

ISSN : 0153-8756

ecologia mediterranea

Revue Internationale d'Ecologie Méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology



TOME 23 - fascicule 3/4 - 1997

Instructions aux auteurs

Ecologia Mediterranea publie des travaux de recherche originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes, à l'exception des milieux marins. La revue exclue les articles purement descriptifs ou de systématique. Ecologia Mediterranea privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie des populations, écologie génétique, écologie du paysage, écologie microbienne, écologie végétale et animale, écophysiologie, paléoclimatologie, paléoécologie.

La revue accepte également la publication d'actes de colloques, d'articles de synthèse, de notes méthodologiques, de comptes-rendus d'ouvrages, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans Ecologia Mediterranea.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet, ou à des membres du Comité de Rédaction, ou aux Editeurs. La décision finale d'accepter ou refuser un article relève des Editeurs. L'article proposé doit être envoyé en triple exemplaire à l'adresse de la revue :

Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé au secrétariat de la revue, sous 3 mois, imprimé en un exemplaire et informatisé (disquette 3.5", si possible PC et au format Word 7 ou RTF). Les auteurs devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé et le texte informatisé. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai.

Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés aux Editeurs.

Préparation du manuscrit

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais, mais les travaux en espagnol ou en italien sont aussi acceptés. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux.

L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots-clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion.

En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numéroté les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots « soulignés » est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie.

En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (: ; ? !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .) . En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

Résumés, mots-clés et version abrégée

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1000 mots (environ une page). Le nombre de mots-clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

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 doivent être utilisées (sauf en cas de doute). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement. La mise en forme doit suivre les exemples suivants :

- article :

Andrew D.A., Kariéva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4 : 177-188.

- ouvrage :

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.

- article d'ouvrage :

May R.M., 1989. Levels of organization in ecology. In : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public., Oxford : 339-363.

- actes d'un colloque :

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In : Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds), *Proceedings of the symposium on « Biodiversity : study, exploration, conservation »*, Ghent, 18 November 1992 : 121-141.

Citations et renvois appelés dans le texte

Les mots « figures » et « tableaux » annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Indiquer le nom d'auteur et l'année de publication (mais indiquer tous les auteurs dans la bibliographie). Exemples : « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand *et al.*, 1990 ; Dupont & Dupont, 1997) ... ». Le numéro de page de la citation n'est mentionné que dans le cas où elle est entre guillemets. Si la publication est écrite par plus de deux auteurs, le nom du premier doit être suivi par *et al.*

Abréviations, nomenclature et mots latins

L'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, *etc.*), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

Figures et tableaux

Les figures et tableaux (précédés des légendes correspondantes sur une feuille séparée) doivent être remis séparément du texte, prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 x 22 cm ou 8 x 22 cm). Tous les documents devant être insérés dans le texte doivent être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant et légendés. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

Tirés-à-part

Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. Des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus à la demande ; ils seront facturés.

EDITEURS

IMEP, FST ST Jérôme, case 461, 13397 Marseille Cedex 20, France

Frédéric MEDAIL

Philip ROCHE

Thierry TATONI

Frédéric MAGNIN

REALISATION

Sophie BOUDEMAGHE, IMEP

COMITE DE LECTURE

ARONSON J., CEFÉ CNRS, Montpellier

BARBERO M., IMEP, Univ. Aix-Marseille 3

CHEYLAN, Marc, EPHE, Montpellier

DEBUSSCHE M., CEFÉ CNRS, Montpellier

FADY B., INRA, Bormes-les-Mimosas

GRILLAS P., Station Biologique Tour du Valat, Arles

GUIOT J., IMEP, CNRS, Marseille

HOBBS R. J., CSIRO, Midland, Australie

KREITER S., ENSA-M INRA, Montpellier

LE FLOC'H E., CEFÉ CNRS, Montpellier

MARGARIS N. S., Univ. of the Aegan, Mytilène, Grèce

OVALLE C., CSI Quilamapu, INIA, Chili

PEDROTTI F., Univ. degli Studi, Camerino, Italie

PLEGUEZUELOS J. M., Univ. de Grenade, Espagne

PONEL P., IMEP, CNRS, Marseille

PRODON R., Labo. Arago, Univ. P. M. Curie, Paris VI

SANS X., Univ. de Barcelone, Espagne

SCHMIDA M., Hebrew Univ. of Jerusalem, Israël

ecologia mediterranea

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, case 461
13397 MARSEILLE Cedex 20 FRANCE
Fax : + 33 4 91 28 80 51
E-mail : ecologia.mediterranea@botmed.u-3mrs.fr

Abonnements

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

Abonnement pour l'année	France	450 F
	Etranger	500 F

Tous les fascicules de la revue sont disponibles. Pour les commander, et pour tout renseignement, nous contacter à l'adresse ci-dessus.

Combined effects of fire and grazing on phrygana vegetation - a case study in SW Crete (Greece)

Effets du feu et du pâturage sur la végétation des phryganes - une étude de cas dans le sud-ouest de la Crète (Grèce)

Auswirkungen von Brand und Beweidung auf die Phrygana-Vegetation - eine Fallstudie aus Südwest-Kreta (Griechenland)

Erwin BERGMEIER

Institut für Biologie II, Geobotanik, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Schänzlestrasse 1, D-79104 Freiburg, Germany
Fax: +45.33139104 ; e-mail: erwinb@bot.ku.dk

ABSTRACT

Early dynamic effects of fire and grazing vs fire and non-grazing on the floristic diversity and structure of a *Coridothymion* phrygana (*Cisto-Micromerietea*) in SW Crete, Greece, were analysed. Overall diversity and species composition were hardly affected. *Lavatera bryoniifolia* was restricted to burned plots. Seedlings of the phrygana dwarf shrubs *Coridothymus capitatus*, *Calicotome villosa* and particularly *Sarcopoterium spinosum* established successfully in the grazed plots, while in the non-grazed plots only *Coridothymus* seedlings were found. Various herbs, e.g. tall annual Asteraceae, caespitose perennial Poaceae and various Fabaceae, were supported by non-grazing, and some small annuals by grazing. The ecological significance of grazing for phrygana ecosystems is stressed.

Key-words: Crete (Greece), fire, grazing, phrygana vegetation (*Cisto-Micromerietea*), regeneration, disturbances

RESUME

Les premiers effets du feu et du non-pâturage sur la structure et la diversité floristique d'une phrygane de type *Coridothymion* (*Cisto-Micromerietea*) ont été analysés dans le sud-ouest de la Crète (Grèce). La richesse en espèces et la composition floristique ont été peu modifiées. *Lavatera bryoniifolia* ne se trouve plus que sur les surfaces incendiées. De jeunes individus de taxons arbustifs tels que *Coridothymus capitatus*, *Calicotome villosa* et particulièrement *Sarcopoterium spinosum*, se sont établis avec succès sur les secteurs pâturés, alors que sur les secteurs non pâturés on a pu observer uniquement des pousses de *Coridothymus*. Diverses Asteraceae, Poaceae vivaces et cespitueuses ainsi que des Fabaceae ont poussé préférentiellement sur les zones non pâturées, tandis que quelques petites annuelles étaient favorisées par le pâturage. L'importance écologique du pâturage pour le maintien des écosystèmes de type phryganes est ainsi mise en évidence.

Mots-clés : Crète (Grèce), feu, pâturage, phryganes (*Cisto-Micromerietea*), régénération, perturbations

ZUSAMMENFASSUNG

Frühe Auswirkungen von Brand und Beweidung bzw. Nichtbeweidung auf die floristische Zusammensetzung und Struktur einer Phrygana (*Coridothymion*, *Cisto-Micromerietea*) in Südwest-Kreta, Griechenland, wurden analysiert. Veränderungen der Diversität und Häufigkeit der Arten wurden lediglich kleinräumig nachgewiesen. *Lavatera bryoniifolia* war auf Brandflächen beschränkt. Auf den beweideten Flächen etablierten sich Jungpflanzen der Zwergsträucher *Coridothymus capitatus*, *Calicotome villosa* und besonders *Sarcopoterium spinosum*, auf den nicht beweideten Flächen dagegen nur *Coridothymus*-Keimlinge. Mehrere Asteraceae, Fabaceae und einige ausdauernde Gräser wurden durch Nichtbeweidung begünstigt, einige kleinwüchsige Annuelle durch Beweidung. Die ökologische Bedeutung der Beweidung für die Phrygana wird betont.

Stichworte: Kreta (Griechenland), Beweidung, Feuer, Phrygana-Vegetation (*Cisto-Micromerietea*), Regeneration

Nomenclature: Jahn & Schönfelder (1995)

INTRODUCTION

In Greece, as in other Mediterranean countries with extensive summer drought, fires are frequent events with great ecological significance for woodlands and rangelands (Liakos, 1973; Kailidis &

Markalas, 1980; Barbero *et al.*, 1987; Le Houérou, 1987; Traubad, 1987; Jud, 1991; May, 1990, 1995; Traubad & Prodon, 1993). Most authors agree that fire effects on secondary Mediterranean plant formations such as maquis and phrygana are temporary, and that the re-establishment of the pre-fire vegetation pro-

Plot no.	1	1	1	2	2	3	3	3	4	4
Year (19..)	93	94	95	94	95	93	94	95	94	95
Burnt (y=yes, n=no)	n	y	y	y	y	n	y	y	y	y
Grazed (y=yes, n=no)	y	y	y	y	y	y	n	n	n	n
Coverage (%) of										
- dwarf shrubs	30	1	1	<1	<1	30	<1	<1	<1	<1
- herbs	20	30	30	20	25	15	30	55	30	55
height of shrubs (cm)	60	-	-	-	-	60	-	-	-	-
number of taxa	79	87	87	88	96	90	89	94	80	84
Woody taxa										
<i>Asparagus aphyllus</i> subsp. <i>orientalis</i>	+	+	+	+	r	+	+	+	+	+
<i>Ballota pseudodictamnus</i>			r		r	+				
<i>Calicotome villosa</i>	2b	1	+	+	+					d
<i>Coridothymus capitatus</i>	2a	+	+	1	+	3	1	+	+	d
<i>Salvia fruticosa</i>	+					+				d
<i>Sarcopoterium spinosum</i>	+	r	+	+	1		+	+		(i)
<i>Teucrium microphyllum</i>	1	1	1	1	1	+				
Geophytes										
<i>Aetheorhiza bulbosa</i> subsp. <i>microcephala</i>	2m	+	1	+	1	1	+	1		
<i>Allium rubrovittatum</i>	2m	1	+	1	+	1	+	+	1	+
<i>Arisarum vulgare</i>	2m	2m	2m	1	1	1	1	+	1	+
<i>Asphodelus ramosus</i>			+		r			+		r
<i>Urginea maritima</i>	2a	2a	2a	1	2a	2a	2a	2a	2a	2a
Hemicryptophytes										
<i>Andropogon distachyos</i>	+	+	r	+	+	1	1	1	2m	2a
<i>Aristida caerulescens</i>	+				+	1	+	+		+
<i>Carlina graeca</i>	1	1	1	+	1	1	1	+	1	+
<i>Cheilanthes acrostica</i>		+	r	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eryngium campestre</i>	1	1	+							
<i>Hyparrhenia hirta</i>	1	+	1	1	1	1	1	2a	1	2a
<i>Lavatera bryoniifolia</i>		+	+	+	+		+	+	+	+
<i>Leontodon tuberosus</i>	+	+			+	+	r	+	+	1
Therophytes										
<i>Aegilops markgrafii</i>	1	+	+			1	1	+		
<i>Anagallis arvensis</i>		2m	1	2m	1	2m	2m	1	2m	1
<i>Anthemis chia</i>		+	+	+	+			+		1
<i>Atractylis cancellata</i>	1	2m	1	+	+	1	+	1	+	+
<i>Avena barbata</i>	+	1	1	1	1	+	1	2m	1	2m
<i>Biscutella didyma</i>	+	+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Brachypodium distachyon</i>	1	1				1	1	1		
<i>Bromus fasciculatus</i>	2m	1	1	2m	1	2m	2m	2m	+	2m
<i>Bromus intermedius</i>	1	2m	1	2m	1	2m	2m	2m	2m	2m
<i>Bromus madritensis</i> s.str.					+	+	+	1		1
<i>Bupleurum gracile</i>	2m	2m	1	1	+	+	+	+	1	+
<i>Campanula erinus</i>	+		r	+	+	+	1	+	+	
<i>Catapodium rigidum</i>	1	1	1	2m	1	1	1	1	1	1
<i>Centaurium tenuiflorum</i>				+	+	1	1	1	+	+
<i>Cichorium * divaricatum</i>	+	1	+	+	+		+	+	+	+
<i>Clypeola jonthlaspi</i>	1		+	+	+			+		+
<i>Crepis commutata</i>	1	1	1	1	1	1	1	2m	1	2m
<i>Crepis cretica</i>	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	1	2m
<i>Crucianella latifolia</i>	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m
<i>Cuscuta epithymum</i> s.str.	1	1	+			+	+	+	+	+
<i>Daucus guttatus</i>	+	1	1	1	1	+	1	1	1	1
<i>Daucus involucratus</i>	1	+	1	1	1	2m	1	1	1	1
<i>Erodium malacoides</i>	+	2m	1			+	+	1	+	+
<i>Euphorbia peplus</i>	+	+	1	+	+	+				+
<i>Galium murale</i>	2m	2m	2m	1	2m	2m	2m	2m	2m	1
<i>Galium seraceum</i>	2m	2m	1	2m	2m	2m	2m	1	2m	+
<i>Garidella nigellastrum</i>	+	1	+		+	1	+	+	1	+
<i>Gastroidium phleoides</i>	2m	2m	+	2m	1	1	+	+	2m	+
<i>Geranium rotundifolium</i>					+	+	1	1	1	1
<i>Hedypnois * monspeliensis</i>		+	+	1	1	1	1	+	+	+
<i>Hedypnois * rhagadioloides</i>	2m	2m	2m	+		2m	+	2m	+	1
<i>Hirschfeldia incana</i>	+	r	r		r				r	
<i>Hymenocarpus circinnatus</i>	+		+			+	1	1		+
<i>Hyoseris scabra</i>		+	+	+	+	1	+	+	+	+
<i>Hypochaeris achyrophorus</i>	1	2m	1	2m	1	2m	2m	1	1	2m
<i>Lagoecia cuminoides</i>	2m	1	1	1	1	2m	2m	1	1	2m
<i>Lathyrus saxatilis</i>		r	+	1	+	1	1	1	1	1
<i>Linum strictum</i>	+	+		1	+	1	1	+	1	+
<i>Lotus edulis</i>	+		+	+	+	1	1	+	1	1
<i>Lotus ornithopodioides</i>	1	2m	1	1	1	2m	1	+	1	1
<i>Lotus peregrinus</i>	+	1	1	1	1	1	2m	2m	1	1
<i>Malva cretica</i> s.str.	2m	2m	1	2m	1	2m	2m	1	2m	1

<i>Medicago coronata</i>	2m	2m	1	1	1	2m	2m	2m	2m	2a
<i>Medicago disciformis</i>	1	1	1							
<i>Medicago monspeliaca</i>	1	+	2m	1	2m	2m	+	2m	1	2m
<i>Medicago orbicularis</i>						1	+	+	+	+
<i>Nauplius aquaticus</i>		+				+	1	1	+	+
<i>Onobrychis caput-galli</i>	1	+	r			1	1	1	+	+
<i>Ononis reclinata</i>	2m	2m	2m	2m	2m	1	2m	1	2m	1
<i>Parietaria cretica</i>		r	+	+	+	+	+	+		
<i>Phleum subulatum</i>		+		1	1	1	1	+	+	
<i>Picris altissima</i>	1	2m	1	1	1	2m	2m	2a	2m	2m
<i>Picris pauciflora</i>	+	1	+	1	+	1	1	1	1	1
<i>Plantago afra</i>	2m	2m	2m	2m	1	2m	2m	1	2m	2m
<i>Psilurus incurvus</i>				1	+	2m	+		1	
<i>Pterocephalus plumosus</i>	1	1	+	1	+	2m	1	+	1	1
<i>Rhagadiolus stellatus</i>	+	+		1	+	+	+			+
<i>Rostraria cristata</i>	+	1	1	2m	1	1	1	1	2m	1
<i>Salvia viridis</i>	2m	2m	2m	2m	2m	1	1	1	2m	1
<i>Satureja nana</i>		r						+	+	+
<i>Scandix australis s.str.</i>	2m	2m	2m	1	1	2m	1	1	1	1
<i>Scandix pecten-veneris</i>				1	r	1	2m	+	+	+
<i>Scorpiurus muricatus</i>	1	1	1	1	1	+	2m	1	1	1
<i>Securigera parviflora</i>	+	+	+	+		1	1	1	+	1
<i>Sherardia arvensis</i>	2m	2m	1			1				
<i>Sideritis curvidens</i>		1	1	1	1	1	1	+	+	+
<i>Silene colorata</i>		r	+	+	+			+		
<i>Stipa capensis</i>	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m
<i>Theligionum cynocrambe</i>			+	+	+	1	+	+		
<i>Tordylium apulum</i>	+	+	+	+	+	+	+		+	+
<i>Torilis leptophylla</i>			+	+	+		+	1	+	+
<i>Trifolium campestre</i>	1	1	+	1	2m	2m	2m	2m	1	2m
<i>Trifolium scabrum</i>	2m	1	+	+		1	+	+	+	
<i>Trifolium stellatum</i>	+	+	+	r	+	+		1		+
<i>Tripodion tetraphyllum</i>		+	+	+	+	1	+	+	+	1
<i>Urospermum picroides</i>	2m	1	+	1	1	1	2m	1	1	1
<i>Valantia hispida</i>	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m	2m
<i>Valerianella discoidea</i>	+	1	1	1	2m	1	+	1	1	1
<i>Vulpia ciliata s.str.</i>			+	1	+	2m	1	+	1	1

Table 2. Phytosociological relevés of the macroplots (64 m²). For interpretation and coverage/abundance scale see text. Taxa are arranged according to life-form and - within each group - alphabetically. Taxa with only r or + occurrences in one or two plots are omitted in the list but included in the number of taxa given. d = species showing a post-fire decrease; i = species showing a post-fire increase.

Of all woody taxa only *Teucrium microphyllum* and *Asparagus aphyllus* survived the fire by resprouting.

The coverage of herbs was slightly higher in the grazed post-fire macroplots, and considerably so in the non-grazed, than in the (grazed) pre-fire plots. In overall (macroplot) view, there were no significant differences in numbers of herbaceous taxa before and after the fire. All therophytes reappeared already in the first year after fire. Geophytes and hemicryptophytes were also not severely damaged. In fact, two species were observed only in the post-fire vegetation: *Lavatera bryoniifolia* which was common already in the first year after the fire, and young rosettes of *Asphodelus ramosus* which were found in the second year. The tall inflorescence scapes of *Urginea maritima* sprouted from the large bulbs on the burned ground instantly after the fire. Winter-flowering geophytes such as *Scilla autumnalis* and *Narcissus serotinus* were seen in abundance during the first winter after the fire.

Plot n°.	1	2	3	4
G: grazed, N: non-grazed	G	G	N	N
<i>Calicotome villosa</i>	10 [2b]	2	- [-]	-
<i>Coridothymus capitatus</i>	9 [2a]	11	11 [3]	4
<i>Sarcopoterium spinosum</i>	8 [+]	24	2 [-]	-
total	27	37	13	4

Table 3. Numbers of juvenile plants of phrygana shrubs in grazed and non-grazed macroplots (64 m²) two years after burning. In brackets coverage values before burning. Plot numbers as in table 2.

Regeneration of phrygana shrubs

Two year old non-flowering plants of the low shrubs *Coridothymus capitatus*, *Calicotome villosa* and *Sarcopoterium spinosum* were fairly frequent in the grazed macroplots in 1995 (table 3). In the non-grazed plots, only *Coridothymus capitatus* regenerated to some extent. The proportion of young *Sarcopoterium* plants was much higher than one would expect from the low pre-fire coverage of this species.

Fine-scale species composition

The total number of spring-reproducing taxa was only slightly higher in the grazed microplots - 91 as against 86 (table 4). The mean number of taxa per microplot, however, was significantly higher in the non-grazed plots (15.3 as against 19.5; t-Test with $p < 0.001$). The same was true for the total and mean numbers of reproduction units.

Post-fire management	Grazed (n = 50)	Non-grazed (n = 50)
Total number of taxa	91	86
Mean number of taxa per microplot	15.3	19.5
Total number of reproduction units	5397	6493
Mean number of repr. units per microplot	107.9	129.9

Table 4. Diversity characteristics of the microplots

The quantitative analysis of the microplots reveals that certain taxa were promoted by non-grazing, others were not (figure 2). Particularly Asteraceae such as *Picris altissima*, *Crepis commutata* and *Urospermum picroides* were supported by non-grazing; as were certain legumes (*Lotus peregrinus*, *Lotus edulis*) and grasses (*Avena barbata*, *Bromus intermedius*, *Hyparrhenia hirta*). Similar results were detected concerning the reproduction units (table 5). On the other hand, a small number of taxa was affected by non-grazing. *Valantia hispidula* and *Galium murale* displayed lower constancy as well as fewer individuals. *Crepis cretica* was also much less abundant in the non-grazed plots but so far maintained its high constancy. It should be emphasized that no taxon promoted by non-grazing is lacking completely on the grazed ground, and so far, the reverse is also true.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Pre-fire vs post-fire

In the present case study, fire had only little effects on the overall diversity of phrygana. Already in the first post-fire spring the composition of herbaceous

taxa was almost identical to that of the pre-fire vegetation. This is in accordance with Böhling (1994), but apparently not with Arianoutsou-Faraggitaki & Margaritis (1981: 187; 1982) who found the ground "carpeted with annual and perennial herbaceous species rarely seen in the undisturbed sites". However, nothing in detail is said in the latter study about pre-fire species composition and vegetation structure, so one might assume a rather dense and species-poor scrub which supports a floristic post-fire flush (Arianoutsou & Margaritis, 1981; Papavassiliou & Arianoutsou, 1993). In the present study, only *Lavatera bryoniifolia*, and to a minor degree *Asphodelus ramosus* and *Sarcopoterium spinosum*, were stimulated after fire. The coverage of the herbaceous vegetation on the grazed ground was but slightly higher than before the fire. The dwarf shrub layer was destroyed completely and, after two years, the process of regeneration had only just started. While the unburned phrygana shrubs provide effective protection against soil erosion (Dieckmann *et al.*, 1985), the post-fire phrygana is highly susceptible to erosion as long as the shrub layer did not regenerate.

The pre-fire dwarf shrub layer was rather homogeneous with dominant *Calicotome villosa* and *Coridothymus capitatus*, and with sparse *Sarcopoterium spinosum*. The high proportion of seedlings of the latter species in the grazed post-fire vegetation (table 3) suggested that the post-fire shrub layer, once re-established, might be richer in *Sarcopoterium* than the pre-fire vegetation, at least temporarily. This is corroborated by numerous observations of *Sarcopoterium* dominating initial regeneration stages of phrygana (Raus, 1979; Arianoutsou-Faraggitaki & Margaritis, 1982; Arianoutsou-Faraggitaki, 1984; Böhling, 1994; Bergmeier, 1995). *Sarcopoterium spinosum* is known to be fire-promoted (Roy & Arianoutsou-Faraggitaki, 1985), and there is evidence for its representation in seed banks of Mediterranean dwarf scrub ecosystems (Litav & Orshan, 1971). Moreover, *S. spinosum* often regenerates by both seeding and resprouting, the latter strategy according to Papanastis (1977) chiefly in more humid regions.

This flexible response may prove favourable under variable ecological conditions.

	Sg	Sn	D	Zg	Zn	p
<i>Picris altissima</i> *	12	637	-625	0	10.5	<0.001
<i>Crepis commutata</i> *	50	593	-543	0	8	<0.001
<i>Lotus peregrinus</i> *	90	349	-259	0	5.5	0.001
<i>Stipa capensis</i> *	88	297	-209	1	2	0.005
<i>Avena barbata</i> *	5	32	-27	0	0	0.010
<i>Urospermum picroides</i> *	34	73	-39	0	1	0.019
<i>Bromus intermedius</i> *	43	120	-77	0	1	0.021
<i>Lotus edulis</i> *	55	114	-59	0	0	0.032
<i>Hyparrhenia hirta</i>	0	373	-373	0	0	0.058
<i>Scorpiurus muricatus</i>	8	61	-53	0	0	0.069
<i>Bromus fasciculatus</i>	34	73	-39	0	0	0.095
<i>Trifolium campestre</i>	66	370	-304	0	0	0.096
<i>Malva cretica</i> s.str.	46	97	-51	0	0	0.115
<i>Daucus guttatus</i>	28	55	-27	0	0	0.137
<i>Salvia viridis</i>	96	252	-156	0	0	0.151
<i>Crucianella latifolia</i>	70	134	-64	1	1	0.175
<i>Medicago coronata</i>	369	539	-170	3	7	0.202
<i>Andropogon distachyos</i>	1	75	-74	0	0	0.290
<i>Geranium rotundifolium</i>	56	93	-37	0	0	0.399
<i>Hedypnois rhagadioloides</i>	67	81	-14	0	0	0.706
<i>Medicago monspeliaca</i>	203	157	46	0	1	0.796
<i>Plantago afra</i>	327	186	141	2	2	0.438
<i>Valerianella discoidea</i>	89	28	61	0	0	0.401
<i>Hypochaeris achyrophorus</i>	75	61	14	1	1	0.389
<i>Sideritis curvidens</i>	81	22	59	0	0	0.374
<i>Anagallis arvensis</i>	208	121	87	0.5	0	0.329
<i>Valantia hispida</i> *	671	225	446	9.5	2.5	<0.001
<i>Galium murale</i> *	413	72	341	4	0	<0.001
<i>Crepis cretica</i> *	1452	597	855	22	7.5	<0.001

Table 5. Reproduction units of taxa in grazed (n = 50) and non-grazed (n = 50) microplots. Taxa with significant differences between medians Zg and Zn (p < 0.05) are marked with an asterisk (*). Other taxa have been included only with at least one S value > 50 (S = total number of reproduction units in grazed [g] and non-grazed [n] microplots; D = difference of S values; Z = medians of reproduction units for grazed [g] and non-grazed [n] microplots; p = probability value of Mann-Whitney rank sum test)

After fire: Grazing vs non-grazing

While the overall-diversity of herbs is almost identical on grazed and non-grazed grounds, there are considerable small-spatial differences in vegetation structure and species composition (figure 2).

Most conspicuous is the relative dominance of the perennial caespitose grasses *Hyparrhenia hirta*, *Andropogon distachyos* and *Aristida caerulescens* in the non-grazed plots, whilst almost all culms were browsed in the grazed plots and developed, if at all, only in late spring, when the majority of the domestic animals had left the place and moved to the mountain pastures. Among the other taxa promoted by non-grazing were tall Asteraceae such as *Picris altissima* and *Crepis commutata* (but not the small relatives *Picris pauciflora* and *Crepis cretica*) as well as several legumes and grasses. Such enhancements after grazing had ceased reflect the effects of browsing pressure and herbivore preferences on the vegetation. Small slender plants, on the other hand, such as *Galium murale*, *Valantia hispida* (Rubiaceae), and

Crepis cretica were favoured by grazing. They took advantage from small gaps in vegetation caused by trodding and grazing. The non-grazed vegetation supported slightly more taxa and considerably more reproduction units per microplot but the response of taxa to non-grazing is far from uniform, and each species has to be considered separately.

In the grazed post-fire vegetation, numerous juvenile plants of *Sarcopoterium spinosum*, *Coridothymus capitatus* and *Calicotome villosa* were found. In the non-grazed vegetation the number of seedlings was much smaller, and none were seen of *Calicotome* and *Sarcopoterium*. In their seedling stages, the latter taxa are likely to suffer from competition by the rather dense non-grazed herbaceous vegetation. In Israel, the invasion of *Sarcopoterium* was said to be much retarded with a vigorously developed annual vegetation (Litav & Orshan, 1971). According to Vokou & Margaris (1986) *Coridothymus capitatus* has a shallow root system with a high capacity to absorb water. Although precise investigations are lacking it may be assumed that the water absorbing capacity of *Corido-*

thymus seedlings was sufficient enough to compete with the annual herbs, and that of *Calicotome* and *Sarcopoterium* was not. Hence, the establishment of seedlings of the latter shrubs is less affected by grazing than by herbaceous competitors. In the present study, non-grazing did not support rapid succession towards woody vegetation. This may be different, however, in areas with better water supply.

There is a variety of phrygana communities, different with respect to species composition, natural and man-made environmental conditions, and history.

In semi-arid areas of southern Greece and the Aegean, *Coridothymion* phrygana communities are widespread and a prominent feature of the landscape.

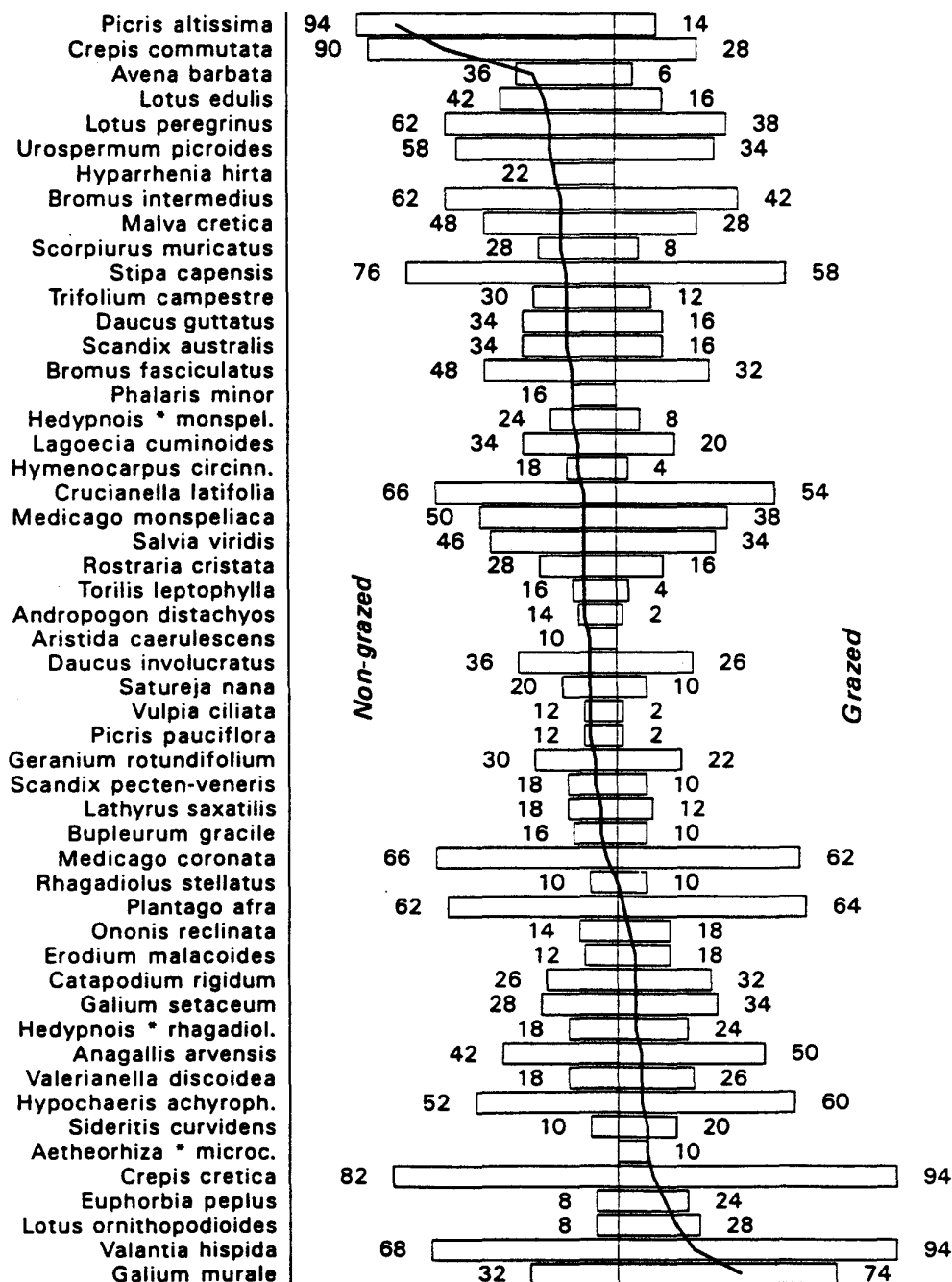


Figure 2. Constancy values (%) of taxa in grazed (n = 50) and non-grazed (n = 50) microplots. The line indicates the constancy differences between non-grazed and grazed. Taxa with constancy < 10 % in either have been omitted.

They evolved with and are almost perfectly adapted to both grazing and fires. The present case shows that non-grazing, on the other hand, causes considerable changes in vegetation structure and small-spatial species composition after only two years. Grazing is clearly an obligatory impact. The mature *Coridothymion phrygana* should therefore not be termed "fire-climax" (Arianoutsou & Margaris, 1981; Arianoutsou-Faraggitaki, 1984) but rather a grazing climax with the ability of withstanding fire events.

Anthropogenic over-exploitation of Mediterranean vegetation, particularly the combined effects of frequent fires and overgrazing caused severe degradation of vegetation and soil (Le Houérou, 1981; Arianoutsou-Faraggitaki & Margaris, 1982; Böhling, 1994). Preventing grazing had often been considered a prerequisite to allow regeneration of burned *phrygana* (Margaris, 1990; Koutsidou & Margaris, 1990), but this cannot generally be assumed, since non-grazing not necessarily guarantees rapid regeneration of woody vegetation. In order to maintain the ecological benefits of the *phrygana*, viz. biodiversity and erosion prevention capacity, both overgrazing and man-induced fires should be avoided. Moderate grazing of *phrygana*, however, ensures the biodiversity of the ecosystem and should not be considered a landscape-ecological offense (cf. Seligman & Perevolotsky, 1994).

Acknowledgments

Thanks are due to the EU Environment Program and to the Deutsche Forschungsgemeinschaft for funding in 1993-94 and 1995, respectively. I am grateful to Ursula Matthäs who helped with the fieldwork in the first two years, and especially to my wife Ute Bergmeier for multiple support.

REFERENCES

- Arianoutsou-Faraggitaki, M., 1984. Post-fire successional recovery of a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 5: 387-394.
- Arianoutsou, M. & Margaris, N.S., 1981. Early stages of regeneration after fire in a phryganic ecosystem (East Mediterranean). 1. Regeneration by seed germination. *Rev. Biol. - Ecol. Medit.* 8(3-4): 119-128.
- Arianoutsou-Faraggitaki, M. & Margaris, N.S., 1981. Producers and the fire cycle in a phryganic ecosystem. In: Margaris, N.S. & Mooney, H.A. (eds.), *Components of productivity of Mediterranean-climate regions - basic and applied aspects*, Dr W. Junk Publ., The Hague / Boston / London: 181-190.
- Arianoutsou-Faraggitaki, M. & Margaris, N.S., 1982. Phryganic (east Mediterranean) ecosystems and fire. *Ecol. Medit.* 8(1-2): 473-480.
- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Miglioretti, F. & Quézel, P., 1987. Impact of forest fires on structure and architecture of Mediterranean ecosystems. *Ecol. Medit.* 13(4): 39-50.
- Barbero, M. & Quézel, P., 1989. Contribution à l'étude phytosociologique des matorrals de Méditerranée orientale. *Lazaroa* 11: 37-60.
- Bergmeier, E., 1995. Die Höhenstufung der Vegetation in Südwest-Kreta (Griechenland) entlang eines 2450 m-Transsektes. *Phytocoenologia* 25: 317-361.
- Bergmeier, E. & Matthäs, U., 1996a. Quantitative studies of phenology and early effects of non-grazing in Cretan *phrygana* vegetation. *J. Veg. Sci.* 7: 229-236.
- Bergmeier, E. & Matthäs, U., 1996b. Phänologisches Spektrum einer kretischen *Phrygana*. *Tuexenia* 16: 433-450.
- Böhling, N.B., 1994. Studien zur landschaftsökologischen Raumgliederung auf der mediterranen Insel Naxos (Griechenland). Unter besonderer Berücksichtigung von Zeigerpflanzen. *Diss. Bot.*, 230: vii + 247 + tabs. J. Cramer, Berlin.
- Böhling, N. & Gerold, G., 1995. Post-fire regeneration patterns and variations of soil properties in Mediterranean *phrygana*-areas of Naxos/Greece. *Geökodynamik* 16: 333-345.
- DeBano, L.F. & Dunn, P.H., 1982. Soil and nutrient cycling in Mediterranean-type ecosystems: a summary and synthesis. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Berkeley, California. *Gen. Tech. Report PSW* 58: 358-364.
- Dieckmann, H., Harres, H.-P., Motzer, H. & Seuffert, O., 1985. Die Vegetation als Steuerfaktor der Erosion. *Geökodynamik* 6: 121-148.
- Dierschke, H., 1994. *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. Ulmer, Stuttgart. 683p.
- Gratani, L. & Amadori, M., 1991. Post-fire resprouting of shrubby species in Mediterranean maquis. *Vegetatio* 96: 137-143.
- Heiselmayer, P. & Pils, P., 1983. Vegetationskundliche Studien an Brachflächen unterschiedlichen Alters auf Siphnos. *Salzburger Exkursionsberichte* 9: 203-216.
- Jahn, R. & Schönfelder, P., 1995. *Exkursionsflora für Kreta*. Ulmer, Stuttgart. 446p.
- Jud, B., 1991. Waldbrände in Griechenland. *Schweiz. Zeitschr. Forstwesen* 142: 773-782.
- Kailidis, D.S. & Markalas, S.D., 1980. Waldbrände in Griechenland. *Der Forst- und Holzwirt* 35: 411-413.
- Keeley, J.E., 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires. In: Dell, B., Hopkins, A.J.M. & Lamont, B.B. (eds.), *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 95-112.
- Kotini-Zambaka, S.I., 1983. *Symvolí stín katá mína meléti tou klímatos tís Elládas*. [Contribution to the monthly study of the Greek climate.] Thesis, Thessaloniki. 245p.
- Koutsidou, E. & Margaris, N.S., 1990. The recovery of plant communities in grazing exclosures in the island of Chios. In: Grove, A. T., Moody, J. & Rackham, O. (eds.), *Petromarula 1. Stability and change in the Cretan landscape*, Corpus Christi College, Cambridge: 60-64.
- Krüsi, B., 1981. Phenological methods in permanent plot research. The indicator value of phenological phenomena. A study in limestone grassland in Northern Switzerland. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 75: 1-115.

- Le Houérou, H.N. 1981. Impact of man and his animals on Mediterranean vegetation. In: Di Castri, F., Goodall, D. & Specht, R. (eds.), *Mediterranean-type shrublands*, Ecosystems of the world 11. Elsevier, Amsterdam: 479-521.
- Le Houérou, H.N., 1987. Vegetation wildfires in the Mediterranean Basin: evolution and trends. *Ecol. Medit.* 13(4): 13-24.
- Liacos, L.G., 1973. Present studies and history of burning in Greece. *Proc. Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*, Tallahassee, Florida, 13: 65-95.
- Litav, M. & Orshan, G., 1971. Biological Flora of Israel. 1. *Sarcopoterium spinosum* (L.) Sp. *Israel J. Bot.* 20: 48-64.
- Margaris, N.S., 1981. Adaptive strategies in plants dominating Mediterranean type ecosystems. In: di Castri, F., Goodall, D.W. & Specht, R.L. (eds.), *Mediterranean type shrublands*, Ecosystems of the world 11. Elsevier, Amsterdam: 309-315.
- Margaris, N.S., 1990. Effect of recent agricultural changes on the landscapes of Mediterranean Europe. In: Grove, A. T., Moody, J. & Rackham, O. (eds.), *Petromarula 1. Stability and change in the Cretan landscape*, Corpus Christi College, Cambridge: 26-28.
- May, T., 1990. Die Entwicklung der Vegetationsstruktur nach Bränden im Mittelmeergebiet. Konsequenzen für die Bodenerosion und Landschaftsdegradation (Beispiele aus Hoch-Andalusien). *Geoökodynamik* 11: 43-64.
- May, T., 1992. On the influence of goat-grazing on post-fire regeneration of Mediterranean matorral and *Pinus halepensis* in southern Spain. *Arch. Naturschutz Landschaftsforschung* 32: 45-57.
- May, T., 1995. Wald- und Buschbrände in Spanien. Ursachen und Auswirkungen. *Geogr. Rundschau* 47: 298-304.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H., 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. J. Wiley & Sons, New York.
- Naveh, Z., 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.
- Naveh, Z., 1991. The role of fire in the Mediterranean vegetation. *Bot. Chron.* 10: 385-405.
- Oberdorfer, E., 1954. Nordägäische Kraut- und Zwergstrauchfluren im Vergleich mit den entsprechenden Vegetationseinheiten des westlichen Mittelmeergebietes. *Vegetatio* 5/6: 88-96.
- Pantis, J.D. & Mardiris, T.A., 1992. The effects of grazing and fire on degradation processes of mediterranean ecosystems. *Israel J. Bot.* 41: 233-242.
- Papanastasis, V.P., 1977. Fire ecology and management of phrygana communities in Greece. *Proc. Symp. Environment, Conservation, Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*, Palo Alto, California, pp. 476-482.
- Papavassiliou, S. & Arianoutsou, M., 1993. Regeneration of the leguminous herbaceous vegetation following fire in a *Pinus halepensis* forest of Attica, Greece. In: Trabaud, L. & Prodon, R. (eds.), *Fire in Mediterranean ecosystems*. Ecosystems Research Report 5, Commission of the European Communities, Brussels/Luxembourg: 119-125.
- Pennas, P.I., 1977. *Tó klíma tís Cretes*. The climate of Crete. Thesis, Thessaloniki.
- Quinn, R.D., 1986. Mammalian herbivory and resilience in mediterranean-climate ecosystems. In: Dell, B., Hopkins, A.J.M. & Lamont, B.B. (eds.), *Resilience in Mediterranean-type ecosystems*, Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 113-128.
- Raus, T., 1979. Die Vegetation Ostthessaliens (Griechenland). 2. Quercetea ilicis und Cisto-Micromerietea. *Bot. Jahrb. Syst.* 101: 17-82.
- Rechinger, K.H. & Rechinger-Moser, F., 1951. Phytogeographia Aegaea. *Denkschriften Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl.*, 105: 1-208.
- Roy, J. & Arianoutsou-Faraggitaki, M., 1985. Light quality as the environmental trigger for the germination of the fire-promoted species *Sarcopoterium spinosum* L. *Flora* 177: 345-349.
- Seligman, N.G. & Perevolotsky, A., 1994. Has intensive grazing by domestic livestock degraded Mediterranean Basin rangelands? In: Arianoutsou, M. & Groves, R.H. (eds.), *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems*, Kluwer Acad. Publishers, Dordrecht: 93-103.
- Thanos, C.A. & Georgiou, K., 1988. Ecophysiology of fire-stimulated seed germination in *Cistus incanus* subsp. *creticus* (L.) Heywood and *C. salvifolius* L. *Plant Cell Environment* 11: 841-849.
- Thanos, C.A., Georgiou, K., Kadis, C. & Pantazi, C., 1992. Cistaceae: A plant family with hard seeds. *Israel J. Bot.* 41: 251-263.
- Trabaud, L., 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean Basin. *Ecol. Medit.* 13(4): 25-37.
- Trabaud, L. & Chanterac, B. de, 1985. The influence of fire on the phenological behaviour of Mediterranean plant species in Bas-Languedoc (southern France). *Vegetatio* 60: 119-130.
- Trabaud, L. & Lepart, J., 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio* 43: 49-57.
- Trabaud, L. & Prodon, R. (eds.), 1993. *Fire in Mediterranean ecosystems*. Ecosystems Research Report 5. Commission of the European Communities, Brussels/Luxembourg.
- Troumbis, A. & Trabaud, L., 1986. Comparison of reproductive biological attributes of two *Cistus* species. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 7: 235-250.
- Vidakis, M., Triandaphyllis, M. & Mylonakis, I., 1993. Geological Map of Greece 1 : 50,000. Vrisses. Institute of Geology and Mineral Exploration, Athens.
- Vokou, D. & Margaris, N.S., 1986. Autoallellopathy of *Thymus capitatus*. *Acta Oecol./Oecol. Plant.* 7: 157-163.

Phenology and leaf adaptive strategies of Mediterranean maquis plants

Loretta GRATANI & Maria Fiore CRESCENTE

Department of Plant Biology, University of Rome « La Sapienza », P. le A. Moro 5, 00185 Rome, Italy.

ABSTRACT

The dynamics of vegetative and reproductive activities were compared among various Mediterranean maquis plants, and their adaptive strategies were studied. Evergreen sclerophyllous species and semi-deciduous species exhibited differences in their phenological trend and in seasonal shoot and leaf growth patterns.

The evergreen sclerophyllous species showed a high relative growth rate (RGR) for short vegetative activity period during the year. Leaf initiation occurred before maximum leaf fall and the maximum RGR at the first stage of vegetative activity caused the leaf to reach 80-95% of its definitive size at the end of July. Average leaf life-span was 2-3 years. Mature leaves were characterized by a high leaf consistency. The seasonal rhythm of shoot elongation seemed to be closely dependent on air temperature, while good rainfall distribution seemed to increase shoot length.

Cistus incanus, which dropped a substantial percentage of its canopy before drought stress, exhibited a lower RGR for longer vegetative activity periods during the year. Mature leaves were characterized by a lower leaf consistency; leaf drop occurred before leaf initiation.

Arbutus unedo exhibited an intermediate adaptive strategy: leaf RGR was similar to that of the typical evergreen sclerophyllous species, but its leaves had a reduced consistency and a longevity of less than one year.

Key-words : maquis species, phenology, shoot growth, leaf development, RGR, leaf fall

RESUME

La dynamique des activités végétatives et reproductives a été comparée entre différentes espèces du maquis méditerranéen et leurs stratégies adaptatives ont été étudiées. Les espèces sclérophylles sempervirentes et semi-caduques montrent des différences dans le comportement phénologique et dans le développement des bourgeons et des feuilles.

Les espèces sclérophylles possèdent un taux de croissance relatif (RGR) élevé pour une période végétative courte dans l'année. Les nouvelles feuilles apparaissent avant même la tombée des anciennes. La croissance rapide (max. RGR) en début d'activité végétative permet à la feuille d'atteindre 80-95% de sa taille en juillet. La vie moyenne des feuilles est de 2-3 ans. Les feuilles matures se caractérisent par une forte consistance foliaire. Le rythme saisonnier d'élongation des bourgeons semble être dépendant de la température de l'air, tandis que la bonne distribution des pluies semble influencer la longueur des bourgeons.

Cistus incanus, qui perd une partie majeure de sa canopée avant l'arrivée du stress hydrique, présente un faible RGR, pour une période végétative plus longue dans l'année. Les feuilles matures sont caractérisées par une faible consistance foliaire et la chute des feuilles se produit avant l'apparition des nouvelles.

Arbutus unedo présente une stratégie d'adaptation intermédiaire : le RGR des feuilles est similaire à celui des espèces sclérophylles, mais ses feuilles ont une consistance réduite et une longévité inférieure à l'année.

Mots-clés : espèces du maquis, phénologie, croissance des bourgeons, développement foliaire, RGR des feuilles, chute des feuilles

INTRODUCTION

The relationship between climate and vegetation forms the very foundation of ecological plant geography (Mooney & Dunn, 1970). There has been a long history of attempts to utilize various non-floristic physiognomic characterizations of vegetation and to relate these to regional, local climate and microclimate (Du Rietz, 1931; Cooper, 1961; Knight & Loucks, 1969; Mooney & Dunn, 1970). Plant species have adapted to their local climate through the evolution of certain phenological trends (Chabot & Hicks, 1982; Kikuzawa, 1989), which allow them to control shoot elongation, leaf fall, flowering and fruiting.

Phenological events reflect in fact the complex inter-relationships between plants and their environment and highlight the adaptiveness of plant species. It is widely accepted that the timing of phenological events is determined by long-term characteristics of the environment (Ratheke & Lacey, 1985), and the main limiting factors in a given environment are considered to be the principal selective forces operating on organism living there (Aronson *et al.*, 1992). The presence of phenological adaptations or their absence aides in explaining the ecological and geographical distribution of plant species. Loveless (1962) emphasized the relevance of phenological events in characterizing vegetation. Indeed, the different

reactions of species to environmental stimuli create the broad mosaic of resource utilization patterns, which characterizes a multispecies plant community (Kummerow *et al.*, 1981). Phenology which describes the functional rhythm of a plant community is not simply the sum of the rhythms of individual species, but is the result of inter-relationships among all the individuals of the community. It represents the life-history strategies of a plant community and its resource use.

At the end of the nineteenth century and during the early part of the twentieth century, there was great interest in determining the role of morphology in the phenological adaptation of plants to specific environments (Grime & Hunt, 1975; Carpenter & Smith, 1981; Kikuzawa, 1989). These studies did not have an experimental basis and their potential functional significance has been investigated more thoroughly only in recent times (Ehleringer & Werk, 1990).

The present paper deals with some phenological pattern exhibited by Mediterranean maquis species and their shoot and leaf growth dynamics. The results have been interpreted in terms of adaptive strategies of resource use.

MATERIALS AND METHODS

The sample area, 1200 m², is located within the Presidential Estate of Castelporziano (S-SW of Rome, Latium, Italy). The experimental plot consists of Mediterranean low maquis dominated by *Quercus ilex* L., *Pistacia lentiscus* L., *Phillyrea latifolia* L., *Smilax aspera* L., *Arbutus unedo* L., *Cistus incanus* L., *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L., *Daphne gnidium* L., *Lonicera implexa* Ait. and *Rosmarinus officinalis* L. (Gratani & Marinucci, 1985; Gratani & Amadori, 1991). It is characterized by shrubs 0.5 - 1.5 m tall and by 2.5 leaf area index (LAI) (Gratani, 1995).

Individuals were chosen randomly, and detailed phenological observations were carried out at weekly intervals from January 1992 to December 1993. For each species, 150 branches formed from the previous year's growth were marked and labelled with nylon-tape at about 1 mm from the end of the growing point. The following phenological events were observed: (1) presence of buds (when the length was less than 2mm); (2) vegetative activity (period of shoot elongation, and unfolding of leaves until their final size corresponding to mature leaves); (3) flowering

period (from bud flower opening until the end of anthesis); (4) fruiting period (presence of fruits until the seeds begin to fall); (5) leaf fall (six litter traps consisting of 1 m² boxes with nylon mesh, were randomly located in the study area, under shrubs).

Climatic data were provided by the Meteorological Station located within the Estate. During the period January 1992 - December 1993, soil moisture was monitored monthly by three soil samples taken at 30 cm depth. Soil dry weight was recorded after drying at 90° C until constant weight.

The seasonal course of shoot elongation and leaf area development was monitored: each week fifty leaves were collected for each species along the full length of new shoots in order to cover the whole range of leaf size. Leaf surface area was measured by the Image Analysis System (Delta-T Devices, LTD, England). Leaf dry weight (drying at 90°C to a constant weight) was determined. Relative growth rate (RGR) was defined as the increase at any instant in time of leaf dry weight and leaf surface area (Blackman & Wilson 1951; Beadle *et al.*, 1985). Specific leaf weight (SLW) was calculated as leaf dry weight per unit of leaf surface area (Cappelletti, 1954). The cycle of phenological phenomena, such as bud break, flowering, fruiting and leaf fall, is traditionally linked with climate (Wells, 1971; Larcher, 1995). It is possible to monitor seasonal growth pattern and to assess the contribution of a species to the community (Rorison, 1981).

RESULTS

The climate of the area was of the Mediterranean type. The average total annual rainfall was 765 mm, the mean minimum air temperature of the coldest months (January and February) was 3.6 °C and the mean maximum air temperature of the hottest month (August) was 30 °C (data from 1981-1993) (Table 1). Most of the total annual rainfall occurred in autumn and winter; during the summer drought soil moisture was characteristically low (Figure 1).

Phenological periodicity of the Mediterranean maquis species

Figure 2 summarizes the phenological periodicity of the studied Mediterranean maquis species (mean of the years 1992-1993).

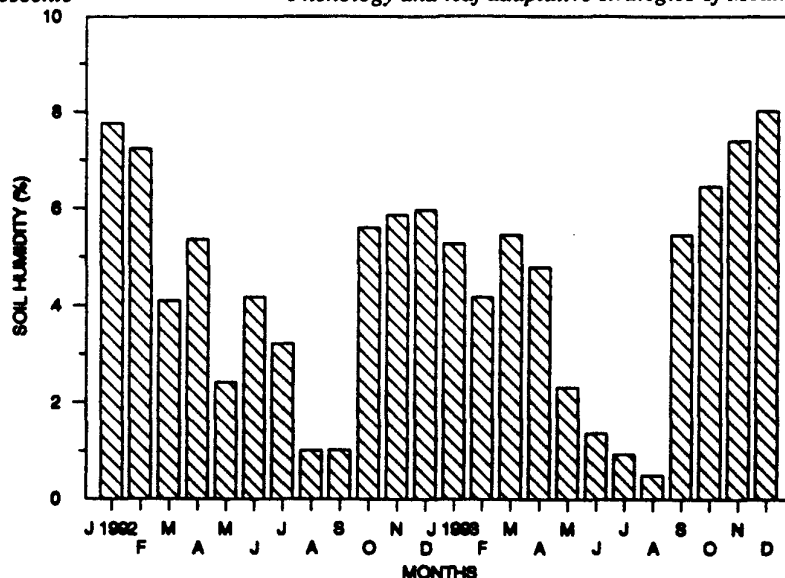


Figure 1. Trend of soil humidity during the years 1992 and 1993

	MEAN MAXIMUM MONTHLY AIR TEMPERATURE (°C)			MEAN MINIMUM MONTHLY AIR TEMPERATURE (°C)			MEAN MONTHLY AIR TEMPERATURE (°C)			TOTAL MONTHLY RAINFALL (mm)		
	1991/92	1992	1993	1991/92	1992	1993	1991/92	1992	1993	1991/92	1992	1993
J	12.99	12.30	13.39	3.91	3.70	2.99	8.13	8.00	8.19	98.74	92.8	4.8
F	12.97	13.82	14.00	3.91	3.32	1.99	8.28	8.57	7.99	71.91	19.0	92.0
M	15.18	15.54	14.99	5.99	6.09	6.79	10.92	10.90	10.99	57.99	59.9	95.9
A	17.91	17.77	18.25	7.99	8.99	7.21	12.99	13.39	12.79	99.49	113.0	54.9
M	22.06	23.99	24.99	11.17	12.09	11.79	16.99	17.91	17.99	34.30	44.9	31.0
J	25.94	24.99	26.73	14.32	14.25	14.39	20.09	19.92	21.79	39.90	101.9	14.2
J	29.57	27.99	29.15	17.39	17.04	16.10	26.47	22.92	22.99	19.12	75.0	0.9
A	29.99	31.70	31.94	19.91	19.01	19.09	23.94	26.39	25.01	22.99	1.2	0.9
S	29.99	27.11	26.71	15.79	14.99	15.99	21.39	21.02	21.27	92.22	59.4	99.9
O	22.37	21.90	22.70	12.99	13.41	13.39	17.91	17.99	18.15	139.45	175.9	199.0
N	19.91	19.25	19.99	9.09	9.39	7.92	12.45	14.42	11.94	112.11	95.2	79.9
D	13.55	14.41	14.99	4.94	5.39	5.90	9.24	10.02	10.25	99.07	104.0	99.9

Table 1. Meteorological data of the year 1992, 1993 and mean of the period 1981-1993

Quercus ilex bud opening occurred at the middle of April; shoot elongation was rapid and proceeded until the end of June (Table 2). The beginning of shoot elongation was immediately followed by leaf expansion. At the end of July new leaves had reached 80% of their maximum surface area (Figure 3), attested to by the lower RGR (Figure 4). Mature leaves were characterized by a high leaf consistency (SLW = 19.9 mg cm⁻²) (Figure 5). Favorable air temperature associated with good rainfall distribution (Table 1), allowed new vegetative activity in September-October (Figure 2), which occurred only in a small number of individuals. Flowering was in May, followed by fruiting. Leaf fall (Figure 6) occurred throughout the year, with a maximum immediately after leaf initiation. After the summer drought period 1-year-old leaves also fell.

Phillyrea latifolia shoot growth occurred at the beginning of May and it was largely completed by July (Table 2). The highest RGR was in June (Figure 4). Leaves reached their definitive size at the end of September attested by 0 RGR and they were characterized by 19.8 mg cm⁻² SLW. Leaf fall occurred throughout the year, with a maximum from May to August (Figure 6). The quantity of leaf fall was one of the lowest among the species. Flowering occurred at the middle of March, before leaf initiation, and it was followed by fruiting. Fruit maturation required 5 months. Autumnal vegetative activity was not observed.

The phenological trend of *Pistacia lentiscus* was similar to that of *Phillyrea*. Flowering occurred before leaf initiation and it was followed by fruiting (Figure 2). Mature leaves was characterized by 19.6 mg cm⁻² SLW.

Smilax aspera bud opening occurred at the middle of April and shoot elongation through the end of June (Figure 2). New vegetative activity was evident from the beginning of October to the middle of November. Nevertheless this species was characterized by the absence of a definitive dormancy period. During the year *Smilax* showed vegetative activity whenever there was favorable air temperature associated with good soil humidity. Spring and autumn shoots had the greatest length among the species (Table 2).

Cistus incanus produced shoots of few millimeters (brachyblasts) and longer shoots (dolichoblasts), most of the latter in spring (Table 2). Smaller leaves were produced at the beginning of May and persisted through summer, most of them falling in autumn (Figure 6). Their definitive surface area and the SLW at the beginning of September were 4.4 cm^2 and 13.4 mg cm^{-2} respectively, although this was not the real exposed surface area, since leaves curled up the edge. Larger leaves were produced at the middle of September, persisting through winter and falling in spring (Figure 6). Their definitive surface area and the SLW were 5 cm^2 and 13.3 mg cm^{-2} respectively. Spring leaf life-span was about 5 months, and autumn leaf life-span was about 8 months. *Cistus* was the species that had the longest vegetative activity period during the year (6 months, sum of the two vegetative activity periods during the year) (Figure 2). Flowering occurred at the end of April.

Vegetative activity of *Arbutus unedo* was observed at the end of April and it continued until the end of June (Table 2; Figure 2). Leaves attained their definitive size at the end of September - first of

October, and were characterized by 17.6 mg cm^{-2} SLW (Figure 5); leaf life-span was about 11 months. The autumnal vegetative activity was limited (about one month). Maximum leaf fall was in spring. Flowering occurred from October to December. As in *Smilax aspera* fruits maturation needed 12 months.

Erica arborea spring and autumn vegetative activity was short (Figure 2), however, spring shoot reached a considerable length (Table 2). Anthesis was observed from November to May. Fruiting was in June-July. *Erica multiflora* buds burst was in March and new shoots elongated until June (Table 2). Autumnal activity was prolonged until December. Anthesis began in September and fruiting occurred from winter to spring. *Daphne gnidium* buds burst in March and in September (Figure 2). The reproductive phase was both in summer and autumn. *Lonicera implexa* showed a phenological trend similar to *Daphne*, although flowering occurred in spring. *Rosmarinus officinalis* had a very intense vegetative activity from March to the end of June; flowering took place at the beginning of February until the end of May, and from September to October.

Phenological periodicity of the community

The number of species in the various phenological phases were plotted against months in order to represent the phenological pattern at the community level, according to Ralhan *et al.* (1985) (Figure 7). Vegetative activity exhibited a bimodal trend, for an annual total of 9 months of activity.

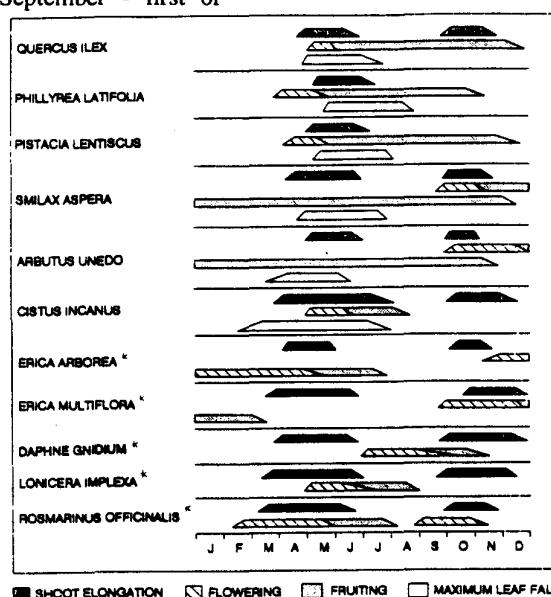


Figure 2. Annual phenological trend (mean of the period 1992-1993) of the maquis species. (* =, leaf fall was not observed)

	<i>Quercus ilex</i>		<i>Phillyrea latifolia</i>		<i>Pistacia lentiscus</i>		<i>Smilax aspera</i>	
	1992	1993	1992	1993	1992	1993	1992	1993
J								
F								
M								
A	5.2 ± 0.35	3.0 ± 0.18			3.2 ± 0.34		18.2 ± 1.41	8.8 ± 0.41
M	53.9 ± 4.31	24.5 ± 1.84	10.6 ± 1.02	8.2 ± 0.77	12.3 ± 1.17	8.4 ± 0.88	87.3 ± 8.01	82.4 ± 6.13
J	66.1 ± 4.24	46.4 ± 3.87	36.6 ± 3.17	36.5 ± 2.74	17.2 ± 2.41	16.8 ± 1.13	122.0 ± 11.7	131.0 ± 10.8
J			44.8 ± 3.80	38.1 ± 2.91	17.5 ± 1.82	17.2 ± 1.22		
A								
S								28.2 ± 1.74
O		18.7 ± 2.13					18.5 ± 1.37	100.7 ± 7.91
N		18.0 ± 1.71					110.7 ± 8.33	
D								
	<i>Arbutus unedo</i>		<i>Cistus incanus</i>		<i>Erica arborea</i>		<i>Erica multiflora</i>	
	1992	1993	1992	1993	1992	1993	1992	1993
J								
F								
M							3.0 ± 0.24	3.5 ± 0.18
A	5.8 ± 0.3	3.0 ± 0.38	10.0 ± 0.88	5.0 ± 0.21	14.2 ± 1.13	9.4 ± 0.84	18.3 ± 1.04	10.8 ± 0.84
M	41.7 ± 3.88	29.3 ± 1.77	18.3 ± 1.81	31.6 ± 2.38	36.7 ± 3.88	52.8 ± 3.31	36.7 ± 2.33	29.8 ± 1.71
J	69.1 ± 3.87	60.2 ± 4.88	28.3 ± 2.84	47.2 ± 3.18			47.2 ± 3.15	41.5 ± 2.88
J								
A								
S								
O		48.1 ± 2.91	7.1 ± 0.38	9.7 ± 0.77	6.3 ± 0.23	9.5 ± 0.81	3.0 ± 0.82	11.8 ± 0.84
N				11.4 ± 0.84	8.8 ± 0.81	9.9 ± 1.04	17.9 ± 1.38	12.7 ± 1.88
D							28.3 ± 2.85	20.8 ± 3.24
	<i>Daphne gnidium</i>		<i>Lonicera implexa</i>		<i>Rosmarinus officinalis</i>			
	1992	1993	1992	1993	1992	1993		
J		31.9 ± 2.18						
F								
M			4.3 ± 0.38	3.0 ± 0.41	10.2 ± 0.83	8.0 ± 0.84		
A	8.7 ± 0.41	18.1 ± 2.14	25.8 ± 1.51	18.8 ± 1.38	46.4 ± 2.74	18.2 ± 1.58		
M	41.4 ± 2.75	47.7 ± 3.51	105.9 ± 6.38	94.5 ± 8.34	68.3 ± 4.38	81.5 ± 3.42		
J	72.8 ± 4.83	68.9 ± 5.12	142.3 ± 11.9	130.7 ± 12.1	77.5 ± 4.82	81.9 ± 5.97		
J								
A								
S	2.5 ± 0.12	3.0 ± 0.18		6.5 ± 0.42		3.0 ± 0.31		
O	7.0 ± 0.38	38.8 ± 2.33	6.5 ± 0.40	22.0 ± 1.58	6.5 ± 0.81	12.4 ± 1.08		
N	12.8 ± 1.77	58.1 ± 4.22	18.0 ± 1.08	33.2 ± 3.12	10.4 ± 1.28	14.4 ± 1.77		
D	28.7 ± 2.04	58.6 ± 3.91	23.4 ± 1.81	35.3 ± 2.74				

Table 2. Cumulative shoot elongation during 1992 and 1993. Standard error is shown.

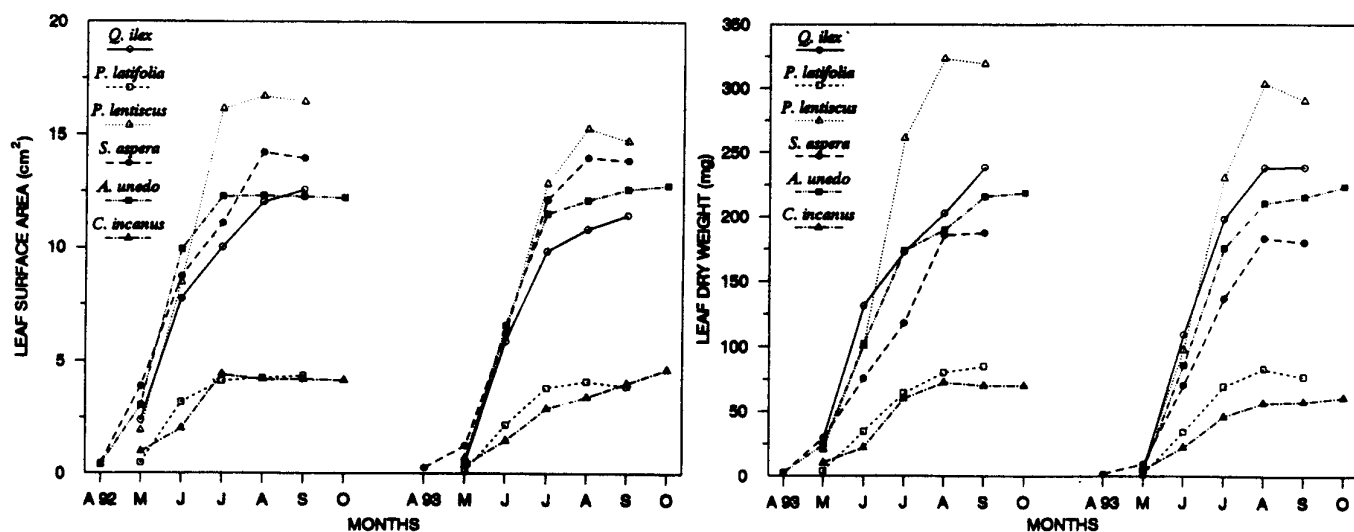


Figure 3. Cumulative leaf surface area and leaf dry weight of spring leaves

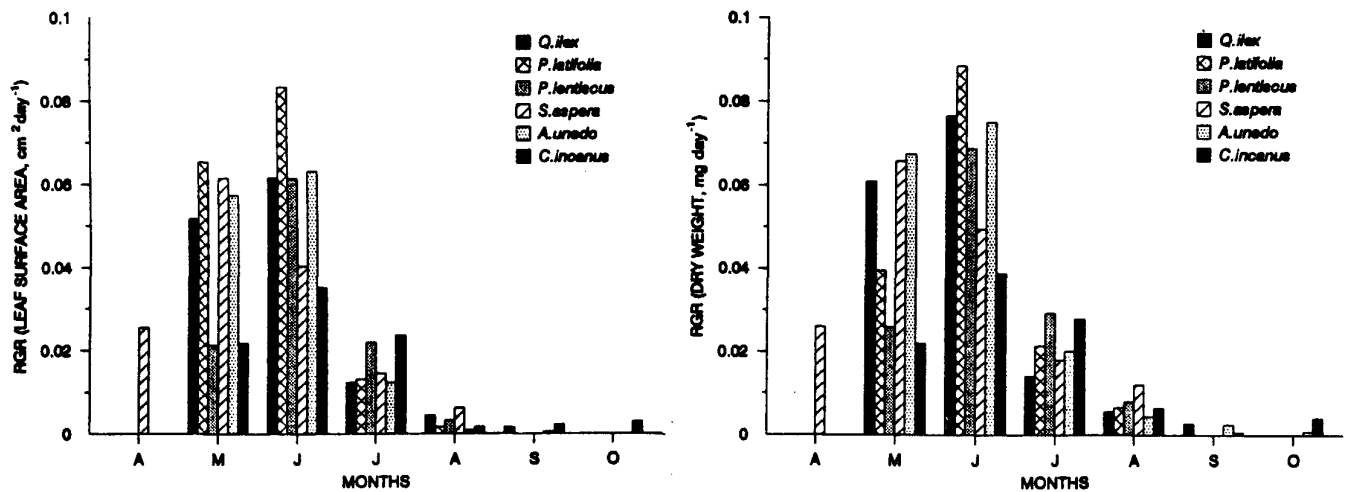


Figure 4. RGR of leaf dry weight and RGR of leaf surface area during the year, mean of the period 1992-1993

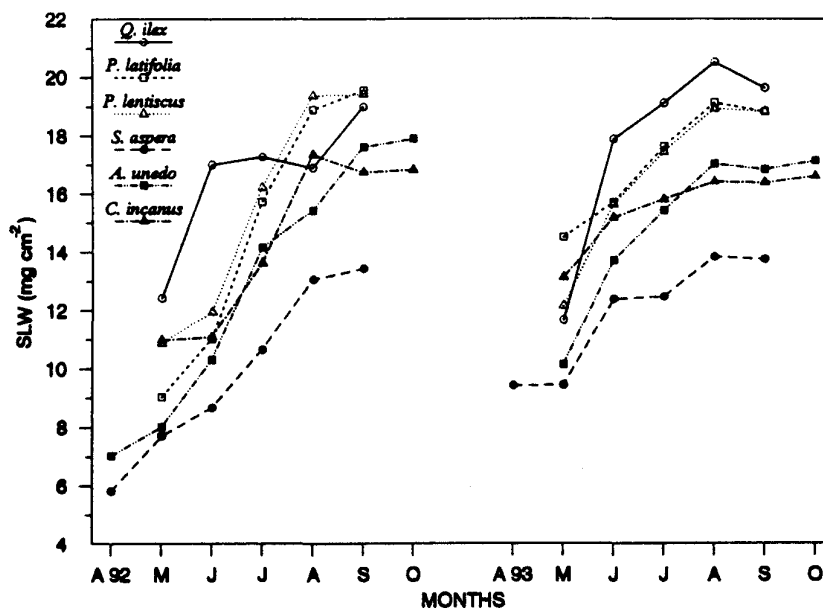


Figure 5. SLW during leaf evolution during 1992 and 1993

Flowering also showed a bimodal trend, which was generally superimposed on the vegetative activity. Fruiting showed maximum intensity in summer. Maximum leaf fall of all the species was during the period of maximum vegetative activity. Leaf fall after summer was probably the result of drought. A particular behaviour was shown by *Arbutus unedo* and *Cistus incanus*, in which a high percentage of the leaves fell before summer drought.

DISCUSSION

Seasonality exposes plant species to regular and periodic changes in environmental conditions, and phenological events are often triggered by these changes (Longman & Jenik, 1974). For plants growing in an environment where water is available for limited parts of the year, it is important to be able to take full advantage of periods of favorable conditions, for vegetative and reproductive growth (Fitter & Hay, 1993). Among the essential resources which undergo

seasonal fluctuations, water is the most unpredictable in Mediterranean-type ecosystems (Kummerow *et al.*, 1981).

Mooney & Kummerow (1981) emphasized the strong effect of air temperature on the duration of any given phenological event, and Baker *et al.* (1982) described the progression of growth of chaparral shrubs in relation to the pattern of water availability. In such a climate, phenological events reflect the way in which evergreen species explore favorable periods in order to gain carbon and allocate photosynthetic products for growth and reproduction (Arianoutsou & Mardiris, 1987).

The amount of rainfall during the period of active vegetative growth appears to influence the magnitude of shoot elongation, but not the seasonal rhythm; in fact the shoot growth pattern does not differ greatly in 1992 and 1993, whereas final shoot length is, on the average, higher in 1992 when rainfall was higher. Leaf surface area shows a reduced increase during 1993, causing differences in SLW trend between the two years; nevertheless on the average mature leaves shows similar SLW. Hence weather conditions during leaf expansion process influence its trend, but not the definitive leaves structure.

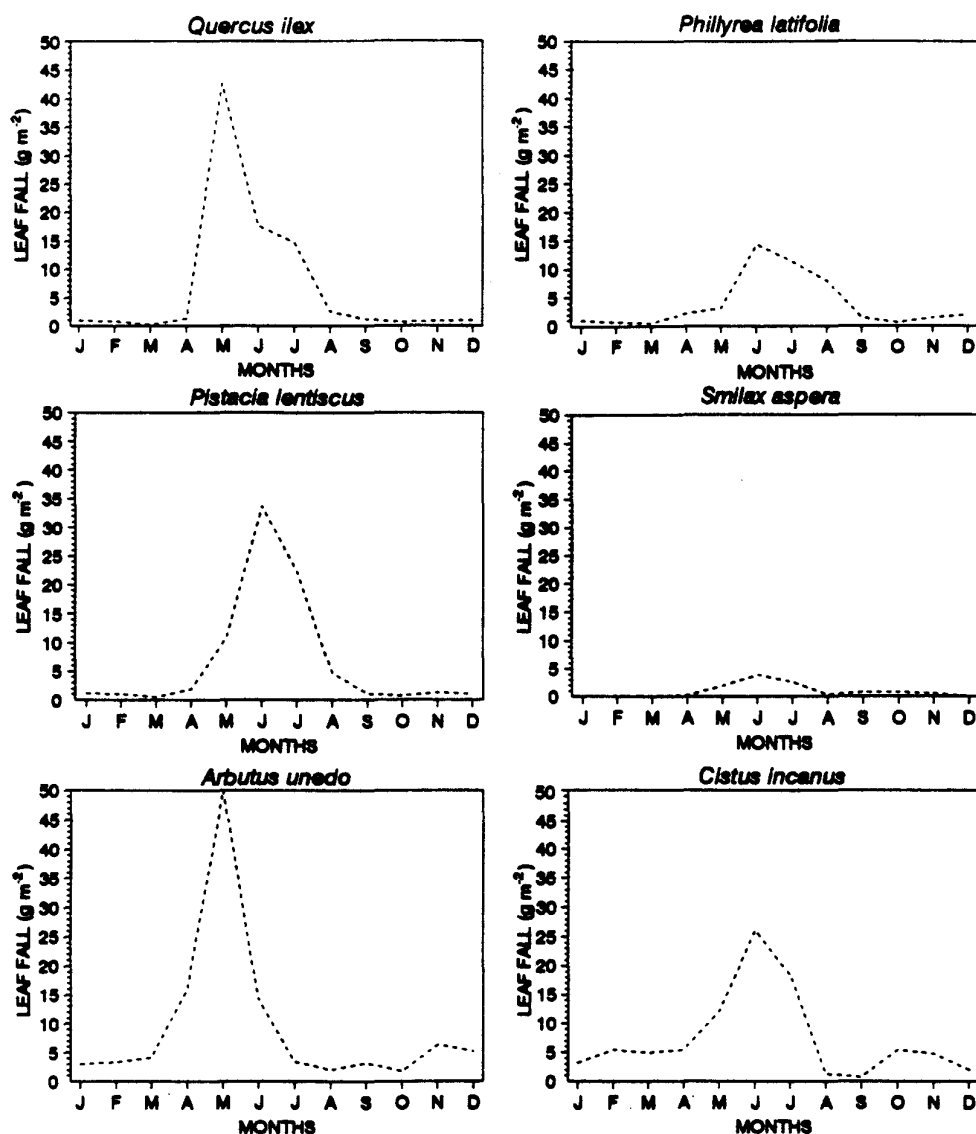


Figure 6. Quantitative leaf fall during the year, mean of the period 1992-1993

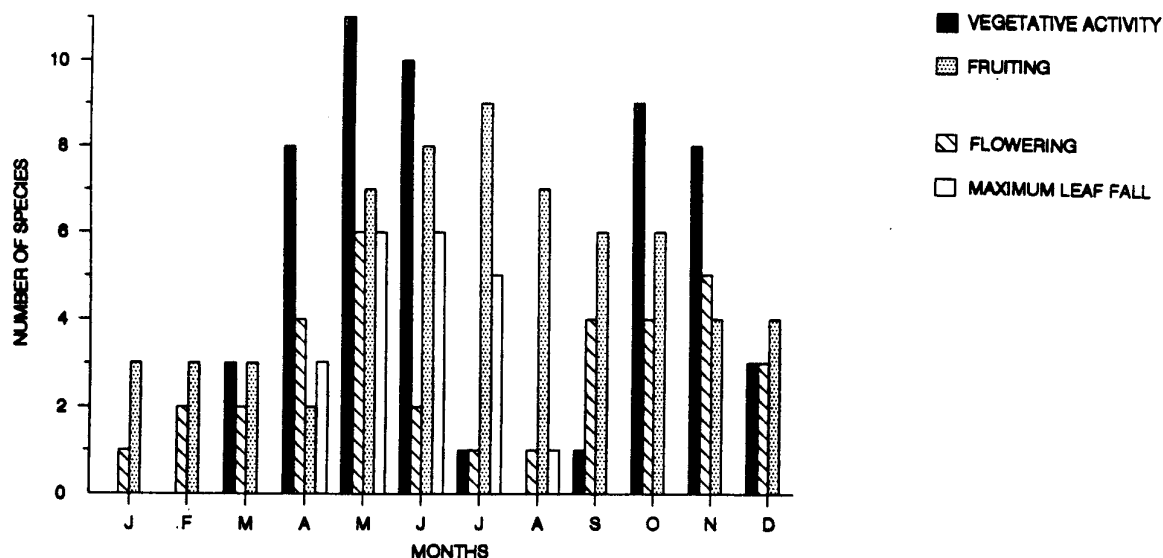


Figure 7. Phenological periodicity of the community, mean of the period 1992-1993

The results on the whole are interpreted in terms of adaptive strategies of resource use. Most of the typical evergreen sclerophyllous species (*Q. ilex*, *P. lentiscus*, *P. latifolia*) are characterized by high leaf consistency (SLW) and a leaf life-span of 2-3 years (Leprince, 1987). SLW is a structural leaf index, since it is function of thickness; it shows inter and intra-specific variations (Chiariello *et al.* 1991). High SLW allows the convection of excess heat or the reflection of incident radiation under conditions of water shortage and high radiation. Reich *et al.* (1991) show a relationship between leaf life-span and plant traits, such as specific leaf area (SLA) or RGR, and Kikuzawa (1995) reports a positive correlation between SLW and mean leaf life-span of evergreen species. Leaf initiation occurs before maximum leaf fall. This seems to be due to the nutritional competitiveness of new shoots on older leaves, the latter being replaced by the former (Rahhan *et al.*, 1985), since expanding shoots is very strong sinks (Dickmann & Kozlowski, 1970, Brooks *et al.*, 1994). During the year, they exhibit two low vegetative activity periods, characterized by a high relative growth rate. RGR is an useful indicator of the extent to which a species is using its photosynthates for growth (Fitter & Hay, 1993).

Cistus incanus exhibits a lower RGR for longer vegetative activity during the year. Vegetative activity produces two different shoot types and two different leaf types characterized by a lower SLW and a lower leaf life-span (5-8 months). Leaf drop occurs before leaf initiation. In the end, its leaves have a low

energetic cost, due to lower SLW. Chabot & Hicks (1982) and Williams *et al.* (1989) suggest that to payback higher construction costs a leaf needs a longer period of time to assimilate the necessary carbon; long-lived leaves have to invest more in protective structures or compounds.

Arbutus unedo exhibits a behavior intermediate between the two types of adaptive strategy: leaf RGR is similar to that of the typical evergreen sclerophyllous species, but its leaves have a reduced SLW and a leaf life-span less than one year. *Cistus* and *Arbutus*, which drop a substantial percentage of their canopy during the year might be considered semi-deciduous species, according to Harley *et al.* (1987) and Correia *et al.* (1992) for *Cistus salvifolius*.

The phenological behavior of this community can be understood as an expression of different adaptation strategies of Mediterranean maquis species, which maximize the efficiency of resource use. Since great environmental resources are not available, they balance the cost of leaf construction with leaf life-span.

REFERENCES

- Arianoutsou, M. & Mardiris, Th.A., 1987. Observations on the phenology of two dominant plants of the Greek maquis. In: *Plant Response to Stress*. J.D Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange, W.C.Oechel (eds.). Nato ASI series, vol. G. 15: pp 515-519. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Aronson, J., Kigel, J., Shmida, A. & Klein, J., 1992. Adaptive phenology of desert and Mediterranean populations of annual plants grown with and without water stress. *Oecologia*, 89: 17-26.

- Baker, G.A., Rundel, P.W. & Parsons, D.J., 1982. Comparative phenology and growth in three chaparral shrubs. *Bot. Gaz.*, 143 (1): 94-100.
- Beadle, C.L., Long, S.P., Imbamba, S.K., Hall, D.O. & Olemba, R.J., 1985. *Photosynthesis in Relation to Plant Production in Terrestrial Environments*. Tycooly Publishing Limited, Oxford.
- Blackman, G.E. & Wilson, G.L., 1951. Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. VI. The constancy for different species of a logarithmic relationship between net assimilation rate and light intensity and its ecological significance. *Ann. Bot.*, n.s., 15 (57): 64-94.
- Brooks, J.R., Hinckley, T.M. & Sprugel, D.G., 1994. Acclimation responses of mature *Abies amabilis* sun foliage to shading. *Oecologia*, 100: 316-324.
- Cappelletti, C., 1954. L'acqua contenuta nei vegetali e le formule usate per indicarla. *Ann. Bot., Roma*, 24: 408-430.
- Carpenter, S.B. & Smith, N.D., 1981. A comparative study of leaf thickness among southern Appalachian hardwoods. *Can. J. Bot.*, 59: 1393-1396.
- Chabot, B.F. & Hicks, D.J., 1982. The ecology of leaf life spans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 229-259.
- Chiariello, N.R., Mooney, H.A. & Williams, K., 1991. Growth, carbon allocation, and cost of plant tissue. In: R.W. Pearcy, R.W. Ehlinger, H.A. Mooney, P.W. Rundel (eds). *Plant Physiological Ecology*. Chapman & Hall, London. 327-365.
- Cooper, A.W., 1961. Relationships between plant life-forms and microclimate in southeastern Michigan. *Ecol. Monogr.*, 31: 31-59.
- Correia, O.A., Martins, A.C. & Catarino, F.M., 1992. Comparative phenology and seasonal foliar nitrogen variation in Mediterranean species of Portugal. *Ecol. Medit.*, 18: 7-18.
- Dickmann, D.I. & Kozlowski, T.T., 1970. Mobilization and incorporation of photoassimilated ^{14}C by growing vegetation and reproductive tissues of adult *Pinus resinosa* Ait. trees. *Plant Physiol.*, 45: 284-288.
- Du Rietz, G.E., 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeogr. Suecica*, 3: 1-95.
- Ehlinger J.R., Werk K.S., 1990. Modifications of solar radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: T.J. Givinish (ed.). *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University, Cambridge. 57-82.
- Fitter, A.H. & Hay, R.K.M., 1993. Plant Growth. In: H.A. Fitter, R.K.M. Hay (eds). *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, London.
- Gratani, L., 1995. Structural and ecophysiological plasticity of some evergreen species of the mediterranean maquis in response to climate. *Photosynthetica*, 31 (3): 335-343.
- Gratani, L. & Marinucci, C., 1985. *Castelporziano*. Coopsit, Roma.
- Gratani, L. & Amadori, M., 1991. Post-fire resprouting of shrubby species in Mediterranean maquis. *Vegetatio*, 96: 137-143.
- Grime, J.P. & Hunt, R., 1975. Relative growth rate; its range and adaptive significance in local flora. *J. Ecol.*, 63: 393-422.
- Harley, P.C., Tenhunen, J.D., Beyschlag, G. & Lange, O.L., 1987. Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia*, 74: 380-388.
- Kikuzawa, K., 1989. Ecology and evolution of phenological pattern, leaf longevity and leaf habit. *Evol. Trends Pl.*, 3: 105-110.
- Kikuzawa, K., 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, 121: 89-100.
- Knight, D.H. & Loucks, O.L. 1969. A quantitative analysis of Wisconsin forest vegetation on the basis of plant function and gross morphology. *Ecology*, 50: 219-234.
- Kummerow, J., Montenegro, G. & Krause, D., 1981. Biomass, phenology and growth. In: P.C. Miller, (ed.). *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Ecological Studies 39. Springer-Verlag, New York. 69-96.
- Larcher, W., 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, Berlin.
- Leprince, F., 1987. *Cycles phéno-morphologiques et formes de croissance de quelques espèces de Provence: adaptation à l'environnement méditerranéen*. Thèse, Univ. d'Aix-Marseille.
- Longman, K.A. & Jenik, J., 1974. *Tropical forest and its environment*. Longman Group, London.
- Loveless, A.R., 1962. Further evidence to support a nutritional interpretation of sclerophylly. *Ann. Bot.*, n.s., 26: 551-561.
- Mooney, H.A. & Dunn, E.L., 1970. Convergent evolution of Mediterranean-climate evergreen sclerophyll shrubs. *Evolution*, 24: 292-303.
- Mooney, H.A. & Kummerow, J., 1981. Phenological development of plants in Mediterranean-climate regions. In: F. Di Castri, Goodall, D.W. (eds.). *Ecosystems of the World 11. Mediterranean-type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing, Amsterdam. 303-307.
- Ralhan, P.K., Khanna, R.K., Singh, S.P. & Singh, J.S. 1985. Phenological characteristics of the tree layer of Kumaun Himalayan forest. *Vegetatio*, 60: 91-101.
- Ratheke, B.J. & Lacey, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 179-214.
- Reich, P.B., Uhl, C., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1991. Leaf lifespan as a determinant on leaf structure and function among 23 tree species in Amazonian forest communities. *Oecologia*, 86: 16-24.
- Rorison, I.H., 1981. Plant growth in response to variations in temperature: field and laboratory studies. In: J. Grace, E.D. Ford, P.G. Jarvis (eds). *Plants and Their Atmospheric Environment*. Symposium of the British Ecological Society, 21. Blackwell, Oxford. 313-332.
- Wells, T.C.E., 1971. A comparison of the effects of sheep grazing and mechanical cutting on the structure and botanical composition of chalk grassland. In: E. Duffey, A.S. Watt, (eds). *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation*. Symposium of the British Ecological Society, 11. Blackwell, Oxford. 497-515.
- Williams, K., Field, C.B. & Mooney, H.A., 1989. Relationships among leaf construction cost, leaf longevity, and light environment in rain-forest plants of the genus *Piper*. *Am. Nat.*, 133: 198-211.

Le cenosi con sughera nel paesaggio tirrenico laziale (Italia centrale)

Les suberaies dans le paysage tyrrhénien du Latium (Italie centrale)

Cork-oak woodlands in Thirrenian Latium landscape (Central Italy)

Carlo BLASI¹, Leonardo FILESI², Silvia FRATINI¹ & Angela STANISCI¹

¹ Laboratorio di Ecologia Vegetale, Dipartimento di Biologia Vegetale Università "La Sapienza" - P.le A. Moro, 5 - 00185 Roma, Italia - e-mail : blasi@caspur.it

² Istituto di Botanica, Facoltà di Agraria, Università di Napoli "Federico II" Via Università, 100 - 80055 Portici (Napoli), Italia

RIASSUNTO

Viene discusso il ruolo della sughera nel paesaggio tirrenico laziale e la posizione sintassonomica e sindinamica delle sugherete in questo distretto dell'Italia centrale. I boschi con sughera vengono inseriti in parte nell'alleanza *Quercion ilicis*, nell'associazione *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* subass. nova, e in parte nell'alleanza *Teucro siculi-Quercion cerridis*, nel *Quercetum frainetto-suberis* ass. nova.

Parole chiave : Italia centrale, *Quercus suber*, sintassonomia, sindinamica, corologia

RESUME

Le présent travail traite des subéraies dans le paysage tyrrhénien du Latium (Italie centrale), ainsi que de leurs positions syntaxinomique et syndynamique. Les bois de chêne-liège de cette région sont classés dans deux alliances: le *Quercion ilicis*, dans l'association *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* subass. nova, ainsi que dans le *Teucro siculi-Quercion cerridis*, dans l'association *Quercetum frainetto-suberis* ass. nova.

Mots-clés : Italie centrale, *Quercus suber*, syntaxonomie, syndynamique, chorologie

ABSTRACT

The role, the syntaxonomy and the syndynamics of Cork-oak woodlands in Latium landscape (Central Italy) are analyzed. Latium cork-oak woodlands are ranked into *Quercion ilicis* alliance, *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* subass. nova, and *Teucro siculi-Quercion cerridis* alliance, *Quercetum frainetto-suberis* ass. nova.

Key-words : Central Italy, *Quercus suber*, syntaxonomy, syndynamic, chorology

INTRODUZIONE

L'areale della sughera si estende lungo le aree subcostiere del Mediterraneo centro-occidentale e nelle regioni atlantiche della Penisola Iberica e del Marocco. In Italia *Quercus suber* (la nomenclatura delle specie segue "Flora d'Italia", Pignatti, 1982) è distribuita lungo la fascia tirrenica della penisola, in Sardegna, in Sicilia e in Puglia; nel Lazio è presente, seppure in modo discontinuo, lungo tutta la fascia subcostiera e si ritrova abbondante anche in molte località nella porzione occidentale della città di Roma (De Lillis & Testi, 1984; Blasi *et al.*, 1993). Il settore tirrenico del Lazio presenta caratteri bioclimatici (termotipo mesomediterraneo, ombrotipo subumido-umido) ed edafici (suoli su sabbie dunari e piroclastiti) che consentono di individuare una forte potenzialità

per boschi caducifogli con locali presenze di sughera e leccio (Blasi *et al.*, l.c.).

Nel Lazio, molte formazioni con sughera sono state per decenni coltivate e favorite dall'uomo per l'estrazione del sughero e per l'utilizzo come pascoli arborati, l'attuale distribuzione va spiegata quindi valutando anche la storia dell'uso del suolo in questo territorio.

Numerosi sono stati gli studi sulle sugherete della Francia meridionale, primi fra tutti quelli di Braun-Blanquet (1936) che colloca le sugherete del bacino del Mediterraneo nel *Quercion ilicis*, nella sottoassociazione *Quercetum ilicis galloprovinciale suberetosum* (denominata poi *Viburno-Quercetum ilicis suberetosum*), caratterizzata da *Quercus suber*, *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*, *Pulicaria odora*, *Calicotome spinosa*, *Cytisus villosus* e *Teline linifolia*.

Successivamente anche altri autori (Molinier, 1959; Rivas-Martinez, 1975; Barberis & Mariotti, 1979; Gentile *et al.*, 1984; Mossa, 1987; Arrigoni *et al.*, 1990) hanno inserito le sugherete del Mediterraneo centrale nel *Viburno-Quercetum ilicis suberetosum*.

Per la Spagna ed il Portogallo, queste formazioni sono in parte collocate nel *Quercion ilicis* e in parte nel *Quercion brotero-suberis*, alleanza che descrive i boschi di sughera e querce caducifoglie (Braun-Blanquet *et al.*, 1956; Rivas-Martinez, 1975; Rivas-Martinez *et al.*, 1984).

In Provenza e Spagna sud-orientale, si hanno sugherete con numerose specie provenienti dai *Cisto-Lavanduletea*, ciò ha sostenuto l'ipotesi dell'esistenza di una nuova alleanza, il *Quercion suberis*, caratterizzata da *Quercus suber*, *Cytisus villosus*, *Teline monspessulana*, *Pulicaria odora*, *Melica arrecta*, *Teline linifolia*, *Adenocarpus telonensis* (Loisel, 1971).

Per il Marocco, Barbero *et al.* (1981) hanno incluso invece i boschi sempreverdi con sughera nell'alleanza termomediterranea *Quercus rotundifoliae* - *Oleion sylvestris*.

Per le sugherete e le leccete calcifughe della Sicilia e delle aree subcostiere italiane e francesi Brullo *et al.* (1977) hanno proposto l'alleanza *Erico-Quercion ilicis*. Secondo gli Autori le specie caratteristiche della nuova alleanza sono: *Erica arborea*, *Arbutus unedo*, *Pulicaria odora*, *Cytisus villosus*, *Teline monspessulana*, *Teline linifolia*, *Melica arrecta*, *Adenocarpus grandiflorus*, alle quali sono state aggiunte successivamente (Brullo & Marceno, 1984) *Teucrium siculum*, *Poa sylvicola*, *Clinopodium vulgare ssp. arundanum*.

In un recente lavoro di sintesi sulle cenosi a sughera del Lazio (Italia centrale) Testi e Lucattini (1994) ne ripropongono l'inquadramento nel *Quercion ilicis*, definendo una nuova associazione denominata *Cytiso villosi-Quercetum suberis* caratterizzata, oltre che dalla sughera, da *Cytisus villosus* e *Stachys officinalis*.

In questo contesto il presente lavoro si propone di approfondire la posizione sintassonomica e sindinamica delle cenosi boschive a sughera, che costituiscono una realtà di grande valore cenologico, fitogeografico, paesaggistico e storico nel territorio tirrenico laziale. In particolare viene discussa la collocazione di *Quercus suber* nelle alleanze *Quercion ilicis* e *Teucrio siculi-Quercion cerridis*. Quest'ultima è l'alleanza di riferimento per le cerrete subacidofile

dell'Italia centro-meridionale degli orizzonti submediterraneo, supramediterraneo e submontano (Scoppola *et al.*, 1993), non si esclude però che una revisione critica della sintassonomia dei querceti caducifogli dell'Italia centrale (il lavoro di confronto e revisione dei syntaxa descritti in Italia centrale è in corso di svolgimento presso il Laboratorio di Ecologia Vegetale dell'Università "La Sapienza" di Roma), possa portare alla rivalutazione dell'alleanza *Quercion frainetto*, capace di cogliere l'affinità biogeografica esistente tra la Penisola Italiana e quella Balcanica.

DATI E METODI

Si presentano 34 rilievi di cenosi boschive con sughera del Lazio centrale e meridionale, effettuati secondo il protocollo previsto dalla Scuola Sigmatista (Braun-Blanquet, 1932 e successivi aggiornamenti). La matrice dei dati (34 rilievi e 69 specie), è stata sottoposta a classificazione gerarchica su dati binari, utilizzando l'algoritmo Ochiai per la somiglianza, e all'analisi delle componenti principali (P.C.A.) (Podani, 1993).

Per ogni gruppo di rilievi è stato calcolato lo spettro corologico sui valori di frequenza. Per la compilazione degli spettri è stato fatto riferimento ai corotipi riportati in Pignatti (1982), distinguendo le categoria W-Mediterranee e individuando la categoria Pontiche che comprende gli elementi SE europei. La matrice gruppi di rilievi x tipi corologici (3 x 8) è stata successivamente sottoposta a ordinamento (P.C.A.).

Per i dati climatici si è fatto riferimento alla Carta del Fitoclima del Lazio (Blasi, 1993) ed in particolare alla stazione termopluviometrica di Cerasella (Parco Nazionale del Circeo).

Vengono riportate, per ciascuna associazione individuata, indicazioni di carattere ecologico, corologico, strutturale, sindinamico e sintassonomico. Nelle tabelle fitosociologiche viene evidenziato un gruppo di specie definito "elementi caratterizzanti la fisionomia", in grado di qualificare dal punto di vista fisionomico le cenosi rilevate. In questo modo si intende rivalutare il carattere fisionomico (specialmente quando si tratta di cenosi forestali, che in genere sono povere di specie caratteristiche).

Nella tabella fitosociologica, per rivalutare il ruolo sintassonomico e cenologico dell'alleanza, si è scelto di evidenziarne le specie caratteristiche, mantenendole separate dagli ordini superiori.

Inquadramento geografico, geologico e climatico

Le località rilevate sono situate nel Lazio meridionale, nel territorio della provincia di Latina (figura 1).

Dal punto di vista geologico l'area è caratterizzata dai rilievi calcarei cretaci dei Monti Ausoni, dei Monti Lepini, del Promontorio del Circeo, e dai depositi pleisto-olocenici della Pianura Pontina (AA.VV., 1988).

Selva Piana, Molella, Arciglioni e Rovine di Circe sono collocate alla base del Promontorio del Circeo, sulla duna pleistocenica costituita da sabbie rosse eoliche ("Duna Antica"). Questo complesso dunare contiene una falda continua e molto estesa che si mantiene, nell'area studiata, a una profondità non superiore ai 15 metri (Mariotti, 1989). Morfologicamente la zona è caratterizzata dalla presenza dei cordoni dunari fossili che danno luogo a lievi ondulazioni del terreno.

La località Bosco del Polverino è ubicata su un esteso deposito eolico di queste sabbie rosse, molto classate, con quote comprese tra 20 e 100 m s.l.m., nell'area di raccordo tra la catena dei M.ti Lepini e quella dei M.ti Ausoni, in prossimità dello sbocco sulla Pianura Pontina. Per le caratteristiche di purezza di questi depositi l'area è interessata da attività estrattive in varie fasi di coltivazione.

Oliveto, Peretto, Brecciaro, Colle Palombi, La Macchia e Colonna, situate nelle aree pedemontane e sui versanti settentrionali del Promontorio del Circeo e di Monte Saiano, sono caratterizzate dalla presenza di suoli profondi derivati da falde di detrito calcareo.

S. Vito e Valle Marina sono vallate che sfociano nella Piana di Fondi alle pendici della catena dei M.ti Ausoni il cui fondovalle è costituito da depositi colluviali di terre rosse, la cui genesi è in relazione con variazioni climatiche ed eustatiche.

Per quanto riguarda il clima si registrano precipitazioni annue di 966 mm, temperatura media di 16,2°C, temperatura media mensile inferiore ai 10°C tra gennaio e febbraio e un periodo di aridità tra maggio e agosto (figura 1). Dal punto di vista fitoclimatico le aree indagate risultano appartenere al termotipo "mesomediterraneo inferiore", ombrotipo "subumido superiore" della Regione mediterranea (Blasi, 1993).

RISULTATI

Dalla classificazione dei rilievi sono emersi due gruppi principali rappresentati dai boschi di sughera e leccio e i boschi di farnetto con sughera (figura 2). A un livello gerarchico inferiore è possibile individuare una variante con cerro all'interno dei boschi con sughera e leccio. Questa articolazione è ben evidente anche nel diagramma di dispersione relativo all'ordinamento dei rilievi (P.C.A., 1° e 2° asse: varianza cumulativa 35.15%) (figura 2): lungo il primo asse vengono segregati i rilievi con preponderanza di specie dei *Quercetea ilicis* (porzione negativa dell'asse) da quelli con maggior numero di specie dei *Quercus-Fagetea* (porzione positiva dell'asse). Lungo il secondo asse vengono invece separati tra loro i due aspetti delle sugherete dei *Quercetea ilicis*, il primo collocato su suoli derivati da calcare e il secondo su sabbie silicee.

Per quanto riguarda le caratteristiche corologiche delle cenosi studiate, l'ordinamento della matrice gruppi di rilievi x corotipi (figura 3) ha messo in risalto come gli elementi Mediterraneo-Atlantici e Eurimediterranei costituiscano la matrice floristico-corologica comune a tutti i tipi di vegetazione rilevata, coerentemente alle caratteristiche fitoclimatiche mesomediterranee subumide dell'area. La cenosi più mesofila a farnetto e sughera si differenzia per l'abbondanza di Pontiche e Eurasiatiche mentre gli aspetti di sughereta con leccio sono fortemente legati al corotipo Steno-Mediterraneo e W-Mediterraneo.

L'insieme dei risultati floristici, cenologici e corologici conduce a individuare quindi due tipologie principali: una afferente alla classe *Quercetea ilicis*, all'alleanza *Quercion ilicis*, ampiamente distribuita nel territorio laziale, e un'altra, più localizzata, riferita alla classe *Quercus-Fagetea*, all'alleanza *Teucrio siculi-Quercion cerridis*. La sughera quindi, come già indicato da altri autori (Blasi *et al.*, 1993; Testi e Lucattini, 1994), si ritrova nel territorio laziale principalmente nelle cenosi più mesofile del *Quercion ilicis*, che ospitano querce decidue e specie laurifille.

E' possibile però identificare anche un querceto deciduo con sughera nell'area planiziaria subcostiera, dove la compagine floristica è già di chiara pertinenza dei *Quercus-Fagetea*.

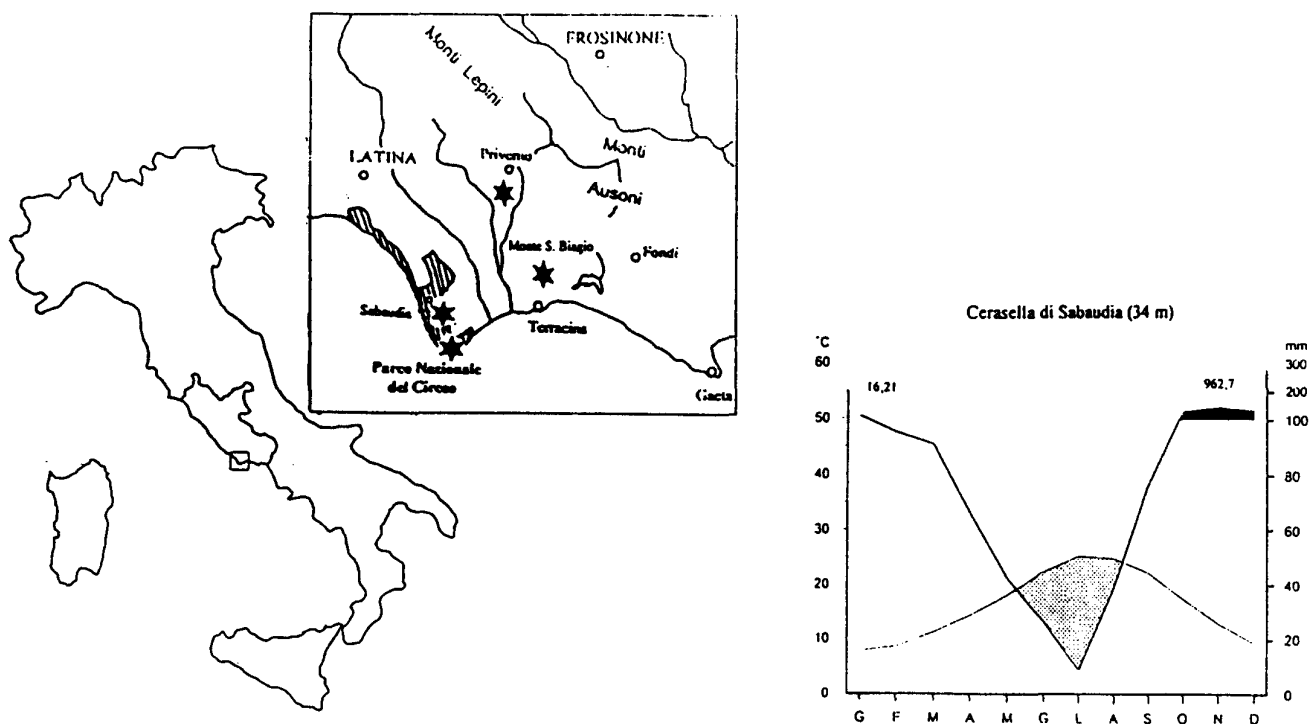


Figura 1. Localizzazione delle aree rilevate e diagramma termopluviometrico di Cerasella di Sabaudia

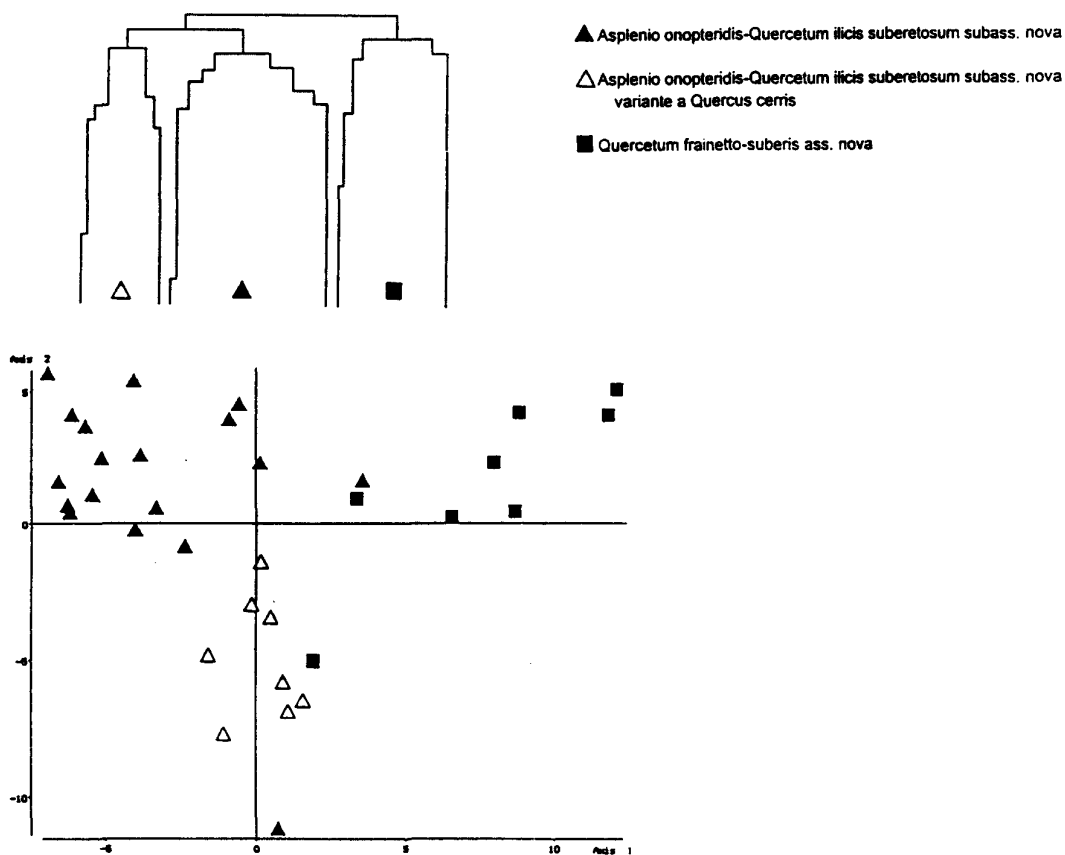


Figura 2. Dendrogramma e diagramma di dispersione (P.C.A.) dei rilievi

Nel primo caso, i boschi di leccio e sughera vengono inseriti nell'*Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis subereto-sum* subass. nova, che corrisponde ai boschi freschi di sclerofille su suoli profondi e lisciviati; oltre all'aspetto tipico si può identificare una variante con *Quercus cerris* e *Cytisus villosus*, su sabbie fortemente silicee.

Nel secondo caso, invece, la sughera entra a far parte di un bosco deciduo dominato dal farnetto, che viene denominato *Quercetum frainetto-suberis* ass. nova, in contatto catenale con i querceti misti planiziari.

***Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* subass. nova (Olotipo : tabella 1, rilievo 12)**

Sincorologia : questa cenosi è stata rilevata nell'area pedemontana dei rilievi calcarei costieri del Lazio meridionale e nelle morfologie più rilevate dell'area planiziaria, probabilmente il suo areale può essere esteso a altri siti analoghi dell'Italia centro-meridionale. Dal punto di vista corologico è caratterizzata dall'alta percentuale di specie ad areale mediterraneo (Steno-Mediterranee 43 %, Euri-Mediterranee 12 %) anche se non mancano specie ad areale sud e est europeo (Eurasiatriche 11 %, Pontiche 10 %).

Sinecologia : si colloca preferenzialmente su suoli profondi, derivati da antiche falde di detrito, con buona ritenzione idrica, determinata da una consistente componente argillosa, ma si sviluppa anche sui regosuoli derivati da antiche sabbie dunari.

Elementi caratterizzanti la fisionomia : *Quercus suber*, *Q. ilex*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Fraxinus ornus*, *Arbutus unedo*.

Specie caratteristiche di associazione : *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus*, *Carex distachya*, *Clematis flammula*.

Specie caratteristiche di subassociazione : *Quercus suber*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*.

Struttura e sindinamica : boschi densi con strato arboreo alto in media 15 m (cop. 80 %), strato arbustivo abbondante (cop. 50 %) e strato erbaceo con copertura media del 40 %. Queste formazioni sono in contatto seriale con gli arbusteti dei *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* e in contatto catenale con i boschi di leccio e roverella dei versanti calcarei (*Quercion ilicis*) e le cerrete planiziari (*Teucrio siculi-Quercion cerridis*). Dal punto di vista sinecologico

differiscono dalle leccete di versante perchè si collocano preferenzialmente su suoli più profondi ed evoluti delle aree pedemontane. Questi boschi con sughera rappresentano le cenosi di transizione tra le formazioni forestali a sclerofille e quelle dominate da querce decidue.

Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* variante a *Quercus cerris

Sincorologia : questa cenosi è caratterizzata dall'elevato contingente di specie Steno-Mediterranee (37 %) e Euri-Mediterranee (17 %) e da una bassa percentuale di Eurasiatriche (9 %). La sua distribuzione è limitata all'Italia centrale.

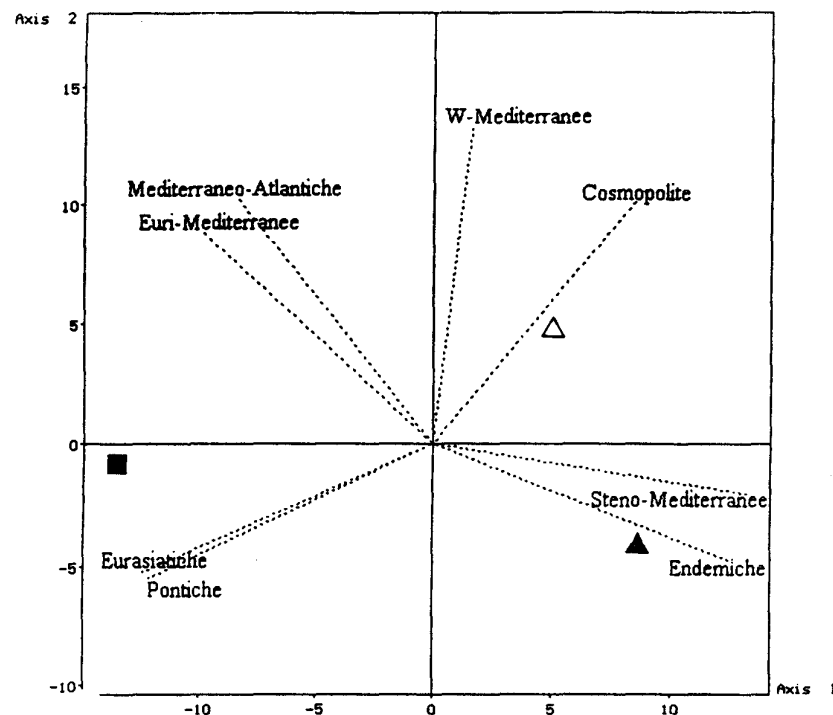
Sinecologia : si colloca sulle morfologie rilevate dei substrati sabbiosi o piroclastici delle aree subcostiere più interne. I suoli presentano una buona capacità di ritenzione idrica, hanno un pH da subacido a acido, presentano in genere una discreta presenza di argilla e sono sottoposti a lisciviazione intensa (Dott.ssa Dowgiallo, dati inediti).

Elementi caratterizzanti la fisionomia : *Quercus suber*, *Q. cerris*, *Q. ilex*, *Cytisus villosus*, *Erica arborea*, *Cistus salvifolius*. Specie guida della variante : *Quercus cerris* e *Cytisus villosus*.

Struttura e sindinamica : bosco chiuso ben strutturato con strato arboreo alto mediamente 15 m, strato arbustivo abbondante (cop. 70 %) e buona copertura dello strato erbaceo (cop. 60 %). E' legato dinamicamente ai mantelli dei *Pistacio-Rhamnetalia* e ai cespuglieti dei *Cisto-Lavanduletea*. Questa cenosi, ricca in specie quercine, corrisponde a una comunità con sughera evoluta e ben strutturata che ha stretti rapporti con il querceto misto planiziario, ma ne differisce per l'abbondanza degli elementi sempreverdi sclerofilli e laurifilli ed è ancora ascrivibile al *Quercion ilicis*. E' in contatto catenale con le leccete dei versanti calcarei dell'antiappennino laziale o con i querceti di caducifoglie planiziali o subcollinari.

***Quercetum frainetto-suberis* ass.nova (Olotipo : tabella 2, rilievo 1)**

Sincorologia : associazione distribuita prevalentemente nel Lazio meridionale, con locali e puntiformi presenze, floristicamente impoverite, nella bassa Maremma.



	W-Medit.	Steno-Medit.	Euri-Medit.	Endem.	Euras.	Medit.-Atl.	Cosmop.	Pontiche
▲	7	43	12	2	11	5	11	10
△	10	37	17	1	9	6	13	7
■	7	24	18	0	17	6	10	18

▲ *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum subass. nova*

△ *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum subass. nova*
variante a *Quercus cerris*

■ *Quercetum frainetto-suberis ass. nova*

Figura 3. Diagramma di dispersione (P.C.A.) della matrice rilievi x corotipi

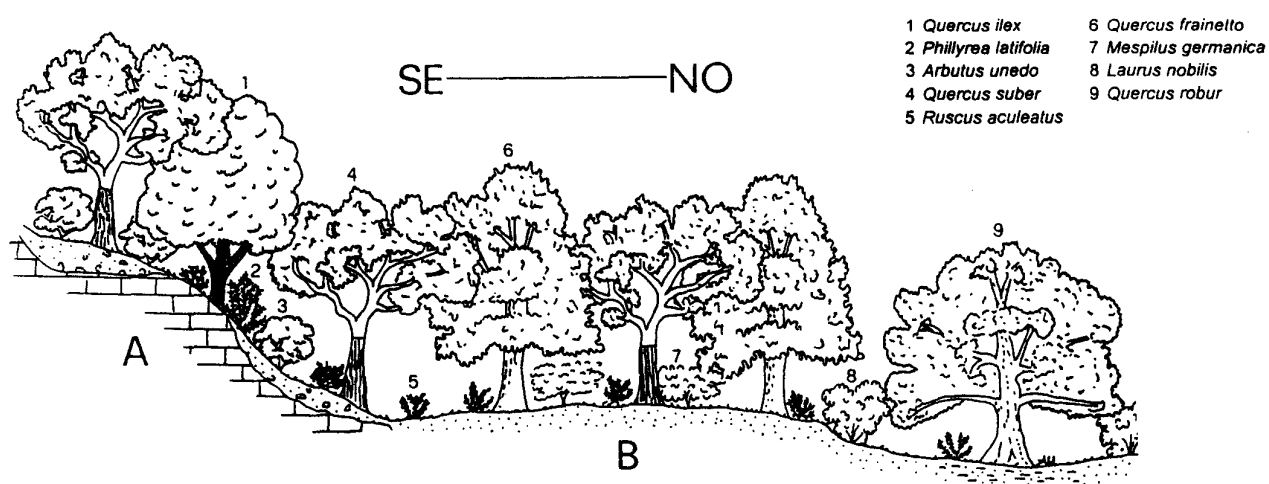


Figura 4. Profilo schematico del contatto catenale tra *Quercion ilicis* (A) e *Teucrio siculi-Quercion cerridis* (B) nel Lazio meridionale

La cenosi si distingue dalle altre per la maggiore presenza di specie Pontiche e abbondanza di specie Eurasiatiche (35 % complessivo) anche se l'insieme delle specie ad areale mediterraneo è ancora ben rappresentato (42 %).

Sinecologia : è stata rilevata nella porzione più recente della duna pleistocenica della Piana Pontina, su suoli sciolti a tessitura sabbioso-argillosa, a pH generalmente acido, ben drenati.

La variante edafo-igrofila a farnia si colloca nelle lievi depressioni, dove la falda è più superficiale e maggiore è la componente argillosa del suolo.

Elementi caratterizzanti la fisionomia : *Quercus suber*, *Q. frainetto*, *Fraxinus ornus*, *Mespilus germanica*, *Carpinus orientalis*, *Ruscus aculeatus*.

Specie caratteristiche : *Quercus suber*, *Clematis flammula*, *Melica arrecta*.

Struttura e sindinamica : la cenosi si presenta ben strutturata con strato arboreo alto fino a 15 m (cop. 80 %), strato arbustivo con copertura media del 30% e strato erbaceo con copertura del 60 %.

Il *Quercetum frainetto-suberis* rappresenta la comunità più termofila nell'ambito del *Teucro siculi-Quercion cerridis* ed è in contatto catenale con la cerreta planiziaria e le sue varianti meso-igrofile a farnia e carpino bianco delle lievi depressioni interdunali. Legati dinamicamente a questo bosco si hanno cespuglieti riferibili ai *Pistacio-Rhamnetalia* e ai *Prunetalia spinosae*, in relazione alla diversa esposizione e andamento morfologico.

DISCUSSIONE E CONCLUSIONI

La sughera è un elemento frequente nel paesaggio tirrenico costiero e testimonia la larga diffusione di pascoli arborati e coltivazioni estensive, forme di uso del suolo perpetuatesi per secoli in questo territorio. La si trova però in cenosi strutturate solo nei siti più xerici della pianura e nei siti più freschi dei bassi rilievi calcarei costieri, che rappresentano probabilmente il suo habitat primario.

Nel paesaggio tirrenico laziale, la quercia da sughero gioca un ruolo importante quale termine di passaggio tra le formazioni a sclerofille e i querceti decidui termofili con farnetto e cerro, in quanto si accompagna al leccio nel pedemonte dei rilievi calcarei costieri, sugli affioramenti tufacei e nelle aree dunari recenti, mentre si associa al farnetto sui suoli più sabbiosi dell'area planiziaria (figura 4). Nel primo caso dominano gli elementi dei *Quercetalia ilicis*, nel secondo acquistano invece un peso rilevante le specie

dei *Quercus-Fagetalia*. In tutti e due casi è presente però una matrice floristica comune eurimediterranea e mediterraneo-atlantica di elementi laurifilli quali *Ruscus aculeatus*, *Hedera helix*, *Rubia peregrina*, *Tamus communis*. Queste specie ben si accordano al clima mite e umido del settore tirrenico del Lazio meridionale e la progressiva riduzione del disturbo antropico, in particolare dell'incendio, sta portando ad un recupero delle specie laurifille così come è stato riscontrato nel Mediterraneo occidentale (Barbero *et al.*, 1990). Il tema del progressivo aumento delle laurifille è ampiamente discusso anche in Europa centrale e il fenomeno viene considerato un buon indicatore del progressivo cambiamento climatico (Hansen *et al.*, 1988). In Italia centrale e settentrionale in effetti si registra un contemporaneo aumento delle precipitazioni e delle temperature che favorisce la diffusione di questo contingente floristico (Blasi, 1996).

Dal punto di vista sintassonomico, le cenosi con sughera sono di difficile attribuzione e la variabilità cenologica di questa specie è stata segnalata anche per altri distretti geografici, inducendo diversi Autori a proporre nuove alleanze dei *Quercetalia ilicis* (*Quercion suberis*, *Quercion brotero-suberis*, *Erico-Quercion ilicis*, *Quercus rotundifoliae-Oleion sylvestris*), coerenti con le caratteristiche corologiche, edafiche e climatiche locali (Loisel, 1971 ; Rivas-Martinez, 1984 ; Brullo *et al.*, 1977 ; Barbero *et al.*, 1981).

Nel Lazio, la diffusa potenzialità per i boschi a caducifoglie dei *Quercus-Fagetalia* (Blasi *et al.*, 1993) limita la presenza di boschi primari dei *Quercetalia ilicis* solo in siti con caratteri geomorfologici ed edafici di maggiore xericità.

Nel distretto tirrenico studiato, i querceti a cerro e farnetto rappresentano la vegetazione zonale della pianura e sono stati riferiti in questi ultimi anni alle alleanze *Quercion frainetto* e *Teucro siculi-Quercion cerridis*, dell'ordine *Quercetalia pubescenti-petraeae* (Spada, 1982 ; Blasi, 1984 ; Abbate *et al.*, 1987 ; Lucchese & Pignatti, 1990 ; Scoppola *et al.*, 1993).

Nel pedemonte dei rilievi calcarei costieri e nelle aree di espluvio dei complessi dunari costieri e interni si hanno invece ambiti di chiara pertinenza del *Quercion ilicis*, correlati a suoli più drenati, e manca uno spazio ecologico per l'affermazione di un'altra alleanza forestale nell'ambito dei *Quercetalia ilicis*, come accade in altri settori del bacino del Mediterraneo (Loisel, 1971 ; Rivas-Martinez, 1984 ; Brullo *et al.*, 1977).

Nel Lazio pertanto le sugherete con leccio vengono inserite nel *Quercion ilicis* mentre i boschi misti con sughera nel *Teucro siculi-Quercion cerridis*.

In particolare le sugherete di chiara pertinenza del *Quercion ilicis* vengono riferite all'associazione *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis*, che raggruppa le leccete fresche con laurifille, subassociazione nuova suberetosum. La progressiva riduzione delle attività agricole nei settori pianiziali e collinari consentirà di verificare l'eventuale presenza di sugherete ben differenziate floristicamente dalle leccete fresche. Allo stato attuale del recupero della vegetazione autoctona non è possibile attribuire a queste cenosi il livello sintassonomico di associazione.

Nell'ambito invece del *Teucro siculi-Quercion cerridis* viene identificata un'associazione nuova, *Quercetum frainetto-suberis*, che rappresenta l'aspetto più termofilo nell'ambito di questa alleanza.

Per i boschi con sughera del Lazio era stata proposta l'associazione *Cytiso villosi-Quercetum suberis* (Testi & Lucatini, 1994), all'interno della quale venivano evidenziati aspetti ricchi in specie dei *Quercio-Fagetea*. Dall'analisi dei dati raccolti nel corso di questa ricerca è emerso che non è possibile ricondurre ad una sola associazione le cenosi laziali con sughera e che *Cytisus villosus* riveste un ruolo importante come elemento dei mantelli legati alle sugherete su sabbie, come viene riportato anche per la Spagna sud-orientale, dove queste cenosi vengono inquadrare nel *Cytiso villosi-Ericetum arborae* (Costa et al., 1985). Si è preferito pertanto adottare una scelta sintassonomica più articolata e coerente con le caratteristiche sinecologiche e sindinamiche delle cenosi con sughera studiate.

La posizione sintassonomica della sugherete rilevate risulta originale rispetto a quanto noto per il resto del bacino del Mediterraneo e va ricollegata al significato fitogeografico della specie nel distretto tirrenico italiano. In questa zona infatti la specie si trova in prossimità del limite orientale del suo areale e entra in contatto con le cenosi boschive a prevalenza di querce caducifoglie a distribuzione Sud-Est europea, che rappresentano qui la vegetazione naturale potenziale. Per questi motivi, oltre a mantenersi nell'ambito dei *Quercetalia ilicis*, si integra nel contesto dei boschi dei *Quercetalia pubescenti-petraeae*.

L'inquadramento sintassonomico proposto è il risultato di un approccio integrato allo studio del paesaggio vegetale, in cui oltre alla combinazione

floristica caratteristica si è tenuto conto delle specie caratterizzanti la fisionomia e della stretta relazione tra i caratteri morfologici e sindinamici.

Lavoro eseguito con i fondi M.U.R.S.T. 40%.

BIBLIOGRAFIA

- AA.VV., 1988. Carta delle Litofacies del Lazio-Abruzzo ed aree limitrofe con note illustrative. CNR Progetto Finalizzato "Geodinamica", 5. Roma.
- Abbate G., Blasi C., Spada F. & Scoppola A., 1987. Analisi fitogeografica e sintassonomica dei querceti a *Quercus frainetto* dell'Italia centrale e meridionale. *Not. Fitosoc.*, 23 : 63-84.
- Arrigoni P.V., Mazzanti A. & Ricceri C., 1990. Contributo alla conoscenza dei boschi della Maremma grossetana. *Webbia*, 44 (1) : 121-150.
- Barberis G. & Mariotti M., 1979. Notizie geobotaniche su *Quercus suber* in Liguria. *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.*, 55 (3) : 61-82.
- Barbero M., Quézel P. & Rivas-Martinez S., 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, 9 (3): 311-412.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R., Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio*, 87 : 151-173.
- Blasi C., 1984. *Quercus cerris* and *Quercus frainetto* woods in Latium (Central Italy). *Ann. Bot. (Roma)*, 42 : 7-19.
- Blasi C., 1993. Carta del Fitoclima del Lazio. (Scala 1:250.000). Reg. Lazio, Ass. Agricoltura, e Foreste, Caccia e Pesca, Usi civici. Univ. "La Sapienza", Dip. Biologia Vegetale. Roma.
- Blasi C., 1996. Un approccio fitoclimatico allo studio dei cambiamenti climatici in Italia. *S.It.E. Atti*, 17 : 39-3. Napoli, 11-14 settembre 1996.
- Blasi C., Dowgiallo G., Follieri M., Lucchese F., Magri D., Pignatti S. & Sadori L., 1993. La vegetazione naturale potenziale dell'area romana. *Acc. Naz. dei Lincei, Atti dei Convegni Lincei* 115, XI Giornata dell'Ambiente Convegno su tema: *La Vegetazione Italiana*: 423-457.
- Blasi C. & Paoletta A., 1993. *Progettazione ambientale*. La Nuova Italia Scientifica, Roma.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology*. Mc Graw-Hill Book Company. New York.
- Braun-Blanquet J., 1936. La chênaie d'Yeuse méditerranéenne. *Mem. Soc. Sc. Nat., Nîmes*, 5 : 135-143.
- Braun-Blanquet J., Pinto da Silva A.R. & Rozeira A., 1956. *Résultats de deux excursions géobotaniques à travers le Portugal septentrional et moyen*. Instituto de Botanica "Dr. G. Sampaio", 36 (2). Porto.
- Brullo S., Di Martino A. & Marcenó C., 1977. La vegetazione di Pantelleria (studio fitosociologico). *Pubblicazioni Ist. di Bot. dell'Univ. di Catania*.
- Brullo S. & Marcenó C., 1984. Contributo alla conoscenza della classe *Quercetalia ilicis* in Sicilia. *Not. Fitosoc.*, 19 (1): 183-229.
- Costa M., Peris J.B., Figuerola R. & Stübing G., 1985. Los alcornoques valencianos. *Doc. Phytosoc.*, 9: 301-318.
- De Lillis M. & Testi A., 1984. Popolamenti a *Quercus suber* in località Valle dell'Inferno (Roma). *Ann. Bot. (Roma)*, 42, *Studi sul territorio* suppl. 2 : 49-68.
- Gentile S., Barberis G. & Paola G., 1984. Stato delle conoscenze sulla vegetazione dei *Quercetalia ilicis* nel

- versante tirrenico settentrionale. *Not. Fitosoc.*, 19 (2) : 109-122.
- Hansen J., Fung I., Lacis A., Rind D. & Stone P., 1988. Global climate changes as forecast by Goddard Institute for Space Studies three-dimensional model. *J. Geophys. Res.*, 93 : 9341-9364.
- Loisel R., 1971. Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel (ripisilves exclues). *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 118 : 203-236.
- Lucchese F. & Pignatti S., 1990. Sguardo sulla vegetazione del Lazio marittimo. *Acc. Naz. Lincei Quaderno* 264 : 5-45.
- Mariotti G., 1989. L'evoluzione geologica dell'area pontina. Atti Conv. "Incontro con la geologia", P.N.Circeo (Sabaudia, 1984): 1-4.
- Molinier R., 1959. Etude des groupements végétaux terrestres du Cap Corse. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 19: 5-75.
- Mossa L., 1987. Aspetti vegetazionali della Giara di Gesturi (Sardegna centrale). *Ann. Bot. (Roma)*, 45, *Studi sul territorio* suppl. 5 : 1-28.
- Pignatti S., 1982. *Flora d'Italia*. 3 vol. Edagricole, Bologna.
- Podani J., 1993. *Syntax pc. Computer programs for multivariate data analysis in ecology and systematics*, version 5. Scientia Publishing, Budapest.
- Rivas-Martinez S., 1975. La vegetacion de la clase *Quercetea ilicis* en Espana y Portugal. *An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, 31(2) : 205-259.
- Rivas-Martinez S., Costa M. & Izco J., 1984. Sintaxonomia de la clase *Quercetea ilicis* en el Mediterraneo occidental. *Not. Fitosoc.*, 19 (2) : 71-98.
- Scoppola A., Blasi C., Abbate G., Cutini M., Di Marzio P., Fabozzi C. & Fortini P., 1993. Analisi critica e considerazioni fitogeografiche sugli ordini e le alleanze della classe *Querceto-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. '37 em Oberd. 1992. *Ann. Bot. (Roma)*, 51, *Studi sul territorio* suppl. 10 : 81-112.
- Spada F., 1982. Contribution to the phytosociology of *Quercus frainetto* Ten. forests in Central Italy: some data from Southern Latium. *Medd. Vaxtbl. Inst., Uppsala* (3).
- Testi A. & Lucattini C., 1994. Contribution to the syntaxonomic knowledge of *Quercus suber* woodlands of Latium. *Rend. Fis. Acc. Lincei*, 9 (5) : 247-259.

APPENDICE 1: DATI STAZIONALI DEI RILIEVI

Tabella 1 - *Asplenio onopteridis* - *Quercetum ilicis suberetosum*

Rilievo 1 - località Molella; altitudine 25 m s.l.m.; esposizione NO; inclinazione 20°; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 20; copertura strato arbustivo 60 %; copertura strato erbaceo 30 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 16;

Rilievo 2 - località Molella; altitudine 25 m s.l.m.; esposizione NO; inclinazione 30°; copertura strato arboreo 95 %, altezza m 12; copertura strato arbustivo 10 %; copertura strato erbaceo 15 %; superficie rilevata 90 mq; n° di specie 16;

Rilievo 3 - località Arciglion; altitudine 6 m s.l.m.; esposizione S; inclinazione 15°; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 80 %; copertura strato erbaceo 70 %; superficie rilevata 80 mq; n° di specie 12;

Rilievo 4 - località La Macchia; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione SO; inclinazione 5°; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 10; copertura strato arbustivo 70 %;

copertura strato erbaceo 10 %; superficie rilevata 170 mq; n° di specie 25;

Rilievo 5 - località La Macchia; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione SO; inclinazione 5°; copertura strato arboreo 95 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 80 %; copertura strato erbaceo 10 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 22;

Rilievo 6 - località Colonna; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione NE; inclinazione 25°; petrosità 5 %; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 10; copertura strato arbustivo 50 %; copertura strato erbaceo 30 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 18;

Rilievo 7 - località Monte Saiano; altitudine 260 m s.l.m.; esposizione SE; inclinazione 30°; rocciosità 10 %; petrosità 40 %; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 10 %; copertura strato erbaceo 5 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 15;

Rilievo 8 - località Monte Saiano; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione ESE; inclinazione 20°; copertura strato arboreo 85 %, altezza m 12; copertura strato arbustivo 0 %; copertura strato erbaceo 20 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 14;

Rilievo 9 - località Monte Saiano; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione SE; inclinazione 40°; rocciosità 10 %; petrosità 40 %; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 10; copertura strato arbustivo 30 %; copertura strato erbaceo 10 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 15;

Rilievo 10 - località Valle Marina; altitudine 90 m s.l.m.; esposizione N-NE; inclinazione 10°; copertura strato arboreo 85 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 60 %; copertura strato erbaceo 50 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 26;

Rilievo 11 - località S. Vito; altitudine 100 m s.l.m.; esposizione NE; inclinazione 4°; rocciosità 2 %; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 6; copertura strato arbustivo 70 %; copertura strato erbaceo 60 %; superficie rilevata 80 mq; n° di specie 23;

Rilievo 12 - località Valle Marina; altitudine 100 m s.l.m.; esposizione SE; inclinazione 18°; copertura strato arboreo 70 %, altezza m 8; copertura strato arbustivo 95 %; copertura strato erbaceo 5 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 25;

Rilievo 13 - località Brecciaro; altitudine 50 m s.l.m.; esposizione NO; inclinazione 7°; rocciosità 5 %; petrosità 30 %; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 45 %; copertura strato erbaceo 10 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 16;

Rilievo 14 - località Oliveto; altitudine 50 m s.l.m.; esposizione N; inclinazione 25°; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 12; copertura strato arbustivo 20 %; copertura strato erbaceo 5 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 18;

Rilievo 15 - località Peretto; altitudine 210 m s.l.m.; esposizione N; inclinazione 10°; rocciosità 5 %; petrosità 30 %; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 40 %; copertura strato erbaceo 30 %; superficie rilevata 125 mq; n° di specie 25;

Rilievo 16 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 95 %, altezza m 12; copertura strato arbustivo 60 %; copertura strato erbaceo 60 %; superficie rilevata 200 mq; n° di specie 23;

Rilievo 17 - località Oliveto; altitudine 23 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 75 %, altezza m 20; copertura strato arbustivo 40 %; copertura strato erbaceo 20 %; superficie rilevata mq 100; n° di specie 21;

Rilievo 18 - località Peretto; altitudine 190 m s.l.m.; esposizione N; inclinazione 20°; rocciosità 20 %; petrosità 10 %; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 12; copertura strato arbustivo 30 %; copertura strato erbaceo 5 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 17;

Rilievo 19 - località Bosco del Polverino; altitudine 90 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 100 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 65 %; copertura strato erbaceo 90 %; superficie rilevata 90 mq; n° di specie 13;

Rilievo 20 - località Bosco del Polverino; altitudine 85 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 60 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 95 %; copertura strato erbaceo 95 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 17;

Rilievo 21 - località Colle Palombi; altitudine 200 m s.l.m.; esposizione N; inclinazione 2°; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 50 %; copertura strato erbaceo 70 %; superficie rilevata 70 mq; n° di specie 22;

Rilievo 22 - località Bosco del Polverino; altitudine 80 m s.l.m.; esposizione S; inclinazione 2°; copertura strato arboreo 60 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 65 %; copertura strato erbaceo 30 %; superficie rilevata 50 mq; n° di specie 14;

Rilievo 23 - località Bosco del Polverino; altitudine 90 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 70 %, altezza m 10; copertura strato arbustivo 55 %; copertura strato erbaceo 30 %; superficie rilevata 90 mq; n° di specie 19;

Rilievo 24 - località Bosco del Polverino; altitudine 15 m s.l.m.; esposizione SO; inclinazione 10°; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 20; copertura strato arbustivo 20 %; copertura strato erbaceo 90 %; superficie rilevata 20 mq; n° di specie 16;

Rilievo 25 - località Bosco del Polverino; altitudine 70 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 70 %; copertura strato erbaceo 90 %; superficie rilevata 40 mq; n° di specie 18;

Rilievo 26 - località Bosco del Polverino; altitudine 65 m s.l.m.; esposizione SSE; inclinazione 5°; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 70 %; copertura strato erbaceo 70 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 24;

Tabella 2 - *Quercetum frainetto suberis*

Rilievo 1 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 30 %; copertura strato erbaceo 80 %; superficie rilevata 120 mq; n° di specie 19;

Rilievo 2 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 90 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 0 %; copertura strato erbaceo 70 %; superficie rilevata 100 mq; n° di specie 15;

Rilievo 3 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 95 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 10 %; copertura strato erbaceo 50 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 20;

Rilievo 4 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 100 %, altezza m 15; copertura strato arbustivo 20 %; copertura strato erbaceo 80 %; superficie rilevata 150 mq; n° di specie 20;

Rilievo 5 - località Arciglioni; altitudine 15 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 100 %, altezza m 20; copertura strato arbustivo 5 %; copertura strato erbaceo 70 %; superficie rilevata 80 mq; n° di specie 16;

Rilievo 6 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 100 %, altezza m 16; copertura strato arbustivo 30 %; copertura strato erbaceo 40 %; superficie rilevata 250 mq; n° di specie 18;

Rilievo 7 - località Rovine di Circe; altitudine 2 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 85 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 20 %; copertura strato erbaceo 90 %; superficie 300 mq; n° di specie 16;

Rilievo 8 - località Selva Piana; altitudine 12 m s.l.m.; terreno pianeggiante; copertura strato arboreo 80 %, altezza m 18; copertura strato arbustivo 50 %; copertura strato erbaceo 90 %; superficie rilevata 120 mq; n° di specie 20.

APPENDICE 2: SINTAXA CITATI NEL TESTO

Quercetea ilicis Br.-Bl. in Br.-Bl., Roussine et Nègre 1952

Quercetalia ilicis Br.-Bl. ex Molinier 1934

Quercion ilicis Br.-Bl. ex Molinier 1934 em. Rivas-Martínez 1975

Viburno-Quercetum ilicis suberetosum Br.-Bl. 1936 em. Rivas-Martínez 1975 (syn. *Quercetum ilicis galloprovinciale suberetosum* Br.-Bl. 1936)

Cytiso villosi-Quercetum suberis Testi, Lucattini, Pignatti 1994

Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis (Br.-Bl. 1936) Rivas-Martínez 1975

Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum subass. nova

Erico-Quercion ilicis Brullo, Di Martino, Marcenò 1977

Quercion brotero-suberis Br.-Bl., Silva, Rozeira 1956 corr. Rivas-Martínez 1975

Quercion suberis Loisel 1971

Quercus rotundifoliae-Oleion sylvestris Barbero, Quézel & Rivas-Martínez 1981

Pistacio-Rhamnetalia alaterni Rivas-Martínez 1975

Cytiso villosi-Ericetum arboreae Costa, Peris, Figuerola, Stübing 1985

Quercus-Fagetea Br.-Bl. et Vlieger 1937

Quercetalia pubescenti-petraeae Klika 1933 corr. Moravec in Béguin et Theurillat 1984

Teucro siculi-Quercion cerridis Ubaldi 1988 em. Scoppola et Filesi 1993

Quercetum frainetto-suberis ass. nova

Quercion frainetto Horvat 1954

Rhamno-Prunetea Rivas-Goday et Borja 1961

Prunetalia spinosae Tx. 1952

Cisto-Lavanduletea Br.-Bl. in Br.-Bl., Molinier et Wagner 1940

APPENDICE 3: TABELLA 1 E TABELLA 2

n. rilievo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
Asplenio onopteridis-																											
Quercetum ilicis																											
Rubia peregrina	+	+	+	1	1	+	+	.	+	2	1	1	2	+	1	+	1	1	1	2	1	3	1	1	2	1	
Ruscus aculeatus	+	+	.	1	.	+	.	.	1	3	.	1	3	3	1	4	2	2	2	2	2	2	1	.	2	2	
Phillyrea latifolia	1	1	1	.	.	.	.	+	.	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	.	+	1	+	.	2	
Viburnum tinus	.	.	.	+	1	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	3	1	+	.	+	.	.	1	
Carex distachya	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	2	.	.	.	
Clematis flammula	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Suberetosum subass. nova																											
Quercus suber	2	2	3	3	3	2	+	2	1	3	4	2	4	1	2	4	3	1	2	3	2	3	4	2	+	2	
Erica arborea	+	+	1	2	2	.	1	.	2	3	+	3	.	+	+	.	.	.	1	1	2	1	1	.	.	1	
Myrtus communis	.	.	.	2	2	.	+	+	1	+	2	2	.	.	.	+	1	+	.	.	+	.	+	.	.	.	
variante a Quercus cerris																											
Quercus cerris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	+	.	+	.	.	.	.	.	3	1	1	4	+	.	3	4	
Cytisus villosus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	2	2	+	2	2	
Quercion ilicis																											
Quercus ilex	4	4	3	1	1	2	3	3	3	1	.	1	4	4	3	+	1	3	.	2	.	1	.	2	2	3	
Asparagus acutifolius	.	.	+	+	+	1	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	1	+	1	+	
Arbutus unedo	+	.	2	1	2	.	+	1	.	1	.	2	+	2	1	1	1	2	.	.	1	1	+	.	.	.	
Cyclamen repandum	.	2	.	+	+	2	+	+	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Quercetalia ilicis																											
Quercetea ilicis																											
Smilax aspera	1	1	2	1	1	+	1	+	1	1	+	1	3	2	3	1	1	2	1	+	2	1	+	1	2	1	
Asplenium onopteris	1	1	.	1	+	1	+	+	+	1	+	2	1	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	+	+	+	
Pistacia lentiscus	.	+	.	1	+	1	+	.	+	.	3	1	1	+	2	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	1	
Rosa sempervirens	.	+	.	1	1	.	.	.	.	+	+	1	.	1	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	
Ampelodesmos mauritanicus	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Rhamnus alaternus	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Altre specie																											
Hedera helix	3	1	4	.	+	3	+	1	1	3	+	+	.	1	1	4	2	.	4	4	3	3	2	4	4	4	
Fraxinus ornus	3	.	.	+	+	3	1	.	.	.	+	1	1	3	1	2	1	2	1	2	1	.	.	.	.	.	
Tamus communis	.	.	.	+	+	2	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	
Carpinus orientalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1	2	.	.	.	1	+	.	.	1	+	.	2	2	1	.	
Crataegus monogyna	.	+	.	+	.	.	.	.	.	1	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	
Quercus frainetto	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	2	
Sorbus domestica	1	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2	2	.	1	.	.	.	.	.	
Teucrium siculum	.	.	.	+	+	.	.	.	.	2	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	
Viola suavis	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	1	1	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	
Brachypodium sylvaticum	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	3	.	.	.	1	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	
Rubus ulmifolius	.	.	.	.	+	.	+	.	.	2	1	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	
Pteridium aquilinum	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	
Stachys officinalis	.	.	.	+	+	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	
Ligustrum vulgare	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1	
Carex sylvatica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Rubus canescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	.	1	1	.	
Luzula forsteri	+	+	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Prunus spinosa	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	
Rubus hirtus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Quercus pubescens	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	
Quercus robur	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	
Festuca heterophylla	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	
Brachypodium ramosum	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	
Buglossoides purpureocaulis	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Coronilla emerus	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Clematis vitalba	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Ulmus minor	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	
Cistus salvifolius	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	.	
Melica arrecta	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Prunella vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Agrimonia eupatoria	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Laurus nobilis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Mespilus germanica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Lathyrus venetus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Malus sylvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Ostrya carpinifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	
Acer campestre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	

Tabella 1. *Asplenio onopteridis-Quercetum ilicis suberetosum* subass. nova; elementi caratterizzanti la fisionomia dell'associazione: *Quercus suber*, *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Quercus ilex*, *Fraxinus ornus*, *Arbutus unedo*

Tabella 2. *Quercetum frainetto-suberis* ass. nova; elementi caratterizzanti la fisionomia: *Quercus frainetto*, *Quercus suber*, *Fraxinus ornus*, *Ruscus aculeatus*, *Carpinus orientalis*, *Mespilus germanica*

Caractéristiques édaphiques des formations à *Stipa tenacissima* L. de l'Algérie en relation avec la dynamique de la végétation

Halima ACHOUR-KADI HANIFI¹ & Roger LOISEL²

¹ Unité de Recherche sur les Ressources biologiques terrestres - BP 812 Alger-Gare, Algérie

² Université d'Aix-Marseille III, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Institut méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, UMR CNRS - Case 461 - 13397 Marseille Cedex 20, France

RESUME

Se basant sur un échantillonnage floristique dans 170 stations, les auteurs ont étudié les sols relatifs à ces biotopes. A partir de variables morphologiques et physicochimiques et grâce à des analyses multivariées, ils situent les sols les uns par rapport aux autres et montrent l'importance des variables relatives à la matière organique, à la texture, au complexe absorbant et au bilan hydrique. L'évolution de ces variables est représentative de l'état de dégradation du tapis végétal.

Mots-clés : alfa, Algérie, dynamique, relations sol-végétation, analyses multivariées

SUMMARY

The authors present a soil analysis based on a floristic sampling of 170 study plots. From the morphologic and physico-chemical variables they group the soils in relation to each other. They emphasize the importance of the variables related to the organic matter content, to the cation exchange complex, to the texture and to the water balance. The value of these variables are related to patterns of vegetation degradation.

Key-words : alfa, Algeria, dynamic, relation soil and vegetation, multivariate analysis

INTRODUCTION

L'alfa (*Stipa tenacissima* L.) est une espèce qui présente un grand intérêt écologique car elle joue un rôle très important dans la fixation des sols. Elle a aussi un intérêt économique certain puisqu'elle entre dans la fabrication de la pâte à papier, est utilisée en vannerie et sert de fourrage pour les troupeaux en période de disette. L'alfa pourrait en outre servir à la fabrication de composés utilisés dans les industries alimentaires et pharmaceutiques tel que le xylose (Tadjeddine, 1986). Mais cette espèce précieuse subit, depuis longtemps, une exploitation irrationnelle qui a entraîné sa régression. De la « mer d'alfa » décrite par Trabut en 1889 et inventoriée à 3 976 174 ha par le gouvernement général d'Algérie en 1921, il ne reste que 2 025 864 ha (C.N.T.S., 1989). En soixante-dix ans, la nappe d'alfa a régressé de moitié. Ghrab (1981) en Tunisie centrale estime que depuis une soixantaine d'années les steppes d'alfa régressent de 1 % en moyenne par an.

Répandue depuis le littoral dans les variantes chaude et tempérée de la région d'Oran jusqu'à plus de 1800 m dans les Aurès, l'alfa, de par sa haute fréquence, domine physionomiquement tout le paysage

steppique situé entre les deux Atlas. Compte tenu de l'importance des phénomènes de compensation entre facteurs, sa répartition est déterminée par la quantité d'eau mise à sa disposition, ce qui explique sa grande amplitude vis-à-vis de la pluviosité (70 mm dans la région de Ghardaïa, 600 mm dans l'Atlas tellien et les Aurès). Dans son aire de développement optimal, elle exige une pluviosité annuelle comprise entre 250 et 350 mm (Celles, 1975).

En ce qui concerne la température, l'alfa présente une grande résistance au froid (-19°C à Rogassa) tout en supportant les très fortes et brèves chaleurs d'été (+40°C). Son activité photosynthétique optimale se déroule à des températures comprises entre 15 et 25°C (Harche, 1985). « Les conditions climatiques et thermiques ne suffisent pas à elles seules à assurer une bonne végétation de la plante et les caractères du sol peuvent, s'ils sont défavorables, interdire le développement des touffes... L'alfa exige un sol à bonne perméabilité et un bon drainage » (Laumont & Berbigier, 1953).

La floraison de l'alfa dépend de pluies automnales suffisantes et d'un hiver relativement doux. En effet, dans les steppes pâturées, Celles (1975) et Djeba-Li (1978) citent un minimum de 250 mm à 300 mm de

pluies nécessaires ; alors que dans une parcelle mise en défens, Aidoud (1983) a observé des floraisons pour moins de 200 mm de précipitations.

Il semble que le surpâturage et la cueillette précoce de l'alfa soient responsables de la disparition des organes floraux. Il en découle que dans les conditions d'exploitation actuelles, aucune germination n'a été observée. En considérant ces observations biologiques et écologiques, la cueillette de l'alfa et le pâturage de ces parcours devraient être réglementés, mais malheureusement les nappes alfatières sont gérées le plus souvent de façon irrationnelle. Ainsi, les phytocénoses dominées par *Stipa tenacissima* sont menacées par une dégradation intense et un manque de régénération. Le rôle dévolu à cette espèce, aussi bien au niveau économique qu'au niveau de la conservation des sols, se réduit et des études précises concernant cette espèce sont plus que jamais nécessaires. C'est dans cette optique que nous avons abordé ce travail dont l'objet est la mise en évidence de relations entre la dynamique de la végétation et les caractéristiques édaphiques dans les formations à alfa.

Cette étude synchronique permet d'avancer des hypothèses sur l'évolution des groupements et de prévoir ainsi le devenir des nappes alfatières en cas de mauvaise gestion.

METHODOLOGIE

170 stations renfermant de l'alfa et représentatives des formations à alfa de l'Algérie ont été échantillonnées (figure 1). L'étude de la végétation a été fondée sur les relevés phytosociologiques. Chaque relevé a été effectué sur une superficie de végétation floristiquement homogène, « n'offrant pas d'écart de composition floristique appréciable entre ses différentes parties » (Guinochet, 1973). Cette superficie est variable : de la surface d'une touffe d'alfa à celle d'une cépaie de chêne vert ou à celle d'une clairière de 100 m².

En plus des espèces végétales, sont également notées lors du relevé le taux de recouvrement et la hauteur moyenne de chaque strate (arborée, arbustive, herbacée) et les principaux caractères écologiques de la station (altitude, pente, exposition, lithologie). En outre, chaque relevé est accompagné de la description du profil pédologique et de prélèvements de sol dans chaque horizon.

La détermination des taxons a été faite à partir de la nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales par (Quézel & Santa, 1962-1963).

Un premier traitement numérique a été effectué à partir de données floristiques (337 relevés dans 170 stations, 679 espèces) à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) accompagnée d'une classification ascendante hiérarchique (CAH). Ce traitement a permis de dresser une typologie des formations à alfa sur une base floristique.

Un second traitement numérique (AFC + CAH) a été appliqué à une centaine de profils pédologiques caractérisés par leurs variables édaphiques et celles liées à l'environnement. Ces cent solums (profils pédologiques) ont été réalisés sous l'alfa, sous les arbres ou arbustes et dans les espaces entre les arbres ou entre les touffes d'alfa ; ils sont représentatifs des différents groupes végétaux déterminés précédemment. Les variables écologiques de ce dernier traitement ont été choisies en fonction des résultats de l'analyse floristique et de l'analyse en composantes principales (Achour-Kadi Hanifi, 1997). Elles sont apparues déterminantes dans l'explication de la répartition de la végétation.

Les variables retenues sont : la pluviosité, la température minimale du mois le plus froid (« m »), l'indice de perturbation calculé pour chaque relevé d'après la relation (Loisel *et al.*, 1993) suivante :

$$\frac{\text{Nombre de Chaméphytes} + \text{Nombre de Thérophytes} \times 100}{\text{Nombre total d'espèces}}$$

et d'après la pente, la lithologie, la profondeur du sol, la texture exprimée par la somme en pourcentage des argiles et limons fins (Salter & Williams, 1969), la teneur en matière organique, la teneur en azote, la capacité d'échange cationique, les réserves d'eau exprimées par la différence entre le pF_{2,5} et le pF_{4,2}, le calcaire total, le calcaire actif et le phosphore assimilable.

D'après Pieri (1989), la stabilité des propriétés physiques des sols, et en particulier celle des agrégats, dépend beaucoup du rapport entre les teneurs en matière organique et de la fraction fine (limon + argile). En régions sèches où les teneurs en matière organique diminuent, le risque de dégradation de la structure des sols s'accroît.

Matière Organique / (Argile + Limons) x 100	Stabilité structurale
= 5	Agrégats instables
5 à 7	Risque fort de dégradation des sols
7 à 9	Risque faible de dégradation des sols
> 9	Agrégats stables

Tableau 1. Relation entre les teneurs en matière organique et en fraction fine, et la stabilité structurale des sols, selon Pieri (1989)

Variables	Code des états de variables	Bornes des classes	Signification des classes
Pluviosité (en mm)	PL1	200-300	très faible
	PL2	301-400	faible
	PL3	401-600	moyenne
	PL4	> 600	élevée
m (en °C)	PTM1	m 0	froid
	PTM2	0<m3	frais
	PTM3	m>3	tempéré
Indice de perturbation (en %)	IDP1	50	faible
	IDP2	51-75	moyen
	IDP3	> 75	élevé
Pente (en %)	PNT1	< 8	faible
	PNT2	9-25	moyenne
	PNT3	> 25	élevée
Lithologie	LTH1	Alternance marnes /calcaires	
	LTH2	Calcaires	
	LTH3	Grès calcaires	
	LTH4	Grès non calcaires	
Profondeur (en cm)	PR01	0-25	faible
	PR02	26-50	moyenne
	PR03	> 50	élevée
Texture	TEX1	Argile + limons fins 20	grossière
	TEX2	21< Argile + limons fins 40	moyenne
	TEX3	Argile + limons fins > 40	fine
Matière organique (en %)	MAT1	< 2,5	très faible
	MAT2	2,6 - 5	faible
	MAT3	6-10	moyenne
	MAT4	>10	élevée
Azote (en ‰)	AZ01	0,1 - 0,5	très faible
	AZ02	0,6 - 1,5	faible
	AZ03	1,6 - 2,5	moyenne
	AZ04	2,6	élevée
Capacité d'échange cationique (meq/100 g)	CEC1	16	très faible
	CEC2	17 - 30	faible
	CEC3	31 - 45	moyenne
	CEC4	> 45	élevée
Réserves en eau (pF 2,5 - pF 4,2) (en %)	EAU1	1 - 5	faible
	EAU2	6 -10	moyenne
	EAU3	> 10	élevée
Calcaire total (en %)	CAT1	< 5	très faible
	CAT2	6 - 25	faible
	CAT3	26 - 50	moyenne
	CAT4	> 50	élevée
Calcaire actif (en %)	CAA1	0	très faible
	CAA2	1 - 5	faible
	CAA3	6 - 15	moyenne
	CAA4	> 15	élevée
Phosphore assimilable (en p.p.m.)	PHO1	< 100	très faible
	PHO2	101 - 1000	faible
	PHO3	1001 - 2000	moyenne
	PHO4	> 2000	élevée

Tableau 2. Code des états des variables et leur signification

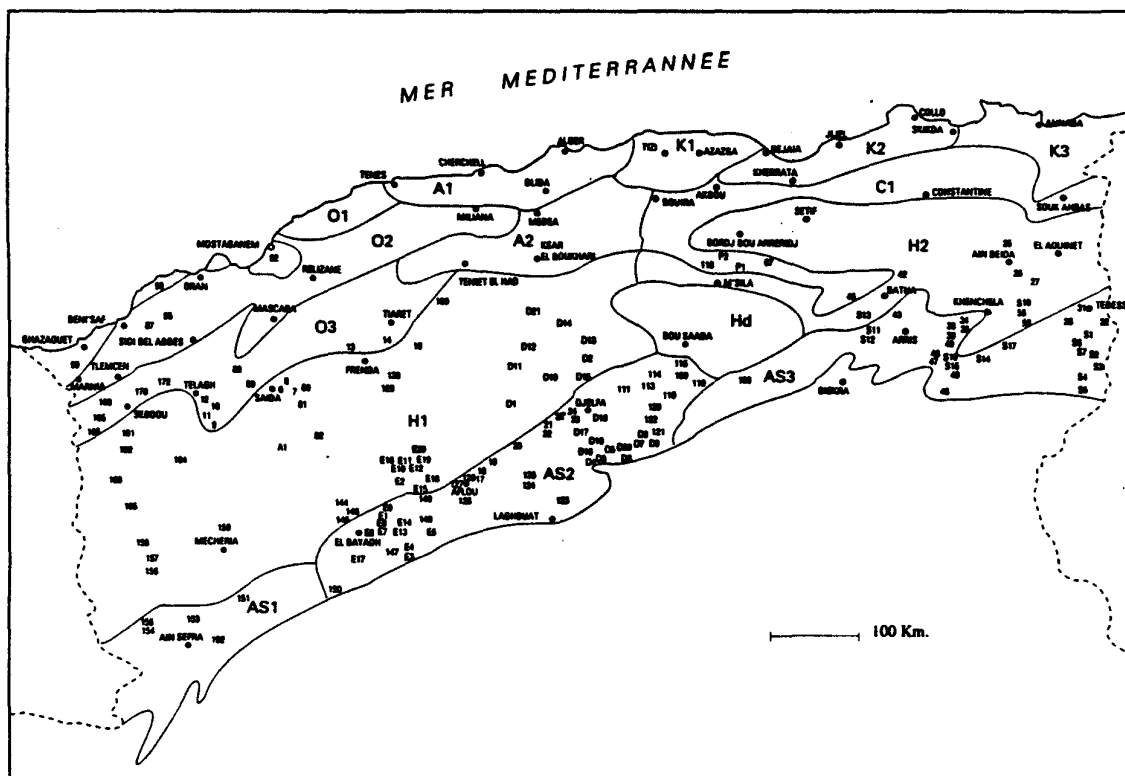


Figure 1. Localisation des sites échantillonnés : K : Secteur Kabyle et Numidien (K1 : Grande Kabylie, K2 : Petite Kabylie, K3 : Numidie) ; A : Secteur algérois (A1 : Littoral, A2 : Atlas tellien) ; C1 : Secteur du Tell constantinois ; O : Secteur oranais (O1 : Sahels littoraux, O2 : Plaines littorales, O3 : Atlas tellien) ; H : Secteur des Hauts plateaux (H1 : Hauts plateaux algérois et oranais ; H2 : Hauts plateaux constantinois) ; AS : Secteur de l'Atlas (AS1 : Atlas saharien oranais, AS2 : Atlas saharien algérois, AS3 : Atlas saharien constantinois)

Le tableau 1 résume la correspondance entre le rapport Matière Organique x 100 et la stabilité structurale des sols. Cette analyse factorielle des correspondances impose le découpage des variables quantitatives en classes pour obtenir des variables qualitatives ordonnées. Comme pour le choix des variables elles-mêmes, les limites de classe sont déterminées pour certaines en fonction de leur influence sur l'écologie des espèces (notion de seuils écologiques) quand les informations disponibles le permettent. Pour d'autres, elles sont choisies de façon empirique. Chaque variable est codée par trois lettres suivies d'un chiffre indiquant la classe considérée représentant respectivement les valeurs faible, moyenne et élevée (dans le cas de trois classes) ou très faible, faible, moyenne et élevée (4 classes). Le tableau 2 résume les états de variables retenues et leur signification. Cette méthode permet de suivre les états des variables écologiques et édaphiques à travers les différents types de groupements végétaux.

RESULTATS

Analyse des données floristiques

La CAH appliquée aux données floristiques a permis d'identifier quinze groupes de relevés floristiques distincts. Ces derniers sont reportés sur le plan 1-2 de l'AFC (figure 2) qui montre un phénomène proche de l'effet Guttman ; ceci implique une corrélation non linéaire mais quadratique entre ces deux axes et sous-entend que le second facteur exprime une gradation générale proche du premier (Benzécri *et al.*, 1973).

Les groupes A, B, C et D correspondent aux formations végétales les moins dégradées parmi celles que nous avons étudiées et également aux conditions les moins xériques. Ils sont caractérisés par une forte fréquence d'espèces de matorrals (*Rosmarinus officinalis*, *Globularia alypum*) et aussi d'espèces nitrophiles comme *Anagallis arvensis*, *Androsace maxima*, indicatrices de l'anthropisation de ces milieux voire même d'un début de « steppisation » au sens de Barbero *et al.* (1990) ; celle-ci est révélée par la présence de *Micropus supinus*, *Linaria simplex*, *Micropus bomby-*

cinus, *Lithospermum apulum*. Le couvert végétal varie entre 40 et 60 %.

Les groupes H, M, N, et L sont essentiellement des steppes arbustives, des steppes arborées et des matorrals très clairs. Ils correspondent à des formations plus ouvertes que les précédentes. Le recouvrement de la végétation oscille entre 30 et 50 %.

Tous les relevés sont riches en espèces de matorrals (*Cistus libanotis*, *Helianthemum pilosum*, *Rosmarinus officinalis*, *Stipa tenacissima*) et certains en espèces des formations présteppeiques (*Juniperus phoenicea*, *Pistacia atlantica*). Les groupes O et K correspondent à des formations plus ouvertes et sensiblement dégradées par rapport aux précédentes, ce sont des steppes d'alfa en bon état.

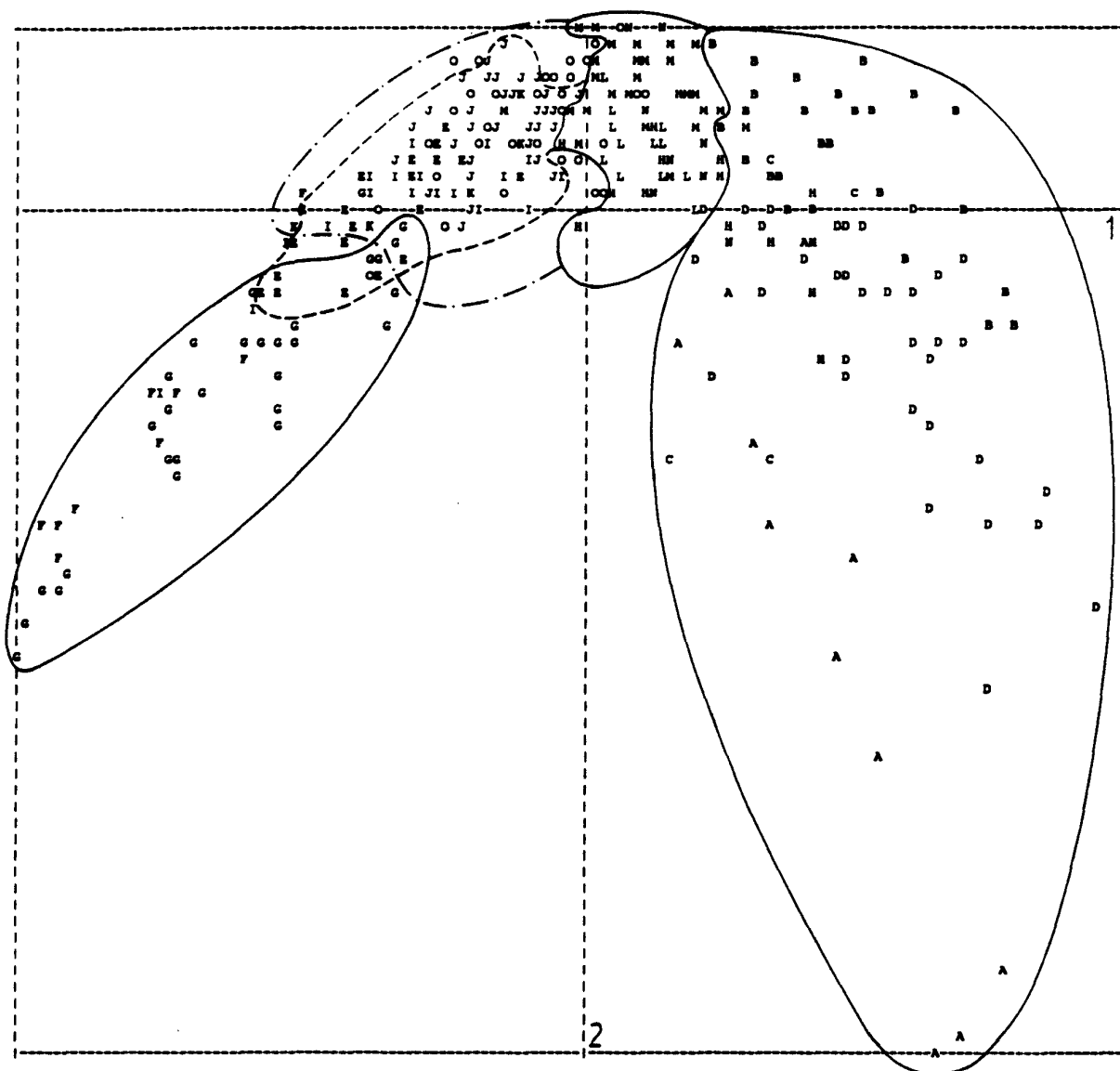


Figure 2. Répartition des quinze groupes floristiques sur le plan d'axe 1-2 de l'analyse factorielle des correspondances

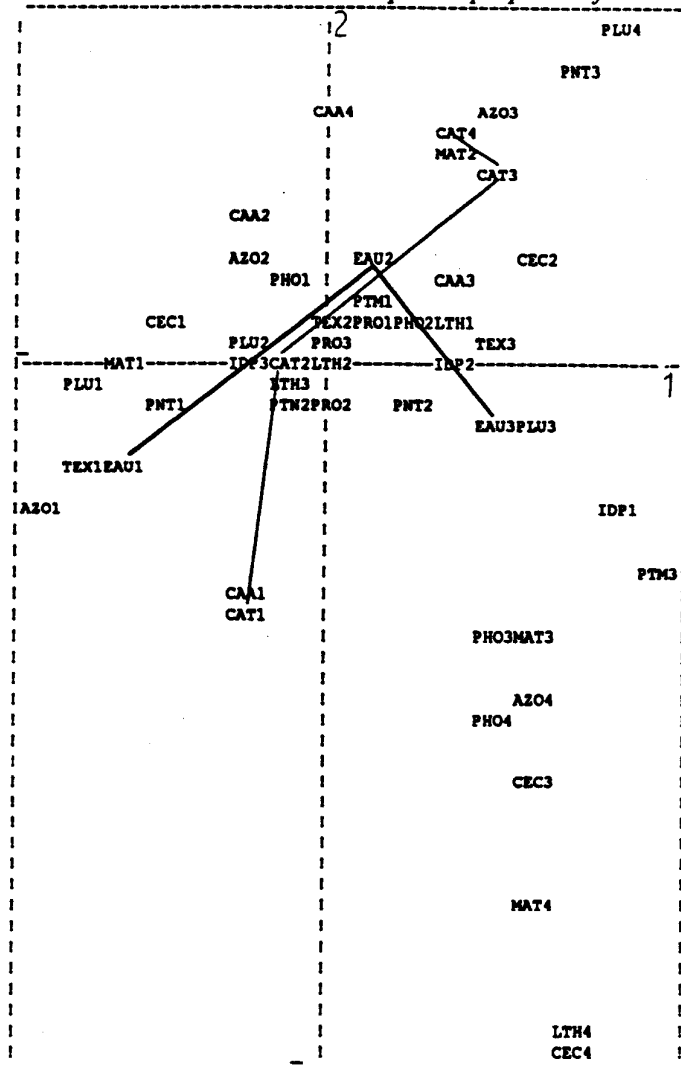


Figure 3. Evolution des états de variables sur les axes 1 et 2

Elles comportent encore quelques rares vestiges de matorrals (*Helianthemum virgatum*) et sont bien pourvues en espèces steppiques : *Atractylis humilis*, *Iris sisyrinchium*, *Plantago albicans*, *Scorzonera laciniata*. Le recouvrement de la végétation ne dépasse pas 40 %. Les groupes E, I et J sont des steppes d'alfa dégradées, riches en espèces steppiques : *Atractylis serratuloides*, *Paronychia argentea*, *Stipa parviflora*. En plus de ces espèces, le groupe E s'individualise par quelques plantes sahariennes comme *Anabasis articulata* et *Arthrophytum schmittianum* ; il correspond à la limite méridionale des steppes d'alfa, où le recouvrement de la végétation est faible, entre 20 et 25 %. Les groupes F et G correspondent aux formations les plus ouvertes et les plus xériques étudiées. Ce sont des steppes ensablées à alfa où l'ensablement important a

étouffé la végétation, entraînant une réduction du couvert végétal (< 20%). Cet ensablement est marqué par le développement d'*Aristida pungens*.

Analyse des données écologiques et édaphiques

L'analyse factorielle des correspondances a permis d'obtenir une série de plans factoriels concernant les affinités d'une part entre les états de variables et d'autre part entre les milieux.

Les variables

Le tableau 3 réunit les variables à forte contribution et corrélation pour chaque axe. Les variables repérées par un astérisque (*) présentent un gradient régulier le long de l'axe.

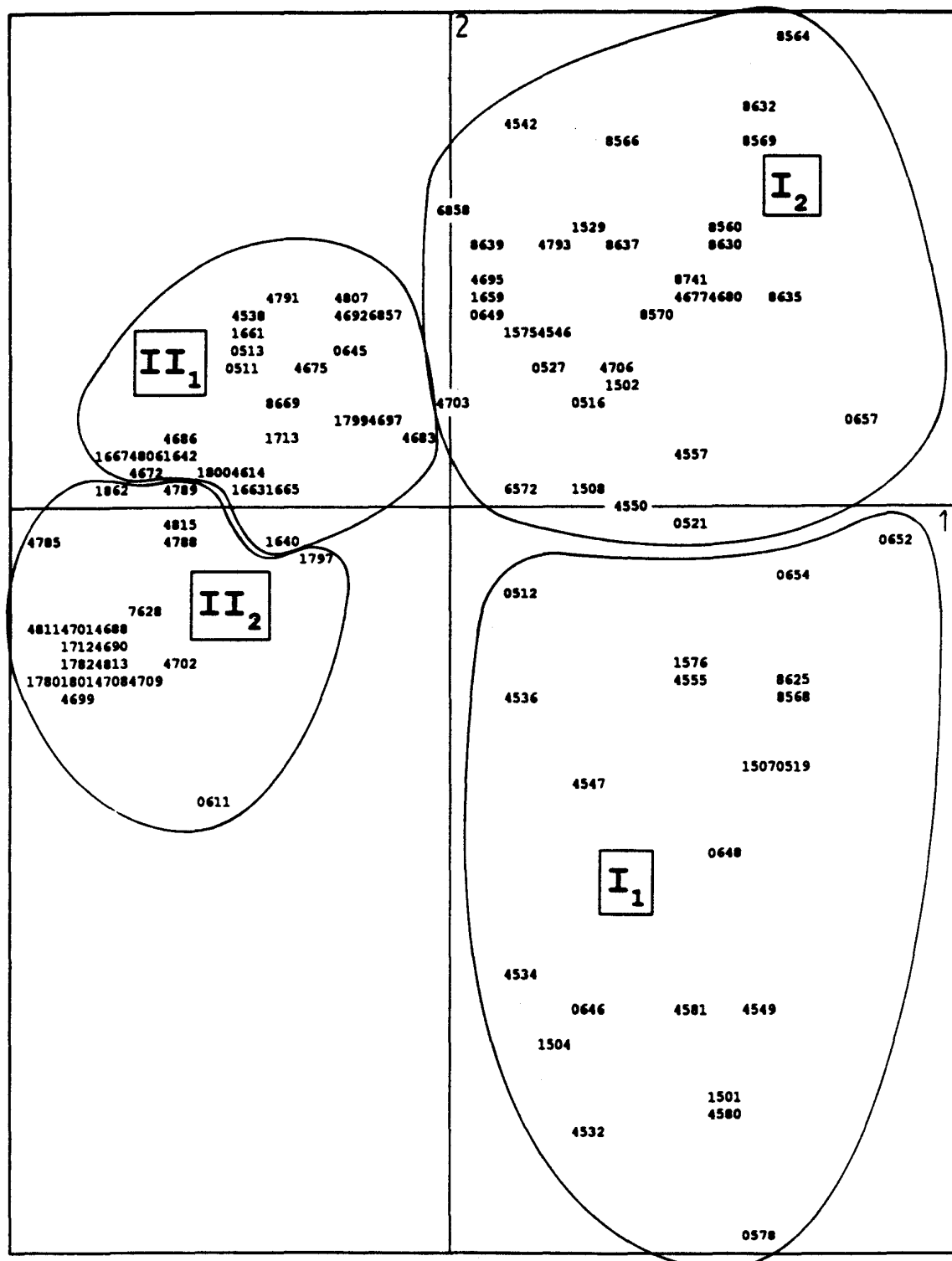


Figure 4. Répartition des quatre milieux sur le plan factoriel 1-2. Pourcentage d'inertie : axe 1 : 14,83 ; axe 2 : 9,72

Sur l'axe 1 (figure 3), les réserves en eau, l'azote, la capacité totale d'échange et la matière organique évoluent dans le même sens ; leur importance croît du pôle négatif vers le pôle positif. Parallèlement, la texture devient plus fine dans les milieux les plus arrosés. Par contre l'indice de perturbation augmente suivant un gradient inverse (du pôle positif vers le pôle négatif). Les milieux très perturbés sont aussi les moins arrosés.

Sur l'axe 2 (figure 2), le phosphore et le calcaire total évoluent suivant deux gradients opposés. Les sols riches en phosphore assimilable (plus de 2000 ppm) sont dépourvus de calcaire (moins de 5 %). Il est connu que le calcaire bloque la solubilité du phosphore, donc son assimilabilité, comme l'a souligné Duchaufour (1973).

Les milieux

La classification hiérarchique ascendante distingue deux ensembles (I et II). Chaque ensemble se subdivise en deux sous-ensembles (I1 et I2, II1 et II2).

La figure 4 illustre la répartition de ces sous-ensembles sur le plan principal. Le tableau 4 résume leur correspondance avec les regroupements floristiques déduits de l'analyse floristique globale. Chaque type de milieu est ensuite caractérisé par les variables écologiques et édaphiques des relevés qui lui sont attribués ; il en ressort les principaux traits suivants.

Le sous-ensemble I1 correspondant aux groupes floristiques B, D, A, C et N est composé essentielle-

ment de solums effectués sous la strate arborée des matorrals et des forêts claires de pins d'Alep où la pluviosité varie entre 300 et 600 mm. Les sols sont évolués, de type calcimagnésique (brun calcaire, rendzine) et surtout fersiallitique en voie de mélanisation. Leur horizon de surface présente une texture moyenne à fine, une teneur en matière organique et en azote respectivement supérieure à 6% et 2,6%, une capacité d'échange pouvant dépasser 45 meq.100 g.⁻¹, des réserves en eau de 6 à plus de 10 %, un taux de calcaire total et de calcaire actif respectivement inférieurs à 25 % et à 15 %. Ce sont des sols dont le rapport (matière organique / argile + limons) x 100 dépasse 9. Leur structure est essentiellement grumeleuse ; ils sont structurés en agrégats stables. Le sous ensemble I2 (D, M, H, L, N et A) est composé de solums réalisés sous alfa aussi bien dans les matorrals que dans les forêts claires à pin d'Alep, les steppes arbustives et les steppes à alfa en bon état. Ces sols existent sous une pluviosité de 300 à plus de 600 mm. Certains sont des sols évolués de type calcimagnésique (brun calcaire - rendzine) ou fersiallitique tronqués avec un A1 d'apport. D'autres sont peu évolués, soit de type lithosol sur les terrains pentus, soit d'apport colluvial dans les zones de raccordement. Ce milieu est relativement plus anthropisé que le précédent, et l'indice de perturbation dépasse 75 %. C'est un milieu en moyenne moins riche que le précédent en matière organique et en azote avec des taux respectivement inférieurs à 5 % et 2,5.

Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4	Axe 5
Réserves en eau*	Phosphore*	Lithologie	Pente	Profondeur*
Indice de perturbation*	Calcaire actif		m	
Texture*	Calcaire total*			
Azote*				
Capacité d'échange*				
Matière organique*				
Pluviosité*				

Tableau 3. Variables à forte contribution et corrélation pour chaque axe

Milieux	Groupes floristiques
I1	B D A C N
I2	D M H L N A
II1	J I E O F
II2	G J F K

Tableau 4. Correspondance entre les différents milieux et les groupes floristiques (l'ordre des groupes floristiques est celui de leur degré de représentativité)

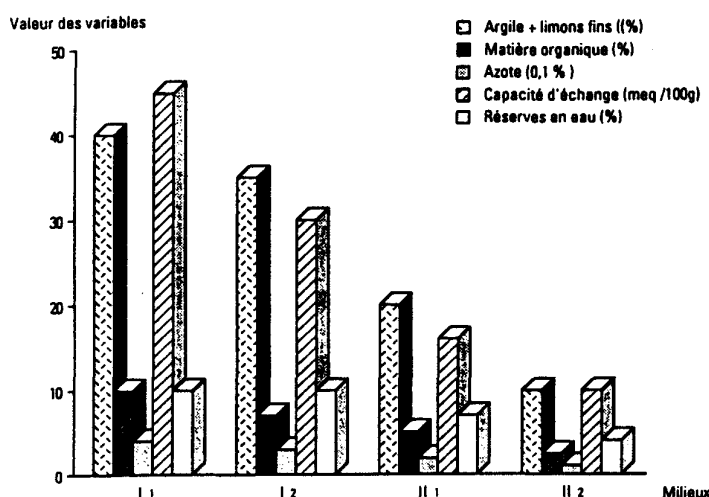


Figure 5. Evolution des valeurs des variables édaphiques à travers les différents milieux

Il présente une texture moyenne à fine. Sa capacité d'échange n'excède pas 30 meq/100 g. Les réserves en eau varient entre 6 et plus de 10 %. La teneur en calcaire total atteint facilement 50 % et celle en calcaire actif peut dépasser 15 %. Le rapport (matière organique / argile + limons) $\times 100$ est de 5,4 ; ce sont donc des sols à risque élevé de dégradation physique.

Le sous ensemble II1 correspondant aux groupes floristiques J I E O et F, rassemble les pédons sous alfa (de quelques rares matorrals, steppes arborées) et des intertouffes des steppes à alfa dégradées. La pluviosité excède très rarement 400 mm. C'est un milieu peu pentu à plat, fortement perturbé ; l'indice de perturbation dépasse 75 %. Les sols sont peu profonds (profondeur inférieure à 50 cm) de nature variée : calcimagnésique (rendzine, brun calcaire encroûté) ou peu évolués d'apport colluvial. Les horizons de surface présentent une texture moyenne à grossière avec une faible teneur en matière organique (2,5 %) et en azote (0,6 à 1,5). Leur capacité d'échange est inférieure à 16 meq/ 100g. La teneur en phosphore assimilable est relativement faible (inférieure à 1000 ppm). Le rapport (matière organique / argile + limons) $\times 100$ est en moyenne de 6 ; ce sont des sols à risque élevé de dégradation physique.

Le sous ensemble II2 (G, J, F et K) regroupe les sols sous alfa (des steppes à alfa ensablées) et ceux de quelques inter-touffes des steppes à alfa dégradées. Ce milieu où la pluviosité excède rarement 300 mm est fortement perturbé, très accessible à l'homme et aux troupeaux (pente inférieure à 8 %). Les sols sont des bruns calcaires et des siérozems, encroûtés en profon-

deur et très ensablés en surface. Leur capacité d'échange cationique est faible (inférieure à 16 meq/100g.) ; les réserves en eau sont très insuffisantes (inférieures à 5%). Leur texture est grossière et ils sont pauvres en matière organique (teneur inférieure à 2,5 %). Ces deux dernières caractéristiques fondamentales confèrent à ces sols un faible développement structural (structure particulière). Cette structure engendre une grande prédisposition de ces sols à l'action dévastatrice des vents. En effet, le rapport centésimal (Matière organique / argile + limons) oscille entre 1,7 et 6 ; ce sont donc des sols physiquement dégradés.

DISCUSSION

Lorsque l'on passe des régions relativement humides et peu dégradées (milieu II1) aux régions très dégradées et sèches (milieu II2), le manque d'eau et l'action anthropique provoquent un ralentissement des processus pédologiques et la formation de sols mieux adaptés aux environnements secs (figure 5). L'aridité jumelée à la disparition du couvert végétal réduit considérablement l'infiltration de l'eau dans le sol, ce qui entraîne une diminution du processus d'altération chimique des minéraux primaires, donc une baisse du taux d'argile et des éléments fins. Cette réduction de l'eau dans le sol contribue encore à la baisse de la productivité biologique, et à une accentuation de la diminution de la matière organique et de l'azote des sols. La faible teneur en humus et en argile minéralogique induit la réduction du complexe absorbant, soit la baisse de la fertilité.

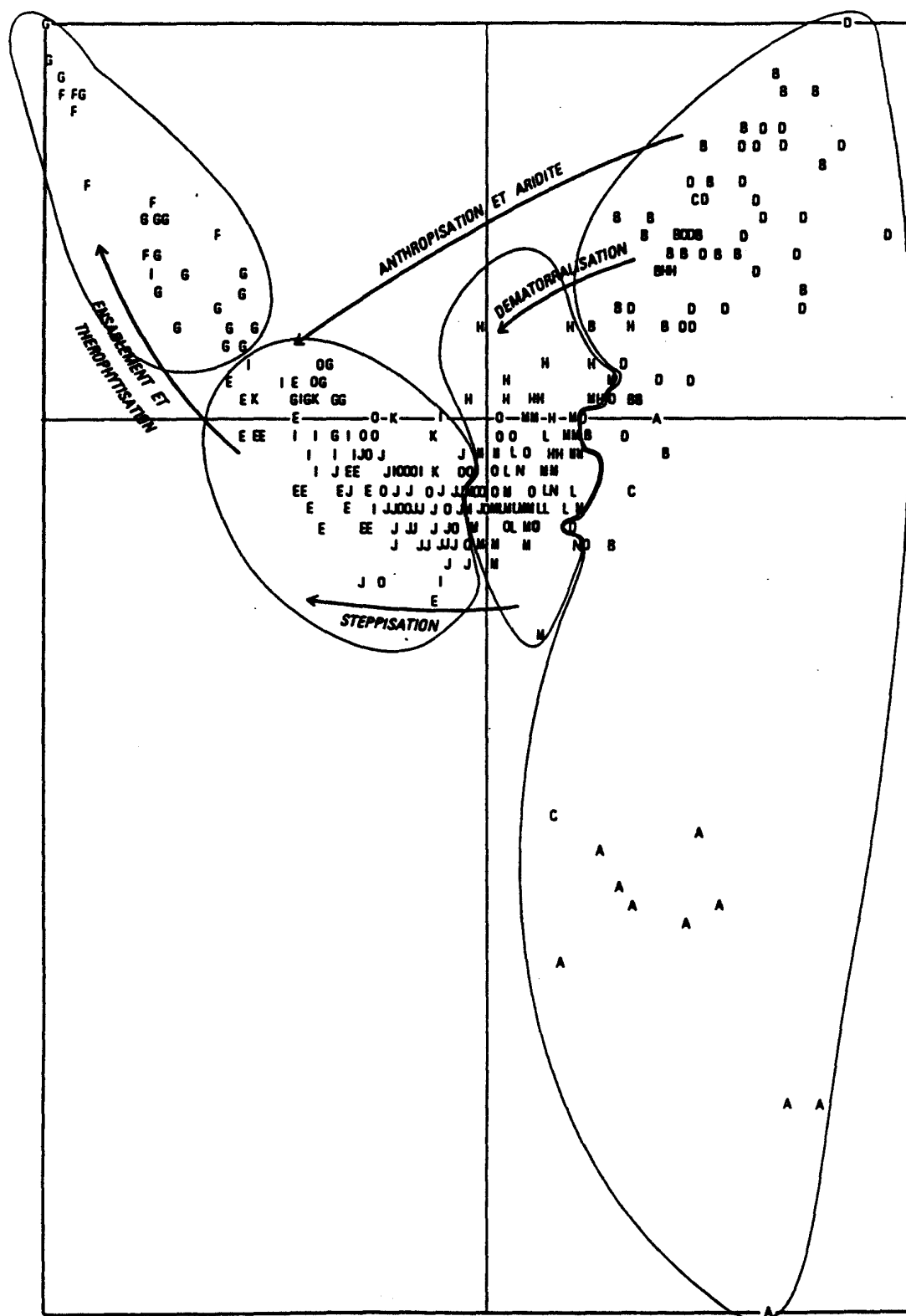


Figure 6. Représentation de la dynamique des groupes floristiques sur le plan factoriel 1-3 de l'analyse floristique

CONCLUSION

Nous avons tenté par cette étude phytoécologique d'aboutir à une meilleure compréhension des phénomènes de démotorisation forestière, de steppisation et de thérophytisation. Les liens de contiguïté entre communautés végétales (figure 6) permettent d'avancer des hypothèses d'évolution des groupements malgré le caractère statique de l'approche, d'où le nom « d'étude synchronique de la dynamique ». Du point de vue synécologique, la « démotorisation » (au sens de Barbero *et al.*, 1990) c'est-à-dire le remplacement des groupes floristiques (A, B, C et D) est assuré par ceux (H, L, M et N) qui peuvent évoluer avec une intensification de la pression anthropique vers les groupes E, I, J et K (steppisation). La dégradation peut s'accompagner d'ensablement, ce dernier favorise alors non seulement l'installation des psammophytes mais aussi des thérophytes (groupes F et G) (« thérophytisation »). Cette étude a montré que l'action synergique de l'aridité et de l'action anthropique engendrait des modifications importantes au niveau de la végétation et des caractéristiques édaphiques.

Le passage du milieu le moins dégradé (I1) au milieu le plus dégradé (II2) se traduit par :

- un changement important de la composition floristique qui varie dans le sens de l'aridité,
- une modification de la structure de la végétation,
- une réduction du couvert végétal.

Au plan édaphique ce changement s'exprime par :

- une réduction du taux de matière organique,
- un changement dans la répartition de cette matière organique qui devient de type isohumique,
- une carbonatation des sols,
- une diminution de la fertilité et des réserves en eau,
- une modification de la stabilité structurale et de la texture.

De plus, l'approche édaphologique a permis de mettre en évidence :

- la diversité des horizons de surface dans ces formations,
- l'existence d'un microédaphisme lié à l'arbre, à l'alfa ou à la clairière occupée par les pelouses à annuelles,
- le rôle prédominant joué par la structure de la végétation dans l'acquisition des caractères édaphiques, comme en atteste la présence de stations géographiquement éloignées dans les mêmes ensembles édaphiques définis. La plupart des solums étudiés dans les matorrals sont nettement séparés de ceux des steppes dégradées.

BIBLIOGRAPHIE

- Achour-Kadi Hanifi H., 1997. *Contribution à l'étude phytoécologique, phytosociologique et phytodynamique de groupements à alfa en Algérie*. Thèse Doct. Etat. Univ. Sc. et Techn., Alger.
- A-Doud A., 1983. *Contribution à l'étude des écosystèmes steppiques du sud oranais, phytomasse, productivité primaire et applications pastorales*. Thèse doct. 3ème cycle, Univ. Sc. et Techn., Alger, 245p. + ann.
- Barbéro M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1990. Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the Western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio* 87 : 151-173
- Benzécri J.P., 1973. *L'analyse des données*. Dunod, Paris, 2 t., 615p et 619p.
- Celles J.C., 1975 : *Contribution à l'étude de la végétation des confins saharo-constantinois (Algérie)*. Thèse Doct. Etat, Nice, 364 p. + ann.
- C.N.T.S., 1989 - Cartographie et inventaire des nappes alfatières sur l'ensemble des Wilayates. Rapp. C.N.T.S. 15p.
- Djebaili S., 1978. *Recherches phytosociologiques et écologiques sur la végétation des hautes plaines steppiques et de l'Atlas saharien algérien*. Thèse Doct. Etat, Montpellier, 220p. + Ann.
- Duchaufour P.H., 1973. *Précis de pédologie*. Masson, Paris, 481p.
- Ghrab S., 1981. *Etude de la variabilité éco-phénologique de l'alfa en Tunisie centrale. Application en vue de la sauvegarde et de l'amélioration des nappes alfatières*. Thèse Doct. Ing. Univ. Aix-Marseille III, 135 p.
- Gouvernement Général de l'Algérie, 1921. *Essai d'un inventaire des peuplements d'alfa de l'Algérie*. Situation au 1er janvier 1921 avec cartes. P. Fister, Alger 20p.
- Guinochet M., 1973. *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227p.
- Harche M., 1985. *Différenciation et structure pariétale des fibres foliaires de l'alfa (Stipa tenacissima L.)*. Thèse. Doct. Etat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris 6, 88 p. + Ann.
- Laumont P. & Berbigier A., 1953. L'alfa et l'expérimentation alfatière en Algérie. *Rev. Intern. Bot. Appl. Agric. Trop.*, 365-366 : 125-140.
- Loisel R. & Gomila H., 1993. Traduction des effets du débroussaillage sur les écosystèmes forestiers et préforestiers par un indice de perturbation. *Ann. Soc. Sci. Nat. Archéol. de Toulon et du Var*. 45 (2) : 123-132.
- Pieri C., 1989. *Fertilité des sols de savanes*. Cirad - Irat Paris, 444p.
- Quézel P., Santa S., 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*, Paris, 1170p.
- Salter P.J. & Williams J.B., 1969. The influence of texture on the moisture characteristics of soil. Relationships between particle size composition and moisture contents at the upper and lower limits of available water. *J. Soil Sci.* 20 (1) : 126-131.
- Tadjeddine A., 1986. *Le xylose dans l'alfa*. Communication séminaire sur "l'alfa". El Bayadh - Algérie, 5p.
- Trabut L., 1889. *Etude sur l'alfa*. Jourdan, Alger. 98p.

Comportement biologique comparé d'*Astragalus armatus* Willd. subsp. *tragacanthoides* (Desf.) M. et de *Rhanterium suaveolens* Desf. sur la steppe sableuse dégradée de la zone aride tunisienne

Mohamed CHAIEB

Laboratoire de Biologie & Ecophysiologie Végétale, Faculté des Sciences, Route de Soukra, 3038 Sfax, Tunisie

RESUME

Sous l'effet de la dégradation, la steppe à *Rhanterium suaveolens*, largement répandue en Tunisie aride, a tendance à être envahie par des espèces ne présentant pas d'intérêt pastoral. Parmi ces espèces, la plus couramment rencontrée est *Astragalus armatus* Willd. subsp. *tragacanthoides* (Desf.) M., chamaephyte de la famille des *Leguminosae*. Cette espèce n'avait auparavant jamais été signalée dans aucun faciès de la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Outre son port épineux, ce taxon présente quelques particularités écophysiologiques qui favorisent sa prolifération rapide sur la steppe : (i) bonnes aptitudes germinatives en milieu naturel, notamment par comparaison avec *Rhanterium suaveolens*, (ii) puissance de son enracinement apte à valoriser les faibles réserves hydriques du sol, et (iii) importance de la phytomasse peu palatable produite. Toutefois, bien qu'*Astragalus armatus* soit considérée comme étant une espèce marquant la dégradation, elle peut contribuer, ne serait ce que de façon partielle, au processus de restauration de l'équilibre écologique dans ces milieux dégradés. Le piégeage du sable et la reconstitution du voile éolien par les touffes très développées entraînent une amélioration du bilan hydrique du sol et favorisent la germination d'espèces jusqu'alors raréfiées. Enfin, son aptitude à fixer de l'azote atmosphérique contribue à améliorer la fertilité du sol.

Mots-clés : zone aride, steppe, *Rhanterium suaveolens*, dégradation, *Astragalus armatus*, germination

ABSTRACT

Under the effect of overgrazing, the *Rhanterium suaveolens* steppe largely represented in the arid zone of Tunisia tends to be overrun by other species which have no pastoral interest. Among the species most commonly found is *Astragalus armatus* Willd. subsp. *tragacanthoides* (Desf.) M., chamaephyte belonging to the family of *Leguminosae*. In addition to its thorny nature, this species has ecophysiological particularities which promote its rapid proliferation on the steppe. Among these particularities, we emphasize its great germinative aptitudes especially in relation to *Rhanterium suaveolens*, the power of its rooting able to develop the weak water reserves of the soil, and its great product of aboveground material, moreover it's practically not consumed by the small ruminants. However, though *Astragalus armatus* is a species of degradation, it can contribute, if only partially to the process of rehabilitation by fixation the sand, improving the soil water resources and after wards by revegetalizing the milieu.

Key-words : arid zone, steppe, *Rhanterium suaveolens*, degradation, *Astragalus armatus*, germination

INTRODUCTION

Les modifications floristiques des écosystèmes pastoraux des régions arides et désertiques, sous l'effet de la pression animale et du déficit hydrique, affectent en premier lieu les graminées et les chamaephytes palatables (Shmida & Burgess, 1988). Il est reconnu que plus un système écologique est perturbé, plus il perd son élasticité (Godron, 1984) et plus sa vitesse de cicatrisation est lente. Le maintien de la productivité biologique du milieu demeure, dans de telles conditions, lié à l'apparition d'un nouveau type de végétation peu productif mais en équilibre avec ce nouvel environnement (Floret & Pontanier, 1982). En effet, la compétition entre les différentes espèces végétales, dans des conditions de faible niveau trophique, est régie par plusieurs paramètres. Le type biologique de l'espèce constitue entre autre, l'un de ces paramètres qui affecte le plus le processus de compétition inters-

pécifique (Shmida & Burgess, 1988). Entre les espèces de même type biologique, ce sont plutôt les caractéristiques écophysiologiques (capacité de germination, phénologie et résistance au stress hydrique) qui régissent la concurrence entre les différents individus. Ainsi, la répartition spatiale et la vigueur du système racinaire imposent au travers de la compétition la dominance d'une espèce aux dépens d'une autre, dans un milieu où les ressources sont souvent limitées. Ce phénomène est assez fréquent au niveau des chamaephytes des zones arides. Dans de telles situations, l'apparition d'un nouveau type de végétation peut parfois être bénéfique en créant des nouvelles interactions au sein de l'écosystème. Par exemple, les espèces fixatrices de sable contribuent à améliorer le bilan hydrique du sol, où des éphémérophytes viennent s'installer. De même, le port prostré ou la spinescence de certaines espèces les protègent contre la forte pression animale. *Astragalus armatus* Willd. subsp. *traga-*

canthoides (Desf.) M., *Leguminosae* et chamaephyte épineux, a tendance à envahir la steppe à *Rhanterium suaveolens* Desf. du sous- étage aride inférieur de Tunisie, en particulier lors de dégradations accentuées. Un accroissement prodigieux de la densité de ce chamaephyte se remarque en milieu aride tunisien, où cette steppe occupe encore de vastes étendues. Outre le phénomène de dégradation de la végétation qui a favorisé la prolifération de ce taxon peu pâture par les petits ruminants, il reste aussi probable que son abondance est liée à ses caractéristiques écophysiologiques. Ces performances lui permettent d'être très compétitive en milieu steppique, en particulier vis-à-vis d'autres chamaephytes.

Dans le présent travail, nous tentons d'expliquer les raisons de l'abondance d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides*, dans le groupement dégradé de *Rhanterium suaveolens* et *Artemisia campestris* (Le Houérou, 1959) de la steppe à *Rhanterium suaveolens* de la Tunisie méridionale. L'étude sera réalisée par l'observation du comportement biologique comparé d'*A. armatus* et de *R. suaveolens*, en conditions de laboratoire et en milieu naturel. Les expérimentations porteront donc sur, le comportement germinatif en conditions de laboratoire des deux espèces soumises à un gradient de stress hydrique, ainsi que leur aptitude germinative à une température identique à celle couramment observée en zone aride, durant la saison hivernale. L'étude du système racinaire et de la production des deux espèces, paramètres susceptibles de renseigner sur leur valorisation de l'eau du sol, sera effectuée en milieu naturel.

SITE D'OBSERVATIONS ET METHODE D'ETUDE

Les observations du présent travail, ont été effectuées au sud de la Tunisie, plus particulièrement dans la zone de Menzel Habib. Ce site situé à 50 km au nord-est de la ville de Gabès, se caractérise par une moyenne annuelle des précipitations voisine de 180 mm, avec une température moyenne annuelle voisine de 17 °C. D'après la classification d'Emberger (1955), le bioclimat est de type méditerranéen aride, sous-étage inférieur à hiver tempéré. Le sol est un sierozem de texture sablo-limoneuse, reposant sur un encroûtement calcaro-gypseux du Mio-Pliocène (figure 1). La physionomie de la végétation correspond à une steppe dominée par *Rhanterium suaveolens*. Afin de tenter d'expliquer l'accroissement de la densité d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides* au sein des faciès de

dégradation de cette steppe à *Rhanterium suaveolens*, nous avons comparé les performances germinatives de ces deux espèces (au laboratoire comme en milieu naturel), la répartition spatiale de leurs systèmes racinaires ainsi que leur production dans les situations où elles coexistent. Les observations ont été effectuées conformément au protocole suivant.

Essais de germination

Des essais relatifs à la capacité germinative d'*Astragalus armatus*, en comparaison avec celle du *Rhanterium suaveolens*, ont été réalisés en conditions de laboratoire. Les semences destinées à cette expérimentation ont été collectées au moment de leur dissémination, sur cette même steppe durant l'année précédente. Le principe des observations consiste à soumettre des lots de semences des deux espèces mises à germer à des potentiels hydriques de : 0, -0,3, -1, -1,6 et -2 MPa, correspondant à différentes concentrations de polyéthylène glycol (PEG 600). Les graines ont été placées dans des boîtes de Pétri, sur du papier filtre surmontant une mince couche de coton. Pour chaque espèce et pour chaque potentiel hydrique, nous avons réalisé 4 essais de germination, avec à chaque fois 100 graines par boîte. Les essais se sont déroulés dans une étuve de germination, à l'obscurité et à température constante de 15°C, correspondant à celle de la saison hivernale en zone aride de Tunisie. Pour chacune des deux espèces étudiées, la capacité germinative, correspondant à la moyenne des 4 essais, ainsi que les écarts types, sont indiqués sur la figure 2.

En milieu naturel, nous avons effectué des comptages de jeunes plantules issues des germinations durant l'année 1990-1991 dans des placettes installées *in situ* sur la steppe à *Rhanterium suaveolens*. Les comptages ont été effectués sur des superficies allant de 1/4 à 16 m² selon une progression arithmétique de raison 2. Le taux moyen de germination pour chacune des deux espèces est observé sur 4 placettes par classe de superficie. Le nombre moyen de nouvelles germinations, ainsi que les écarts types, sont rapportés sur la figure 3.

Système racinaire

Par la méthode du profil cultural (Henin *et al.*, 1969), nous avons examiné la morphologie du système racinaire d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides* et de *Rhanterium suaveolens*. Ces observations permettent d'avoir une idée sur la structure du système

racinaire des deux espèces, présentes simultanément sur la steppe. L'architecture de l'enracinement renseigne aussi sur les éventuelles modalités de partage entre elles des ressources hydriques disponibles dans le sol.

Production des espèces

Dans le faciès à *Astragalus armatus* de la steppe dégradée à *Rhanterium suaveolens*, nous avons installé 6 parcelles élémentaires de 32 m², superficie correspondant à l'aire minimale. Sur chaque parcelle,

toutes les espèces existantes ont été coupées au ras du sol. La coupe a eu lieu au mois de mai, époque correspondant normalement en milieu aride, à l'arrêt de croissance de la grande majorité des espèces. Lors du tri, nous avons considéré séparément les deux espèces dominantes (*Astragalus* et *Rhanterium*), toutes les espèces compagnes ayant été pesées ensemble. Après tri et séchage à l'étuve (105 °C), nous avons effectué des pesées afin de connaître la contribution des espèces considérées à la biomasse aérienne totale, exprimée en matière sèche, produite par l'écosystème étudié.

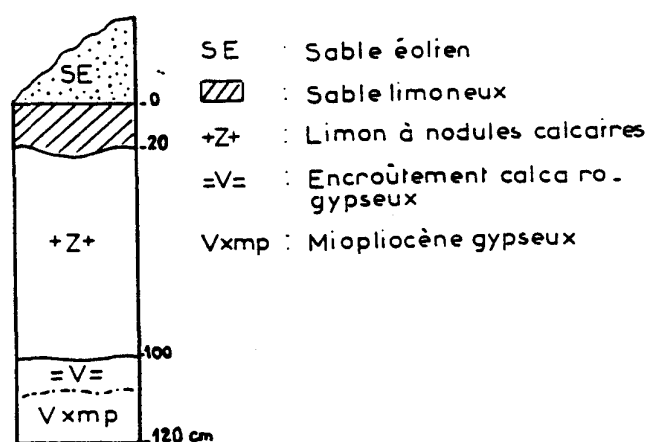


Figure 1. Profil pédologique schématique de la steppe à *Rhanterium suaveolens* de la zone de Menzel Habib (site d'étude)

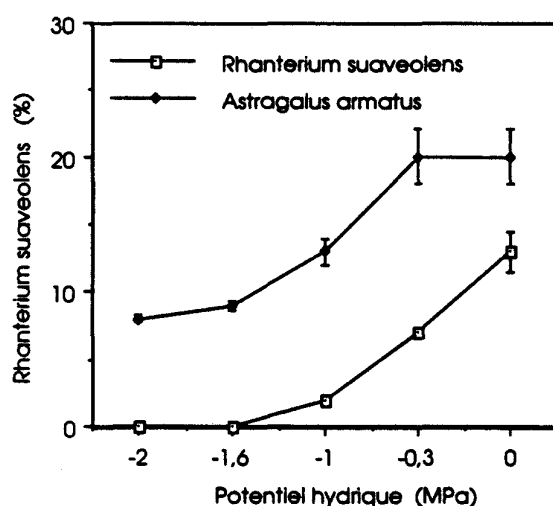


Figure 2. Germination (en conditions de laboratoire) d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides* et de *Rhanterium suaveolens* en fonction du potentiel hydrique

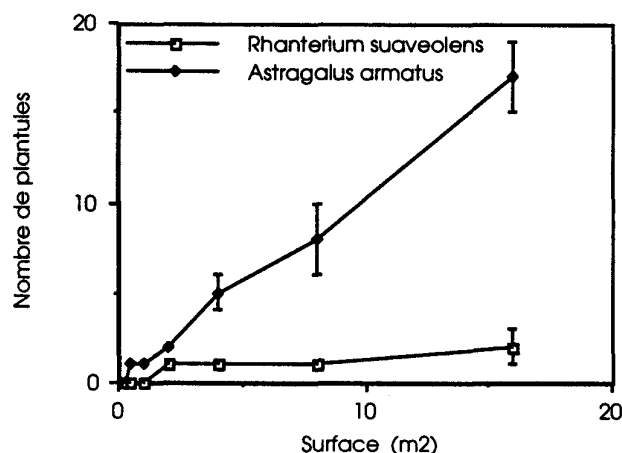


Figure 3. Germination d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides* et de *Rhanterium suaveolens* en milieu naturel (steppe d'origine)

PARTICULARITES BIOLOGIQUES D'*ASTRAGALUS ARMATUS* WILLD., EN COMPARAISON AVEC *R. SUAVEOLENS*

La germination, facteur d'abondance de l'espèce

Le suivi de la germination au laboratoire permet de conclure qu'*Astragalus armatus* présente la capacité germinative la plus élevée dans les conditions expérimentales. En effet, cette espèce est apte à germer à un potentiel hydrique inférieur à -2,0 MPa alors que *Rhanterium suaveolens* ne semble plus pouvoir germer dès que le potentiel hydrique du sol s'abaisse à -1,6 MPa. D'après la figure 2, on constate qu'*Astragalus armatus* a une capacité germinative semblable pour des potentiels hydriques de 0 et -0,3 MPa (20%). Cette capacité décline ensuite pour se maintenir à 8% pour un potentiel de -2,0 MPa. En revanche, *Rhanterium suaveolens* manifeste une capacité germinative de 13% à 0 MPa contre 2% à -1,0 MPa et 0% à -1,6 MPa.

Le suivi de la germination en milieu naturel révèle que, sur l'ensemble des placettes observées, *Astragalus armatus* présente une capacité de germination largement supérieure à celle de *Rhanterium suaveolens* (figure 3). La première espèce présente une moyenne de 17 individus pour les placettes de 16 m², alors que le nombre de germinations n'excède pas 2 chez la seconde espèce pour une surface identique.

Morphologie du système racinaire

L'examen du système racinaire a permis de constater qu'*Astragalus armatus* dispose d'un enracinement pivotant à racines longues plagiotropes et développant des racines adventives horizontales, souvent même dans le voile éolien de couverture (figure 4). On observe ainsi, dans la couche superficielle du sol (0-20 cm), de très longues racines adventives et traçantes, pouvant parfois atteindre dix mètres de longueur. Le pivot, qui en profondeur ne dépasse pas l'encroûtement calcaro-gypseux situé à 1m, continue à émettre des ramifications latérales dans la couche du sol comprise entre 20 et 60 cm, permettant aussi à l'espèce d'exploiter davantage le profil. Il faut en outre signaler que cette espèce piège bien le sable éolien qui s'accumule en micro-nebkhas en enfouissant éventuellement une partie des tiges. De nombreuses racines adventives se développent sur ces tiges ensevelies ; elles sont en principe susceptibles d'extraire l'eau emmagasinée dans ces édifices sableux, au profit d'un surplus de production en phytomasse aérienne. Une particularité de cette légumineuse est son aptitude de fixation de l'azote atmosphérique. En effet, durant nos observations, nous avons remarqué la présence de nodosités sur les plus petites racines de l'ensemble des individus examinés. Les nombreuses grosses racines ne présentent pas toutefois de tels nodules.

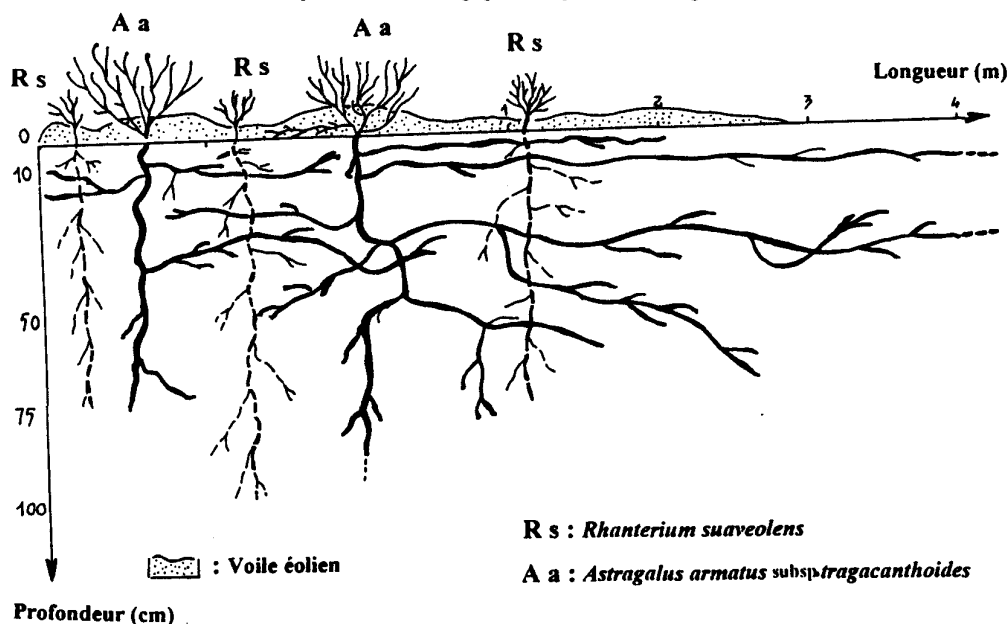


Figure 4. Coupe schématique de la morphologie du profil racinaire d'*Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides* et de *Rhanterium suaveolens*, en association sur la steppe dégradée

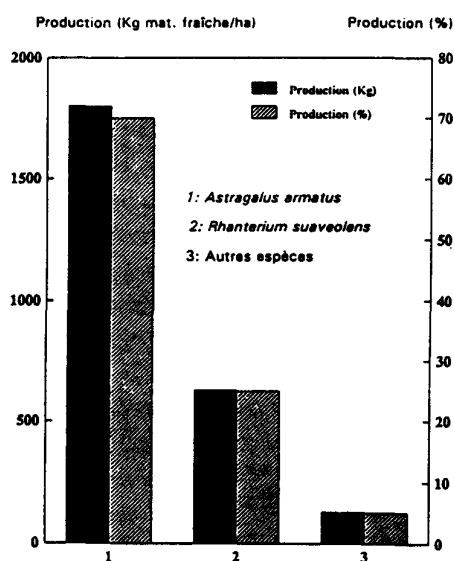


Figure 5. Contribution d'*A. armatus* subsp. *tragacanthoides* et de *R. suaveolens* à la phytomasse aérienne produite sur la steppe dégradée (type RK₂ au sens de Floret & Pontanier, 1982)

Rhanterium suaveolens développe un enracinement pivotant orthotrope atteignant une profondeur comprise entre 70 et 100 cm. Hormis quelques fines racines latérales, nous n'avons pas noté, dans le contexte de notre étude, de ramifications racinaires plagiotropes, habituelles chez *R. suaveolens*. Ce phénomène est occasionnellement observé chez cette espèce, réputée par la puissance de son enracinement, notamment dans les situations où elle domine le cortège floristique steppique (Bendali, 1987). L'absence de racines plagiotropes peut en outre s'expliquer par l'ampleur du développement (de la partie aérienne) des

touffes d'*A. armatus*, aux dépens de celui des individus du *R. suaveolens* (figure 5).

Croissance et production des espèces

Le suivi des différentes phénophases d'*Astragalus armatus* souligne la coïncidence entre le cycle biologique de l'espèce et l'évolution des conditions environnementales. On observe ainsi que la croissance végétative se poursuit jusqu'au mois de juillet, époque où les réserves hydriques du sol sont pratiquement à leur niveau le plus bas. A cette époque, le dessèche-

ment de la partie aérienne des individus de *R. suaveolens* indique l'arrêt de sa croissance. Un effort considérable de reproduction est également à signaler chez cette espèce dans les mêmes conditions écologiques puisque nous avons pu inventorier jusqu'à 1500 fleurs par individu adulte (moyenne de 500 fleurs par individu). Dans une steppe à *Rhanterium suaveolens* dégradée, la phytomasse aérienne produite est essentiellement le fait d'*Astragalus armatus*, avec une production de 1900 kg de matière fraîche par hectare, soit 71% de la phytomasse fraîche totale. La phytomasse aérienne sur pied de *Rhanterium suaveolens* n'atteint dans ce même type de steppe que 650 kg (24% de la phytomasse totale), tandis que la phytomasse des espèces compagnes ne représente que 5% (figure 5).

Dans les conditions de l'expérience, l'importance de la phytomasse accumulée sur pied par *Astragalus armatus* au moment où les réserves hydriques du sol sont faibles, s'explique en partie par sa spinescence qui la protège contre la dent du bétail. Chez cette espèce, à la chute des folioles, le rachis se lignifie et devient une épine très acérée.

DISCUSSION - CONCLUSION

L'abondance d'*Astragalus armatus* dans la steppe à *Rhanterium suaveolens* est favorisée par la dégradation consécutive à une forte pression animale et favorisée par la succession de plusieurs années de sécheresse. Le même phénomène a d'ailleurs été constaté en zone aride syrienne par Sankary (1987). Cet auteur signale en effet "la colonisation" des formations végétales dégradées par *Astragalus spinosus*, espèce de morphologie très comparable à celle d'*A. armatus*. L'installation d'*Astragalus armatus* sous de telles conditions de perturbation est pour partie due à sa protection naturelle contre le broutage excessif et à ses performances écophysologiques, notamment ses aptitudes germinatives. Cette espèce est susceptible de germer à un potentiel hydrique du sol inférieur à -2,0 MPa, potentiel très peu toléré par la plupart des espèces autochtones de la zone aride en phase de germination (Grouzis, 1988). Les exigences germinatives d'*A. armatus* n'avaient pas auparavant été étudiées. Il faut en outre signaler que nos résultats relatifs à la faible germination de *R. suaveolens* en conditions de laboratoire corroborent ceux de Neffati (1994), pour la même espèce.

Astragalus armatus est capable de développer des racines superficielles et très longues, lui permettant de tirer bénéfice des précipitations même faibles. Ce

caractère est couramment observé chez d'autres xérophytes par Dodd *et al.* (1984) en zone aride australienne et par Kummerow *et al.* (1977, 1981) en zone aride nord-américaine. Killian et Lemée (1956) donnent de nombreux exemples de la grande vitesse de croissance de racines des xérophytes, en tant que mécanisme adaptatif pour lutter contre la sécheresse et augmenter les capacités de compétition. Il faut en outre signaler chez cette espèce l'importante taille de la majeure partie des racines (chevelu racinaire souvent absent), ce qui constitue l'indice d'une absorption de l'eau du sol retenue à de fortes énergies. Selon Sankary (1987), *Astragalus spinosus* supporte un potentiel hydrique du sol de -4,0 MPa, et ceci corrobore les propos de White (1979) et de Walker *et al.* (1981) concernant la résistance des xérophytes à des plus faibles potentiels hydriques du sol.

Par ailleurs, les tiges d'*Astragalus armatus*, ensesvelies par le sable éolien (micro-nebkhas), sont capables d'émettre des racines adventives leur permettant d'extraire les réserves hydriques superficielles, et de bénéficier par conséquent des faibles précipitations, fréquentes en zone aride (Button & Ben-Asher, 1983). La structure du système racinaire d'*Astragalus armatus* lui confère donc un avantage dans la compétition vis-à-vis des autres espèces, et en particulier de *Rhanterium suaveolens*. Une meilleure utilisation des réserves hydriques du milieu permet à ce taxon de devenir physionomiquement dominant dans la végétation pérenne steppique (couvert végétal élevé, forte production, densité importante). De telles caractéristiques sont fréquentes chez les chamaephytes des zones désertiques (Shmida & Burgess, 1988). En plus de ses performances écologiques, l'aptitude de cette espèce à fixer l'azote atmosphérique constitue un atout supplémentaire. Cette aptitude à la fixation de l'azote atmosphérique a d'ailleurs été signalée pour la même espèce par Jeder *et al.* (1996) qui signalent la présence des nodules fusiformes lobés.

L'abondance d'*Astragalus armatus* sur la steppe dégradée à *Rhanterium suaveolens*, notamment dans la zone de Menzel Habib, contribue par la fixation du sable à atténuer les risques réels de désertification. Cette espèce participe de fait à garantir un certain niveau de résilience au sein de ces steppes. Quand la dégradation dépasse un ou plusieurs seuils d'irréversibilité, un tel milieu doit être soit abandonné, soit réhabilité à grands frais, soit encore réaffecté à d'autres activités non pastorales (Aronson *et al.*, 1993).

Si *Astragalus armatus* présente un pouvoir compétitif élevé vis-à-vis de certaines espèces, sa présence

est en revanche bénéfique pour d'autres. Ainsi ce buisson épineux sert de refuge à certains taxons tels que *Stipa lagascae*, menacés par le surpâturage. L'amélioration localisée du bilan hydrique et les accumulations sableuses autour des individus d'*Astragalus armatus* permettent la germination des annuelles, entraînant une certaine restauration de la communauté végétale (figure 6).

L'intérêt pastoral d'*Astragalus armatus* pour les ovins et caprins reste très faible, alors que les camélidés la consomment aisément. La lutte contre son expansion, surtout sur les steppes à bonnes potentialités pastorales, nécessite par ailleurs une exploitation rationnelle de ces écosystèmes fragiles. Les essais de mise en défens réalisés depuis bien des années sur le groupement de la zone de Menzel Habib, ainsi que dans la région de Chahbania (Ben Gardane), révèlent l'intérêt de la protection ou de la gestion raisonnée du pâturage pour la lutte contre l'envahissement de ce taxon. Nous suggérons l'ensemencement par d'autres espèces pérennes (en particulier les graminées), des friches post-culturelles de la steppe à *Rhanterium suaveolens* afin de prévenir leur envahissement par *Astragalus armatus* subsp. *tragacanthoides*.

Enfin pour les situations très dégradées (type RK1 au sens de Floret *et al.*, 1978), nous pouvons attribuer à ce taxon le caractère d'espèce pionnière dans la mesure où elle contribue à long terme, à la restauration de l'équilibre écologique, en atténuant en particulier le phénomène d'aridité édaphique (Floret et Pontanier, 1982). La fixation du sable éolien avec amélioration du bilan hydrique du sol, la fixation de l'azote atmosphérique, l'amélioration de la teneur du sol en matière organique, ainsi que la spinescence de l'espèce, constituent un ensemble des facteurs favorables à la réinstallation de nouvelles espèces végétales.

BIBLIOGRAPHIE

- Aronson J., Floret C., Le Floch E., Ovalle C. & Pontanier R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid regions. I. A view from the south. *Restoration Ecology*, 1 : 8-17.
- Ben Dali F. 1987. *Dynamique de la végétation et mobilité du sable en Jeffara tunisienne*. Thèse de Doctorat. USTL, Montpellier, 241 p.
- Button B. J. & Ben-Asher J. 1983. Intensity-duration relationships of desert precipitation of Avdat, Israel. *J. Arid Env.*, 6 : 1-12.

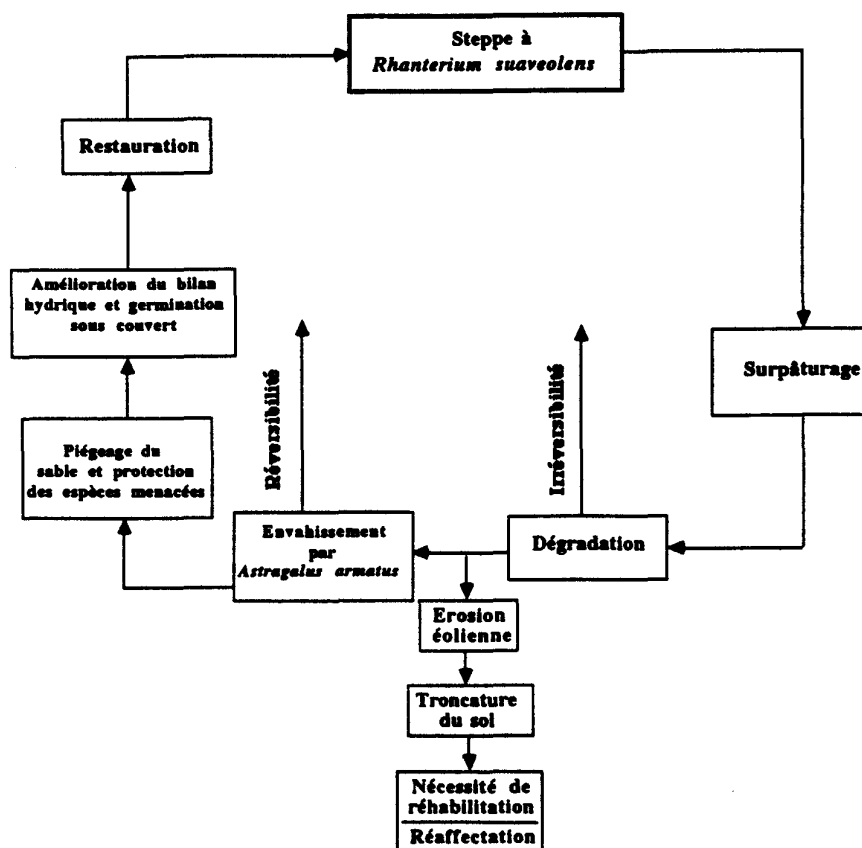


Figure 6. Place théorique d'*Astragalus armatus* dans le processus de restauration de la steppe à *Rhanterium suaveolens*

- Dodd J., Heddle E.M., Pate J.S. & Dixon K.W., 1984. Rooting Patterns of sand plain plants and their functional significance. In : Pate & Beard (éds.) *Plant life of the sandplain*. Nedlands : Western Australia Press. 146-177.
- Emberger L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Géol. Bota. & Zool., Fac. Sciences Montpellier*, 7: 1-43.
- Floret C. & Pontanier R., 1982. *L'aridité en Tunisie présaharienne*. Orstom, Paris. 544p.
- Floret C., Le Floch E., Pontanier R. & Romane F., 1978. Modèle écologique régional en vue de la planification et de l'aménagement agro-pastoral des régions arides. Application à la région de Zougrata Inst. rég. arides, Médénine, Dir. ress. eau et sol, Tunis, *Doc. Tech.* n° 274: 1 carte h.-t.
- Godron M., 1984. *Ecologie de la végétation terrestre*. Masson, Paris. 196p.
- Grouzis M., 1988. *Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina-Faso)*. Orstom, Paris. 336p.
- Jeder H., De Lajudie P., Dreyfus B., Le Floch E., Behaeghe T. & Zaafouri M., 1996. Etude de la nodulation des légumineuses pastorales autochtones des régions arides de Tunisie. *Revue des Régions Arides*, 9 (1/96) : 3-10.
- Henin S., Gras R. & Monnier G. 1969. *Le profil cultural*. Masson, Paris. 320p.
- Killian C & Lemée G., 1956. *Les xérophytes, leur économie d'eau*. In : Rihland W. (éd.), Berlin : Springer Verlag. 787-824.
- Kummerow J., Krause D. & Jow W. 1977. Root systems of Chaparral shrubs. *Oecologia*, 29 : 163-177.
- Kummerow J., Montenegro G. & Krause D., 1981. Biomass, phenology and growth. In : Billings W.D. et al (eds.). *Ecological studies*. Springer Verlag, Berlin. 69-96.
- Le Houérou H. N., 1959. *Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale*. Thèse, Institut de Recherches sahariennes, Université d'Alger, 510p.
- Neffati M., 1994. *Caractérisation morphobiologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implications pour l'amélioration pastorale*. Thèse de Doctorat. Université de Gent, Belgique, 264 p.
- Sankary M. N., 1987. *Ecologie, végétation pastorale des régions sèches de Syrie : Protection et aménagement*. Alep : Université d'Agronomie, 525p.
- Shmida A. & Burgess T. L., 1988. Plant-growth from strategies and vegetation types in arid environments. In : Evnari et al. (eds.) *Plant form structure*. Elsevier, Amsterdam. 379-387.
- Walker B. H., Ludwig D., Holling C. S. & Perman R. M. 1981. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *J. Ecol.*, 69 : 473-498.
- White P. S., 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.*, 45(3) : 229-299.

Lichens as bioindicators of recent changes in air quality (Montecatini Terme, Italy)

Stefano LOPPI¹, Luciano GIOVANNELLI², Stergios A. PIRINTSOS³, Ettore PUTORTI¹ & Adelmo CORSINI⁴

¹Department of Environmental Biology, University of Siena, Via P.A. Mattioli 4, I-53100 Siena, Italy

²S.M.P.A., U.S.L. 4, V.le Vittorio Veneto 9, I-50047 Prato, Italy

³Department of Ecology, School of Biology, Faculty of Sciences, Aristotle University, GR-54006 Thessaloniki, Greece

⁴S.M.P.A., U.S.L. 3, Via dei Baroni 18, I-51100 Pistoia, Italy

ABSTRACT

A lichen mapping survey was repeated after three years in the town of Montecatini Terme (central Italy). From 1993 lichens have recovered, especially in the southern part of the study area, where new thalli of different lichen species were found and the lichen desert does not exist anymore. In the study area, over the last three years the levels of SO₂ remained constantly low (about 15-20 µg/m³), while NO_x showed a marked decline (from about 150 µg/m³ in 1993 to about 100 µg/m³ in 1996), suggesting that their reduction was responsible for the observed improvement in lichen frequencies.

Key-words: air quality, Italy, lichens, recolonization

RESUME

Afin de mettre en évidence de récents changements dans la qualité de l'air, une cartographie de lichens a été effectuée à Montecatini Terme (Italie centrale), et répétée après trois ans. Depuis 1993, les lichens se sont à nouveau développés, surtout au sud de l'endroit étudié, là où les nouveaux thalles de différentes espèces ont été trouvés, et le « désert de lichens » n'existe plus. Pendant les trois dernières années, le niveau de SO₂ dans la zone de recherche est resté constamment bas (environ 15-20 µg/m³) alors que le NO_x a connu un net déclin (environ 150 µg/m³ en 1993 jusqu'à 100 µg/m³ en 1996). Ceci suggère que la réduction de NO_x est responsable de l'augmentation de fréquence des lichens.

Mots-clés : qualité de l'air, Italie, lichens, recolonisation

INTRODUCTION

Biological monitoring involves the examination of biological variables to detect environmental changes, based on the assumption that any changes taking place in the environment have a significant effect on the biota (Kovács, 1992). Lichens are a well-known tool for biomonitoring air quality, and lichen mapping is becoming routine in several countries (Sigal, 1988). The mapping of lichen diversity provides an estimate of the biological impact of air pollution and gives an integrated picture of air quality by supplying information on the effects of all pollutants present in the atmosphere and of their reaction products (Showman, 1988).

During the late 1960s, in Britain, zones of lichen impoverishment have been shown to correlate closely with mean winter levels of SO₂ (Hawksworth & Rose, 1970). Now that SO₂ levels have declined considerably, it is becoming apparent that one form of pollution has been replaced by another (Gilbert, 1992). Ac-

cording to recent investigations in central Italy (Loppi & Corsini, 1995; Loppi *et al.*, 1996a, 1996b, 1996c), sulphur dioxide is no longer the main air pollutant affecting lichen presence, and other gaseous contaminants, such as carbon monoxide and especially nitrogen oxides, seem to be largely responsible for lichen decline.

In May 1993, epiphytic lichens were used as bioindicators of air quality in the town of Montecatini Terme and a zone-map was produced (Loppi & Corsini, 1995). The main source of air pollution was found to be from motorized traffic, with the worst air quality occurring in areas with heavy vehicular traffic and along a highway. Similar conclusions were reached by Loppi *et al.* (1995) who used the epiphytic lichen *Parmelia caperata* as bioaccumulator of heavy metals in the same area.

The present study was designed to repeat the lichen mapping survey in the same area after three years, and to search for recent changes in air quality.

MATERIALS AND METHODS

The study was carried out in the urban area of Montecatini Terme and its immediate surroundings. Details about the study area are given by Loppi & Corsini (1995). During May 1996, the lichen vegetation on 1-4 free-standing lime trees was examined in the same 26 sampling stations selected in 1993.

As for the 1993 survey, lichen sampling was performed using the Index of Atmospheric Purity (IAP) method, which allows a quantitative numerical evaluation of the air quality by means of the frequency of epiphytic lichens found in each station, following the standards reported in detail by NIMIS *et al.* (1991): (1) a 30x50 cm grid, divided into 10 units of 10x15 cm, was placed on the trunk of each tree at a height of 120-200 cm, in the part of the bole with highest lichen density; (2) all the lichen species were noted together with their frequency (F), namely the number of grid units in which the species was present; (3) IAP was calculated for each grid as the sum of the frequencies of all the species present ($IAP = \sum F$); (4) IAP for each station was taken as the maximum calculated.

The IAP values of each station were used to construct a zone-map of air quality by the programme SURFER (Golden Software Inc., Colorado), which transforms discrete data into a continuous distributional model. Kriging (geostatic autocorrelation of the nearest randomly placed value to produce an estimate of minimum least squares variance) was used as interpolation algorithm.

RESULTS AND DISCUSSION

As in the previous investigation, a total of 34 lichen species was found during the survey (Table 1). Six species found in 1993 (*Collema* sp., *Diplotomma alboatrum*, *Lecanora symmicta*, *Parmotrema chinense*, *Physcia semipinnata*, *Tephromela atra*) were not encountered again, and other six species (*Normandina pulchella*, *Parmelia quercina*, *Phaeophyscia hirsuta*, *Phlyctis argena*, *Physconia grisea*, *Ramalina fastigiata*) were found for the first time. However, it should be noted that most of these species were found only once both in 1993 and 1996, and may have been overlooked in one survey or the other. However,

Physconia grisea was found rather frequently in 1996 and may have reappeared in time. The frequency data for the 25 lichen species recorded on the trees achieving the highest IAP values in each station are shown in Table 1. Like in 1993, the most common species in the area are *Leprocaulon microscopicum*, *Parmelia caperata* and *Physcia adscendens*. No station was devoid of lichens, while in 1993 seven stations held a lichen desert.

Loppi & Corsini (1995) proposed a zonation of the area into four air quality belts with the following IAP ranges and air pollution status: A) 0-9, very high pollution; B) 10-27, high pollution; C) 28-45, moderate pollution; D) >45, low pollution. Figure 1 shows the isopleth map constructed with the present IAP values and following the above zonation, as well as the 1993 map for comparison purposes. It is fairly evident that over three years zone A has reduced considerably while zone B has expanded consistently. Minor changes took place also in zones C and D, with a slight reduction and a slight increase respectively. Table 2 reports the division of the area according to the four air quality zones both in 1993 and 1996. The results of the present survey indicate that over the last three years a consistent improvement in air quality took place, especially at the lower end-point of the air pollution gradient. In fact, both in 1993 and 1996 the area subject to very high to high air pollution is around 65% of the total, but the area laying in the very high pollution zone has reduced from 44.6 to 11.4%.

A similar recovery in lichen vegetation using the same IAP method was noted by Bellio & Gasparo (1995) for the town of La Spezia, which is located about 80 km NW of Montecatini Terme. Although these authors found that it was not possible to correlate the IAP values to the effect of any specific emission source, they indicated the progressive use of methane for domestic heating and the recent closure of big industrial complexes as determinant to explain the decreasing levels of phytotoxic pollutants.

In the study area, over the last three years the levels of SO₂ remained constantly low (about 15-20 µg/m³), while NO_x, showed a marked decline (from about 150 µg/m³ in 1993 to about 100 µg/m³ in 1996), suggesting that their reduction was responsible for the observed improvement in lichen frequencies.

Sampling Station	24	17	19	25	26	14	22	16	13	6	9	11	18	12	21	2	4	20	15	23	10	1	5	8	7	3
IAP Value	1	3	3	4	4	10	10	14	15	16	20	20	20	21	22	28	29	31	32	32	37	40	45	50	56	75
IAP Zone	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	D	D	D
<i>Normandina pulchella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Physcia airolia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Physconia perisidiosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phaeophyscia hirsuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-
<i>Lecanora chlorotera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
<i>Lecanora hagenii</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-
<i>Physcia tenella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-
<i>Candelariella reflexa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i>	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypogymnia physodes</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	3
<i>Lecidella elaeochroma</i>	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	9	-	-
<i>Evernia prunastri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	3	2
<i>Candelaria concolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	7	10
<i>Parmelia tiliacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	1	2	-	-
<i>Phaeophyscia orbicularis</i>	-	-	2	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-
<i>Hyperphyscia adglutinata</i>	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	5	-
<i>Candelariella xanthostigma</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-	5	-	-	-	2	-	-	-	-	-	6	-	-
<i>Parmelia subaurifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	1	-	3	-	-	-	3	9
<i>Parmelia sulcata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	6	1	-	4	5	-
<i>Parmelia subrudecta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	2	-	9	10	10	6	-	10	-
<i>Physconia grisea</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	8	10	9	-	1	10	3	-	-	-	10	-	-	-
<i>Parmelia caperata</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	8	3	4	2	-	3	7	2	-	2	9
<i>Lepraria lobificans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	10	-	-	-	-	10	4	-	-	-	-	10	-	6	10	2
<i>Physcia adscendens</i>	-	3	-	1	-	6	-	-	10	6	-	-	10	2	-	-	-	10	5	10	10	-	8	-	10	10
<i>Leprocaulon microscopicum</i>	1	-	-	-	4	4	-	-	1	10	10	10	-	-	-	10	-	-	10	-	10	4	9	5	2	10

Other species found: *Lepraria incana*, *Mycomicrothelia confusa*, *Parmelia borrieri*, *Parmelia glabrata*, *Parmelia quercina*, *Phlyctis argena*, *Physconia distorta*, *Ramalina fastigiata*, *Xanthoria parietina*.

Table 1. Frequency data for the lichen species found in the study area. Nomenclature follows Nimis (1993).

Air Quality Zones	1993	1996
A - very high pollution	44.6	11.4
B - high pollution	21.0	53.7
C - moderate pollution	24.2	18.0
D - low pollution	10.2	16.9

Table 2. Division of the study area (%) in 1993 and 1996 according to the four air quality zones worked out with lichens.

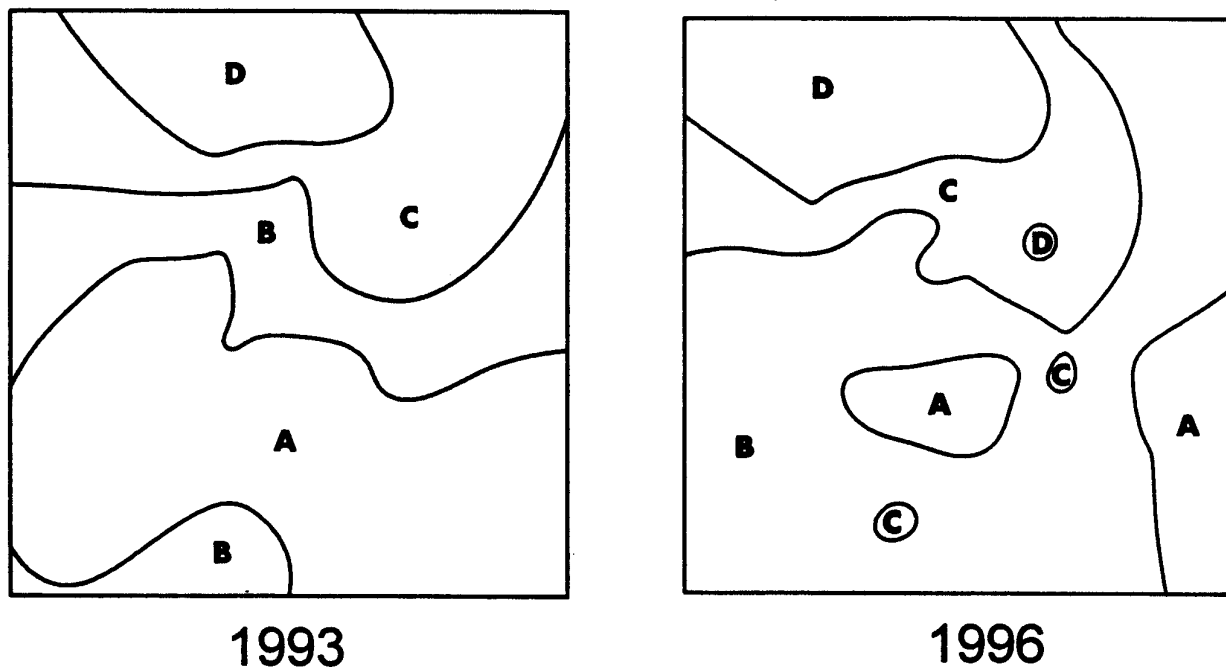


Figure 1. Isopleth maps of air quality of the study area based on IAP values found in 1993 and 1996.

CONCLUDING REMARKS

In the Town of Montecatini Terme, from 1993 lichens have recovered, especially in the southern part of the study area, where new thalli of different lichen species were found and the lichen desert does not exist anymore. This demonstrates that despite their slow growth, lichens respond rather quickly to decreasing air pollution, allowing this variation to be measured even after a few years. As a consequence, lichen biomonitoring is useful not only to detect the effects of poor air quality, but to document air quality improvement as well. Nitrogen oxides seem to be the cause not only for lichen decline, but also for epiphyte recolonization following ameliorating conditions.

REFERENCES

- Bellio M.G. & Gasparo D., 1995. Lichens as bioindicators of air quality: spatial and temporal variation. La Spezia case study. *Agr. Med.*, special volume, 224-232.
- Gilbert O.L., 1992. Lichen reinvasion with declining air pollution. In: Bates J.W., Farmer A.M. (eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*, Clarendon Press, Oxford. 159-177.
- Hawksworth D.L. & Rose F., 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature*, 227: 145-148.
- Kovács M., 1992. Biological indicators of environment pollution. In: Kovács M. (ed.), *Biological indicators in environmental protection*, Horwood, New York. 7-11.
- Loppi S. & Corsini A., 1995. Lichens as bioindicators of air quality in Montecatini Terme (central northern Italy). *Ecol. Medit.*, 21: 87-92.
- Loppi S., Corsini A., Bruscoli C. & Rossetti C., 1995. Lichen biomonitoring of heavy metals in Montecatini Terme (central northern Italy). *Micol. Veg. Medit.*, 10: 122-128.
- Loppi S., Capitani G. P. & Corsini A., 1996a. Lichens as bioindicators of air quality in Pistoia (central-northern Italy). *Arch. Geobot.*, 2: 41-46.
- Loppi S., Francalanci C., Pancini P., Marchi G. & Caporali B., 1996b. Lichens as bioindicators of air quality in Arezzo (central Italy). *Ecol. Medit.*, 22: 11-16.
- Loppi S., Giovannelli L., Franchi F.C. & Limberti A., Tacconi C., 1996c. Lichens as bioindicators of air quality in Prato (central-northern Italy). *Allionia*, 33: 29-34.
- Nimis P.L., 1993. *The lichens of Italy. An annotated catalogue*. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino.
- Nimis P.L., Castello M. & Perotti M., 1991. Lichens as biomonitors of sulphur dioxide pollution in La Spezia (Northern Italy). *Lichenologist*, 22: 333-344.
- Showman R.E., 1988. Mapping air quality with lichens, the North American experience. *Bibl. Lichenol.*, 30: 67-89.
- Sigal L.L., 1988. The relationship of lichen and bryophyte research to regulatory decisions in the United States. *Bibl. Lichenol.*, 30: 269-287.

Influence de la variété et du type de piège sur la courbe des vols de la mouche de l'olive *Bactrocera oleae* Gmel. dans la région de Ain Taoujdade au Maroc

M. AFELLAH¹; C. SMAILI¹; I. BEN HAMMADI¹; A. HILAL²; M. CHEMSEDDINE³

¹ I.N.R.A. laboratoire de Zoologie B.P. 578 Meknès, Maroc. Fax: 5.51.2040

² I.N.R.A. laboratoire de Zoologie B.P. 533 Marrakech, Maroc.

³ Faculté des Sciences Semlalia B.P. S15 Marrakech, Maroc.

RESUME

Ce travail a été réalisé dans le but de contribuer à la connaissance de l'influence de diverses variétés de l'olivier et du type de piège sur l'activité imaginale de *Bactrocera oleae* à Ain Taoujdade. Dans cette région, l'activité des adultes est concentrée pendant une période qui s'étend de l'automne au début du printemps. La variété ne semble pas avoir un effet sur l'allure de la courbe des vols de *B. oleae*. Les populations de l'insecte suivent des phases de vol conditionnées par les facteurs climatiques et par le comportement de l'espèce en liaison avec la phénologie de son hôte. Sur le plan quantitatif, il semble que c'est à partir de l'automne, où les conditions sont favorables, que la variété intervient essentiellement par le facteur maturité. Une nette préférence a été notée pour la Gordale (variété de table) et pour la Picholine de Languedoc (variété à huile). Les chaleurs élevées et la faible humidité de l'air en été ont un effet suffisamment important pour que l'activité des populations imaginaires du ravageur soit supprimée. La comparaison des trois types de pièges montre que le gobe-mouches (ou McPhail) est le dispositif de piégeage le plus pratique et le plus adéquat dans nos conditions.

Mots-clés : *Bactrocera oleae* Gmel., olivier, variété, piégeage, piège, Ain Taoujdade (Maroc)

INTRODUCTION

La mouche de l'olive *Bactrocera oleae* Gmel. (Diptera, Tephritidae) est considérée comme l'un des ravageurs les plus importants en oléiculture dans le bassin Méditerranéen. Ce diptère a fait l'objet de nombreux travaux de recherche et de méthodes de lutte constamment améliorées dans les différents pays oléicoles. L'activité imaginale de *B. oleae* est sous l'effet de plusieurs facteurs dont la latitude, l'altitude, la température, l'humidité relative, la charge de l'arbre, l'irrigation, la variété etc... (Neuenschwander *et al.*, 1986). Selon Katsoyannos (1992), l'insecte possède trois périodes d'activité imaginale en Grèce ; la première en juin-juillet, les deux autres se chevauchent durant l'automne. Selon le même auteur, cinq pics de vol ont été dénombrés durant la période qui s'étale de mars à novembre, avec la présence de trois générations entre juin et novembre. Certains auteurs ont confirmé l'effet de la variété d'olivier sur les niveaux des populations et sur les dégâts de *Bactrocera oleae* (Arambourg, 1986 ; Neuenschwander *et al.*, 1986). La mouche de l'olive serait attirée de loin par la couleur du feuillage des oliveraies, par discrimination des longueurs d'ondes (330 à 650 NM) (Katsoyannos, 1992) et par l'odeur attractive de l'oléoeuropéine. Les protéines hydrolysées ainsi que les phéromones

sexuelles sont également des attractifs des adultes de *B. oleae* (Michelakis, 1985 ; Neuenschwander *et al.*, 1986).

Ce travail a pour objectif de contribuer à la connaissance de l'effet de la variété sur les variations des vols de *B. oleae*, et de comparer les types de pièges disponibles sur le marché en vue de proposer une méthode de piégeage adéquate et adaptée aux conditions marocaines.

MATERIELS ET METHODES

Vergers d'études

L'étude a été réalisée dans quatre vergers situés dans la zone de Ain Taoujdade à une altitude de 500 m où l'olivier est planté en extensif. Les soins apportés sont limités à une taille irrégulière et un labour annuel pour lutter contre les mauvaises herbes. Ces quatre vergers sont plantés respectivement de Picholine marocaine, Picholine de Languedoc (variétés à huile), Meslalla, et Gordale (variétés de table).

Dispositifs de piégeage

Les gobe-mouches : ce sont les pièges McPhail, apâtés avec une solution aqueuse d'hydrolysate de protéi-

nes, de borax et d'un insecticide. Ils sont destinés à la capture des adultes de *B. oleae* par attraction olfactive.

Les pièges sexuels INRA : ce sont des pièges contenant une plaque engluée d'une surface de 441 cm² sur laquelle est déposée une capsule de phéromone dosée à 1 mg de 1,7 diaxpiro (5,5) undecane.

Les plaques jaunes : ce sont des plaques rectangulaires jaunes engluées sans attractif alimentaire et sans phéromone.

Quatre exemplaires de chaque type de piège ont été installés dans chaque verger. Ces pièges sont placés verticalement et suspendus au milieu de la frondaison à raison d'un par arbre à hauteur d'homme. Les relevés ont été effectués une fois par semaine durant toute l'année, pendant quatre ans.

RESULTATS

Influence de la variété sur l'évolution des captures dans les gobe-mouches (figures 1 et 2)

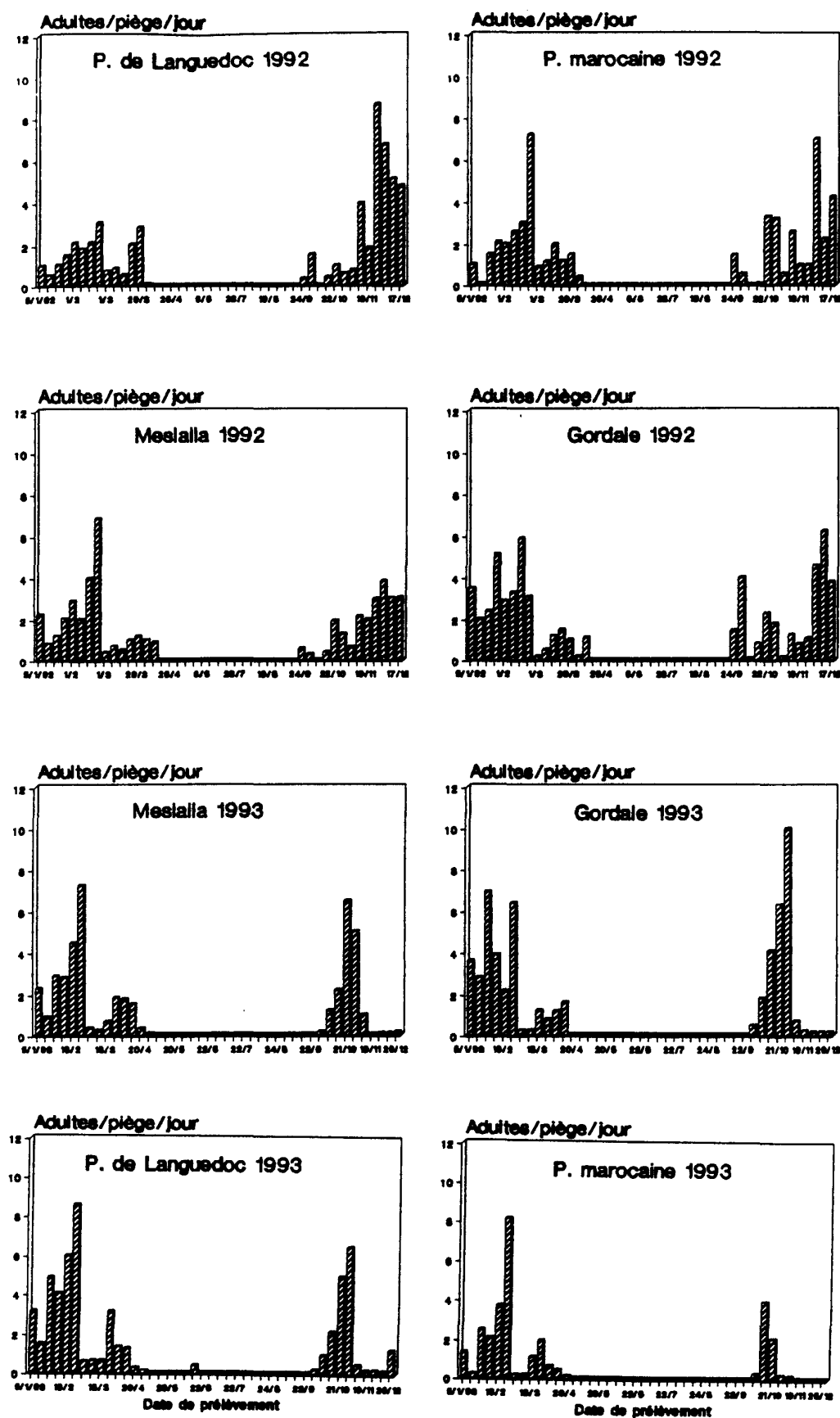
En 1992, et après la récolte, la population imaginale de *B. oleae* dépasse 2 adultes/piège/jour (A/P/J) pour les variétés de table alors qu'elle ne dépasse pas 1 A/P/J pour les variétés à huile durant le mois de janvier. Les captures augmentent progressivement pour atteindre un maximum vers fin février pour toutes les variétés avec 7, 3, 6.8 et 6 A/P/J respectivement pour la Picholine marocaine, la Picholine de Languedoc, la Meslalla et la Gordale. La courbe des vols a connu une chute brutale des captures pour toutes les variétés au début de mars, pour augmenter progressivement et atteindre des pics de 1 à 3 A/P/J. Les captures sont nulles depuis avril jusqu'au mois de septembre pour toutes les variétés. Vers la fin de ce mois, une deuxième phase de vol commence pour toutes les variétés. Au départ, les captures sont faibles sauf pour la Gordale qui atteint 4,1 A/P/J dès le début d'octobre.

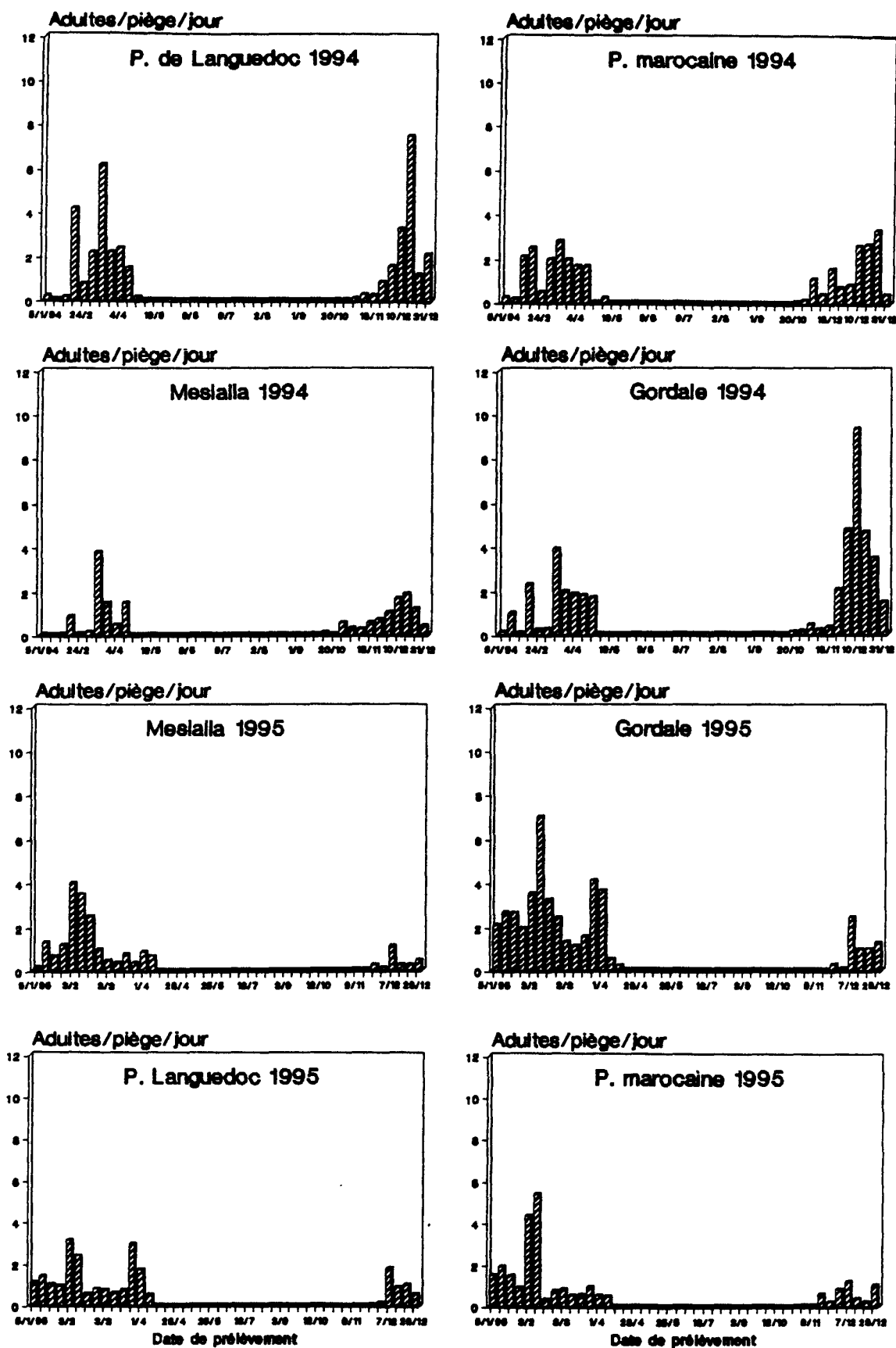
En 1993, les premières émergences apparaissent dès la mi-janvier avec un niveau plus élevé pour la Gordale (2,8 A/P/J) suivie de la Picholine de Languedoc (1,5 A/P/J), la Meslalla (0,91 A/P/J) et la Picholine marocaine (0,22 A/P/J). Dès le début de février, la courbe des vols augmente progressivement pour toutes les variétés pour atteindre le maximum vers la fin de ce mois avec 8,16 ; 8,6 et 7,25 A/P/J respectivement pour la Picholine marocaine, la Picholine de Languedoc et la Meslalla. La Gordale a atteint son pic dès la fin de janvier avec 6,94 A/P/J. Cette progression chute brutalement en début mars pour toutes les variétés, pour augmenter une fois

de plus progressivement vers la fin de ce mois et s'annuler dès la fin avril pour la Gordale et la Picholine marocaine, et au début de mai pour la Meslalla et la Picholine de Languedoc. Durant l'été, les captures sont nulles pour toutes les variétés. En automne, les premières captures ont été observées vers la même période que l'année précédente, c'est-à-dire fin septembre pour toutes les variétés sauf la Picholine marocaine où les premiers adultes ont été capturés pendant la première semaine du mois d'octobre. Le maximum de captures a été enregistré vers la fin de ce mois avec 3,9 A/P/J sur la Picholine marocaine contre 10 A/P/J sur la Gordale. La courbe des vols a connu une chute brutale des effectifs dès la mi-novembre pour toutes les variétés. A partir de cette date et au cours de l'hiver le niveau des populations imaginaires est resté faible.

En 1994, les premières émergences des adultes issus des pupes ont été enregistrées tardivement vers fin février pour toutes les variétés et avec un faible niveau par rapport aux deux années précédentes. Cette population a atteint son maximum de captures vers la mi-mars contre fin février pour les autres années. Elle diminue progressivement pour s'annuler dès la mi-avril pour la Meslalla, fin avril pour la Picholine de Languedoc et la Picholine marocaine et début mai pour la Gordale. L'été est encore marqué par l'absence totale de captures qui n'ont repris que vers la fin septembre pour la variété Meslalla, la première semaine d'octobre pour la Gordale et la deuxième semaine du même mois pour la Picholine marocaine et la Picholine de Languedoc. Les captures sont importantes pour la Gordale, suivie de la Picholine de Languedoc, et faibles pour les autres variétés. Pendant les mois de novembre et décembre, l'effectif des mouches augmente progressivement. Le premier pic des captures d'adultes de *B. oleae* est enregistré vers le début de la deuxième décennie de décembre pour la Gordale avec 9,37 A/P/J. Ce pic n'a été observé que 6 jours après pour la Meslalla (1,87 A/P/J) et la Picholine de Languedoc (7,5 A/P/J) et 13 jours pour la Picholine marocaine (3,35 A/P/J). La courbe des captures montre une chute depuis fin décembre jusqu'à fin janvier 1995. Le minimum observé est enregistré sur la Meslalla et la Picholine marocaine avec 0,43 A/P/J vers fin décembre.

A partir de la première décennie de février 1995, on a observé une augmentation des populations d'adultes de *B. oleae* avec un maximum de vol juste au début de ce mois pour la Picholine de Languedoc (3,14 A/P/J) et la Meslalla (4,04 A/P/J) et une semaine après pour les autres variétés.

Figure 1. Evolution des captures d'adultes de *B. oleae* dans les gobe-mouches à Ain Taoujdate en 1992-93

Figure 2. Evolution des captures d'adultes de *B. oleae* dans les gobe-mouches à Ain Taoujdite en 1994-95

Les valeurs obtenues sont respectivement de 7,03 A/P/J sur Gordale et 5,39 A/P/J pour la Picholine marocaine. Les captures deviennent très faibles dès la fin de février pour les variétés Picholine de Languedoc, Meslalla et Picholine marocaine, et vers la mi-avril pour la Gordale. Elles s'annulent sur toutes les variétés dès la fin d'avril pour ne reprendre que vers la mi-octobre avec un très faible niveau de l'ordre de 0,03 A/P/J pour toutes les variétés (sauf la Picholine marocaine avec 0,06 A/P/J) contre fin septembre pour les autres années. Le maximum de captures a été enregistré début décembre pour toutes les variétés avec 1,14 ; 2,45 ; 1,8 et 1,2 A/P/J respectivement pour la Meslalla, la Gordale, la Picholine de Languedoc et la Picholine marocaine.

Influence de la variété sur les captures de *B. oleae*

En considérant l'effectif total des captures pour chaque année, la Gordale représente 30,04 à 39% de l'ensemble des captures, suivie de la Picholine de Languedoc avec 23 à 30,8%. Les valeurs obtenues sur la Meslalla et la Picholine marocaine sont les plus faibles (tableau 1).

L'examen du tableau 1 montre que la Gordale représente 29,6 à 39,4% de l'ensemble des captures suivie de la Picholine de Languedoc avec 19,51 à 31,07%. Les valeurs obtenues sur Meslalla et Picholine marocaine sont les plus faibles.

Influence du type de piège sur les captures

L'analyse a porté sur la période d'octobre à novembre (figure 3). Comme le montre le tableau 2, les gobe-mouches représentent de 69,4 à 81,4% des captures totales, contre 14,5 à 27,7% pour les pièges sexuels, alors que les pièges jaunes ne dépassent pas 3,6%.

La différence entre les effectifs des captures dans les gobe-mouches et dans les autres types de pièges est significative au seuil de 1%. Le nombre total de mâles capturés (toutes variétés comprises) est de 1134 dans les gobe-mouches, 220 dans les pièges sexuels et 48 dans les plaques jaunes. La Gordale seule représente 40%, 34,5% et 46,6% des captures totales de mâles, respectivement dans les gobe-mouches, les pièges sexuels et les plaques jaunes.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le suivi des populations imaginales de *B. oleae* montre que ce diptère présente deux périodes d'activité intense dans notre région : l'une en automne et l'autre en hiver et début printemps. L'évolution de la courbe des vols de ces populations montre la même allure pour toutes les variétés, avec une continuité des captures du mois de septembre à la fin avril si l'on examine les captures en continu.

La première activité de l'insecte, qui commence au début de l'automne, s'explique par la présence de fruits réceptifs pour toutes les variétés et par des températures et des conditions d'humidités favorables.

Variétés	1992		1993		1994		1995	
	effectif	%	effectif	%	effectif	%	effectif	%
Gordale	1665	30	1622	27	1498	31,3	1436	39
P. de Languedoc	1461	26,4	1854	30,8	1457	30,4	846	23
Meslalla	1248	22,5	1488	24,8	699	14,6	609	16,5
P. marocaine	1168	21,1	1046	17,4	1137	23,7	793	21,5
Total	5542	100	6010	100	4791	100	3684	100

Tableau 1. Répartition des captures de *B. oleae* selon les variétés

Variétés	Gobe-mouches		Pièges sexuels		Plaques jaunes	
	effectif	%	effectif	%	effectif	%
Gordale	494	81,4	91	15	22	3,6
P.de Languedoc	321	83,2	56	14,5	9	2,3
Meslalla	304	79	70	18,2	11	2,8
P.Marocaine	145	69,4	58	27,7	6	2,9

Tableau 2. Répartition de l'effectif total de mâles capturés à Ain Taoujdade selon les types de pièges

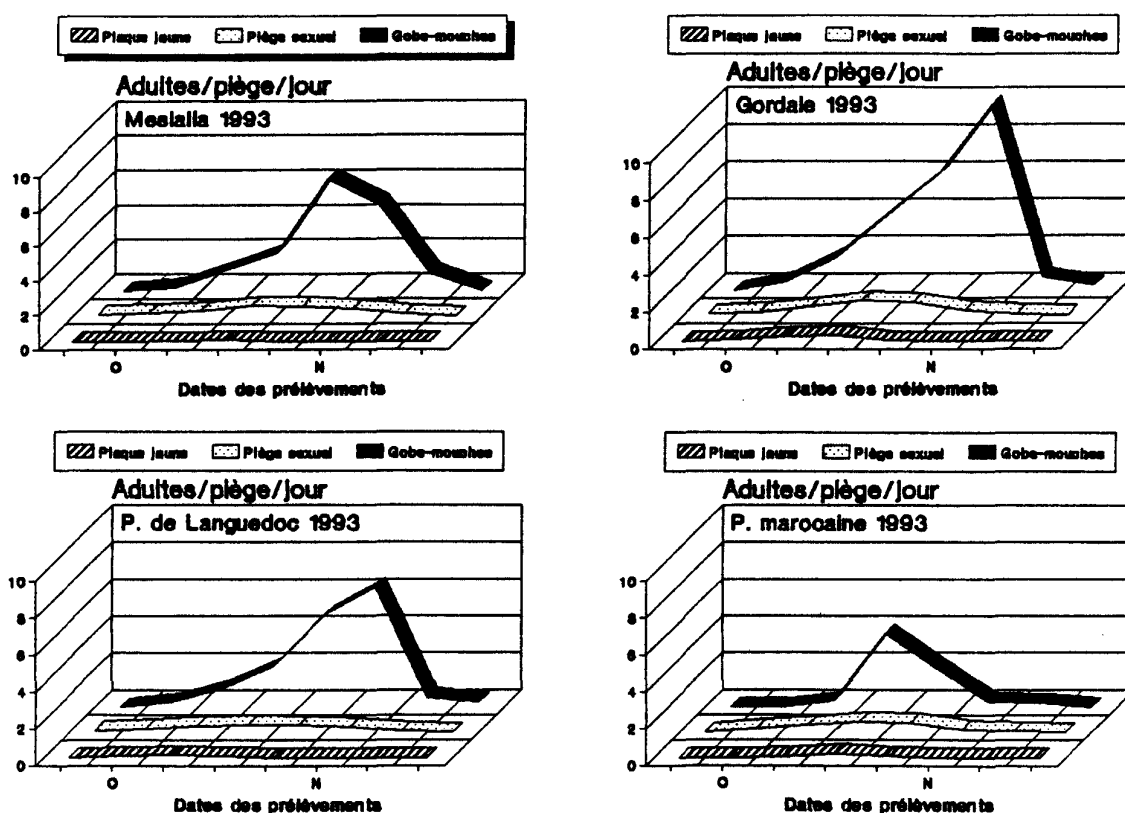


Figure 3. Evolution des captures d'adultes de *B. oleae* dans les trois types de pièges à Ain Taoujdate

La deuxième coïncide avec l'émergence d'adultes à partir de pupes enfouies dans le sol, qui rejoignent les adultes existant sur les arbres. La population imaginale de *B. oleae* est basse certains hivers (comme en 1993-94 et en 95) pour toutes les variétés (sauf pour la Gordale en 1992). Ce faible niveau de captures semble être dû à la faible réponse de l'insecte à l'attractif par temps froid et à la structure de la population de la mouche dont une partie est composée de pupes enfouies au niveau du sol (Jerraya *et al.*, 1986). Dans cette région les températures minimales pendant les mois de novembre, décembre et janvier varient de 2,9 à 7,8°C (1994).

La population imaginale est absente dans les quatre variétés dès la fin du printemps. Ceci pourrait être expliqué par des déplacements de mouches des collines vers les plaines pendant cette période pour évoluer sur les arbres les plus précoces. L'importance des captures dans les biotopes à nouaison précoce a également été observée à Marrakech (Zaoug, 1993) et en Grèce (Michelakis, 1980 et 1986).

En été et malgré la présence de fruits sur toutes les variétés (grande taille pour la Gordale et la Mislalla), les captures sont nulles dans tous les pièges. Ceci peut

être dû au développement phénologique tardif des oliviers, ce qui fait coïncider la nouaison et le grossissement des fruits avec les fortes chaleurs affectant à la fois l'activité de l'adulte, la maturation ovarienne des femelles et éventuellement la réceptivité des olives. La réduction ou l'absence des adultes dans les pièges en été a également été mentionnée par différents auteurs : Michelakis (1980) en Crète, Jarraya *et al.* (1981) en Tunisie et Zaoug (1993) et Chemseddine (1988) au Haouz (Maroc). Elle est généralement attribuée aux fortes chaleurs, à la faible humidité de l'air et à l'absence d'olives réceptives (Michelakis, 1980 ; Arambourg, 1984 ; Neuenschwander *et al.* (1986). Les températures moyennes maximales des mois de juin, juillet et août varient de 33,5 à 39,6°C dans notre région.

La variété ne semble pas avoir un effet direct sur l'allure de la courbe des vols de *B. oleae* avant l'automne dans notre région. Les populations de l'insecte suivent des phases de vol plutôt conditionnées par les facteurs climatiques et par le comportement de l'espèce qui peut montrer des déplacements depuis des zones oléicoles tardives (altitude) vers des vergers précoces, indépendamment des variétés

comme l'ont également observé Michelakis (1980), Dominici et al. (1986) et Neuenschwander et al. (1986). La présence de fruits de taille relativement grande en été ne semble pas influencer sur l'activité des adultes.

En automne, période favorable, on note la présence de populations de mouche dans toutes les variétés. Après la récolte et durant l'hiver et début printemps, les captures sont constituées d'adultes présents sur les arbres et de ceux issus des pupes enfouies dans le sol. A partir de fin avril, les captures s'annulent suite aux déplacements des populations vers les zones de maturité précoce.

Bien qu'une nette préférence pour la Gordale a déjà été signalée par Afellah et al. (1995), l'étude sur plusieurs années met en exergue que, sur le plan quantitatif, c'est à partir de l'automne (conditions favorables) que la variété intervient par son niveau de maturation. En effet, Meslalla (variété de table) malgré son gros fruit est moins attractive suite à sa maturité avancée par rapport aux autres variétés. Par contre, la Gordale, qui est également une variété de table à gros fruit, s'expose aux invasions de *B. oleae* suite à son retard de maturation. La Picholine de Languedoc, variété à huile et à maturité tardive, attire plus d'adultes malgré la taille inférieure de son fruit.

On peut donc conclure que les chaleurs estivales, en bloquant l'activité des adultes de *B. oleae*, empêchent la réponse des adultes à l'attractivité des olives et, surtout en cette période chaude, des pièges. C'est en automne que l'influence de la variété se manifeste, moins par la taille des fruits que par le degré de maturation et donc de réceptivité. Ce raisonnement semble être différent de la situation observée dans la région du Haouz où l'olivier est irrigué en intensif et où Zaoug (1993) et Chemseddine (1988) parlent de captures et de dégâts sur fruits même en été.

La comparaison des trois types de pièges montre que le gobe mouche paraît être le dispositif de piégeage le plus efficace et le plus pratique. Il reste cependant à relier le type de piège à l'objectif visé (détection, prévention, lutte...). La facilité d'approvisionnement et le coût moins élevé sont en faveur du piège McPhail dans nos conditions. Toutefois, ce piège présente l'inconvénient de capturer un grand nombre de Chrysopidae connus comme prédateurs des œufs de *Prays oleae* (Canard et al., 1979 ; Neuenschwander et al., 1981 ; Arambourg, 1986).

Les pièges sexuels sont moins attractifs mais beaucoup plus sélectifs. Leur coût élevé et les difficultés d'approvisionnement en capsules de phéromones li-

mitent leur utilisation pour la surveillance des populations de la mouche dans notre région, du moins dans la situation actuelle marquée par l'absence d'un réseau d'avertissement agricole.

Les pièges jaunes englués ont été inefficaces, peu sélectifs et moins pratiques. Leur surface engluée se couvre rapidement de débris qui tombent de l'arbre ou transportés par le vent, diminuant ainsi leur efficacité. Ils sont également sensibles aux conditions climatiques. Les pluies diminuent l'efficacité de la glu et les vents violents peuvent les coller au feuillage. Leur utilisation est très critiquée et reste très limitée (Economopoulos & Papadopoulos, 1984 ; Raspi & Malfatti, 1984 ; Michelakis, 1985).

BIBLIOGRAPHIE

- Afellah M., Benhammadi I., Chemseddine M. & Hilal A., 1995. Trapping and estimation of losses and damage caused by olive fly *Bactrocera oleae* (Gmel.) in the Sais Morocco. *European Journal of Plant Pathology*. XIII International Plant Protection Congress. The Hague-Netherlands. 2-7 July 1995, Abstracts : 1p.
- Arambourg Y., 1984. La faune entomologique de l'olivier-*Dacus oleae* Gmel. *Olivae* 1, Avril 1984 : 1p.
- Arambourg Y., 1986. *Traité d'entomologie oléicole*. Cons. Oléi. Int : 20p.
- Canard M., Neuenschwander P. & Michelakis S., 1979. Les névroptères capturés au piège de McPhail dans les olives en Grèce. La Crète occidentale. *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.)* 15(4) : 607-615.
- Chemseddine M., 1988. *Les arthropodes frondicoles de l'olivier du Haouz (Maroc): évolution spatio-temporelle des peuplements et bio-écologie des espèces dominantes*. Thèse, Doct. Sc. Nat. Fac. Marrakech : 100p.
- Dominici M., Pucci C. & Montanari G.E., 1986. *Dacus oleae* (Gmel.) (Diptera, Tephritidae) ovipositing in olive drupes. *II Intern. Symp. Fruit. Flies*, Crète. 111-120, 315-320.
- Economopoulos A. P. & Papadopoulos A., 1984. Long lasting traps for *Dacus oleae* combining yellow color and ammonium acetate dispenser. *Proceeding of the CEC/FAO/IOLB. International joint meeting*, Pisa 3-6 April : 117-121.
- Jarraya A., Jardak T., Khalif M. & Germazi T., 1986. La mouche de l'olive *Dacus oleae* (Gmel.) et son impact sur la production oléicole dans la région de Sfax. *Revue de l'INAT. Jour. Scien. Agro.* 1(1), décembre 1986: 20p.
- Katsoyannos P., 1992. *Olive pests and their control in the near East*. Benaki phytopathological institute. Athene. Greece. 79-133.
- Michelakis S., 1980. *Contribution à l'étude de la dynamique des populations de Dacus oleae Gmel. (Diptera, Tephritidae) en Grèce*. Thèse Doct. Ing. Univ. Aix-Marseille III, Marseille : 100p.
- Michelakis S., 1985. La mouche de l'olive (*Dacus oleae* Gmel.). *Entomologie oléicole*. Inst. ptes. sub. oliv., Crète, Greece : 81-97.
- Michelakis S., 1986. Bio-ecological data of the olive fly *Dacus oleae* (Gmel.) in Crete. Greece. *II Intern. Symp. Fruit Flies*, Crete : 397-406.

- Neuenschwander P., Canard M. & Michelakis S., 1981. The attractivity of protein hydrolysate baited McPhail traps to different chrysopid and hemerobiid species (Neuroptera) in a Cretan olive orchard. *Ann. Soc. Ent. Fr.* (N.S.) 17(2) : 213-220.
- Neuenschwander P., Michelakis S. & Kapatos E., 1986. Tephritidae *Dacus oleae* Gmel. *Entomologie oléicole*. C.O.I., Madrid, Espagne : 115-159.
- Raspi M. & Malfatti R., 1984. *The use of yellow chromotropic traps for monitoring Dacus oleae Gmel.* Univ. of Pisa Italy 1984 : 428 - 439.
- Zaoug B., 1993. *Contribution à l'étude de la dynamique des populations de la mouche de l'olivier Dacus oleae Gmel. (Diptera, Tephritidae) dans la région du Haouz de Marrakech (Maroc).* Thèse de D.E.S., Fac. Sc. Semlalia, Marrakech : 100p.

Structure de la sagitta, âge et croissance de l'uranoscope (*Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758) de Tunisie

Bouraoui BOUNDKA¹, Mohamed Hédi KTARI¹ & Jean-Pierre QUIGNARD²

¹ Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences de Tunis, Campus Universitaire, Tunis, Tunisie

² Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale, U.S.T.L., Place E. Bataillon, F-34095, Montpellier Cedex 5, France

RESUME

Sur la sagitta de l'uranoscope des côtes tunisiennes, se déposent annuellement un anneau hyalin en période hivernale et un anneau opaque en période estivale. L'importance de la largeur des zones hyalines a été expliquée par le fait que l'otolithe croît d'une façon continue tout au long de l'année en même temps que le poisson, avec des dépôts organiques et minéraux en quantité variable selon les saisons. Cette interprétation présente une certaine originalité par rapport aux idées généralement admises dans ce domaine. La longévité des femelles (6 ans) est supérieure à celles des mâles (4 ans). Un dimorphisme sexuel se manifeste à partir du troisième anneau, les femelles deviennent plus grandes et plus lourdes que les mâles.

Mots-clés : *Uranoscopus scaber*, Tunisie, sagitta, âge, croissance

ABSTRACT

A hyalin ring, mainly in winter, and an opaque one, mainly in summer, are deposited every year on the sagitta otolith of the uranoscopus along the Tunisian coast.

The importance of the width of hyalin areas has been accounted for by the fact that otolith grows in a continuous way over the year with the fish, showing organic and mineral deposits in quantities that vary with seasons.

This interpretation seems to be original by comparison to the ideas generally admitted in this field. The life span of females (6 years) is longer than that of the males (4 years). A sexual dimorphism can be observed from the third ring as females become larger and heavier than males.

Key-words : *Uranoscopus scaber*, Tunisia, sagitta, age, growth

INTRODUCTION

Pour les côtes de la Méditerranée, aucun travail n'a été consacré à l'étude de l'âge et de la croissance de l'uranoscope *Uranoscopus scaber* Linnaeus 1758. Le seul travail enregistré pour cette espèce est celui de Sanz (1985), réservé à la population des côtes espagnoles, qui a étudié le cycle sexuel et le régime alimentaire de l'uranoscope. Ce poisson mérite pourtant d'être étudié ne serait ce que pour l'intérêt scientifique, sa valeur commerciale non négligeable et pour sa chair qu'apprécient certains gourmets. Ce travail présente la structure de l'otolithe ainsi que les résultats d'une étude de l'âge et de la croissance de l'uranoscope *Uranoscopus scaber*, des côtes tunisiennes.

MATERIEL ET METHODES

340 individus de longueur totale comprise entre 110 et 280 mm ont été examinés. Ils ont été récoltés dans les marchés aux poissons de Tunis durant une année. Nous avons mesuré la longueur totale de ces

poissons (LT en mm) et la masse fraîche brute (Wp en g), puis prélevé et nettoyé à l'eau distillée les otolithes. Ces derniers sont trop épais pour être lus directement et doivent de ce fait subir au préalable un polissage des deux faces jusqu'à atteindre une épaisseur d'un millimètre. Après polissage, ils sont placés dans un éclaircissant (benzoate de méthyl) afin d'augmenter le contraste entre les anneaux opaques et hyalins.

La lecture des otolithes a été réalisée à l'aide d'une loupe munie d'un micromètre oculaire en lumière transmise ; nous avons mesuré le rayon de l'otolithe (lt), du nucleus à l'extrémité du bord antérieur et les longueurs (lt₁, lt₂, lt₃... lt_n) correspondant au début de la formation du premier, deuxième, troisième... dernier anneau hyalin (Figure 1).

La connaissance de la date de naissance de ce poisson et l'évolution de la structure de la sagitta en fonction du temps nous ont permis de déterminer la période d'apparition des anneaux opaques et hyalins de cet otolithe. Le dénombrement de ces deux types de marques naturelles a permis l'estimation de l'âge de l'uranoscope.

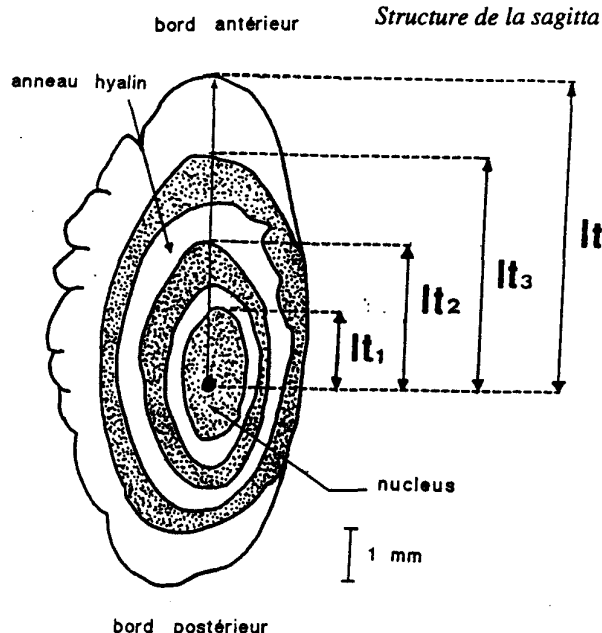


Figure 1. Mesure du rayon de l'otolithe (lt) et les longueurs (lt_1 , lt_2 et lt_3) correspondant au premier, deuxième et troisième anneau hyalin.

Figure 1. Measurement of the otolith radius (lt) and the lengths (lt_1 , lt_2 et lt_3) corresponding to the first, second and third hyalin ring.

En tenant compte de ces données, nous avons étudié successivement la croissance en taille puis la croissance en masse en fonction de l'âge.

Les relations, croissance en taille et croissance en masse ont été calculées à partir du modèle de Von Bertalanffy (1938) : $LT_t = LT_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$

LT_t : taille du poisson (en mm) à l'âge t ,

LT_{∞} : taille théorique maximale que le poisson peut atteindre,

t_0 : temps théorique ou $LT_t = 0$,

K : coefficient de métabolisme.

L'évolution de la masse en fonction du temps est déduite de la relation taille-masse $W_p = aLT^b$ et de la relation taille-âge (équation de Von Bertalanffy) :

$$W_{pt} = W_{p\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})^b$$

W_p : masse fraîche brute du poisson en gramme,

LT : longueur totale en mm,

W_{pt} : masse fraîche brute du poisson à l'âge t ,

$W_{p\infty}$: masse maximale théorique correspondante à LT ,

a : constante,

b : coefficient d'allométrie de l'équation $W_p = aLT^b$.

comme ce dernier (Figure 2). Il est orné d'ondulations peu saillantes, irrégulières, plus marquées dans la moitié antérieure. Le rostre est avancé et massif, l'antirostre est très petit et arrondi. La face interne est plane dans sa moitié supérieure et convexe dans l'inférieure. Le sulcus est peu long, étroit et très peu profond ; il s'étend sur les deux tiers environ de l'otolithe. Son extrémité antérieure se situe au niveau du bord antérieur, alors que la postérieure est assez éloignée du bord postérieur. La région antérieure, ou ostium, communique avec le bord excisural tandis que son extrémité postérieure, ou cauda, est arrondie et faiblement orientée vers le bord dorsal.

Il existe une succession assez nette d'anneaux opaques et d'anneaux hyalins sur la sagitta (Figure 3). Généralement, le nucleus est très sombre. Les anneaux opaques proches du nucleus sont larges, mais à mesure que l'on s'approche de la périphérie de l'otolithe, ils deviennent moins larges, plus clairs. Les anneaux hyalins sont parfois plus larges que les anneaux opaques.

Estimation de l'âge

La connaissance de la date de naissance de l'uranoscope, nous a permis de déterminer la période d'apparition des anneaux.

RESULTATS

Morphologie et structure des sagittae

L'otolith « sagitta » de l'uranoscope est épais. Le bord dorsal, plus court que le ventral, est elliptique

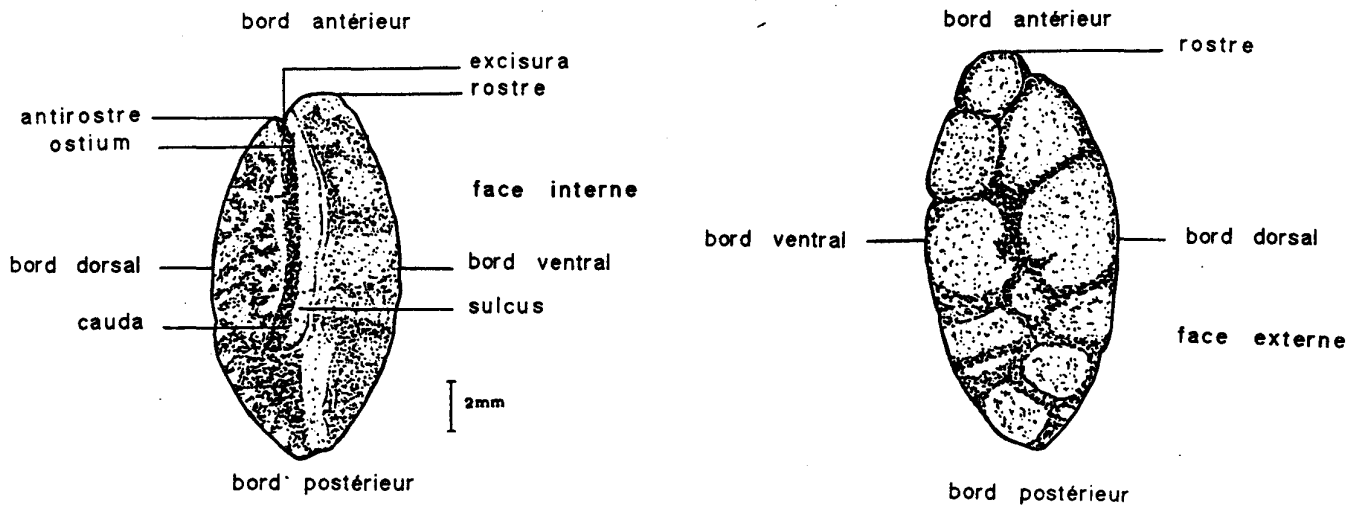


Figure 2. Schéma de l'otolithe de l'uranoscope.
Figure 2. Diagram of the uranoscope otolith.

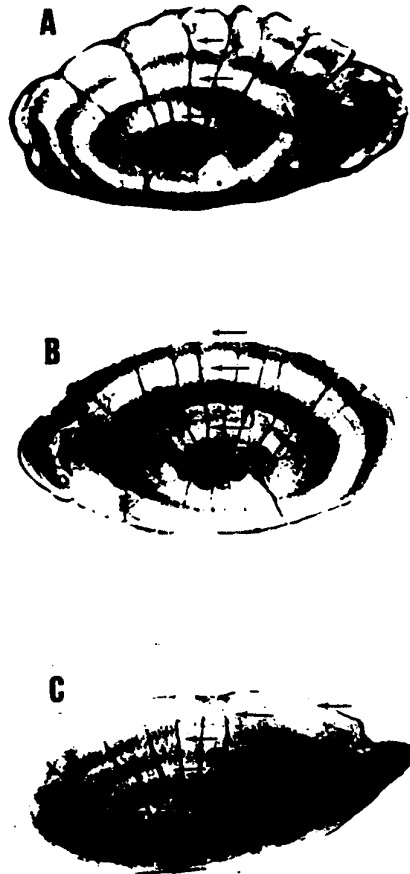


Figure 3. Otolithe (*sagitta*) de l'uranoscope. A : Otolithe de 5 mm de rayon montrant quatre zones opaques et quatre zones hyalines (Z) très larges. Longueur totale du poisson 19 cm ; B : Otolithe de 4,4 mm de rayon montrant trois zones opaques et trois zones hyalines (Z). Les deux premières zones claires apparaissent plus larges que les anneaux opaques. Longueur totale du poisson 16,9 cm ; C : Otolithe de 5,3 mm de rayon montrant la régularité de l'alternance de cinq zones opaques bien développées et cinq zones hyalines (Z). Longueur totale du poisson 20 cm.

Figure 3. Otolith (*sagitta*) of the uranoscope. A : 5mm radius otolith showing four opaque zones and four broad hyalin zones (Z). The total length of the fish is 19cm ; B : 4.4 mm radius otolith showing three opaque zones and three hyalin zones (Z). The latter appear larger than the opaque rings. The total length of the fish is 16.9 cm ; C: A 5.3mm radius otolith showing the regularity of alternation of five well-developed opaque zones and five hyalin zones (Z). The total length of the fish is 20 cm.

Le cycle du rapport gonadosomatique (RGS) fournit des indications sur la période de ponte. Le RGS atteint son maximum en mai (8,47 pour les femelles) et (1,85 pour les mâles).

Ces valeurs mensuelles du RGS chutent assez brusquement en juin, juillet et août. Cette diminution du RGS s'explique par l'évacuation des produits génitaux.

On peut estimer que la ponte se produit sur les côtes tunisiennes entre mai et août. Le nucleus opaque se forme donc pendant la belle saison. Les anneaux hyalins se forment en hiver et les anneaux opaques en été. L'observation mensuelle de l'aspect du bord de l'otolithe en lumière transmise selon sa date de capture (Figure 4), nous a permis de confirmer la période de formation des anneaux. En effet, la zone qui borde l'otolithe est opaque en été et hyaline en hiver. Sur les côtes tunisiennes la formation de l'anneau opaque coïncide assez bien avec la période de reproduction. Donc le dénombrement de ces anneaux permet l'estimation de l'âge de l'uranoscope. Le nombre maximum d'anneaux hyalins observé était de quatre chez les mâles et six chez les femelles. Les mâles auraient une longévité inférieure à celles des femelles.

Croissance

Croissance en taille

a) Relation taille de l'otolithe-taille du poisson (Figure 5)

L'équation décrivant la relation longueur totale du poisson (LT en mm) à la longueur du grand rayon de l'otolithe (du centre du nucleus au bord du rostre : lt en mm) est de la forme :

$$y = ax^b \text{ ou encore } \log y = \log a + b \log x$$

$$\log lt = -1,2797 + 0,8772 \log LT$$

(n = 340; r = 0,85 ; Sdlt = 0,043 ; SdLT = 0,041)

n : effectif ; r : coefficient de corrélation ;

SdLT et Sdlt : erreurs types d'estimation.

Le rayon de l'otolithe croît moins vite que la longueur totale du poisson. La pente (0,88) est significativement inférieure à l'unité.

Nous avons calculé, pour les mâles et pour les femelles, la moyenne des rayons correspondant aux différents anneaux hyalins successifs et, à partir de l'équation précédente, nous avons déduit la longueur totale du poisson correspondant à chaque anneau hyalin (Figure 1).

Les valeurs obtenues (Tableau 1) montrent que les longueurs atteintes à la formation des deux premiers anneaux sont presque identiques pour les deux sexes et qu'à partir du troisième anneau les femelles grandissent plus vite que les mâles. L'apparition de ce dimorphisme sexuel se manifeste après la première maturité sexuelle (mâle à 1 an, femelle à 2 ans).

b) Etude de la croissance

Les paramètres de l'équation de Von Bertalanffy sont :

- pour les femelles $L_{\infty} = 358,1 \text{ mm}$

$$K = 0,185$$

$$t_0 = -0,406$$

- pour les mâles $L_{\infty} = 271,5 \text{ mm}$

$$K = 0,240$$

$$t_0 = -0,546$$

Les différentes valeurs de la longueur totale calculées à partir de l'équation de Von Bertalanffy sont données dans le tableau 1. Nous remarquons que les résultats concordent avec ceux fournis par la méthode otolithométrique. Les longueurs totales à différents âges calculées à partir de ces équations sont consignées dans le tableau 2.

Croissance de la masse en fonction de l'âge

Les relations taille-masse sont :

$Wp = 0,0127 LT^{3,1122}$ pour les femelles, et

$Wp = 0,0146 LT^{3,0491}$ pour les mâles de l'uranoscope des côtes tunisiennes.

Les équations de la relation masse-âge sont pour :

- les femelles : $Wpt = 869,1(1 - e^{-0,185(t + 0,406)})^{3,112}$

- les mâles : $Wpt = 344,2(1 - e^{-0,240(t + 0,546)})^{3,049}$

Wpt : masse fraîche brute du poisson à l'âge t.

Les masses à différents âges calculées à partir de ces équations sont consignées dans le tableau 3. L'analyse des résultats montre que la masse atteinte à la formation des deux premiers anneaux hyalins est identique pour les deux sexes. Mais à partir du troisième anneau, la masse des femelles augmente proportionnellement plus vite que celles des mâles. La différence s'accroît avec l'âge.

DISCUSSION

La description de la sagitta de l'uranoscope que donne Chaîne (1957) concorde avec nos observations. Chez cette espèce, les deux types d'anneaux sont le plus souvent, sensiblement de même largeur, celle-ci diminuant évidemment avec l'âge.

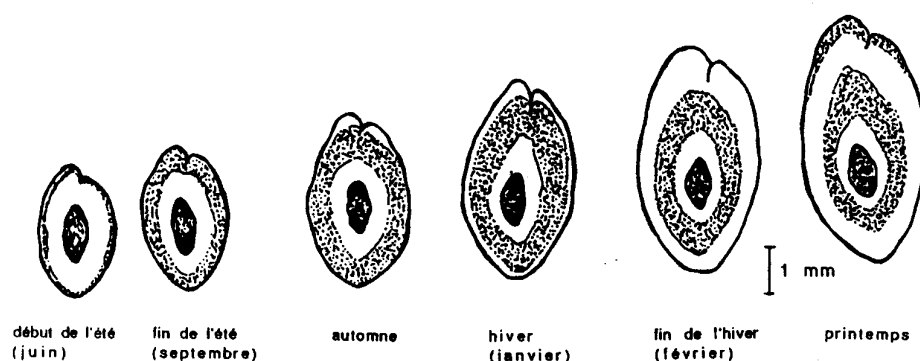


Figure 4. Aspect schématique de l'otolithe de l'uranoscope en lumière transmise selon sa date de capture : structure saisonnière (anneau hyalin ou anneau opaque qui borde l'otolithe).

Figure 4. A diagram of otolith of uranoscope under light according to its capture date : seasonal structure (hyalin or opaque ring bordering the otolith).

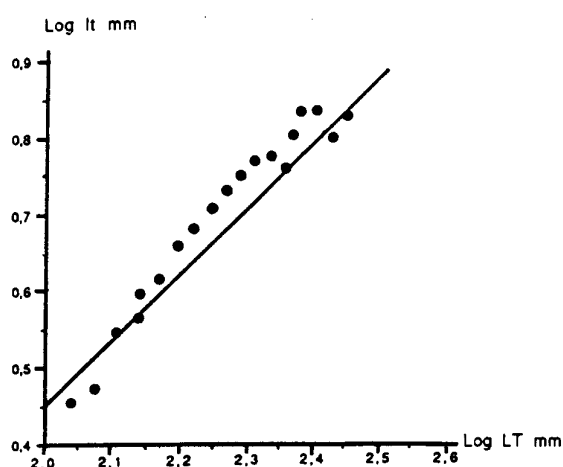


Figure 5. Relation entre le rayon de l'otolithe (Lt en mm) et la longueur totale du poisson (LT en mm).

Figure 5. Relation between the otolith radius (Lt in mm) and the total length of the fish (LT in mm).

	Lt (mm)	lt1	lt2	lt3	lt4	lt5	lt6
		1,827	3,178	4,384	5,095	5,771	6,319
Femelles	n	38	30	25	10	10	4
	LT (mm)	LT1	LT2	LT3	LT4	LT5	LT6
	LT extrêmes (mm)	43-63	91-116	128-174	170-194	201-224	215-241
	Otolithométrie	57,2	107,5	155,1	184,1	212,2	235,3
	s	7,532	7,475	8,403	6,233	8,56	8,254
	Modèle de Von Bertalanffy	55,1	106,3	148,9	184,4	213,7	238,1
Mâles	Lt (mm)	lt1	lt2	lt3	lt4		
		1,917	3,203	3,996	4,712		
	n	53	41	24	8		
	LT (mm)	LT1	LT2	LT3	LT4		
	LT extrêmes (mm)	46-73	78-120	124-163	151-173		
	Otolithométrie	60,4	108,4	139,5	168,4		
	s	8,782	8,424	6,593	10,421		
	Modèle de Von Bertalanffy	60,2	105,3	140,9	168,8		

Tableau 1. Longueurs moyennes séparant les différents anneaux hyalins (lt en mm) du centre de l'otolithe et tailles (LT en mm) du poisson correspondantes obtenues par otolithométrie et par application du modèle de Von Bertalanffy. n : effectif ; s : écart-type.

Table 1. Average length separating the different hyalin rings of the otolith (lt in mm) from the center of the the otolith and the corresponding sizes (LT in mm) of the fish obtained by otolithometry and by application of the model of Von Bertalanffy. n : number of specimens ; s : standard deviation.

Age (années)	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5
LT (mm) femelles	55,1	106,3	148,9	184,4	213,7	238,1	258,3
LT (mm) mâles	60,2	105,3	140,9	168,9	190,6		

Tableau 2. Taille (LT en mm) de l'uranoscope femelle et mâle en fonction de l'âge estimée par la méthode Von Bertalanffy.
Table 2. Size (LT in mm) of the female and male uranoscope as a function of age estimated by Von Bertalanffy model.

Age (années)	0,5	1,5	2,5	3,5	4,5	5,5	6,5
Wp (g) femelles	2,6	19,9	56,3	110,2	174,5	244,2	314
Wp (g) mâles	3,4	20,7	46,6	80,5	117		

Tableau 3. Masse fraîche (Wp en g) de l'uranoscope femelle et mâle en fonction de l'âge estimée par la méthode de Von Bertalanffy.
Table 3. Fresh mass (Wp in g) of the female and male uranoscope as a function of age estimated by Von Bertalanffy model.

Les mêmes observations ont été faites chez quatre espèces de Pleuronectiformes du golfe du Lion : le flet, le turbot, la barbrue et la sole (Vianet *et al.*, 1989). Pour ces auteurs, l'anneau opaque est parfois plus étroit que l'anneau hyalin correspondant, alors que dans l'Atlantique l'inverse s'observe.

La largeur des anneaux opaques, comme cela est démontré, traduit l'importance de la croissance, mais il est difficile d'expliquer l'importance de la largeur des zones hyalines : l'otolithe continuerait-il à croître (avec évidemment des dépôts organocalciques en quantité différente de celle de la période de croissance) alors que la croissance générale du corps ralentit ? Ou bien la croissance du poisson est-elle continue et uniforme durant toute l'année avec formation de matériaux organocalciques au niveau de l'otolithe en quantité variable avec les saisons ?

D'après l'analyse des variations des coefficients de condition, l'embonpoint ne semble pas très affecté, ni par l'activité sexuelle, ni par les saisons. La comparaison des valeurs du coefficient de condition ne montre aucune différence significative : elles sont pratiquement stables d'un mois à l'autre. Les valeurs sont comprises entre 2,95 et 3,34 pour les femelles et entre 2,97 et 3,36 pour les mâles. De même, il n'existe pas de modifications du régime alimentaire en fonction des saisons. Nous n'avons pas constaté la présence de réserves mésentériques, absentes quelle que soit la saison ; les apports énergétiques seraient donc directement utilisés sans stockage préalable au niveau du mésentère ou des muscles.

D'après ces observations, nous pouvons opter pour la deuxième interprétation : nous aurions à faire à un poisson dont la croissance est continue durant toute l'année, mais il y aurait formation de matériaux orga-

nocalciques au niveau de l'otolithe en quantité variable selon les saisons. Les différences de dépôt peuvent être expliquées par une différence de physiologie liée à la température. Cette interprétation présente une certaine originalité par rapport aux idées généralement admises dans ce domaine.

La date de naissance serait le seul événement qui détermine la saison d'apparition d'un type d'anneau puisque, quels que soient la période d'éclosion, le secteur géographique et la saison, le nucleus est toujours opaque donc suivi d'un anneau hyalin (Vianet *et al.*, 1989).

« Pour expliquer » la formation de ces zones et anneaux chez d'autres poissons, on évoque parfois la température, la marée et les lunaisons (Campana, 1984), des événements physiologiques divers, par exemple la ponte (Miller, 1961, 1984 ; Kuhlmoorgen-Hille, 1976). Enfin, si l'on se réfère aux études microstructurales (Mugiya *et al.*, 1985 ; Morales-Nin, 1987, 1988), les anneaux opaques faiblement minéralisés seraient l'indice d'un taux de croissance élevé et les anneaux hyalins hyperminéralisés celui d'une croissance lente.

Les seules relations taille-masse enregistrées pour cette espèce sont celles de Sanz (1985) consacrées à la population des côtes espagnoles $Wp = 0,0116 LT^{3,159}$ pour les femelles et $Wp = 0,0185 LT^{2,991}$ pour les mâles. Cet auteur a également observé que les femelles grossissaient plus vite que les mâles, et atteignaient des tailles supérieures. Le coefficient de régression de la relation taille-masse des uranoscopes des deux régions est légèrement supérieur à 3 pour les femelles et presque égal à 3 pour les mâles. Pour les côtes de la Méditerranée, aucune autre étude de l'âge et de la croissance n'avait été réservée à ce poisson.

CONCLUSION

L'âge de l'uranoscope a été estimé par otolithométrie. La période de formation des anneaux hyalins est hivernale et celle des anneaux opaques est estivale. L'importance de la largeur des anneaux hyalins a été expliquée par le fait que la sagitta de cette espèce croît d'une façon continue tout au long de l'année avec des dépôts organocalciques en quantité variable selon les saisons.

En connaissant la date de naissance (juin), le dénombrement des zones opaques et hyalines permet de connaître l'âge du poisson. Le nombre d'anneaux hyalins observé, est de quatre chez les mâles et de six chez les femelles ; la longévité des femelles (6 ans) est donc supérieure à celle des mâles (4 ans). Au niveau de la croissance en taille et en masse, on note un dimorphisme sexuel assez net à partir du troisième anneau. Les femelles deviennent plus grandes et plus lourdes que les mâles. La relation taille-masse des deux sexes est la même sur les côtes espagnoles et tunisiennes, pour cette espèce de poisson.

BIBLIOGRAPHIE

- Campana S. E., 1984. Lunar cycles of otolith growth in the juvenile starry flounder *Platichthys stellatus*. *Mar. Biol.*, 80 : 239-246.
- Chaine J., 1957. Recherche sur les otolithes des poissons. *Bull. Cent. Etud. Rech. Scient. Biarritz*, 1(4) : 465-557.
- Kuhlmorgen-Hille G., 1976. *Preliminary study of the life history of the fish Psettodes erumei*. In: K.Tiews (ed.), *Fisheries resources management*. G.F.I.D, Berlin. 261-268.
- Miller P.J., 1961. Age, growth reproduction of the Rock goby (*Gobius paganellus*) in the Isle of Man. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 41 : 737-769.
- Miller P.J., 1984. *The tokology of gobiid fishes and fish reproduction strategies and tactics*. G.W. Potts & R.J. Wootton (eds). Acad. Press London. 119-153.
- Morales-Nin B., 1987. Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. In : *Age and growth of Fish*, eds sci. Iowa State Univ. Press : 331-343.
- Morales-Nin B., 1988. Age determination in a tropical fish *Lethrinus nebulosus* (Forsk., 1775) (Teleostei : Letrinidae) by means of otolith interpretation. *Inv. Pesq.*, 52 (2) : 237-244.
- Mugiya Y., Hirabayashi S., & Ohsawa T., 1985. Microradiography of otoliths and vertebral centra in the flat fish *Limanda hersensteini* : hyper mineralisation in the hyaline zone. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 51 (2) : 219-225.
- Sanz A., 1985. Contribucion al estudio de la biologia de *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758 (Osteichthyses, Uranoscopidae) del Mediterraneo occidental, *Inv. Pesq.*, 49 (1) : 35-46.
- Vianet R., Quignard J.P. & Tomasini J-A., 1989. Age et croissance de quatre poissons Pleuronectiformes (Flet, Turbot, Barbue, Sole) du golfe du Lion. Evolution de la structure de la sagitta. *Cybium*, 13ème série (3) : 247-258.
- Von Bertalanffy L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws). *Human Biology*, 10 (2) : 181-213.

L'évaluation écoépidémiologique du « risque leishmanien » au Sahara atlantique marocain. Intérêt heuristique de la relation « Phlébotomes - bioclimats »

An eco-epidemiological evaluation of the risk of leishmaniasis in the atlantic Sahara of Morocco. The predictive value of the relationship between sandflies and climate

J.-A. RIOUX¹, O. AKALAY^{2†}, J. PERIERES¹, J. DEREURE³, J. MAHJOUR², H.N. LE HOUEROU⁴, N. LEGER⁵, P. DESJEUX⁶, M. GALLEGU⁷, A. SADDIKI², A. BARKIA² & H. NACHI²

¹ Ecopathologie parasitaire. Institut de Botanique. 163, rue Auguste Broussonnet, 34000 Montpellier, France.

² Direction de l'Epidémiologie. Ministère de la Santé Publique. 14, rue El Kalsadi, Rabat Agdal, Maroc.

³ Laboratoire de Parasitologie, UFR médicale, Université Montpellier 1. 163, rue A. Broussonnet 34000 Montpellier, France.

⁴ Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Louis Emberger, CNRS. 1919, route de Mende, 34033 Montpellier, France.

⁵ Laboratoire de Parasitologie. UFR pharmaceutique, Université de Reims, 51, rue Cognac-Jay, 51096 Reims, France.

⁶ Unité de lutte contre les Trypanosomoses et les Leishmanioses, Division de la lutte contre les maladies tropicales, Organisation Mondiale de la Santé. 20, avenue Appia, CH-1211 Genève 27, Suisse.

⁷ Unitat de Parasitologia. Facultat de Farmàcia. Av. Diagonal, SN 08028, Barcelona, España.

SUMMARY

The authors present the results of a survey carried out on leishmaniasis risk factors in the littoral zone of the Moroccan western Sahara. The paradigmatic concept of the greater importance of the vector than the reservoir suggests that the spatial, qualitative and quantitative distribution of sandflies are the risk markers for leishmaniasis. The analysis reported here was based on a series of sandfly samples made with sticky paper traps set in transects. Sampling was done with 2,604 traps at 36 stations during the period of maximum sand fly activity. The traps were distributed in two series, one strictly coastal and the other slightly diverging for some kilometers towards the interior. Over 1,043 km, 27 rural and 9 urban localities were sampled. Among the latter were Tan-Tan, Tarfaya, Layoun, Boujdour and Dakhla. Only 12 sandflies were caught among which a single specimen of the genus *Phlebotomus*. This scarcity of vector species coincides with the absence of leishmaniasis in the area studied. Twenty two dogs examined serologically by IFAT were negative and no parasites were demonstrable in 10 *Psammomys obesus* from around the airport at Tan-Tan. This is explained by the local climate along the Atlantic coast - a constant breeze from the NW/NE sector causing important modifications in the Saharan region: heavy clouds accompanied by an abundance of occult precipitation: and low summer temperatures. Of these factors, the violent and humid winds and the low summer temperatures are the most unfavourable for sandflies. As long as there are no changes in the climate, the risk of leishmaniasis can be expected to remain low in the coastal band. Moreover the buffering effect of the oceanic mass should ensure that this zone remains protected from the expected global warming which, in the coming decades, is likely to affect the periarid region of the continental Maghreb where *P. papatasi*, the common vector of *Leishmania major*, is widely distributed with the exception of the littoral zone.

Key words : Eco-epidemiology, bioclimatology, sandflies, sampling, *Phlebotomus*, *Sergentomyia*, *Leishmania*, Morocco, Atlantic Sahara, climatic change

RESUME

Les auteurs rapportent les résultats d'une enquête sur le "risque leishmanien" dans la zone littorale du Sahara occidental marocain. Le concept paradigmatique de "précellence vectorielle" conduit à privilégier la distribution spatiale, qualitative et quantitative, des Phlébotomes (Diptera-Psychodidae) en tant que "marqueurs de risque" pour les trois *Leishmania* : *L. major*, *L. tropica* et *L. infantum* (Kinetoplastida-Trypanosomatidae). L'analyse s'appuie sur une série de piégeages aux papiers adhésifs selon la méthode des transects. Réalisée en période de pleine activité imaginaire, l'opération a utilisé 2604 pièges pour 36 stations. Celles-ci se distribuent sur deux itinéraires, l'un strictement côtier, l'autre légèrement divergent à quelques dizaines de kilomètres à l'intérieur des terres. Sur un parcours de 1043 km, 27 stations rurales et neuf localités urbaines ont été échantillonnées. Parmi ces dernières : Tan-Tan, Tarfaya, Layoun, Boujdour, Dakhla. Au total, 12 Phlébotomes seulement ont été capturés, dont un seul exemplaire du genre *Phlebotomus*. Cette rareté des espèces vectrices coïncide avec l'absence de leishmaniose dans la zone considérée. Une échantillon de 22 chiens, analysé par la technique d'immunofluorescence, s'est révélé négatif, de même qu'une dizaine de *Psammomys obesus* observés aux environs de l'aérodrome de Tan-Tan. Cette situation est mise sur le compte du climat local (mésoclimat) : le long de la côte atlantique, l'alizé souffle en permanence de secteur NW-NE, entraînant d'importantes modifications du régime saharien à savoir : forte nébulosité, abondance des précipitations occultes, faibles maximums thermiques. Parmi ces facteurs, les vents, violents et humides, et les basses températures estivales apparaissent comme défavorables aux Phlébotomes. Dans la mesure où n'interviendrait aucun changement climatique, le risque leishmanien demeurerait faible sur la bande côtière. Bien plus, "l'effet tampon", induit par la masse océanique, maintiendrait, longtemps encore, cette zone à l'abri d'un éventuel "réchauffement global" susceptible d'affecter, dans les prochaines décennies, l'étage periaride continental du Maghreb. Dès

lors *P. papatasi*, vecteur habituel de *L. major*, resterait rare sur le littoral atlantique alors qu'il serait largement favorisé sur le reste du Sahara septentrional.

Mots-clefs : Ecoépidémiologie, bioclimatologie, Phlébotomes, échantillonnage, *Phlebotomus*, *Sergentomyia*, *Leishmania*, Maroc, Sahara atlantique, changements climatiques

GENERALITES, PROBLEMATIQUE

Au Maroc, comme dans la plupart des pays circum-méditerranéens, les leishmanioses constituent un important problème de Santé publique. Qu'elles soient zoonotiques ou anthroponotiques, cutanées (LC) ou viscérales (LV), ces affections sont largement représentées, depuis les cédrâies du Haut Rif jusqu'aux oasis perarides de l'Anti-Atlas. Devenue préoccupante dès les années 1970, une telle situation nous a conduits à développer un programme de recherches à long terme, destiné à mettre au point de nouvelles techniques de lutte et de prévention. Basé sur les concepts et les méthodes de l'écoépidémiologie, ce programme s'est appuyé sur une série d'enquêtes (cf. encadré) destinées à dresser l'inventaire des causes déterminantes (parasites, vecteurs, réservoirs) et favorisant (bioclimats, géomorphologie, pratiques agrosylvo-pastorales, aménagements hydrauliques, séden-

tarisation, activités militaires, développement touristique, surpopulation). La présente étude ayant pour objectif d'évaluer le "risque leishmanien" au Sahara atlantique marocain, il nous a paru utile, en préalable, de rappeler la situation épidémiologique des "espèces leishmaniennes" connues de l'ensemble du territoire : *Leishmania major*, *L. tropica* et *L. infantum*.

a) Dans le sud et l'est du Maroc, *Leishmania major* provoque une leishmaniose cutanée zoonotique (LCZ), de caractère endémo-épidémique. Comme dans la plupart des foyers de l'Ancien Monde, l'espèce s'observe exclusivement dans les "étages"⁽¹⁾ bioclimatiques aride et péraride.

⁽¹⁾ Le terme d' "étage" (Emberger, 1939 ; Sauvage, 1963) est utilisé au sens de zone bioclimatique. L'étage n'est donc pas directement lié à l'altitude ou à la latitude.

Les étapes de l'enquête épidémiologique

- Localisation du foyer d'infection grâce à la notification de cas humains (ou canins) autochtones (effet sentinelle).
- Analyse autécologique des éléments du cycle leishmanien : identification enzymatique du parasite, densités et niveaux d'infestations des phlébotomes-vecteurs et des Mammifères-réservoirs, prévalence des cas humains.
- Délimitation de l' « espace à risque » grâce à l'indicateur bioclimatique, selon le modèle triangulaire bioclimats → vecteurs → réservoirs (figure 1).
- Individualisation des « facteurs de risques », spatiaux (zones bioclimatiques, aménagements, mises en valeur), temporels (fluctuations saisonnières et pluriannuelles, changements climatiques à long terme) et populationnels (expansion démographique, immigration).
- Réalisation de cartes thématiques multiscalaires rendant compte des « risques potentiels » aux différents niveaux de perceptions, macro, méso et microfocal.
- Elaboration de stratégies de prévention basées sur les principes de la « lutte intégrée ».
- Mise en place d'un observatoire régional, chargé de la surveillance épidémiologique du foyer, à l'aide d'indicateurs dûment éprouvés : suivi météorologique, analyses diachroniques, immunologiques et parasitologiques des populations à risques, tant humaines qu'animales.

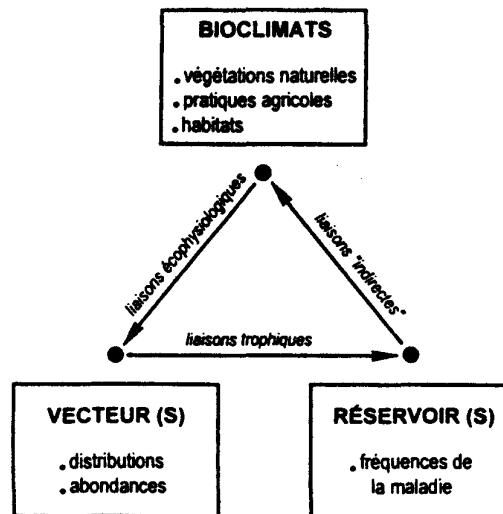


Figure 1. Le "modèle triangulaire" dans les leishmanioses circumméditerranéennes. Le concept de "précellence vectorielle" est implicite. La liaison hiérarchique "bioclimat → vecteur → réservoir" (Homme inclus) donne le sens de la subordination.

Le responsable de cette localisation est le vecteur *Phlebotomus papatasi* dont l'abondance croît avec l'augmentation de l'aridité (tableaux 1, 2 ; figure 3a). Au cours des deux dernières décennies, les principaux organismes du cycle ont pu être identifiés par l'isolement du parasite (*L. major* MON-25) chez l'Homme, le vecteur et le réservoir *Meriones shawi* (Rioux et al., 1982b et 1986a, c). Le suivi saisonnier de l'infestation intravectorielle, réalisé dans les palmeraies présahariennes, a permis de rapporter le risque maximal à l'intersaison été-automne, c'est-à-dire au déclin de la phase imaginaire du vecteur (Rioux et al., 1986 a). Les "populations à risque" ont fait l'objet d'une particulière attention. Les enquêtes, douar par douar, ont montré que les habitants à faibles revenus économiques étaient les plus touchés. Cette situation était liée à l'intense dégradation de l'habitat et ses conséquences : les pullulations cycliques des Gerbillidae et des Phlébotomes inféodés à leurs terriers.

b) La LC à *L. tropica* s'observe essentiellement au nord du Haut-Atlas (Rioux et al., 1991), dans la bande semi-aride (tableau 8) à *Tetraclinis articulata* et *Euphorbia resinifera* (Fennane, 1988). Toutefois de petites épidémies se sont déclarées dans les strates plus sèches à *Acacia gummifera* et *Argania spinosa* et des cas sporadiques, quoiqu'autochtones, ont été enregistrés plus au sud, dans le Souss méridional et le Djebel Bani. Le polymorphisme enzymatique du parasite est considérable (Pratlong et al., 1991), mais seul *P. sergenti* (figures 2, 3b) est responsable de la trans-

mission (Guilvard et al., 1991). Le Chien, trouvé infesté à plusieurs reprises, n'est cependant pas considéré comme un "vrai" réservoir (Dereure et al., 1991).

c) Le troisième "complexe" leishmanien, *L. infantum*, est présent sur l'ensemble du territoire marocain. Il s'exprime sous deux formes cliniques, viscérale (LVH) et cutanée (LCH). Le Chien, réservoir habituel du zymodème MON-1, constitue un excellent "indicateur nosogéographique" : mieux que toute autre méthode, le dépistage de la leishmaniose canine (LVC) permet de localiser les foyers d'infection et d'en estimer le niveau d'activité. Ainsi, dans le Rif, l'enzootie atteint la fréquence de 32,5 % (Rioux et al., non pub.) alors qu'elle n'est plus que de 3,1 % dans le Haut-Atlas et devient sporadique dans l'Anti-Atlas (Dereure et al., 1986). A l'instar de *L. major* et *L. tropica*, la chorologie de *L. infantum* se calcule sur celle du vecteur, mais ici trois espèces au moins, appartenant au sous-genre *Larroussius*, se partagent la responsabilité de la transmission : *P. ariasi*, *P. perniciosus* et *P. longicuspis*. Comme l'ont montré les analyses de corrélations Phlébotomes-bioclimats, chacune d'elles possède son *preferendum* pluvio-thermique (figures 2, 8) : humide/subhumide pour *P. ariasi*, subhumide/semi-aride pour *P. perniciosus*, aride/peraride pour *P. longicuspis* (Rioux et al., 1984). Ces particularités écophysiologiques rendraient compte à la fois de la large diffusion de *L. infantum* et des situations de sympatrie vectorielle observées dans certains foyers (Catalogne méridionale) (Rioux et al., 1986 b).

Etages bioclimatiques	Nombre de stations	Nombre de pièges	Surface de pièges	<i>Phlebotomus papatasi</i> Nombre	Densité
humide	7	203	16,24 m ²	0	0 / m ²
subhumide	28	6 599	527,92 m ²	0	0 / m ²
semi-aride	62	3 482	278,56 m ²	116	0,41 / m ²
aride	53	3 366	269,28 m ²	323	1,19 / m ²
peraride	84	4 036	322,88 m ²	5 422	16,79 / m ²

Tableau 1. *Phlebotomus papatasi* au Maroc. Distribution selon les étages bioclimatiques d'Emberger (Croset et al., 1977).

<i>m</i>	Nombre de stations	Nombre de pièges	Surface de pièges	<i>Phlebotomus papatasi</i> Nombre	Densité
<i>m</i> < 0° C	3	242	19,36 m ²	95	4,90 / m ²
0° C < <i>m</i> < 3° C	69	3 079	246,32 m ²	2 613	10,61 / m ²
3° C < <i>m</i> < 7° C	12	715	57,20 m ²	2 724	47,62 / m ²

Tableau 2. *Phlebotomus papatasi* au Maroc. Distribution dans l'étage peraride, selon la variable *m* (moyenne des températures minimales du mois le plus froid). Noter l'augmentation brutale des densités de l'espèce dans le sous-étage à hivers tempérés (3° C < *m* < 7° C) (Croset et al., 1977).

Ainsi, dans les stations subhumides et semi-arides du Rif, *P. ariasi*, *P. perniciosus* et *P. longicuspis* se partageraient la responsabilité de la transmission, alors que dans l'Anti-Atlas aride, le cycle leishmanien serait de caractère monovectériel : *P. longicuspis* est le seul *Larroussius* bien représenté.

Dans le sud marocain, les préférences bioclimatiques des différents vecteurs expliquent donc la présence simultanée des trois "complexes" phylogénétiques leishmaniens. Toutefois, à l'étage peraride continental, *L. tropica* et surtout *L. infantum* restent localisés et sporadiques, alors que *L. major* se développe abondamment et de façon diffuse.

Replacée dans un tel contexte, la situation épidémiologique du Sahara atlantique ne manquait pas de préoccuper les services de Santé marocains. Leur structure opérationnelle, en particulier, souhaitait disposer d'une première estimation du risque leishmanien le long du couloir juxta-littoral compris entre l'embouchure du Dra au nord et le golfe du Rio de Oro au sud, zone où se situait la majorité des villes intéressées par les programmes d'aménagements.

MATERIEL ET METHODE

Le concept de "précellence vectorielle" (figure 1), clef de voûte du paradigme éco-pathologique (Rioux et al., 1990) était utilisé une nouvelle fois pour élaborer la stratégie opérationnelle. L'analyse qualitative et quantitative des Phlébotomes était donc privilégiée. L'échantillonnage selon la technique des pièges adhésifs tendus le long d'itinéraires-transects (Rioux et al., 1969, 1982, 1984),

convenait parfaitement à ce type d'enquête. La méthode du "choix raisonné", utilisée avec succès en phytoécologie (Gounot, 1975), permettait de désigner les stations représentatives. Dans le même temps, quelques échantillons de Chiens et de Rongeurs Gerbillidae étaient également examinés.

Zone d'étude - Limites et structures

Au Maroc, le Sahara atlantique s'étire sur 1 200 km, depuis le Cap Dra (28° 44' N, 11° 05' W) jusqu'au Cap Blanc, à la frontière de la Mauritanie (20° 47' N, 17° 03' W). En profondeur, il correspond à la zone d'influence océanique qui s'étend sur une centaine de kilomètres (figure 5, tableau 7). Pour des raisons logistiques, nous avons limité nos prospections à la bande côtière de 100 km de large, comprise entre l'embouchure du Dra (28° 40' N, 11° 07' W) et la pointe Durnford sur la baie du Rio de Oro (23° 38' N, 15° 59' W). Les villes pour lesquelles nous devions évaluer en priorité le risque leishmanien se situaient en effet sur cette partie du littoral (figure 7) : Tan-Tan (53 487 habitants), Tarfaya (4 506 hab.), Layoun (149 354 hab.), Boujdour (15 165 hab.) et Dakhla (29 831 hab.).

L'espace ainsi délimité comprenait, de l'Océan à l'intérieur des terres, quatre zones parallèles (André, 1975) : la ligne de côte, la plate-forme littorale, les "hamaïdias" et le sillon intérieur.

- **La ligne de côte**, orientée NE-SW, dessine de larges guirlandes bordées de falaises vives dont certaines, perpendiculaires aux vents dominants, sont frappées de plein fouet par la barre océanique ; c'est le cas sur 200 km, entre le Cap Dra et le Cap Juby (27° 57' N, 12° 55' W).

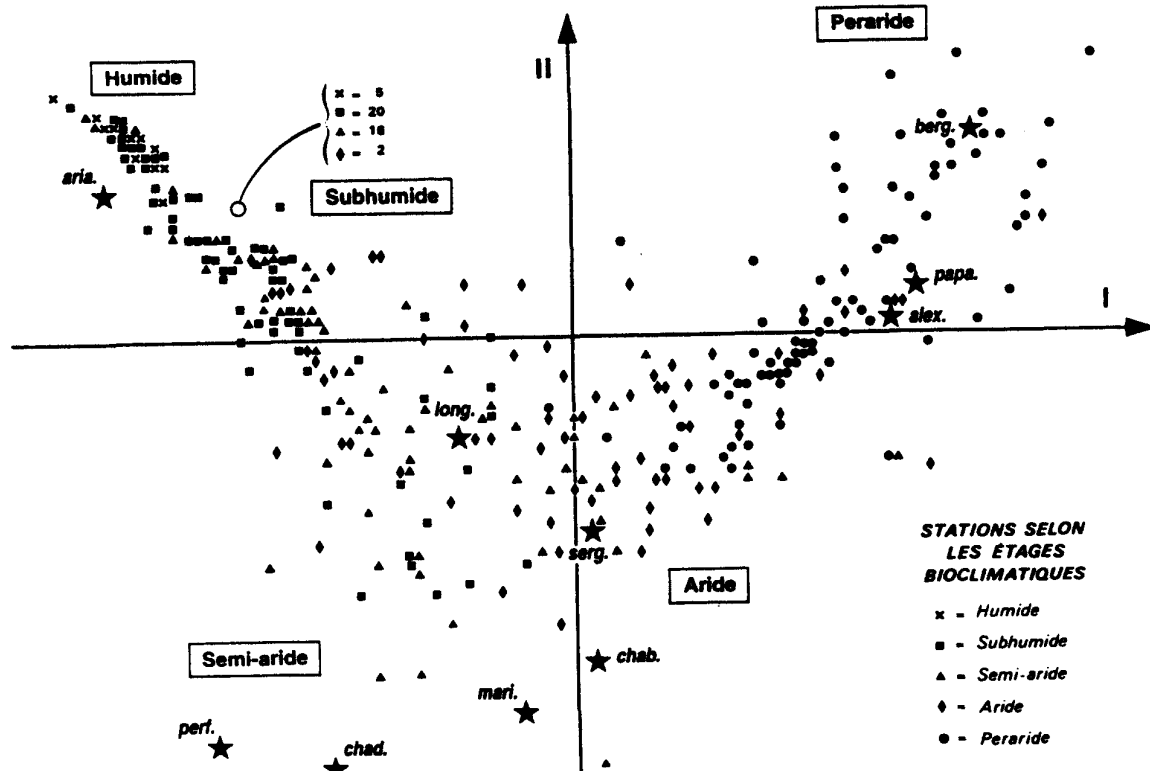


Figure 2. *Preferendum* bioclimatiques des Phlébotomes marocains. Analyse factorielle des correspondances espèces-stations réalisée à partir des données de trois transects de piégeage Nord-Sud, du Rif au Sahara continental : 359 stations, 1470,44 m² de pièges adhésifs, 96 265 Phlébotomes. Transformation des variables quantitatives (Phlébotomes/m² de pièges) en variables discontinues, par codage en classes de densités. Identifications bioclimatiques des stations selon Emberger, 1939 et Sauvage, 1963. Effet Guttman sur les axes I-II. Les espèces du sous-genre *Phlebotomus* s'ordonnent selon leur *preferendum* climatique : *Phlebotomus papatasi* dans le "nuage peraride", *P. sergenti* à l'interface aride/semi-aride, *P. ariasi* au contact humide/subhumide. Malgré une certaine dispersion bioclimatique, *P. longicuspis* situe son barycentre à proximité de celui des stations semi-arides. Abréviations : papa = *P. papatasi* ; berg = *P. bergeroti* ; alex = *P. alexandri* ; serg = *P. sergenti* ; chab = *P. chabaudi s.l.* ; mari = *P. mariae* ; chad = *P. chadlii* ; long = *P. longicuspis* ; aria = *P. ariasi*. Inertie absorbée : par l'axe I, 15,89 % ; par l'axe II, 6,99 % (d'après Rioux et al., 1984).

- **La plate-forme littorale**, d'une hauteur moyenne de 50 mètres, est couverte d'une robuste dalle de calcaire pliocène. Elle prend naissance à quelques kilomètres au nord du Cap Dra, s'élargit pour atteindre 80 km à la hauteur de Dakhla et pénètre profondément en Mauritanie. Sa surface est généralement tapissée d'un voile de sables peu mobiles avec, çà et là, des dunes en croissant (barkanes). Dans les dépressions (dayas), les dépôts limono-sableux favorisent le développement de végétaux arbustifs (*Lycium intricatum*, *Nitraria retusa*, *Ziziphus lotus*, *Acacia ehrenbergiana*, *A. raddiana*). Ces végétaux peuvent piéger les sables, provoquant l'érection de monticules subconiques, susceptibles d'atteindre plusieurs mètres de haut (nebkas). Ces formations constituent des biotopes favorables à plusieurs espèces de Gerbillidae (*Meriones shawi*, *M. libycus*), réservoirs potentiels de *L. major*. A l'aplomb des thalwegs et des rivages se forment des coulées d'éboulis surmontées de corniches à fort débordement (krebs) favorables au piégeage des vecteurs

(figure 6). Ça et là, des sebkhas, parfois profondes de - 50 m (Sebkha de Tah), creusent sa surface.

- **Les hamaïdias** ou petites hammadas, de 200 à 300 m de haut, s'étendent sur 20 km à 100 km de large, de Tan-Tan à Dakhla. A la hauteur de Layoun, elles sont largement entaillées par le passage de l'Oued As Saquia El Hamra, originaire de l'Ayadar, à l'est de Smara. La dalle de surface donne naissance à des regs caillouteux, parsemés de dayas riches en limons sableux. On y retrouve de nombreuses sebkhas, parfois longues de plusieurs dizaines de kilomètres, tel l'important chapelet de l'Oued Tanouaygnine, au nord-est de Boujdour.

- **Le sillon intérieur**, situé entre les hamaïdias et les reliefs paléozoïques, forme une gouttière évasée au sud, sur le bassin du Zemmour. Jusqu'à Smara, le sillon est limité, à l'ouest par les marnes du crétacé inférieur bordant les hamaïdias. Au delà, celles-ci se retrouvent à l'est, alors que la berge ouest est constituée par l'éocène phosphatier. Pauvre en calcaire dans

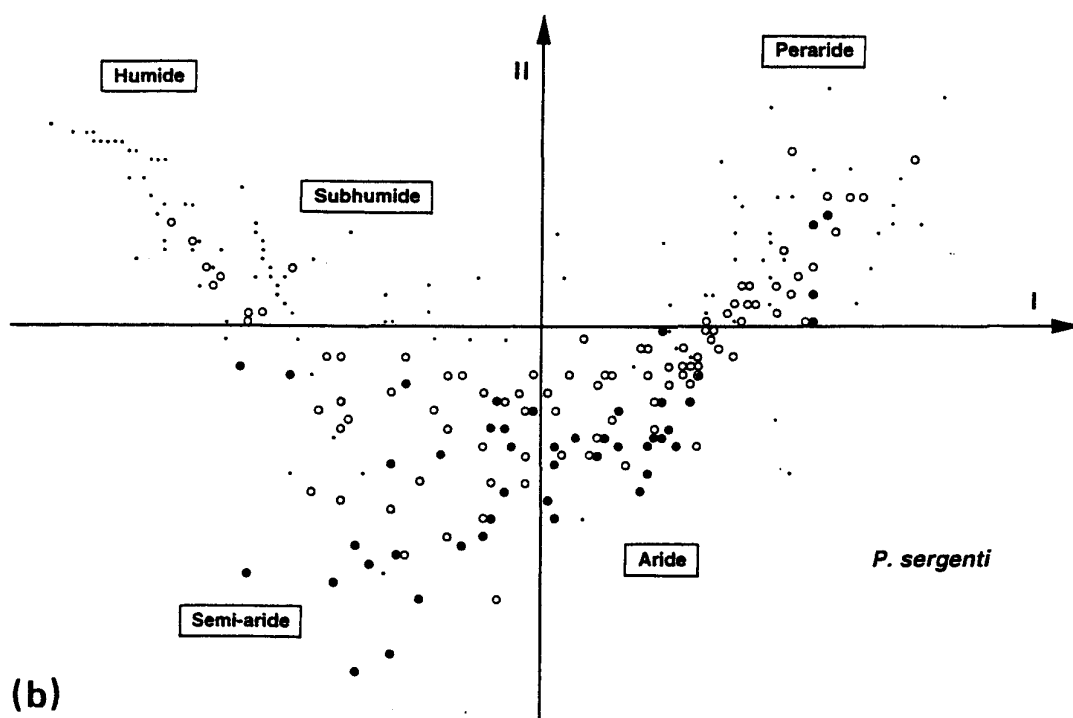
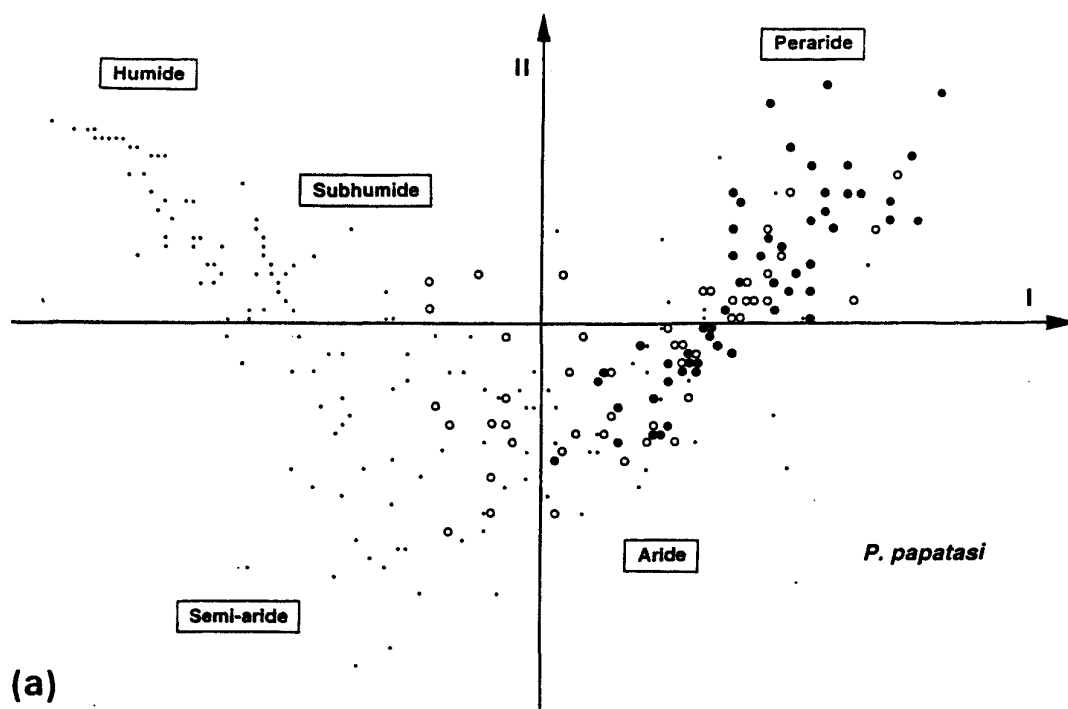


Figure 3. Distribution de *Phlebotomus papatasi* (a) et *P. sergenti* (b) sur l'ensemble du territoire marocain. Analyse des correspondances espèces-stations. Les densités stationnelles sont exprimées en fortes (●), moyennes (⊙), faibles (○) et nulles (*). *P. papatasi* est surtout abondant dans les stations perarides (quadrant supérieur droit) où sévit la leishmaniose cutanée zoonotique à *Leishmania major*. *P. sergenti* est bien représenté dans les stations semi-arides et arides (quadrants inférieurs droit et gauche) où s'observe *L. tropica* (versant nord du Haut-Atlas, bassin versant du Souss, Djebel Bani).

sa partie nord, cette zone est parsemée de reliefs isolés (garas), témoins de l'extension continentale des hamâdias. A l'image de la plate-forme littorale, les pentes rocheuses, creusées de cavités, constituent d'excellents sites de piégeage aux papiers adhésifs.

Climat - Végétation

Sur une grande partie de sa surface, le Sahara marocain est soumis au climat péraride à pluviométrie annuelle moyenne comprise entre 50 mm et 100 mm (Emberger, 1939 ; Le Houérou, 1989). Il s'agit alors d'un désert atténué ou semi-désert (Monod, 1988) où la végétation pérenne n'est pas limitée aux seules dépressions mais s'étale sur les interfluves.

Toutefois, au sud du Sahara occidental, la pluviométrie devient inférieure à 50 mm. Ainsi l'isohyète 50 mm passe à quelques kilomètres de Tarfaya ; à Layoun la pluviométrie avoisine les 40 mm ; à Dakhla elle n'est plus que de 30 mm et de 15 mm à Nouadhibou (tableaux 6, 7 ; figures 4, 5). Il s'agit alors d'un "désert vrai", caractérisé par de longues périodes de sécheresse absolue et leur conséquence, la disposition contractée de la végétation. Le bioclimat correspondant est dit érézien. Autre particularité : le sud de la zone, traversée par le tropique du Cancer, déborde sensiblement sur la région afro-tropicale à pluies d'été (figure 5).

Au demeurant, quel que soit le degré d'aridité et le type de régime pluviométrique, ces différents secteurs ont en commun leur situation juxta-littorale qui les place sous l'influence directe du puissant système alizéen. Du Cap Juby au Cap Durnford, l'alizé souffle de secteur NE à NW (figure 10). Il se dirige donc perpendiculairement à la côte, de Tan-Tan à Layoun, puis obliquement jusqu'à Nouadhibou. Il se refroidit à sa base, au contact du courant canarien, se charge d'embruns, puis s'étale en altitude sur une épaisseur de 5 à 8 km. Aux environs de 1000 m, il génère des ascendances entraînant la formation d'une couche nuageuse stable. Durant l'été, l'humidité atmosphérique est toujours élevée (figure 9 a) et les températures mensuelles moyennes oscillent entre 19° C et 22°C. Dans le même temps les moyennes des maximales du mois le plus chaud (*M*) ne dépassent pas 24°C (figure 9 b). Les rosées nocturnes sont abondantes et persistent souvent une grande partie de la journée.

La flore se ressent de cette diversité édapho-climatique. Elle se rattache à trois grands ensembles botaniques : méditerranéen, afrotropical et macaronésien. Au surplus, avec 500 espèces, dont 170 endémiques et 50 d'affinité macaronésienne, elle apparaît d'une certaine richesse (Murat, 1939 ; Guinée, 1948 ; Mathez et Sauvage, 1975 ; Birouk et al., 1991 ; Le Houérou, 1995 b ; Quézel et al., 1995). De Tan-Tan à Tarfaya, l'influence septentrionale se manifeste par la présence de l'Arganier (*Argania spinosa*), localisé dans les fonds d'oueds. Sur les krebs et les vires rocheuses, se développent les chaméphytes cactéoïdes *Senecio anteuphorbium* et *Euphorbia echinus* (figure 4). Au sud de Tarfaya, la végétation se raréfie et se contracte fortement en raison de l'aridité croissante. *Euphorbia regis-jubae* devient plus abondante dans les dépressions et sur les regs ensablés.

Une des caractéristiques majeures de l'ensemble de la zone littorale est constituée par la présence d'espèces cactéoïdes et succulentes : Chenopodiaceae, Zygo-phylaceae, Mesembryanthemaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae. On les observe non seulement dans les dépressions et les sebkhas mais également sur les regs sablo-limoneux, et dans les éboulis. Leur présence est liée soit au climat maritime soit au substrat halomorphe. Sur la route Tan-Tan-Tarfaya, la présence de vastes peuplements d'*Atriplex halimus* et de *Sueda fruticosa* explique l'abondance des colonies de *Psammomys obesus*, Gerbillidae-réservoir dont le régime alimentaire est essentiellement composé de Chenopodiaceae.

Echantillonnages

L'échantillonnage des Phlébotomes a donc été réalisé le long d'itinéraires-transects selon la technique des pièges d'interception constitués de papiers 20 x 20 cm imbibés d'huile de ricin (Rioux et al., 1969, 1982). Le nombre de pièges a varié selon les biotopes (encorbellements, terriers, maisons et dépendances) mais est resté généralement supérieur à 30 par station (Croset et al., 1977). Rappelons que les données de tels échantillonnages peuvent être analysées par les techniques d'ordination et de classification. Au Maroc, ces techniques ont permis de déterminer l'optimum bioclimatique de quelques 21 espèces des genres *Phlebotomus* et *Sergentomyia* (Rioux et al., 1984, 1986).

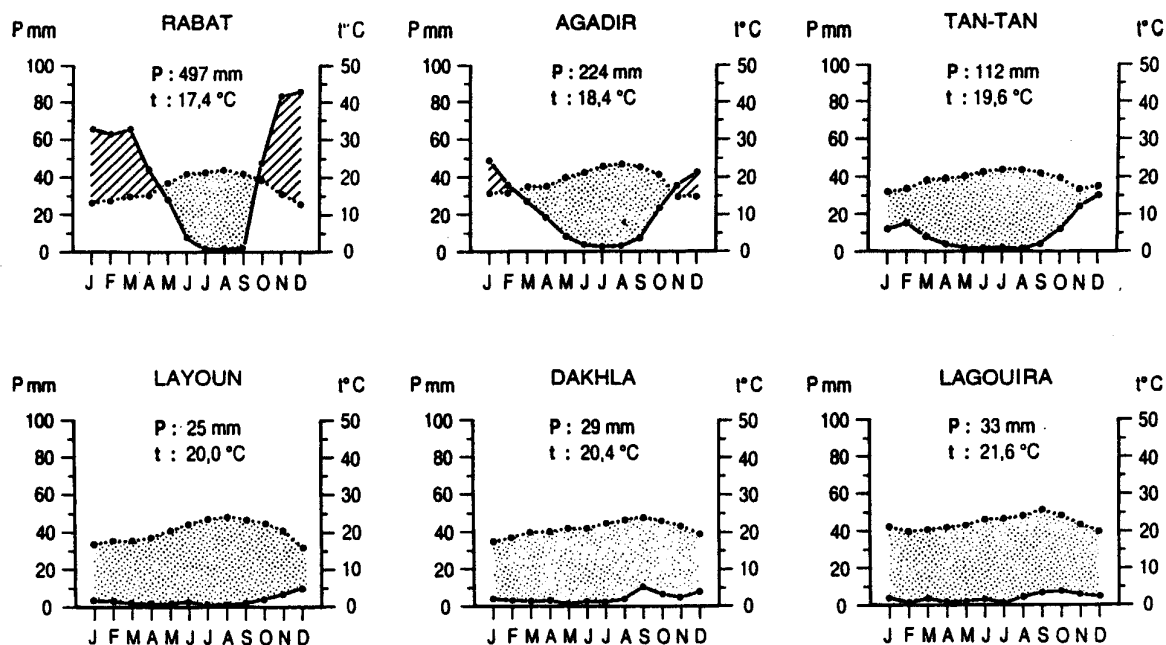


Figure 4. Diagrammes ombrothermiques de Bagnouls et Gaussen (1957) établis pour six stations de la côte atlantique du Maroc. On notera : 1) la grande similitude des températures mensuelles moyennes, de Rabat à Lagouira, 2) la présence, à Dakhla et Lagouira, d'un discret "pic" de précipitations en août et septembre, traduisant l'influence tropicale (d'après Le Houérou, 1989).

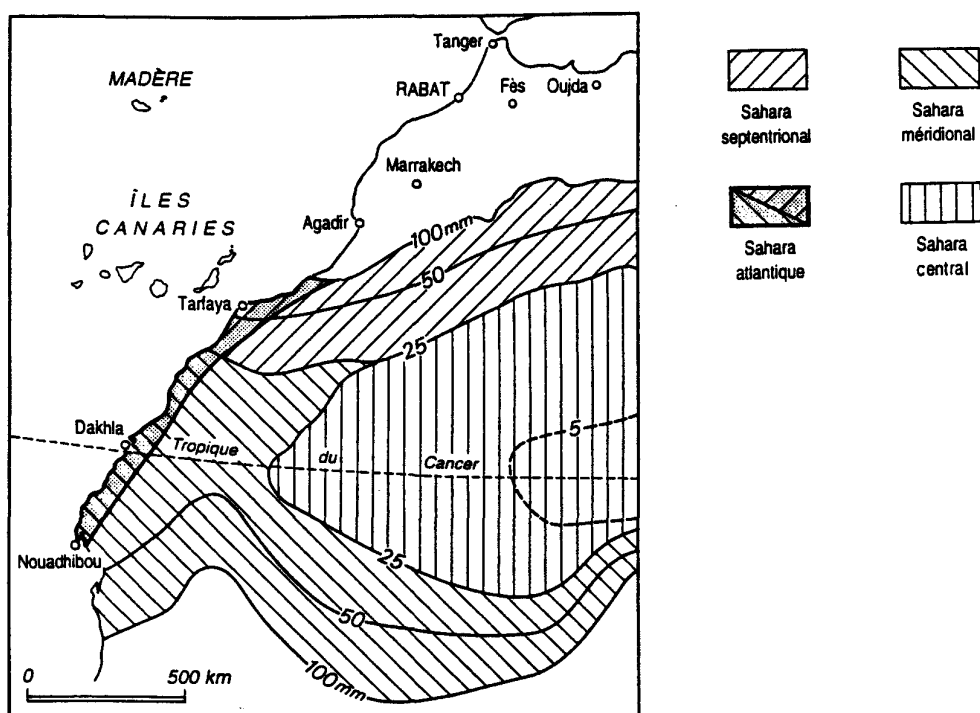


Figure 5. Zonage pluviométrique du Sahara occidental. La bande côtière, de Tan-Tan à Nouadhibou, constitue le Sahara atlantique au sens bioclimatique. Cette zone est concernée par trois isohyètes : au nord, la courbe des 100 mm marque la limite septentrionale du Grand Désert ; la courbe des 50 mm sépare l'étage peraride (au nord) de l'étage érézien (au sud) ; la courbe des 25 mm marque la limite sud du Sahara septentrional. Cependant l'influence tropicale ne se fait sentir qu'à partir de Dakhla, situé à quelque distance du Tropique du Cancer (d'après Le Houérou, 1995 a, b).

Les transects de piégeages se sont déroulés du 22 septembre au 4 octobre 1990. Deux itinéraires ont été retenus (figure 7) : l'un, de 132 km pour 12 stations et 779 pièges (62,3 m²), a intéressé les hamaïdias et le sillon intérieur, de Tan-Tan à Smara, via Abtîh (route P44).

Pour des raisons de sécurité, Smara-Ville n'a pu être échantillonnée. L'autre, de 911 km pour 24 stations et 1825 pièges (146,0 m²), a longé la plate-forme littorale, de Tan-Tan à Dakhla (route P41). Au total 2604 pièges (208,3 m²) ont été tendus sur 1043 km de parcours :

Transect Tan-Tan-Smara

Station 1 : Tan-Tan Ville. TM 405. 28° 26' N, 11° 06' W. Alt. 30 m. Exp. S. Maisons et dépendances. 66 pièges adhésifs, tendus le 22.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Stations 2 et 2bis** : Tan-Tan Ville, Hay-Tigueria Douar. TM 407. 28° 26' N, 11° 06' W. Alt. 70 m. Exp. E.SE. Cavités sous roches. 64 pièges, tendus le 23.IX.90, relevés le 4.X.90. TM 408. 28° 26' N, 11° 06' W. Alt. 130 m. Exp. E.SE. Encorbellements rocheux. 16 pièges, tendus le 23.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 3** : Tan-Tan Aéroport. PM 601. 28° 26' N, 11° 21' W. Alt. 180 m. Terriers de *Psammomys obesus*. 138 pièges, tendus le 3.X.90, relevés le 4.X.90 — **Station 4** : Route P44 Tan-Tan-Smara, à 43 km de Tan-Tan. TM 409. 28° 11' N, 11° 14' W. Alt. 120 m. Exp. NW. Rochers dans oued. 52 pièges, tendus le 24.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 5** : Route P44 Tan-Tan-Smara, à 68 km de Tan-Tan. TM 410. 28° 03' N, 11° 24' W. Alt. 100 m. Exp. N. Rochers dans oued. 12 pièges, tendus le 24.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 6** : Abtîh Village. TM 411. 27° 55' N, 11° 27' W. Alt. 100 m. Murs de maisons, de caserne abandonnée. 115 pièges, tendus le 24.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 7** : Route P44 Abtîh-Smara, à 5 km d'Abtîh. TM 412. 27° 55' N, 11° 30' W. Alt. 120 m. Exp. SE. Barre rocheuse. 42 pièges, tendus le 24.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 8** : Route P44 Abtîh-Smara, à 11 km d'Abtîh. TM 413. 27° 55' N, 11° 34' W. Alt. 120 m. Exp. E. Encorbellements et grottes abritant troupeaux. 88 pièges, tendus le 24.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 9** : Route P44 Abtîh-Smara, à 35 km d'Abtîh. TM 414. 27° 48' N, 11° 43' W. Alt. 300 m. Exp. W. Murs d'un ancien camp militaire, casemates. 41 pièges, tendus le 25.IX.90, relevés le 3.X.90. — **Station 10** : Route P44 Abtîh-Smara à 65 km d'Abtîh. TM 415. 27° 34' N, 11° 43' W. Alt. 320 m. Exp. W. Mur de carrière. 34 pièges, tendus le 25.IX.90, relevés le 3.X.90 — **Station 11** : Route P44 Abtîh-Smara, à 77 km d'Abtîh. TM 416. 27° 28' N, 11° 45' W. Alt. 350 m. Exp. S.W. Barre rocheuse couverte de Lichens foliacés. 111 pièges, tendus le 25.IX.90, relevés le 3.X.90.

Transect Tan-Tan-Dakhla

Stations 12 et 12bis : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 10 km au sud de Tan-Tan. TM 406. 28° 28' N, 11° 17' W. Alt. 180 m. Exp. NW. Grottes et encorbellements, abris de troupeaux. 112 pièges, tendus le 23.IX.90, relevés le 4.X.90. PM 600. Terriers de Gerbillidae. 10 pièges tendus le 23.IX.90, relevés le 24.IX.90 — **Station 13** : Tan-Tan Plage. Douar. TM 438. 28° 30' N, 11° 20' W. Alt. 40 m. Maisons dispersées. 109 pièges, tendus le 30.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 14** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 47 km de Tan-Tan. TM 437. 28° 17' N, 11° 30' W. Alt. 10 m. Exp. SW. Poudingues bord de sebkha. 32 pièges, tendus le 30.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 15** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 48 km de Tan-Tan. TM 436. 28° 16' N, 11° 30' W. Alt. 20 m. Exp. W. Maisons sur falaises surplombant oued Chebeika. 12 pièges, tendus le 30.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 16** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 48 km de Tan-Tan. TM 435. 28° 16' N, 11° 31' W. Alt. 20 m. Exp. SW. Rochers sur l'oued Chebeika. 29 pièges, tendus le 30.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 17** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 73 km de Tan-Tan. TM 434. 28° 12' N, 11° 46' W. Alt. 30 m. Exp. E. Rocher à l'embouchure de l'oued Oum Tatma. 73 pièges, tendus le 30.IX.90, relevés le 4.X.90 — **Station 18** : Sidi Akhfennir Village. TM 433. 28° 06' N, 12° 03' W. Alt. 30 m. 127 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 19** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 149 km de Tan-Tan. TM 432. 28° 04' N, 12° 08' W. Alt. 15 m. Cabanes de pêcheurs. 30 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 20** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, à 166 km de Tan-Tan. TM 431. 27° 57' N, 12° 16' W. Alt. 30 m. Grange sur dunes. 30 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 21** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, Sabkhat Tazra, à 178 km de Tan-Tan. TM 430. Lat. 27° 54' N, 12° 23' W. Alt. 10 m. Maison café. 25 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 22** : Tarfaya-Ville. TM 429. 27° 56' N, 12° 55' W. Alt. 6 m. Exp. SW. Maisons ensablées. 232 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 23** : Route P41 Tan-Tan-Layoun. Tah, à 276 km de Tan-Tan. TM 428. 27° 42' N, 12° 56' W. Alt. 30 m. Exp. W. Ancien poste frontière (monument "Marche verte"). 22 pièges, tendus le 28.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 24** : Route P41 Tan-Tan-Layoun, Daoura Village, à 290 km de Tan-Tan. TM 427. 27° 24' N, 13° W. Alt. 40 m. Maisons et ancienne caserne espagnole. 182 pièges, tendus le 28.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 25** : Aïn Tsirat Douar, à 315 km de Tan-Tan. TM 426. 27° 15' N, 13° W. Alt. 30 m. Exp. S. Maisons sur reg sableux. 34 pièges, tendus le 28.IX.90, relevés le 2.X.90 — **Station 26** : Layoun Ville. TM 419. 27° 04' N, 13° 04' W. Alt. 20 m. Exp. SE. Encorbellements sur rive droite oued As Saquia Al Hamra. 30 pièges, tendus le 27.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 27** : Layoun, As-Saquia douar. TM 418. 27° 04' N, 13° 04' W. Alt. 70 m. Exp. S. Maisons. 70 pièges, tendus le 27.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 28** : Layoun Ville. TM 417. 27° 04' N, 13° 04' W. Alt. 40 m. Exp. N. Maisons étables, tentes. 216 pièges, tendus le 27.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 29** : Route P41 Layoun-Dakhla, près des salines de Tislatine, à 76 km de Layoun. TM 420. 26° 40' N, 13° 34' W. Alt. 60 m. Exp. S. Maisons et rochers. 26 pièges, tendus le 28.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 30** : Boujdour Village. TM 421. 26° 08' N, 14° 29' W. Alt. 20 m. Maisons, étables. 99 pièges, tendus le 28.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 31** : Route P41 Boujdour-Dakhla, à 44 km de Boujdour. TM 422. 25° 45' N, 14° 38' W. Alt. 30 m. Exp. S. Cabanes de pêcheurs sur falaise. 46 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 32** : Route P41 Boujdour-Dakhla, à 144 km de Boujdour. TM 423. 24° 50' N, 14° 48' W. Alt. 130 m. Exp. S. Encorbellements rocheux. 108 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 33** : Route P41 Boujdour-Dakhla, à 164 km de Boujdour. TM 424. 24° 40' N, 14° 54' W. Alt. 80 m. Exp. S.E. Abri sous roche dans l'oued Craa. 14 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 1.X.90 — **Station 34** : Dakhla Ville. TM 425. 23° 37' N, 15° 59' W. Alt. 20 m. Maisons. 157 pièges, tendus le 29.IX.90, relevés le 30.IX.90. *Mentionnons un complément d'échantillonnage au piège CDC (5 nuits/pièges) dans plusieurs habitations de Tan-Tan, les 22 et 23 septembre 1990.*

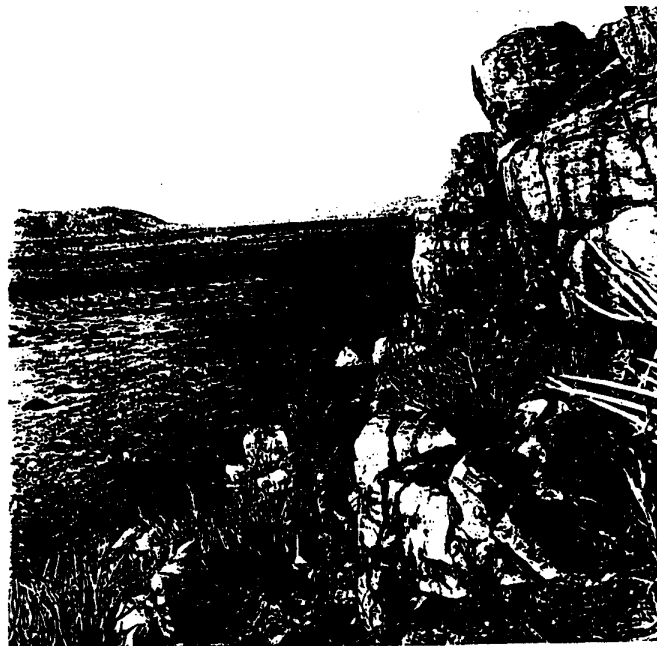


Figure 6. Piton rocheux (gara) aux environs de Tan-Tan, site optimal de piégeage aux papiers adhésifs. Au premier plan, parmi les blocs, nombreuses touffes d'*Euphorbia echinus* et de *Senecio anteuphorbium*. Ces espèces caractérisent les milieux à faible amplitude thermique, à forte humidité atmosphérique et à faible déficit de saturation. Elles constituent de bons indicateurs du climat littoral, permettant de délimiter, vers l'intérieur, la zone d'influence atlantique, peu favorable aux Phlébotomes. Elles sont bien différentes, par leur métabolisme, des halophytes crassulentes dont la présence est essentiellement liée au substrat salé. Celles-ci s'observent ici dans le bas-fond, sous la forme d'une steppe claire à *Chenopodiaceae* et *Zygophyllaceae*.

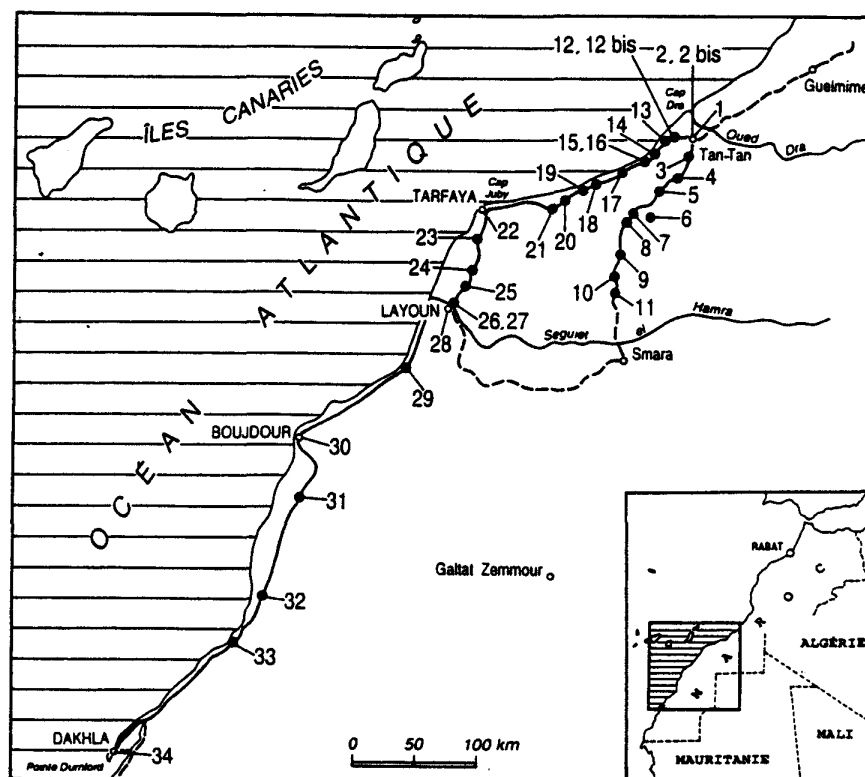


Figure 7. Echantillonnage des Phlébotomes, de Tan-Tan à Smara et de Tan-Tan à Dakhla. Itinéraires-transects et stations de piégeage. Total pour les deux transects : 1043 km, 36 stations, 2604 pièges adhésifs (208,3 m², 72,3 pièges / station, 5,8 m²/station).

Au cours des deux transects, 22 chiens ont été examinés ; ils provenaient de Tan-Tan Ville (13 individus), Tan-Tan Plage (4 ind.), Abtih (2 ind.) et Layoun (3 ind.). Chaque animal a fait l'objet d'un examen clinique (état général, peau, oeil, ganglions) et séro-immunologique (immunofluorescence et électro-synérèse). De même, quelques Rongeurs ont été capturés, soit par creusement des terriers (Tan-Tan, gué du Dra, 22.IX.90), soit par piégeage aux cages Sherman et Manufrance (Tan-Tan, poste de gendarmerie, 23.IX.90, 17 Sherman, 8 Manufrance. Layoun Ville, poste de gendarmerie, 27.IX.90, 6 Sherman, 11 Manufrance). Dans les peuplements de *Chenopodiaceae*, les terriers de *P. obesus* ont été approchés à faible distance (< 3 m), de manière à confirmer l'identification du Rongeur et dépister d'éventuelles lésions cutanées. Par ailleurs, plusieurs aires de rapaces ont été explorées (stations 7 et 8). Les pelotes de réjections, dûment conditionnées, ont été confiées pour identification au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Elles contenaient : *Lepus capensis*, *P. obesus*, *M. libycus*, *Gerbillus* cf. *pyramidum*, *G. gerbillus*.

RESULTATS

Au terme de la présente enquête, 12 exemplaires de Phlébotomes seulement ont été récoltés :

<i>Phlebotomus (Larroussius) longicuspis</i>	1 ♂ •
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) fallax</i>	3 ♂ •
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) minuta</i>	4 ♂ 3 ♀
<i>Sergentomyia (Grassomyia) dreyfussi</i>	1 ♂ •

L'unique *P. longicuspis* ♂ a été capturé à cinq km d'Abtih, sur une barre rocheuse riche en lichens foliacés (st. 7). Il était en compagnie de l'élément peraride *S. fallax* (2♂). A l'exception de Layoun où cinq *S. minuta* ont été récoltés (st. 26 et 27), les stations fertiles se situaient le long du transect Tan-Tan-Smara (st. 4, 6 et 7). *S. dreyfussi* ♂ provenait d'Abtih Village. Mentionnons enfin la négativité des pièges adhésifs tendus devant les terriers de *P. obesus*, à Tan-Tan Aéroport (138 pièges) et Tan-Tan Plage (109 pièges). De même, aucune capture n'a été enregistrée avec les pièges CDC placés dans les habitations de Tan-Tan Ville. Les prélèvements sanguins réalisés sur les 22 chiens de Tan-Tan, Layoun et Abtih, étaient exempts d'anticorps antileishmaniens.

Trois espèces de Gerbillidae ont été examinées : *M. shawi*, *M. libycus* et *P. obesus*. *M. shawi* a été

capturé par creusement des terriers au gué du Dra, près de Tan-Tan (un exemplaire), *M. libycus* a été piégé à Tan-Tan Plage (deux exemplaires) et Layoun (sept exemplaires). Tous étaient dépourvus de lésions cutanées. Cinq *P. obesus*, approchés à faible distance le long de la route bordant l'aérodrome de Tan-Tan, étaient également indemnes.

COMMENTAIRES

Ainsi, pour un itinéraire de 1043 km, le dépouillement de 2604 pièges adhésifs n'a permis de récolter que 12 exemplaires de Phlébotomes, répartis en quatre espèces dont une seule du genre *Phlebotomus*. Et cependant, les campagnes de piégeage réalisées antérieurement en bioclimat peraride continental (Ristorcelli, 1940 ; Gaud, 1954 ; Bailly-Choumara et al., 1971 ; Rioux et al., 1973, 1975 a, b, 1986 c), laissaient prévoir au moins 12 espèces supplémentaires, parmi lesquelles trois *Phlebotomus* et six *Sergentomyia* d'affinité érémiennne : *P. papatasi*, *P. bergeroti*, *P. alexandri*, *S. antennata*, *S. lewisi*, *S. clydei*, *S. christophersi*, *S. africana* et *S. schweitzii*. Au surplus, l'existence du couloir juxta-littoral suggérait la "remontée" vers le nord de l'élément afro-tropical *P. duboscqi*, vecteur habituel de *L. major* en zone sahélienne. Quant au seul *Phlebotomus* récolté, *P. longicuspis*, sa présence était attendue car sa grande plasticité bioclimatique lui permettait de coloniser l'ensemble du territoire marocain (Bailly-Choumara et al., 1971), de l'humide au peraride (figure 10). Plus au sud il atteignait même le Sahara central dans le massif du Hoggar (Parrot et Bouquet de Jolinière, 1945). Parmi les *Sergentomyia*, *S. minuta* présentait une distribution comparable.

Au demeurant, certaines réserves pouvaient être émises quant à l'opportunité d'un piégeage en fin de "saison chaude". Plusieurs arguments permettaient de réfuter cette critique :

- en premier lieu, les dates choisies (fin septembre-début octobre) correspondaient bien à la période de pleine activité imaginaire des Phlébotomes en zones arides. Comme en témoignaient les résultats de missions antérieures, un décalage de plus d'un mois était constaté, pour les plus fortes densités, entre les "étages" humides/subhumides des hautes et moyennes montagnes et ceux, arides/perarides, des plateaux steppiques et des palmeraies sahariennes. Au surplus, pendant la durée du présent transect, aucune perturbation météorologique (vents de sable, orages) n'avait entravé l'échantillonnage.

- un second argument était apporté l'année même de notre enquête : les captures effectuées dans le Haut Atlas occidental (Smimou) et le Djebel Bani (Taghjicht) avant et après la "mission Sahara atlantique", étaient à la fois abondantes et diversifiées. Nous rapportons l'essentiel de ces observations :

Environs de Smimou (Province d'Essaouira)

Cette enquête avait pour objectif principal de dresser les listes de Phlébotomes de la circonscription de Smimou, mésofoyer à *L. tropica* MON-102 et MON-113 (Haut-Atlas septentrional ; 31° 13' N, 09° 43' W ; pléistocène inférieur/crétacé/jurassique moyen ; bioclimats aride/semi-aride ; altitudes 150 m à 650 m ; forêt mixte à *Tetraclinis* et *Argania*). La mission s'est déroulée du 13 au 18 septembre 1990, c'est-à-dire quelques jours avant le présent transect. Durant cette période, *P. sergenti* et *P. longicuspis* étaient abon-

dants, tant dans les stations rurales que domestiques et quelles que soient les techniques de piégeage (tableau 3).

Oasis de Taghjicht (Province de Goulimine)

Cette enquête était motivée par la survenue d'une petite épidémie de LC à *L. infantum* MON-24 et *L. tropica* MON-107 dans la localité de Taghjicht, palmeraie de 2500 habitants, enclavée dans le Djebel Bani (29° 04' N, 09° 25' W ; alt. 650 m ; pléistocène/ordovicien ; bioclimat peraride continental à hiver tempéré). La présence d'*Argania* dans les fonds d'oueds témoignait d'une discrète influence océanique. L'échantillonnage des Phlébotomes au piège CDC, effectué du 8 au 10 octobre 1990 (cinq nuits/pièges), démontrait l'abondance de *P. papatasi*, *P. sergenti* et surtout de *P. longicuspis* (tableau 4).

	CDC (6 nuits/pièges)		pièges adhésifs (96,88 m ²)	
<i>Phlebotomus (Phlebotomus) papatasi</i>	6 ♂	•	56 ♂	3 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) alexandri</i>	4 ♂	•	3 ♂	•
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) chabaudi</i>	8 ♂	9 ♀	25 ♂	4 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) sergenti</i>	164 ♂	124 ♀	366 ♂	38 ♀
<i>Phlebotomus (Larroussius) ariasi</i>	•	•	1 ♂	1 ♀
<i>Phlebotomus (Larroussius) langeroni</i>	•	•	26 ♂	•
<i>Phlebotomus (Larroussius) longicuspis</i>	112 ♂	96 ♀	162 ♂	71 ♀
<i>Phlebotomus (Sergentomyia) antennata</i>	•	•	1 ♂	1 ♀
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) fallax</i>	2 ♂	•	342 ♂	631 ♀
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) minuta</i>	250 ♂	12 ♀	470 ♂	932 ♀
<i>Sergentomyia (Grassomyia) dreyfussi</i>	•	•	6 ♂	3 ♀

Tableau 3. Du 13 au 18 septembre 1990, c'est-à-dire peu de temps avant la présente enquête, un échantillonnage aux pièges adhésifs (96,88 m²) et aux pièges CDC (six Nuits/Pièges) avait été réalisé dans la région de Smimou, foyer actif de *L. tropica*. Les rendements se présentaient comme suit : pièges CDC, 787 Phlébotomes ♂+♀, 131 Ph N/P ; pièges adhésifs, 3142 Phlébotomes ♂+♀, 32,4 Ph N/P.

<i>Phlebotomus (Phlebotomus) papatasi</i>	39 ♂	23 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) chabaudi</i>	•	1 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) sergenti</i>	49 ♂	40 ♀
<i>Phlebotomus (Larroussius) longicuspis</i>	636 ♂	313 ♀
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) minuta</i>	1 ♂	2 ♀
<i>Sergentomyia (Grassomyia) dreyfussi</i>	8 ♂	9 ♀
<i>Sergentomyia (Parrotomyia) africana</i>	38 ♂	87 ♀
<i>Sergentomyia (Parrotomyia) lewisi</i>	•	9 ♀

Tableau 4. Quelques jours après le transect de la bordure atlantique, un échantillonnage au piège CDC (cinq Nuits/Pièges), effectué du 8 au 10 octobre 1990 dans la palmeraie de Taghjicht, permettait de récolter 1255 Phlébotomes ♂+♀ (251,0 Ph N/P). Pour les principales espèces vectrices, ces rendements s'exprimaient comme suit : *Phlebotomus papatasi* 23 ♀ (4,6 Ph N/P), *P. sergenti* 40 ♀ (8,0 Ph N/P), *P. longicuspis* 331 ♀ (62 Ph N/P).

	Juillet 1991		Octobre 1991	
<i>Phlebotomus (Phlebotomus) papatasi</i>	135 ♂	179 ♀	135 ♂	126 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) sergenti</i>	88 ♂	79 ♀	85 ♂	112 ♀
<i>Phlebotomus (Paraphlebotomus) alexandri</i>	1 ♂	•	1 ♂	1 ♀
<i>Phlebotomus (Larrousius) longicuspis</i>	121 ♂	75 ♀	213 ♂	1083 ♀
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) antennata</i>	1 ♂	•	•	•
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) fallax</i>	4 ♂	2 ♀	11 ♂	11 ♀
<i>Sergentomyia (Sergentomyia) minuta</i>	•	•	12 ♂	13 ♀
<i>Sergentomyia (Grassomyia) dreyfussi</i>	•	•	1 ♂	4 ♀
<i>Sergentomyia (Parrotomyia) africana</i>	1 ♂	58 ♀	•	3 ♀
<i>Sergentomyia (Parrotomyia) lewisi</i>	5 ♂	24 ♀	•	•

Tableau 5. En juillet et octobre 1991, deux nouvelles campagnes de piégeage étaient réalisées dans la palmeraie de Taghijicht. Du 7 au 11 juillet, quatre Nuits/Pièges permettaient de récolter 773 Phlébotomes ♂+♀ (193,3 Ph N/P) dont : *Phlebotomus papatasi* 179 ♀ (44,8 Ph N/P), *P. sergenti* 79 ♀ (19,8 Ph N/P), *P. longicuspis* 75 ♀ (18,8 Ph N/P). Du 15 au 19 octobre, 2294 Phlébotomes ♂+♀ étaient récoltés pour 56 Nuits/Pièges (41,0 Ph N/P) dont : *P. papatasi* 126 ♀ (2,3 Ph N/P), *P. sergenti* 112 ♀ (2,0 Ph N/P), *P. longicuspis* 1083 ♀ (19,3 Ph N/P).

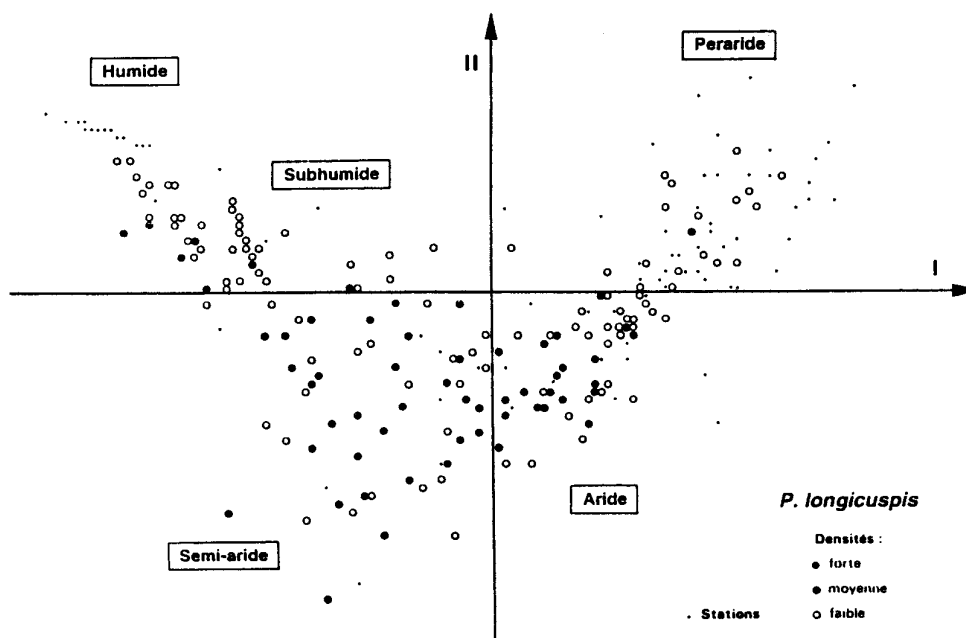


Figure 8. Distribution stationnelle de *Phlebotomus longicuspis* au Maroc. Analyse des correspondances espèces-stations. Contrairement aux autres vecteurs de *Leishmania infantum*, *P. longicuspis* couvre l'ensemble des étages bioclimatiques, de l'humide au peraride. Toutefois les plus fortes densités s'observent dans les stations d'altitude, de caractère semi-aride et aride (quadrants inférieurs).

L'année suivante, ces résultats étaient confirmés à l'occasion de deux nouvelles enquêtes, réalisées dans le même site du 7 au 11 juillet 1991 (CDC : 4 nuits/pièges) et du 15 au 19 octobre 1991 (CDC : 56 nuits/pièges) (tableau 5).

En définitive le "vide leishmanien", constaté au Sahara atlantique, trouvait son explication dans l'action limitante du mésoclimat alizéen. Certes, la sécheresse extrême ($25 \text{ mm} < P < 100 \text{ mm}$) n'intervenait pas dans le processus de limitation des Phlébotomes vecteurs ; en revanche, les autres composantes jouaient un rôle essentiel, qu'il s'agisse de la forte humidité atmosphérique, de l'épaisse couverture nuageuse ou de

l'écrasement des maximums thermiques estivaux (tableaux 6, 7, figures 4, 9 b). Quelques relevés de températures et d'humidités relatives, effectués en cours de transect, illustrent ce propos :

St.1 : Tan-Tan Ville, 22 IX 90, 9 h 30, t 25,5°C, Hr 58 % ; 20 h 30, t 26,5°C, Hr 50 % — St. 3 : Tan-Tan Aéroport, 3.X.90, 20 h, t 21°C, Hr 72 % ; 4.X.90, 7 h, t 19°C, Hr 73 % — St. 18 : Sidi Akhfennir Village, 2.X.90, t 23,5°C, Hr 73 % — St. 28 : Layoun Ville, 2.X.90, 8 h, t 21°C, Hr 78 % — St. 30 : Boujdour Village, 29.IX.90, 7 h 30, t 22°C, Hr 84 % ; 9 h, t 24°C, Hr 64 % ; 1.X.90, 8 h, t 21°C, Hr 84 % — St. 31 : Route P41 Boujdour-Dakhla, 29.IX.90, 11 h, t 23°C, Hr 60 % — St. 32 : Route P41 Boujdour-Dakhla, 29.IX.90, 12 h 30, t 26°C, Hr 50 % — St. 33 : Route P41 Boujdour-Dakhla 29.IX.90, 13 h, t 27°C, Hr 48 % ; 30.IX.90, 15 h, t 25°C, Hr 62 % — St. 34 : Dakhla Ville, 30.IX.90, 7 h 30, t 23°C, Hr 78 % ; 11 h, t 25°C, Hr 61 % .

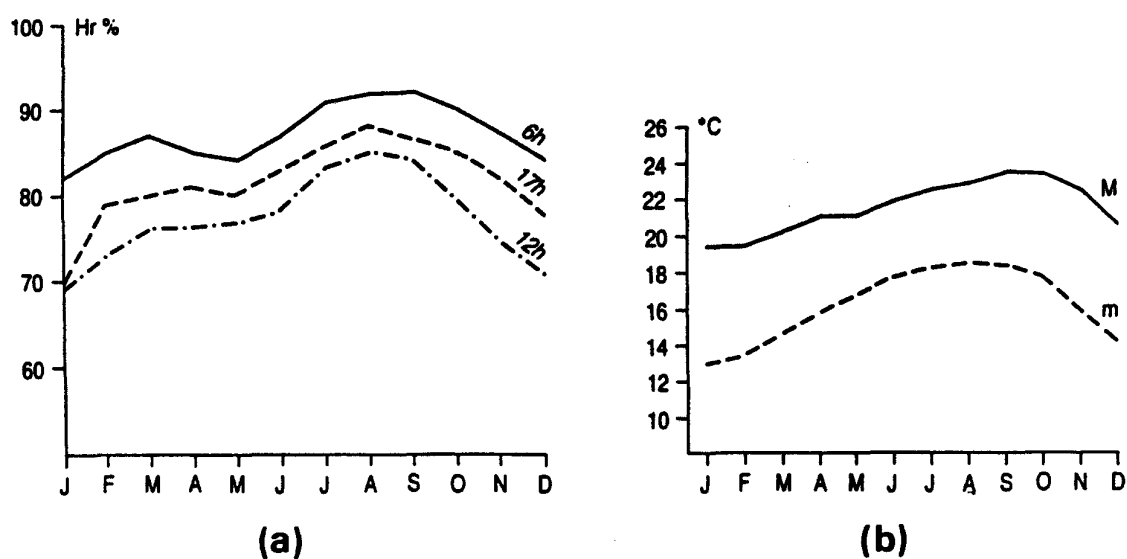


Figure 9. Fortes humidités et écrasement des températures maximales durant l'été, deux facteurs défavorables à la plupart des Phlébotomes érétophiles. A gauche (a) : humidités relatives ; variations des moyennes mensuelles à 6, 12 et 17 heures. A droite (b) : maximums (M) et minimums (m) thermiques pour Tarfaya (d'après Delannoy, 1975).

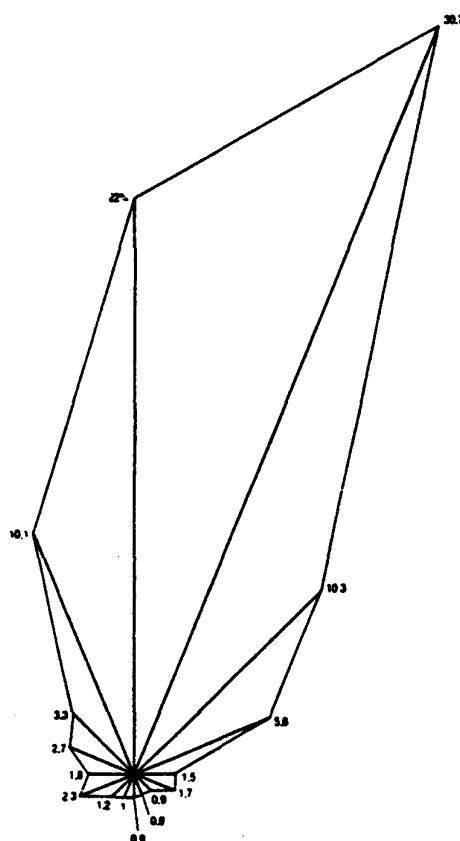


Figure 10. Rose des vents annuelle de Tarfaya. L'alizé (secteur NW à NE), "maître du climat", souffle de manière subcontinue. Les jours de calme ne représentent que 3,2 % par an. Les vents chauds et secs, originaires du Sahara central et méridional, ne font que d'épisodiques et brèves incursions sur la zone littorale (12 à 24 heures en saison froide) (d'après Delannoy, 1975).

Localités	Températures (°C)			Pluviométrie (mm)	Humidité relative (%)	Déficit de saturation (H Pa)	Vitesse du vent (km/h)
	m	x	M				
Tanger 35° 44' N, 05° 54' W	9,0	18,0	29,0	895	66	7,1	12,2
Rabat 34° 03' N, 06° 46' W	9,0	17,4	27,0	497	70	6,0	8,6
Agadir 30° 23' N, 09° 34' W	9,0	18,4	27,0	219	77	4,9	7,6
Sidi Ifni 29° 22' N, 10° 11' W	11,9	18,8	24,1	168	81	4,2	7,6
Tan-Tan 28° 27' N, 11° 09' W	9,6	19,6	29,1	112	63	8,4	9,7
Tarfaya 27° 58' N, 13° 01' W	13,1	19,1	23,8	42	83	3,8	13,0
Layoun 27° 09' N, 13° 12' W	9,6	20,0	34,0	38	66	7,6	13,0
Dakhla 23° 42' N, 15° 52' W	13,6	20,4	27,0	29	73	6,4	19,4
F'Derik 22° 41' N, 12° 42' W	13,2	26,2	42,0	67	35	22,2	10,8
Nouadhibou 20° 56' N, 17° 02' W	13,3	21,6	31,1	16	68	8,3	18,7
Atar 20° 31' N, 13° 04' W	12,6	27,8	42,0	71	25	28,1	7,2

Tableau 6. Paramètres bioclimatiques établis pour 11 stations de la zone atlantique, du Maroc à la Mauritanie septentrionale. De Tanger à Nouadhibou, le maximum thermique (M), l'humidité relative (Hr %) et le déficit de saturation (H Pa) restent stables. Par contre, dans les stations sahariennes continentales, de F'Derik et Atar, M s'élève d'environ 10°C, l'humidité relative chute de moitié et le déficit de saturation augmente de 300 % (Le Houérou, 1989) (m : moyenne des minimums du mois le plus froid ; x : moyenne annuelle ; M : moyenne des maximums du mois le plus chaud).

Paramètres	Erreurs standards	
	Moyennes x	$ES = (ET / \sqrt{N})$
Température moyenne annuelle (t °C / km)	+ 0,01575	± 0,0013
Température moyenne maximale du mois le plus chaud (M °C / km)	+ 0,0472	± 0,0095
Température moyenne minimale du mois le plus froid (m °C / km)	- 0,0122	± 0,0067
Amplitude thermique saisonnière ($M-m$ °C / km)	+ 0,0585	± 0,0149
Vitesse moyenne annuelle du vent (VV m / s / km)	- 0,0071	± 0,0012
Humidité relative : moyenne annuelle (Hr % / km)	- 0,1280	± 0,0368
Déficit de saturation : moyenne annuelle (DS HPa / km)	+ 0,0465	± 0,0870
Evapotranspiration potentielle annuelle en mm (équation standard de Penman ETP mm P / km)	+ 1,9650	± 0,4456
Nébulosité moyenne annuelle (en % de couverture nuageuse, $Néb$ % / km)	- 0,1071	
Pluviosité moyenne annuelle (P mm / km)	gradients inexistants ou non significatifs	

Tableau 7. Gradients bioclimatiques W-E, calculés pour dix paramètres, à l'aide de cinq transects, de la bordure littorale à l'intérieur des terres. Du nord au sud : Tarfaya-Tindouf, Layoun-Smara, Layoun-Bir Moghreïn, Dakhla-F'Derik et Lagouira-Atar. Ces gradients montrent l'influence de la distance à la côte. On notera surtout l'augmentation des températures maximales (M), des amplitudes thermiques saisonnières ($M - m$), de l'évapotranspiration potentielle (ETP) et du déficit de saturation, ainsi que la diminution rapide de l'humidité atmosphérique.

Par contre, lors du trajet Goulimine - Targhjicht, les mêmes types d'observations révélaient le caractère continental du climat :

St. 36 : Goulimine Ville, 29° 00' N, 9° 50' W, 6.X.90, 16 h, t 29°C, Hr 30 % — St. 37 : Bouizakarn Ville, 29° 22' N, 9° 25' W, 6.X.90, 16 h 30, t 32°C, Hr 13 % — St. 38 : Taghjicht Palmeraie, 6.X.90, 17 h, t 32,5°C, Hr 14 %.

Quant aux mécanismes écophysiologiques, cibles de tels facteurs, ils restent à découvrir. Il pourrait s'agir d'un dérèglement du cycle préimaginal (nutrition larvaire, métamorphoses) ou d'une inhibition des activités imaginaires (recherche des hôtes, cycles gonotrophiques). Certains pathogènes opportunistes, Champignons, Protozoaires ou Helminthes, pourraient également intervenir à la faveur des fortes humidités at-

mosphériques qui fragiliseraient les défenses d'espèces xérophiles tel que *P. papatasi*.

Notons enfin qu'une telle occurrence n'est pas propre à la zone saharienne ; on la retrouve sur une grande partie du Maroc (tableau 6). A l'inverse, sur la côte méditerranéenne où l'influence marine ne pénalise que faiblement le développement des populations de Phlébotomes, les foyers leishmaniens peuvent atteindre le rivage. Tel était le cas du Rif nord-occidental où les villages de pêcheurs de Jebha et d'Oued Lahou accusent une forte enzootie canine ($IFI > 1/80$: 19,2 %). Une situation comparable s'observe en Egypte aride (Alexandrie), en Tunisie semi-

aride (Tunis) et en France subhumide (Marseille, Nice).

Distribution des leishmanioses et changements climatiques

Au demeurant, s'il est actuellement peu probable que les leishmanioses puissent pénétrer au Sahara atlantique, on peut s'interroger sur leur possible installation dans l'éventualité d'un "réchauffement global", conséquence *pro parte* de "l'effet de serre".

Dans l'hypothèse haute où le doublement du CO₂ atmosphérique entraînerait une élévation de 3°C à l'horizon 2050 (Kellog et Schwere, 1981), les phytogéographes prévoient une "remontée des ceintures de végétation" de 500 m en altitude et de 500 km en latitude, dans la zone tempérée de l'hémisphère nord. Sur le pourtour méditerranéen, la désertisation gagnerait les zones semi-arides, voire subhumides où les cultures céréalières extensives seraient remplacées par des cultures de bas-fonds et des cultures irriguées (Le Houérou, 1993). Transposant le scénario aux agents pathogènes à transmission vectorielle, les épidémiologistes envisagent l'extension des affections correspondantes à des territoires jusqu'alors indemnes (OMS, 1990 ; Rogers et Packer, 1993 ; McMichael, 1995). Ainsi, les Glossines, vecteurs des trypanosomoses humaines et animales, gagneraient les piedmonts des grands massifs africains (Rogers et Randolph, 1993) et le paludisme retrouverait certains de ses foyers historiques euroméditerranéens (Martin et Lefebvre, 1995 ; Martens et al., 1995).

Pour en revenir aux leishmanioses, aucun scénario comparable n'a été proposé à ce jour (PAHO, 1994 ; OMS, OMM, UNEP, 1996). Et cependant, dans l'Ancien Monde, les corrélations Phlébotomes-bioclimats sont établies avec suffisamment de précision pour permettre l'élaboration d'un premier "modèle d'hypothèses".

En France, les LV et LC à *L. infantum* déborderaient au nord leurs limites méditerranéennes (Rioux et al., 1969) pour s'installer en territoires continental et atlantique où quelques foyers "instables" sont déjà connus (Houin et al., 1974). Dans le Haut-Atlas, les populations de *P. sergenti* trouveraient leur optimum de développement dans la strate occupée actuellement par la forêt subhumide de Chêne vert, permettant à *L. tropica* d'atteindre les isohypses de 1200 à 1600 m. De même, certaines zones arides du centre et du nord-est marocain où *L. major* est rare (Hauts-Plateaux) ou absent (Plaine de Marrakech), deviendraient des

foyers actifs et stables de LCZ grâce à l'accroissement des populations de *P. papatasi* (Cross & Hyams, 1996). Le Sahara occidental, auquel se rattache le territoire étudié, ne subirait pas, semble-t-il, de telles transformations. D'abord en raison de son appartenance aux climats "hyperarides" pour lesquels seules les températures moyennes du mois le plus froid (*m* : Emberger, 1939 ; Sauvage, 1963) accuseraient une majoration sensible (Le Houérou, 1995 a et b). Alors qu'au nord du Haut-Atlas, la localité de Demnate passerait de l'étage subhumide à l'étage semi-aride, la ville de Layoun resterait dans le peraride ; seule une augmentation de *m* de 3°C transférerait cette station de la classe à hivers "très chauds" à celle à hivers "sub-tropicaux" (figure 11). La deuxième raison, la plus importante semble-t-il, tient à la situation juxta-littorale de la zone étudiée qui continuerait *ipso facto* à bénéficier de "l'effet tampon" lié à la masse océanique (Le Houérou, 1989, 1995 b ; Bijlsma, 1996). De la sorte, les déterminants majeurs du climat local, c'est-à-dire le courant canarien et le régime alizéen, n'en seraient pas sensiblement modifiés. En tout état de cause, les opinions restent partagées et certaines réserves se perçoivent toujours dans les conclusions des experts (Le Houérou, 1993 ; Ihekkot, 1995). Dès lors, pour réduire l'incertitude, certains d'entre eux souhaiteraient resserrer leurs réseaux d'observations en travaillant à des échelles plus grandes : méso voire micro-climatiques. Au Maroc, cette opportunité pourrait se concrétiser sous la forme d'un "Observatoire des changements climatiques régionaux et de leurs conséquences sociétales, économiques et sanitaires" : une structure pluridisciplinaire qui intégrerait non seulement les activités traditionnelles, c'est-à-dire agronomiques, pastorales, forestières, halieutiques, touristiques et industrielles, mais également les aspects écopathologiques dans leurs relations dynamiques avec les bioclimats. Et précisément, en matière de Santé, les leishmanioses apparaissent, dès à présent, comme des "indicateurs" sensibles et précis de tels changements.

CONCLUSION

Ainsi, la méthodologie écologique constitue, à n'en pas douter, l'un des meilleurs outils d'analyse de ces systèmes épidémiologiques complexes que sont les cycles leishmaniens. Conçue et expérimentée en vraie grandeur dans les années 1960, à l'occasion d'une étude sur les LVH, LVC et LCH du Midi de la France (Rioux et al., 1969), puis étendue aux principaux

Zones à risque	semi-aride <i>L. tropica</i>		peraride continental <i>L. major</i>		Sahara atlantique risque nul	
n° stations	94		115		36	
n° pièges	7318		5269		2604	
Surfaces (en m2)	585,4		421,5		208,3	
Espèces	n°	P/m2	n°	P/m2	n°	P/m2
<i>P. bergeroti</i>	.	.	8	0,02	.	.
<i>P. papatasi</i>	501	0,86	8205	19,47	.	.
<i>P. alexandri</i>	445	0,76	7099	16,84	.	.
<i>P. chabaudi</i>	236	0,40	836	0,09	.	.
<i>P. kazeruni</i>	.	.	35	0,08	.	.
<i>P. sergenti</i>	3513	6,00	825	1,96	.	.
<i>P. ariasi</i>	591	1,01	31	0,09	.	.
<i>P. chadlii</i>	60	0,10	17	0,04	.	.
<i>P. langeroni</i>	26	0,04	.	.	.	.
<i>P. longicuspis</i>	7817	13,35	682	1,61	1	0,005
<i>P. mariae</i>	5	0,008	6	0,01	.	.
<i>P. perniciosus</i>	111	0,19	1	0,002	.	.
Total n° Phlébotomes	13 305		16 945		1	
P/m2	22,73		40,20		0,005	

Tableau 8. Risque leishmanien et fréquences relatives des *Phlebotomus* au Maroc semi-aride, peraride continental et peraride atlantique. Alors que le Sahara atlantique est "dépourvu" de *Phlebotomus*, les zones continentales en sont riches (semi-aride) ou très riches (peraride). Dans le semi-aride, zone à risque pour *Leishmania tropica*, le vecteur, *P. sergenti* domine (6,0 P/m²). Dans le peraride continental, zone à risque pour *L. major*, *P. papatasi* prend la première place (19,5 P/m²). La richesse globale de cette zone est due à l'abondance des deux espèces d'affinité érémiennne : *P. papatasi* et *P. alexandri*. Résultats de huit transects de piégeages, réalisés de 1972 à 1990 (245 stations ; 15 191 pièges adhésifs ; 1215,3 m² ; 30 250 *Phlebotomus*).

foyers du pourtour méditerranéen (Rioux et al., 1986c), cette stratégie a permis d'évaluer, site par site, les trois composantes du risque leishmanien : spatiale, temporelle et populationnelle (Rioux et al., 1984, 1990).

Ce faisant, l'intérêt du concept de "précellence vectorielle" et son corollaire opérationnel, la liaison vecteur-bioclimat, a été confirmé par l'échantillonnage raisonné des populations de Phlébotomes (Rioux et al., 1982a, 1994). Grâce à cette approche, une estimation acceptable du risque leishmanien a pu être établie pour l'ensemble du Sahara atlantique marocain. La rareté des vecteurs, de Tan-Tan à Dakhla, a permis de considérer ce risque comme négligeable. Dès lors, en l'absence de grands bouleversements climatiques provoqués, en particulier, par une modification durable du régime alizéen et du courant canarien, ce territoire devrait rester à l'abri de toute implantation des leishmanioses humaines et/ou animales, affections très présentes, par ailleurs, sur l'ensemble du Maroc.

REMERCIEMENTS

Nos remerciements vont à nos collègues Jean-Claude Beaucournu (Rennes), Mohamed Fennane
ecologia mediterranea 23 (3/4) – 1997

(Rabat), Jean-Louis Frézil (Montpellier), Robert Killick-Kendrick (Ascot G.B.), Jacques Lepart (Montpellier), Joël Mathez (Montpellier), Maurice Mattauer (Montpellier), Francis Petter (Paris), Pierre Quézel (Marseille), Rudi Slooff (Genève), Michel Tranier (Paris), pour la qualité de leurs services et la pertinence de leurs remarques.

Nous remercions également les autorités médicales et administratives de Tan-Tan, Tarfaya, Layoun, Boujdour, Dakhla, Smara, Essaouira, Smimou, Goulmine et Taghjicht qui nous ont accueillis avec la générosité des "Hommes du Sud". Nous ne saurions oublier les techniciens qui nous ont accompagnés et aidés : mesdemoiselles Charifa Faraj et Souad Ouahabi.

- Recherche coopérative sur programme, 249, CNRS : Ecologie des Phlébotomes du sud Marocain.

- Programme Commission Européenne Recherche et Développement - Santé. STD2 Contrat TS2-0058 : Leishmania tropica au Maroc. Analyse écoépidémiologique.

- Action coopérative franco-marocaine : Ecoépidémiologie des leishmanioses viscérales et cutanées dans le sud du Maroc.

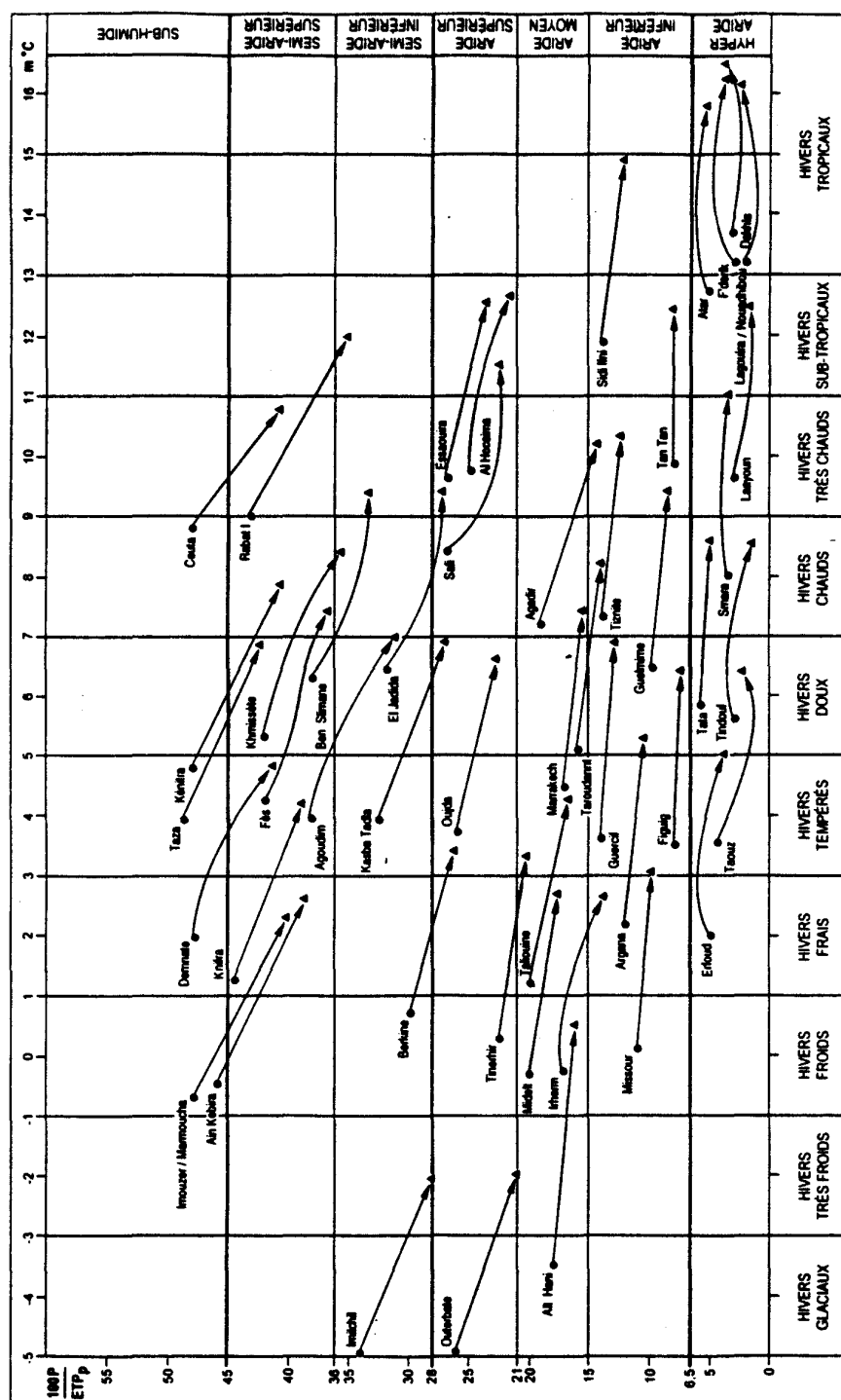


Figure 11. Changements climatiques, calculés pour 46 stations du Maroc, dans l'hypothèse d'un réchauffement de 3°C à l'horizon 2050 p.C. Diagramme bidimensionnel portant : en ordonnées, les indices d'aridité, calculés à l'aide du coefficient $100 P/ETP$; en abscisses, les températures minimales moyennes (m) du mois le plus froid (d'après Le Houérou, 1993). La position actuelle des stations est indiquée par le signe $\bullet$, celle après réchauffement par le signe $\blacktriangle$. Dans l'étage bioclimatique subhumide, les stations changent à la fois d'étage ($100 P/ETP$) et de variante thermique hivernale (m). Dans le semi-aride, l'aride et l'hyperaride (inc. peraride et érémién) seul m est modifié à l'exception de trois stations du sous-étage semi-aride inférieur qui basculent dans l'aride supérieur. En passant de la classe à hivers tempérés à la classe à hivers doux, la région de Marrakech, déjà colonisée par le réservoir *Meriones shawi*, pourrait devenir un foyer actif et stable pour *Leishmania major*. La station de Layoun passerait dans la classe à hivers subtropicaux, celle de Dakhla dans la classe à hivers tropicaux, transferts qui ne modifieraient pas sensiblement leur statut épidémiologique.

BIBLIOGRAPHIE

- André A., 1975. Présentation géographique de la province de Tarfaya. In : *Contribution à l'étude scientifique de la province de Tarfaya*. Trav. Inst. Sci. Chérifien et Fac. des Sci. de Rabat. Sér. Gén. 3 : 1-13.
- Bagnouls F. & Gaussen H., 1957. Climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.*, 66 : 193-320.
- Bailly-Choumara H., Abonnenc E. & Pastre J., 1971. Phlébotomes du Maroc (Diptera, Psychodidae). Données faunistiques et écologiques. *Cah. ORSTOM, sér. Ent. méd. Parasit.*, 2 : 431-460.
- Bijlsma L., 1996. Coastal zones and Small Islands. In : *Climate change 1995*. Cambridge University Press., 9 : 289-324.
- Birouk A., Lewalle J. & Tazi M., 1991. *Le patrimoine végétal des provinces sahariennes du Maroc*. Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat, 75 p.
- Bronner G., Mardhand J. & Sougy J., 1985. *Carte géologique du Maroc, 1/1 000 000, feuille Sud*. Service Géologique du Maroc, Rabat.
- Croset H., Rioux J.A., Léger N., Houin R., Cadi-Soussi M., Benmansour N. & Maistre M., 1974. Les méthodes d'échantillonnage des populations de Phlébotomes en région méditerranéenne. In : J.A. Rioux (éd.), *Ecologie des leishmanioses*. CNRS, Paris. 139-151.
- Cross E.R. & Hyams K.C., 1996. The potential effect of global warming on the geographic and seasonal distribution of *Phlebotomus papatasi* in Southwest Asia. *Environmental Health Perspective*, 104 : 726-727.
- Delannoy H., 1975. Contribution à l'étude climatologique de la province de Tarfaya. In : *Contribution à l'étude scientifique de la province de Tarfaya*. Trav. Inst. Sci. Chérifien et de la Fac. Sci. de Rabat. Sér. Gén. 3 : 15-60.
- Dereure J., Rioux J.A., Gallego M., Périères J., Pratlong F., Mahjour J. & Saddiki A., 1991. *Leishmania tropica* in Morocco : infection in dogs. *Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg.*, 85 : 595.
- Dereure J., Velez I.F., Pratlong F., Denial M., Lardi M., Moreno G., Serres E., Lanotte G. & Rioux J.A., 1986. La leishmaniose viscérale autochtone au Maroc méridional. Présence de *Leishmania infantum* MON-1 chez le Chien en zone présaharienne. In : J.A. Rioux (éd.), *Leishmania. Taxonomie et phylogénèse. Applications écoépidémiologiques*. IMEEE, Montpellier. 421-425.
- Emberger L., 1939. *Aperçu général sur la végétation du Maroc*. Mémoire hors série de la Soc. Sci. Nat. Maroc. Hans Huber, Berne, 156p.
- Fennane M., 1988. Phytosociologie des tétraclinaies marocaines. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, 12 : 99-148.
- Gaud J., 1954. Phlébotomes du Maroc. *Bull. Inst. Hyg. Mar.*, 14 : 91-110.
- Gounot M., 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 p.
- Guilvard E., Rioux J.A., Gallego M., Pratlong F., Mahjour J., Martinez Ortega E., Dereure J., Saddiki A. & Martini A., 1991. *Leishmania tropica* au Maroc. III. Rôle vecteur de *Phlebotomus sergenti*. A propos de 89 isolats. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 66 : 96-99.
- Guinea E., 1948. Catalogo razonado de las plantas del Sahara espanol. *Ann. Jard. bot. Madrid*, 8 : 357-442.
- Houin R., Jolivet G., Combescot C., Deniau M., Puel F., Barbier D., Romano P. & Kerboeuf D., 1974. Etude préliminaire d'un foyer de leishmaniose canine dans la région de Tours. In : J.A. Rioux (éd.), *Ecologie des leishmanioses*. CNRS, Paris. 109-115.
- Ihekkot V., 1996. Oceans. In : *Climate change 1995*. Cambridge University Press., 8 : 267-288.
- Kellog W.W. & Schwere R., 1991. *Climate change and society. Consequences of increasing atmospheric carbon dioxide*. Westview Press, Boulder, Colorado, 178p.
- Le Houérou H.N., 1989. Classification éoclimatique des zones arides de l'Afrique du Nord. *Ecol. médit.*, 15 : 95-144.
- Le Houérou H.N., 1993. Changements climatiques et désertisation. *Sécheresse*, 4 : 91-111.
- Le Houérou H.N., 1995a. Considérations biogéographiques sur les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse*, 6 : 167-182.
- Le Houérou H.N., 1995b. Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du nord de l'Afrique. Diversité biologique, développement durable et désertisation. *Options méditerranéennes. Série B*, 10 : 1-396.
- Le Houérou H.N., Popov G.F. & See L., 1993. *Agro-bioclimatic classification of Africa*. FAO Agrometeorology, 6 : 1-227.
- Mahjour J., Akalay O. & Saddiki A., 1992. Les leishmanioses au Maroc. De l'analyse écoépidémiologique à la prévention. *Bull. épidémiol.* 7 : 18p.
- Martens W.J.M., Jehen T.H., Rotmans J. & Niessen L.W., 1995. Climate change and vector-borne diseases : a global modelling perspective 1995. In : *Global environmental change*, 5 : 195-209.
- Martin P. & Lefebvre M., 1995. Malaria climate : sensitivity of malaria potential transmission to climate. *Ambio*, 24 : 200-207.
- Mathez J. & Sauvage C., 1975. Catalogue des végétaux vasculaires de la province de Tarfaya. In : *Contribution à l'étude scientifique de la province de Tarfaya*. Trav. Inst. Chérifien et de la Fac. Sci. Rabat. Sér. Gén. 3 : 117-196.
- McMichel A.J., 1996. Human population health. In : *Climate change 1995*. Cambridge University Press, 18 : 561-584.
- Monod T., 1988. *Déserts*, AGEF, Marseille, 320p.
- Murat M., 1939. Recherches sur le Crique pèlerin en Mauritanie occidentale (A.O.F.) et au Sahara espagnol, 1937-1938. Deuxième rapport sur les recherches de la M.E.B.A. au Sahara occidental avec description générale de cette contrée. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 30 : 105-204.
- PAHO, 1994. Leishmaniasis in the Americas. *Epidemiological Bulletin, OMS*, 15 : 8-13.
- Parrot L. & Bouquet de Jolinière P., 1945. Notes sur les Phlébotomes. XLVI.- Nouveaux Phlébotomes du Hoggar. *Arch. Inst. Pasteur d'Algérie*, 23 : 56-63.
- Pratlong F., Rioux J.A., Dereure J., Mahjour J., Gallego M., Guilvard E., Lanotte G., Périères J., Martini A. & Saddiki A., 1991. *Leishmania tropica* au Maroc. IV - Diversité isozymique intrafocale. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 66 : 100-104.
- Quézel P., Barbero M., Benabid A. & Rivas-Martinez S., 1995. Les structures de végétation arborées à *Acacia* sur le revers méridional de l'Anti-Atlas et dans la vallée inférieure du Draa (Maroc). *Phytocoenologia*, 25 : 279-304.
- Rioux J.A., Croset H., Léger N., Ben Mansour N. & Cadi Soussi M., 1975a. Présence au Maroc de *Phlebotomus bergeroti*, *Phlebotomus chabaudi*, *Phlebotomus chadlii* et *Sergentomyia christophersi*. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 50 : 493-506.
- Rioux J.A., Croset H., Léger N., Ben Mansour N., Cadi-Soussi M. & Rosin G., 1975b. Ecologie des Phlébotomes dans le sud Marocain. In : *Etude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente, III*. CNRS, RCP 249 : 179-229.

- Rioux J.A., Croset H., Léger N., Choumara H., Belkayat A., Benmensour N. & Cadi-Soussi M., 1973. Ecologie des Phlébotomes dans le sud Marocain. In : *Etude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente*, I. CNRS, RCP 249 : 195-229.
- Rioux J.A., Dereure J. & Périères J., 1990. Approche écologique du "risque épidémiologique". L'exemple des leishmanioses. *Bul. Ecol.*, 21 : 1-9.
- Rioux J.A., Golvan Y., Croset H., Tours S., Houin R., Abonnenc E., Petitdidier M., Vollhardt Y., Dedet J.P., Albaret J.L., Lanotte G. & Quilici M., 1969. *Epidémiologie des leishmanioses dans le sud de la France*. Monographie INSERM, 37, Paris, 223p.
- Rioux J.A., Guilvard E., Dereure J., Lanotte G., Denial M., Pratlong F., Serres E. & Belmonte A., 1986a. Infestation naturelle de *Phlebotomus papatasi* (Scopoli, 1786) par *Leishmania major* MON-25. A propos de 28 souches isolées dans un foyer du Sud marocain. In : J.A. Rioux (éd.), *Leishmania. Taxonomie et phylogénèse. Applications écoépidémiologiques*. IMEEE, Montpellier. 471-480.
- Rioux J.A., Guilvard E., Gallego J., Moreno G., Pratlong F., Portus M., Rispail P., Gallego M. & Bastien P., 1986b. *Phlebotomus ariasi* Tonnoir, 1921 et *Phlebotomus perniciosus* Newstead, 1911 vecteurs du complexe *Leishmania infantum* dans un même foyer. In : J.A. Rioux (éd.), *Leishmania. Taxonomie et phylogénèse. Applications écoépidémiologiques*. IMEEE, Montpellier. 439-444.
- Rioux J.A., Lanotte G., Petter F., Dereure J., Akalay O., Pratlong F., Velez I.D., Fikri N.B., Maazoun R., Denial M., Jarry D.M., Zahaf A., Ashford R.W., Cadi-Soussi M., Killick-Kendrick R., Benmansour N., Moreno G., Périères J., Guilvard E., Zribi M., Kennou M.F., Rispail P., Knechtli R. & Serres E., 1986c. Les leishmanioses cutanées du bassin Méditerranéen occidental. De l'identification enzymatique à l'analyse écoépidémiologique. L'exemple de trois "foyers", tunisien, marocain et français. In : J.A. Rioux (éd.), *Leishmania. Taxonomie et phylogénèse. Applications écoépidémiologiques*, IMEEE, Montpellier. 365-395.
- Rioux J.A., Lanotte G., Pratlong F., Martini A., Serres E. & Belmonte A., 1986d. Centre international de Cryo-conservation, d'identification enzymatique et d'Etude taxonomique des *Leishmania* (Montpellier, France). Structure et fonctionnement. In : J.A. Rioux (éd.), *Leishmania. Taxonomie et phylogénèse. Applications écoépidémiologiques*. IMEEE, Montpellier. 485-502.
- Rioux J.A., Majhour J. & Gallego M., 1991. *Leishmania tropica au Maroc : analyse éco-épidémiologique*. Commission Européenne, Science, Recherche et Développement ; Santé, STD2, A, Parasitologie. P. Hagan (éd.). CE, Anvers, 509-516.
- Rioux J.A., Périères J., Killick-Kendrick R., Lanotte G. & Bailly M., 1982a. Ecologie des leishmanioses dans le Sud de la France. 17. Echantillonnage des Phlébotomes par le procédé des pièges adhésifs. Comparaison avec la technique de capture sur appât humain. *Ann. Parasit. hum. et com.*, 57 : 631-635.
- Rioux J.A., Petter F., Akalay O., Lanotte G., Ouazzani A., Séguignes M. & Mohcine A., 1982b. *Meriones shawi* (Duvernoy, 1842) [Rodentia, Gerbillidae], réservoir de *Leishmania major* Yakimoff et Schokhor, 1914 [Kinetoplastida, Trypanosomatidae] dans le Sud marocain. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 294 : 515-517.
- Rioux J.A., Rispail P., Lanotte G. & Lepart J., 1984. Relations Phlébotomes-bioclimats en écologie des leishmanioses. Corollaires épidémiologiques. L'exemple du Maroc. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131 : 549-557.
- Rioux J.A., Velez I.D., Denial M., Dereure J., Périères J., Lanotte G. & Mellouki W., 1986d. Présence au Maroc de *Phlebotomus (Paraphlebotomus) kazeruni*, Theodor et Mesghali, 1964. *Ann. Parasit. hum. comp.*, 61 : 473-481.
- Ristorcelli A., 1940. Sur les Phlébotomes du Maroc. *Arch. Inst. Pasteur*, 2 : 367-381.
- Rogers D.J. & Packer M.J., 1993. Vector-borne diseases, model and global change. *The Lancet*, 342 : 1282-1284.
- Rogers D.J. & Randolph S.E., 1993. Distribution of Tsetse and Ticks in Africa : Past, Present and Future. *Parasitology Today*, 9 : 266-271.
- Sauvage C., 1963. *Etages bioclimatiques*. Atlas du Maroc. Com. Nat. Géogr. du Maroc, Rabat, 44p.
- WHO, 1990. *Potential health effects of climate change*. WHO/PES/90.10, OMS, Genève, 58p.
- WHO, WMO, UNEP, 1996. *Climate change and Human health*, A.J. McMichel, A. Haines, R. Slooff & S. Kovats (éds.), OMS, Genève, 297p.

Analyses d'ouvrages

Contraintes physiologiques et écologiques induites par la sécheresse sous climats méditerranéens

Time Scales of Biological Responses to Water Constraints, par ROY J., ARONSON J., & DI CASTRI, F. (éditeurs). SPB Academic Publishing, Amsterdam : XIII + 243 p. (1995).

L'ouvrage édité par Jacques ROY, James ARONSON et Francesco di CASTRI réunit sous le titre "*Time scales of biological responses to water constraints, the case of mediterranean biota*", 13 articles représentant le bilan essentiel des contributions présentées à Montpellier, lors de la réunion MEDECOS V. Le but de l'ouvrage est l'analyse multi-échelle des contraintes hydriques dans les biomes méditerranéens des cinq régions du monde présentant un climat méditerranéen. Les contraintes hydriques sont envisagées du point de vue physiologique et écophysiologique, au niveau des cellules, des individus et des écosystèmes, afin d'évaluer l'impact de la sécheresse. En effet, la sécheresse estivale représente un des facteurs écologiques majeurs dans l'individualisation des biomes méditerranéens ; l'intensité et la variabilité inter-annuelle de ce facteur, sont bien sur également analysés.

Au niveau cellulaire, l'effet de la sécheresse reste très limité sur la teneur en eau cytoplasmique, mais est par contre significatif sur l'activité photosynthétique, ainsi que sur la fermeture des stomates. Au niveau des individus, l'étude quantitative et les modèles restent encore souvent peu significatifs pour inter-

préter les transferts d'eau par la plante, du sol à l'atmosphère ; sur *Quercus coccifera* par exemple, les bilans de l'évapotranspiration sur le terrain sont nettement inférieurs à ceux que permettent théoriquement l'apport des précipitations, ce qui pose la question de l'utilisation optimale de l'eau au moins chez certains végétaux sclérophylles théoriquement adaptés au climat méditerranéen.

Le chapitre consacré à l'impact de la variabilité inter-annuelle et saisonnière des précipitations sur la composition des communautés végétales permet d'intéressantes comparaisons sur les stratégies développées dans diverses régions à climat méditerranéen ou aride. En Australie méditerranéenne, comme en Afrique du Nord, la biodiversité décroît en fonction des gradients de précipitations, et montre des seuils particulièrement significatifs notamment entre 100 et 150 mm, niveau pour lequel elle chute de 60 à 80 % selon les localités au Maghreb. Mais il ne s'agit pas d'une règle absolue puisque dans le désert de Chihuahua, cette biodiversité reste localement élevée, sans doute en raison d'une diversité accrue des formes biologiques ou encore de l'augmentation des types photosynthétiques en C3. Le rôle des

épisodes climatiques extrêmes est justement évoqué pour rendre compte de la distribution des espèces, notamment en Californie par le biais des influences climatiques du courant froid "El Nino". Il en est de même sur les marges nord et sud du Sahara où l'impact des hasards climatiques est analysé tant du point de vue biologique que socio-économique.

La réflexion conduite sur les réponses évolutives à la sécheresse estivale est particulièrement intéressante. Chez les insectes coprophages, la réponse adaptative à cette sécheresse s'effectue essentiellement par l'augmentation des réserves préparées par les parents au profit des larves et non plus par une augmentation de la fécondité ou des réserves lipidiques des individus, comme sous les climats dépourvus de période sèche. Chez les végétaux, malgré la convergence physiologique des adaptations morphologiques et écophysiologiques (paradigme des convergences), les stratégies sont souvent très différentes. C'est le cas des formes biologiques qui montrent une dominance des thérophytes en région méditerranéenne, alors que les annuelles sont à peine présentes au Cap et en Australie méditerranéenne ; par contre, les géophytes

sont sur-représentés au Cap. Les mêmes hétérogénéités apparaissent dans l'architecture de l'appareil racinaire et dans les variations saisonnières du potentiel hydrique chez les espèces méditerranéennes sclérophylles. Le rôle du stress lié à l'aridité biotique au niveau des adaptations moléculaires et organiques reste encore très imparfaitement connu dans la nature, même si un parallélisme génétique, chez des espèces affines et dans des conditions d'aridité importantes, a pu être mis en évidence.

Le dernier chapitre ("*Past and future of mediterranean climates*") envisage tout d'abord l'histoire de la sécheresse dans les cinq régions à climat méditerranéen. Dans ces régions, les données historiques permettent, malgré des niveaux d'information très différents, de dater autour de 25 Ma l'apparition des divers climats méditerranéens par leur signature floristique, sans qu'il soit réellement possible d'évaluer l'importance de la sécheresse estivale, avant 3 Ma ; à cette période, les données palynologiques confirment, au moins en région

circum-méditerranéenne, l'existence d'une période marquée de sécheresse estivale. Le rôle des feux, souvent liés aux activités humaines, a largement contribué à accroître, avec les phénomènes de déforestation, l'intensité de la sécheresse estivale. L'approche biogéographique des faunes de rongeurs du sud-ouest de l'Europe confirme l'extension des lignées de souche africaine, liées à la sécheresse à partir du Miocène moyen. En Australie méditerranéenne, l'apparition d'espèces végétales adaptées à la sécheresse estivale s'est effectuée progressivement depuis la fin du Tertiaire, à partir de lignées thermophiles préexistantes, et un bilan prédictif lié à une élévation de 2 à 4 degrés de la moyenne des températures annuelles est tenté.

L'ouvrage analysé ici représente indiscutablement un apport tout à fait important dans la connaissance des phénomènes écophysiologiques et biogéographiques, qui rendent compte aujourd'hui de l'existence, dans ces cinq régions méditerranéennes fort éloignées, de conver-

gences physiologiques et fonctionnelles, surtout au niveau de la composante végétale des écosystèmes, mais aussi, comme le prouve quelques trop rares exemples, de leur composante animale. Toutefois une généralisation hâtive des processus responsables de l'adaptation à la sécheresse estivale, des individus et des peuplements au niveau de ces cinq régions doit être fortement nuancée. En particulier, les régions de l'hémisphère nord et celles de l'hémisphère sud ont réagi très différemment, notamment au niveau des adaptations des formes biologiques, en raison de leur histoire et de la nature même du fond floristique dont elles dérivent. L'approche multi-échelle tentée dans l'ouvrage est séduisante et, tout en soulignant les lacunes encore existantes, constitue sans doute la seule qui permette une interprétation globale des processus biotiques et écophysiologiques responsables de l'existence de cinq ensembles adaptés au climat méditerranéen, et spécialement à la période de sécheresse estivale qui en est le dénominateur commun déterminant.

P. Quézel

Université d'Aix-Marseille III. Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme. Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR CNRS). Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne. Case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20

Invasions biologiques

Après les destructions directes de communautés biotiques, les invasions biologiques constituent sans doute la plus sérieuse menace pour le maintien de la biodiversité et de l'intégrité biologique des systèmes naturels ou assimilés. Même si la plupart des invasions biologiques échouent et si la majorité des xénophytes ont des conséquences

mineures sur le fonctionnement des écosystèmes, une petite partie des taxons allochtones arrive à s'implanter et à devenir invasive. Les invasions biologiques peuvent ainsi conduire à des dépressions de populations, à des extinctions locales d'espèces, voire à des restructurations complètes d'écosystèmes.

Les deux ouvrages analysés ci-dessous constituent deux facettes d'une biologie des invasions en plein essor, qui doit reposer sur un cadre théorique et expérimental solide, mais aussi sur des analyses floristiques et biogéographiques aussi fines que possible.

Biological invasions, par M. WILLIAMSON. Chapman & Hall, London, 244 p. (1996).

Après, les récents ouvrages dévolus aux invasions biologiques (en particulier : Mooney & Drake, 1986 ; Drake *et al.*, 1989 ; Di Castri *et al.*, 1990 ; Groves & Di Castri, 1991 ; Pysek *et al.*, 1997), mais issus de colloques et donc de contenus forcément hétérogènes, le travail de Williamson se distingue par sa nature synthétique, fruit du programme SCOPE dévolu à l'écologie des invasions biologiques, depuis 1982. L'originalité de l'ouvrage repose aussi sur sa construction théorique puisque chaque chapitre répond à un (ou plusieurs) des 10 cadres conceptuels mis en exergue au début.

Sept chapitres composent l'ouvrage : le Chap. 1 "*A framework for the study of invasions*" énonce les 10 cadres conceptuels et donne 4 exemples d'invasions biologiques, d'intérêts toutefois assez limités. Le Chap. 2 "*The origins and the success and failure of invasions*" souligne que la plupart des invasions

échouent ; la réussite de certaines s'explique souvent par l'intensité de la "pression des propagules" colonisatrices. Mais la nature de la communauté subissant l'invasion joue aussi un rôle essentiel, examiné dans le Chap. 3 "*Which communities are invaded by which type of species?*". En débutant par un corpus mathématique relatif aux taux de croissance et de dispersion des organismes d'une population, le Chap. 4 ("*The process of spread*") traite des processus de dissémination des espèces invasives. Le Chap. 5 ("*The ecological consequences of invasions*") aborde les effets des invasions sur les communautés, tandis que le Chap. 6 ("*Genetic and evolutionary effects*") résume les conséquences des invasions au niveau génétique et évolutif, mais examine aussi les facteurs génétiques favorisant l'extension des espèces introduites. Le dernier chapitre ("*Implications and communities*") souligne l'intérêt des

invasions biologiques dans la compréhension du fonctionnement des communautés et traite brièvement des modélisations d'invasions dans les écosystèmes.

L'ouvrage forme donc un ensemble très cohérent, duquel émergent quelques "règles" : parmi les espèces introduites, seules 10% réussiront à s'implanter ou devenir naturalisées, et parmi ces dernières, 10% deviendront des "pestes", ayant des conséquences écologiques et économiques importantes. Par son caractère synthétique et son cadre conceptuel particulièrement fouillé, cet ouvrage constitue, d'une certaine manière, une version moderne de l'ouvrage classique d'Elton (1958) : "*The ecology of invasions by animals and plants*". On peut seulement regretter la relative brièveté de l'ensemble, et l'absence quasi-totale d'exemples traitant des régions à bioclimat méditerranéen.

Flore analytique des plantes introduites en Corse, par A. NATALI & D. JEANMONOD. Compléments au Prodrôme de la flore Corse. 211 p. (1996).

(En vente au conservatoire et jardin botaniques de la ville de Genève. Case Postale 60, CH 1292, Chambesey/GE, Suisse).

Dans la série des "Compléments au Prodrôme de la flore Corse", cet ouvrage dresse le catalogue raisonné des xénophytes de Corse (espèces naturalisées, subspontanées, adventices). La notion de plante introduite et une discussion des multiples terminologies utilisées par les divers botanistes sont abordées de manière détaillée et constituent une bonne synthèse de la

question. Puis chaque taxon est examiné en détail (type biologique, origine, statut en Corse, première signalisation, milieu, étages de végétation, fréquence, dynamique, type). L'analyse de cette flore introduite fait l'objet d'une trentaine de pages où la dynamique et les processus de peuplement, les voies de migration sont discutés. Les auteurs recensent 473 taxons introduits, soit

17% de la flore totale corse. La distinction entre plantes indigènes et plantes introduites n'est, certes, pas toujours aisée, mais les auteurs ont parfois inclus un peu trop sévèrement en tant que plantes étrangères des espèces vraisemblablement autochtones ; ce problème se pose justement (i) pour de nombreuses hydrophytes et macrophytes, naturellement dispersées par les oi-

seaux, (ii) voire pour certaines espèces anémochores thermophiles dont la progression à partir de l'Afrique du Nord pourrait s'expliquer par une amélioration des conditions climatiques générales.

Ce travail constitue un modèle pour toute étude analytique des plantes introduites, et une telle

approche devrait être étendue à d'autres régions, ou même à l'ensemble de la région méditerranéenne. Une synthèse de ce type représente en effet les fondations nécessaires pour toute étude fine des mécanismes et des modalités d'invasion biologique, mais doit aussi servir de document d'alerte

contre certaines "pestes végétales" en extension constante, au moins en Méditerranée occidentale (*Ailanthus altissima*, *Aster squamatus*, *Cortaderia selloana*, *Cotula coronopifolia*, *Conyza div. sp.*, *Oxalis pes-caprae*...).

Frédéric Médail

Université d'Aix-Marseille III. Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme. Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR CNRS). Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne. Case 461. F - 13397 Marseille Cedex 20

Mundi-Prensa Libros nous a fait parvenir les ouvrages suivants :

Titre	Auteur(s)	Année
<i>Auditorias medioambientales - guia metodologica.</i>	V. Conesa Fernandez.-Vitora	1997
<i>Diseño de sistemas de recoleccion de agua para la repoblacion forestal.</i>	A. Martinez de Azagra Paredes	1996
<i>La empresa de jardineria y paisajismo.</i>	S. Ros Orta	1996
<i>La planta y el vivero forestal.</i>	J. M. Montoya Oliver & M. A. Camara Obregon	1996
<i>Lucha integrada contra las plagas agricolas y forestales</i>	J. M. Carrero	1996
<i>Nueva agricultura biologica en equilibrio con la agricultura quimica.</i>	C. Bellapart Vila	1996
<i>Plagas y enfermedades de jardines.</i>	S. Villalva	1996
<i>El medio ambiente en la opinion publica.</i>	M. Seoanez Calvo & I. Angulo Aguado	1997
<i>Instrumentos de la gestion ambiental en la empresa.</i>	V. Conesa Fernandez-Vitora	1997
<i>Guia metodologica para la evaluacion del impacto ambiental.</i>	V. Conesa Fernandez-Vitora	1997
<i>Ingenieria medioambiental aplicada.</i>	M. Seoanez Calvo	1997
<i>Ecologia industrial : ingenieria medioambiental aplicada a la industria y a la empresa.</i>	M. Seoanez Calvo	1998

Mundi-Prensa Libros, s.a.
 Libreria, Agencia de suscripciones, Editorial
 Castello, 37
 28001 Madrid
Espagne

Instructions to authors

Ecologia Mediterranea publishes original research report and synthesis in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except for descriptive article or article about systematic. The editors of *Ecologia Mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, populations biology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, vegetal and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology, except marine ecology. Symposium proceedings, review articles, methodological notes, book reviews and comments on recent papers in the journal are also published.

Manuscripts are reviewed by appropriate referees, or by members of the Editorial Board, or by the Editors. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the Editors. Please send us 3 copies.

When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 3 months, their corrected printed manuscript (one copy) and join the corresponding floppy disk (as far as possible: 3.5" PC, Word 7 or .RTF). The authors are asked to check the conformity between printed and computerised versions. Enclose the original illustrations.

Corrected proofs must be returned to the journal Editorial Office without delay.

Books and monographs to be reviewed must be submitted to the Editors.

Manuscript preparation

Manuscripts (typewritten with double spacing and A4 size for paper) should be preferably written in French, English, but Spanish or Italian are accepted. If the language is not English, you should join an English short version and English titles of figures and tables.

The manuscript must be complete: French and English titles, author(s) and address(es), French and English abstracts (at least), an English short version (only if it is not the language used in the article), key-words, text, references, acknowledgements, figures and tables. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion.

In typing the manuscript, please clearly distinguish titles from other paragraphs. Titles and subtitles should not be numbered. Avoid letters to number subtitles. Use lower-case lettertype for names. Do not underline any word. In English, there is one blank after any punctuation, never before.

Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

Authors

Each author's address should be specified. The first time, please precise the complete address of the correspondent author to which the proofs should be sent.

Abstracts, key-words and short version

Abstracts should be no longer than 300 words. The English short version should not exceed one page long (1000 words). Do not use more than six key-words (translated in the abstract's language). Key-words should not be present in the title.

References

All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The list of references should be arranged alphabetically on author's names, and chronologically per author. You should abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references (except if you are not sure of it).

Check the manuscripts to make sure that all references are cited and that all citations in the text are included in the references. Use following system for arranging the references:

- journal article:

Andow D.A., Kariyeva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4 : 177-188.

- book:

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.

- book section:

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public., Oxford : 339-363.

- conference proceedings:

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In : Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds.), *Proceedings of the symposium on « Biodiversity: study, exploration, conservation »*, Ghent, 18 November 1992 : 121-141.

Citations in-text

The words « figures » and « tables » announced in-text should be written *in extenso* and with lower-case lettertype. In the text refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by « *et al.* » (this indication, however, should never be used in the list of references : first author and co-authors should be mentioned in it). Examples: « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand *et al.*, 1990 ; Dupont & Dupont, 1997) ... ».

Abbreviates, nomenclature and Latin words

Explanation of a technical abbreviate is required when the first use. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italic (*et al.*, *a priori*, etc.), particularly for plants or animals' denomination (the first time, please precise author's name: for example, *Olea europaea* L.).

Figures and tables

All illustrations should be submitted separately and they should be preceded by the figures and tables legends on a separate page. Figures and tables should be sent « ready to be printed », without need to be reduced (so their size should be 16 x 22 cm or 8 x 22 cm maximum). All the illustrations being in-text should be cited, increasing numbered, and should have a legend. Computerised tables' columns should not be represented by signs (: or |).

Reprints

Twenty-five reprints will be supplied free of charge. By request, additional reprints can be ordered with charge.

SOMMAIRE

E. BERGMEIER - Combined effects of fire and grazing on phrygana vegetation - a case study in SW Crete (Greece).....	1
L. GRATANI & M. F. CRESCENTE - Phenology and leaf adaptive strategies of Mediterranean maquis plants.....	11
C. BLASI, L. FILES, S. FRATINI & A. STANISCI - Le cenosi con sughera nel paesaggio tirrenico laziale (Italia centrale).....	21
H. ACHOUR-KADI HANIFI & R. LOISEL - Caractéristiques édaphiques des formations à <i>Stipa tenacissima</i> L. de l'Algérie en relation avec la dynamique de la végétation.....	33
M. CHAÏEB - Comportement biologique comparé d' <i>Astragalus armatus</i> Willd. subsp. <i>tragacanthoides</i> (Desf.) M. et de <i>Rhanterium suaveolens</i> Desf. sur la steppe sableuse dégradée de la zone aride tunisienne.....	45
S. LOPPI, L. GIOVANELLI, S. A. PIRINTSOS, E. PUTORTI & A. CORSINI - Lichens as bioindicators of recent changes in air quality (Montecatini Terme, Italy).....	53
M. AFELLAH, C. SMAILI, I. BEN HAMMADI, A. HILAL, & M. CHEMSEDDINE - Influence de la variété et du type de piège sur la courbe des vols de la mouche de l'olive <i>Bactrocera oleae</i> Gmel. dans la région de Ain Taoudjate au Maroc.....	57
B. BOUNDKA, M. H. KTARI & J. P. QUIGNARD - Structure de la sagitta, âge et croissance de l'uranoscope (<i>Uranoscopus scaber</i> Linnaeus, 1758) de Tunisie.....	65
J. A. RIOUX, O. AKALAY, J. PERRIERES, J. DEREURE, J. MAHJOUR, H. N. LE HOUEROU, N. LEGER, P. DESJEUX, M. GALLEG0, A. SADDIKI, A. BARKIA & H. NACHI - L'évaluation écoépidémiologique du « risque leishmanien » au Sahara atlantique marocain. Intérêt heuristique de la relation « Phlébotomes-bioclimats ».....	73
Analyses d'ouvrages.....	93