

With the analysis of principal components we have been able to reduce the number of dimensions of the space where the affinities and groupings between spectra are studied, as well as to interpret some particular spectra. This analysis has been realized with a centred covariance matrix between spectra, and it has been standardized with a centred correlation matrix between spectra which permits to decrease the effects of the dominating pollen types. The eigenvalues of the correlation and covariance matrices are the variances of the principal components or axes of the analysis. The higher its contribution to the total variance explained by the axes the higher the significance of the component. The program has calculated these eigenvalues (Tables 2 and 5) and its percentages in relation to the total variance. In the same way, it has considered only those more significant omitting the rest.

DISCUSSION OF THE RESULTS

The pollen diagram

The wooded formations, generally, have a good representation(*) in the pollen diagram (figure 2) because the pollen deposition within the forest is mainly local (in relation to the types of pollen contributions, we have followed the criterion of TRIAT-LAVAL (1978). In a forest medium, not affected too much by anthropogenic activity, the values of the proportion AP/T are always higher than 60%, this also happens in other points of Europe (HEIM, 1967 ; GUENET, 1986).

There are, however, exceptions. In the location 12, located under the open «melojar» of *Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*, the proportion AP/T drops suddenly by up to 25%. This fact is due to the particularity of the spectrum which presents an unusual decrease of the pollen frequency of *Quercus pyrenaica* (8%), and which cause we analyse further on.

(*)Because of the fact that we have not realized phytosociological inventories in each sampling point we use the terms supra-representation and infra-representation (REILLE, 1975 ; GUENET, 1986) to evaluate the pollen representation in relation to the links between the estimated areal importance of the taxon and its pollen percentages in the diagram, instead of super-representation and sub-representation used by HEIM (1967) and based on the relation between the taxon covering in the phytosociological inventory and its pollen proportion.

In the «sabinar» (*Juniperetum hemisphaerico-thuriferae*), the relation AP/T do not present a very direct correspondence with the compactness of the arboreal covering. This way, while there are locations as 38, 41 and 47 where though their pattern as an open park, AP/T is higher than 60% ; in 42, located in a closed wood, this relation do not reach 50%. The remaining spectra do present AP/T values according with the degree of compactness of the wood. This irregularity in the «sabinar» can be due to several reasons, such as the little transport which undergoes the pollen of *Juniperus* which frequency diminishes quickly by getting away a few meters from the producing source. Besides, when the samples have been collected under *Juniperus thurifera* a slight supra-representation of the AP happens. However, in spectrum 41, it is the big increase of pollen of *Quercus rotundifolia*, maybe due to inflorescences which fall directly on the sample, which increases the values of AP/T.

On the top (locations 27, 28 and 29), and not so strongly in the sampling points 35, 36 and 40, where the medium becomes more open, the regional and distant contributions are more pronounced, especially the AP which, because of the height of the producing source, can be transported further away (TAUBER, 1965). The relation AP/T can get close and even exceed the limit of 60%. The frequencies of AP are, in average, more important on the top than at the lower altitudes. The reason for this is that on the top the convection currents and the precipitation of the clouds (TAUBER, 1965), which often cover the oro and criooromediterranean belts of vegetation, play an important role in the transport and deposition of both, the regional-allochthonous pollen (*Quercus rotundifolia*, *Quercus pyrenaica*, *Pinus*) and the distant pollen (*Olea*, *Fagus*, *Quercus suber*, *Betula*, *Vitis*, *Alnus*, *Corylus*, *Platanus*, *Ulmus*, *Sparganium*, among others). Other less important causes of the supra-representation of AP on the top are, on the one hand the infra-representation of the non-arboreal pollen of *Cytisus oromediterraneus*, very abundant in that zone, and on the other hand the fact that we have included the pollen of *Juniperus nana* within the arboreal pollen because of the impossibility to distinguish the different species by their pollen.

Analyzing carefully the pollen representation and the dispersal capacity of the main arboreal-species throughout the transect we got some interesting results.

The pollen of *Juniperus*, as we already pointed out, is only weakly dispersed. In the samples from the top, and through the abundance

of *Juniperus nana*, this species is infra-represented, with frequencies of 3% and 9%. Apart from the fact that the «sabina» (*Juniperus thurifera*) has an irregular pollen representation, generally it is supra-represented. This difference with the former species could be due to the arboreal appearance of *Juniperus thurifera* which facilitates the (local and neighbouring) transport of the pollen increasing this way its collection. Because of the little pollen dispersal and the infra-representation of *Juniperus nana*, low pollen frequencies of approximately 9% can be good indicators of a «piornal» with well-developed junipers (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* typical subassociation); the percentages of the pollen type *Juniperus*, representative of the «sabinar» of *Juniperetum hemiphaerico-thuriferae*, are in average higher than in the former case and they range between 6% and 57%. In addition to these differences there are others which separate the pollen spectra of both communities. The samples corresponding to the «piornales» from the tops have frequencies with nearly 2% of pollen of *Cytisus* when they were collected with the latter (because of its entomogamy there is no pollen dispersal of *Cytisus*, and it is very strongly infra-represented). On the other hand, the spectra of samples from the «sabinar» are very often characterized by percentages ranging between 10% and 15% of the local pollen of *Quercus rotundifolia*, which are higher than those found on the tops where this pollen has an allochthonous character. Besides, the pollen type of *Cytisus* appears with very low percentages and it can come from the genus *Genista* as well as from *Cytisus* which is fairly abundant in the area.

The pollen of *Fraxinus*, although only slightly, has a greater dispersal than that of *Juniperus* since its percentages are higher than 1% in the neighbouring samples (samples 3 to 6 and 38). In a forest medium (*Quercopyrenaicae-Fraxinetum angustifoliae*) its pollen representation is 33% (spectrum 10), but with the opening of the vegetation *Fraxinus* presents a supra-representation (spectra 1 and 37).

Pinus has a high dispersal capacity which makes that its pollen penetrates in all the plant formations of the region with, generally, percentages of approximately 20% and never less than 8%. Even in the locations with non-forest vegetation, adjacent to the pine grove (sample 35), it is higher than 60%. Therefore, only the high percentages of the pollen type *Pinus*, higher than 80% on the southern slope and higher than 70% on the northern slope, reflect the presence of the compact natural pine groves (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei*

pinetosum sylvestris) and the reafforested pine groves of this zone. The locations 23 and 32, the more open ones from all those of the pine groves, with frequencies of 64% and 48% respectively are an exception. In 18, the pine grove is not very compact and therefore the pollen of *Pinus* is not higher than 59%. The lower percentages of this type on the northern slope and the greater abundance of the pollen of nitrophilous plants (*Rumex*, *Plantago lanceolata*, *Chenopodiaceae*, *Cichoriaceae*, *Asteroideae*) which indicate that the medium is a little more open, can be due to the fact that sampling on that slope has been done chiefly in more open locations affected by strong anthropogenic activity (side of a ditch and tracks) than on the southern slope.

The pollen of *Quercus pyrenaica* and *Quercus rotundifolia* is present with lower percentages throughout the whole transect, even outside of the plant communities to which they belong. This fact indicates that both taxa have a good dispersal capacity though lower than that of *Pinus*. The regional transport in the territory seems to be slightly better for the pollen of *Quercus rotundifolia* since we observe that on the tops and in the pine grove zone the relation of its pollen frequencies with the producing masses is slightly higher than that of *Quercus pyrenaica* which, however, grows in compact formations and nearer to those locations. The pollen percentages of the pollen type *Quercus rotundifolia* ranging between 10% and 20% within a very degraded holm-oak wood of *Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae* affected by anthropogenic activity. *Quercus pyrenaica*, with values ranging between 35% and 50%, is moderately infra-represented within a, generally, very compact «melojar» (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*).

The sources of some pollen types of the diagram belong exclusively to the regional or distant vegetation. This way, even when the dispersal capacity of *Fagus* is relatively small in relation to that of other trees (ERDTMAN, 1969), its pollen is present because of distant contributions of the populations of *Galio rotundifolii-Fagetum* from Somosierra located, approximately, at 30 km. The pollen of *Betula* must chiefly come from the communities of *Melico uniflorae-Betuletum celtibericae* located at 12 km., in the mountain pass of Canencia. There are communities of the series *Junipero oxycedri-Querceto rotundifoliae* S., also located at a great distance, which are rich in *Quercus suber* and which pollen has been found in the studied territory. The riparian populations of *Galio broteriani-Alnetum glutinosae*, *Aro italici-Ulmetum minoris* and several willow plantations

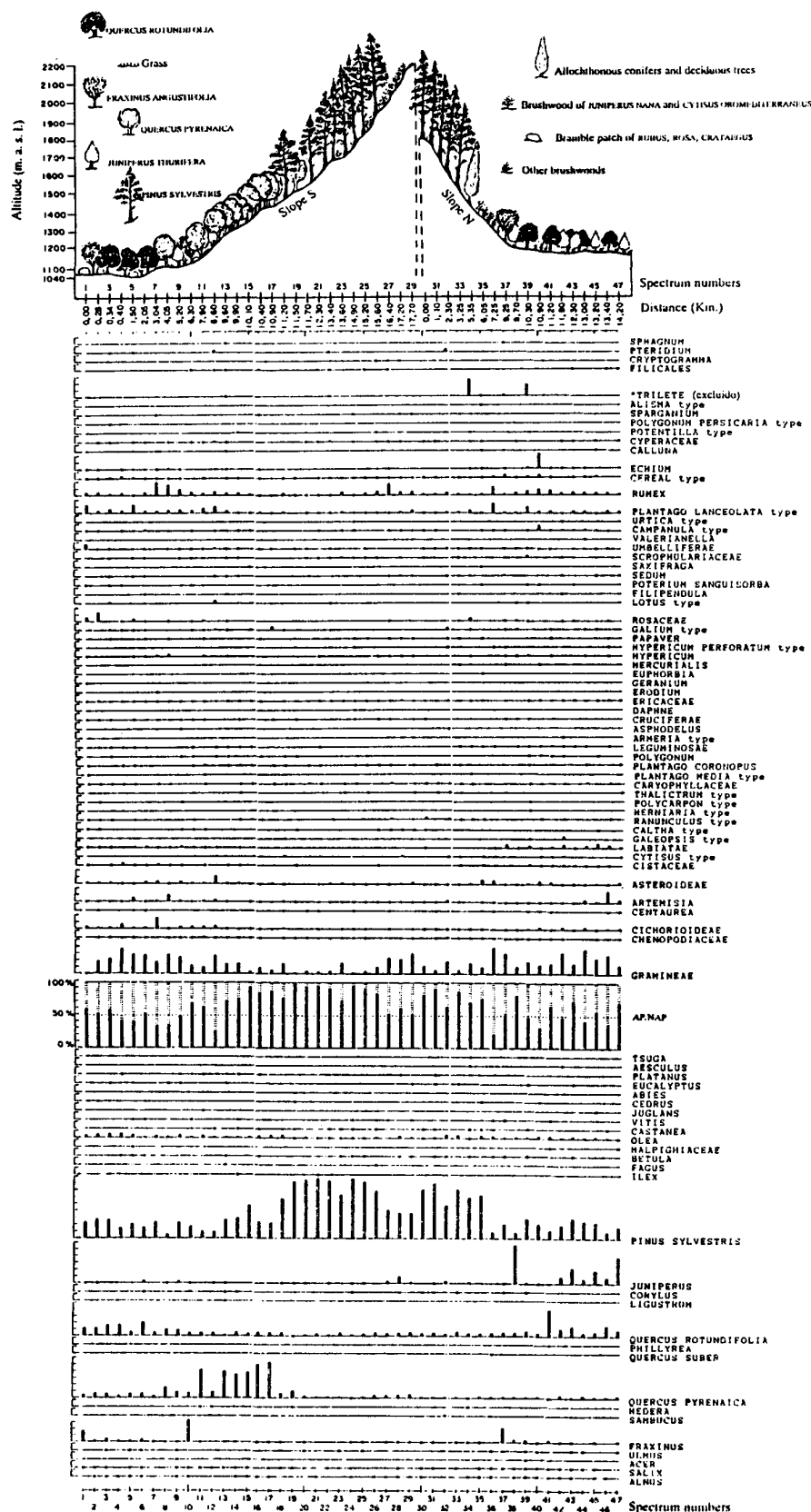


Figure 2.- Pollen diagram of the surface transects and schematic representation of the present day state of the vegetation in the territory.

(*Salicetum salvifoliae*, *Rubo-Salicetum atrocinereae*), as well as the elm groves of the human settlements of the zone are, probably, the cause of the presence of allochthonous pollen of *Alnus*, *Salix* and *Ulmus*. On the banks of the streams there are planted specimens of *Corylus* which are the cause of the pollen contributions to neighbouring samples (sample 10) or more distant samples. The pollen of *Abies*, *Juglans*, *Cedrus*, *Tsuga*, *Platanus*, *Eucalyptus*, *Castanea* and *Aesculus*, is also from a regional or distant provenance, all of them introduced by man. Higher percentages than 5% of the allochthonous pollen of *Olea* indicate the great dispersal capacity of this thermophilous taxon. We want to point up the presence of the characteristic pollen of Malpighiaceae, probably carried by wind from Africa (MEDUS, com. verb.).

Contrary to the former genera, *Ilex* and *Hedera* are taxa characterized by having a very low pollen dispersal capacity, therefore the presence of its pollen in the spectra is indicating the proximity of the producing source to the sample.

Because of the fact that the non arboreal pollen (NAP) is not transported by wind in a very important way (TAUBER, 1965), certain pollen types or groups indicate the local presence of the corresponding communities. The existence of spores of *Cryptogramma* in the samples 26, 27 and 28 is due to the contributions of the neighbouring and local permanent community of *Cryptogrammo-Dryopteridetum oreadis*. Through frequencies higher than 2%, of the type Rosaceae, we detect the presence in the diagram of well-developed bramble patches of *Rubus ulmifolii-Rosetum corymbiferae*. Rosaceae is strongly infra-represented. The community of *Santolino rosmarinifoliae-Cistetum laurifolii* is represented, from the sampling point 35, through an increasing of the percentages of the pollen of Asteroideae and Cistaceae.

In the upper part of the diagram (approximately up to the sample 12) and in the lower (samples corresponding to the zone of the «sabinar»), the pollen assemblage formed by a pronounced recurrence of the pollen of Labiatae (probably corresponding to *Thymus* and/or *Lavandula*) and by higher percentages of that of Asteroideae and *Artemisia* prove the local or neighbouring presence of the nitrophilous «tomillares» of *Artemisio glutinosae-Santolinetum rosmarinifoliae*; the repeated presence of the pollen of Cistaceae in the initial spectra of the diagram is due maybe to *Tuberaria guttata*. The lawns of *Trifolio-Agrostietum castellanae* and of other cespitose communities

are reflected in the upper and lower part of the diagram through a more important recurrence of the pollen type Leguminosae (in this type we exclude the pollen of *Cytisus* and *Genista* which constitute an apart pollen type).

In the top-samples, the presence of the entomophilous pollen of *Cytisus* is due, as we already pointed out, to very local contributions coming from *Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* whereas the communities of *Hieracio-Festucetum indigestae* produce an increase in the pollen of Gramineae; the latter presents, generally, percentages higher than 15% and occasionally higher than 30%. The omnipresence of taxa of the family Gramineae in all the formations crossed by the transect are the cause of an important scarcely transported pollen mass (TAUBER, 1965) responsible for those frequencies maintained in the whole diagram. A fact which attracts our attention in the top-samples is the presence of the pollen of *Sparganium*, in spite of the fact that there is no stream nearby. This pollen, as pointed out yet by WRIGHT, MCANDREWS & van ZEIST (1967), is able to undergo a distant transport.

On the summit, we also observe an increase of the pollen percentages of Asteroideae, *Plantago lanceolata* type as well as maintained frequencies of *Rumex* which must come from the nitrophilous grasslands of *Digitali-Senecietum carpetani*. The increasing values of *Rumex* in the samples 7 and 36, collected on rock, could be due to neighbouring contributions coming from the rupicolous association *Phagnalo saxatili-Rumicetum indurati*, from compact siliceous soils and near to the rocky and stony surfaces (RIVAS-MARTINEZ, 1982). In the sample 27, this increase could be, nevertheless, a consequence of the presence of *Galeopsi carpetanae-Rumicetum suffruticosi*, a good indicator of *Senecioni carpetani-Cytiseto oromediterranei* S. (RIVAS-MARTINEZ, 1982).

The neighbouring cultivations are the cause that in the lower altitudes of the transects there are frequencies of the cereal pollen type near to 5%. The percentages of 22% for the *Echium* pollen type in the sample 40 reflect the increase of this herbaceous plant in open medium, though undoubtedly there is a supra-representation due to fallen anthers or complete flowers on the sample.

Generally speaking, we distinguish in the pollen diagram three increasing zones of the curves of PNA (a great part of them are anthropogenic indicators) which are located in the extreme and central parts, and which translate

the opening of the medium and its anthropogenic influence in the lower altitudes of the northern and southern slopes and on the top of the territory crossed by the transects. Besides, the diagram reflects clearly the vegetation differences existing between both slopes of the sierra (WEISTEIN, 1981).

Analysis of principal components

TABLE 2

Eigenvalues of the centred correlation matrix between spectra from a PCA

Eigenvalue 1 : 28,692 (61,05% of the total variance)
Eigenvalue 2 : 6,872 (14,62% of the total variance)
Eigenvalue 3 : 4,361 (9,28% of the total variance)
Eigenvalue 4 : 2,430 (5,17% of the total variance)
Eigenvalue 5 : 1,451 (3,09% of the total variance)
Eigenvalue 6 : 1,127 (2,40% of the total variance)

After realizing the analysis of principal components on the centred correlation matrix between spectra, we obtain the following results : the three first components explain 84,95% of the total variance (Table 2). The first one is the most important, with a contribution to the total variance of 61,05%. The rest of the axes considered by the program (4, 5 and 6) can be discarded because they have very low eigenvalues. It has been possible to reduce the study of the relations between spectra to a space of three dimensions. An interpretation for the components defining this space has been found.

TABLE 3

Values of the projection of the different pollen types on the axes 1 and 2 from a PCA using a centred correlation matrix.

Pollen types	Axes	
	1	2
<i>Pinus sylvestris</i>	4,53	-1,22
<i>Fraxinus</i>	-0,32	-0,13
<i>Quercus pyrenaica</i>	0,34	-0,02
<i>Quercus rotundifolia</i>	0,40	0,61
<i>Juniperus</i>	-0,18	0,15
<i>Olea</i>	-0,38	-0,12
<i>Castanea</i>	-0,66	-0,25
<i>Vitis</i>	-0,67	-0,23
<i>Eucalyptus</i>	-0,67	-0,24
<i>Artemisia</i>	-0,44	0,07
Asteroidae	-0,42	-0,43
Cichorioideae	-0,43	-0,05
Gramineae	2,00	2,13
cereal type	-0,56	-0,20
<i>Plantago lanceolata</i> type	-0,21	0,10
<i>Rumex</i>	-0,04	0,19
Labiatae	-0,53	-0,07
<i>Cytisus</i> type	-0,67	-0,25
<i>Echium</i>	-0,54	-0,20
Rosaceae	-0,54	-0,21

The pollen types Gramineae and especially *Pinus* have the highest positive projection on the first principal component (figure 3 and Table 3). *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* also show positive values - only slightly higher for the first one - though much lower than the previous ones. The gradation of the projections of the different pollen types on the axis 1 seems to keep a narrow relation with the pollen expression (the addition of the local, neighbouring, regional and distant transport capacity). In relation to the spectra, we observe how those with greater abundance of Gramineae and *Pinus* pollen are located more on the right of the axis 1 (figure 4 and 5).

TABLE 4

Mean and extreme values of the proportion AP/T (in percentages) of the pollen spectra from different plant formations.

Plant formation	Mean PA/T	Amplitude	Number of spectra
Pine grove	85,33	97,2-62,2	13
«Melojar»	70,60	91,5-25,1	7
«Sabinar»	58,16	79-37	8
Open holm-oak wood	47,3	57-32	4
Ash grove with «melojos»	59,8	67,3-52,8	32
Psicroxerophilous grassland from top	51,9	-	1
«Piornal» with junipers from top	56,1	60,8-51,4	2
«Jaral-piornal» from slope and valley	41,9	74,7-20,1	3

The factorial axis 2 sets up the Gramineae in opposition to *Pinus* (figure 3 and Table 3). The correlation of the spectra corresponding to samples from *Pinus sylvestris* woods (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei pinetosum sylvestris* and reafforested woods) and «melojo» (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*) with this second component (figure 4) is, without some exceptions, negative. The relation AP/T, in these spectra, present the maximum values of the transect, and always higher than 60% (Table 4). The rest presents generally a positive correlation. The higher its content of NAP, the higher the correlation, being Gramineae the principal contributing type to this content. The factor 2 should function, this way, like a measurement of the proportion AP/T (figure 4). The positions of the spectra 12, 32 and 23 are remarkable, and they translate (the first one) the local opening of the medium in the «melojar» and in the pine grove (the two last ones). The spectra of the samples 38 and 47 collected under *Juniperus*

thurifera in a very open «sabinar» of *Juniperetum hemisphaerico-thuriferae* present a very low position on the axis because of the supra-representation of the AP of *Juniperus*. The edaphophilous association of *Quercopyrenaicae-Fraxinetum angustifoliae* (notice the dispersion of the spectra 1, 10 and 37 on the axis 2) is also badly defined through AP/T because of the supra-representation of the AP of *Fraxinus* in a very open medium ; besides, the presence, more or less important, of the Rosaceae pollen type in point 1 could be the cause of the anomalous position of the spectrum on the axis since the projection of Rosaceae on the component 2 is negative. Despite its extremely open character the spectra of samples from «piornal» (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei*) and from top-lawns (*Hieracio myriadeni-Festucetum indigestae*) (spectra 27, 28 and 29) present an intermediate position in relation to the component 2, undoubtedly due to the contributions of allochthonous pollen, predominantly arboreal. Those from slope and from valley brushwoods (spectra 35, 36 and 40) do not present such an homogeneous behaviour. The position of spectrum 35, close to those from pine grove, is due to the important neighbouring and regional contributions from the adjacent pine grove. The spectrum 40 also presents an anomalous position maybe due to the existence of important percentages of pollen of *Echium* ; the latter has a value of the projection on the second component

which is opposing to that of Gramineae. The position of 36 is more in accordance with the open character of the brushwood.

The third component (figure 5) separates the spectra of samples collected under the «melojar» (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*) from the rest. The particular filter effect of the «melojo» oak (*Quercus pyrenaica*) could be the cause. We have tried to explain how the filtration works in this «melojar» taking into account the observations realized by TAUBER (1965) on pollen dispersal and filter effect of the vegetation.

The morphological characteristics acquired by *Quercus pyrenaica* in this zone through the successive tree fellings make that, on the southern slope of the sierra, the pollen (coming predominantly from short and middle distances) carried by the north-western dominating wind in the pine grove at the level of the trunks is filtered in the tops of the «melojar» because of the greater obstructing surface and the diminution of the wind speed. The following washing by rain produces the deposition of this pollen (chiefly corresponding to the pine) as well as that produced locally. On the other hand, the wind blowing from other directions also diminishes when it reaches the obstacle formed by the tree-tops of the «melojar» facilitating this way the deposition of the pollen which it transports and which comes

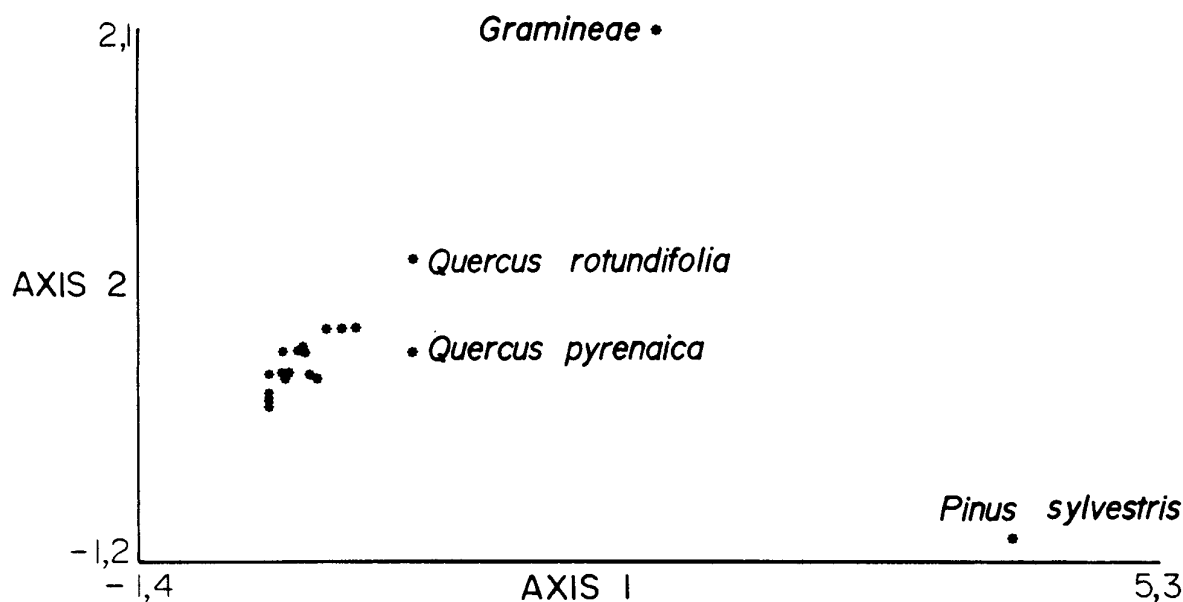


Figure 3.- Distribution of the 20 pollen types selected in the plane defined by the first and second axes of the principal components analysis (using a centred correlation matrix between spectra).

from long distances (*Betula*, *Fagus*) as well as from middle and short ones.

There is an exception in the spectrum of the sample 12, collected in a small artificial clearing (ditch) but within the zone of the «melojar». The PCA permits to separate it clearly from the rest of the samples collected under the tree-tops.

Quercus pyrenaica and *Juniperus* present opposite projections in relation to the third factor. This way, the spectra of «sabinar» samples are on the lowest positions on the axis.

When the study of the similarity between spectra has been realized through a centred covariance matrix, the program has considered only the four most significant eigenvalues. The three first ones provide enough information, explaining 91,64% of the total variance (Table 5).

TABLE 5

Eigenvalues of the centred covariance matrix between spectra from a PCA

Eigenvalue 1 : 5058,851 (73,85% of the total variance)
Eigenvalue 2 : 672,917 (9,82% of the total variance)
Eigenvalue 3 : 545,976 (7,97% of the total variance)
Eigenvalue 4 : 263,685 (3,85% of the total variance)

In the plane defined by the axes 1 and 3 (figure 6) four groups of samples are clearly separated: those from pine grove (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei pinetosum sylvestris* and the communities of reafforestation),

those from «melojar» (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*), those from brushwood-grassland from tops (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* typical subass. and *Hieracio myriadeni-Festucetum indigestae*) and an assemblage formed by the samples from «sabinar» (*Juniperetum hemisphaerico-thuriferae*), from holm-oak wood (*Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*), from ash grove with «melojos» (*Quercus pyrenaicae-Fraxinetum angustifoliae*) and from brushwood of cistus (*Santolino-Cistetum laurifolii*). The formations of this assemblage are not individualized due to the fact that no species appears as dominating. There is, however, a certain separation of the samples from «sabinar» in relation to the axis 3. In the pine grove and in the «melojar» the absolute dominance of one species makes it difficult to detect other pollen types, producing a clear differentiation of these formations in the PCA. This phenomenon has already been described, for another type of formations, by CASELDINE & GORDON (1978).

Taxonomic diversity, variance and automatic grouping of the pollen spectra

The proportion AP/T and the relative pollen taxonomic diversity of the spectra (figure 2 and 7), generally, have an inversely proportional relationship. In a closed forest medium, especially in the pine grove of *Pinus sylvestris*, the diversity is minimal (the pine acicles acidify the soil making difficult the growth of other species). Nevertheless, it is increased with the opening and the anthropogenic influence on the medium, though it only is a located phenomenon as happens

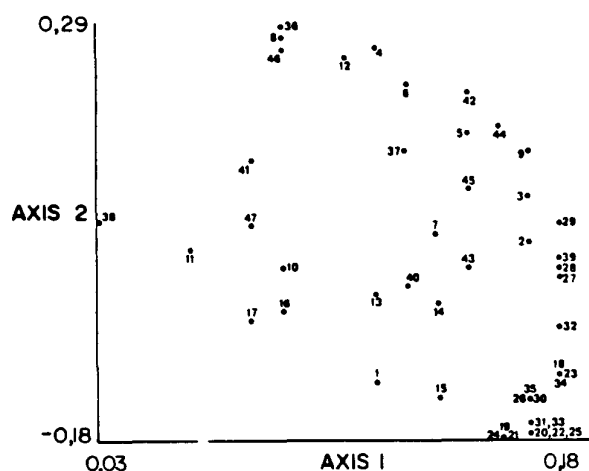


Figure 4.- Distribution of the pollen spectra in the plane defined by the first and second axes of the principal components analysis (using a centred correlation matrix between spectra)

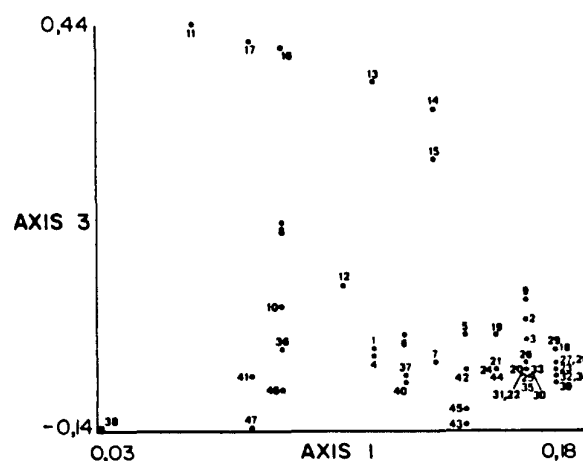


Figure 5.- Distribution of the pollen spectra in the plane defined by the first and third axes of the principal components analysis (using a centred correlation matrix between spectra)

with the samples 12 and 32 collected in the ditch of the road which crosses the wood of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica* respectively. It is also high in the contact zones among communities, in which the floristic richness increases (spectra 11, 39, 2 and 8), as well as on the tops which receive important allochthonous arboreal pollen contributions. In samples from «sabinar» (*Juniperetum hemisphaerico-thuriferae*) the relative pollen taxonomic diversity is slightly lower than that of holm-oak wood (*Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*), undoubtedly because the first one is not under such a great anthropogenic influence, and because of its floristic poverty: the dead leaves of *Juniperus* produce an humus of the type «tangel» which makes difficult the development of other plants (RIVAS-MARTINEZ, 1969).

With the automatic grouping we distinguish eight groups of spectra (figure 7). The groups b, d, e, f, g, i correspond to the very open holm-oak wood formations (*Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*) (b), to the compact «melojar» (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae*) (d), to the pine grove (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei pinetosum sylvestris* and reafforested pine groves) and neighbouring open zones with important pollen contributions from the pine grove (e and g), to the «piornal» (*Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* typical subassociation) and psicroxerophilous grassland (*Hieracio myriadeni-Festucetum indigestae*) (f) and to the «sabinar» (*Juniperetum hemisphaerico-thurifera*) (i); they agree with the stable zones (low variance) of the pollen diagram. The spectra of the groups c and h do not have a pronounced affinity between both of them (transition zones of the pollen diagram, with high variance) because of the fact that the corresponding samples were collected in consecutive and very different plant formations. The variance presents high values in the spectra of the samples collected in the ecotone of two different plant formations (e.g. pine grove «melojar» or pine grove-brushwood from tops).

The automatic grouping through G1PAL and the groupings through the PCA keep a parallelism, especially in that concerning the spectra of samples from pine grove and from «melojar». The PCA separates two groups within the group of samples from «sabinar»: 42, 43, 44 and 45 from open and compact wood against 38, 41, 46 and 47 from much more open formations than the previous ones (figure 4, 5 y 6); this separation is also reflected in the automatic grouping (subgroups i_1 , i_2). The group b, the spectra of open holm-oak wood, does not have its equivalent in the PCA.

CONCLUSIONS

The pollen diagram reflects, basically, the local zones of vegetation. Only the tops without forest vegetation and, not so strongly, the open brushwood zones from the valley and slopes receive considerable allochthonous contributions, basically of AP.

Because of the low pollen dispersal capacity of herbaceous plants, the existence of certain types or assemblages of NAP prove the close presence of the producing plant communities. The increasing of NAP, in large measure coming from ruderal plants, reflects an anthropogenic influence on the medium in the localizations from the tops and, in a stronger way, in the lower altitudes.

The scarcely transported AP of *Juniperus* and *Fraxinus* is also a good indicator, even in low

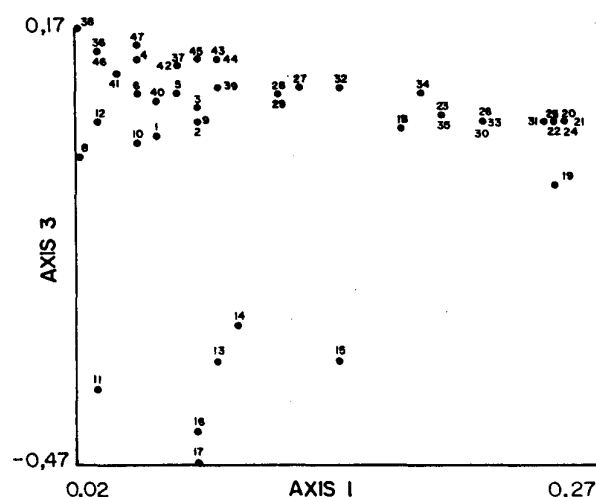


Figure 6.- Distribution of the pollen spectra in the plane defined by the first and third axes of the principal components analysis (using a centred covariance matrix between spectra).

percentages, of the nearness of the community to which the producer belongs (*Juniperetum hemisphaerico-thurifera* and *Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei* typical subassociation for *Juniperus* and *Quercus pyrenaicae-Fraxinetum angustifoliae* for *Fraxinus*). *Juniperus nana* is infra-represented whereas *Juniperus thurifera* is, generally, supra-represented. *Fraxinus* can be supra-represented in a open medium. The AP which is able to be well-transported, as that of *Pinus sylvestris* and *Quercus pyrenaica*, only represents the well-developed forest of *Senecioni carpetani-Cytisetum oromediterranei pinetosum sylvestris* together with those reafforested and *Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae* respectively,

Figure 7a.- Graphic representations of the relative pollen taxonomic diversity of the pollen spectra

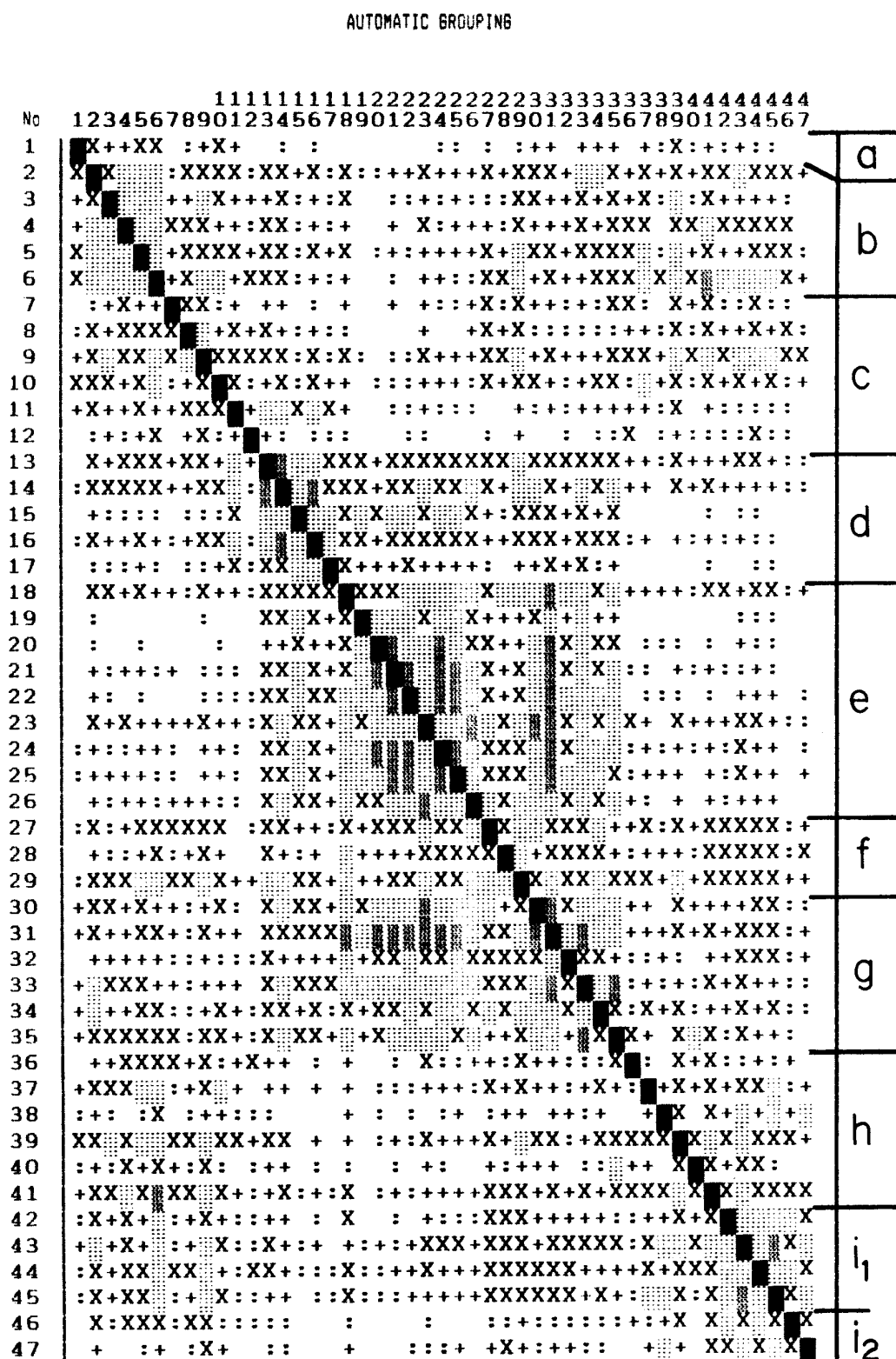


Figure 7c.- Graphic representations of the automatic grouping of the pollen spectra (a, b, c, d, e, f, g, h, i show the spectra groups that we have distinguished)

when its percentages are higher than 70% for *Pinus* and 35% for *Quercus pyrenaica*. The latter is moderately infra-represented. In the holm-oak wood samples of *Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae* - formations which are very degraded by man - the pollen of *Quercus rotundifolia* shows percentages lower than 20%. Its dispersal capacity is slightly higher than that of *Quercus pyrenaica*.

After we have realized a PCA among spectra, we have found an interpretation for the three first axes of the analysis and we have been able to know the measure of the contribution of these factors to the constitution of the spectrum. The factor 1 is linked to the pollen expression of the taxa, and it is the most important in the structure of the spectrum (61% of the total variance). The second component represents the proportion AP/T of the spectra being generally proportional to the arboreal covering. Although AP/T values higher than 60% indicate almost always the existence of a local forest, only the AP/T values higher than 75% reflect this presence with more certainty. The axis three separates the spectra in relation to the filter effect of the plant layer located directly above the sample and, particularly, it is linked to the special filter capacity of *Quercus pyrenaica*. In other words, it depends on the position of the sample in relation to the vegetation which surrounds it immediately.

The PCA groups the spectra of representative samples of the main formations. This separation in groups is more pronounced when one species dominates in the formation (pine grove of *Pinus sylvestris* and «melojar» of *Quercus pyrenaica*). The automatic grouping corroborate it. With the latter we obtained the best results in the grouping of spectra since it is the method with which the assemblage of holm-oak spectra (*Junipero oxycedri-Quercetum rotundifoliae*) became apparent. Besides, the PCA permits to find an explanation to the existence of certain particular spectra, not representative of the plant formation in which the samples were collected. This way, for instance, whereas a «melojar» is well-defined within the limits established by the spectra 11, 13, 14, 15, 16 and 17, the spectrum 12, because of the location of the sample in a small artificial clearing slightly isolated from the direct influence of the tree tops, does not characterize a typical formation of *Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae* and it is separated clearly from the others through the third component of the PCA, and because of its small AP/T value also through the second one. The spectrum 32 is also separated from the assemblage of those of pine grove because of the

location of the sample in a clearing. These atypical spectra (spectra 12 and 32) have a more or less high pollen taxonomic diversity - it is inversely proportional to the medium opening - which contrasts with the adjacent spectra from the same formation. In the automatic grouping, their correlation with the rest of the spectra from the formation and even from the complete transect is very low.

A final conclusion, which is essential in interpreting the fossil spectra from the zone, is that in these interpretations we have to take into account the supra-representation of AP on the tops; most of the peat bogs in the sierra de Guadarrama are located in the higher altitudes of the oromediterranean belt of vegetation, associated to old glacial cirques, which because of their location and morphology are like allocthonous pollen accumulators (chiefly arboreal). These peat bogs, though small in size, reflect this way not only the local vegetation but also the regional one. On the other hand, our interpretation of certain atypical surface spectra must be applicable to similar atypical spectra which are detected in fossil diagrams; this way, the irregularities in the frequency curves which appear in some fossil diagrams because of the existence of these particular spectra would not have a merely random significance but they would be related with the location of the receiving pollen point in relation to the surrounding vegetation.

ACKNOWLEDGEMENTS

A part of this work has been realized during the stay of one of us (R.V.G.) in the Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie at Marseille, directed by Prof. A. PONS. We also wish to express our gratitude to Mr. C. GOEURY for his help in the statistical treatments; to Prof. MEDUS for his advices in the elaboration of this work and for the correction of the first manuscript; to Miss F. SAADI for her help in the correction of the final manuscript; to Mr. J. GOMEZ PEDRAZ for his collaboration in collecting the samples.

This work has been financed with a grant of F.P.I. of the Spanish Ministry of Education and Science to R.V.G. and was supported by the PB87-048 of DGICYT and C090/90 of the Comunidad de Madrid.

REFERENCES

- BEN TIBA, B. (1982). Relations pluie pollinique-végétation en Kroumirie (Tunisie septentrional). *Ecologia Mediterranea*, 8 (4), 60-73.
- CASELDINE, C. J. & GORDON, A. D. (1978). Numerical analysis of surface pollen spectra from Bankhead Moss, Fife. *New Phytologist*, 80, 435-453.
- DAGNELIE, P. (1975). Analyse statistique à plusieurs variables. Les presses agronomique de Gembloux, Belgique.
- ERDTMAN, G. (1960). The acetolysis method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 54 (4), 561-564.
- ERDTMAN, G. (1969). *Handbook of Palynology*. Munksgaard, Copenhagen.
- GOEURY, C. (1988). Acquisition, gestion et représentation des données de l'analyse pollinique sur micro-ordinateur. Institut français de Pondichéry, travaux de la section scientifique et technique, 25, 405-416.
- GUENET, P. (1986). Analyse pollinique de la tourbière de Chambezade et recherches pollenanalytiques dans les monts Dore et Le Cézallier, Massif Central, France. Thèse ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III.
- HEIM, J. (1967). Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale. Thèse, Université de Louvain.
- HEYWOOD, V. H. (Ed.) (1978). *Flowering plants of the world*. Oxford University Press, Oxford.
- KOVACH, W. L. (1986). Multivariate Statistics Package for the IBM PC now available. *Plant Scientific Bulletin*, 32 (2), 2.
- MOORE, P. D. & WEBB, J. A. (1978). *An illustrated guide to pollen analysis*. Hodder & Stroughton, London.
- PEINADO, M. & RIVAS-MARTINEZ, S. (Ed.) (1987). *La vegetación de España*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- PEREZ, R. & ROURE, J. M. (1985). Relaciones entre la vegetación y su espectro polínico en Cataluña. *Anales de la Asociación de Palinólogos de Lengua Española*, 2, 329-338.
- REILLE, M. (1975). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1969). *Vegetatio Hispanie*. Notula I. Publicaciones del Instituto de Biología Aplicada, 46, 5-34.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1982). Mapa de las series de vegetación de Madrid (escala 1 : 200000). Diputación de Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1987). Memoria del mapa de series de vegetación de España (escala 1 : 400000). Publicaciones I.C.O.N.A., Madrid.
- SAADI, F. & BERNARD, J. Rapport entre la pluie pollinique actuelle, le climat et la végétation dans les steppes à Artemisia et les milieux limitrophes au Maroc. *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands* (in press).
- STEVENSON, A. C. (1985). Studies in the vegetational history of S.W. Spain. I. Modern pollen rain in the Doñana National Park, Huelva. *Journal of Biogeography*, 12, 243-268.
- STEVENSON, A. C. & MOORE, P. D. (1985). Surface pollen and short core studies in Mediterranean heathland in southern Spain. *Ecologia Mediterranea*, 11 (1), 129-133.
- TAUBER, H. (1965). Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagrams. *Danmarks geologiske undersogelse*, 2 (89), 1-69.
- TRIAT-LAVAL, H. (1978). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et postglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III.
- TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H. *et al.* (1964, 1968, 1972, 1976, 1980). *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WEISTEIN, M. (1981). The influence of slope direction on the pollen spectra. *Pollen et Spores*, 23 (3-4), 381-387.
- WRIGHT, H. E. (1967). The use of surface samples in quaternary pollen analysis. Review of *Palaeobotany and Palynology*, 2, 321-330.
- WRIGHT, H. E., MCANDREWS, J. H. & van ZEIST, W. (1967). Modern pollen rain in Western Iran, and its relation to plant Geography and Quaternary vegetational history. *Journal of Ecology*, 5, 415-443.

GUIDE TECHNIQUE DU FORESTIER MEDITERRANEEN FRANCAIS

Chapitre 2 : stations forestières (1ère partie)

B. BOISSEAU, D. NOUALS, C. RIPERT. 15 fiches (38 p.), cartes, photos couleur.

Le but de ce chapitre est de donner des méthodes d'observation et d'interprétation du milieu naturel afin d'évaluer ses potentialités forestières. Cette première partie propose en quinze fiches un découpage de la zone méditerranéenne en petites régions naturelles, homogène du point de vue des deux principaux facteurs du milieu à cette échelle : la lithologie et le climat. Ces petites régions naturelles constituent un premier cadre pour observer correctement le milieu. La première fiche est une présentation du climat, la deuxième de la notion de petite région naturelle ; elles sont suivies par un jeu de treize fiches décrivant les petites régions de chaque département.

Disponible auprès de :

*CEMAGREF Division F.O.M, Le Tholonet, BP 31,
13612 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 01. Tel. 42 66 23 10, Fax 42.66.88.65
Joindre un chèque à l'ordre du CEMAGREF (100 F TTC Franco)*

Vient de paraître

"Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du Nord"

par Maurice REILLE (1992)

Edité par le Laboratoire de Botanique historique et Palynologie
(avec le concours de la revue *Écologia Mediterranea*)

Ce livre, de format 21 x 33 représente une collection de référence conçue comme un outil de travail.

Son originalité consiste dans le fait que, pour chaque espèce, plusieurs clichés correspondant à différents niveaux de mise au point dans l'épaisseur de la paroi ont été réalisés, représentant les images de LO analyse de l'exine.

Le livre se compose :

- d'une introduction en français et en anglais de 23 pages (nature et origine des données, nomenclature et organisation, initiation à l'observation microscopique du pollen, rappel de la pratique de la L.O. analyse);
- d'un corpus de 446 planches photographiques contenant 13 047 photographies (aux grossissements 1000 ou 500) représentant les pollen et spores de 2 276 taxons appartenant à 900 genres de 186 familles. Dans ce corpus les taxons sont classés par types polliniques;
- de trois index, de 74 pages au total :
 - . index par taxons
 - . index par familles
 - . index par types polliniques.

Prix de l'ouvrage : 1 600 francs français, payables

- à M. Reille CCP 6858 74 E Marseille

- ou par bon de commande, auprès du

Laboratoire de Botanique historique et Palynologie
Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme, case 451,
13397 Marseille cedex 20.

Avis aux auteurs désirant publier dans la revue

Ecologia Mediterranea

Généralités

Ecologia Mediterranea publie des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale, fondamentale ou appliquée, terrestre et limnique, en régions méditerranéennes. Les articles peuvent être rédigés, de préférence, en français ou en anglais, mais aussi en allemand, en espagnol ou en italien.

Ecologia Mediterranea est équipé d'un matériel informatique destiné à assurer la composition de la revue, tout en augmentant sa qualité et son homogénéité, permettant ainsi une parution plus rapide.

Ce matériel comporte d'une part un micro-ordinateur de la famille des **PC compatibles MS-DOS**, muni de deux lecteurs permettant de lire des disquettes de 3" 1/2 (de 720 Ko ou 1,4 Mo) et de 5" 1/4 (de 360 Ko ou 1,2 Mo) et, d'autre part, d'une imprimante Laser Postscript. Les logiciels utilisés sont «PageMaker» pour la composition et «Word5» pour le traitement de texte. Les textes saisis sous «MacIntosh» seront récupérés sous «MS-DOS».

Texte

Les articles proposés doivent être envoyés, en **triple** exemplaires, dactylographiés en double interligne, en format A4, au Secrétariat général de la revue, accompagnés de la disquette contenant le texte **déjà informatisé**. Les articles doivent être **complets** : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumé et abstract (au minimum), mots clés, texte, conclusion, bibliographie, figures et tableaux, afin d'être soumis au Comité de lecture avant confirmation de leur acceptation. Les tableaux numériques, les tableaux phytosociologiques et, si possible les graphiques, seront inclus dans le texte informatisé. N'envoyez les figures originales qu'après acceptation de l'article. Les disquettes seront renvoyées.

Les articles comportant plus de 20 pages seront acceptés dans la mesure des possibilités. Les vingt premières pages des articles (incluant tableaux et figures) seront 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 ensèrent. 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

M.B. CRESPO.- Las comunidades valencianas de la alianza <i>Bartramio strictae-Polypodium serrulati</i> O. Bolòs & Vives in O. Bolòs 1957 (<i>Asplenietea, Anomodonto-Polypodietalia</i>)...	1
H. DESCIMON, M. NAPOLITANO.- Les populations de <i>Parnassius mnemosyne</i> (Linné) à la Sainte Baume (Bouches-du-Rhône, France) : structure génétique, origine et histoire (Lepidoptera : Papilionidae)	15
M. MAACHI, M. RADOUANI.- Communauté des coléoptères d'un littoral sableux méditerranéen : la plage de Bou-Areg (Maroc)	29
M. NEFFATI, N. AKRIMI, E. LE FLOC'H.- L'étude des conditions de germination des espèces : une nécessité pour le succès des travaux de réhabilitation	39
Y. AKMAN, P. QUEZEL, O. KETENOGLU, I. KURT.- Analyse syntaxinomique des forêts de <i>Liquidambar orientalis</i> en Turquie	49
R. VAZQUEZ GOMEZ, M.P. LORCA.- Relations between modern pollen rain and vegetation in the Sierra de Guadarrama (Madrid, Spain)	59