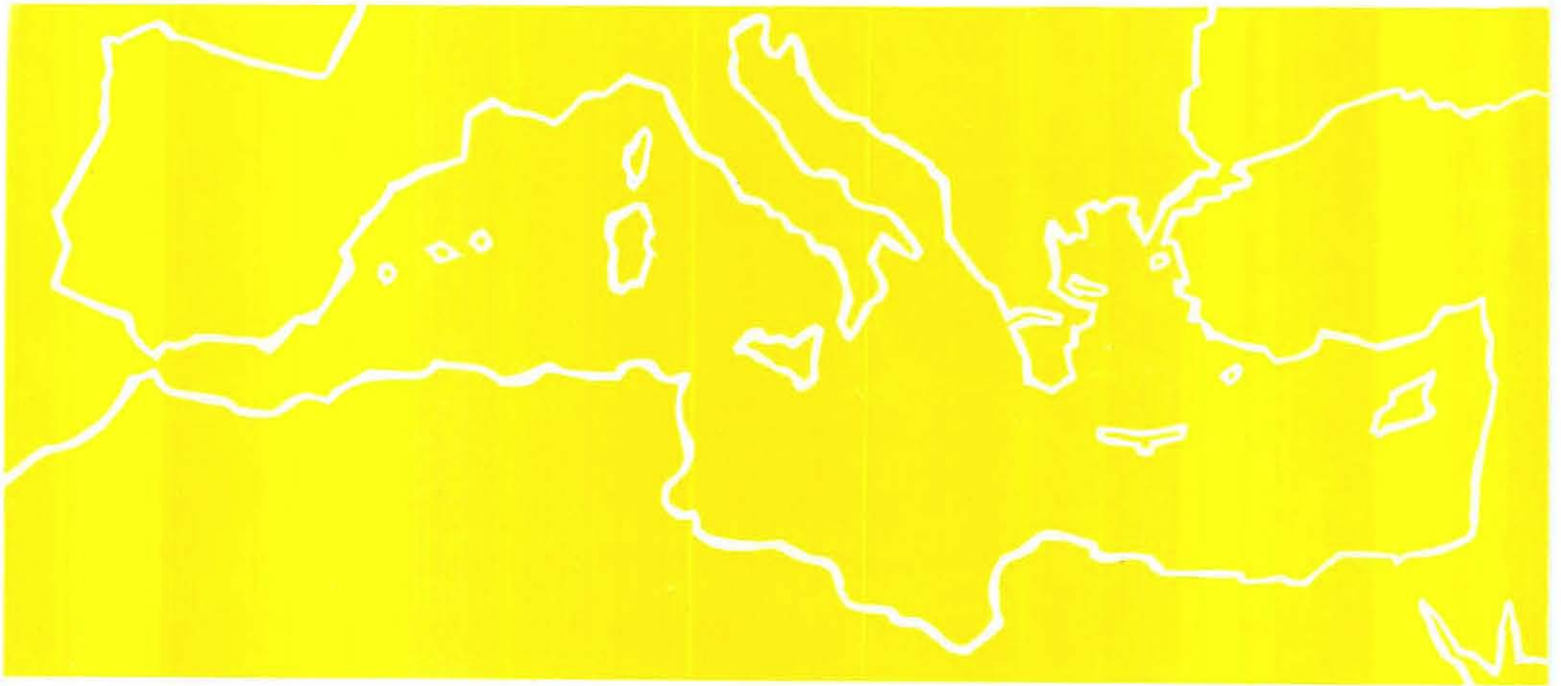


ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME X-1984

FASCICULE 1/2

Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme · Rue H. Poincaré 13397 Marseille cedex 4

Directeur de la publication :

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

Secrétariat général :

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

Comité de rédaction :

M. BARBERO, Professeur Marseille St-Jérôme.

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

M. GIUDICELLI, Professeur Marseille St-Jérôme.

COMITE DE LECTURE

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

BOUVAREL P. Centre national de recherches forestières. INRA. Champenoux, 54280 SEICHAMPS.

LONG G. CNRS-CEPE. Ecothèque méditerranéenne. Route de Mende BP 5051 34033 MONTPELLIER CEDEX.

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

Importance de la dérive dans la mise en place des communautés d'invertébrés dans les cours d'eau temporaires de la Provence calcaire

P. LEGIER★

RESUME - Par leurs caractéristiques générales (alternance annuelle d'une phase sèche et d'une phase en eau) les ruisseaux temporaires apparaissent comme des écosystèmes lotiques particuliers. Cependant, durant la période inondée du cycle hydrologique, les écosystèmes acquièrent une organisation et un fonctionnement qui s'apparentent à ceux des cours d'eau permanents.

Par les déplacements d'organismes qu'elle provoque, la dérive contribue à la mise en place des premières communautés animales; par la suite, les populations dérivantes maintiennent un équilibre dynamique entre les différentes synusies.

L'étude de la dérive des organismes, considérée comme un facteur de recolonisation des cours d'eau temporaires, a été menée principalement sur deux ruisseaux. Une discussion est ensuite faite à partir des résultats.

SUMMARY - Because of their general features (annual succession of a dry period and a wet one) the intermittent streams are particular water-course ecosystems. However, during the wet period, they are very similar to small permanent streams.

Thanks to the shifting it produces, drift contributes to the settlement of the first animal communities. Later on, drifting populations maintain a dynamic balance between the benthic communities which settle in the different habitats.

The study of the drift of the macroinvertebrates, regarded as a factor of recolonization in intermittent streams, has been mainly carried out on two streams. A comment is then discussed on the basis of the results.

MOTS CLES : Ruisseaux temporaires, écosystème lotique, dérive, recolonisation, équilibre dynamique.

INTRODUCTION

La dérive des organismes vivant dans les cours d'eau permanents est un phénomène, aujourd'hui, très étudié; il a suscité un grand nombre de publications. La dérive représente un phénomène normal et constant

★ Laboratoire de Biologie Animale - Ecologie - Faculté des Sciences et Techniques de St.Jérôme. Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE Cédex 13.

de la dynamique des écosystèmes lotiques, elle ne concerne qu'une fraction très limitée de la faune benthique et elle est sensible aux modifications de la qualité des eaux. On n'a, cependant, pas encore déterminé avec précision, les causes d'un tel phénomène: rythmes d'activité des espèces dans un fluide qui se déplace vers l'aval? décrochage lié à la densité du peuplement benthique? décrochage lié au biocycle des espèces?...

Les travaux réalisés concernent les milieux lotiques et potamiques pérennes mais les cours d'eau temporaires ont été délaissés. Or, dans de tels systèmes écologiques, la remise en eau, qui correspond au retour d'une hydraulicité normale semblable à celle des hydrosystèmes permanents, détermine une nouvelle colonisation. Celle-ci se traduit par l'augmentation du nombre des espèces et par une structuration progressive des populations qui aboutit à la formation de communautés dont la structure n'évolue plus notablement pendant toute la durée de la période inondée du cycle hydrologique.

Dans ce travail, nous nous attacherons à suivre les changements qui apparaissent dans le peuplement en dérive pendant la maturation de la communauté benthique. L'étude sera réalisée au moyen de descripteurs synthétiques: indice de diversité de SHANNON et distributions d'abondances. Nous tenterons, enfin, de préciser la signification de la dérive dans la mise en place et dans le fonctionnement des écosystèmes lotiques temporaires.

I - LES COURS D'EAU ETUDIES

Trois ruisseaux temporaires sont au centre de cette étude, ils sont situés dans le même secteur géographique (Fig.1) et donc influencés par le même contraste des saisons (été chaud et sec, hiver frais et humide) qui détermine, dans les lits, l'alternance annuelle d'une période inondée et d'une période exondée (LEGIER & TALIN, 1973).

Un cours d'eau pérenne proche, de physiographie semblable, a été pris en considération afin d'établir des comparaisons entre le système permanent et les systèmes temporaires.

A - ORIGINE, LOCALISATION GEOGRAPHIQUE

Tous les cours d'eau prospectés sont des ruisseaux de basse altitude: le Péruy (situé sur le versant nord du massif de la Sainte Baume) et Subéroque (situé sur le versant sud du massif de la Sainte Victoire) prennent leur source entre 430 et 450 m. d'altitude; le Destel coule en plaine près d'Ollioules (ouest de Toulon), il se situe aux environs de 100m. d'altitude. Ces trois ruisseaux sont temporaires sur la majeure partie de leur lit. Les périodes inondées, assez brèves, durent 4 à 5 mois pour le Péruy, 7 à 8 mois pour Subéroque, 8 à 9 mois pour le Destel. Seul le dernier cours d'eau conserve, pendant l'été, d'importantes collections d'eau qui servent de refuge à une faune d'invertébrés lénitophiles. Les deux premiers ruisseaux gardent chacun, pendant la saison sèche, une flaque de capacité plus réduite: 50 à 100 litres dans le Péruy, 5 à 6 m³ dans le Subéroque.

Le cours d'eau pérenne, Roques Hautes, est situé sur le versant sud de la Sainte Victoire, voisin et situé à une même altitude que les ruisseaux temporaires prospectés. Il est d'origine récente puisqu'il représente probablement un exutoire souterrain des barrages de Bimont et de Zola situés à peu de distance à une altitude supérieure.

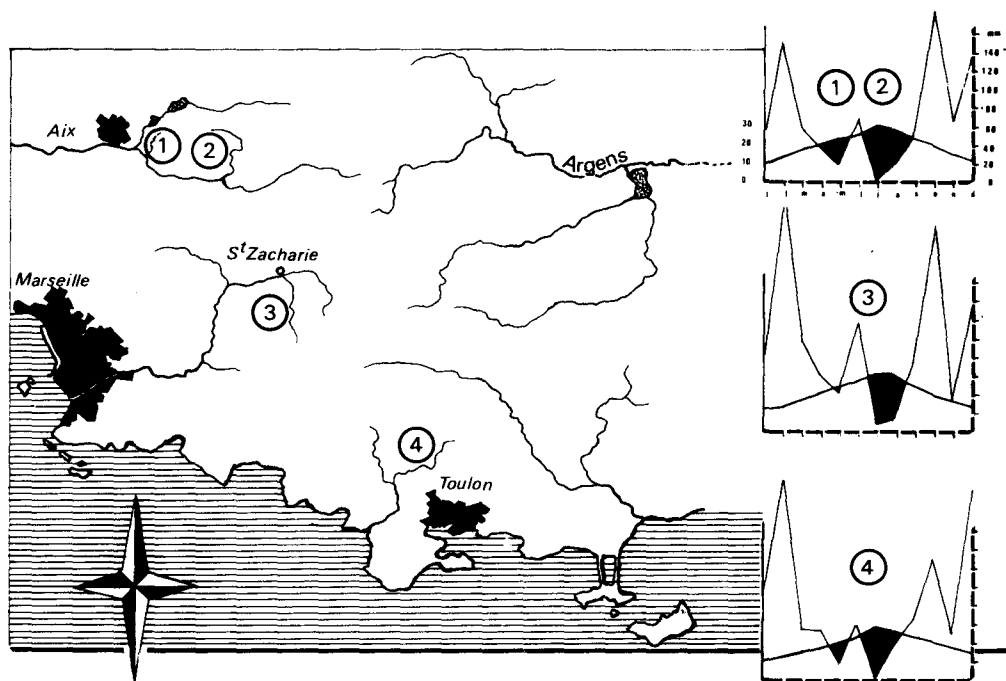


Fig. 1 - Localisation géographique des cours d'eau temporaires et permanents prospectés: 1 Roques hautes, 2 Subéroque, 3 Pérui, 4 Destel.

Les diagrammes ombrothermiques de la région où coulent ces cours d'eau sont tracés à partir des données fournies par le Centre Météorologique d'Aix en Provence. La zone sombre des graphiques correspond aux mois "biologiquement secs".

B - CARACTERISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES

Les ruisseaux temporaires étudiés représentent, par les variations saisonnières de leur écoulement, des cours d'eau de régime "pluvial méditerranéen". Leur évolution est caractérisée par l'existence

- d'une phase sèche due à la pénurie des pluies estivales,
- d'une phase humide durant laquelle l'écoulement, alimenté surtout par les pluies d'automne, présente toutes les caractéristiques physiques et chimiques d'un écoulement d'eau pérenne.

Lorsqu'on se réfère aux classes établies à partir des composantes chimiques des eaux par NISBET & VERNEAUX (1970), il apparaît que les oscillations observées dans les concentrations en sels minéraux, dans la quantité d'oxygène dissous et dans les valeurs du pH, se maintiennent entre des limites normales pour des eaux courantes de région calcaire. Les différences les plus notables avec le cours d'eau permanent de référence se situent au moment de l'assèchement des ruisseaux temporaires et à celui de leur remise en eau.

Au moment de l'exondation, la quantité d'eau véhiculée par les ruisseaux temporaires devient très faible, le courant cesse et la température de l'eau augmente. Des collections d'eau, plus ou moins étendues,

isolées les unes des autres, évoluent alors séparément. Celles qui sont restées en relation avec le sous-écoulement, comme c'est souvent le cas dans le Destel, ne présentent pas de différences chimiques notables avec l'eau souterraine; au contraire, celles qui ne sont pas en relation avec le sous-écoulement évoluent plus ou moins rapidement vers un état d'eutrophie (augmentation de la température, de la teneur en sels minéraux, prolifération d'algues filamenteuses et augmentation de la teneur en oxygène dissous) qui aboutit à la dégradation du milieu (mort des organismes animaux et végétaux et baisse de la teneur en oxygène dissous).

Au moment de la mise en eau des ruisseaux temporaires, les premières pluies automnales remplissent d'eau peu minéralisée les dépressions du lit; d'autre part, elles lessivent et saturent progressivement les sols. L'écoulement normal s'installe plus ou moins rapidement selon les cours d'eau; dans le Péruy et dans le Subéroque, la remise en eau s'effectue brutalement avec installation rapide d'un courant souvent fort. Dans le Destel, au contraire, la remise en eau s'effectue progressivement par débordement de la nappe phréatique; l'apparition du courant est plus tardive et la vitesse n'est jamais rapide.

Pendant la saison sèche, les oscillations du niveau supérieur de la nappe se maintiennent au dessous de la surface topographique des lits, les cours d'eau restent à sec. La durée de ces étiages dépend de la longueur de la période de sécheresse, de la facilité qu'offrent les sols à la pénétration de l'eau et à leur capacité à la retenir.

Pendant la phase aquatique, les conditions qu'offrent les ruisseaux temporaires aux espèces ne sont pas différentes de celles du cours d'eau permanent de référence.

Pendant la phase sèche, les populations aquatiques doivent, pour survivre, affronter des conditions d'habitat très rigoureuses en rapport avec les conditions abiotiques sévères que présentent alors ces milieux (LEGIER & TERZIAN, 1981).

Par suite de l'alternance des phases aquatiques et des phases sèches, ces cours d'eau temporaires représentent, à chaque cycle hydrologique, des écosystèmes d'eau courante naissants. Ils permettent l'étude de l'installation et de l'évolution des communautés animales aquatiques. La dérive nous semble être le facteur essentiel de la maturation et de la structuration des biocénoses des cours d'eau temporaires.

II - DISPERSION DES POPULATIONS ANIMALES

L'écoulement superficiel s'établit dès les premiers jours de la remise en eau et détermine la dispersion des organismes aquatiques alors présents. La dérive est l'agent de cette dispersion.

Afin d'évaluer l'importance de la dérive des invertébrés benthiques dans la colonisation des secteurs dépeuplés par une période d'assez, nous avons placé dans ces secteurs, des filets destinés à recueillir la faune dérivante au début de l'inondation des habitats. Aux fins de comparaisons, le même type d'échantonnage a été réalisé dans les mêmes stations pendant la phase inondée, quatre mois après le début de la remise en eau.

L'hypothèse que la dérive pouvait avoir un rôle sur la colonisation des secteurs inférieurs ou dénudés d'un cours d'eau a été avancée

pour la première fois par STEHR & BRANSON (1938). L'existence d'un rythme nycthéméral dans le décrochage des invertébrés ne fut découverte que plus tard, à la suite des travaux de MOON (1940). Ces déplacements non aléatoires, vérifiés expérimentalement par HARKER (1953), ont été beaucoup étudiés par la suite, notamment par WATERS (de 1961 à 1969), MULLER (de 1954 à 1970), ELLIOTT (de 1966 à 1970), BOURNAUD et ses collaborateurs (à partir de 1973). Aujourd'hui, l'étude de la dérive des organismes est liée à de nombreux problèmes d'écologie appliquée, tels que la nutrition des poissons (BAILEY, 1964; HUNT, 1965; CHASTON, 1968, 1969; METZ, 1974; ALLAN, 1978) ou la détermination de la qualité biologique des eaux (BOURNAUD & CHAVANON, 1977; BOURNAUD & THIBAUT, 1973; CHAVANON, 1979; PEGAZ-MAUCET, 1980; CELLOT, 1982).

A - IMPORTANCE DE LA DERIVE DES INVERTEBRES DANS LES COURS D'EAU TEMPORAIRES

1 - Dérive des organismes du Destel

Le filet de dérive est placé dans le cours d'eau à deux époques différentes du cycle hydrologique: dès le début de la remise en eau, 15 jours après l'inondation des biotopes⁽¹⁾ (25-26 octobre 1972); la deuxième série d'échantonnage est réalisée quatre mois plus tard (26-27 février 1973).

a - Importance de la dérive

La température de l'eau était de 11°2 au début de la première série de prélèvements (octobre). La vitesse du courant était égale à 15 cm/s à l'entrée du filet.

La composition faunistique et l'importance numérique de chaque groupe systématique figurent dans le tableau 1: 42 espèces ou taxons⁽²⁾ ont été récoltés; parmi eux, 4 sont planctoniques⁽³⁾. Ces 42 espèces ou taxons étaient représentés par 4855 individus, 30% appartiennent à des espèces du plancton: Copépodes (Cyclopides et Harpacticides), Ostracodes et Cladocères (essentiellement *Rhyncothralona rostrata*).

Les principaux groupes zoologiques représentés appartiennent à la classe des Insectes. Deux Crustacés benthiques (*Asellus aquaticus* et *Gammarus pulex*) sont présents avec un effectif réduit: 11 individus pour la première espèce, 3 pour la seconde.

Les Diptères totalisent 52% des individus récoltés, ils sont regroupés en 6 familles dont 2 sont dominantes: ce sont, d'une part, les *Chironomidae* avec 99% pour la sous-famille des *Orthocladiinae* et 1% pour celle des *Tanypodinae* et d'autre part, les *Simuliidae*; ce sont essentiellement des larvules. Les Coléoptères constituent (sans tenir compte des Chironomides qui n'ont pas été déterminés au niveau spécifique) le groupe

(1)-L'inondation des biotopes a été consécutive aux précipitations atmosphériques survenues les 11 et 12 octobre.

(2)-Certaines larves, trop jeunes ou trop nombreuses, n'ont pu être séparées au niveau de l'espèce.

(3)-Dans les calculs qui suivent, les Crustacés planctoniques ne seront pas considérés.

le plus riche en espèces: 7 espèces ont été capturées mais l'effectif atteint seulement 2% de l'échantillon. Les autres groupes systématiques récoltés ne sont représentés que sporadiquement.

Heures de récolte Groupes systématiques	NUIT				JOUR						NUIT	
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	134	81	71	105	143	200	235	112	119	93	72	92
<i>Simulium rubrovianum</i>	151	28	59	31	60	66	28	25	253	204	82	61
<i>Cladocères (Rhyncotholona rostrata)</i>	46	8	47	37	207	40	40	99	96	87	68	18
Trichoptères (larvules) sp ₁	3	2	2	13	35	183	163	43	10	6	3	1
Ostracodes (<i>Ilyocypris biplicata</i>)	23	8	9	14	99	79	23	35	9	22	17	22
Cyclopides	12	8	19	14	64	34	22	37	21	17	13	8
<i>Wormaldia occipitalis</i>	5	5	5	2	4	-	2	2	7	28	4	7
Baetidae (<i>Baetis rhodani</i>)	17	3	5	-	11	-	3	6	6	4	5	-
Dytiscidae (larvules)	5	2	5	5	2	-	1	6	-	3	5	8
Trichoptères (larvules) sp ₂	13	-	2	-	8	-	4	6	6	2	1	-
Harpacticides	11	2	2	4	15	3	1	-	1	-	1	-
<i>Hydroptila tineoides</i>	7	1	2	4	2	1	5	4	-	2	1	4
<i>Oulimnius rivularis</i> (larves)	2	4	1	5	-	-	-	2	4	2	-	4
<i>Oulimnius rivularis</i> (imagos)	1	-	2	-	-	-	-	-	1	3	-	1
<i>Hydroporinae</i> (larves)	2	-	-	-	3	10	2	2	3	-	1	-
<i>Hydracariens</i>	1	-	-	-	4	-	4	2	1	2	3	-
<i>Dixa</i> sp.	1	-	1	-	2	2	2	5	-	1	-	1
<i>Isoperla grammatica</i>	3	1	2	-	2	-	1	-	2	-	1	-
<i>Asellus aquaticus</i>	3	2	-	2	1	-	-	-	3	-	-	-
<i>Hermione</i> sp.	-	1	1	-	-	-	-	1	3	1	-	2
<i>Limnaea truncatula</i>	-	-	1	2	2	-	1	-	1	-	-	2
<i>Graptodytes ignotus</i>	-	-	1	-	-	-	-	2	-	2	-	2
<i>Velia caprai</i>	-	-	1	-	-	-	-	1	-	1	1	2
<i>Agabus brunneus</i>	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	2
Odonates Anisoptères (larvules)	1	-	1	1	1	-	-	1	-	-	-	-
<i>Habrophlebia</i> sp. (<i>lauta + fusca</i>)	-	-	-	3	-	-	-	-	1	-	-	-
Odonates Zygoptères (larvules)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-
<i>Gammarus pulex</i>	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caenis macrura</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-
<i>Meladema coriacea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
<i>Deronectes moestus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Ancylus fluviatilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-
<i>Gordius aquaticus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
<i>Hydrometra stagnorum</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Physa acuta</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cloeon dipterum</i>	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-
Tipulidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Ecdyonurus lateralis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Hydroporus tessellatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Nepa cinerea</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryops rufipes</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 1 - Composition faunistique et importance numérique de chaque groupe systématique dans la dérive du Destel : 25/26.X.1972.

(Les très jeunes larves et les groupes systématiques trop abondants n'ont pas pu être séparés au niveau spécifique. Le nom d'espèce figurant entre parenthèses correspond à la détermination de quelques individus).

L'examen de la courbe qui retrace les variations nycthémérales de la dérive des organismes (Fig.2) montre la prédominance de la dérive diurne sur la dérive nocturne: le taux de dérive⁽¹⁾ passe, en effet, de 156,2 individus/heure pendant la nuit, à 183,1 individus/heure pendant la journée. La densité de dérive⁽²⁾ est plus grande dans la journée (22,60 ind./m³) que pendant la nuit (13,77 ind./m³) (Tableau 3).

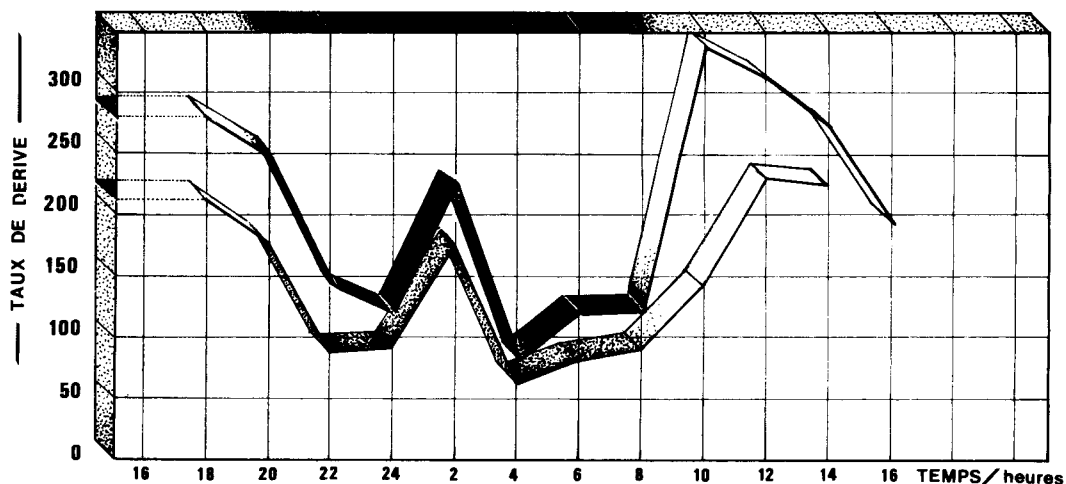


Fig. 2 - Fluctuations journalières de la dérive de l'ensemble des organismes (courbe en noir) et de la dérive des organismes à l'exception des espèces planctoniques (courbe grise).

Pour l'autre série d'échantillonnages, les 26 et 27 février 1973, en période des hautes eaux, les conditions abiotiques étaient les suivantes:

- vitesse du courant à l'entrée du filet: 40 cm/s.
- évolution thermique (voir fig.3)
- oxygène dissous: à saturation au début de l'expérience.

38 espèces ou groupes systématiques renfermant 1771 individus ont été récoltés (Tableau 2). Les organismes planctoniques ne représentent plus que 1,4% du total des captures.

Les Diptères, essentiellement représentés par la famille des *Chironomidae*, totalisent 72% des individus capturés. Les Ephémères arrivent ensuite avec 14,2%, puis les Trichoptères avec 6,9%, les Coléoptères qui restent le groupe le plus diversifié (8 espèces présentes) avec 2,5%. Les Plécoptères qui ne renferment qu'une seule espèce (*Isoperla grammatica*), représentent le dernier groupe systématique possédant un effectif notable: il regroupe 1,6% du total des individus capturés.

(1) - ou "drift rate" des Anglo-saxons. Il correspond au nombre d'individus capturés par unité de temps (WATERS, 1969; ELLIOTT, 1970 *in* BOURNAUD, 1973).

(2) - ou "drift density", correspond au nombre d'individus dérivant par m³ d'eau filtrée. Ce paramètre permet donc de comparer des résultats obtenus dans des cours d'eau présentant des débits différents ou des récoltes faites avec des filets différents (ELLIOTT, 1967).

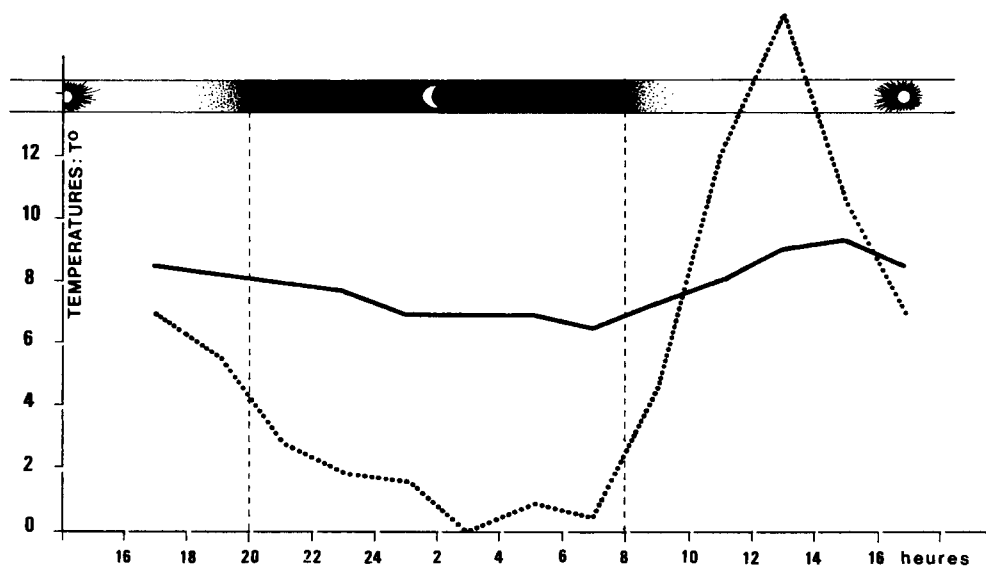


Fig. 3 - Evolution des températures dans le Destel pendant les journées du 26 et 27 février 1973. Les températures de l'eau figurent en trait plein, celles de l'air, en trait interrompu.

Heures de récolte Groupes systématiques	NUIT				JOUR						NUIT	
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	41	41	32	46	120	223	264	217	127	78	27	35
<i>Habrophlebia sp. (lauta + fusca)</i>	24	31	18	5	1	-	-	1	-	24	44	28
<i>Trichoptères (larvules) sp₁</i>	5	3	2	4	20	11	20	25	6	8	-	3
<i>Isoperla grammatica</i>	1	-	4	1	-	2	1	1	2	7	2	8
<i>Caenis macrura</i>	-	-	-	-	-	1	1	1	-	7	13	2
<i>Baetis rhodani</i>	1	-	1	2	1	2	-	-	-	7	2	2
<i>Hydropsorinae</i>	-	-	-	1	4	1	-	3	-	2	1	2
<i>Ecdyonurus lateralis</i>	5	-	1	1	-	-	-	-	1	2	1	1
<i>Gammarus pulex</i>	2	2	2	-	-	-	1	1	-	3	1	-
<i>Oulimnius rivularis (larves)</i>	-	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-
<i>Oulimnius rivularis (imagos)</i>	2	2	1	-	-	-	-	-	-	1	1	2
<i>Cladocères (Rhyncotholona rostrata)</i>	-	6	-	-	-	-	-	1	1	3	-	-
<i>Cyclopides</i>	-	2	-	-	3	2	2	-	-	-	-	2
<i>Micropterna testacea</i>	-	1	-	-	1	2	1	2	-	1	-	2
<i>Hydracariens</i>	-	-	-	-	2	-	1	1	-	2	-	2
<i>Dytiscidae (larves)</i>	2	1	-	-	-	1	1	-	-	-	1	2
<i>Velia caprai</i>	2	-	-	-	-	1	2	-	-	1	-	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Eiseniella tetraedra</i>	-	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	1
<i>Hermione sp.</i>	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Wormaldia occipitalis</i>	-	-	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-
<i>Dasyhelea sp.</i>	-	-	1	-	1	-	-	-	1	-	-	-
<i>Bidessus minutissimus</i>	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-
<i>Haliphus lineatocollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1
<i>Ostracodes</i>	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lestes viridis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
<i>Simulium rubzovianum</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asellus aquaticus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Harpacticides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Graptodytes ignotus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Nepa cinerea</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dryops rufipes</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laccobius sinuatus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tinodes waeneri</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydra sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Limoniidae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Notonecta maculata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
<i>Stictotarsus duodecimpustulatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-

Tableau 2 - Composition et importance numérique de chaque groupe systématique dans la dérive du Destel : 26/27.II.1973.

La courbe de l'évolution du taux de dérive, mesuré les 26 et 27 février 1973 (Fig. 4), met en évidence une prédominance de la dérive diurne par rapport à la dérive nocturne: le taux de dérive passe de 64 individus/heure pendant la nuit, à 109 individus/heure pendant le jour.

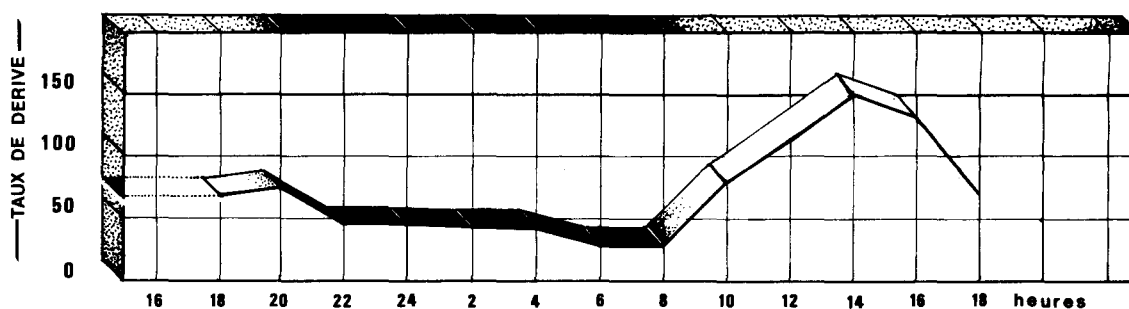


Fig. 4 - Fluctuations du taux de dérive des organismes entre les 26 et 27 février 1973.

La densité de dérive varie du simple au double entre le jour ($d=1,51$) et la nuit ($d=0,63$) (Tableau 3). Elle a fortement diminué entre les deux périodes d'échantillonnage, elle baisse de 17 fois en 4 mois et cela malgré une augmentation sensible du débit du cours d'eau: la colonne d'eau filtrée en 24 heures (26-27 février) est, en effet, 9 fois plus grande que celle filtrée 4 mois plus tôt (25-26 octobre).

Ce résultat d'ensemble est en partie confirmé par des récoltes ponctuelles de dérive effectuées pendant la plus forte luminosité (entre 12 et 14 heures) les 26 octobre 1972, 5 janvier 1973, 29 janvier 1973 et 27 février 1973 (Fig.5). On observe, en effet, une diminution du nombre des espèces et taxons depuis le début de janvier, c'est à dire deux mois après la remise en eau, jusqu'aux environs du mois de mars. On observe aussi, pendant la durée de l'expérience, une diminution de la densité des organismes en dérive au début de la remise en eau, la densité de dérive se stabilise ensuite à partir du mois de janvier. La baisse brutale, observée le 5 janvier, correspond probablement à un phénomène de balayage survenu après la crue importante de décembre 1972, le nombre maximum de taxons se situe justement à cette époque.

	JOUR	NUIT
TAUX DE DERIVE		
25/26- X-1972		
a	183,10	156,20
b	102,20	91,40
26/27-II-1973		
a	109,00	64,00
b	13,90	24,29
DENSITE DE DERIVE		
25/26- X-1972		
a	22,60	13,77
b	12,62	8,06
26/27-II-1973		
a	1,51	0,63
b	0,19	0,34

Tableau 3 - Analyses comparatives des taux et densités de dérive des invertébrés du Destel mesurés à deux époques du cycle hydrologique du cours d'eau.

a: dérive totale
b: dérive à l'exception des Chironomides.

Dans les deux cas (a et b) les espèces planctoniques n'ont pas été considérées.

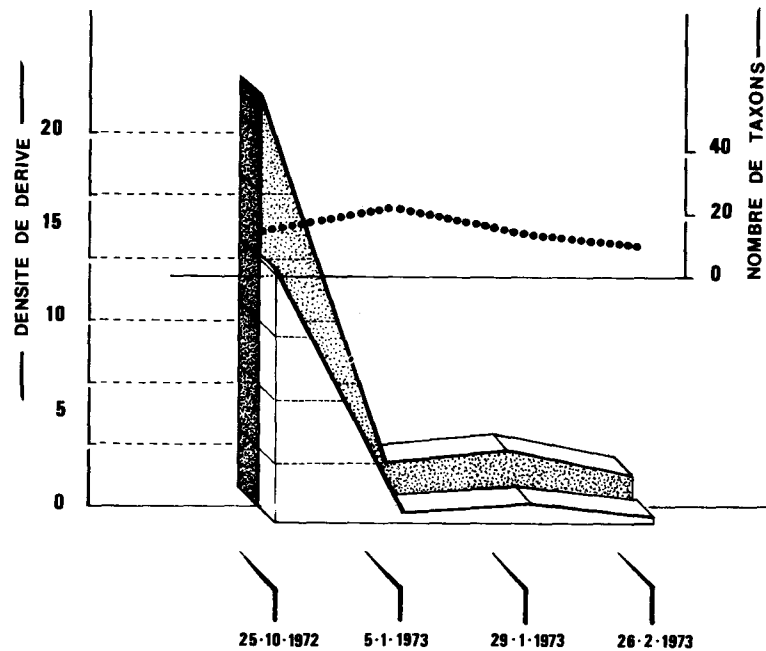


Fig. 5 - Evolution de la densité de dérive et du nombre de taxons (trait discontinu) entre les mois d'octobre 1972 et février 1973 (les organismes planctoniques n'ont pas été totalisés).

Courbe grise: densité de dérive totale

Courbe blanche: densité de dérive à l'exclusion des Chironomides. Les mesures ont été effectuées entre 12 et 14 heures à chacune des périodes.

b - Importance comparée des effectifs des différents groupes systématiques dans la dérive et dans le benthos

Les échantillons du benthos ont été prélevés au moyen d'un filet surber de 250 cm² ; 10 prélèvements unitaires constituent l'échantillon.

■ Cas de l'échantillonnage effectué au début du cycle hydrologique du Destel.

34 espèces ou groupes systématiques ont été récoltés à l'aide du filet de dérive entre les 25 et 26 octobre 1972 et retenus dans le tableau 4. Le filet surber, à la même époque (13 novembre 1972), n'a permis de prélever que 18 espèces du benthos dont 15 se retrouvent dans la dérive.

Bon nombre d'espèces figurent seulement dans la dérive et parfois avec des effectifs non négligeables (à l'exemple des larvules de Trichoptères et de Coléoptères *Dytiscidae* et *Hydroporinae*⁽¹⁾).

Si l'on admet que, durant la période d'échantillonnage, 1 m³ d'eau couvre 20 m² de sol (la profondeur du Destel à cette époque était, en effet, de 5 cm.), il apparaît que le pourcentage des individus qui quittent le stock en place sur le fond pour dériver est très faible. NEVEU & ECHAUBARD (1975) constatent que la dérive des organismes aquatiques dans la Couze Pavin

(1) - Pour une récolte de 24 heures à l'aide du filet de dérive: 506 larvules de Trichoptères et 56 de Coléoptères ont été piégées.

(ruisseau permanent du Massif Central) ne représente que 0,02 à 0,08% des stocks en place; ces auteurs considèrent alors que la dérive représente "une sorte d'accident pour les animaux se déplaçant sur le fond, le nombre d'accidents étant proportionnel à l'intensité de la circulation, c'est à dire à l'activité motrice des animaux".

Dans le Destel, ces pourcentages sont du même ordre que ceux observés dans le cours d'eau du Massif Central; seuls les *Chironomidae* présentent un pourcentage deux fois plus élevé.

	% dans la dérive	% dans le benthos	Densité dans la dérive en m ³	Densité dans le benthos en m ²	Densité théorique dans le benthos	% de la dérive par rapport au stock en place
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	43,06	11,87	7,49	216	0,37	0,1713
<i>Simulium rubzovianum</i>	30,97	36,26	5,39	660	0,27	0,0408
Trichoptères (larvules)	14,95	-	2,60	-	0,13	-
<i>Wormaldia occipitalis</i>	2,10	-	0,37	-	0,02	-
<i>Baetidae (B. rhodani)</i>	1,77	6,81	0,31	124	0,02	0,0124
<i>Dytiscidae (larves)</i>	1,24	-	0,22	-	0,01	-
<i>Hydroptila tineoides</i>	0,98	2,42	0,17	44	0,01	0,0193
<i>Oulimnius rivularis</i>	0,95	13,19	0,16	240	0,01	0,0034
<i>Hydroporinae (larves)</i>	0,68	-	0,12	-	0,01	-
<i>Hydracariens</i>	0,50	-	0,09	-	0,005	-
<i>Dixa sp.</i>	0,44	-	0,08	-	0,004	-
<i>Isoperla grammatica</i>	0,35	0,66	0,06	12	0,003	0,0258
<i>Asellus aquaticus</i>	0,33	13,63	0,06	248	0,003	0,0011
<i>Psychodidae</i>	0,27	-	0,05	-	0,002	-
<i>Limnaea truncatula</i>	0,27	0,66	0,05	12	0,002	0,0192
<i>Graptodytes ignotus</i>	0,21	0,66	0,04	12	0,002	0,0150
Odonates Anisoptères (larvules)	0,15	0,22	0,03	4	0,001	0,0325
<i>Habrophlebia (lauta+fusca)</i>	0,12	-	0,02	-	0,001	-
Odonates Zygoptères (larvules)	0,09	-	0,02	-	0,001	-
<i>Gammarus pulex</i>	0,09	-	0,02	-	0,001	-
<i>Caenis macrura</i>	0,06	-	0,01	-	0,0005	-
<i>Deronectes moestus</i>	0,06	-	0,01	-	0,0005	-
<i>Ancylus fluviatilis</i>	0,06	4,84	0,01	88	0,0005	0,0006
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	0,06	2,20	0,01	40	0,0005	0,0013
<i>Physa acuta</i>	0,06	0,88	0,01	16	0,0005	0,0031
<i>Cloeon dipterum</i>	0,06	-	0,01	-	0,0005	-
<i>Tipulidae</i>	0,03	2,42	0,005	44	0,0003	0,0007
<i>Ecdyonurus lateralis</i>	0,03	0,88	0,005	16	0,0003	0,0019
<i>Hydroporus tessellatus</i>	0,03	-	0,005	-	0,0003	-
<i>Nepa cinerea</i>	0,03	-	0,005	-	0,0003	-
<i>Dryops rufipes</i>	0,03	-	0,005	-	0,0003	-
<i>Gyrinus (larves)</i>	0,00	0,22	0,005	4	0,0000	0,0000
<i>Micropterna testacea</i>	?	0,22	0,005	4	?	?
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0,00	1,98	0,005	36	0,0000	0,0000
			$\Sigma=18,98$	$\Sigma=1820$		

Tableau 4 - Relations quantitatives entre les organismes en dérive et les organismes du benthos (Destel : 25/26.X.1972 et 13.XI.1972).

L'inventaire faunistique est le même que celui du tableau 1 à l'exception des espèces planctoniques et les espèces de Coléoptères "bons nageurs" tels *Meladema coriacea* ou *Agabus brunneus* qui sont rarement récoltés au cours de prélèvements quantitatifs effectués au filet SURBER.

■ Cas de l'échantillonnage effectué durant les hautes eaux du ruisseau.

Le tableau 5 résume les observations et les calculs effectués à partir des séries d'échantillons récoltés entre les 26 et 27 février 1973 dans la dérive, les 29 janvier et 9 mars 1973 dans le benthos; il montre que:

- pratiquement toutes les espèces récoltées dans la dérive sont présentes dans le benthos (excepté deux espèces de Coléoptères: *Laccobius* sp. et *Stictotarsus duodecimpustulatus*) et une Hydre.
- la densité au m³ est nettement plus faible que celle observée au cours de l'étude faite en début de cycle hydrologique sauf pour les individus du genre *Habrophlebia*. Par contre, la densité au m² est très supérieure aux valeurs précédemment observées.
- les pourcentages des individus qui se décrochent sont très inférieurs à ceux mesurés au début de la remise en eau du ruisseau à l'exception de quelques Coléoptères encore à l'état de larves comme les *Hydroporinae*.

	% dans la dérive	% dans le benthos	Densité dans la dérive en m ³	Densité dans le benthos en m ²	Densité théorique dans le benthos	% de la dérive par rapport au stock en place
<i>Chironomidae (Orthocla-diinae)</i>	71,61	50,67	0,72	3041,04	0,072	0,002
<i>Habrophlebia (lauta + fusca)</i>	11,22	12,44	0,11	746,49	0,011	0,0015
Trichoptères (larvules)	6,12	2,75	0,06	165,19	0,006	0,0036
<i>Isoperla grammatica</i>	1,66	3,56	0,02	213,51	0,002	0,0009
<i>Caenis macrura</i>	1,43	1,06	0,01	63,90	0,001	0,0016
<i>Baetis rhodani</i>	1,03	0,40	0,01	23,90	0,001	0,0042
<i>Hydroporinae</i> (larves)	0,80	0,01	0,008	0,52	0,0008	0,1538
<i>Eodyonurus lateralis</i>	0,69	1,58	0,007	95,06	0,0007	0,0007
<i>Gammarus pulex</i>	0,69	2,23	0,007	134,03	0,0007	0,0005
<i>Oulimnius rivularis</i>	0,69	8,06	0,007	483,64	0,0007	0,0001
<i>Micropterna testacea</i>	0,63	6,46	0,006	387,53	0,0006	0,0002
<i>Hydracariens</i>	0,46	0,15	0,005	8,83	0,0005	0,0057
<i>Dytiscidae</i> (larves)	0,46	0,26	0,005	15,58	0,0005	0,0032
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	0,23	1,13	0,002	67,53	0,0002	0,0003
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0,23	0,48	0,002	28,57	0,0002	0,0007
<i>Psychodidae</i>	0,17	0,16	0,002	9,35	0,0002	0,0021
<i>Wormaldia occipitalis</i>	0,17	0,34	0,002	20,26	0,0002	0,0010
<i>Dasyhelea</i> sp.	0,17	0,16	0,002	9,87	0,0002	0,0020
<i>Bidessus minutissimus</i>	0,17	0,10	0,002	5,71	0,0002	0,0035
<i>Haliphus lineatocollis</i>	0,17	0,02	0,002	1,04	0,0002	0,0192
<i>Lestes virens</i>	0,11	0,03	0,001	2,08	0,0001	0,0048
<i>Simulium rubzovianum</i>	0,06	0,12	0,001	7,27	0,0001	0,0014
<i>Asellus aquaticus</i>	0,06	2,33	0,001	139,74	0,0001	0,0001
<i>Graptodytes ignotus</i>	0,06	0,13	0,001	7,79	0,0001	0,0013
<i>Nepa cinerea</i>	0,06	0,01	0,001	0,52	0,0001	0,0192
<i>Dryops rufipes</i>	0,06	0,15	0,001	8,83	0,0001	0,0011
<i>Laccobius sinuatus</i>	0,06	0,00	0,001	0,00	0,0001	0,0000
<i>Tinodes weneri</i>	0,06	0,21	0,001	12,47	0,0001	0,0008
<i>Hydra</i> sp.	0,06	0,00	0,001	0,00	0,0001	0,0000
<i>Limoniidae</i>	0,06	0,01	0,001	0,52	0,0001	0,0192
<i>Stictotarsus duodecim-pustulatus</i>	0,06	0,00	0,001	0,00	0,0001	0,0000
			Σ=1,001	Σ=5701,29		

Tableau 5 - Relations quantitatives entre les organismes en dérive et les organismes du benthos (Destel : 26/27.II.1973 et 29.I.1973/9.III.1973). L'inventaire faunistique est le même que celui du tableau 2 à l'exception des espèces planctoniques et des Hétéroptères *Velia caprai* et *Notonecta maculata*.

Il ressort de cette étude que dans le Destel, les déplacements d'organismes par dérive sont peu nombreux; ils ne sont cependant pas négligeables car, comme le font remarquer NEVEU & ECHAUBARD (1975) "grâce à sa permanence dans le temps, (la dérive) permet le passage en un point d'une quantité importante d'organismes". Ainsi, *Gammarus pulex* qui ne peut résister (sinon pendant une très courte période) à la dessiccation des biotopes, était absent du benthos à la remise en eau du cours d'eau et sa densité de dérive était de 0,02 individu/m³ ; quatre mois plus tard, la densité de cette espèce n'est plus que de 0,007 individu/m³ mais sa densité dans le benthos est alors de 134 individus/m²⁽¹⁾.

La densité de dérive des organismes n'est pas forcément liée à leur densité sur le fond: il y a environ 19 individus en suspension dans l'eau alors qu'il y en a 1820 dans le benthos en début de cycle hydrologique (Tableau 4), 1 en suspension pour 5701 en période inondée (Tableau 5).

Pour prendre deux exemples extrêmes, les larvules de Trichoptères et de Coléoptères ont été presque exclusivement récoltées dans la dérive. Pour *Asellus aquaticus*, au contraire, la densité au sol (248 ind./m² au début de la remise en eau) est toujours importante pendant la période des hautes eaux (140 ind./m²); sa densité dans la dérive a toujours été insignifiante par rapport au stock en place: 0,0011% en octobre, 0,0001% en février.

Il n'y a donc pas, pour les espèces vivant dans le Destel, de corrélation entre la densité de dérive et la densité du benthos.

En outre, l'utilisation de l'indice de diversité de SHANNON montre, en faisant abstraction des *Chironomidae*, qu'à une augmentation de la diversité de la faune en place correspond une augmentation de la diversité de la faune dérivante (Tableau 6A). D'autre part, alors que la mesure de l'équitabilité des organismes du benthos est la même durant les deux séries d'échantillonnages effectuées au surber, cette valeur augmente au cours de ce laps de temps dans la dérive (Tableau 7A).

(A.)	<u>Benthos :</u> (13.XI.1972) 2,765 Ish.: }		<u>Benthos :</u> (29. I.1972) 3,251 (9.III.1972) Ish.: }	
	<u>Dérive :</u> (25/26.X.1972) 2,563		<u>Dérive :</u> (26/27.II.1972) 3,622	
(B.)	<u>Benthos :</u> (13.XI.1972) 2,963 Ish.: }		<u>Benthos :</u> (29. I.1972) 2,515 (9.III.1972) Ish.: }	
	<u>Dérive :</u> (25/26.X.1972) 2,519		<u>Dérive :</u> (26/27.II.1972) 1,872	

Tableau 6 - Evolutions comparées des diversités de la faune en dérive et de la faune benthique du Destel. (calculs effectués sans tenir compte des Chironomides: A, et en tenant compte de ce groupe: B). (Ish.= indice de SHANNON).

(1) - Cette densité est due en partie, à la dérive d'individus à partir de secteurs permanents mais surtout à la reproduction des individus qui ont dérivé.

(A)	<u>Benthos :</u> (13.XI.1972) 67,60 % E : } <u>Dérive :</u> (25/26.X.1972) 50,80 %		<u>Benthos :</u> (29. I.1972) 67,63 % (9.III.1972) E : } <u>Dérive :</u> (26/27.II.1972) 73,11 %	
(B)	<u>Benthos :</u> (13.XI.1972) 71,06 % E : } <u>Dérive :</u> (25/26.X.1972) 49,51 %		<u>Benthos :</u> (29. I.1972) 51,77 % (9.III.1972) E : } <u>Dérive :</u> (26/27.II.1972) 37,44 %	

Tableau 7 - Evolutions comparées des équitabilités de la faune en dérive et de la faune benthique du Destel. (A: les calculs sont effectués sans tenir compte des Chironomides, B: les calculs sont effectués en prenant en compte les Chironomides. E: équitabilité).

Les écarts entre les effectifs des différentes espèces sont donc plus faibles dans la dérive; seules les espèces du genre *Habrophlebia* dominant légèrement (Tableau 5). On constate donc que lorsque le ruisseau a atteint sa richesse spécifique maximale, la structure du peuplement en dérive est plus équilibrée que celle du stock en place; cet équilibre est masqué par la présence du groupe largement dominant que sont les Chironomides (Tableaux 6B et 7B); ce groupe systématique représente 71,6% des individus du benthos et 50,7% des individus en dérive.

2 - Dérive des organismes du Subéroque

Comme dans la série d'échantillonnages réalisée dans le Destel, le filet de dérive est placé dans le cours d'eau à deux époques de son cycle hydrologique: la première se situe au début de l'inondation des biotopes (14-15 novembre 1972), la seconde durant la période des hautes eaux de ce ruisseau (12-13 mars 1973)

Les conditions climatiques régnant au cours de ces deux périodes sont indiquées dans les figures 6 et 7.

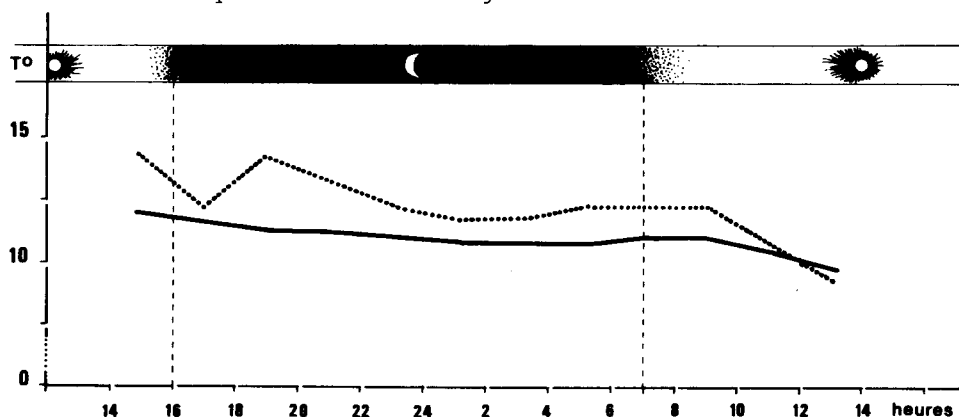


Fig. 6 - Evolution des températures mesurées entre les 14 et 15 novembre 1972. L'évolution thermique de l'air ambiant est indiquée par un trait interrompu, celle du milieu aquatique, par un trait continu.

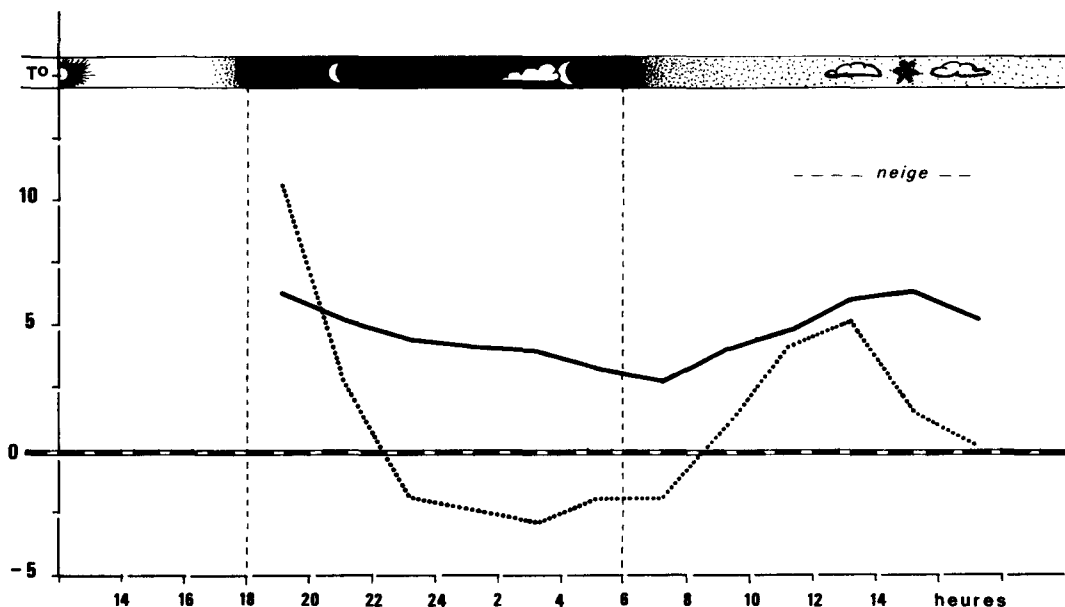


Fig. 7 - Evolution des températures mesurées entre les 12 et 13 mars 1973. L'évolution thermique de l'air ambiant est indiquée par un trait interrompu, celle du milieu aquatique, par un trait continu. Les particularités atmosphériques sont signalées sur le graphique.

a. Importance de la dérive

En novembre 1972, 25 espèces ou taxons ont été récoltés dans la dérive, 4 d'entre eux sont des Crustacés planctoniques (Tableau 8).

Groupes systématiques	Heures de récolte											
	NUIT				JOUR						NUIT	
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24
<i>Nemoura cinerea</i>	204	138	164	60	47	66	52	146	60	254	153	152
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	64	39	65	50	279	189	155	233	129	54	53	65
<i>Tetisimulium bezzii</i>	18	11	28	16	26	22	10	9	23	12	7	18
Cyclopides	19	7	12	10	11	12	9	15	4	7	3	19
<i>Hermione sp</i>	1	1	2	3	2	7	1	15	10	1	1	6
<i>Micropterna testacea</i>	1	-	1	1	7	1	3	4	8	4	1	-
<i>Gammarus pulex</i>	3	3	1	1	1	1	2	1	1	-	1	1
<i>Halipus variegatus</i>	2	-	1	-	1	-	1	-	-	1	2	7
<i>Dytiscidae (larves)</i>	1	1	-	-	1	3	-	-	1	2	3	1
<i>Halipus lineatocollis</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-
<i>Dryops rufipes</i>	-	1	2	-	1	-	-	-	-	2	1	1
Cladocères (<i>Chidoridae</i>)	-	-	-	-	1	3	2	-	1	-	-	-
<i>Dasyhelea sp.</i>	-	-	1	-	-	-	-	3	-	1	-	-
<i>Graptodytes ignotus</i>	-	-	1	1	-	-	-	1	1	-	1	-
<i>Wormaldia occipitalis</i>	1	-	-	-	1	1	-	-	-	-	1	1
Ostracodes	-	-	-	-	1	-	-	2	-	1	-	-
<i>Baetis (larvules)</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	1	1	-	1
<i>Isoperla grammatica</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2	-	-
<i>Gordius aquaticus</i>	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	1	1
<i>Hydracariens</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1
Harpacticides	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Hydroporus bilineatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Agabus biguttatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
Odonate Zygotère (larvule)	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dixa sp.</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-

Tableau 8 - Composition et importance numérique de chaque groupe systématique dans la dérive du Subéroque (14/15.XI.1972).

En mars 1973, 34 espèces ou taxons furent piégés mais 2 seulement sont planctoniques (Cyclopidés et Ostracodes) (Tableau 9).

Groupes systématiques	Heures de récolte	NUIT				JOUR						NUIT		
		0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>		355	207	95	214	257	908	614	898	664	824	764	540	
<i>Habrophlebia (lauta + fusca)</i>		89	45	43	40	45	43	38	22	26	69	173	79	
<i>Gammarus pulex</i>		81	63	62	48	12	8	13	14	21	25	73	62	
<i>Nemoura cinerea</i>		1	3	6	30	3	27	19	23	18	16	16	3	
<i>Isoperla grammatica</i>		16	7	15	-	7	-	2	8	8	-	14	20	
<i>Haliphus variegatus</i>		8	1	1	8	1	-	-	2	2	11	18	7	
<i>Haliphus lineatocollis</i>		11	7	5	-	-	-	-	-	-	-	6	12	
<i>Baetis rhodani</i>		6	3	5	6	-	5	-	1	1	-	3	9	
<i>Micropterna testacea</i>		5	2	-	3	3	2	9	3	3	2	-	2	
<i>Dixa nebulosa + D. maculata</i>		-	1	-	-	-	-	-	-	23	-	-	-	
Cyclopides		3	3	-	1	-	1	-	1	-	1	1	2	
<i>Hermione sp.</i>		-	-	-	1	-	1	2	2	2	1	2	1	
<i>Dryops rufipes</i>		-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	
<i>Simulium bezzii</i>		3	-	-	-	1	1	-	-	-	2	-	-	
Trichoptères (larvules)		-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Hydroporus bilineatus</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	1	3	-	1	
Hydroporinae (larves)		-	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	
<i>Deronectes moestus</i>		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	
Hydracariens		-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	
<i>Dasyhelea sp.</i>		-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	
Ostracodes		-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	
<i>Graptodytes ignotus</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	
<i>Limnophilus bipunctatus</i>		-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	
<i>Velia caprai</i>		-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
Dytiscidae (larves)		-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	
<i>Wormaldia occipitalis</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	
<i>Oulimnius rivularis</i> (larvules)		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
<i>Oulimnius rivularis</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	
<i>Notonecta maculata</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	
<i>Laccobius scutellaris</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Plectrocnemia conspersa</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Eiseniella tetraedra</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	
<i>Agabus biguttatus</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	
<i>Berosus signaticolis</i>		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

Tableau 9 - Composition et importance de chaque groupe systématique dans la dérive du Subéroque (12/13.III.1973).

Le nombre des organismes du plancton, plus réduit que dans le Destel (4,1% au lieu de 30%), a diminué de plus de la moitié dans ce cours d'eau quatre mois plus tard (1,9%).

Parmi les Insectes, ce sont toujours les Diptères qui dominent aussi bien dans la première série que dans la seconde, avec respectivement une abondance relative de 50,2% et 79,2%. Dans les deux cas, ce groupe est numériquement dominé par la famille des *Chironomidae* (Tableaux 8 et 9) avec 95% d'*Orthocladinae*, 4% de *Chironominae Tanytarsini* et 1% de *Tanypodinae* dans les deux études.

Les Plécoptères (46,2% au début de la remise en eau, 3,2% en mars) ne sont représentés que par deux espèces: *Nemoura cinerea* et *Isoperla grammatica*. Elles sont présentes dans la dérive dès la remise en eau du

ruisseau, la première espèce partageant la dominance avec la famille des *Chironomidae* dans la première série d'échantillonnages (Tableau 8).

Les Ephémères, à peu près inexistantes dans la première série, représentent 9,3% des organismes en dérive dans la deuxième série; ils sont surtout représentés par *Habrophlebia lauta* à laquelle se joint *Habrophlebia fusca* (ces deux espèces n'ont pas été séparées dans cette étude).

Les Trichoptères sont rares à l'exception de *Micropterna testacea*. L'ensemble des individus du groupe ne dépasse pas 1% des individus récoltés.

Les Coléoptères renferment le plus grand nombre d'espèces: 11 au début du cycle hydrologique, 10 quatre mois plus tard. Le nombre des individus ne dépasse, cependant, pas 1,5% dans les deux cas.

Parmi les Crustacés, seul *Gammarus pulex* a été récolté dans de faibles proportions (0,5%) en début de cycle hydrologique, avec une plus grande abondance en mars (6%).

Lorsqu'on suit les variations nycthémérales de la dérive des organismes aux deux époques de récolte, on constate nettement l'absence de périodicité en novembre, alors qu'en mars, la biocénose est constituée par un mélange d'espèces présentant, les unes, une activité diurne comme les *Orthocladiinae* et *Nemoura cinerea*, les autres, une activité nocturne comme *Habrophlebia lauta*, *Gammarus pulex*, *Isoperla grammatica*, *Haliphus variegatus* et *Haliphus lineatocollis* pour ne citer que les plus abondantes (Fig. 8).

L'examen de la courbe révèle, en outre, l'importance beaucoup plus grande du taux de dérive des organismes en mars par rapport à leur taux de dérive au mois de novembre.

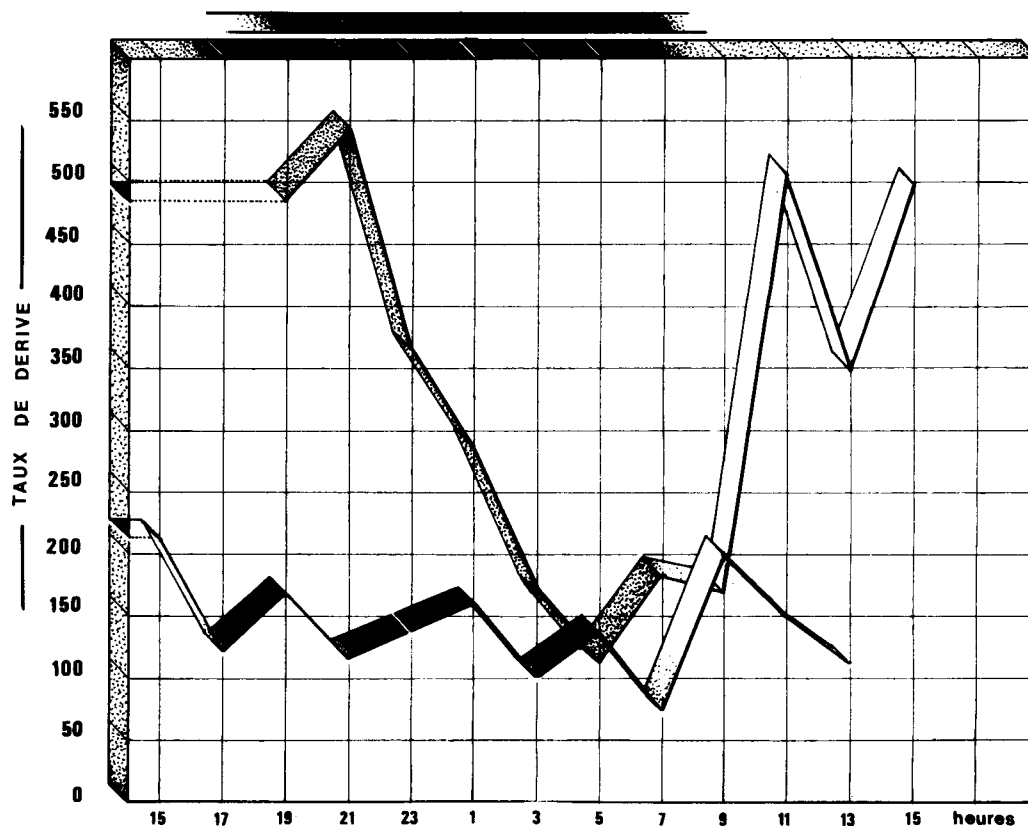


Fig. 8 - Fluctuations journalières de la dérive des organismes du Subéroque au cours des deux séries d'échantillonnages: 14-15 novembre: courbe noire, 12-13 mars: courbe grise.

La dominance numérique de la famille des *Chironomidae* est telle qu'elle masque la réalité des faits: si on réalise le même type de courbe en ne tenant pas compte des individus de cette famille, il apparaît à ces deux époques, un pic crépusculaire ou nocturne assez net avec une diminution du taux de dérive au cours de la journée (Fig. 9).

Donc, en faisant abstraction des *Chironomidae*, le tableau 10 met en évidence la prédominance de la dérive nocturne sur la dérive diurne des invertébrés du Subéroque (ligne b).

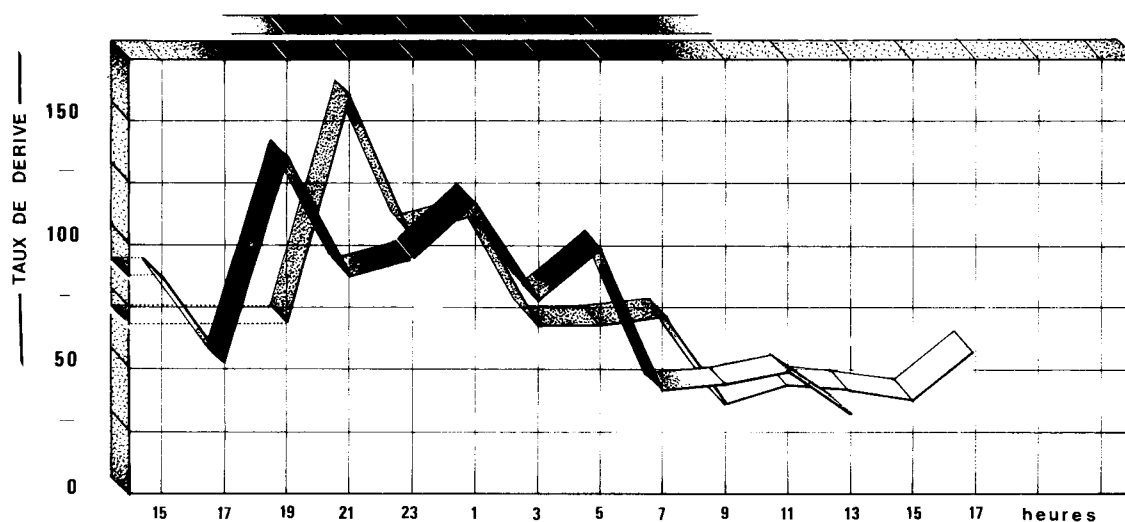


Fig. 9 - Fluctuations journalières de la dérive des organismes du Subéroque à l'exclusion des Diptères Chironomides.

	JOUR	NUIT
TAUX DE DERIVE		
14/15.XI.1972		
a	159,90	122,29
b	54,40	94,43
12/13.III.1973		
a	377,40	306,57
b	43,30	92,36
DENSITE DE DERIVE		
14/15.XI.1972		
a	5,31	4,25
b	1,89	3,28
12/13.III.1973		
a	5,99	4,87
b	0,69	1,47

Tableau 10 - Analyses comparatives des taux et des densités de dérive des invertébrés du Subéroque mesurés à deux époques du cycle hydrologique.
a: dérive totale
b: dérive à l'exception des Chironomides.

La densité de dérive des espèces dont l'éclosion des oeufs a lieu dès le début du cycle hydrologique, diminue depuis le début de la remise en eau jusqu'à la période des hautes eaux. Cette baisse de densité de dérive est constatée chez *Nemoura cinerea* et *Micropterna testacea* par exemple, mettant ainsi en évidence le rôle des formes juvéniles dans la colonisation des nouveaux biotopes. Ceci se confirme pour des espèces d'Insectes

et de Crustacés dont la période d'éclosion des oeufs se situe après la remise en eau, pour ces espèces, la densité de dérive augmente au cours de la même période. La dérive intervient donc dès le début de la remise en eau dans la dispersion des espèces; on assiste avec le temps, au déclin progressif des populations écloses les premières.

Malgré la faible densité des populations transportées, la dérive intervient aussi dans la colonisation du ruisseau temporaire par transport d'individus adultes capables de se reproduire. Ainsi, la densité de *Gammarus pulex* qui a survécu à l'assec dans une petite collection d'eau permanente du lit, passe de 13,33 à 108,24 individus/m². Il y a donc eu accroissement de la population par natalité. Pourtant, la densité de dérive de l'espèce n'était que de 0,02 individu/m³ au début du cycle hydrologique du cours d'eau; la dérive prend alors toute son importance parce qu'elle a permis la dispersion d'individus reproducteurs.

b. Importance comparée des effectifs des différents groupes systématiques dans la dérive et dans le benthos

Au début de la remise en eau du ruisseau, 21 espèces ou taxons ont été récoltés dans la dérive, 7 d'entre eux se retrouvent dans le

	% dans la dérive	% dans le benthos	Densité dans la dérive en m ³	Densité dans le benthos en m ²	Densité théorique dans le benthos	% de la dérive par rapport au stock en place
<i>Nemoura cinerea</i>	46,09	0,15	2,16	6,67	0,22	3,2984
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	42,36	5,65	1,99	253,33	0,20	0,0789
<i>Tetisimulium bezzii</i>	6,16	84,77	0,29	3803,33	0,03	0,0008
<i>Psychodidae</i>	1,54	-	0,07	-	0,007	-
<i>Micropterna testacea</i>	0,96	7,50	0,04	30,30	0,004	0,0132
<i>Gammarus pulex</i>	0,49	0,30	0,02	13,33	0,002	0,0150
<i>Halipus variegatus</i>	0,46	-	0,02	-	0,002	-
<i>Dytiscidae (larves)</i>	0,40	0,07	0,02	3,33	0,002	0,0601
<i>Halipus lineatocollis</i>	0,25	-	0,01	-	0,001	-
<i>Dryops rufipes</i>	0,25	-	0,01	-	0,001	-
<i>Dasyhalea sp.</i>	0,15	-	0,007	-	0,0007	-
<i>Graptodytes ignotus</i>	0,15	-	0,007	-	0,0007	-
<i>Wormaldia occipitalis</i>	0,15	-	0,007	-	0,0007	-
<i>Baetis (larvules)</i>	0,12	0,07	0,006	3,33	0,0006	0,0180
<i>Isoperla grammatica</i>	0,12	-	0,006	-	0,0006	-
<i>Gordius aquaticus</i>	0,12	-	0,006	-	0,0006	-
<i>Hydracariens</i>	0,09	-	0,004	-	0,0004	-
<i>Hydroporus bilineatus</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Agabus biguttatus</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Odonates Zygoptères (larvules)</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Dixa sp.</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Odonates Anisoptères (larvules)</i>	0,00	0,07	0,000	3,33	0,0000	-
<i>Hydroptila sp.</i>	0,00	0,07	0,000	3,33	0,0000	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	0,00	0,07	0,000	3,33	0,0000	-
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0,00	1,04	0,000	46,67	0,0000	-
			$\Sigma=4,677$	$\Sigma=4170,28$		

Tableau 11 - Relations quantitatives entre les organismes en dérive et les organismes du benthos (Subéroque, 14/15.XI.1972 et 29.XI.1972).
L'inventaire faunistique est le même que celui du tableau 8 à l'exception des espèces planctoniques.

benthos à cette époque (Tableau 11) et 14 ne sont présentes que dans la dérive; dans le benthos figuraient 11 espèces.

Quatre mois plus tard, sur les 30 espèces ou groupes systématiques récoltés dans la dérive, 14 sont régulièrement récoltées dans le benthos (Tableau 12) qui comprenait 17 espèces.

	% dans la dérive	% dans le benthos	Densité dans la dérive en m ³	Densité dans le benthos en m ²	Densité théorique dans le benthos	% de la dérive par rapport au stock en place
<i>Chironomidae (Orthocladinae)</i>	78,64	50,48	4,19	1491,76	0,42	0,0282
<i>Habrophlebia lauta</i> + <i>H. fusca</i>	8,83	28,07	0,47	829,41	0,05	0,0060
<i>Gammarus pulex</i>	5,98	3,66	0,32	108,24	0,03	0,0277
<i>Nemoura cinerea</i>	2,05	0,60	0,11	17,65	0,01	0,0567
<i>Isoperla grammatica</i>	1,15	3,66	0,07	108,24	0,007	0,0065
<i>Haliphus variegatus</i>	0,73	-	0,04	-	0,004	-
<i>Haliphus lineatocollis</i>	0,51	-	0,03	-	0,003	-
<i>Baetis rhodani</i>	0,48	0,40	0,03	11,76	0,003	0,0255
<i>Micropterna testacea</i>	0,42	1,39	0,02	41,18	0,002	0,0049
<i>Dixa (nebulosa + D. maculata)</i>	0,30	-	0,02	-	0,002	-
<i>Hermione sp.</i>	0,15	0,28	0,01	8,24	0,001	0,0121
<i>Dryops rufipes</i>	0,13	0,04	0,01	1,18	0,001	0,0847
<i>Tetisimulium bezzii</i>	0,11	0,68	0,01	20,00	0,001	0,0050
Trichoptères (larvules)	0,07	0,04	0,004	1,18	0,0004	0,0339
<i>Hydroporus bilineatus</i>	0,06	-	0,003	-	0,0003	-
Hydroptorinae (larves)	0,06	-	0,003	-	0,0003	-
<i>Deronectes moestus</i>	0,05	-	0,003	-	0,0003	-
Hydracariens	0,04	-	0,002	-	0,0002	-
<i>Dasyhelea sp.</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Graptodytes ignotus</i>	0,03	0,04	0,001	1,18	0,0001	0,0085
<i>Limnophilus bipunctatus</i>	0,03	-	0,001	-	0,0001	-
Dytiscidae (larves)	0,01	0,16	0,001	4,71	0,0001	0,0021
<i>Wormaldia occipitalis</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Oulimnius rivularis</i> (larvules)	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Oulimnius rivularis</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Laccobius scutellaris</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Eiseniella tetraedra</i>	0,01	7,76	0,001	229,41	0,0001	0,0000
<i>Agabus biguttatus</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Berosus signaticolis</i>	0,01	-	0,001	-	0,0001	-
<i>Limnius volckmari</i>	0,00	0,12	0,000	3,53	0,0000	0,0000
Tipulidae	0,00	0,16	0,000	4,71	0,0000	0,0000
<i>Dicranota sp.</i>	0,00	2,63	0,000	77,65	0,0000	0,0000
			$\Sigma=5,359$	$\Sigma=2960,03$		

Tableau 12 - Relations quantitatives entre les organismes en dérive et les organismes du benthos (Subéroque, 12/13.III.1973).

L'inventaire faunistique est le même que celui du tableau 9 à l'exception des espèces planctoniques et des Hétéroptères *Velia caprai* et *Noto-necta maculata*.

Ici, 1 m³ d'eau filtrée recouvre 10 m² de sol (la profondeur du ruisseau était de 10 cm. dans les deux campagnes de récolte). La comparaison, pour les différentes espèces, entre la densité de dérive et la densité benthique, montre que le pourcentage d'individus récoltés dans la dérive par rapport au stock en place est, ici aussi, très faible (Tableaux 11 et 12).

Comme dans le Destel, la diversité de la faune en dérive croît avec la diversité de la faune benthique si l'on excepte les *Chironomidae* (Tableau 13A); il en est de même pour l'équitabilité (Tableau 14A).

(A)	<u>Benthos :</u> (29.XI.1972) 0,259 Ish. = } <u>Dérive :</u> (14/15.XI.1972) 1,202	<u>Benthos :</u> (13.III.1972) 2,163 Ish. = } <u>Dérive :</u> (12/13.III.1972) 2,783
(B)	<u>Benthos :</u> (29.XI.1972) 0,573 Ish. = } <u>Dérive :</u> (14/15.XI.1972) 1,675	<u>Benthos :</u> (13.III.1972) 2,074 Ish. = } <u>Dérive :</u> (12/13.III.1972) 1,363

Tableau 13 - Evolutions comparées des diversités de la faune en dérive et de la faune benthique.

A: les calculs sont effectués sans tenir compte des Chironomides

B: les calculs sont effectués en tenant compte des Chironomides

Ish: indice de SHANNON.

(A)	<u>Benthos :</u> (29.XI.1972) 7,80 % E = } <u>Dérive :</u> (14/15.XI.1972) 27,81 %	<u>Benthos :</u> (13.III.1972) 54,07 % E = } <u>Dérive :</u> (12/13.III.1972) 56,17 %
(B)	<u>Benthos :</u> (29.XI.1972) 16,56 % E = } <u>Dérive :</u> (14/15.XI.1972) 38,13 %	<u>Benthos :</u> (13.III.1972) 50,74 % E = } <u>Dérive :</u> (12/13.III.1972) 27,26 %

Tableau 14 - Evolutions comparées des équitabilités de la faune en dérive et de la faune benthique.

A: les calculs sont effectués sans tenir compte des Chironomides

B: les calculs sont effectués en tenant compte des Chironomides

E: équitabilité.

3. Dérive des organismes dans le Péruy

Deux séries de récoltes ont été effectuées au moyen du filet de dérive. La première se situe au début de la remise en eau du ruisseau: 9-10 janvier 1973 (la remise en eau s'est faite brutalement à la suite des pluies abondantes du mois de décembre 1972). La seconde étude a lieu deux mois plus tard: 4-5 mars 1973, au moment des hautes eaux.

Les conditions thermiques mesurées au moment des récoltes figurent dans les graphiques 10 et 11.

La vitesse du courant à l'entrée du filet était de 65 cm./s au cours de la première étude, 60 cm./s au cours de la seconde.

Ici, la dérive se traduit essentiellement par le déplacement vers l'aval d'un grand nombre de larves de Diptères *Chironomidae* (surtout

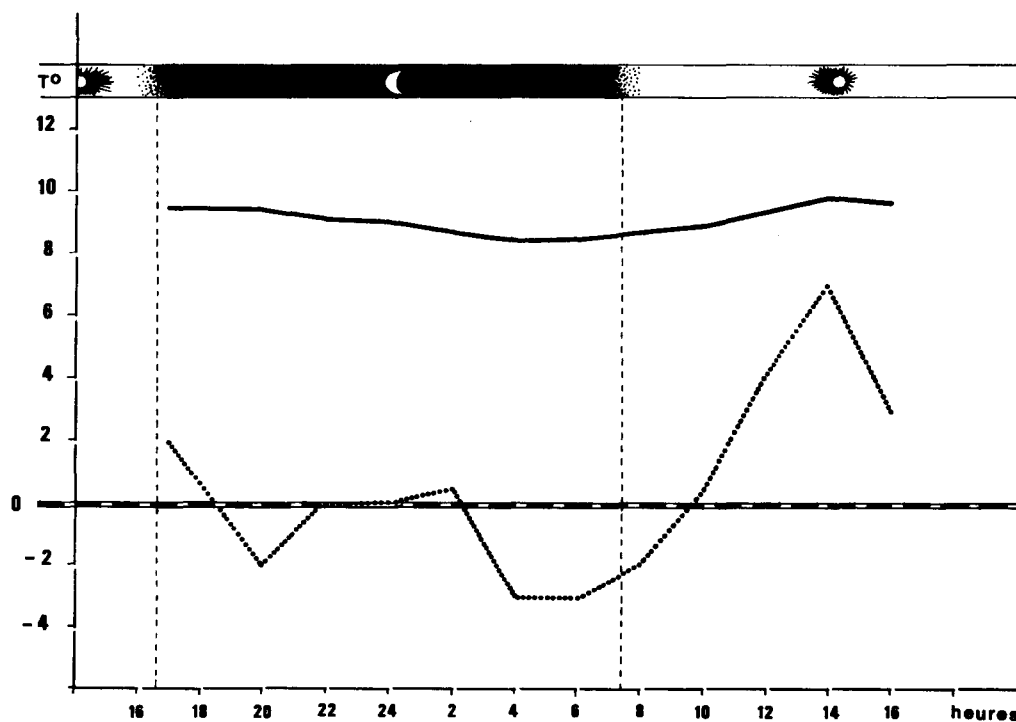


Fig. 10 - Evolution des températures mesurées entre les 9 et 10 janvier 1973. L'évolution thermique de l'air ambiant est indiquée par un trait interrompu, celle du milieu aquatique, par un trait continu.

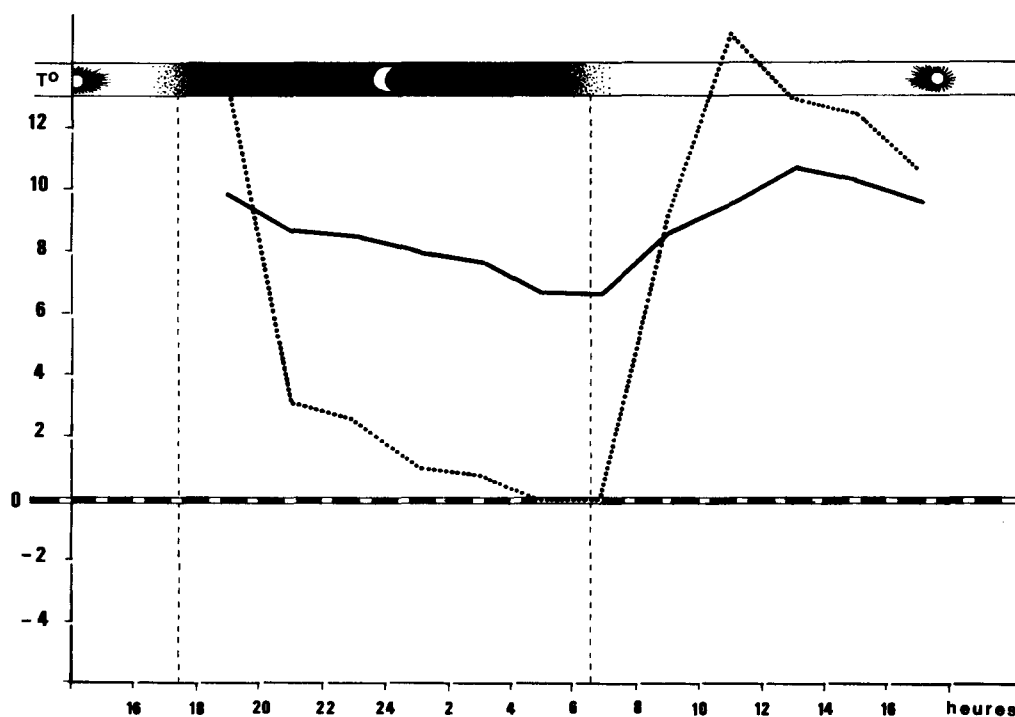


Fig. 11 - Evolution des températures mesurées entre les 4 et 5 mars 1973. L'évolution thermique de l'air ambiant est indiquée par un trait interrompu, celle du milieu aquatique, par un trait continu.

représentés par la sous-famille des *Orthocladinae*).

La première étude réalisée en janvier 1973, quelques jours seulement après la remise en eau du ruisseau (Tableau 15), a permis la récolte de 180000 larves de Chironomides en 24 heures, soit 32 larves au m³ d'eau filtrée. Au cours de la deuxième série de prélèvements (Tableau 16), plus de 30000 larves ont été capturées, soit 5 larves au m³. La première densité de dérive est nettement supérieure à celles habituellement mesurées: NEVEU (1974) n'a jamais observé de densité supérieure à 0,3 l/m³ dans la dérive des Chironomides d'un ruisseau des Pyrénées Atlantiques; NEVEU & ECHAUBARD (1975) constatent que la densité de dérive atteint au maximum 8 larves/m³ dans un ruisseau de montagne du Massif Central.

Les Diptères Chironomides regroupent 99,6% des individus récoltés en janvier, 97,2% des individus récoltés en mars.

La dérive des autres espèces dans le Péruy est très faible, les larves des Ephémères *Baetis* et *Habrophlebia* dérivent avec une plus grande abondance au début du cycle hydrologique du cours d'eau, les larves de Coléoptères *Dytiscidae* sont, par contre, plus nombreuses deux mois plus tard. Cette augmentation du nombre des larves de Coléoptères est corrélative de l'augmentation du nombre des imagos de l'espèce *Agabus biguttatus* dans le cours d'eau.

Comme dans les autres cours d'eau temporaires étudiés, les Coléoptères représentent, dans la dérive, le groupe le plus diversifié (à l'exception des Diptères qui n'ont pas été séparés au niveau spécifique). On note, en effet, 6 espèces dans les deux études réalisées mais avec un très faible effectif: 21 et 29 individus.

Les variations nycthémérales de la dérive des organismes aux deux époques de récolte sont nettement périodiques (Fig. 12), que les Diptères Chironomides soient pris en compte ou non (Fig. 13).

Le passage de la scotophase à la photophase et inversement, correspond au maximum de dérive des organismes et la densité de dérive diurne est toujours supérieure à la densité de dérive nocturne (Tableau 17).

L'étude comparative des densités de dérive des invertébrés par rapport à leur densité dans le benthos n'est pas réalisable faute de prélèvements quantitatifs suffisants dans le lit du Péruy.

	JOUR	NUIT
TAUX DE DERIVE		
9/10.I.1973		
a	9 629,7	4 570,6
b	36,0	20,6
5/6.III.1973		
a	1 668,5	894,8
b	56,2	13,5
DENSITE DE DERIVE		
9/10.I.1973		
a	40,63	19,96
b	0,15	0,09
5/6.III.1973		
a	7,02	3,77
b	0,24	0,06

Tableau 17 - Analyses comparatives des taux et densités de dérive des invertébrés du Péruy mesurés à deux époques du cycle hydrologique.

a: dérive totale

b: dérive à l'exception des Chironomides.

Groupes systématiques	Heures de récolte	NUIT				JOUR						NUIT			D/m ³
		0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24		
<i>Chironomidae (Orthoclaudiinae)</i>		9067	8781	8362	23464	18318	22973	17510	14120	21357	16570	11403	7887	32,02	
<i>Baetis sp.</i>		15	13	11	29	28	47	31	29	15	27	30	3	0,05	
<i>Habrophlebia (lauta + H. fusca)</i>		10	16	18	30	26	18	13	10	5	9	16	20	0,03	
<i>Micropterna testacea</i>		2	3	-	4	3	14	9	5	10	2	1	4	0,01	
<i>Hydrophilidae (larves)</i>		1	1	2	5	4	13	5	6	6	7	2	1	0,01	
<i>Dytiscidae (larves)</i>		2	-	1	2	2	5	3	1	8	4	1	2	0,01	
<i>Cyclopides</i>		-	3	1	6	2	6	1	2	2	1	1	1	0,005	
<i>Hermione sp.</i>		-	-	4	2	2	1	1	1	2	4	1	2	0,004	
<i>Gordius aquaticus</i>		-	-	2	3	3	-	1	1	-	-	-	-	0,002	
<i>Agabus biguttatus</i>		-	1	-	1	1	2	1	-	-	3	-	-	0,002	
<i>Hydroporus tessellatus</i>		1	-	-	1	1	-	-	-	-	1	-	-	0,001	
<i>Limnius volckmari</i>		-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	1	0,001	
<i>Nemoura cinerea</i>		1	1	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	0,001	
<i>Harpacticides</i>		1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	0,001	
<i>Plectrocnemia conspersa</i>		1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,001	
<i>Riolus subviolaceus</i>		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,001	
<i>Gammarus pulex</i>		-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,001	
<i>Ostracodes</i>		-	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,001	
<i>Eiseniella tetraedra</i>		-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,000	
<i>Tabanidae</i>		-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	0,001	
<i>Tipulidae</i>		-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	0,001	
<i>Velia caprai</i>		-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,001	
<i>Dugesia gonocephala</i>		-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,001	
<i>Rhyacophila vulgaris</i>		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,001	
<i>Hydracarien</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,001	
<i>Dryops rufipes</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,001	
<i>Helodidae (larves)</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,001	
<i>Capnia bifrons</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,001	

Tableau 15 - Composition et importance numérique de chaque groupe systématique dans la dérive du ruisseau de Pérus (9/10. I.1973).
(D/m³ : Densité par m³ d'eau filtrée)

Groupes systématiques	Heures de récolte	NUIT				JOUR						NUIT		D/m ³
		0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	
<i>Chironomidae (Orthocladiinae)</i>		1908	547	1025	512	4312	5654	2434	3607	2597	3456	3893	1440	5
<i>Dytiscidae (larves)</i>		15	7	3	14	108	146	114	152	126	58	16	20	0,12
<i>Agabus biguttatus</i>		3	3	2	-	-	-	1	2	-	1	6	3	0,003
<i>Baetis sp.</i>		1	2	2	4	-	1	-	-	-	3	-	6	0,003
<i>Habrophlebia (lauta + H. fusca)</i>		2	1	-	1	-	3	1	3	1	3	2	1	0,003
<i>Nemoura cinerea</i>		-	1	1	1	1	-	-	1	1	3	4	3	0,003
<i>Cyclopides</i>		5	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	7	0,002
<i>Tetisimulium bezzii</i>		1	-	-	1	-	1	3	1	-	1	-	2	0,002
<i>Hydrophilidae (larves)</i>		2	-	-	-	-	1	3	-	1	-	-	1	0,001
<i>Micropterna testacea</i>		-	-	-	-	-	2	1	-	2	1	-	1	0,001
<i>Trichoptères (larvules)</i>		-	-	-	-	-	2	-	4	-	-	-	-	0,001
<i>Allogamus auricollis</i>		1	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2	1	0,001
<i>Isoperla grammatica</i>		-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	1	< 0,001
<i>Hydroporus tessellatus</i>		3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Riolus subviolaceus</i>		-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	< 0,001
<i>Tipulidae</i>		-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Gordius aquaticus</i>		-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	< 0,001
<i>Eiseniella tetraedra</i>		-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Wormaldia occipitalis</i>		-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Stictonectes lepidus</i>		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	< 0,001
<i>Dicranota sp.</i>		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	< 0,001
<i>Ecdyonurus sp.</i>		-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Haliphus lineatocollis</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	< 0,001
<i>Limnius volckmari</i>		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	< 0,001
<i>Hermione sp.</i>		-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	< 0,001

Tableau 16 - Composition et importance numérique de chaque groupe systématique dans la dérive du Pérou (5/6.III.1973).
(D/m³ : Densité par m³ d'eau filtrée)

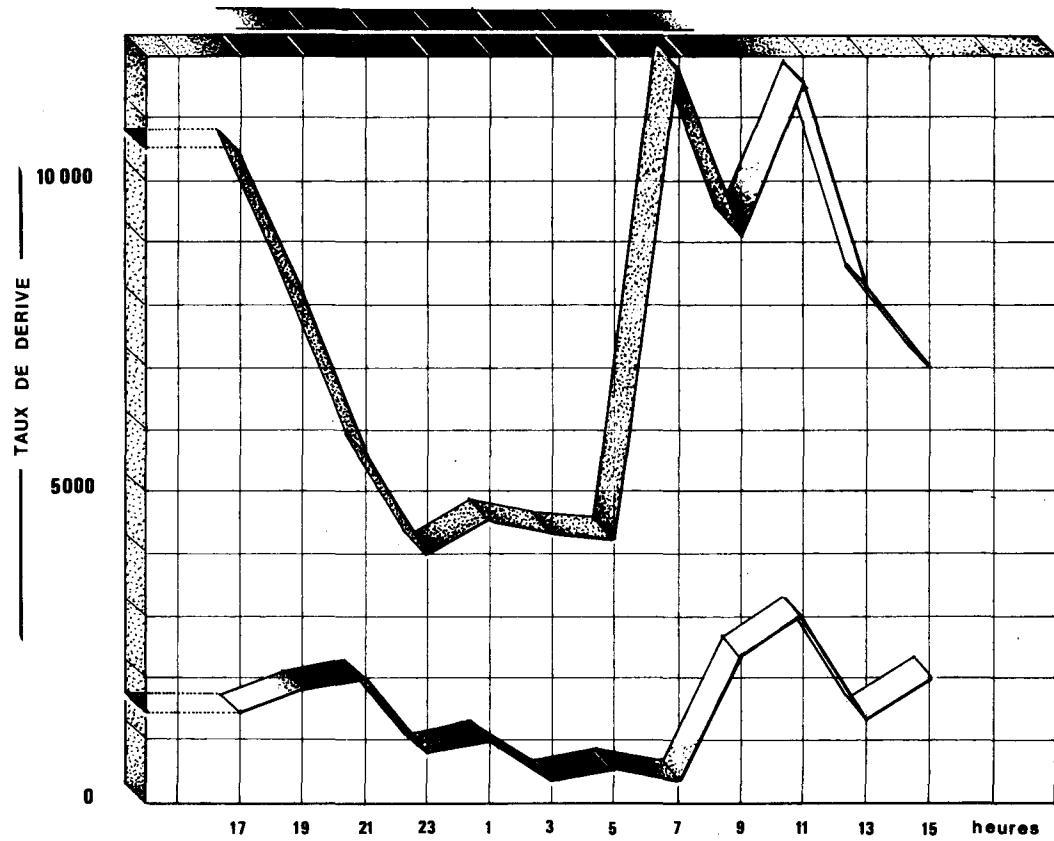


Fig. 12 - Fluctuations journalières de la dérive des organismes dans le Pérou.

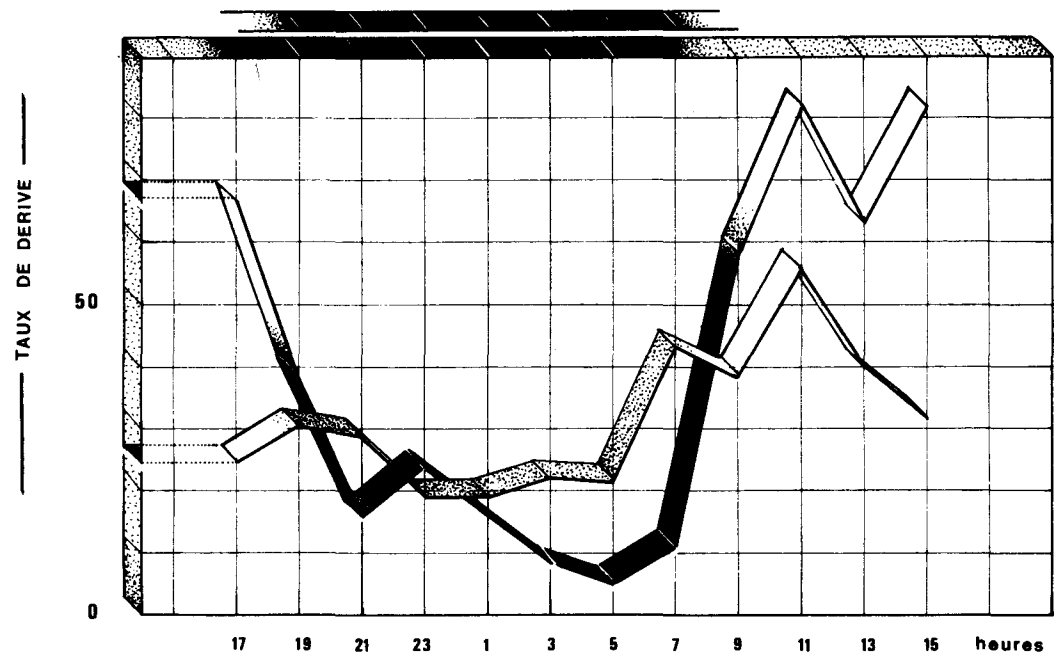


Fig. 13 - Fluctuations journalières de la dérive des organismes, à l'exception des Chironomides, dans le Pérou.

B - IMPORTANCE DE LA DERIVE DANS LE COURS D'EAU PERMANENT

Cette étude a été réalisée les 19 et 20 mars 1973 dans les Roques Hautes. Elle a pour but de comparer les résultats des études précédentes avec ceux obtenus sur un ruisseau permanent, physiographiquement semblable.

Les conditions climatiques au moment de la récolte étaient les suivantes:

- vitesse du courant: 110 cm/s. à l'entrée du filet
- oxygène dissous: à saturation au début de l'échantillonnage
- température: voir Fig. 14.

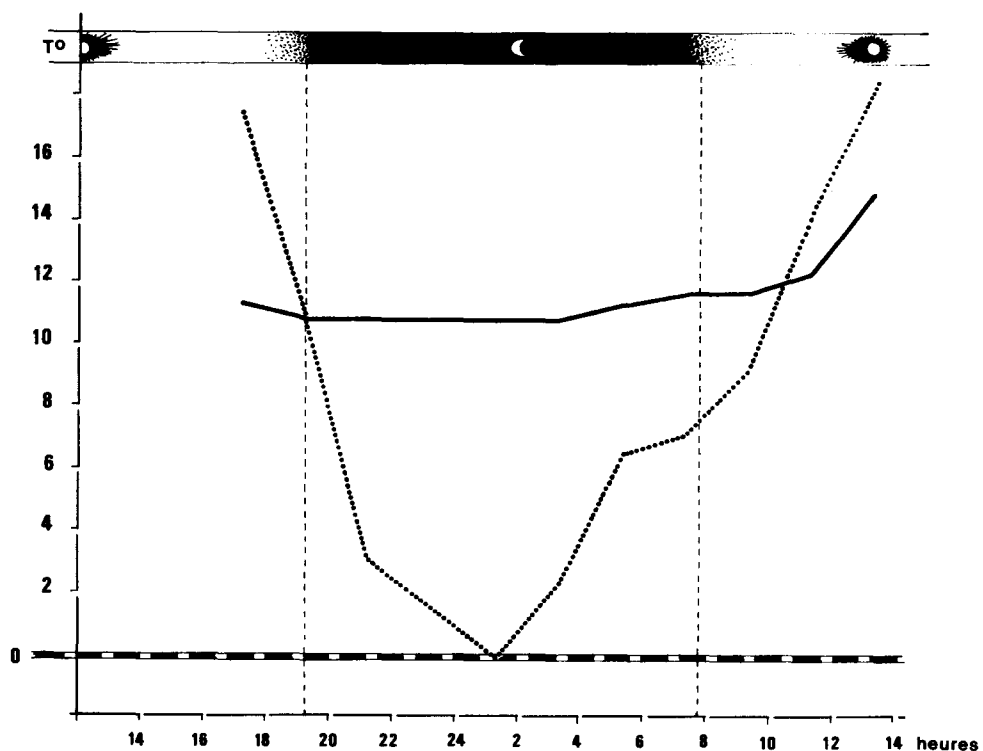


Fig. 14 - Evolution des températures mesurées au cours de la dérivation dans les Roques Hautes. Les températures de l'eau sont indiquées par un trait plein, celles de l'air, par un trait interrompu.

La dérivation des organismes dans ce petit cours d'eau permanent d'origine récente, n'est pas très différente des dérives observées dans les cours d'eau temporaires prospectés (Tableau 18). L'examen de la figure 15 montre que la prédominance de la dérivation diurne des invertébrés est essentiellement la conséquence d'une dominance numérique des Diptères *Chironomidae*. Cette famille réunit deux sous-familles: les *Orthocladiinae* avec 95% des individus et les *Chironominae* (*Chironomini*) avec 5% des individus. Les Diptères *Chironomidae* représentent plus de 90% du total des captures. Les Ephémères, avec le genre *Baetis* (*B. rhodani* + *B. lutheri*), arrivent ensuite avec 4,1% des captures et *Gammarus pulex*, enfin, avec 1,8%. Les autres groupes ont une représentation plus réduite: l'ensemble des Trichoptères correspond à des espèces rhéophiles (*Hydropsyche siltalai*, *Rhyacophila dorsalis*, *Plectrocnemia conspersa* et *Hydroptila* sp.) et ne représente que

0,3% des captures. Les Coléoptères atteignent à peine 0,7% de la faune en dérive; ce sont surtout des espèces de petite taille (*Elmis aenea*, *Limnius volkmari*, *Oulimnius rivularis*, *Atractelophorus brevipalpis*), les grosses espèces ne sont pas présentes, un seul individu d'*Agabus biguttatus* a été récolté en 24 heures.

Groupes systématiques	Heures de récolte	NUIT				JOUR								NUIT		D/m ³
		0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24			
<i>Chironomidae</i>		258	149	154	241	494	850	1147	677	338	250	168	149			0,85
<i>Baetis rhodani</i> + <i>B. lutheri</i>		29	22	29	8	7	11	14	8	5	15	53	21			0,04
<i>Gammarus pulex</i>		11	4	15	2	7	4	8	4	2	10	18	13			0,02
<i>Simulium ornatum</i>		8	2	10	3	2	1	1	1	-	4	13	4			0,01
<i>Dixa</i> sp.		2	-	3	1	-	-	2	4	2	-	1	-			0,003
<i>Elmis aenea</i> (imagos)		3	-	1	-	-	1	-	-	-	-	2	-			0,003
<i>Elmis aenea</i> (larves)		2	2	1	-	-	-	1	1	-	-	2	3			
Trichoptères (larvules)		1	-	-	-	1	1	3	3	1	2	-	-			0,002
<i>Limoniidae</i>		-	3	-	1	-	-	1	2	2	-	1	1			0,002
<i>Hydropsyche instabilis</i>		2	1	3	-	-	-	-	-	-	-	2	1			0,002
<i>Oulimnius rivularis</i> (imagos)		2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	1	2			0,002
<i>Oulimnius rivularis</i> (larves)		-	-	-	1	-	1	-	1	-	-	-	-			
<i>Nemoura cinerea</i>		-	-	3	-	1	1	-	-	-	-	-	1			0,001
<i>Gordius aquaticus</i>		-	-	-	1	-	-	-	3	-	-	-	2			0,001
<i>Tinodes</i> sp.		-	-	-	1	-	3	1	-	1	-	-	-			0,001
<i>Rhyacophila dorsalis</i>		-	1	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-			0,001
Hydracariens		-	-	-	1	1	1	-	-	1	1	-	-			0,001
<i>Habrophlebia lauta</i>		-	1	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-			0,001
<i>Dicranota</i> sp.		2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Elodidae</i> (larves)		1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-			< 0,001
<i>Hydroptila</i> sp.		-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Isoperla grammatica</i>		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2	-			< 0,001
<i>Stratiomyidae</i>		-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-			< 0,001
<i>Dryops</i> sp.		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Plectrocnemia conspersa</i>		1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Agabus biguttatus</i>		-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Velia</i> sp.		-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-			< 0,001
<i>Atractelophorus brevipalpis</i>		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-			< 0,001
<i>Limnius volkmari</i> (larves)		-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-			< 0,001
<i>Ecdyonurus</i> sp.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-			< 0,001
<i>Hydroporinae</i> (larves)		-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-			< 0,001

Densité totale < 1 individu/m³

Tableau 18 - Composition et importance de chaque groupe systématique de la dérive dans les Roques Hautes (19-20 mars 1973).
(D/m³ : densité de dérive).

Aucun prélèvement quantitatif n'a été réalisé dans le benthos au moment de l'étude, il n'est donc pas possible de connaître la proportion des organismes en dérive par rapport au stock en place; cependant, l'examen des valeurs de densité de dérive (Tableau 18) permet de supposer que dans ce cours d'eau, comme dans les autres ruisseaux prospectés, cette proportion est faible.

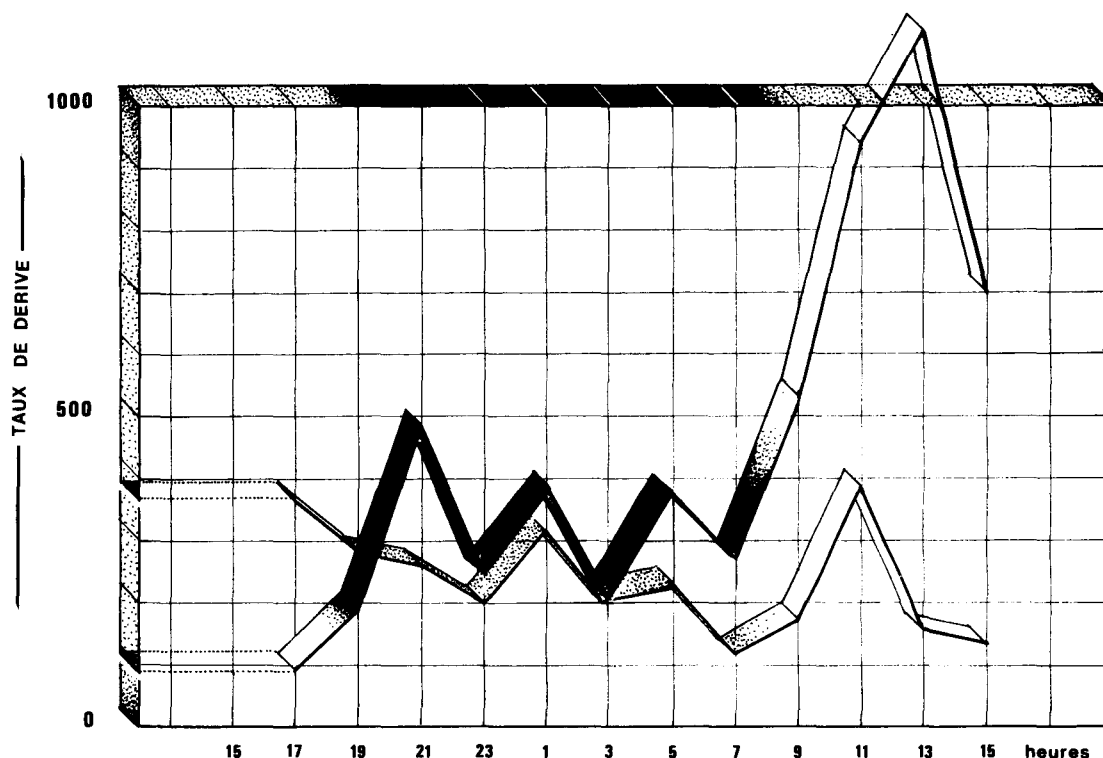


Fig. 15 - Fluctuations journalières de la dérive des organismes dans les Roques Hautes. La dérive de la faune totale figure en noir, celle de la faune à l'exception des Chironomides, en gris.

C - APERCU DE LA TAILLE DES ORGANISMES EN DERIVE

Au cours des sept études faites en Provence, le filet de dérive a été placé au contact du substrat de façon à récolter la plus grande variété possible d'invertébrés, depuis ceux qui dérivent en pleine eau jusqu'à ceux qui, trop lourds, dérivent sur le fond (Mollusques, Trichoptères Limnéphilidés, ...).

L'analyse de la composition de la dérive montre que, dans les ruisseaux temporaires (comme dans le cours d'eau permanent), ce phénomène interesse tous les groupes d'invertébrés mais tous ne dérivent pas avec la même intensité. On note comme l'ont signalé NEVEU & ECHAUBARD (1975), la rareté des Vers Annélides, Gordiacés et Planaires; on note aussi, la faible représentation des Mollusques. Les autres groupes sont représentés de façon variable et en général par des organismes de petites tailles.

Le transport vers l'aval de jeunes larves est lié au synchronisme des cycles hydrologiques des ruisseaux temporaires et des cycles biologiques (univoltins) des espèces qui les colonisent. Le tableau 19

va dans le sens d'une augmentation de la longueur moyenne des larves d'Insectes entre la première série de mesures effectuée le 15 novembre 1972 et la deuxième série réalisée le 13 mars 1973 dans le Subéroque. Le grandissement des individus en dérive se retrouve au niveau des populations du benthos.

Larves d'Insectes récoltées	Dérive du 15-11.	Dérive du 13-3.
<i>Baetis rhodani</i>	1,68 ^x	3,41
<i>Isoperla grammatica</i>	1,30 ^x	6,70
<i>Tetisimulium bezzii</i>	1,72	2,24
<i>Micropterna testacea</i>	0,70	11,7
<i>Nemoura cinerea</i>	1,66	3,14
<i>Hermione sp.</i>	1,30	2,60
<i>Dytiscidae</i>	1,68	7,00 ^x
<i>Habrophlebia sp.</i>	-	2,41
<i>Limnophilus bipunctatus</i>	-	9,80 ^x

Tableau 19 - Longueurs moyennes (en mm) des larves d'Insectes récoltées au cours des deux études de dérive réalisées dans le Subéroque (xsignale des mesures portant sur moins de 5 individus).

Il ressort des nombreux travaux figurant dans la littérature scientifique que la dérive intéresse plus particulièrement les Insectes au cours des tous premiers stades de leur développement larvaire (ELLIOTT, 1967; GRIFFITH, 1974; COWELL et CAREW, 1976; MULLER, 1970) et des derniers stades THOMAS, 1970; KROGER, 1974; MADSEN, 1976; OTTO, 1976). Les études réalisées dans les ruisseaux temporaires provençaux confirment cette observation. En effet, la densité de dérive mesurée est supérieure au début du cycle hydrologique des cours d'eau (période qui correspond à l'éclosion de la plupart des Insectes résidant dans ce type d'écosystème); elle diminue par la suite avec le grandissement des larves. Cette observation est particulièrement nette dans le Destel et dans Subéroque, que les Diptères *Chironomidae* soient ou non pris en compte; elle l'est encore dans Péruey mais seulement lorsqu'on considère ce groupe dominant d'Insectes.

D - CONCLUSIONS

L'étude de la dérive des organismes, considérée comme un facteur de recolonisation des cours d'eau temporaires, a été menée sur deux ruisseaux: Destel et Subéroque. Elle a, également, été réalisée mais de façon moins approfondie dans Péruey.

Après la remise en eau des ruisseaux, la dérive intervient pour disperser un nombre important de jeunes larves d'Insectes issues d'oeufs déposés avant l'assèchement ou aussitôt après la remise en eau du cours d'eau (LEGIER & TERZIAN, 1981). Elle intervient également en disséminant, en faible quantité, des individus adultes comme le Crustacé *Gammarus pulex* par exemple, réfugiés dans des collections d'eau permanentes pendant l'assec; leur reproduction, après la remise en eau, contribue au repeuplement des secteurs dépeuplés par l'exondation.

Au moment de la remise en eau, la dérive contribue à la mise en place des communautés animales en permettant une occupation plus rapide des biotopes. Plus tard, par les déplacements de faune qu'elle provoque,

elle intervient, sans doute, dans la constitution de nouvelles communautés au niveau des zones modifiées par une agression importante ou dans la restauration de peuplements appauvris à la suite de perturbations plus légères.

Cette étude confirme la relation souvent observée entre la faune dérivante et la faune benthique: lorsque la diversité de la faune en place augmente, celle de la faune en dérive augmente également, mais l'importance numérique des Chironomides masque cette relation.

Il n'y a pas, au contraire, de relation entre la densité des espèces benthiques et leur densité dans la dérive. Dans le Destel, la densité de dérive est plus importante au début du cycle hydrologique alors que la densité des individus sur le substrat est la plus faible. Dans Subéroque, lorsqu'on prend en compte les Chironomes, la densité de dérive est sensiblement la même au cours des deux études alors que la densité des individus du benthos diminue nettement du début de la remise en eau jusqu'à la période des hautes eaux. La densité de dérive se réduit d'une période à l'autre lorsqu'on excepte les Chironomes. Dans le Péruy, la densité de la faune en dérive diminue entre la première et la deuxième série d'échantillonnages.

La densité de dérive habituellement observée dans les cours d'eau permanents est inférieure à 1 individu/m³ (ELLIOTT, 1967; ELLIOTT & MINSHALL, 1968, COWELL & CAREW, 1976; CHAVANON, 1979); elle atteint à peu près 1 individu/m³ dans le ruisseau permanent de référence (Roques Hautes). Cependant, les valeurs de la densité de dérive observées dans les trois cours d'eau temporaires sont nettement supérieures à ces observations. Elles sont comprises entre 1,5 et 7 pendant la période des hautes eaux des ruisseaux; elles peuvent atteindre 22,6 individus/m³ au début du cycle hydrologique du Destel et 40,6 individus/m³ au début de l'inondation du Péruy. Dans les cours d'eau permanents, les plus fortes valeurs sont, en général, observées pendant la nuit (BOURNAUD & THIBAUT, 1973); dans les ruisseaux temporaires, elles apparaissent pendant la journée (CLIFFORD en 1972 faisait une observation semblable dans un cours d'eau canadien). La dérive, en dispersant une grande quantité d'organismes aquatiques, intervient dans la colonisation des places vides des ruisseaux temporaires.

Dans les cours d'eau temporaires, les écarts entre les effectifs des espèces rares et ceux des espèces abondantes (à l'exception des Diptères Chironomides) sont moins grands dans la dérive que dans le benthos (équitabilité plus grande). La dérive concerne donc proportionnellement moins d'individus d'espèces abondantes et plus d'individus d'espèces rares ou faiblement représentées. La dérive pourrait donc avoir pour conséquence une homogénéisation de la faune du cours d'eau, non seulement en "mélangeant les synusies correspondant à chaque unité du biotope" comme le signalent BOURNAUD & THIBAUT (1973) mais aussi, en modifiant la hiérarchie numérique des espèces des communautés benthiques. Ce phénomène est sans doute limité car la densité des organismes en dérive est toujours très inférieure à celle observée pour les organismes du benthos.

III - ANALYSE DE L'ORGANISATION DES COMMUNAUTÉS BENTHIQUES AU COURS DU CYCLE HYDROLOGIQUE DES RUISSEAUX TEMPORAIRES.

Une communauté animale peut être globalement caractérisée par un descripteur structural simple comme l'indice de SHANNON par exemple; une analyse plus fine de la structure passe par l'utilisation des distributions d'abondances. Dans une étude précédente (LEGIER, 1979) réalisée sur un cours d'eau permanent: l'Argens (Fig. 1) on a tenté d'ajuster les modèles mathématiques de PRESTON et de MOTOMURA (repris par DAGET, 1976) à différents peuplements stationnels. On a pu ainsi, localiser des sous-systèmes fonctionnels décrits par des modèles log-normaux.

Le nombre de biocénoses log-normales, s'il est grand, traduit un système complexe. Ainsi, dans l'Argens, tous les biotopes prospectés à l'échelle de la station (à condition qu'ils soient stables dans le temps et uniformes dans l'espace) (GIUDICELLI, DIA & LEGIER, 1980) sont occupés par des synusies organisées selon ce modèle. Dans les ruisseaux temporaires, la communauté animale est peu diversifiée, le modèle est toujours tronqué contrairement au groupement analogue du cours d'eau permanent. Certaines communautés colonisant des habitats caractérisés par une plus grande instabilité des descripteurs de l'environnement (en particulier du débit), ne parviennent même pas à atteindre l'état de sous-système tronqué avant l'exondation des biotopes, c'est le cas des affleurements rocheux et des graviers.

L'étude de l'évolution de la structure des communautés animales au cours d'un cycle hydrologique, porte sur les peuplements des cailloux et des galets de Subéroque et du Destel. Ce choix résulte de deux raisons:

- les biotopes dont le substrat est représenté par des cailloux et des galets est colonisé par la majorité des espèces animales du cours d'eau.
- la hiérarchie numérique des populations spécifiques qui composent ces communautés est conforme au modèle log-normal de PRESTON; il semble que ce compartiment (sous-système biotope/biocénose) de l'écosystème lotique temporaire possède une stabilité suffisante pour être fonctionnel.

A - EVOLUTION DE L'ORGANISATION DU PEUPLEMENT DES CAILLOUX ET GALETS DU SUBEROQUE

En novembre 1972, la remise en eau du ruisseau a débuté par un petit ruissellement d'eau sur les affleurements rocheux du lit; cet écoulement était cependant suffisant pour noyer les sables du fond des dépressions. Ce n'est qu'à la fin du mois de décembre que le ruisseau s'est brutalement mis en eau, l'écoulement recouvrant alors les substrats de cailloux et de galets.

- Les premiers prélèvements ont été réalisés le 10 janvier 1973. Ils permettaient de récolter 13 espèces animales⁽¹⁾ ou taxons. Ce sont les Plécoptères *Isoperla grammatica* (5) et *Nemoura cinerea* (13), les Ephémères *Baetis rhodani* (3) et *Habrophlebia* (2) (*H. fusca* et *H. lauta*), le Trichoptère *Micropterna testacea* (6), les Coléoptères *Dryops rufipes* (18) et *Meladema coriacea* (10), les Diptères *Chironomidae* (1), *Psychodidae* (9) et

(1) - Chaque espèce porte un numéro d'ordre correspondant à la place qu'elle occupe dans la hiérarchie numérique du peuplement moyen du biotope.

Tipulidae (11), le Crustacé amphipode *Gammarus pulex* (4) et le Ver Oligochète *Eiseniella tetraedra* (8).

Deux de ces espèces: *Nemoura cinerea* (13) et *Eiseniella tetraedra* (8), font partie de la faune rémanente du ruisseau; la première a résisté à la période sèche en état de vie ralentie au stade de l'oeuf (LEGIER & TERZIAN, 1981), la seconde estive en profondeur dans le substrat. Ces deux espèces sont présentes dès la remise en eau.

Deux autres espèces ont survécu pendant l'été en se réfugiant dans une petite collection d'eau permanente, ce sont *Gammarus pulex* (4) et *Meladema coriacea* (10). Les individus des autres espèces d'Insectes sont probablement issus de pontes déposées au début de la remise en eau du ruisseau.

La distribution d'abondances spécifiques observées est allongée. La biocénose log-normale complète renferme, en effet, 10 espèces alors que le peuplement en regroupe 13 (Fig. 14A). Cette distribution couvre 13 octaves. La somme des écarts quadratiques réduits est égal à 68,49 pour 4 degrés de liberté.

- Un mois plus tard (20 février) (Fig. 14B), la communauté initiale s'est enrichie de 3 espèces: *Caenis macrura* (12), *Tetisimulium bezzii* (14) et *Limnophilus bipunctatus* (16) alors que *Dicranota* sp. (7), *Nemoura cinerea* (13) et *Dryops rufipes* (18), encore peu abondants, n'ont pas été récoltés. Toutes les espèces recensées dans le peuplement à cette date sont maintenant intégrées à la biocénose log-normale. Le peuplement est tronqué, la distribution complète réunit 16 espèces et s'étend sur 11 octaves (8 d'entre elles sont effectivement occupées). Les écarts quadratiques réduits sont moins importants ($\chi^2 = 38,09$ pour un nombre supérieur de degrés de liberté: 7).

- Le 13 mars (Fig. 14C), aucune espèce nouvelle n'a été récoltée dans le biotope. Toutes les espèces étaient présentes dans l'un des deux relevés précédents ou dans les deux à la fois. La richesse spécifique de la biocénose log-normale et celle du peuplement inventorié sont voisines: 15 espèces pour la première, 13 pour le second; elles occupent 10 des 13 octaves du modèle. Le χ^2 est égal à 37,10 pour 6 d.d.l.

- La distribution d'abondances des espèces récoltées le 13 avril (Fig. 14D) est tronquée: 12 des 16 espèces de la biocénose log-normale ont été recensées; elles occupent 9 des 13 octaves correspondant à la distribution théorique. Les *Chironomidae* (1) et les *Habrophlebia* (2) sont plus abondants dans l'échantillon et on note, sur le graphique, leur isolement de plus en plus marqué. Les valeurs du χ^2 sont légèrement supérieures à celles calculées à partir de l'échantillon récolté le mois précédent: $\chi^2 = 42,52$ pour le même nombre de degrés de liberté: 6 d.d.l.

- Le 15 mai (Fig. 14E) 4 espèces ou taxons dominant nettement un peuplement riche de 17 espèces, ce sont les *Chironomidae* (1), *Habrophlebia* (2), *Baetis rhodani* (3), *Gammarus pulex* (4). A l'autre extrémité de la distribution apparaissent *Plectrocnemia conspersa* (15) déjà présent en novembre dans les graviers du même ruisseau, les larves du Coléoptère *Elmis* (17) déjà récolté en janvier dans les graviers et *Berosus signaticollis*

	Rangs
<i>Chironomidae</i>	1
<i>Habrophlebia lauta</i>	2
<i>H. fusca</i>	3
<i>Baetis rhodani</i>	4
<i>Gammarus pulex</i>	5
<i>Isoperla grammatica</i>	6
<i>Micropterna testacea</i>	7
<i>Dicranota sp.</i>	8
<i>Eiseniella tetraedra</i>	9
<i>Psychodidae</i>	10
<i>Meladema coriacea</i>	11
<i>Tipulidae</i>	12
<i>Caenis macrura</i>	13
<i>Nemoura cinerea</i>	14
<i>Tetisimulium bezzii</i>	15
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	16
<i>Limnophilus bipunctatus</i>	17
<i>Elmidae (larves)</i>	18
<i>Dryops rufipes</i>	19
<i>Berosus signaticollis</i>	20
<i>Haliphus lineatocollis</i>	20

Tableau 20 - Séquence des espèces dans le peuplement moyen du biotope.

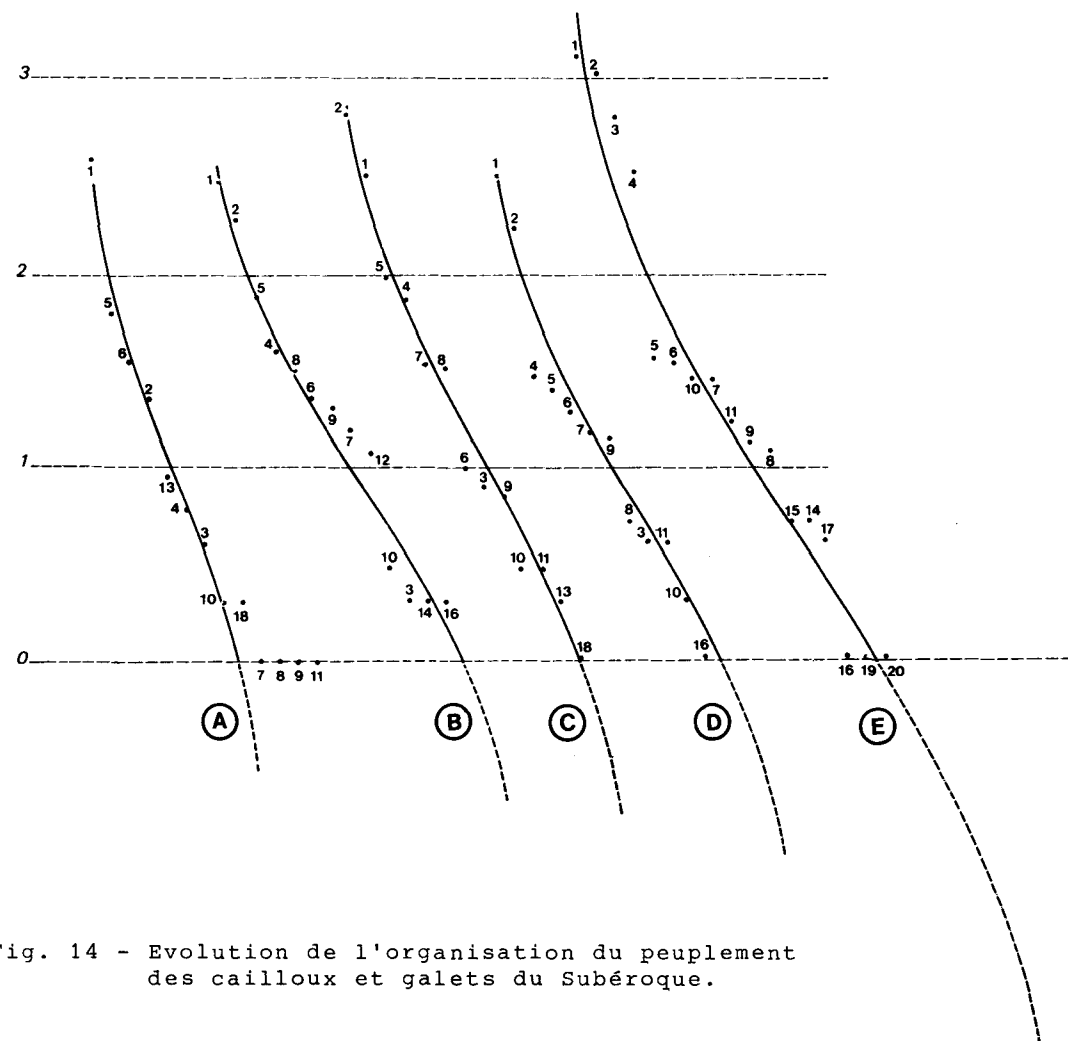


Fig. 14 - Evolution de l'organisation du peuplement des cailloux et galets du Subéroque.

(19) déjà recensé en décembre sur les sables. Seul *Haliphus lineatocollis* (20) n'avait pas encore été recolté. Malgré cet apport d'organismes, la distribution d'abondances apparaît tronquée. La distribution complète réunit 25 espèces et couvre 17 octaves, 10 d'entre elles sont occupées par les espèces recensées. Le χ^2 atteint sa valeur maximum: 1335,15 pour 9 d.d.l.

Les cailloux et les galets constituent un biotope particulier dans l'écosystème évolutif représenté par le ruisseau temporaire. Il est assez stable dès son immersion et les espèces qui le colonisent proviennent d'autres biotopes, déjà inondés, du cours d'eau. Les affleurements rocheux et les graviers, biotopes dont la communauté possède une organisation log-normale peu rigoureuse, peuvent être considérés comme une réserve de faune à partir de laquelle va s'édifier le seul compartiment vraiment fonctionnel de l'écosystème: les cailloux et galets⁽¹⁾.

La mise en place et l'organisation de la communauté correspondent à un arrangement progressif de la hiérarchie numérique des populations, arrangement qui tend vers la séquence des espèces constatée dans le peuplement moyen du biotope (Tableau 20).

A la fin du cycle hydrologique du ruisseau temporaire, le débit diminue, la vitesse du courant devient plus faible et s'annule par endroits. Avant son assèchement, le biotope dont le substrat est représenté par les cailloux et les galets héberge quelques espèces comme *Isoperla grammatica* ou *Micropterna testacea* qui achèvent leur développement larvaire; il héberge également quelques espèces encore abondantes dont les individus se regroupent dans les derniers points d'eau (phénomène particulièrement net sur les affleurements rocheux; il est mis en évidence sur les cailloux et galets par la figure 14E). L'augmentation de la densité des individus, causée par la réduction de la surface immergée du biotope, concerne plus particulièrement 4 espèces (ou groupes d'espèces) numériquement dominantes. Ce sont les *Chironomidae*, les *Habrophlebia* et les *Baetis rhodani* pour les Insectes, *Gammarus pulex* pour les Crustacés. Une fraction importante des individus de ces espèces n'achèvera pas son biocycle avant l'assèchement du biotope. Elle représente un apport alimentaire non négligeable pour un écosystème terrestre de remplacement dont la biocénose est essentiellement composée d'Arachnides et d'Insectes Coléoptères ripicoles. Le biotope de ces espèces, jusqu'alors limité aux berges du ruisseau, s'étend à tout le lit dès son assèchement superficiel.

B - EVOLUTION DE L'ORGANISATION DU PEUPLEMENT DES CAILLOUX ET GALETS DU DESTEL

Le début de la remise en eau du Destel, ruisseau sub-temporaire, a lieu au mois d'octobre à la suite de l'élévation progressive de la surface de la nappe phréatique après les pluies d'automne. Un sous-écoulement est perceptible et l'eau remplit les dépressions de certains affleurements rocheux. Ce n'est qu'au mois de décembre que la nappe est suffisamment haute pour immerger les substrats de cailloux et de galets.

(1) - Les sables, habitat stable dans les cours d'eau temporaires (les vitesses du courant sont toujours faibles), hébergent cependant, une faune peu diversifiée.

- Le 6 décembre, un premier échantillonnage réalisé dans ce biotope permettait la récolte de 15 espèces⁽¹⁾ dont certaines comme *Asellus aquaticus* (8), *Oulimnius rivularis* (3), *Ancylus fluviatilis* (13), appartiennent à la faune rémanente qui a passé la saison sèche dans le milieu endogé; elles figurent parmi les plus abondantes. *Ecdyonurus lateralis* (5) est récoltée dans le sous-écoulement au moment de la remise en eau du ruisseau.

Il est possible d'ajuster un modèle log-normal à la distribution des abondances spécifiques observées (Fig. 15A); la somme des écarts quadratiques est égale à 16,07 pour 7 d.d.l. La richesse de la structure log-normale qui décrit le peuplement est de 18 espèces (15 d'entre elles ont effectivement été recensées); elle s'étend sur 11 octaves (dont 8 sont occupées par les espèces récoltées).

- En janvier, la communauté s'enrichit de *Isoperla grammatica* (7), *Caenis macrura* (9) (présentes en compagnie de *Ecdyonurus lateralis* dans le sous-écoulement au moment de la remise en eau mais non capturées en décembre); ces deux espèces sont intégrées à la biocénose log-normale qui décrit le peuplement. D'autres espèces nouvelles pour le peuplement n'appartiennent pas à cette structure, ce sont: *Gammarus pulex* (4), *Hydrozetes lemnae* (11), *Onychogomphus uncatatus* (27), les larves d'un Coléoptère *Dytiscidae* (19) et celles d'un Diptères *Psychodidae* (22).

12 des 19 espèces recensées constituent une biocénose log-normale (Fig. 15B). Son étendue est égale à 7 octaves. Les effectifs des espèces, calculés à partir de ce modèle, ne sont pas très différents de ceux qui ont été observés, le χ^2 est, en effet, égal à 12,20 pour 6 d.d.l.

- A la fin du mois de janvier, un modèle de distribution log-normale des effectifs appliqué au peuplement inventorié permet d'isoler un peuplement qui regroupe 19 des 21 espèces (Fig. 15C).

La biocénose log-normale s'étend sur 13 octaves, 10 d'entre elles sont effectivement couvertes par les espèces récoltées. Le modèle est toujours fidèle à la distribution des abondances observées: $\chi^2 = 30,87$ pour 10 d.d.l.

- Par contre, au mois de mars (Fig. 15D), l'ajustement du modèle à la distribution des abondances réelles est beaucoup moins rigoureux $\chi^2 = 100,03$ pour 11 d.d.l. *Limnophilus bipunctatus* (26) apparaît pour la première fois et s'intègre à la biocénose log-normale et 3 espèces faiblement représentées n'appartiennent pas à cette structure. Mais le manque de rigueur de l'ajustement du modèle provient surtout des effectifs des espèces moyennement représentées: *Oulimnius rivularis* (3), *Asellus aquaticus* (8), *Caenis macrura* (9), *Gammarus pulex* (4), *Hydropsyche siltalai* (10), *Baetis rhodani* (6), *Hydrozetes lemnae* (11) et *Ancylus fluviatilis* (13). Les deux premières espèces citées ont une densité voisine de celle mesurée dans l'échantillon de la fin janvier. La légère augmentation du nombre des individus de l'espèce *Caenis macrura* (9) et la légère diminution de celui de l'espèce *Gammarus pulex* (4) peuvent être attribuées au hasard de l'échantillonnage puisque

(1) - A côté de chaque espèce figure un chiffre entre parenthèses, ce chiffre correspond au numéro d'ordre de l'espèce dans le peuplement moyen du biotope.

ces oscillations, non régulières, se poursuivent dans les échantillons suivants. On constate par contre, une augmentation sensible de la densité de *Hydropsyche siltalai* (10), *Ancylus fluviatilis* (13), *Baetis rhodani* (6) et *Hydrozetes lemnae* (11); ces densités passent respectivement de 30 à 110 individus au m² pour la première espèce, de 10 à 57 individus/m² pour la seconde, de 7 à 84 individus/m² pour la troisième et de 7 à 57 individus/m² pour la quatrième. L'augmentation des effectifs aboutit à un tassement des points moyens de la distribution.

Les causes de l'augmentation des effectifs sont essentiellement d'ordre biologique: le mois de mars correspond, en effet, à l'éclosion des tous premiers individus de l'espèce *Ancylus fluviatilis*, les individus de la nouvelle génération sont nombreux au mois d'avril. C'est également à cette époque qu'éclosent les larves de *Baetis rhodani* et qu'apparaissent les imagos de l'Oribate *Hydrozetes lemnae*.

La biocénose log-normale devrait regrouper 21 des 24 espèces récoltées et s'étendre sur 13 octaves, 10 d'entre elles sont occupées par les espèces inventoriées.

- En avril (Fig. 15E), la densité de 3 des 4 espèces citées précédemment diminue, celle de *Baetis rhodani* (6), seule espèce nageuse de la communauté, continue de croître.

L'ajustement est encore aléatoire: $\chi^2 = 266,21$ pour 14 d.d.l. La biocénose log-normale devrait regrouper 21 des 24 espèces recensées et s'étendre sur 13 octaves (11 sont occupées par les espèces présentes).

- En mai (Fig. 15F), la vitesse du courant est très faible, seul un filet d'eau coule dans les détroits. L'ajustement du modèle log-normal à la distribution des abondances spécifiques observées est toujours aléatoire; on note toutefois une réduction des écarts entre les valeurs réelles et théoriques des effectifs: $\chi^2 = 143,73$ pour 14 d.d.l.

La structure qui représente le mieux ce peuplement réunit 26 espèces et s'étend sur 15 octaves.

- A la fin du mois de mai (Fig. 15G), le modèle log-normal est plus fidèle à la distribution des effectifs des populations: $\chi^2 = 62,09$ pour 10 d.d.l. La biocénose log-normale complète compte 18 espèces et couvre 11 octaves.

L'organisation du peuplement des cailloux et galets du Destel, ruisseau sub-temporaire, évolue de façon différente de celle constatée pour le peuplement du biotope équivalent du Subéroque. C'est, en effet, au début et à la fin du cycle hydrologique du Destel que la répartition numérique des espèces est la plus conforme aux prévisions du modèle log-normal de PRESTON; les divergences les plus notables se situent pendant la période des hautes eaux du ruisseau. Les variations, trop faibles, des facteurs du milieu à cette époque ne suffisent pas à les expliquer.

On peut, par contre, attribuer la non conformité de la structure prévue par le modèle et celle du peuplement inventorié à des variations d'ordre biologique (variations liées aux biocycles des espèces). On peut aussi attribuer ces divergences aux échanges incessants de faune entre le sous-écoulement et l'eau superficielle. C'est l'hypothèse qui paraît la plus vraisemblable. On a pu, en effet, vérifier précédemment (LEGIER, 1981;

	Rangs
<i>Habrophlebia lauta</i>	1
<i>H. fusca</i>	1
Chironomidae	2
<i>Oulimnius rivularis</i>	3
<i>Gammarus pulex</i>	4
<i>Ecdyonurus lateralis</i>	5
<i>Baetis rhodani</i>	6
<i>Isoperla grammatica</i>	7
<i>Asellus aquaticus</i>	8
<i>Caenis macrura</i>	9
<i>Hydropsyche siltalai</i>	10
<i>Hydrozetes lemnae</i>	11
<i>Wormaldia occipitalis</i>	12
<i>Ancylus fluviatilis</i>	13
<i>Plectrocnemia geniculata</i>	14
<i>Micropterna testacea</i>	15
<i>Hydroptila tineoides</i>	16
<i>Dryops rufipes</i>	17
<i>Simulium rubzovianum</i>	18
Dytiscidae (larves)	19
Tipulidae	20
<i>Eiseniella tetraedra</i>	21
Psychodidae	22
<i>Deronectes moestus</i>	23
<i>Colopteryx</i> sp.	24
<i>Tinodes waeneri</i>	25
<i>Limnophilus bipunctatus</i>	26
<i>Onychogomphus uncatu</i>	27
<i>Hydracarina</i>	28
<i>Bidessus minutissimus</i>	29
<i>Graptodytes ignotus</i>	30
<i>Anacaena bipustulata</i>	31
<i>Nepa cinerea</i>	32
<i>Dugesia tigrina</i>	33
<i>Dicranota</i> sp.	34
<i>Physa acuta</i>	35
<i>Limnaea truncatula</i>	36
<i>Hydroporus tessellatus</i>	37

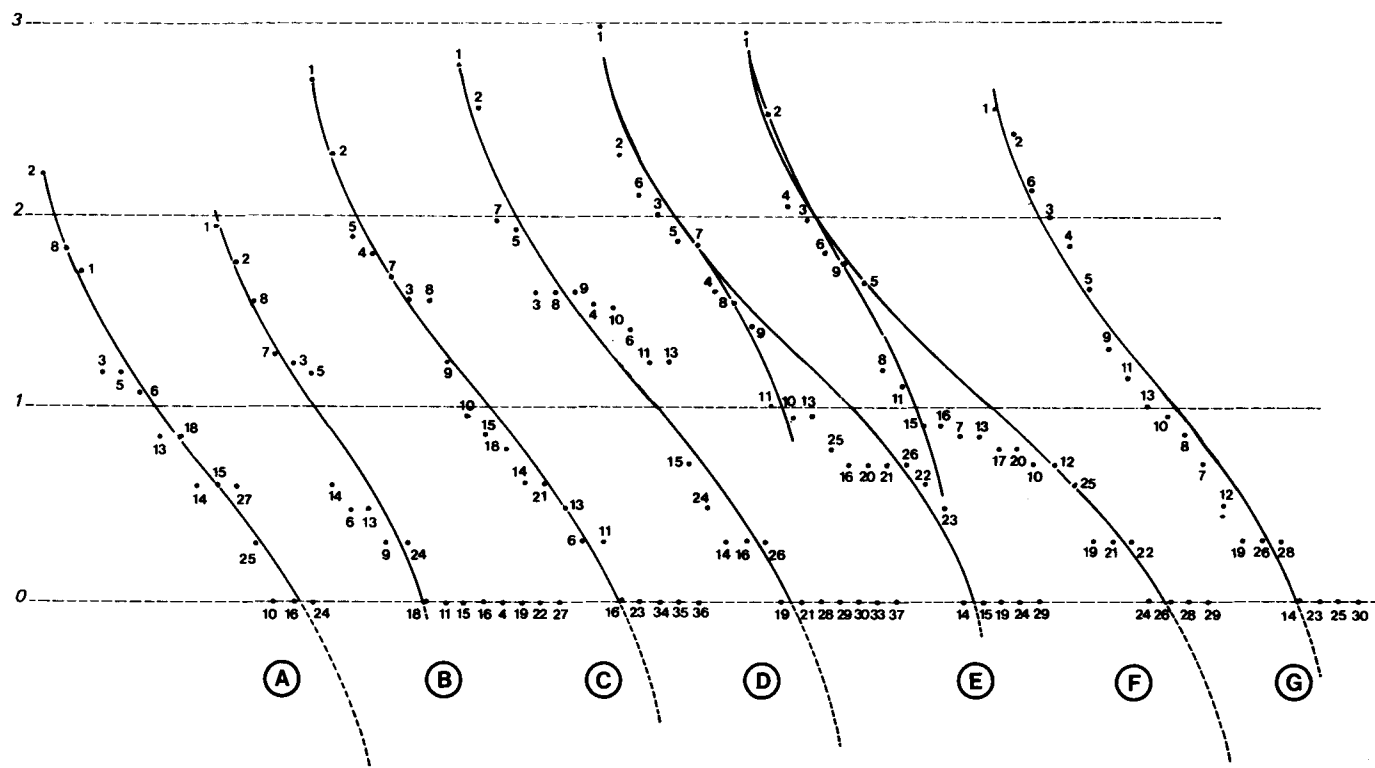


Fig. 15 - Evolution de l'organisation du peuplement des cailloux et des galets du Destel.

Tableau 21 - Séquence des espèces du peuplement moyen.

LEGIER & TERZIAN, 1981) que, du fait de la texture du substrat composé par endroits d'une importante épaisseur de galets, la plus part des espèces animales récoltées à la surface du lit du ruisseau est aussi présente dans le sous-écoulement. Le filet surber utilisé pour la récolte des échantillons étant placé en surface, seule une fraction de la communauté est récoltée; le filet peut dans ce cas, être considéré comme sélectif.

IV - CONCLUSION

A la suite des données acquises sur l'organisation structurale des communautés benthiques, il est possible de formuler une hypothèse sur l'importance du rôle de la dérive des organismes dans le fonctionnement des ruisseaux temporaires.

Puisqu'il semble que, dans les cours d'eau prospectés, les espèces tendent à former des communautés structurées selon des modèles log-normaux lorsque les descripteurs de l'environnement évoluent lentement dans les limites habituelles d'amplitude d'un cycle annuel, on peut penser que:

- la dérive concerne les organismes qui ne sont pas encore inclus dans une structure log-normale et des organismes exclus de la biocénose lotique d'amont par des processus de compétitions intraspécifiques qui, en éliminant des individus en surnombre d'un biotope, les amènent à coloniser d'autres biotopes disponibles du lit d'un cours d'eau. Ces organismes en dérive tenteraient de regagner un milieu favorable du point de vue écologique. Cette hypothèse va dans le sens des observations de SCHWARZ (1970), OTTO (1971), WATERS (1972) et SVENSSON (1974).

- la dérive a un rôle dans l'équilibre dynamique des communautés, elle permet le renouvellement des individus des populations spécifiques intégrés dans des structures sociologiques décrites par un modèle log-normal. Ainsi, elle assure le maintien de l'intégrité de la communauté.

- la dérive intervient dans la formation de nouvelles structures conformes au modèle log-normal, à la suite d'une destruction non cyclique survenant au cours d'une crue par exemple⁽¹⁾ ou d'une destruction cyclique telle que l'assèchement du cours d'eau.

L'hypothèse formulée est étayée par différentes considérations:

- la densité de dérive des organismes dans les ruisseaux temporaires, milieux écologiques en évolution, est supérieure à celle habituellement observée dans les cours d'eau permanents, milieux écologiquement plus stables.

- la densité de dérive est plus grande au début du cycle hydrologique du ruisseau temporaire, période qui correspond à la mise en place des communautés, que pendant les hautes eaux du ruisseau, période de plus grande stabilité de la biocénose.

- les organismes qui dérivent appartiennent, en général, à de jeunes stades larvaires.

- l'équitabilité des espèces dans la communauté (à l'exception des Diptères Chironomides) est plus grande dans la dérive qu'au niveau du benthos. Du fait de la forme logarithmique de la distribution d'abondances, un individu appartenant à une espèce rare a plus de difficultés à s'incor-

(1) - en préparation.

porer à une structure existante qu'un individu appartenant à une espèce plus abondante.

L'hypothèse repose, en fait, sur l'idée que le nombre des individus est en équilibre dynamique, les pertes étant en moyenne compensées par l'installation d'individus dérivants appartenant à la même espèce ou à d'autres espèces (à condition d'admettre des permutations dans la séquence d'espèces).

Dans les cours d'eau temporaires prospectés, le peuplement en dérive peut donc être interprété comme un "sous-ensemble circulant" d'un ensemble de structures (les synusies). Après la remise en eau, les premières colonisations se font par dérive, puis, lorsque l'hydraulicité est devenue normale, les organismes en dérive qui proviennent alors des synusies d'amont, permettent, individuellement, d'y maintenir une organisation qui n'existe qu'en tant que relations et dont l'individu n'est qu'un élément.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN J.D. (1978) - Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnol. Oceanogr.* 23 (6) : 1231-1237.
- BAILLEY R.G. (1966) - Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon River. *Hydrobiologia* 27 : 353-367.
- BOURNAUD M., CHAVANON G. (1977) - Dérive et qualité des eaux. *Conv. Rech.* n° 75-64, Univ. Lyon I, Minist. Env. (eau) : 22 p.
- BOURNAUD M., THIBAUT M. (1973) - La dérive des organismes dans les eaux courantes. *Annals Hydrobiol.* 4 : 11-49.
- CELLOT B. (1982) - Cycle annuel et zonation de la dérive des macroinvertébrés du Rhône en amont de Lyon. *Thèse spécialité Lyon* : 167 p.
- CHASTON I. (1968) - A study of the exploitation of invertebrate drift by brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor Stream. *J. Appl. Ecol.* 5 : 721-729.
- CHASTON I. (1969) - Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor Stream in relation to availability of food. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 26 : 2165-2171.
- CHAVANON G. (1979) - La dérive des invertébrés dans les eaux courantes: méthode de récolte, relations avec le benthos et effets de quelques perturbations polluantes. *Thèse spécialité. Lyon.* : 182 p.
- CLIFFORD H.F. (1972) - Drift of invertebrates in an intermittent stream draining marshy terrain of west central Alberta. *Canad. J. Zool.* Canada, 50, 7 : 985-991.
- COWELL B.C., CAREW W.C. (1976) - Seasonal and diel periodicity in the drift of aquatic insects in a subtropical Florida stream. *Freshwat. Biol.* 6 : 587-594.
- DAGET J. (1976) - Les modèles mathématiques en écologie. *Masson & Cie. Paris* : 172 p.
- ELLIOTT J.M. (1966) - Downstream movements of Trout Fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor Stream. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 23 : 157-159.
- ELLIOTT J.M. (1967) - The food of Trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor Stream. *J. Anim. Ecol.* 4 : 59-71.
- ELLIOTT J.M. (1967) - Invertebrate drift in a Dartmoor Stream. *Arch. Hydrobiol* 63 : 202-237.

- ELLIOTT J.M. (1969) - Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. *Oikos*, 20 : 524-528.
- ELLIOTT J.M. (1970) - Diel changes in invertebrate drift and the food of Trout (*Salmo trutta* L.). *J. Fish. Biol.* 2 : 161-165.
- ELLIOTT J.M. (1970) - The distances travelled by drifting invertebrates in a lake district stream. *Oecologia*, 6 : 359-379.
- ELLIOTT J.M., MINSHALL G.W. (1968) - The invertebrate drift in the River Duddon English Lake District. *Oikos*, 19 : 39-52.
- GIUDICELLI J., DIA A., LEGIER P. (1980) - Etude hydrobiologique d'une rivière de région méditerranéenne, l'Argens (Var, France). Habitats, hydrochimie, distribution de la faune benthique. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 50, 2 : 303-341.
- GRIFFITH J.S. (1974) - Utilization of invertebrate drift by Brook Trout (*Salvelinus fontinalis*) and Cutthroat Trout (*Salmo clarki*) in small streams in Idaho. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 103 : 440-447.
- HARKER J.E. (1953) - The diurnal rhythms of mayfly nymphs. *J. Exp. Biol.*, 30 : 525-533.
- HUNT R.L. (1956) - Surface drift insects as trout food in the Brule River. *Trans. Wisc. Acad. Sci.* 54 : 51-61.
- KROGER R.L. (1974) - Invertebrate drift in the Snake River Wyoming. *Hydrobiologia*, 44 : 369-380.
- LEGIER P. (1979) - Recherches sur l'écologie des ruisseaux temporaires. Ecologie des ruisseaux temporaires de Provence et les informations qu'elle apporte sur la naissance, la maturation et la structure d'un écosystème d'eau courante. *Thèse Doct. Etat. Marseille* : 320 p.
- LEGIER P. (1981) - Résistance de *Ancylus fluviatilis* (Mollusque Gasteropode) à l'exondation de son habitat. *Ecologia mediterranea*, 7, 1 : 131-138.
- LEGIER P., TALIN J. (1975) - Recolonisation d'un cours d'eau temporaire et évolution du degré de stabilité de la zoocénose. *Ecologia mediterranea*, 1 : 149-164.
- LEGIER P., TERZIAN E. (1981) - Les milieux aquatiques temporaires de Provence: Résistance des invertébrés à l'assèchement des habitats. *Ecologia mediterranea*, 7, 1 : 113-129.
- MADSEN B.L. (1976) - Population dynamics of *Brachyptera risi* nymphs (Plecoptera). *Oikos*, 27 : 281-287.
- METZ J.P. (1974) - Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforellen. *Oecologia*, 11 : 217-267.
- MOON H.P. (1940) - An investigation of the movements of freshwater invertebrate fauna. *J. Anim. Ecol.* 9 : 76-83.
- MULLER K. (1954) - Investigations of the organic drift in north swedish streams. *Rep. Fnst. Freshwater Res. Drottningholm*, 35 : 133-148.
- MULLER K. (1963) - Diurnal rhythm in "organic drift" of *Gammarus pulex*. *Nature*, 198 : 806-807.
- MULLER K. (1970) - Die Drift von Insektenlarven in Nord und Mitteleuropa. *Ost. Fisch.* 23, 5-6 : 111-117.
- MULLER K. (1974) - Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 309-323.

- NEVEU A. (1974) - La dérive des stades aquatiques de quelques familles de Diptères torrenticoles. *Ann. Hydrobiol.*, 5, 1 : 15-42.
- NEVEU A., ECHAUBARD M. (1975) - La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un ruisseau du Massif Central: la Couze Pavin. *Ann. Hydrobiol.* 6, 1 : 1-26.
- NISBET M., VERNEAUX J. (1970) - Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que bases d'interprétation des analyses chimiques. *Ann. Limnol.* 6, 2 : 161-190.
- OTTO C. (1971) - Growth and population movements of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae in a South Swedish stream. *Oikos*, 22 : 292-301.
- OTTO C. (1976) - Factors affecting the drift of *Potamophylax cingulatus* (Trichoptera) larvae. *Oikos*, 27 : 93-100.
- PEGAZ-MAUCET D. (1980) - Impact d'une perturbation d'origine organique sur la dérive des macroinvertébrés d'un cours d'eau. Comparaison avec le benthos. *Thèse spécialité. Lyon I.* : 130 p.
- SCHWARZ P. (1970) - Autökologische Untersuchungen zum Lebenszyklus von Setipalpia Arten (Plecoptera). *Arch. Hydrobiol.* 67 : 103-172.
- STEHR W.C., BRANSON J.W. (1938) - An ecological study of an intermittent stream. *Ecology*, 19 : 294-310.
- SVENSSON B.W. (1974) - Population movements of adult Tricoptera at a South Swedish stream. *Oikos*, 25:157-175.
- THOMAS E. (1970) - Die Drift von Plecopterenlarven in Beziehung zum larvalen Wachstum und zur Schlüpfzeit. *Oikos, suppl.* 13 : 65-69.
- WATERS T.F. (1961) - Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology*, 42 : 532-537.
- WATERS T.F. (1964) - Recolonization of denuded stream bottom by drift. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 93 : 311-315.
- WATERS T.F. (1965) - Interpretations of invertebrate drift in streams. *Ecology*, 46 : 327-334.
- WATERS T.F. (1969) - Diel patterns of aquatic invertebrate drift in streams of Northern Utah. *Proc. Utah Acad. Sci. Arts Lett.*, 46, 2 : 109-130.
- WATERS T.F. (1972) - The drift of stream insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 17 : 253-272.

Etude d'un écosystème lacustre en région méditerranéenne : l'étang d'Entressen (B. d. R. France)

1) Hydrologie, hydrochimie

J. P. BERTAZZON*

RESUME : L'étude porte sur un écosystème lacustre en région méditerranéenne française : l'étang d'Entressen. Ce biotope présente une grande originalité celle de subir, depuis plusieurs années, des impacts dus à d'abondantes colonies d'oiseaux qui le fréquentent régulièrement. Ces colonies sont liées à la décharge d'ordures ménagères de la ville de Marseille (décharge située à 1 km au S.O.).

Les caractéristiques physiques et chimiques des eaux sont étudiées. Les analyses montrent une nette tendance à l'eutrophisation de cet étang.

L'auteur étudie aussi l'hydrologie et propose une meilleure gestion de l'eau.

Mots clefs : écosystème, lacustre, région méditerranéenne, impacts, oiseaux, eutrophisation, hydrologie, gestion.

SUMMARY : The study concerns a lake-ecosystem of french mediterranean country : the Entressen lake. It presents a great originality, that of to undergo, for a several years, the impacts of the abundant birds colonies which frequent it regularly. These colonies are bound up with dumping-ground of garbage from Marseille (dumping-ground situated at 1 km- S.W.).

The water physical and chemical characteristics are studied. The analyses show a large tendency to eutrophication of this lake.

The author studies also the hydrology and proposes a better water management.

words keys : ecosystem, lake mediterranean country, impacts, birds, eutrophication, hydrology, management.

INTRODUCTION

L'étang d'Entressen, par son étendue (plus de 90 hectares) et sa profondeur (plus de 7 mètres, en hiver), représente une importante pièce naturelle d'eau douce en région méditerranéenne.

Situé hors du système lagunaire, c'est un étang d'eau douce et, de ce fait, constitue un cas assez rare dans le midi méditerranéen français. En effet, en Provence, les étangs de l'Olivier et de Citis, proches de l'étang d'Entressen, déjà étudiés, le premier

*Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie - Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme - rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE CEDEX 13.
Jeune équipe associée au C.N.R.S. n° 034.44 "Ecologie des eaux continentales méditerranéennes"

par MARILLEY (1972), le deuxième par BAUDIN (1977), sont tous les deux des étangs d'eaux saumâtres.

De plus, l'étang d'Entressen présente la grande originalité, par rapport à l'ensemble des lacs ou étangs étudiés, de subir un important impact dû aux abondantes colonies d'oiseaux qui le fréquentent régulièrement - ces colonies étant liées à la décharge d'ordures de la ville de Marseille, située à 1 km au S.O. de l'étang.

Ce biotope, en outre, subit l'impact dû au développement agricole sur son bassin versant.

Les analyses mensuelles des principales composantes physico-chimiques et leurs variations au cours d'un cycle annuel (1982) associées aux composantes biotiques nous renseignent sur l'état trophique du milieu.

Les études entreprises sur un cycle annuel, durant l'année 1982, nous permettent d'évaluer la part respective des divers impacts et d'émettre des propositions pour une meilleure gestion de l'eau afin de tirer partie aux mieux de toutes les possibilités offertes par cette pièce d'eau.

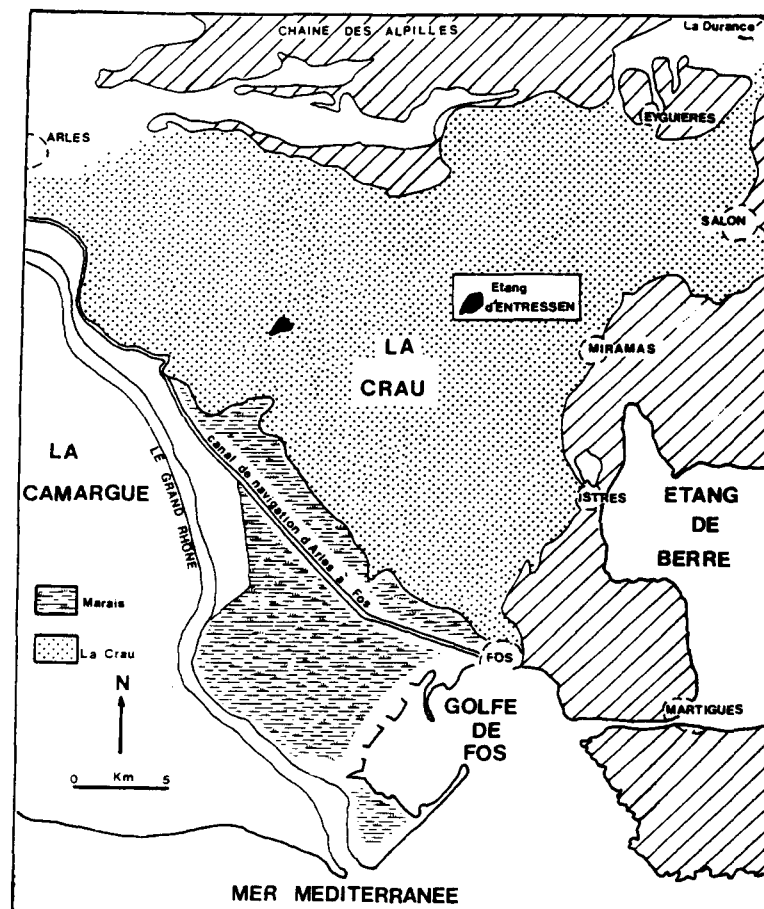


Fig.1.-Localisation de l'étang d'Entressen.

- La décharge d'ordures de la ville de Marseille

Cette décharge, bien que située en aval du bassin versant de l'étang, joue un rôle important dans l'écosystème lacustre. En effet, sur ce dépotoir, d'abondantes colonies de Laridés se sont installées et fréquentent régulièrement l'étang. Il s'agit essentiellement des populations de Mouettes rieuses (*Larus ridibundus*) et de Goélands argentés à pieds jaunes (*Larus cachinnans*).

L'abondance de ces populations d'oiseaux est liée à la présence de la déchar-

ge qui constitue une source de nourriture abondante et régulière, ce qui a pour effet de réduire la mortalité des Laridés en hiver (LEBRETON et ISENMANN, 1976).

Les Laridés se nourrissent de déchets d'origine animale mais aussi de féculents quand la pression des effectifs est forte. ISENMANN (1978) a estimé la quantité d'aliments accessibles aux oiseaux, pour 1975, à 17.000 kg par jour, en fonction de leur technique de prélèvements qui consiste, pour les deux espèces, en une simple collecte à vue.

Durant la période hivernale, on estime l'effectif des Mouettes rieuses et des Goélands argentés à respectivement : 60 000 et 10 000 individus ; effectifs en rapport avec les possibilités de nourriture offertes par la décharge.

Fin avril, ils quittent l'étang pour aller nicher :

- les Goélands, sur les îles marseillaises principalement et en Camargue. Ils se nourrissent, durant cette période, essentiellement de poissons (BLONDEL, 1961 ; ISENMANN, 1966).

- les Mouettes rieuses, en Camargue (ISENMANN, 1977) où comme l'a montré TOURENQ (1975), les salines, les rizières surtout au début de leurs mises en eau, leur offrent d'excellents biotopes. Un groupe de Mouettes rieuses va nicher en Europe du Nord.

En août 1982, les Laridés sont revenus sur l'étang et l'ont investi totalement fin août.

Les excréments d'oiseaux sont riches en azote et en phosphates. Les oiseaux enrichissent donc considérablement le milieu aquatique d'août à avril.

- Utilisation des sols sur le bassin versant

Les parcours de plaine et des prairies, en relation avec les élevages des ovins de la Crau, apparaissent prépondérants (fig. 2).

I - METHODES D'ETUDES

Les échantillons d'eau ont été prélevés, chaque mois dans différentes stations (fig. 3) situées comme suit :

- une station (1) sur le canal principal d'amenée d'eau,
- deux stations (2 - 5) diamétralement opposées, proches des roselières,
- deux stations en pleine eau (3 - 4),
- une station (6) au niveau de la plage,
- une station (7) sur le canal de la sortie d'eau,

Au niveau des stations (3 - 4) les prélèvements ont eu lieu :

- pour la station (3) :
 - en surface,
 - à moins 0,50 m de la surface,
 - à moins 2,00 m de la surface,
 - à moins 4,00 m de la surface,
 - au fond,
 - dans la vase.
- pour la station (4) :
 - en surface,
 - à moins 0,50 m de la surface,
 - au fond,

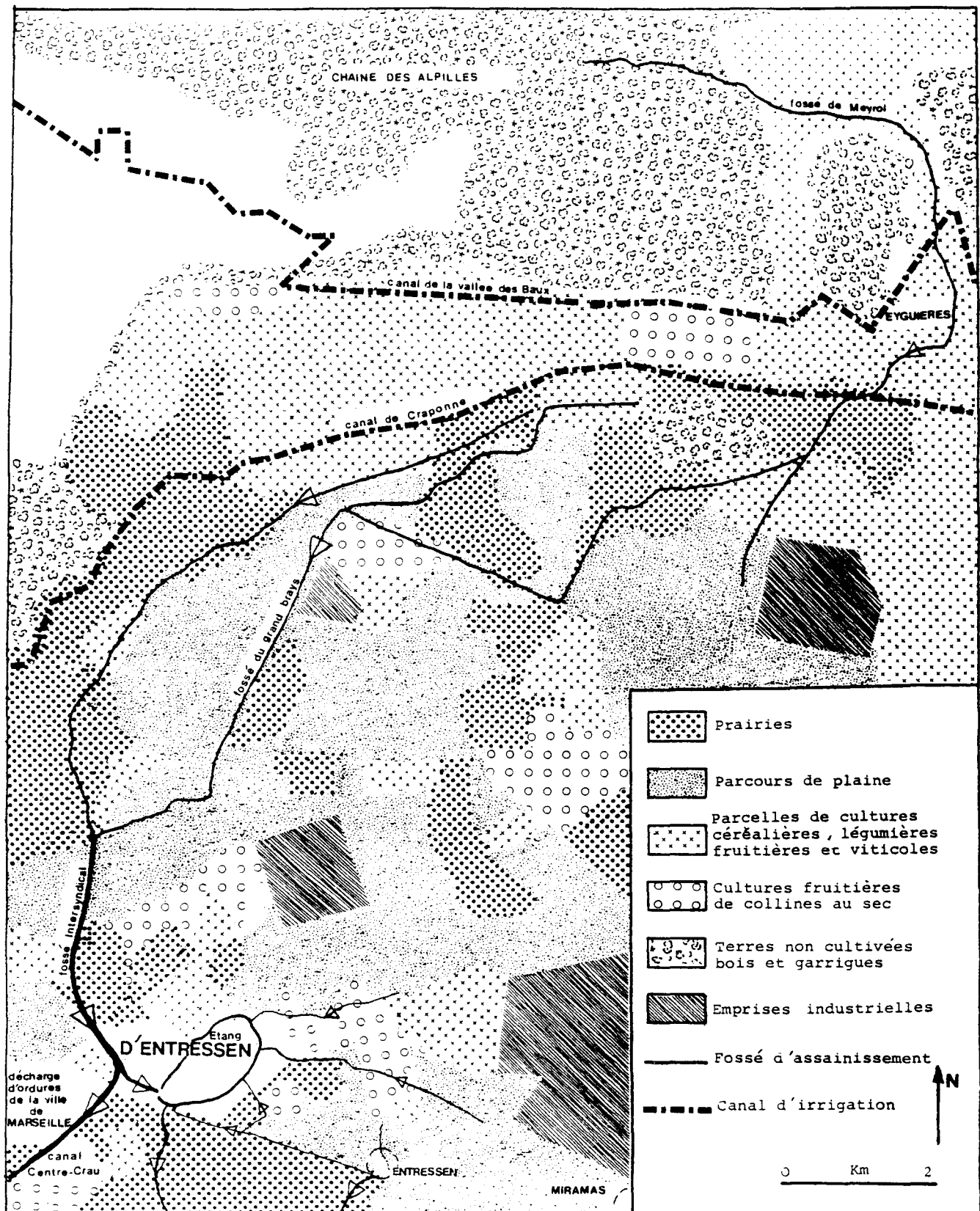
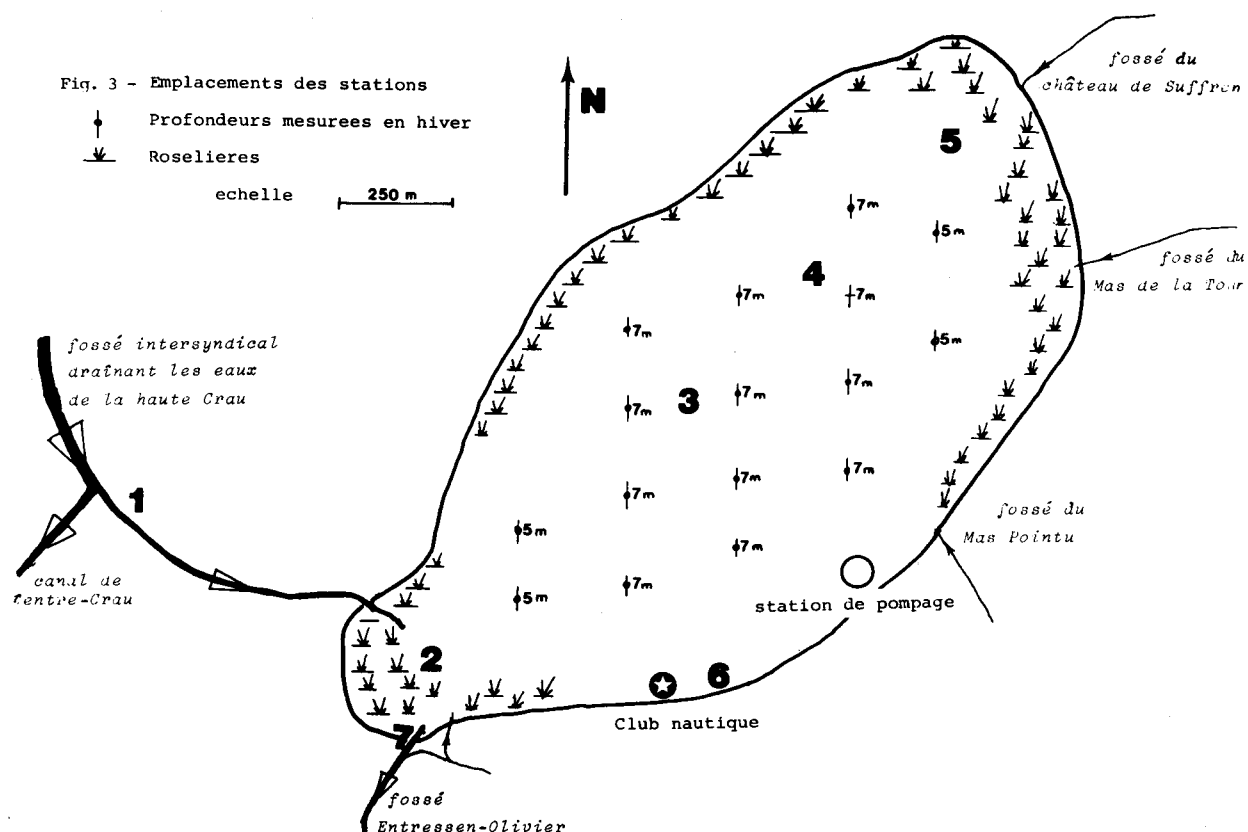


Fig. 2 - Utilisation du sol sur le bassin versant.

(carte dressée à partir de la carte départementale d'aménagement rural, 1972, complétée par des observations personnelles).



Les mesures et relevés ont été effectués selon les méthodes et les appareillages suivants :

température	: oxythermomètre : Ponselle type 02T
oxygène	: oxythermomètre : Ponselle type 02T
salinité	: salinomètre : Y.S.I. model 33
conductivité	: conductimètre : Y.S.I. model 33
calcium	: titrimètre à l'E.D.T.A.
magnésium	: titrimétrie à l'E.D.T.A.
sulfates	: gravimétrie au sulfate de Baryum
chlorures	: titrimétrie au nitrate mercurique
silicates	: colorimétrie au molybdate d'ammonium/spectrophotomètre
pH	: pHmètre Metrohm
alcalinité	: titrimétrie à l'acide chlorhydrique
azote nitreux	: méthode GREISS-ILOSVAY spectrophotomètre
azote nitrique	: méthode GREISS-ILOSVAY spectrophotomètre
azote ammoniacal	: méthode au bleu indophénol (D. SHEINER) spectrophomètre

orthophosphates : méthode DENIGES et ATKINS
sur l'eau filtrée à 1,2 μ m.
spectrophomètre

matières en suspension : filtration sur G F C whatman 1,2 μ m
(M.E.S)

matières organiques : perte au feu (525°) des M.E.S.
particulaires

matières organiques : manganimétrie en milieu acide
dissoutes

- A chacune des sorties, les mesures et relevés *in situ* et les prélèvements ont été effectués, dans chaque station, à la même heure.

Les résultats montrent l'homogénéité dans l'étang des paramètres physico-chimiques. Seules les valeurs obtenues aux stations (1-3) et parfois (4) ont été rapportées sur les différentes figures.

Au niveau de la station (1) des mesures de débit (micromoulinet OTT) et des analyses d'eau ont été faites. Ceci nous permet d'estimer les quantités d'eau et les flux des divers éléments entrant dans l'étang et de suivre leur évolution au cours du temps.

II - RESULTATS

II.1. BILAN DES ENTREES ET DES SORTIES D'EAU

Sa position géographique et sa place dans l'aménagement hydrologique régional confèrent à l'étang deux fonctions : fig (4)

- d'une part, il constitue un déversoir pour les différents fossés drainant les eaux de pluies et le surplus des eaux d'irrigation,
- d'autre part, il représente une importante réserve d'eau pour l'irrigation.

II.1.1. Entrées d'eau

- L'étang d'Entressen n'est pas en rapport avec la nappe d'eau souterraine de la Crau.

L'alimentation principale est fournie par un canal qui détourne dans l'étang une partie des eaux du fossé Intersyndical prolongeant le fossé Meyrol et par 3 petits fossés (fig. 4).

L'intensité et la périodicité de cette alimentation sont en rapport avec :

- les précipitations. Le bassin versant est constitué par une partie des Alpilles (terrains calcaires sur lesquels le ruissellement est important lors des précipitations orageuses) et par la "haute" Crau (terrains alluviaux à galets calcaires et siliceux sur lesquels le ruissellement est pratiquement nul)

Les mesures de débit effectuées d'une manière continue sur le canal principal m'ont permis d'estimer le volume d'eau entrant chaque mois dans l'étang, durant l'année 1982, par ce canal.

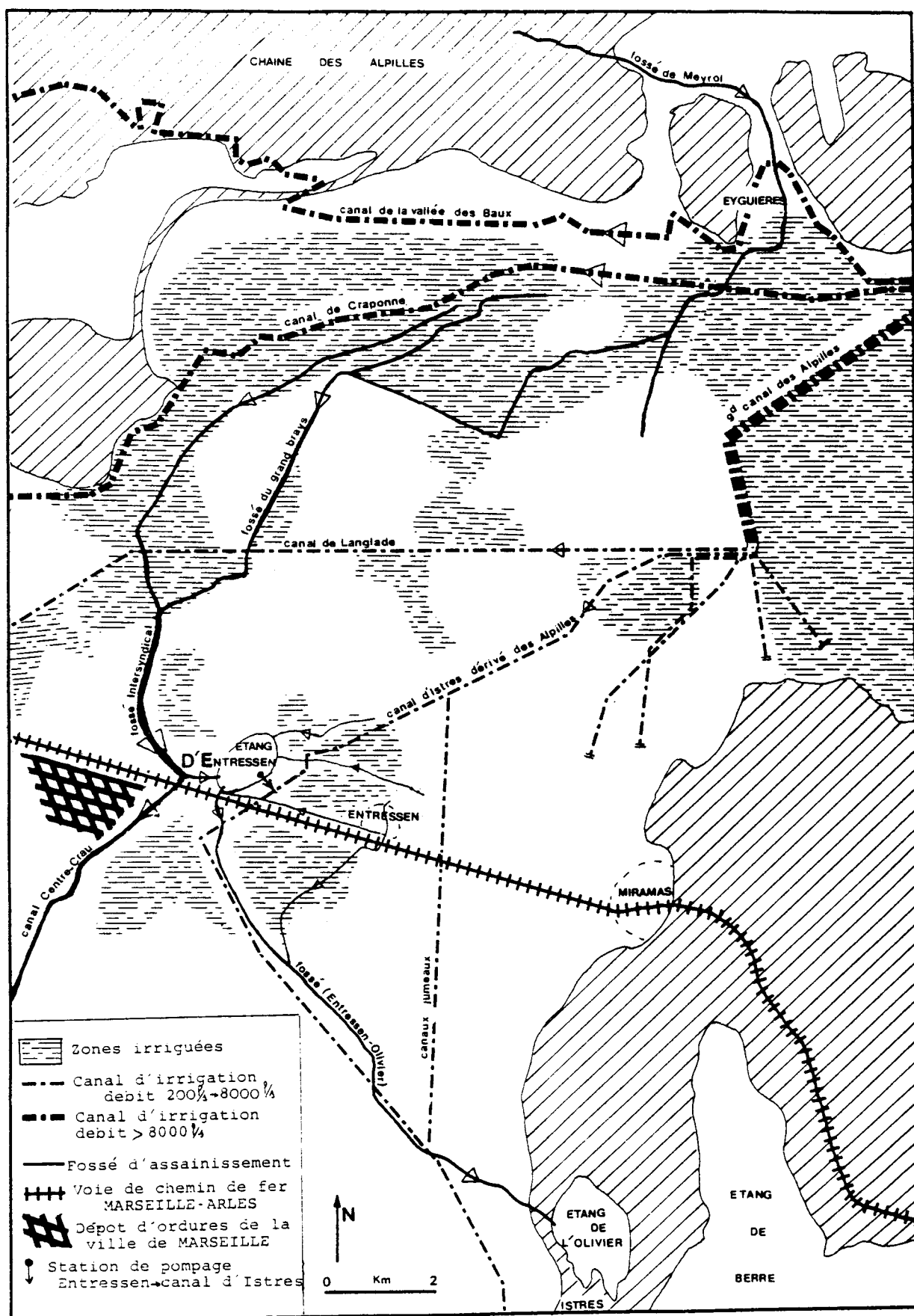


Fig.4.-Place de l'étang dans le système hydrologique de la Crau.

janvier		}	0 m ³
février			
mars			
avril			
mai	250.000 m ³	}	eau provenant du surplus d'irrigation
juin	600.000 m ³		
juillet	500.000 m ³		
août	1.300.000 m ³		
septembre	1.250.000 m ³	}	eau provenant des précipitations
octobre	1.100.000 m ³		
novembre	1.500.000 m ³		
décembre	500.000 m ³		

Il est à noter une entrée d'eau importante en août, par rapport aux mois de juin et de juillet. Ceci est dû, non pas à un accroissement du débit du canal Intersyndical mais au curage, début août, du chenal (1 m de large) bétonné commandant l'entrée des eaux dans l'étang, en partie, auparavant, colmaté par le développement d'algues filamenteuses (*Cladophora* sp.). Cette constatation montre qu'une meilleure gestion des eaux (curage du chenal d'entrée) aurait pour effet de régulariser les apports pendant les mois d'été.

II.1.2. SORTIES D'EAU

- Prélèvements

Pour les besoins de l'irrigation, une station de pompage est installée sur la rive sud.

L'eau prélevée au fond de l'étang, est dirigée dans le canal d'Istres afin d'irriguer les terres agricoles voisines (fig.4).

En 1982, la station de pompage a fonctionné du 26 mars au 18 octobre.

	Volume d'eau prélevée
mars	40.000 m ³
avril	950.000 m ³
mai	1.100.000 m ³
juin	1.050.000 m ³
juillet	1.050.000 m ³
août	1.100.000 m ³
septembre	950.000 m ³
octobre	300.000 m ³
Soit au total	6.540.000 m ³
=====	=====

La sécheresse exceptionnelle de l'année 1982 explique le pompage particulièrement important par rapport aux autres années.

La surface de l'étang est d'environ 90 hectares. Donc, une tranche d'eau de 7 m représente à peu près les exports en eau pour l'irrigation.

L'étang étant une cuvette à fond plat, d'une profondeur de 7 m en mars (période des "hautes" eaux), c'est l'équivalent du volume de l'étang qui est pompé en une année.

- Déversements

Ils se font vers l'étang de l'Olivier par le fossé Entressen-Olivier (fig. 4). Le débit de ce fossé est variable. En effet, les déversements proviennent du trop plein de l'étang et se produisent lorsque le niveau de l'eau dépasse une hauteur de 6,75 m au centre de l'étang.

En janvier, février, mars et avril, il n'y a pas eu de déversement bien que le niveau d'eau soit supérieur à 6 m 75 : des travaux de comblement de la roselière située à proximité, ont obturé l'émissaire.

En mai, juin, juillet, août et septembre, le niveau d'eau est trop bas pour provoquer un écoulement dans le fossé.

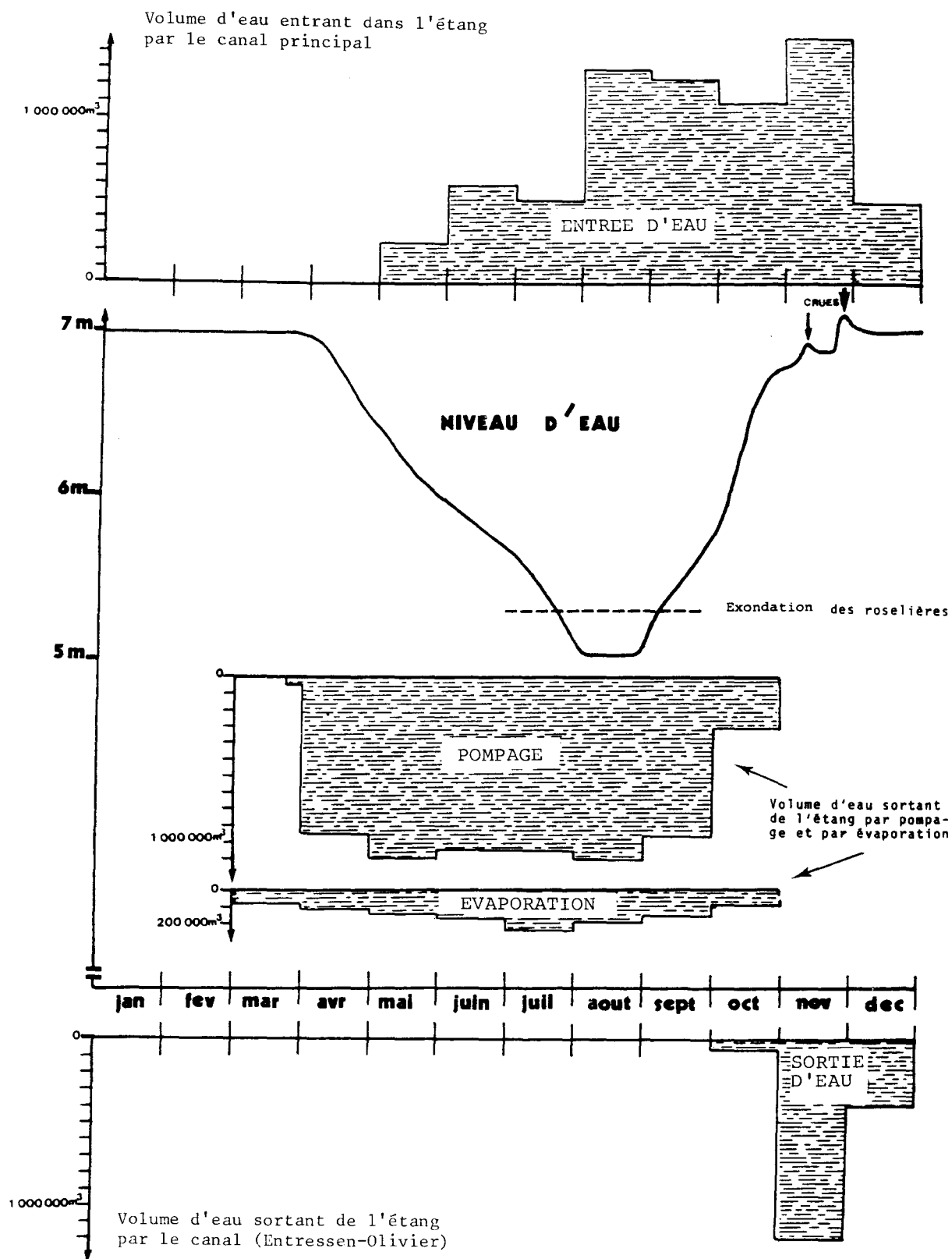


Fig. 5 - Influences des entrées et des sorties d'eau sur le niveau d'eau de l'étang.

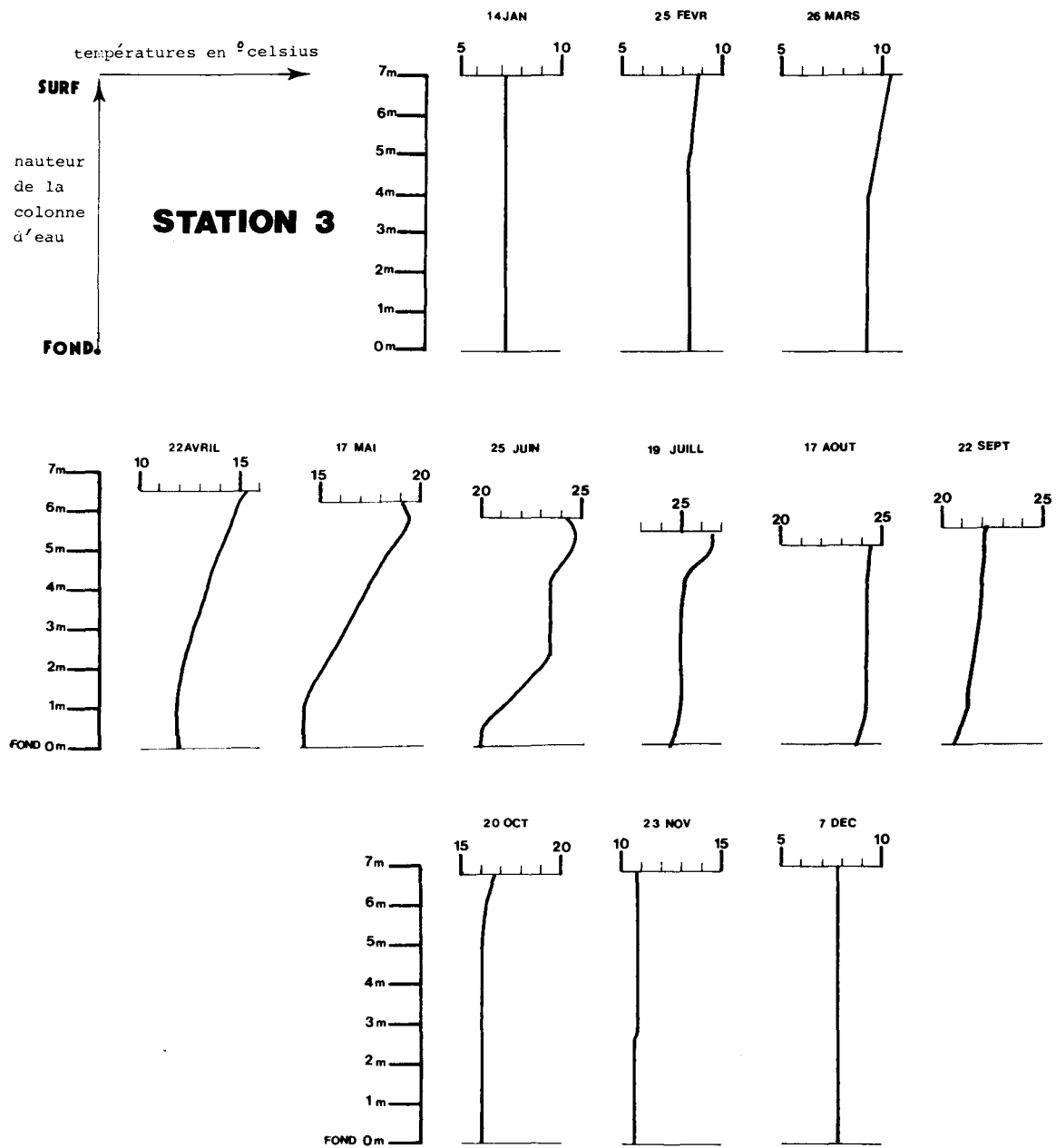


Fig. 6 - Evolution annuelle des profils verticaux de la température.

Volume d'eau écoulée

octobre	50.000 m ³
novembre	1.200.000 m ³
décembre	400.000 m ³

- Evaporation

Elle est assez importante. Elle peut être estimée à 1.000.000 m³ par an d'après les données de la Station Météorologique d'Istres.

II.1.3. Bilan - Influences des entrées et des sorties d'eau sur le niveau d'eau

Volume d'eau sortie	9.190.000 m ³
Volume d'eau entrant par le canal principal	7.000.000 m ³
Volume d'eau amenée par les petits fossés	2.190.000 m ³

(l'étang ayant, à la fin octobre, pratiquement le même niveau qu'en mars).

En fonction des quantités d'eau entrantes (fig. 5) (en surface) et des quantités d'eau prélevées (par pompage, au fond de l'étang) le temps de renouvellement de l'eau dans l'étang peut être estimé à 1 an.

II.2. TEMPERATURE

a - Durant la période hivernale, une phase d'homothermie est enregistrée (la température est la même dans toute la masse d'eau), (fig. 6).

b - Au printemps, un net réchauffement des eaux se produit avec l'installation d'un gradient thermique négatif régulier (surface → fond).

c - La période estivale débute avec la manifestation d'une thermocline en juin. En juillet et août, l'homothermie se rétablit sous l'influence de divers facteurs :

- l'action du vent,
- les conditions de renouvellement des eaux : apports en surface, retraits en profondeur par pompage,
- la baisse du niveau d'eau,
- d - Durant la période automnale, les eaux se refroidissent.

II.3. OXYGENE

a - Durant la période hivernale, une saturation des eaux en oxygène dissous sur toute la colonne d'eau est observée (courbe orthograde). (fig. 7).

b - Le réchauffement printanier des eaux et l'augmentation de l'éclairement favorisent l'activité photosynthétique qui se traduit par de forts taux en oxygène dissous avec 160 % dans les premiers mètres en avril.

c - En août, il s'établit une forte sursaturation en oxygène dans toute la colonne d'eau. Elle indique une importante production primaire. Elle est en rapport avec la prolifération des Chlorophycées consécutivement au retour des Laridés.

On constate, durant la période estivale, l'absence d'oxygène dans les quelques centimètres de la couche d'eau située au dessus de la vase ; ceci est dû à l'utilisation de l'oxygène pour la décomposition des matières organiques présentes dans la vase.

d - La période automnale présente des taux de saturation, inférieurs à 100 %. Ils traduisent la diminution de la production photosynthétique par suite du refroidissement des eaux et de la diminution de l'éclairement.

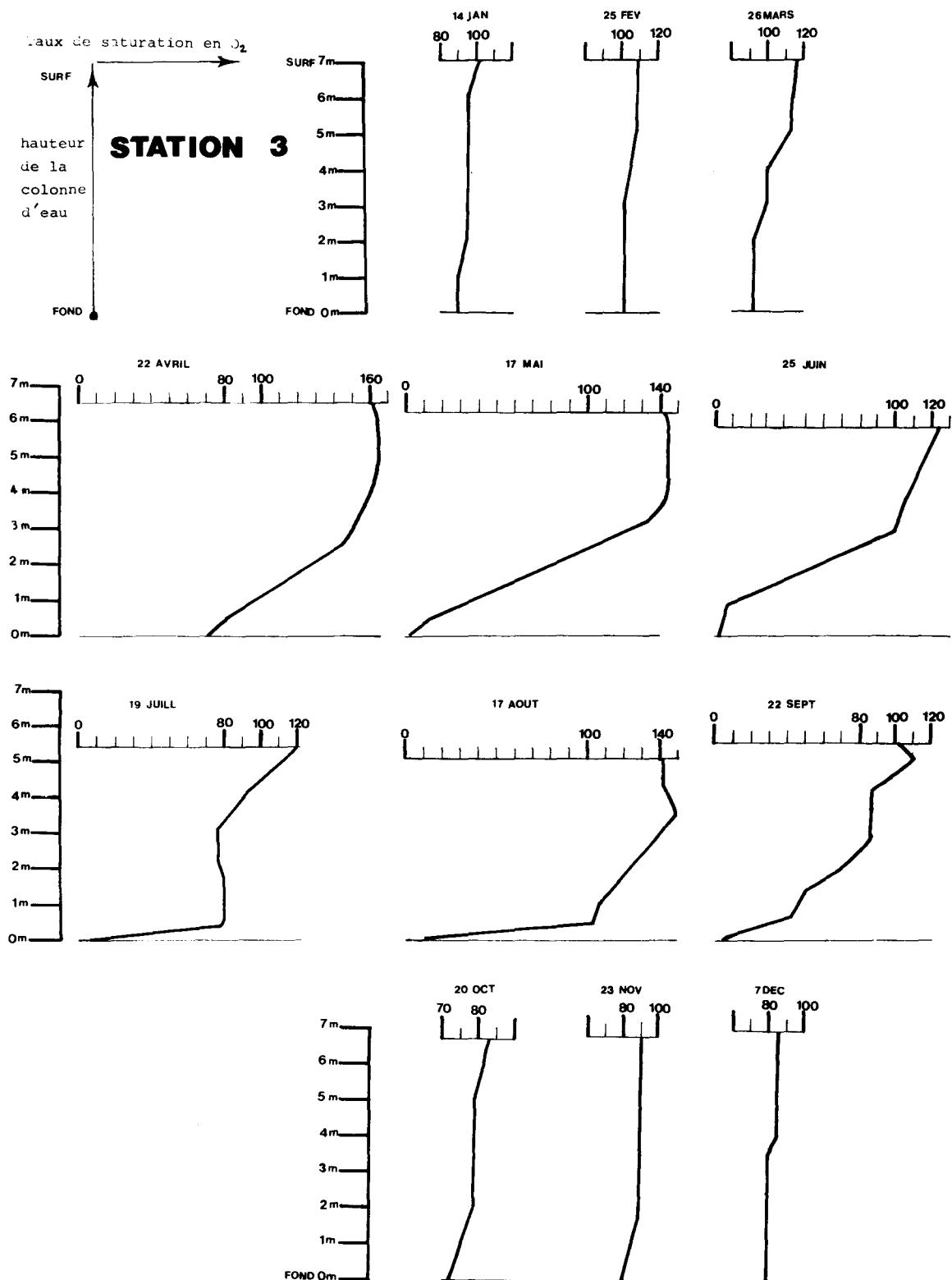


Fig. 7 - Evolution annuelle des profils verticaux des pourcentages de saturation en oxygène dissous.

II.4. MINERALISATION

- Le taux de salinité inférieur à 0,5 ‰ indique la présence d'eau douce dans l'étang.
- Les valeurs de la conductivité sont comprises entre 350 et 590 $\mu\text{S}/\text{cm}/\text{cm}^2$, elles traduisent une eau bien minéralisée. Ces valeurs correspondent à celles enregistrées en Provence calcaire - les teneurs en calcium des eaux varient entre 70 et 110 mg/l.
- Les teneurs en magnésium oscillent entre 3 et 22 mg/l
- Les valeurs des concentrations en sulfates sont de 100 mg/l, celles du chlore de 30 mg/l.
- Evolution de la teneur en silice (fig. 8)



Fig. 8 - Evolution annuelle de la teneur en silice

de janvier à avril, on constate une baisse de la teneur des eaux en silice; corrélativement, cette baisse s'accompagne d'une augmentation des effectifs des Diatomées (BERTAZZON, CAZAUBON à paraître) - observation en accord avec celles de MARILLEY (1972) et de BAUDIN (1977 dans les étangs de la région,

en mai, avec le début des arrivées d'eau par les canaux drainant le surplus des irrigations du bassin versant (terrains en partie siliceux), une remontée des teneurs en silice est constatée,

il ne faut pas exclure également un apport provenant des dépôts du fond (fond $\longrightarrow$ surface),

il est intéressant de noter qu'en août, mois au cours duquel on assiste à une chute des effectifs des Diatomées, les teneurs en silice restent suffisamment élevées pour que cette chute des effectifs ne soit pas la conséquence d'un appauvrissement du milieu en silice.

II.5. PH - ALCALINITE

- Les eaux ont un pH basique variant entre 7 et 8, avec, en été, des pH légèrement acides au fond de l'étang.

- Les mesures de l'alcalinité (fig. 9) montrent :

en mai - juin et juillet, un accroissement de l'alcalinité lié aux apports par le canal principal (station 1),

en août, en surface, une baisse de l'alcalinité due à une production photosynthétique importante, au fond de l'étang, l'alcalinité reste élevée, liée aux oxydations des matières organiques.

en période automnale, un flux d'entrée toujours important et une diminution de l'activité photosynthétique entraînent une remontée de l'alcalinité dans l'étang.

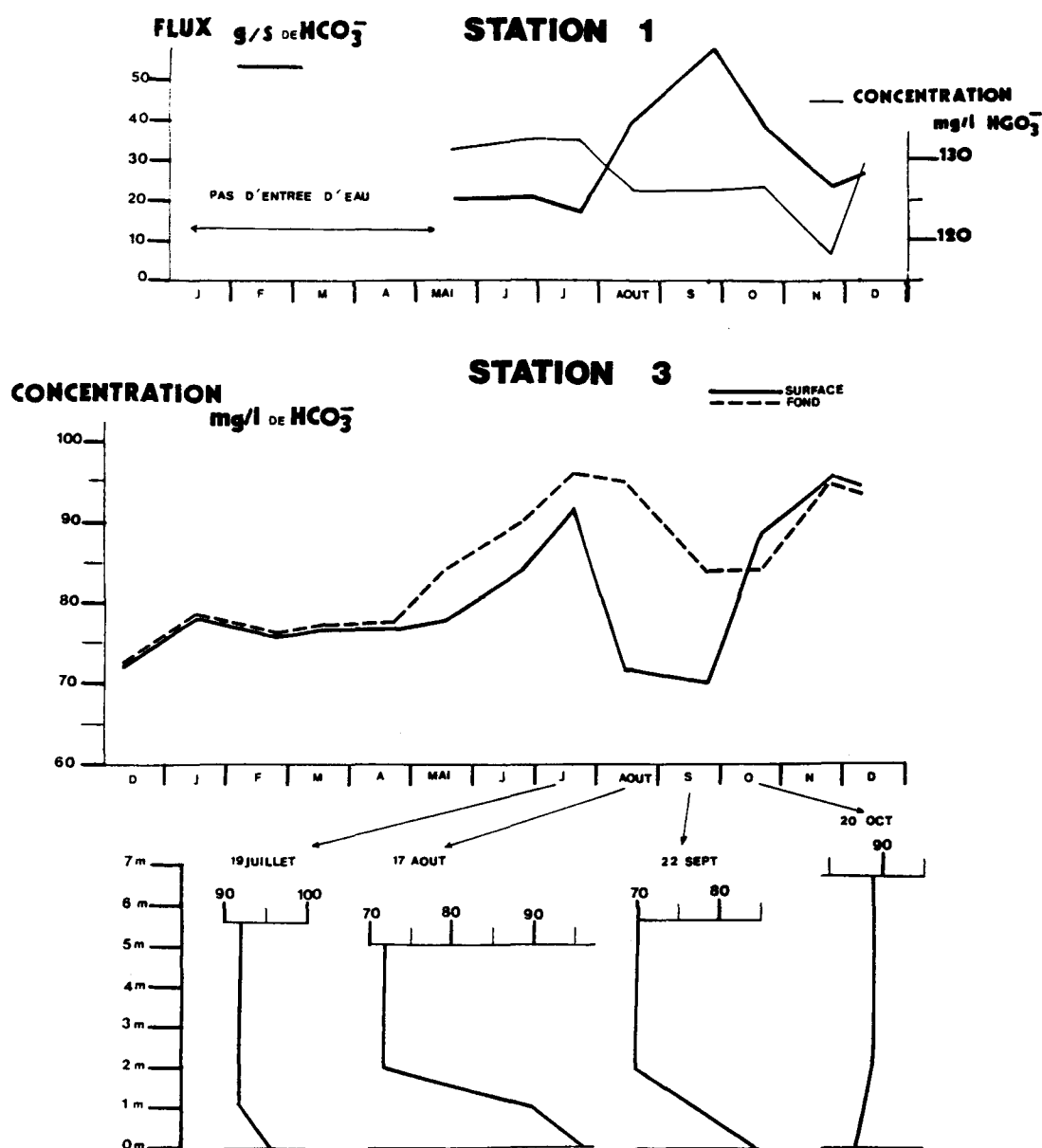


Fig. 9 .-Evolution annuelle de l'alcalinité.

II.6. NUTRIMENTS

II.6.1. Orthophosphates

Durant la période estivale, d'importantes concentrations d'orthophosphates sont mesurées, au fond de l'étang (fig. 10). A la station 1 (canal principal alimentant l'étang, le flux maximum est mesuré, début octobre.

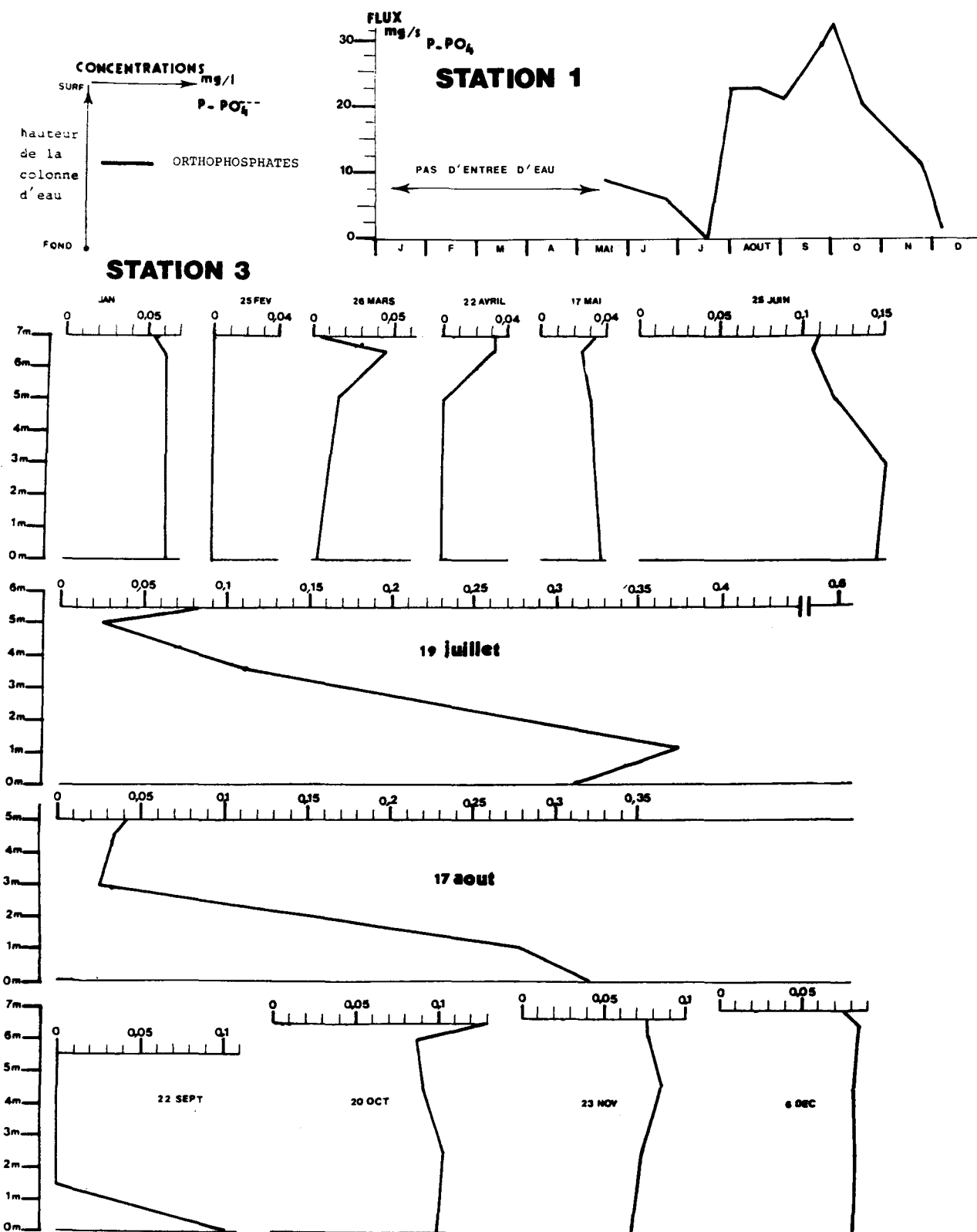


Fig 10 -Evolution annuelle des profils verticaux des teneurs en orthophosphates.

II.6.2. Azote

Les nitrates et les nitrites ne sont détectés qu'en automne et en hiver, à faible dose (fig. 11). Durant la période estivale, par contre, des teneurs élevées en ammoniacque sont mesurées, au fond de l'étang.

A la station (1), des flux importants d'azote sont enregistrés, au printemps et en automne, liés aux épandages d'engrais sur le bassin versant.

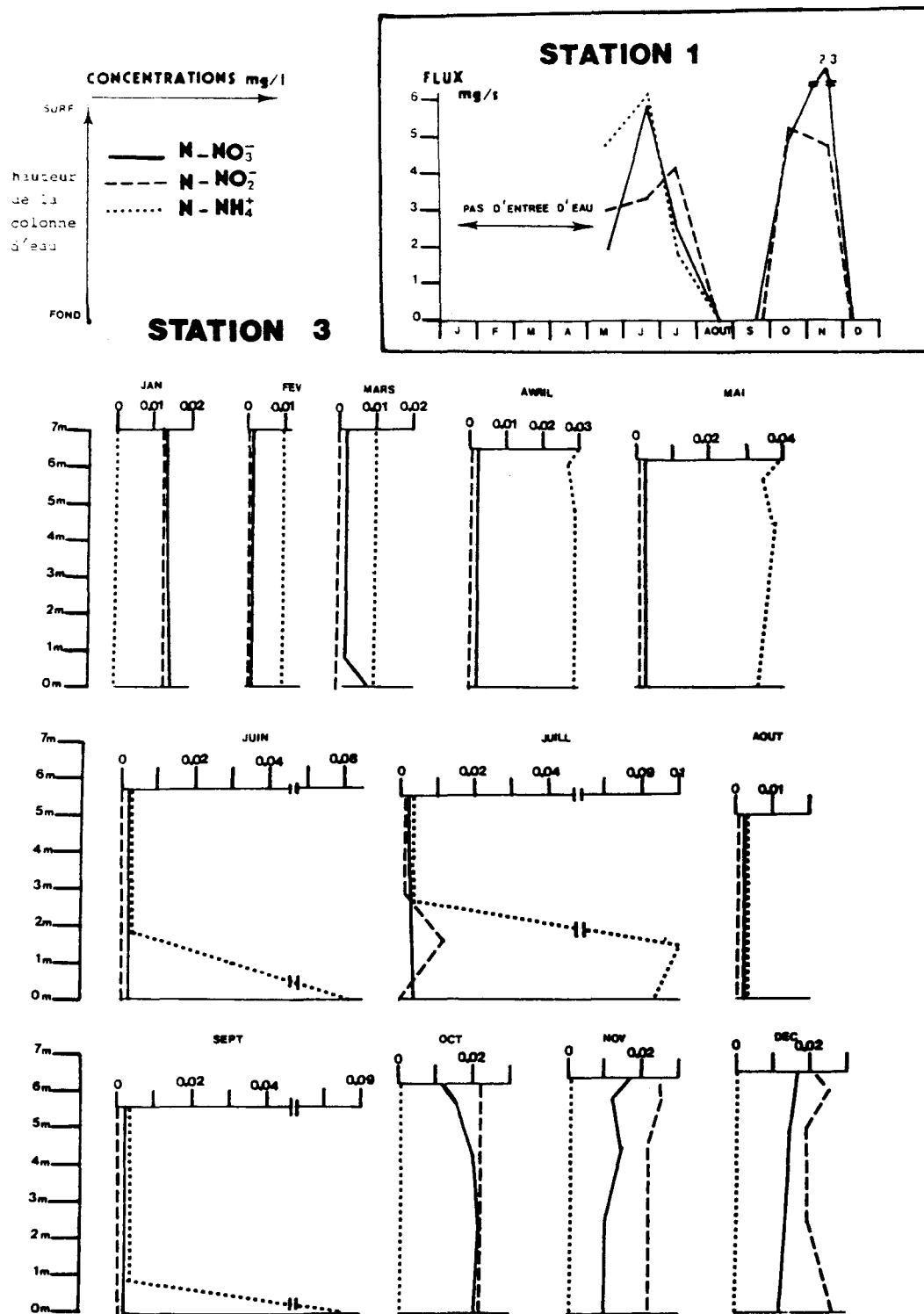


Fig.II.-Evolution annuelle des profils verticaux des teneurs en $N-NO_3^-$, $N-NO_2^-$, $N-NH_4^+$.

II.6. MATIERES ORGANIQUES

- Les matières organiques particulaires (algues, détritus, bactéries) constituent la part prépondérante du matériel en suspension (fig. 12).

- Elles présentent un maximum, en août, coïncidant avec le maximum de la biomasse phytoplanctonique (BERTAZZON, CAZAUBON, à paraître). Durant les autres mois, les algues planctoniques ne constituent qu'une faible partie des matières organiques particulaires.

STATION 3

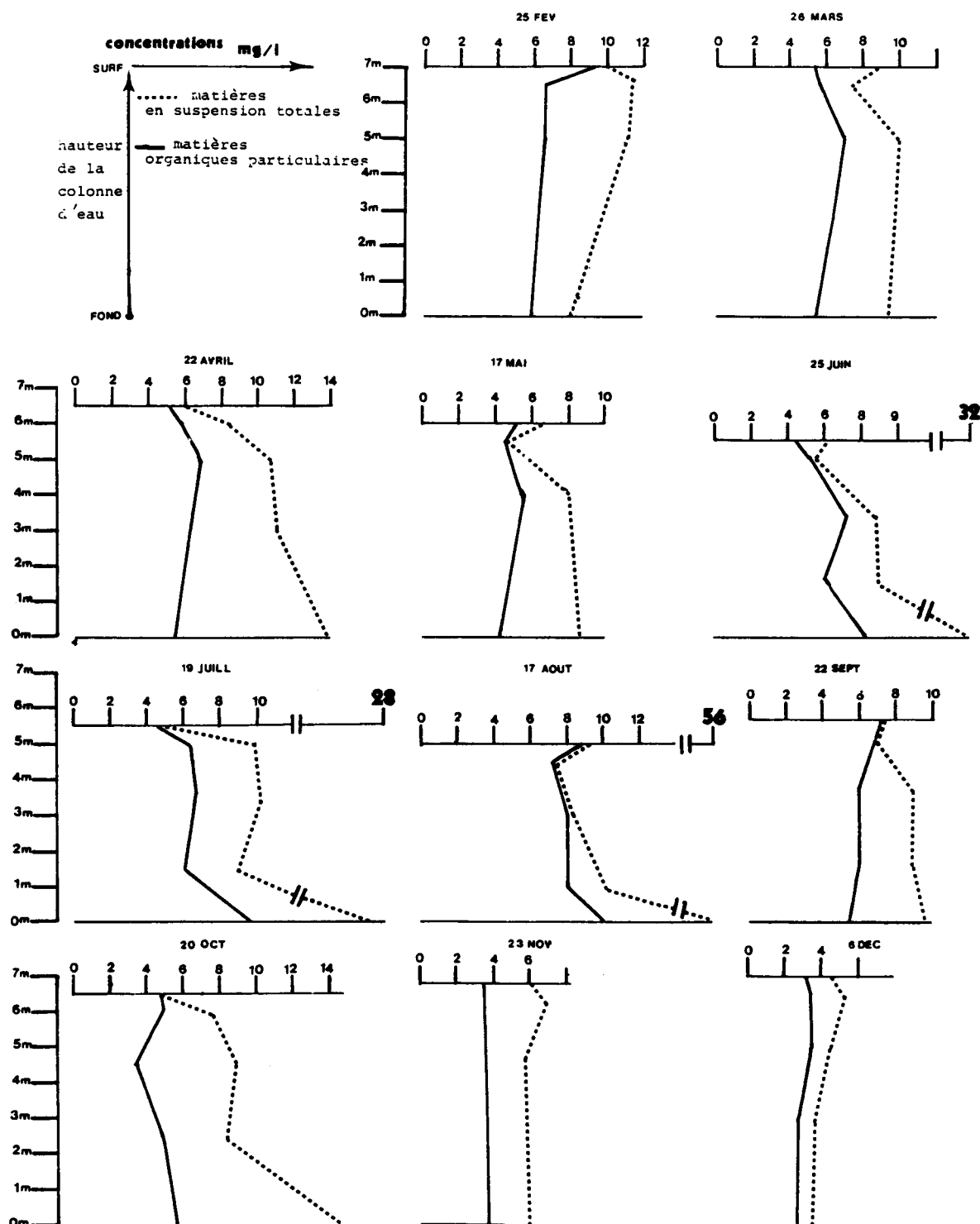
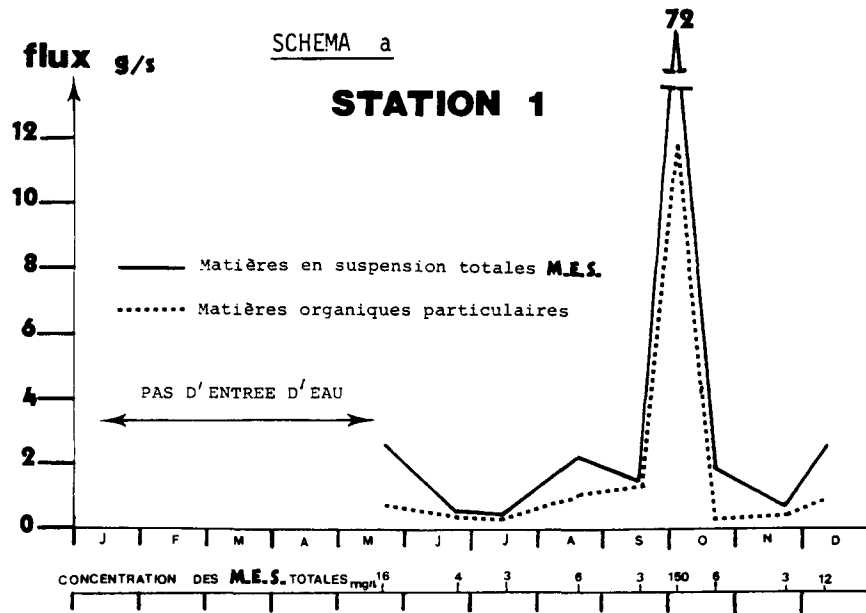


Fig.12.-Evolution annuelle des profils verticaux des teneurs en matières en suspension totales et en matières organiques particulaires.

- Les mesures des flux des matières en suspension totales et ceux des matières organiques particulaires, dans le canal principal alimentant l'étang (station 1), montrent un maximum des flux début octobre (schéma a). Les apports des matières en suspension, en grandes quantités, dans l'étang proviennent du curage de ce canal.



- Matières organiques dissoutes

Les teneurs dans les eaux sont élevées (fig. 13). En août, la forte teneur en matières organiques dissoutes, à la station 4 en surface, s'explique par la présence des oiseaux à cet endroit.

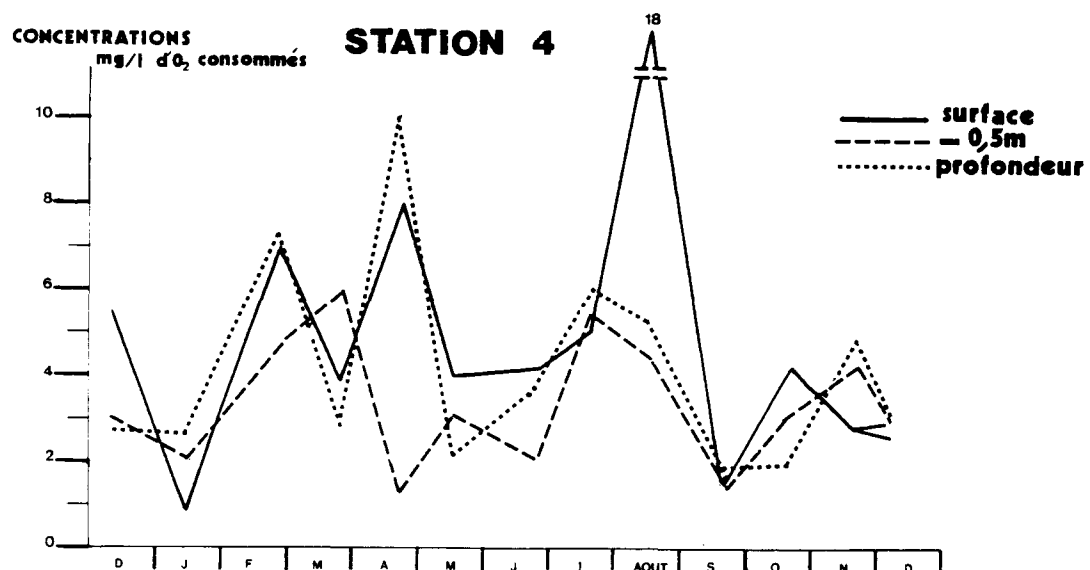


Fig.13.-Evolution annuelle des matières organiques dissoutes.

II.7. TRANSPARENCE

La transparence a été relevée par "disparition" du disque de Secchi. Elle est en étroite relation avec les matières en suspension et dissoutes présentes dans l'eau. Les valeurs sont peu élevées (1,80 m en moyenne) avec une diminution de la transparence, en été, liée au développement phytoplanctonique (1,20 m en moyenne).

III - DISCUSSION

L'étang d'Entressen est situé dans une région soumise à un climat méditerranéen caractérisé par une forte diminution des précipitations estivales. Durant l'été, l'agriculture a besoin d'eau ; ceci explique l'importance de cette réserve d'eau douce qui a été intégrée par l'homme dans un système d'irrigation complexe.

L'étang joue un rôle de réservoir tampon, en recueillant, d'une part, l'eau en excès des précipitations et de l'irrigation, et d'autre part, en assurant l'irrigation des terres voisines.

L'année 1982 a été particulièrement sèche, les pompages ont débuté dès la fin avril, entraînant une baisse importante du niveau de l'eau. En juin et juillet, il s'est produit un développement d'algues filamenteuses (*Cladophora sp.*) au niveau du chenal d'entrée, au point de le colmater en partie, réduisant considérablement la pénétration de l'eau dans l'étang. Début août, le curage du canal a permis le maintien du niveau de l'eau dans l'étang malgré des pompages intensifs.

La situation de l'étang, en région méditerranéenne explique la température des eaux particulièrement élevée en été. Il n'y a pas de thermocline estivale stable ; ceci résulte de la circulation des eaux (apports en surface, retraits en profondeur), de l'action des vents et de la baisse du niveau de l'eau.

La présence sur l'étang, d'août à avril, d'abondantes colonies de Mouettes rieuses (*Larus ridibundus*) et de Goélands argentés à pieds jaunes (*Larus cachinnans*), joue un rôle important dans le bilan chimique des eaux. Ainsi, de fortes teneurs en matières organiques particulières et dissoutes sont mesurées dans l'étang. De plus, en été, l'abondance des ions NH_4^+ dans les couches profondes et l'important relargage des orthophosphates à partir du fond traduisent la présence d'une vase riche en matières organiques.

. Les phosphates étant une des causes de l'eutrophisation des eaux (VOLLENWEIDER, 1968 ; EDMONSON, 1969 ; SCHINDLER, 1975) nous nous intéressons tout particulièrement aux valeurs trouvées au cours de la période estivale.

- En juillet et en août, des différences très nettes de concentrations en orthophosphates entre le fond et la surface peuvent traduire un intense relargage des orthophosphates par la vase. Ce phénomène est bien mis en évidence en juillet, à une époque où les apports par les eaux et ceux des oiseaux (absents à ce mois là) ne peuvent être mis en cause.

Les prélèvements de vase effectués en hiver et au printemps, montrent une vase couleur grise et marron (la couleur marron est due à la présence des composés ferriques dans la vase (bonne oxygénation des eaux du fond de l'étang).

En été, la couleur de la vase uniformément grise indique un passage d'un milieu oxydé à un milieu réducteur - les courbes de la distribution verticale des taux de l'oxygène dissous montrent une absence d'oxygène dissous au fond de l'étang.

D'après GOLTERMAN (1973), les phosphates présents dans la vase, par suite de la sédimentation des particules minérales auxquelles ils sont diversement associés, forment avec les sels ferriques des composés insolubles.

En été, la réduction des ions ferriques en ions ferreux dans un milieu anaérobie, associée à des eaux acides s'accompagne d'une libération des orthophosphates par la vase. Cet enrichissement des eaux en phosphates est favorisé par la disparition de la zone oxydée au niveau de l'interface sol-eau (BERTRU, 1975).

Ces phénomènes de relargage ont été observés par de nombreux auteurs ; parmi les travaux récents sur ce sujet, on peut citer ceux de CARIGNAN et FLETT (1981).

- Relations entre les orthophosphates et le plancton.

Le relargage des orthophosphates au cours de l'été favorise un important développement algal.

Le turn-over du phosphore dans les eaux peut être de quelques minutes (RIGLER, 1964) (LEAN et al., 1975) ; le zooplancton y joue un rôle important car la majeure partie du phosphore qu'il excrète est biologiquement assimilable (PETERS et RIGLER, 1973), (PETERS, 1975). Les travaux de DEVAUX (1977) et de LEHMAN (1980) montrent que les quantités d'azote et de phosphore excrétées par le zooplancton peuvent subvenir à la plus grande partie des besoins du phytoplancton. A Entressen, en août, nous avons compté 50.10^3 Daphnies par m^3 (BERTAZZON, BRESSAC à paraître).

La courbe d'orthophosphates du mois d'août montre la présence de ces sels sur toute la colonne d'eau malgré une très forte productivité phytoplanctonique.

- Rôle du calcium dans le bilan des orthophosphates

A Entressen, le calcium, dont les teneurs sont assez élevées, doit jouer un rôle non négligeable dans le bilan des orthophosphates. En effet, il "piège" les orthophosphates, soit par formation et précipitation d'hydroxyapatite, soit par adsorption des phosphates sur le carbonate de calcium (GOLTERMAN, 1973).

- Notion de transfert "différé" dans le temps par les matières en suspension (M.E.S.).

Début octobre, à la station 1, la figure 18 indique un maximum des flux en phosphates pénétrant dans l'étang. Il est dû à une concentration des phosphates dans l'eau très élevée et non pas à une augmentation du débit. Ce pic coïncide avec celui des matières en suspension lié au curage du canal. Ceci nous confirme l'hypothèse déjà vérifiée par CHAUVET (1981) selon laquelle, en temps normal, il y a adsorption du phosphore soluble sur les matières en suspension, limons, argiles (GOLTERMAN, 1975), qui en sédimentant s'accumulent au fond du canal. Lors des crues, ou dans ce cas, au moment du curage du canal, ces particules sont remises en suspension et constituent une voie de transfert "différé" dans le temps, par les M.E.S. Ce phénomène occupe une place prépondérante dans le bilan des apports en phosphore dans le lac.

. L'absence des nitrates, au cours de la période estivale, notamment en août, résulte de leur consommation immédiate par le phytoplancton, dont les fortes sursaturations en oxygène dissous dans la colonne d'eau traduisent son importante activité.

Le développement de l'agriculture sur le bassin versant entraîne non seulement des apports en phosphates par le canal principal alimentant l'étang mais aussi ceux des nitrates et des sulfates.

Le bassin versant est en grande partie calcaire, ce qui explique les fortes teneurs en calcium. La conductivité des eaux est élevée.

Il est bien évident que la baisse du niveau d'eau a une incidence sur les paramètres abiotiques de l'eau : échauffement plus rapide de la masse d'eau, concentration des divers éléments minéraux et organiques.

En été, l'absence d'oxygène dissous dans les couches profondes de l'étang, la forte minéralisation des eaux, les teneurs élevées en matières organiques particulaires et dissoutes, la présence d'une vase riche en matières organiques, l'abondance des ions NH_4^+ et des fortes concentrations d'orthophosphates dans les couches profondes de l'étang, sont autant d'éléments indiquant une nette tendance à l'eutrophie du milieu. Cette tendance à l'eutrophisation est confirmée par l'étude du phytoplancton (BERTAZZON, CAZAUBON, à paraître) et du zooplancton (BERTAZZON, BRESSAC, à paraître).

Aussi pour réaliser une bonne gestion des eaux et éviter une eutrophisation rapide de ce milieu il serait souhaitable de veiller impérativement à ce que, lors des pompages intensifs, de l'eau pénètre dans l'étang afin que le niveau ne baisse pas. Ceci peut être réalisé en curant régulièrement le chenal bétonné commandant l'entrée des eaux de l'étang.

BIBLIOGRAPHIE

- BAUDIN (J.P.) 1977 - Etude expérimentale des modalités du transfert du Zinc - 65 entre les principaux constituants d'un écosystème saumâtre (l'étang de Citis). *Thèse Doct. Etat. Université AIX-MARSEILLE.*
- BERTAZZON (J.P.), CAZAUBON (A.) - Etude d'un Ecosystème lacustre en région méditerranéenne l'étang d'Entressen : 2 Les algues (à paraître).
- BERTAZZON (J.P.), BRESSAC (Y.) - Etude d'un écosystème lacustre en région méditerranéenne l'étang d'Entressen : 3 le zooplancton (à paraître).
- BERTRU (G.) 1975. Etude physico-chimique et microbiologique des échanges sédiments-eau ; influence sur la trophie du système et de la périodicité du phytoplancton. *Thèse Doct. Etat. Université de RENNES.*
- BLONDEL (J.) 1961. Le problème du contrôle des effectifs du Goéland argenté en Camargue - Station Biologique de la Tour du Valat septième et huitième comptes-rendus d'activité et recueil des travaux 1960 et 1961 : 301-315.
- CARIGNAN (A.), FLETT (R.J.) 1981 - Post depositional mobility of phosphorus in lake sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 26 (2) : 361-366.
- CHAUVET (E.) 1981 - Eutrophisation du Haut-Aveyron. *Thèse 3^o cycle. Univ. Paul Sabatier TOULOUSE* : 70 p.
- DEVAUX (J.) 1977. Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central Français. *Thèse de Doctorat d'Etat. Univ. de CLERMONT* : 1 - 185.
- EDMONSON (W.T.) 1969. Eutrophication in North America. In *Eutrophication : Causes, conséquences, correctives. National Acad. Sci., Washington, C.D.*, pp. 124-149.
- GOLTERMAN (H.L.) 1973 a - Vertical Movement of Phosphate in freshwater in Environmental phosphorus handbook Wiley and Sons ed. : 509-537.
- GOLTERMAN (H.L.) 1975. the sediments and their importance, relative to the inflows, as a source of nutrients for the growth of algae. Proceedings of a symposium. *The effects of storage on water quality.*
- ISENMANN (P.) 1976 - Contribution à l'étude de la biologie de reproduction et de l'écologie du Goéland argenté à pieds jaunes *Larus argentatus michahellis* en Camargue *Terre et vie* 30 , 551-563.

- ISENMANN (P.) 1977 - Stratégie spatio-temporelle d'alimentation de la mouette rieuse *Larus ridibundus* en Camargue. *Gerfaut* 67 , 235,253.
==
- ISENMANN (P.) 1978 - La décharge d'ordures ménagères de Marseille comme habitat d'alimentation de la mouette rieuse *Larus ridibundus*. *Alauda* 46 (2), 131-146.
==
- LAMOTTE (M.), BOURLIERE (F.) 1983 - Problèmes d'Ecologie : structures et fonctionnement des écosystèmes limniques. ed. Masson . Paris. 254 p.
- LEAN (D.R.S.), CHARLTON (M.N.), BURNISSON (B.K.), MURPHY (S.P.), MILLARD (S.E.) et YOUNG (K.R.) 1975. Phosphorus : changes in ecosystem metabolism from reduced loading. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19 (1) : 249-257.
==
- LEBRETON (J.D.) et ISENMANN (P.) 1976 - Dynamique de la population camarguaise de Mouettes rieuses *Larus ridibundus* un modèle mathématique. *Terre et vie* 30 , 529-549.
==
- LEHMAN (J.T.) 1980 - Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 25 (4) : 620 - 632.
==
- MARILLEY (M.) 1972 - Etude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen l'étang de l'Olivier : eaux - sédiments - plancton. *Thèse 3° cycle. UNIV. d'Aix-Marseille*, 88.
- PETERS (R.H.) et RIGLER (F.H.) 1973. Phosphorus release by *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (6) : 821-839.
==
- PETERS (R.H.) 1975. Phosphorus excretion and the measurement of feeding and assimilation by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20 (5) : 858-859.
==
- POURRIOT (R.), CAPBLANC (J.), CHAMP (P.), MEYER (J.A.) 1982. Ecologie du plancton des eaux continentales. Collection d'écologie n°16 - Edit. MASSON, Paris New-York, Barcelon, Milan, Mexico, Rio de Janeiro.
- RIGLER (F.H.) 1964 . The phosphorus fractions and the turnover time of inorganic phosphorus in different types of Lakes. *Limnol Oceanogr.*, 9 , 511-518.
=
- RODIER (J.) 1978 - L'analyse de l'eau Dunod, Paris, 6e edit., 1136 p.
- SCHINDLER (D.W.) 1975. Whole lake eutrophication experiments with phosphorus, nitrogen and carbon. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19 : 3221-3231.
==
- TOURENQ (J.N.) 1975 - Recherches écologiques sur les chironomides (*Diptera*) de Camargue. *thèse d'Etat. Univ. Paul Sabatier de Toulouse*.
- VOLLENWEIDER (R.A.) 1968 - Scientific fundamentals of the eutrophication of Lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. O.C.D.E. Paris DAS/LSI/68.27, 192 p.

Etude d'un écosystème lacustre en région méditerranéenne. L'étang d'Entressen (B.d.R. France)

II) Les Algues

J. P. BERTAZZON[★]
A. CAZAUBON[★]

RESUME : Le peuplement algal de l'étang d'Entressen (Provence calcaire) est remarquable tant par sa richesse spécifique (180 taxons) que par les brusques variations de sa structure et de sa composition, en été: Diatomées en juillet, dominées par *Nitzschia palea*, Chlorophycées, en août dominées par les Volvocales et les Chlorococcales, simultanément au retour des Laridés qui utilisent l'étang comme dortoir. Celui-ci, enfin, montre une tendance à l'eutrophie.

SUMMARY : The algal community of Entressen lake (calcareous Provence) is remarkable by its specific richness (180 taxa). In summer, the algal populations are characterized by their sudden variations of structure and composition : in July, Diatoms predominate, mainly *Nitzschia palea*, followed by Chlorophyceae in August (including Volvocals and Chlorococcales) coinciding with the return of Laridae ; these birds are using this lake as a dormitory. This is a general tendency to eutrophication.

Words-key : algal community - lake - calcareous Provence - structure and composition. Laridae-eutrophication.

INTRODUCTION

Les Algues, représentant un des tout premiers maillons de la chaîne trophique, sont directement soumises aux conditions abiotiques et biotiques du milieu aquatique.

Elles présentent ainsi un grand intérêt en tant que "bio-indicateurs", c'est la raison pour laquelle elles feront l'objet de ce travail.

Une étude complémentaire sur l'hydrologie et l'hydrochimie de l'étang d'Entressen⁽¹⁾ a permis de mettre en évidence quelques caractéristiques de cette pièce d'eau douce méditerranéenne. Pour la bonne compréhension de la dynamique des populations algales, nous rappelons ici, succinctement, les principaux résultats :

[★]Laboratoire de Biologie Animale-Ecologie-Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme - rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE-CEDEX 13 - jeune équipe CNRS n° 034 044 Ecologie des Eaux Continentales Méditerranéennes.

⁽¹⁾BERTAZZON (J.P.) - 1984. - Etude d'un écosystème lacustre en région méditerranéenne : l'étang d'Entressen (B.d.R. FRANCE) - 1 - Hydrologie - Hydrochimie.

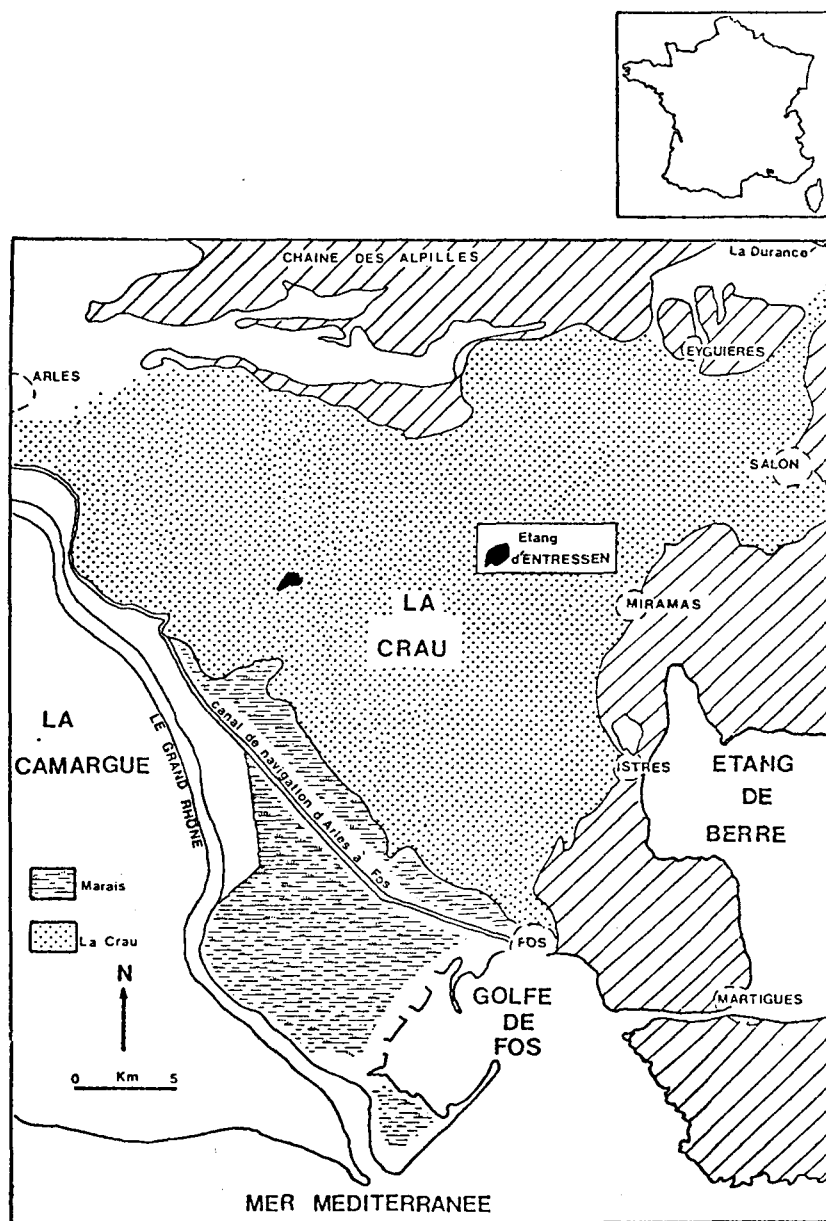


Fig.1.-Localisation de l'étang d'Entressen.

I - METHODES D'ETUDE

I.1. PHYTOPLANKTON

- Prélèvements

Ils ont été réalisés simultanément aux mêmes stations que celles retenues pour les analyses physico-chimiques (fig. 2).

Deux volumes identiques d'un litre et demie sont prélevés. L'un destiné au comptage des algues, est immédiatement fixé par du formol (5%), ce qui empêche le développement bactérien et algal ; sur l'autre volume, nous avons dosé la chlorophylle *a* active, les phéopigments et les chlorophylles *b* et *c*.

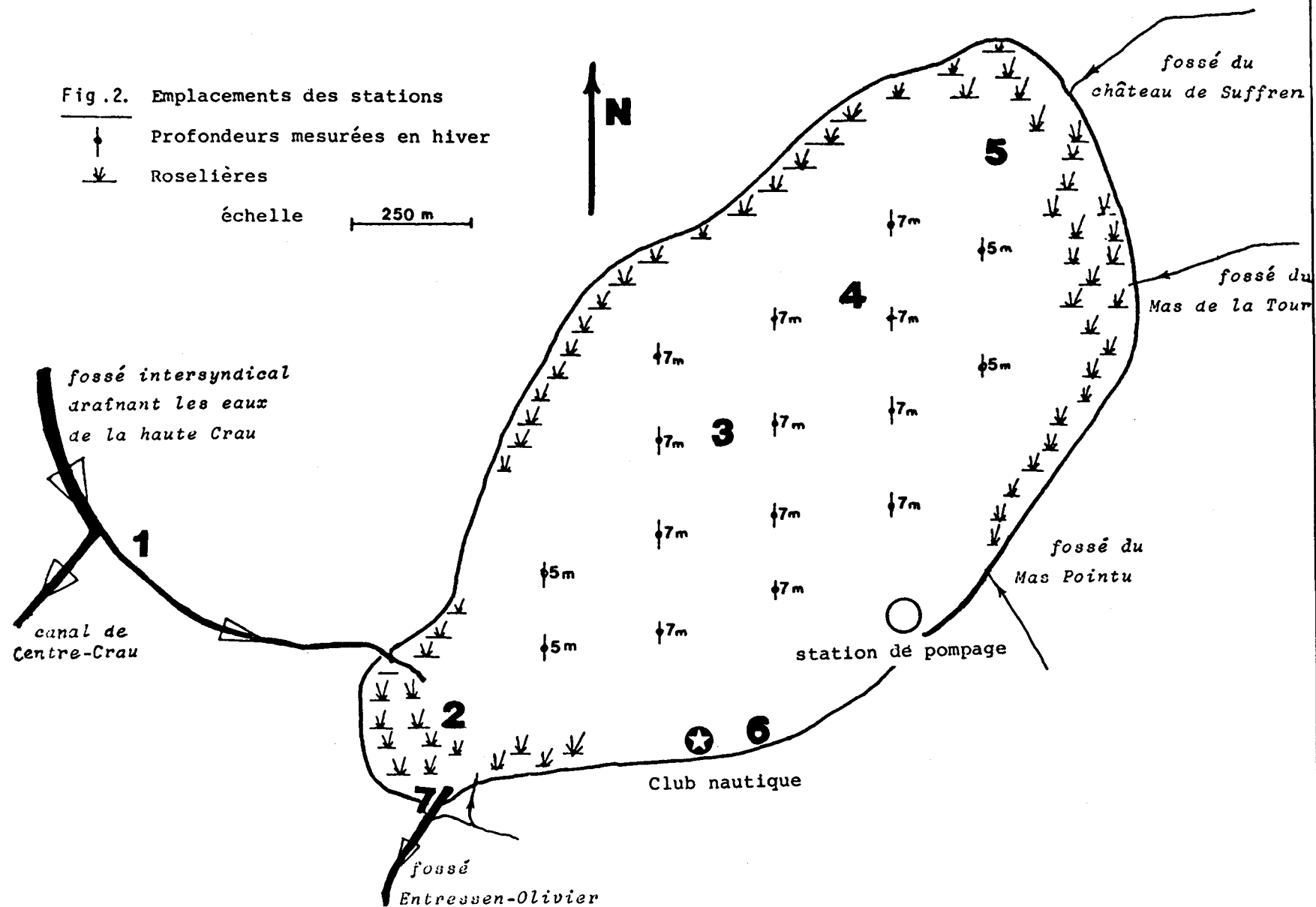
Par ailleurs, des prélèvements par traits verticaux ont été faits à l'aide d'un filet à phytoplancton au centre de l'étang (station 3)

Fig .2. Emplacements des stations

Profondeurs mesurées en hiver

 Roselières

échelle  250 m



- Techniques de numération

Les comptages ont été effectués suivant la technique d'UTERMOHL (1958). Les échantillons d'eau fixés sont agités pour remettre en suspension les particules. Un sous-échantillon est versé dans une cuve de sédimentation de 10 ml ou 25 ml puis laissé à décanter, durant 24 h. Les déterminations et les comptages sont faits au microscope inversé. Les résultats sont exprimés en nombre de cellules au litre.

La situation de l'étang en terrains calcaires explique la forte teneur en calcium des eaux. Par ailleurs, l'impact de l'agriculture du bassin versant associé à celui des abondantes colonies d'oiseaux (Laridés) sont à l'origine des teneurs anormalement élevées en nitrates, phosphates, sulfates ; cet enrichissement progressif en sels nutritifs représente un danger pour l'équilibre de cet écosystème lacustre (en cas d'eutrophisation rapide des eaux), plus particulièrement en été.

En juillet et en août, on enregistre, entre le fond et la surface de l'étang de grandes différences de concentrations d'orthophosphates, ce qui traduit vraisemblablement un "relargage" par la vase.

En août, l'absence de nitrates et la sursaturation simultanée des eaux peuvent être liées à la forte prolifération phytoplanctonique.

- Estimation des biomasses à partir des biovolumes

Le comptage des cellules présente l'inconvénient de ne pas tenir compte de la grande diversité des tailles des organismes et, donc, ne donne pas toujours une information satisfaisante sur la biomasse.

Une estimation de cette biomasse a été obtenue à partir des biovolumes ; la densité des algues planctoniques avoisinant 1, 1 mg de ces végétaux correspond à un biovolume de $10^9 \mu^3$ (CAPBLANC, 1982). Pour chaque espèce, les biovolumes sont établis en multipliant le nombre de cellules comptées par le volume cellulaire - le volume cellulaire est estimé en ramenant la forme de l'algue à une figure géométrique connue dont les dimensions sont les mensurations moyennes de l'espèce considérée.

- Mesure des pigments chlorophylliens

Nous nous sommes référés aux travaux du groupe SCOR-UNESCO (1966), de LORENZEN (1967), et de MILLERIOUX (1975). Les concentrations en chlorophylle *a* active et en phéopigments sont calculées à partir des équations de LORENZEN (1967). Celles des chlorophylles *b* et *c* sont évaluées à partir des équations de PARSONS et STRICKLAND (1963).

1.2. PERIPHYTON

Des substrats artificiels ont été utilisés (BACKHAUSS, 1968 ; DAUTA, 1975 ; GALVIN, 1982) ; ils sont constitués par une feuille de polyéthylène transparent de 0,1 mm d'épaisseur, enroulée sur un cylindre en P.V.C. (diamètre : 7,5 cm, hauteur : 22 cm). Ces substrats, lestés, ont été placés aux stations 2 - 3 et 5 ; le temps d'exposition varie de 15 à 21 jours. Souvent, ces substrats n'ont pas été retrouvés (fil coupé...), ce qui n'a pas permis une étude suivie du périphyton mais a apporté des compléments à l'inventaire algal de l'étang.

II - INVENTAIRE ALGAL

Près de 180 espèces et variétés ont été identifiées dans l'étang. Les Dia-

¹Nous tenons à remercier Monsieur BOURRELLY qui a contribué à la détermination de quelques espèces.

tomées (110 espèces) et les Euchlorophycées (40 espèces) sont les deux groupes les mieux représentés.

La diversité spécifique importante des Diatomées résulte de la présence d'un grand nombre d'espèces benthiques et épiphytiques (liées aux roselières) en dérive dans l'étang.

La présence de certaines algues comme *Rhizosolenia acuminata* (algue typiquement marine) résulte vraisemblablement d'un phénomène d'ornithochorie.

Tableau 1 : Liste des espèces d'algues inventoriées dans l'étang.

- ▽ : algues récoltées uniquement sur les substrats artificiels.
- : algues, dont seuls quelques individus ont été dénombrés.

CHROMOPHYTES

. CLASSE DES DIATOMOPHYCEES

COSCINODISCALES

- *Melosira varians* C.A. AGARDH.
- *Melosira granulata* (EHR) RALFS.
- *Melosira granulata* var. *angustissima* MULL.
- *Melosira italica* (EHR) RALFS.
- *Cyclotella meneghiniana* KUTZ.
- *Cyclotella kützingiana* THWAITES.
- *Cyclotella ocellata* PANTOCKSEK.
- *Cyclotella* sp.
- *Stephanodiscus hantzschii* GRUN.

DIATOMALES

- *Tabellaria flocculosa* (ROTH) KUTZ.
- *Diatoma vulgare* BORY.
- *Diatoma elongatum* (LYNGB) AGARDH.
- *Ceratoneis arcus* KUTZ. ○
- *Centronella reicheltii* VOIGT. ○
- *Asterionella formosa* HASSAL.
- *Fragilaria capucina* DEMAZIERES.
- *Fragilaria intermedia* GRUN.
- *Fragilaria construens* (EHR.) GRUN.
- *Fragilaria virescens* RALFS.
- *Synedra ulna* (NITZSCHE) EHR.
- *Synedra ulna* var. *oxyrhynchus* (KUTZ.) VAN HEURCK.
- *Synedra tabulata* AGARDH.
- *Synedra acus* (KUTZ.).
- *Synedra vaucheriae* (KUTZ.).
- *Synedra vaucheriae* var. *capitellata* GRUN.

- *Synedra rumpens* (KUTZ.).).

EUNOTIALES

- *Eunotia exigua* (de BREBISSE) GRUN.○
- *Eunotia denticulata* (BREBISSE) GRUN.○
- *Eunotia pectinalis* (KUTZ) RABH.○

ACHNANTHALES

- *Cocconeis placentula* EHR.
- *Cocconeis placentula* Var. *euglypta* (EHR.) CLEVE.
- *Achnanthes flexella* KUTZ.
- *Achnanthes minutissima* LANGE BERTALOT.
- *Achnanthes inflata* KUTZ.
- *Achnanthes lanceolata* de BREBISSE.
- *Rhoicosphenia curvata* KUTZ.

NAVICULALES

- *Gyrosigma acuminatum* (KUTZ.) RABH.
- *Gyrosigma spencerii* W. SMITH.
- *Diploneis elliptica* KUTZ.
- *Diploneis ovalis* (HILSE) CLEVE.
- *Stauroneis anceps* EHR.
- *Navicula cuspidata* KUTZ.
- *Navicula halophila* (GRUN.) CLEVE.
- *Navicula viridula* KUTZ.
- *Navicula lanceolata* (AGARDH) EHR.
- *Navicula rhynchocephala* KUTZ.
- *Navicula radiosa* KUTZ.
- *Navicula cryptocephala* KUTZ.
- *Navicula salinarum* GRUN.
- *Navicula dicephala* (EHR.) W SMITH
- *Navicula gastrum* (EHR.)
- *Navicula pupula* KUTZ.
- *Navicula neoventricosa* KUTZ.
- *Navicula grimmei* KRASSKE.
- *Navicula tuscula* (EHR.) GRUNOW.
- *Caloneis bacillum* (GRUN.) MERESCHKOWSKY
- *Caloneis* sp.
- *Pinnularia maior*(KUTZ.) CLEVE.
- *Pinnularia viridis* (NITZCH.) CLEVE
- *Pinnularia* sp.
- *Cymbella microcephala* GRUN.
- *Cymbella amphicephala* NAEGELI.
- *Cymbella lanceolata* (EHR.) VAN HEURCK.
- *Cymbella helvetica* KUTZ.
- *Cymbella aspera* (EHR.) CLEVE.
- *Cymbella cistula* (HEMPRICH) GRUN.
- *Cymbella affinis* KUTZ.
- *Cymbella tumida* GRUN.

- *Cymbella prostata* (BERKELEY) CLEVE.
- *Cymbella caespitosa* (KUTZ.) BRUN.
- *Cymbella ventricosa* KUTZ.
- *Amphora ovalis* KUTZ.
- *Amphora pediculus* KUTZ.
- *Amphora veneta* KUTZ.
- *Amphora commutata* GRUN.
- *Gomphonema acuminatum* EHR.
- *Gomphonema acuminatum* var. *coronata* EHR. W. SMITH.
- *Gomphonema constrictum* EHR.
- *Gomphonema constrictum* Var. *capitata* (EHR.) CLEVE.
- *Gomphonema intricatum* KUTZ.
- *Gomphonema angustatum* (KUTZ.) RABH.
- *Gomphonema angustatum* Var. *producta* GRUN.
- *Gomphonema bohemicum* REICHELT et FRICKE
- *Gomphonema gracile* EHR.
- *Gomphoneis olivacea* (LYNGBYE) DAWSON
- *Epithemia zebra* (EHR.) KUTZ
- *Epithemia* sp.
- *Nitzschia tryblionella* HANTZSCH.
- *Nitzschia dubia* W. SMITH.
- *Nitzschia linearis* W. SMITH.
- *Nitzschia vitrea* NORMAN.
- *Nitzschia dissipata* (KUTZ.) GRUN.
- *Nitzschia acuta* HANTZSCH.
- *Nitzschia gracilis* HANTZSCH.
- *Nitzschia paleacea* GRUN.
- *Nitzschia palea* (KUTZ.) W. SMITH.
- *Nitzschia fruticosa* HUSTEDT.
- *Nitzschia frustulum* (KUTZ.) RABH.
- *Nitzschia romana* GRUN.
- *Nitzschia acicularis* W. SMITH.
- *Nitzschia closterium* (EHR.) W. SM.
- *Nitzschia longissima* (BREBISSE) RALFS.
- *Nitzschia sigmoidea* (EHR.) W. SMITH.
- *Nitzschia sigma* (KUTZ.) W. SMITH.
- *Nitzschia obtusa* W. SMITH.
- *Nitzschia filiformis* (W. SMITH) HUSTEDT.
- *Surirella ovalis* de BREBISSE.
- *Surirella ovata* KUTZ.

CHLOROPHYTES

. CLASSE DES EUCHLOROPHYCEES

VOLVOCALES

- *Chlamydomonas* (plusieurs espèces)
- *Gonium* sp.
- *Pandorina morum* (MULLER) BORY.
- *Eudorina elegans* EHRENB.

- *Volvox aureus* EHRENB.

CHLOROCOCCALES

- *Tetraedron caudatum* (CORDA) HANSG.
- *Tetraedron minimum* (A.BR.) HANSG.
- *Schroederia* sp.
- *Chlorella* sp.
- *Oocystis lacustris* CHOD.
- *Kirchneriella obesa* (W.VEST) SCHIDLE
- *Kirchneriella rotunda* (KORS.) HIND.
- *Closteriopsis* sp.
- *Radiococcus* sp.
- *Monoraphidium convolutum* (CORDA) KOMARKOVA - LEGNEROVA
- *Monoraphidium contortum* (THUR. in BREB.) KOM-LEGN.
- *Monoraphidium griffithii* (BERK.) KOM. - LEGN.
- *Coelastrum microporum* NAG.
- *Crucigenia tetrapedia* (KIRCHN.) G.S. WEST.
- *Crucigenia triangularis* (CHOD.) SCHMIDLE.
- *Crucigeniella neglecta* (FOTT et ETTL).
- *Tetrastrum elegans* PLAYF.
- *Tetrastrum staurogeniaeforme* (SCHROD.) LEMM.
- *Scenedesmus acuminatus* (LAGERH.) CHOD.
- *Scenedesmus acuminatus* f. *globosus* HORTOB et NEMETH
- *Scenedesmus arcuatus* LEMMA.
- *Scenedesmus armatus* CHOD.
- *Scenedesmus ecornis* (RALFS) CHOD.
- *Scenedesmus ecornis* var. *disciformis* CHOD.
- *Scenedesmus quadricauda* (TURPIN) BREB.
- *Scenedesmus spinosus* CHOD.
- *Scenedesmus javanensis* CHOD.
- *Scenedesmus crassus* CHOD.
- *Pediastrum boryanum* (TURP.) MENIGHINI.
- *Pediastrum clathratum* SCHROETER.
- *Pediastrum duplex* MEYEN,
- *Pediastrum simplex* MEYEN,
- *Pediastrum tetras* (EHR.) RALFS.
- *Elakatothrix gelatinosa* WILLE

. CLASSE. ULOTHRICOPHYCEES

ULOTHRICALES

- *Ulothrix* sp. ▽
- *Microspora* sp.

CHAETOPHORALES

- *Chaetophora* sp. ▽
- *Stigeoclonium* sp. ▽

OEDOGENIALES

- *Oedogonium* sp. ▽

SIPHONOCCLADALES

- *Cladophora* sp.

. CLASSE. ZYGOPHYCEES

ZYGNEATALES

- *Mougeotia* sp.
- *Closterium lineatum* EHRENB.
- *Staurastrum* sp.
- *Cosmarium ornatum* RALFS
- *Cosmarium depressum* (NAG.) LUND.
- *Cosmarium* sp.

PYRRHOPHYTES

. CLASSE. CRYPTOPHYCEES

CRYPTOMONADALES

- *Cryptomonas* sp.

. CLASSE. DINOPHYCEES

PERIDINIALES

- *Peridinium* sp. O
- *Ceratium cornutum* (EHR.) CLAP et LACHM.O

EUGLENOPHYTES

. CLASSE. EUGLENOPHYCEES

EUGLENALES

- *Euglena* sp.
- *Phacus* sp1.
- *Phacus* sp2.
- *Trachelomonas* sp.

CYANOSCHIZOPHYTES

. CLASSE. CYANOPHYCEES

CHROOCOCCALES

- *Merismopedia minima* BECK.
- *Microcystis flos-aquae* (Wittr.) KIRCHNER
- *Microcystis viridis* (A. BR.) LEMM.
- *Microcystis* sp.

- *Gloeocapsa* sp.
- *Gloeotheca* sp.
- *Chroococcus* sp.

NOSTOCALES

- *Calothrix* sp.
- *Anabaena spiroides* KLEBAHN ▽
- *Anabaena* sp. ▽
- *Oscillatoria* sp.
- *Lyngbya* sp. ▽
- *Schizothrix* sp. ▽

+

+ +

ALGUE MARINE

- *Rhizosolenia acuminata* GRAN. ○

L'étang d'Entressen présente une grande richesse algale. Pour de très nombreux étangs ou lacs, le nombre d'espèces est nettement inférieur.

C'est ainsi que, dans les étangs d'eaux saumâtres de la région, nous trouvons 38 espèces dans l'étang de l'Olivier (MARILLEY, 1972), 10 espèces dans celui de Citis (BAUDIN, 1977).

Dans les retenues hydroélectriques, la richesse spécifique est également plus faible : 38 espèces à Serre-Ponçon (CHAMPEAU et coll, 1980), 69 espèces à Sainte-Croix (BIN-MOLE, 1983).

A titre de comparaison, on peut citer dans la région parisienne, le lac de Créteil dans lequel 73 espèces seulement sont recensées (CARDINAL, 1981).

III - CYCLE ANNUEL DES DENSITES ET DES BIOMASSES DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES

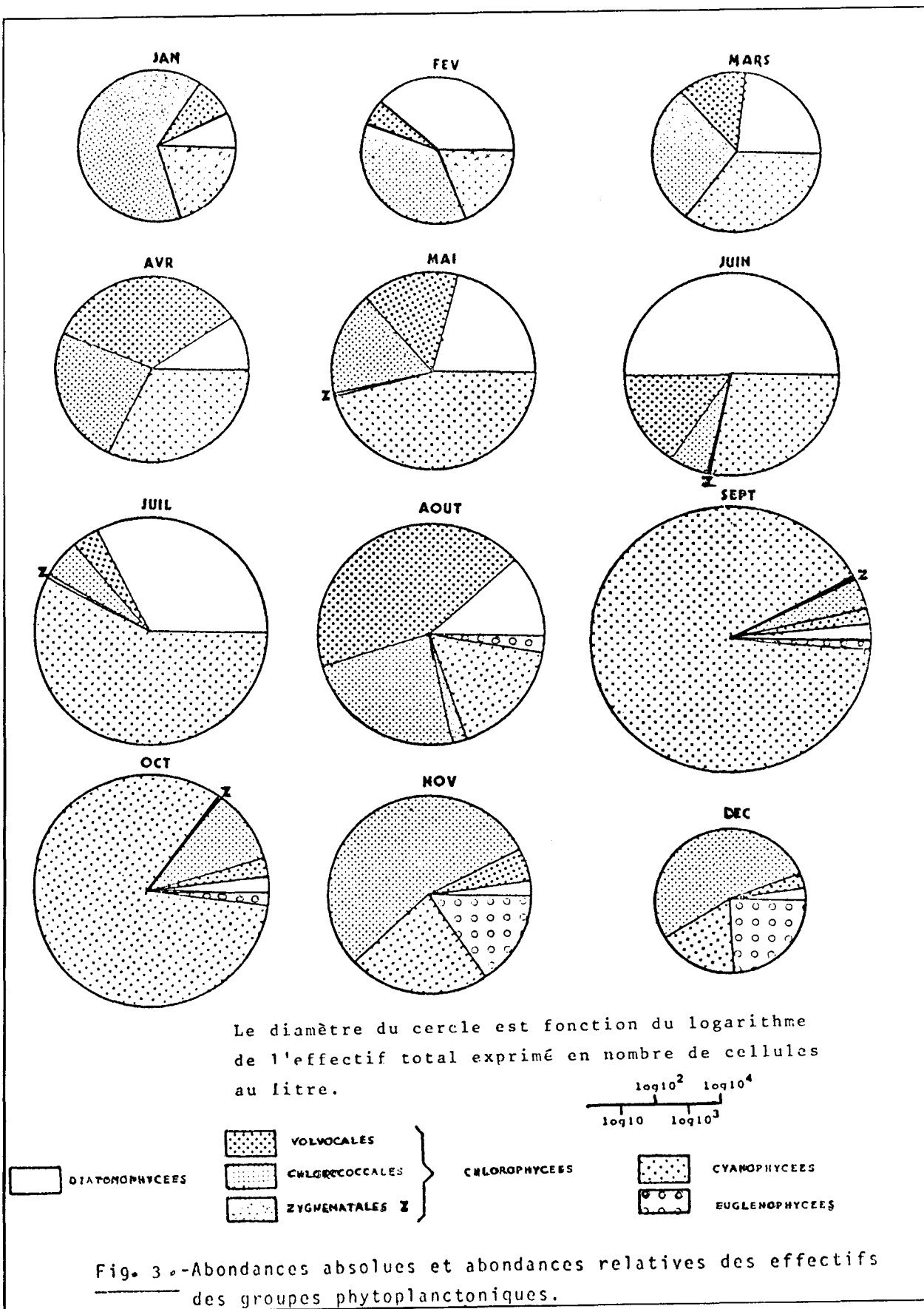
III.1. EVOLUTION GLOBALE DES ALGUES

1°) La figure 3 retrace la répartition mensuelle des abondances absolues et des abondances relatives des grands groupes phytoplanctoniques présents dans l'étang. La plus grande densité algale (6.10^7 cellules/litre) enregistrée en septembre, est essentiellement due à la prolifération "explosive" des Cyanophycées.

En revanche, la répartition mensuelle des biomasses absolues et des biomasses relatives de ces mêmes groupes, traduite par la figure 4, met en évidence que le maximum (3,5 mg/l) se situe alors en août, et non en septembre, et qu'il est dû, dans ce cas, aux Chlorophycées et non aux Cyanophycées.

Le décalage temporel des deux maxima résulte essentiellement du fait que les algues dominantes en août et en septembre n'appartiennent pas aux mêmes espèces et, par conséquent, ne représentent pas le même biovolume.

2°) En août, se détache un "bloom" des Volvocales (fig. 3 et 4) consécutivement au retour des Laridés au début de ce mois. Le développement intensif de ces Volvocales entraîne un fort accroissement de la biomasse algale, qui passe alors de 0,85 mg/l



la surface unitaire correspond à 1g/litre.

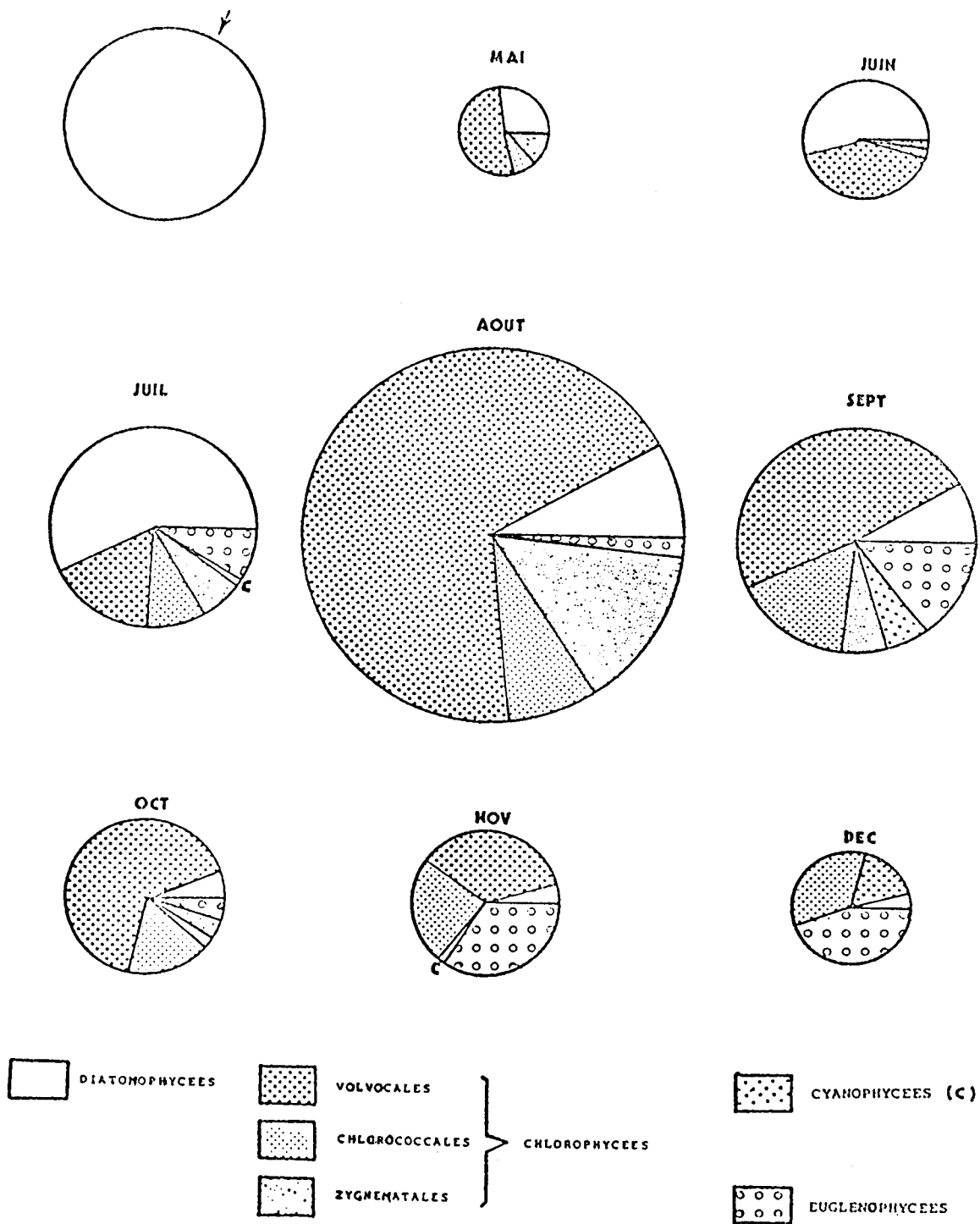


Fig. 4. - Abondances absolues et abondances relatives des biomasses des groupes phytoplanctoniques.

(en juillet) à 3,5 mg/l.

HOMOGENEITE DES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES

Le peuplement algal aux stations 2, 3, 4 et 5 offre dans son ensemble une grande uniformité, ce qui traduit une certaine homogénéité de l'étang.

Les effectifs de 3 Algues dominantes (la Diatomée *Nitzschia palea*, la Chlorococcale *Scenedesmus ecornis* et la Cyanophycée *Merismopedia minima* , ainsi que ceux des Volvocales prises dans leur ensemble témoignent à titre d'exemple de ce caractère d'homogénéité (tableau 1). C'est la raison pour laquelle seuls les résultats obtenus à la station 1 sont développés ici.

		St. 2	St. 3	St. 4	St. 5
juillet	<i>Nitzschia palea</i>	$1,8.10^6$	$3,2.10^6$	$2,5.10^6$	$1,7.10^6$
août	<i>Nitzschia palea</i>	3.10^4	0	0	2.10^4
	Volvocales	$4,7.10^6$	$4,5.10^6$	6.10^6	4.10^6
	<i>Scenedesmus ecornis</i>	$1,5.10^6$	$1,2.10^6$	2.10^6	$1,5.10^6$
	<i>Merismopedia minima</i>	8.10^4	$4,2.10^5$	$1,7.10^5$	2.10^4
sept.	Volvocales	2.10^5	6.10^5	5.10^5	$1,5.10^5$
	<i>Scenedesmus ecornis</i>	$1,4.10^5$	$3,3.10^5$	$3,5.10^5$	$1,2.10^5$
	<i>Merismopedia minima</i>	$4,8.10^7$	$5,1.10^7$	$2,0.10^7$	$1,2.10^7$

Tableau 1. - Effectifs des Volvocales et de 3 espèces dominantes en juillet, août et septembre.

Les effectifs sont exprimés en nombre de cellules au litre.

III.2. EVOLUTION DES GROUPES PRINCIPAUX

III.2.1. Diatomées

Leur effectif augmente régulièrement de janvier (1.10^4 cellules au litre) à juin (66.10^4 cellules au litre) avec une poussée maximale en juillet (6.10^6 cellules au litre). Par la suite, leur nombre diminue.

Durant la période hivernale, *Melosira varians* est prépondérante, accom-

pagnée de quelques espèces bien représentées : *Melosira granulata*, *Melosira granulata* var. *angustissima*, *Cocconeis placentula* var. *angustissima*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Fragilaria virescens* (cette dernière espèce étant trouvée uniquement dans les stations proches des roselières).

Avec le réchauffement des eaux et l'augmentation de la luminosité, en avril, *Cyclotella* sp. devient l'espèce dominante (4.10^4 cellules au litre). Son développement est maximum en juillet (4.10^5 cellules au litre). Ceci est en accord avec l'observation de CAPBLANCQ J. et LAVILLE H. (1983); *Cyclotella* n'abonde que lorsque la température des eaux dépasse 10°C . Cette constatation rejoint celles faites par CHAMPEAU (1980) et BIN-MOLE (1983) dans les retenues hydroélectriques de la région, respectivement à Serre-Ponçon et Sainte-Croix. A Entressen, à partir d'août, cette Diatomée se raréfie.

En mai, juin et juillet *Cocconeis placentula* var. *euglypta* se développe (6.10^5 cellules au litre). Son effectif passe par un maximum en août (1.10^6 cellules au litre). Ensuite, elle devient l'espèce dominante parmi les Diatomées, accompagnée de *Nitzschia acicularis*. Cette dernière espèce est bien représentée dans le lac de Serre-Ponçon et dans celui d'Embrun (CHAMPEAU et coll., 1980).

En juillet, *Nitzschia palea* abonde dans tout l'étang (6.10^6 cellules au litre), alors qu'elle n'est pas détectée en juin. En août, *Nitzschia palea* disparaît presque totalement de l'étang.

La prolifération estivale de ces deux Diatomées mesosaprobies (*Cocconeis placentula* et *Nitzschia palea*) qui dominent le peuplement phytoplanctonique n'a, à notre connaissance, jamais été signalée dans les lacs et les étangs français ; elle apparaît donc comme une caractéristique biocoenotique originale de l'étang d'Entressen.

A partir d'août, les Diatomées voient leurs effectifs et leurs abondances spécifiques décroître.

Remarque

Dans le canal principal alimentant l'étang (station 1), le peuplement est essentiellement dominé par les Diatomées : *Achnanthes affinis*, *Amphora ovalis*, *Cymbella ventricosa*, *Diatoma vulgare*, *Diploneis elliptica*, *Diploneis ovalis*, *Navicula cryptocephala*, et par une algue verte filamenteuse *Cladophora* sp. La présence de ces algues indique clairement un niveau α ou β mesosaprobe de l'eau (ZELINKA et MARVAN, 1961 . TUROBOYSKI, 1966 ; SLADECEK, 1973 ; CAZAUBON et GALVIN, 1982).

III.2.2. CHLOROPHYCEES

a/ Volvocales

Au cours du premier semestre, les genres *Chlamydomonas* et *Pandorina* (*Pandorina morum*) dominant.

En août, les Volvocales, essentiellement les *Chlamydomonas*, prolifèrent ($4,5.10^6$ cellules au litre). Ce développement est concomitant avec le retour des Laridés sur l'étang et les apports en matières organiques qui en résultent (BERTAZZON, 1984). Cet accroissement du nombre des Volvocales peut donc être lié aux fortes teneurs en matières organiques, ce qui, en Provence, a déjà été signalé par GREGOIRE (1981) dans l'anse d'Esparron (Verdon).

En septembre la diminution de leurs effectifs est en corrélation avec l'absence des orthophosphates dans les eaux.

b/ Chlorococcales

Elles sont pérennes avec des densités maximales d'août à novembre.

De janvier (6.10^4 cellules au litre) à juin (9.10^4 cellules au litre), les Chlorococcales ne manifestent qu'une petite poussée, en avril (17.10^4 cellules au litre) due principalement à la forte représentation de *Crucigenia tetrapedia* (8.10^4 cellules au litre) et de *Scenedesmus quadricauda* (4.10^4 cellules au litre). On note également la présence de : *Pediastrum boryanum*, *Pediastrum simplex*, *Scenedesmus ecornis*, *Scenedesmus acuminatus*, *Monoraphidium griffithi*, *Kirchneriella rotunda*.

Kirchneriella rotunda devient dominante (5.10^5 cellules au litre) en juillet. Elle se raréfie en août, tandis que d'autres Chlorococcales prolifèrent.

<i>Scenedesmus ecornis</i>	$1,2. 10^6$	cellules au litre
<i>Coelastrum microporum</i>	6.10^5	cellules au litre
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	9.10^4	cellules au litre
<i>Tetraedron minimum</i>	5.10^4	cellules au litre
<i>Pediastrum boryanum</i>	4.10^4	cellules au litre

Comme pour les Volvocales, le développement des Chlorococcales, et, notamment des *Scenedesmus*, est lié à l'enrichissement des eaux en éléments azotés et phosphatés par suite du retour des Laridés (LE COHU, 1974 ; GOLTERMAN, 1973 b ; BRUNEL-DELCAUX et GUERRI, 1980).

En septembre, nous trouvons les mêmes espèces qu'en août, avec cependant une décroissance des populations de *Scenedesmus* qui deviennent sporadiques les mois suivants. On enregistre une nouvelle poussée de *Kirchneriella rotunda* ($2,6.10^5$ cellules au litre) et le développement de :

<i>Crucigenia triangularis</i>	$3,5. 10^5$	cellules au litre
<i>Monoraphidium griffithi</i>	$1. 10^5$	cellules au litre
<i>Oocystis lacustris</i>	$0,9. 10^5$	cellules au litre

Monoraphidium contortum, *Elakathothrix gelatinosa*, et *Tetrastrum elegans*.

D'octobre à décembre, on note le même cortège d'espèces qu'en septembre, marqué, toutefois, en octobre par le développement maximum de *Kirchneriella rotunda* ($1,5. 10^6$ cellules au litre), d'*Oocystis lacustris* ($3. 10^5$ cellules au litre) et de *Pediastrum boryanum* (3.10^5 cellules au litre).

En novembre, *Crucigeniella neglecta* apparaît (7.10^4 cellules au litre).

En décembre, les effectifs des Chlorococcales baissent en raison du refroidissement des eaux et de la forte diminution de l'éclairement.

c/ Zygnematales

Elles sont très faiblement représentées, voire absentes, au cours de certains mois. En août, au contraire, leur représentation est intensive avec un effectif de 1.10^5 cellules au litre.

Durant ce mois, 3 espèces sont recensées : *Closterium lineatum* (5.10^4 cellules au litre), *Staurastrum* sp. ($2,8. 10^4$ cellules au litre) et *Cosmarium* sp. ($2,2.10^4$ cellules au litre). Leurs effectifs sont relativement réduits tandis que leurs biomasses (fig. 4) sont très fortes.

III.2.3. CYANOPHYCEES

Elles sont pérennes avec une densité maximale de 51.10^6 cellules au litre en septembre, due essentiellement à la Chroococcale *Merismopedia minima*. Toutefois, durant

ce mois, cette espèce bien que largement prédominante ne constitue qu'une faible partie de la biomasse algale, en raison du petit volume des individus qui la composent (inférieur à 1 um^3).

Merismopedia minima, forme coloniale de 8 - 16 - 32 ou 64 cellules, se développe en juillet suivant un gradient d'abondance croissant en fonction de la profondeur, cette Cyanophycée fuyant alors, une luminosité vraisemblablement trop intense en surface.

surface :	1.10^6	cellules au litre
- 2 m	6.10^6	cellules au litre
- 4 m	9.10^6	cellules au litre
fond	21.10^6	cellules au litre

Elle se maintient ensuite dans l'étang jusqu'en octobre. Les Cyanophycées sont ainsi représentées de janvier à juin par *Microcystis* sp. (associée à *Chroococcus* sp. en janvier), enfin en novembre et décembre par *Microcystis flos-aquae*.

Le développement des Cyanophycées dans l'étang est, sans doute, favorisé par les fortes teneurs en matières organiques (FOGG, STEWART, FAY, WALSY, 1973).

III.2.4. Euglénophycées

Comme les Cyanophycées, les Volvocales et les Chlorococcales, certaines Euglénophycées sont très abondantes dans les milieux riches en matières organiques (ANGELI dans PESSON 1976, CAZAUBON-GALVIN 1984).

Comme les Chlorophycées, elles comptent de nombreuses espèces hétérotrophes facultatives (ROUND, 1972 - ANGELI, 1979).

A partir d'août, elles se développent régulièrement, constituant avec les genres *Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*, une partie importante du phytoplancton automnal.

III.3. REMARQUES

III.3.1. Impact du zooplancton

Lors de la prolifération des *Chlamydomonas*, en août, on remarque, dans la communauté zooplanctonique, l'abondance simultanée d'un grand Cladocère herbivore filtreur : *Daphnia hyalina*. Cette espèce ingère des particules de dimensions de 1 à 15 um (VISVERBERG, 1976), les *Chlamydomonas* mesurant de 5 à 10 um constituent une source de nourriture - les *Chlamydomonas* sont souvent utilisés, avec de bons résultats, dans les élevages de Cladocères (CHAMP et POURRIOT, 1977) -. Cependant, si les Daphnies limitent donc par ingestion la prolifération des Volvocales, en revanche, elles la favorisent d'une autre manière. En effet, recyclant rapidement les éléments nutritifs, notamment le phosphore, les orthophosphates demeurent présents dans l'eau et sont donc, de nouveau disponibles pour la production algale.

III.3.2. Impact de l'hydrologie

1°/ la circulation des eaux de l'étang (apports d'eau peu chargée en cellules algales, retraits d'eau, riche en phytoplancton, effectués par pompage en été) entraîne une "dilution" des densités algales et donc des biomasses. Ainsi, en août, cette dilution est évaluée à $\frac{1}{5}$.

2°/ Début octobre, les travaux de curage du canal principal ont fortement perturbé l'étang en remettant en circulation d'importantes quantités de matières en suspension, augmentant ainsi la turbidité de l'eau ; ceci, entre autres causes, a provoqué une baisse des densités algales en octobre.

III.4. PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

L'évolution, de mai à décembre, des teneurs en chlorophylle a active et en phéopigments est exprimée dans le tableau 2.

III.4.1. Teneurs en chlorophylle a active et en phéopigments

La distinction entre la chlorophylle a active et ses produits de dégradation (phéopigments) permet de juger la qualité des biomasses algales (VAQUER, 1981). En effet, la détection des phéopigments indique la présence d'algues moribondes ou mortes, - mais les phéopigments peuvent aussi provenir des produits fécaux du zooplancton, résultant de la dégradation rapide de la chlorophylle (CURRIE, 1962 ; JEFFREY, 1974).

Les teneurs en chlorophylle a active culminent en juillet (19,1 mg/m³ - tandis que, simultanément, il n'y a pas de phéopigments (tableau 2). Ceci traduit la présence d'une population phytoplanctonique en pleine expansion : celle de *Nitzschia palea*.

Le maximum de chlorophylle a active, en juillet, ne correspond ni au maximum des effectifs phytoplanctoniques (en septembre), ni à celui des biomasses (en août).

Le fait qu'en août l'importante biomasse, principalement due aux Chlorophycées ne se traduise pas par une augmentation comparable de la chlorophylle, a déjà été observé par de nombreux auteurs, entre autres, dans le lac de Créteil par CARDINAL (1981) et GARNIER (1982). A Entressen, à 12 h. T.U. (heure du prélèvement) l'intensité lumineuse est très forte ; ce qui peut provoquer une diminution des teneurs cellulaires en chlorophylle (BROWN et RICHARDSON, 1968 ; STEEMANN - NIELSEN et JORGENSEN, 1968 ; JORGENSEN, 1969 ; SHERIDAN, 1972 ; WAALAND et al., 1974 ; dans HARRIS, 1978). Ainsi, STEEMANN - NIELSEN et JORGENSEN (1968) montrent que les teneurs en chlorophylle a chez *Chlorella* sont inversement proportionnelles à l'intensité lumineuse. JORGENSEN montre que d'autres algues vertes réagissent de façon identique, notamment *Chlamydomonas moewussii*. Ceci peut expliquer les faibles teneurs en chlorophylle a obtenues en août malgré de fortes biomasses.

L'absence d'étroite relation observée entre la teneur en chlorophylle a et la biomasse des Chlorophycées peut également être imputée aux techniques d'extraction des pigments. En effet, les travaux de MARKER et al. (1980a), MARKER et al. (1980b) remettent en cause l'utilisation de l'acétone et conseillent le méthanol, en raison d'une efficacité insuffisante de l'acétone à extraire les pigments des Chlorophycées. COLIN, DEVAUX et FONTVIEILLE (1981) rapportent que le Service de Contrôle des eaux de la ville de Paris, après des essais peu concluants avec l'acétone, a préféré utiliser le méthanol puis la chromatographie liquide à haute pression en phase inverse pour le dosage des chlorophylles a et b.

En revanche, en juillet, bien que les algues soient récoltées aussi à 12 heures T.U., il existe une bonne corrélation entre les biomasses (dus principalement aux Diatomées dans ce cas) et les teneurs en chlorophylle a. Ce qui a déjà été observé quand les Diatomées dominent (VOLLENWEIDER, MUNAVAR et STADELMAN, 1974).

III.4.2. Chlorophylles b et c

D'après BOGORAD (1962) dans MILLERIOUX (1975), la chlorophylle b est détectée chez les Chlorophytes et les Euglénophytes, tandis que la chlorophylle c, l'est chez les Bacillariophytes.

Chlorophylle a (Chl.) et les phéopigments (Phé.).

Station	mai		juin		juillet		août		septembre		octobre		novembre		décembre	
	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.	Chl.	Phé.
St.3 Surf.	6,3	0	10,7	0,5	31,4	0	10,7	0	26,8	0	5,5	1,8	1,7	7,2	5,4	2,2
- 0,5 m	8,9	3,6	11,1	1,3	36,7	0	11,1	1,1	16,4	0	12,0	0	3,8	5,1	6,7	1,7
- 2,0 m	4,9	8,4	3,7	2,9	26,0	0	5,6	12,0	12,5	0	12,0	0	6,4	4,4	6,5	0,9
- 4,0 m			8,0	5,1	9,4	0	15,8	0	4,5	10,2	6,0	5,1	5,3	5,8	2,8	2,6
Fond	4,5	0,4	2,2	5,6	4,5	0	18,7	0	14,7	0	2,2	8,7	1,3	6,1	1,8	1,8
Moyenne pondérée	5,5	4,6	6,4	3,7	19,1	0	11,9	4,2	11,6	3,3	7,3	3,8	4,3	5,5	4,1	1,8

Chlorophylle b

Station	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre	novembre	décembre
St.3 Surf.	0	0	0	0	0,7	2,2	1,2	0
- 0,5 m	0,9	0,1	0	1,0	0	0	0	0,6
- 2,0 m	0	0	1,5	1,5	0	0	0	0
- 4,0 m		0,5	0	3,7	0,7	1,3	0	0,3
Fond	0,8	0,6	2,7	2,0	0	0,2	0	0
Moyenne pondérée	0,4	0,3	0,9	1,9	0,2	0,6	0,1	0,2

Chlorophylle c

Station	mai	juin	juillet	août	septembre	octobre	novembre	décembre
St.3 Surf.	0,1	0	6,5	2,9	6,4	0	0	0
- 0,5 m	0,1	0	10,4	1,5	0	0	0	0
- 2,0 m	0,7	0,4	5,1	4,3	3,7	1,3	0	0
- 4,0 m		6,9	2,7	1,7	0	0	0,8	0
Fond	3,3	4,9	3,1	6,8	0,1	0	0	0
	1,6	3,2	4,8	3,4	1,1	0,3	0,3	0

Tableau 2 : Evolution des teneurs en chlorophylle a active et en phéopigments, en chlorophylle b et c, de mai à décembre 1982.
les teneurs sont exprimées en mg/m³.

Le tableau n° 2 montre des teneurs maxima, en juillet, pour la chlorophylle c ($4,84 \text{ mg/m}^3$), en août, pour la chlorophylle b ($1,9 \text{ mg/m}^3$), ce qui traduit bien, le passage d'un peuplement à Diatomées en juillet, à celui à Chlorophycées en août.

III.4.3. Indice de MARGALEF

MARGALEF (1960, 1961, 1965) utilise pour l'étude du peuplement algal l'indice fourni par le rapport D_{430}/D_{665} .

Cet indice appliqué au phytoplancton d'Entressen (tableau 3) ne fournit pas des résultats significatifs permettant de traduire l'évolution du peuplement.

Station	juillet	août	septembre	décembre
St.3 surface	2,5	2,5	2,1	2,3
- 0,50 m	2,3	2,3	2,3	2,4
- 2,00 m	2,4	2,3	2,0	2,3
- 4,00 m	2,8	2,5	2,1	3,00
Fond	4,3	2,5	2,1	1,7

Tableau 3. - Indice de MARGALEF (D_{430}/D_{665}) calculé pour les mois de juillet, août, septembre et décembre 1982.

IV - VALEURS INDICATRICES DES ALGUES

Suivant les auteurs auxquels on se réfère, l'étang peut être classé au niveau de son état de trophie de différentes manières.

- En nous référant à la classification de VOLLENWEIDER (1968) pour les lacs européens, il apparaît qu'Entressen est un lac mesotrophe - sa biomasse moyenne maximale étant, en effet, de $3,5 \text{ g/m}^3$.

lacs très eutrophes : 10 g/m^3

lacs mésotrophes : de 3 à 5 g/m^3

lacs très oligotrophes : 1 g/m^3

- D'après l'établissement des niveaux trophiques en fonction des teneurs en chlorophylle a proposé par SAKAMOTO (1966) "Entressen" est un lac légèrement eutrophe - sa concentration moyenne maximale étant de 19 mg/m^3 .

lacs eutrophes : $5 - 140 \text{ mg/m}^3$

lacs mésotrophes : $1 - 15 \text{ mg/m}^3$

lacs oligotrophes : $0,3 - 2,5 \text{ mg/m}^3$

- Pour RAMBERG (1976) - 200 à 250 espèces caractérisent des eaux eutrophes, ce qui, à la limite, semble être le cas d'Entressen dans lequel plus de 180 espèces sont trouvées.

- D'après la classification de WURTZ (1969) l'étang appartiendrait au type V qui caractérise un milieu fortement eutrophe.

Cette tendance à l'eutrophie est confirmée en août, par la présence des Volvocales communes dans les eaux eutrophes, rares dans les eaux mésotrophes (NYGAARD, 1949 ; ROUND, 1957) et par l'abondance des Chlorococcales (BROOK, 1965 ; HUTCHINSON, 1967).

- Quant à l'indice de NYGAARD (1949), atteignant en juillet la valeur 10, il qualifie l'étang de très eutrophe.

CONCLUSION

L'originalité de l'étang d'Entressen se manifeste au niveau des communautés phytoplanctoniques. Plusieurs résultats traduisent ces particularités.

1/ la remarquable homogénéité de la répartition des Algues dans tout l'étang.

2/ la très grande richesse spécifique avec 180 espèces et variétés dont 110 taxons de Diatomées et 40 taxons d'Euchlorophycées.

3/ les brusques variations de la composition et de la structure du peuplement algal.

Les Diatomées abondent de janvier à juillet (essentiellement *Cyclotella* sp. dont le développement est lié à la lumière et à la température). *Nitzschia palea* apparaît ensuite, dominant le peuplement en juillet, disparaissant totalement en août ; *Cocconeis placentula* devient alors la Diatomée prépondérante.

L'évolution temporelle très particulière de ces deux Diatomées mérite d'être signalée comme une caractéristique biocoenotique de l'étang.

En août, consécutivement au retour des oiseaux, on enregistre une prolifération des Volvocales et une grande abondance des Chlorococcales et des Zygnématales.

En septembre, les Cyanophycées (essentiellement *Merismopedia minima*) ont un maximum de développement. *Merismopedia minima* a un très petit volume, ce qui explique la faible biomasse algale qu'elle représente, alors que ses effectifs sont nettement dominants. En septembre, également, les Euglénophycées se développent et, associées aux Chlorophycées, vont constituer l'essentiel de la biomasse automnale.

Cette dynamique du peuplement algal : Diatomées, Chlorophycées (Chlorococcales, Volvocales), Cyanophycées, Euglénophycées, a souvent été décrite pour des plans d'eau recevant, comme à Entressen, des apports de substances nutritives (BARBET et COSTE, 1981 dans LEYNAUD et col., 1981). Cependant, cet étang est remarquable par le changement brusque de la structure et de la composition algale qui survient, en été : on passe, en un mois, d'un peuplement dominé par les Diatomées (juillet) à un peuplement nettement plus eutrophe avec la dominance des Chlorophycées (août).

L'étude des pigments chlorophylliens donne une image fidèle de l'évolution des populations phytoplanctoniques, notamment pour les Diatomées. Par contre, elle ne traduit pas l'important développement des Chlorophycées, en août.

La communauté zooplanctonique exerce deux actions contraires sur la communauté algale. Elle limite les effectifs des algues par consommation, mais en revanche, favorise la prolifération du phytoplancton en recyclant rapidement les éléments nutritifs.

L'hydrologie joue également un rôle important sur les effectifs ; les eaux d'irrigation, pauvres en algues, n'enrichissent que peu le peuplement algal tandis que le pompage d'eau chargée en algues appauvrit ce peuplement.

Enfin, l'étang montre une tendance à l'eutrophie, caractérisée par l'abondance des Volvocales et des Chlorococcales.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSSON (G.), BERGGREN (H.), CRONBERG (G.), GELIN (C.) 1978. Effect of planktivory and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59 : 9-15.
- ANGELI (N.) 1979. Relations entre le plancton et la qualité des eaux. *Thèse Doct. Sci. Nat.*, U.S.T. Lille, 277 p. et annexes (51 figures et 53 tableaux).
- BACKHAUSS (D.) 1968. Ökologische Untersuchungen an den Aufwuchsalgen der obersten Donau und ihrer Quellflüsse, III : Die Algenverteilung und ihre Beziehungen zur Milieuofernte. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 34 (3) : 130-149.
- BARRIENTOS (O.P.) 1979 - Revision der Gattung *Pediastrum* Meyen (Chlorophyta) - ed. Bibliotheca phycologica. J. CRAMER.
- BAUDIN (J.P.) 1977 - Etude expérimentale des modalités du transfert du Zinc - 65 entre les principaux constituants d'un écosystème saumâtre (l'étang de Citis). *Thèse Doct. Etat. Université AIX-MARSEILLE*.
- BERTAZZON (J.P.) 1984 - Etude d'un écosystème lacustre en région méditerranéenne l'étang d'Entressen 1 - Hydrologie, Hydrochimie. *Ecologia Mediterranea* (sous presse).
- BERTRU (G.) 1975. Etude physico-chimique et microbiologique des échanges sédiments-eau ; influence sur la trophie du système et de la périodicité du phytoplancton. *Thèse Doct. Etat. Université de RENNES*.
- BIN-MOLE (R.) 1983. Le phytoplancton du lac de Sainte Croix : approches systématique et méthodologique. *D.E.A. d'Ecologie Méditerranéenne - Aix-Marseille - I -*
- BLANDIN (P.) 1980. Stratégies adaptatives et organisation spatiale des écosystèmes. In *Recherches d'écologie théorique*. BARBAULT R., BLANDIN (P.) et MEYER (J.A.) (éd.) Maloine, Paris, 221-235.
- BLAZKA (P.), BACKIEL (T.), TAUB (F.B.) 1980. Trophic relationships and efficiencies - in "the functioning of freshwater ecosystems." LE CREN (E.D.) and LOWE Mc CONNEL (R.H.) - IBP 22 - Cambridge University. Press. 393-410.
- BOURRELLY (P.) 1966 - Les algues d'eau douce. I - Algues vertes. Boubée, Paris, 511 p.
- BOURRELLY (P.) 1968 - Les algues d'eau douce. II - Algues jaunes et brunes Chrysophycées, Phéophycées, Xanthophycées et Diatomées. Boubée, Paris, 438 p.
- BOURRELLY (P.) 1970 - Les algues d'eau douce. III - Les algues bleues et rouges. Les Euglèniens, Péridiniens et Cryptomonadines. Boubée, Paris 512 p.
- BROOK (A.J.) 1965. Planktonic algae as indicators of lakes types, with special reference to the Desmidiaceae. *Limnol. and Oceanog.*, 10 (3) : 403-411.
- BRUNEL-DELCAUX (L.) et GUERRI (M.D.) 1980. Cinétiques d'assimilation et de croissance de *Scenedesmus crassus* : étude expérimentale et modélisation. *Thèse 3e cycle, Toulouse*. 226 p.
- CAPBLANCQ (J.) 1972 - Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Ann. Limnol.*, 8 (3) 231-321.
- CAPBLANCQ (J.) 1982 - Phytoplancton et production primaire. Dans "Ecologie du plancton des eaux continentales" POURRIOT (R.) collection d'écologie n° 16. Edit. Masson, Paris : 1-48.
- CAPBLANCQ (J.) et LAVILLE (H) in LAMOTTE (M) et BOURLIERE (F.) Le lac de Port Bieilh (Pyrénées).
- CARDINAL (C.) 1981. Composition, évolution et structure des populations phytoplanctoniques du lac de Créteil (Val-de-Marne) abordées sous différents aspects. *Thèse 3e cycle, UNIV. Paris VI*, 127 p.

- CAZAUBON (A.) et GALVIN (N.) 1983 - Impact d'une pollution organique sur un peuplement périphytiques de Diatomées. *Cryptogamie : Algologie*, 1982, III, 4. 339-348.
- CAZAUBON (A.) et GALVIN (N.) 1984 - Etude du périphyton d'un secteur pollué d'une rivière varoise l'Argens - Evolution spatiale du peuplement algal en période d'intense pollution - *Annales de Limnologie* (sous presse).
- CHAMPEAU et coll. 1980 - Etude hydrobiologique de la retenue hydro-électrique de Serre-Ponçon (Hautes-Alpes) : 1er cycle annuel. *Rapport E.D.F.* E. 2271 : 125 p.
- CHAMP (P.) et POURRIOT (R.) 1977 - L'alimentation des Cladocères planctoniques dulçaquicoles. *Ann. Biol.*, 16, 317-342.
- CHAUVET (E.) 1981 - Eutrophisation du Haut-Aveyron. *Thèse 3^o cycle. Univ. Paul Sabatier. Toulouse* : 70 p.
- COLIN (F.), DEVAUX (J.), FONTVIEILLE (D.) 1981. Méthodes d'évaluation de la biomasse et de l'activité des micro-organismes. *Collection recherche environnement n° 17* : 287-301.
- CURRIE (R.I.) 1962. Pigments in zooplankton faeces. *Nature* 93 : 956-957.
- DAUTA (A.) 1975. Etude du phytoplancton du Lot. *Thèse 3e cycle. Univ. Paul Sabatier. Toulouse*. 107 p.
- DENAT (D.) 1977 - Etude de la production primaire dans le réservoir de Carjac (Lot). *Thèse 3e cycle. Univ. Paul Sabatier. TOULOUSE* : 1-104.
- DESIKACHARY (T.V.) 1959 - Cyanophyta. I.C.A.R. Monographs on algae, New Dehli.
- DEVAUX (J.) 1977. Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central Français. *Thèse de Doctorat d'Etat. Univ. de CLERMONT* : 1-185.
- DUSSART (B.) 1966. Limnologie. L'étude des eaux continentales. Géobiologie. Ecologie. Aménagement. Edit. Gauthier-Villars, Paris : 1-667.
- EDMONSON (W.T.) 1969. Eutrophication in North America. in *Eutrophication : Causes, conséquences, correctives. National Acad. Sci., Washington, D.C.*, pp. 124-149.
- EDMONDSON (W.T.) 1974. Secondary production. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 29 ; 229-272.
- FOGG (G.E.) 1971 - Extracellular products of algae in freshwater. *Arch. Hydrobiol. Beih, Ergebn. Limnol.*, 5 : 1-25.
- FOGG (G.E.), STEWART (W.D.P.), FAY (P.), WALSBY (A.E.). 1973. the blue-green algae - Edit, Academic Press, London and New York.
- GODJIDICS (M.) 1953 - The Genus *Euglena* - Madison the university of WISCONSIN-press.
- GALVIN (N.) 1982 - Evolution d'une charge polluante dans un cours d'eau : l'Argens (VAR). Rôle d'un bief d'eau calme dans le fonctionnement du système. *Thèse 3e cycle UNIV. d'AIX-MARSEILLE* - 166 p.
- GARNIER (J.) 1982. La production primaire d'une sablière (le lac de Créteil). Etude de quelques facteurs de contrôle. - *Thèse 3e cycle, Univ. Paris VI*, 121 p.
- GAY (C.) 1976. Contribution à l'étude écologique et à l'aménagement d'un lac de montagne, le lac de Petichet (Isère). *Thèse 3e cycle. UNIV. Grenoble* : 1-124.
- GEITLER (L.) 1932 - Cyanophyceae. Rabenh. Kryptogomen Flora, Leipzig.
- GERMAIN (H.) 1981 - Flore des Diatomées. Edit, Bouée, Paris : 444 p.
- GOLTERMAN (H.L.) 1973 a - Vertical Movement of Phosphate in freshwater in Environmental phosphorus handbook Wiley and Sons ed. : 509-537.
- GOLTERMAN (H.L.) 1973 b - Natural phosphate sources in relation to phosphate budgets. a contribution to the understanding of eutrophication. *Water Research.* 7 : 3-17.

- GOLTERMAN (H.L.) 1975. the sediments and their importance, relative to the inflows, as a source of nutrients for the growth of algae. Proceedings of a symposium. *The effects of storage on water quality*.
- GREGOIRE (A.) 1981 - Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Verdon (Alpes-de-Haute-Provence) les lacs de barrage et les tronçons de cours d'eau à débit régulé. *Thèse Doct. Sci. Nat. Univ. Aix-Marseille I*, 213 p. et annexes (64 figures).
- HARRIS (G.P.) 1978 - Photosynthesis, production and grow : the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih., Ergebn. Limnol.*, 10 , 1-171.
- HINDAK (F.) 1977 - Studies on the chlorococcal algae (*Chlorophyceae*)
I. Biologickeprace 4, XXIII.
- HINDAK (F.) 1980 - Studies on the chlorococcal algae (*Chlorophyceae*)
II. biologickeprace 6, XXVI.
- HUSTEDT (F.) 1930. Die Süßwassers Flora. Mitteleuropas. Helt 10 - Bacillariophyta. jema. Verlag Von Gustav Fischer.
- HUTCHINSON (G.E.) 1967. A treatise on Limnology. Volume II : introduction of lake biology and the limnoplankton. John Wiley & Sons. New-York : 1-1115.
- JEFFREY (S.W.) 1974. Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Mar. biol.*, 26 : 101-110.
- KOMAREK (J.) 1974 - the morphology and taxonomy of crucigenoid algae (*Scenedesmaceae*, *Chlorococcales*). *Arch. Protistenk.*, 116 : 1-75.
- KOVACIK (L.) 1975 - Taxonomic review of the genus *Tetraedron* (chlorococcales). *Arch. Hydrobiol. suppl.* 46 , *Algological Studies* 13 - 354-391.
- LAMOTTE (M.) et BOURLIERE (F.) 1983 - Structure et fonctionnement des écosystèmes limniques - 193 p. Paris Masson.
- LE COHU (R.) 1974 - Recherches expérimentales sur l'écologie des algues d'eau douce : utilisation des enceintes en milieu naturel. *Thèse Doctorat. Etat. Univ. de Rennes*.
- LEFEVRE (M.) 1948 - Influence des variations du niveau d'eau d'un étang sur la nature de son phytoplancton. *Annales de la station Centrale d'Hydrobiologie appliquée.* 2 : 43-50.
- LEGNEROVA (J.) 1969 - The systematics and ontogenesis of the genera *Ankistrodesmus* Corda et *Monoraphidium* gen. dans "studies in phycology" edited by FOH (B.) - Stuttgart : 75-144.
- LEHMAN (J.T.) 1980 - Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 25 (4) : 620-632.
- LEYNAUD (G.), VERNEAUX (J.), TROCHERIE (F.), PETIT (J.) 1981 - Risques et nuisances dus aux apports azotés dans les milieux récepteurs aquatiques. *Collection recherche environnement n° 17* : 67-82.
- LORENZEN (C.J.) 1967 - Determination of chlorophyll and pheopigments : Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- LUND (J.W.G.), KIPLING (C.), LE CREN (E.D.) 1957 - The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimating by country. *Hydrobiologia*, 11 : 143-170.
- MARGALEF (R.) 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriété dynamiqués des populations. *Rapp. Proc. Verb. G.I.E.S.M.M.* (2) : 277-281.
- MARGALEF (R.) 1961 - Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia* 18, 155-164.
- MARGALEF (R.) 1965 - Ecological correlations and the relation ship between primary productivity and community structure. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 , suppl., 355-364.

- MARILLEY (M.) 1972 - Etude écologique d'un étang saumâtre méditerranéen l'étang de l'Olivier : eaux - sédiments - plancton. *Thèse 3^e cycle. UNIV. d'Aix-Marseille*, 88.
- MARKER (A.F.H.), CROWTHER (C.A.), GUNN (R.J.M.) 1980 a. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and pheopigments by spectrophotometry. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 14 : 52-69.
- MARKER (A.F.H.) ; NUSCH (E.A.), RAI (H.), RIEMANN (B.) 1980 b. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods : conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 14 : 91-106.
- MILLERIOUX (G.) 1975 - Comparaison de méthodes spectrophotométriques pour le calcul des pigments phytoplanctoniques. *Annals. Stat. Biol. Besse en Chandesse*, 9 : 59-57
- MORGAN (N.C.) 1980 - Secondary production : in "the functioning of freshwater ecosystems" LEGREN (E.D.) et LOWE - Mc CONNELL (R.H.) - IBP. 22 - Cambridge university Press.
- MOSS (B.) 1980 - Biomass in Primary production : in "the functioning of freshwater ecosystems" LE CREN (E.D.) et LOWE - Mc CONNELL (R.H.) - IBP, 22. Cambridge university Press : 146-153.
- NAUWERCK (A.), DUNCAN (A.), HILLBRICHT - IIKOWSHA (A.), LARSSON (P.) 1980 - Zooplankton : in "Secondary production : in the functioning of freshwater ecosystems" : LE CREN (E.D.) et LOWE-Mc CONNELL (R.H.) . IBP. 22. Cambridge University Press : 251-285.
- NILSSEN (J.P.) 1978 - Eutrophication, minute algae and inefficient grazers. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 36, 121-138.
- NYGAARD (G.) 1949 - Hydrobiological studies of some Danish ponds and lakes. II : the quotient hypothesis and some new of little known phytoplankton organisms. *Kgl. Danske Videnskab. Selskab. biol. Skrifter*, 7 (1) : 1-293.
- PARSONS (T.R.) et STRICKLAND (J.D.H.) 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.*, 21 (3) : 155-163.
- PESSON (P.) 1976. La pollution des eaux continentales. Incidence sur les biocénoses aquatiques. Gauthier-Villars, Paris. 285 p.
- PORTER (K.G.). 1977. the plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist.*, 65 : 159-170.
- POURRIOT (R.), TASSIGNY (M.), JUNQUA (S.) 1969. Etude des variations saisonnières de trois biotopes aquatiques et de leurs biocénoses planctoniques. *Rev. Hydrobiol. contin.*, (1), 61-95.
- POURRIOT (R.) 1975 - Relations prédateur-proie : réactions adaptatives et fluctuations des populations du zooplancton sous l'influence d'une prédation sélective. *Ann. Biol. T. XIV*, Fasc 1.2.
- POURRIOT (R.), CHAMP (P.) 1982. Consommateurs et production secondaire in "Ecologie du plancton des eaux continentales", POURRIOT (R.) Edit. Masson, collection d'écologie n° 16 : 49-112.
- POURRIOT (R.) 1982. Problèmes de stratégies adaptatives. in "Ecologie du plancton des eaux continentales" POURRIOT (R.) . Collection d'Ecologie 16 : 113-146.
- POURRIOT (R.), CAPBLANC (J.), CHAMP (P.), MEYER (J.A.) 1982. Ecologie du plancton des eaux continentales. Collection d'écologie n° 16 - Edit. MASSON, Paris New-York, Barcelon, Milan, Mexico, Rio de Janeiro.
- RAMBERG (L.) 1976. Relations between phytoplankton and environment in two swedish forest Lakes . *Scripta Limnologica Upsaliensa*. 426, 90 p.
- REHAKOVA (H.) 1969 - Die variabilität der Arten der Gattung *Oocystis* A. BRAUN dans "Studies in phycology" ed : FOH (B.) - Stuttgart : 145-196.

- ROUND (F.E.) 1957 - The distribution of Bacillariophyceae on some littoral sediments of the English Lake district. *Oikos*, 8 (1) : 16-37.
- ROUND (F.E.) 1973 - The biology of the Algae. Arnold London, 2e édition, 278 p.
- SAKAMOTO (M.) 1966 - The chlorophyll amount in the euphotic zone in some Japanese lakes and its significance in the photosynthetic production of phytoplankton community. *Bot. Mag. Tokyo*, 79 : 77-78.
- SAUNDERS (G.W.), CUMMINS (K.C.), GAK (D.Z.), PIECZYNSKA (E.), STRASKRABOVA (V.), WETZEL (R.G.) 1980 - Organic matter and decomposers ; in "the functioning of freshwater ecosystems". LE CREN (E.D.), LOWE Mc CONNELL (R.H.), IPB, 22, Cambridge University Press. 341-390.
- SCOR - UN.N.E.S.C.O., 1966. Determination of photosynthetic pigments in seawater - Report of SCOR - UNESCO working group 17 (Paris). *Monographs on Oceanographic Methodology*, 1, 69 p.
- SLADECEK (V.) 1973. System of water quality from the biological point of view. *Ergebnisse der Limnologie*, 7 : 218 p.
- SODOMKOVA (M.) 1970 - Taxonomische Übersicht der Gattung *Coelastrum* Nägeli. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* : 481-512 Apr. 1972.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), JORGENSEN (E.G.) 1968. the adaptation of plankton algae. I General part. *Physiol. Plant.*, 21, 401-413.
- TUROBOYSKI (L.) 1966 - travaux et études concernant les organismes indicateurs pour établir la valeur de l'eau. *Verh. internat. Verein. Limnol.* 16 : 841-844.
- UHERKOVICH (G.) 1966 - Die *Scenedesmus* - Arten Ungarns. Akad kiado, Budapest.
- UTERMOHL (H.) 1958 - Zur Vervollkommung des quantitativen phytoplankton - Methodik. *Mitt. int. Verein. Theor. angew. Limnol.* 9 : 1-38.
- VAQUER (A.) 1981 - Recherches écologiques sur les milieux aquatiques temporaires peu profonds. Structure et productivité du phytoplancton et des peuplements de Characées dans les rizières de Camargue. *Thèse. Doct. Etat. Univ. Montpellier*.
- VISVERBERG (J.) 1976 - the effect of food quantity and quality on the growth, birth rate and longevity of *Daphnia hyalina* Leydig. *Hydrobiologia*, 51 : 99-108.
- VOLLENWEIDER (R.A.) 1968 - Scientific fundamentals of the eutrophication of Lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. O.C.D.E. Paris DAS/LSI/68.27, 192 p.
- VOLLENWEIDER (R.A.) 1971 - 1ère édition 1968 - Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. *Rapport O.C.D.E.* 192 (2ème éd.).
- VOLLENWEIDER (R.A.), MUNAWAR (M.) et STADELMANN (P.) 1974 - A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31 : 739-762.
- WEST (W.), WEST (G.S.) 1904-1923 - A monograph of the British Desmidiaceae. 5 vo. N. Carter, Ray Society, Londres.
- WURTZ (A.) 1969. Peut-on concevoir la typification des étangs sur les mêmes bases que celles des lacs ? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13 : 381-393.
- ZELINKA (M.) et MARVAN (P.) 1961 - Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender gewässer. *Arch Hydrobiol.*, 57 (3) : 389-407.

Les cours d'eau temporaires du massif des Maures :

hydrologie, hydrochimie, communautés
algales et animales

A. BOUZIDI*
P. LEGIER**
A. CAZAUBON**

RESUME - Six cours d'eau temporaires ont été prospectés en Provence cristalline. Après analyse des descripteurs physiques et chimiques, les auteurs étudient les communautés algales et animales présentes pendant la période d'écoulement des eaux et pendant l'assec.

SUMMARY - Six intermittent streams are visited in the crystalline Provence. After the analyse of their physical and chemical conditions, the writers studied the algal and the animal communities during the flow period and the dry one.

MOTS CLES - Ruisseaux temporaires, Provence cristalline, communautés animales et algales.

Dans la région méditerranéenne, le déficit hydrique d'été impose un régime d'écoulement discontinu à un grand nombre de petits cours d'eau ; les dimensions réduites de leurs bassins versant accentuent le phénomène. L'un de nous (LEGIER, 1979) a montré qu'en Provence calcaire, la nature et la texture du substrat conditionnent, en grande partie, la durée de l'assec et la sévérité de l'exondation pendant la saison chaude.

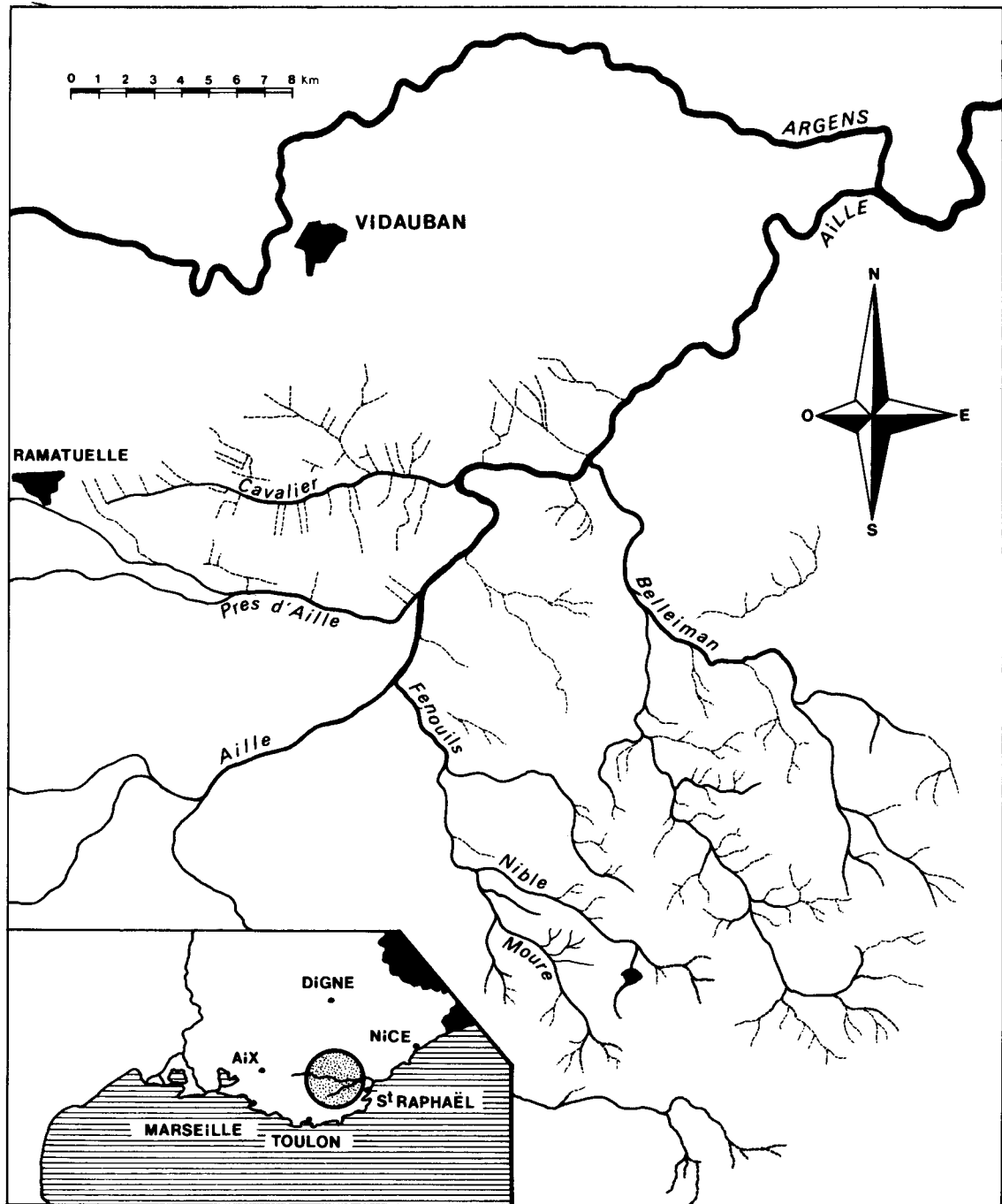
L'étude, entreprise ici, constitue une suite à ces travaux ; elle est menée sur des cours d'eau de dimensions semblables à ceux prospectés en région calcaire et sont situés sur des terrains cristallins, dans le secteur de Vidauban (Var).

I - SITE ET CLIMAT.

Le secteur prospecté fait partie du réseau hydrographique de l'Aille, affluent de la rive droite de l'Argens (fig. 1), il coule dans la dépression permienne qui matérialise la limite nord du massif des Maures. Le réseau, long de 40 km environ, montre une direction générale d'écoulement Ouest-Est qui correspond à l'orientation des grandes lignes de dislocation du massif.

*Laboratoire d'Ecologie : Département de Biologie. Faculté des Sciences,
Bd. de Safi. B.P. 515. MARRAKECH MAROC.

**Laboratoire de Biologie Animale - Ecologie. Faculté des Sciences et Techniques
de St-Jérôme, Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE CEDEX 13



. Fig 1 - Réseau hydrographique de l'Aille (sud-est de Vidauban).

La circulation des eaux est surtout superficielle, elle se fait par ruissellement, les sources sont limitées aux terrains schisteux. De plus, les substrats gréseux imperméables, limitent les réserves en eau du sous-sol.

Le secteur prospecté est soumis à l'influence d'un climat méditerranéen atténué et humide⁽¹⁾. On note l'existence d'une saison "biologiquement sèche" s'étendant du début du mois de juin jusqu'à la fin du mois d'août⁽²⁾ (fig. 2).

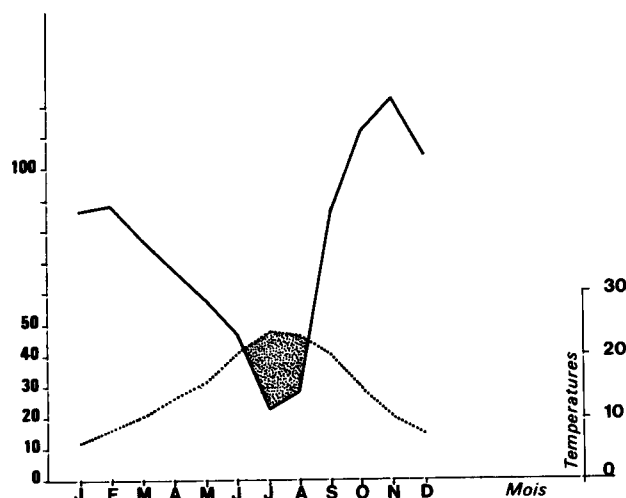


Fig. 2. -Diagramme ombrothermique de BAGNOULS et GAUSSEN dressé à partir de données climatiques couvrant la période 1947-1978. La zone en grisé correspond à la période "biologiquement" sèche pour la région

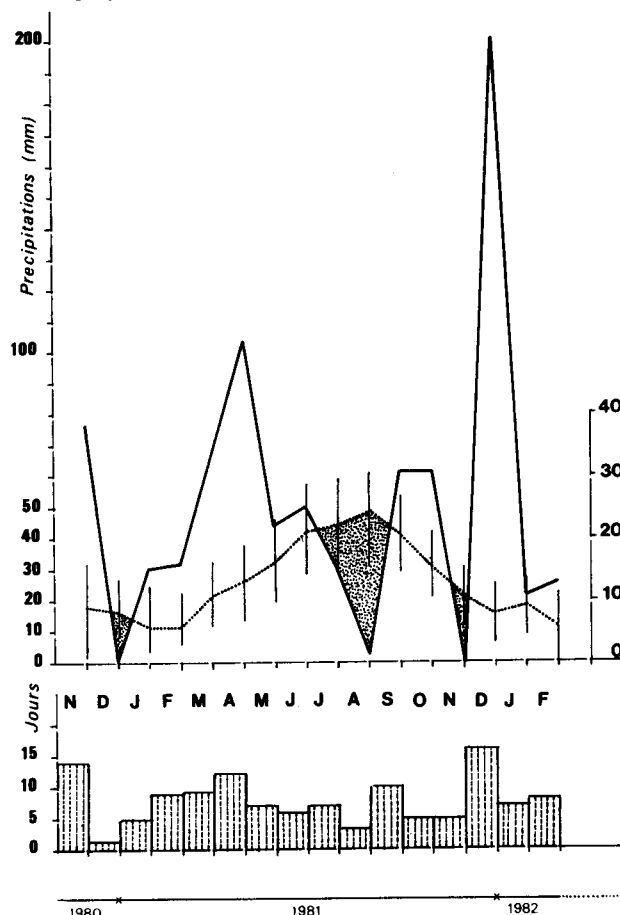


Fig. 3 - Diagramme ombrothermique de BAGNOULS et GAUSSEN dressé à partir des années 1980-1981-1982. La zone en grisé correspond aux mois biologiquement secs (juillet-août-novembre). Les traits verticaux représentent, pour chaque mois, les moyennes des maximums et des minimums de températures. Sur la partie basse du graphique figure, sous forme d'histogrammes, le nombre de jours de pluies.

(1) Cette situation climatique est définie par le calcul des indices pluviométrique d'EMBERGER et xérométrique de BAGNOULS et GAUSSEN.

(2) Diagramme établi à partir des moyennes des températures et des précipitations atmosphériques couvrant une période de 31 ans (1947-1978).

Il nous a paru intéressant de faire figurer, à côté de ce graphique qui ne peut signaler les particularités climatiques annuelles, un graphique montrant les conditions qui ont régné durant l'année d'étude : 1980-1981 (fig. 3). La comparaison des deux tracés met, alors, en évidence, outre la saison "biologiquement sèche" normale pour la région, l'existence de deux courtes périodes arides, situées l'une en décembre 1980, l'autre en novembre 1981.

II - LE MILIEU

Le choix des stations a été réalisé dans le but de couvrir le plus complètement possible la gamme de temporalité des cours d'eau intermittents. Nous avons donc choisi de prospecter le réseau d'un affluent de l'Aille, celui des Fenouils qui résulte de la confluence de deux ruisseaux : la Nible et la Moure (fig. 1). Les bassins versants de ces deux derniers ruisseaux étant plus réduits que celui du cours d'eau (les Fenouils) qu'ils forment, il était logique de penser que l'aridité estivale des biotopes aquatiques qu'ils renferment devait être plus grande que celle observée dans les cours d'eau d'ordre supérieur à la même époque.

Des comparaisons entre les Fenouils et des cours d'eau de même ordre sont faites afin de mettre en évidence, soit des similitudes, soit au contraire, des différences imputables à des particularités physiographiques de chacun des cours d'eau. Pour cela, nous avons choisi de prospecter le Belleiman en rive droite de l'Aille, les Prés d'Aille et le Cavalier en rive gauche.

Une station choisie sur l'Aille elle-même, au voisinage de la confluence de tous ces affluents, est prise comme référence de cours d'eau permanent.

A - Descripteurs physiques

1 - Le substrat

Les sables dominent très nettement dans le lit des ruisseaux situés en rive gauche de l'Aille : Cavalier et Prés d'Aille ; les dalles gréseuses, dans les Fenouils et le Belleiman ; les cailloux et galets, dans la Moure ; les cailloux anguleux et les blocs dans la Nible (fig. 4). Mais d'une manière générale, tous ces cours d'eau présentent des affleurements rocheux plus ou moins étendus et un sable fin qui colmatte, dès la surface topographique du lit, les interstices et fissures laissés par les autres éléments du substrat.

Lorsqu'on réalise une analyse granulométrique de ces éléments fins (fig. 5), il apparaît que 65 à 85 % d'entre eux possèdent une taille comprise entre 1 et 5 mm dans la Moure, le Belleiman, le Cavalier et les Prés d'Aille cours d'eau d'importances assez semblables puisque leur lit n'excède pas 5 m au moment des hautes eaux (la zone mouillée du lit est ordinairement comprise entre 1,5 et 3 m).

Pour l'ensemble constitué par les cours d'eau d'ordre supérieur : Fenouils et Aille, seulement 25 à 35 % des éléments sableux se placent dans cette gamme de taille, 50 % d'entre eux possèdent un diamètre compris entre 0,1 et 1 mm.

Nible est le plus petit des ruisseaux prospectés, sa largeur est comprise entre 0,3 et 1 m ; c'est paradoxalement, celui dont le lit possède la texture la plus fine puisque 70 % des éléments ont un diamètre inférieur à 0,25 mm. Cette particularité peut s'expliquer, en partie, par la situation du ruisseau, immédiatement en aval d'une petite retenue collinaire qui atténue les variations de débit et, en partie, par l'important dépôt de feuilles d'Aulnes qui piègent les parti-

cules fines en suspension dans la lame d'eau.

A l'exception de la Nible, les résultats des mesures granulométriques réalisées vont dans le sens des observations habituellement faites : la taille des particules diminue de l'amont vers l'aval du radier.

La présence, en abondance, de particules fines, liée à celle des affleurements rocheux, peut constituer un obstacle à la pénétration, en profondeur, de la faune au moment de l'exondation des habitats aquatiques en jouant un rôle de tamis à mailles fines pour le premier, de barrage pour le second.

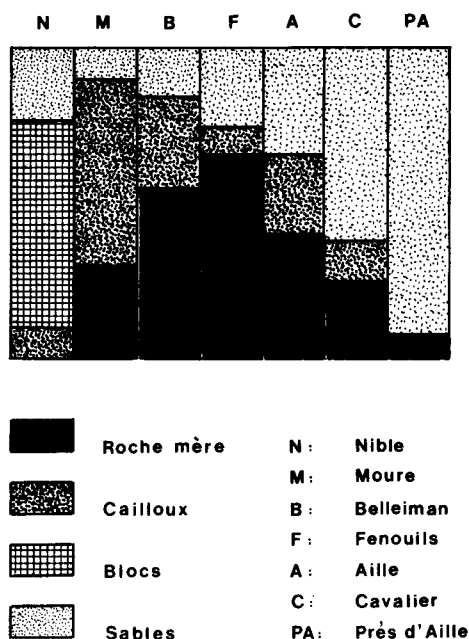


Fig. 4 - Estimation des surfaces occupées par les différents substrats formant le lit des cours d'eau au niveau des stations prospectées.

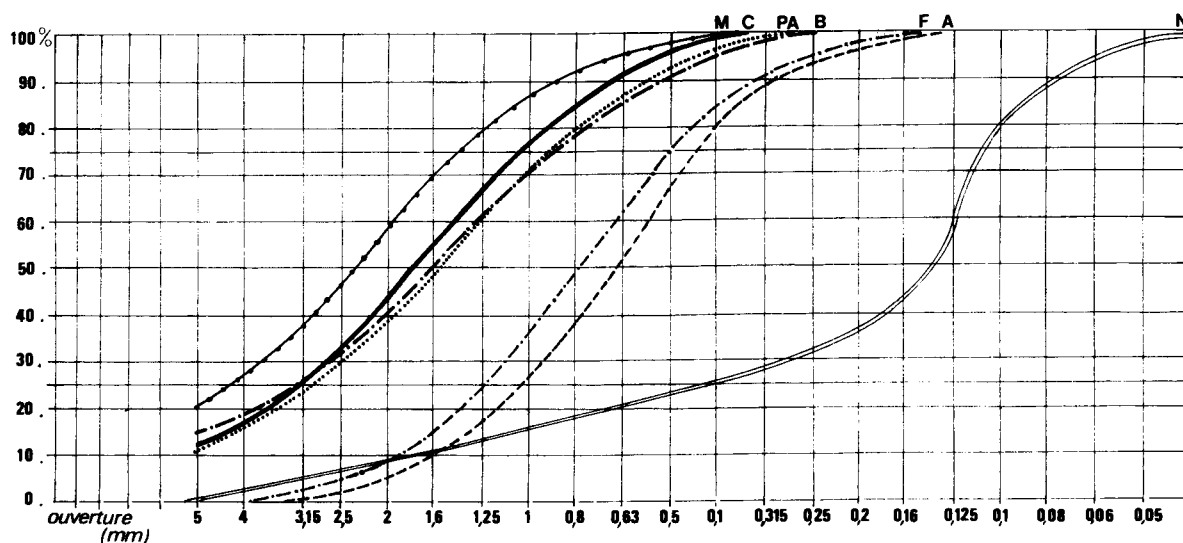


Fig. 5 - Granulométrie des éléments fins du lit des cours d'eau prospectés; les résultats sont présentés sous forme de courbes cumulatives.

2 - Le débit

Dans tous les cours d'eau temporaires prospectés, une mesure de débit a été réalisée au cours de chacune des sorties mensuelles. Le tracé chronologique des volumes d'eau écoulés (fig. 6) montre qu'ils présentent tous un régime semblable, directement influencé pour les précipitations atmosphériques ; le débit peut passer, en quelques jours, de 20 l/s à 300 l/s (et même à 800 l/s comme dans le Belleiman) et retomber rapidement à son niveau initial. Il est à noter que le Belleiman qui possède, pendant l'été, de nombreuses flaques résiduelles alimentées par des suintements d'eau provenant de fissures de la roche mère, se remet en eau quelques jours avant les autres cours d'eau.

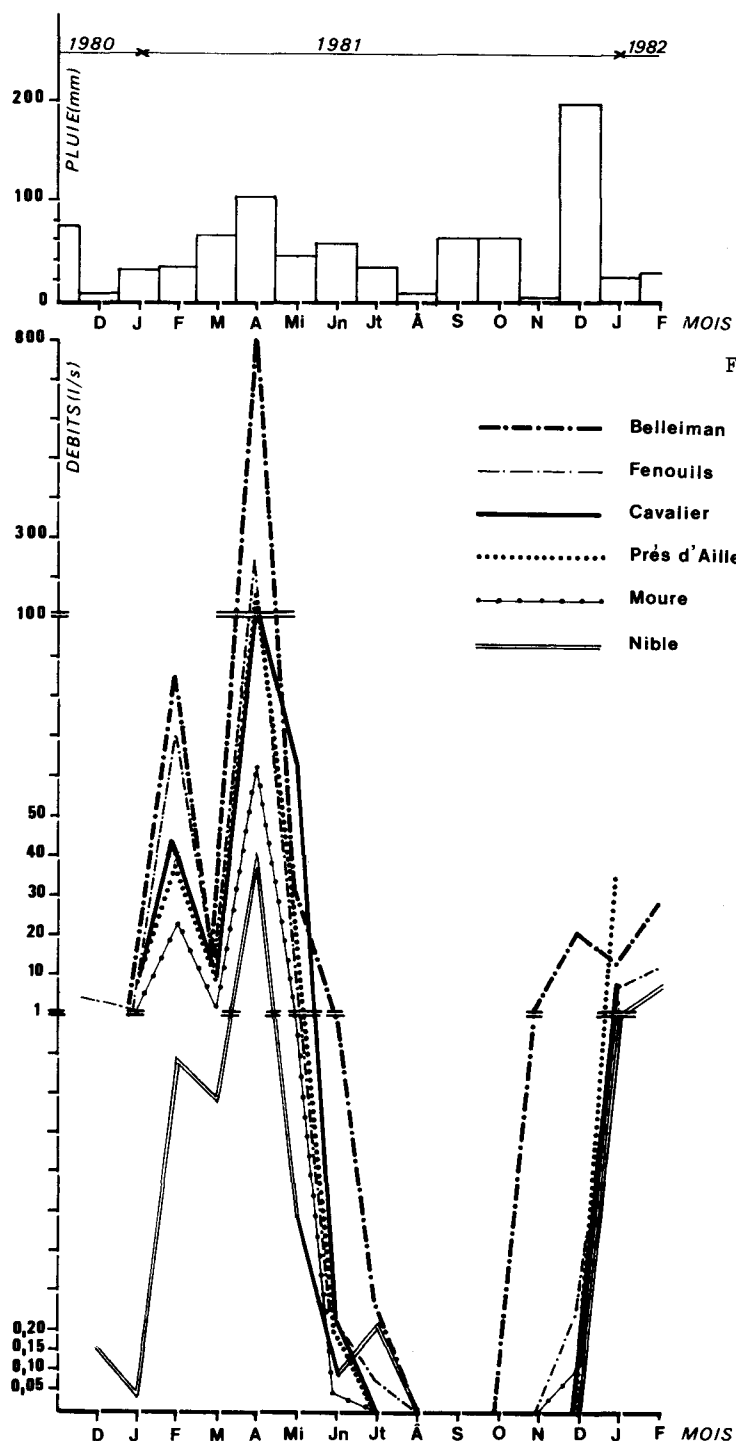
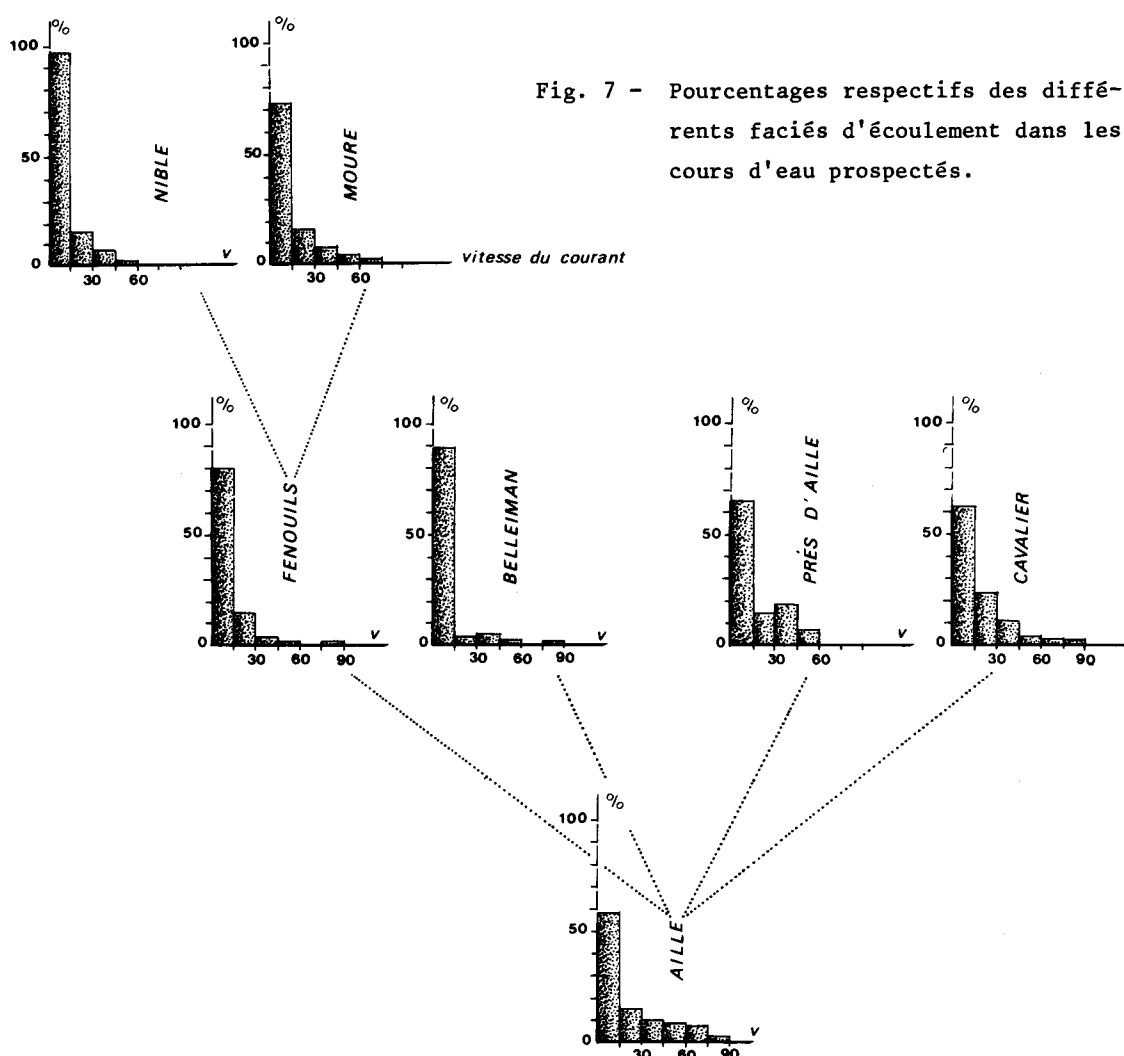


Fig. 6 - Evolution mensuelle des débits (en l./s. dans les cours d'eau étudiés. En haut du graphique figure, sous forme d'histogrammes, l'évolution mensuelle du volume des précipitations atmosphériques (en mm.)

Le déroulement du cycle hydrologique des ruisseaux temporaires est directement lié à l'évolution de la quantité d'eau véhiculée.

3 - Le courant

Durant la phase inondée du cycle hydrologique (phase correspondant à la période durant laquelle un écoulement superficiel est constaté) les vitesses du courant ne sont jamais rapides. Lorsqu'on sépare les faciès d'écoulement en classes de vitesses égales à 15 cm/s (fig. 7), on constate que la première classe est partout la mieux représentée, elle occupe 60 à 90 % de la surface inondée des cours d'eau. Cette série de mesures a pourtant été réalisée quelques jours seulement après les pluies abondantes de décembre 1982⁽¹⁾.



(1) L'évaluation, en pourcentage, des surfaces occupées par différents faciès d'écoulement a été réalisée selon la méthode préconisée par DUMONT et RIVIER (1981). Elle consiste à mesurer les vitesses de courant dans les 10 premiers cm. de la lame d'eau ; les mesures sont effectuées tous les 50 cm sur un profil en travers de la rivière. Ce transect étant réalisé, on réalise un nouveau transect éloigné du premier d'une distance égale à sa largeur ; on effectue un troisième à une distance égale à la largeur du deuxième et ainsi de suite, de façon à couvrir tout le secteur prospecté.

Nous référant au diagramme de HJULSTROM (1935, 1939) (reproduit dans la fig. 8) concernant l'érosion des sols, le transport et la sédimentation des matériaux en fonction de leur taille et de la vitesse du courant, il apparaît qu'aux vitesses mesurées dans les ruisseaux, les éléments sableux ne peuvent être transportés que pendant les fortes eaux, c'est-à-dire pendant et immédiatement après les périodes de précipitations abondantes. Comme le régime des cours d'eau prospectés est directement lié au régime des précipitations, le débit et la vitesse du courant diminuent après les périodes pluvieuses et n'assurent plus le transport des particules dont la taille excède 1 à 2 mm. En outre, comme il faut une vitesse de courant plus grande pour déplacer un sédiment que pour le maintenir ensuite en mouvement (CAILLEUX et TRICART, 1963), il est normal de constater que les lits du cours d'eau présentent une forte proportion d'éléments fins et il n'est pas illogique de penser que certains d'entre eux, en particulier ceux dont le bassin versant détritique est situé dans le secteur agricole de Vidauban (rive gauche de l'Aille) tendent vers un comblement progressif, c'est-à-dire vers une temporarité de plus en plus marquée et sévère dans le temps. On note, en effet, fréquemment, des épaisseurs de sable dépassant, par endroit, 70 cm.

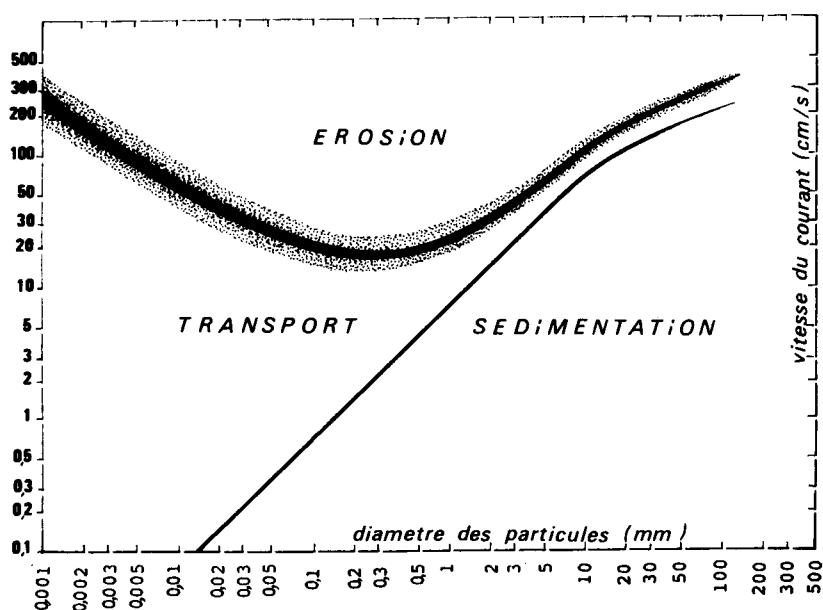


Fig. 8 - Diagramme montrant les relations entre la vitesse d'un courant et les phénomènes d'érosion, de transport et de sédimentation de particules (d'après HJULSTROM, 1935, 1939).

4 - La température

D'une manière générale, les températures de l'eau des ruisseaux prospectés, ou celle des plus grandes flaques résiduelles qu'ils renferment pendant l'été, ne dépassent pas 25° c ; seules quelques rares petites flaques peuvent atteindre 30° c. En hiver, les températures descendent fréquemment au dessous de 3° c.

Les amplitudes thermiques annuelles sont de l'ordre de 20° c ; elles sont seulement de 15° c dans la Nible. La plus grande uniformité thermique constatée dans ce dernier cours d'eau se confirme lorsqu'on considère l'évolution nyctémérale des températures : un relevé effectué en continu, entre les 10 et 11 juin 1982 montre, en effet, que lorsque les températures de l'air évoluent entre 13 et

28° c, celles de l'eau oscillent seulement entre 13 et 16° c. Un relevé, effectué à la même époque dans les Fenouils, révèle une amplitude thermique de 16° c dans le milieu aquatique pour une amplitude de 24° c dans l'air. En conséquence, malgré un débit nettement plus important, les variations des températures de l'air et de l'eau sont mieux corrélées dans les Fenouils que dans la Nible ; l'effet "tampon" de la retenue collinaire et l'abondante végétation riveraine libère davantage le ruisseau des influences extérieures.

B - Les descripteurs chimiques

Afin de comparer entre elles les eaux des ruisseaux étudiés, nous avons reporté les valeurs de quelques descripteurs chimiques qui dépendent de la nature et la situation géographique du bassin versant (résistivité, calcium, magnésium, chlorures, sulfates, carbonates et pH) sur un diagramme de SCHOELLER et BERKALOFF. Nous avons, pour cela, tenu compte et séparé les trois phases aquatiques du cycle hydrologique : phase d'inondation, phase inondée, phase d'exondation (fig. 9).

- Durant la phase d'inondation, phase qui correspond à la remise en eau précédant l'installation du courant dans les ruisseaux, on distingue 2 ensembles de courbes, le premier concerne les affluents de la rive gauche de l'Aille, et l'Aille elle même; ces cours d'eau situés en secteur agricole sont très chargés en sels dissous et présentent, de ce fait, un pH élevé ; le second ensemble regroupe les affluents de la rive droite moins minéralisés (fig. 9, I).

- Durant la phase inondée qui correspond à la période d'écoulement superficiel de la lame d'eau, on constate que les teneurs en sels et les pH sont plus faibles que ceux observés au cours de la remise en eau. La distinction faite entre les deux ensembles de courbes n'est pas aussi nette mais reste encore possible (fig. 9, II).

- Durant la phase d'exondation qui correspond à l'arrêt de l'écoulement, il n'est plus possible de séparer les deux ensembles de courbes (fig. 9, III). Les flaques isolées les unes des autres, évoluent de façon indépendante selon leur situation dans le lit du ruisseau et leurs caractéristiques propres : profondeur, dimensions, exposition ... Lorsque, dans une dépression large et profonde du lit, existe un renouvellement des eaux, comme c'est souvent le cas dans le Belleiman, le chimisme des eaux pendant l'étiage n'est pas très différent de celui observé pendant la phase inondée du cycle hydrologique. Au contraire, une dépression étroite et profonde creusée dans la roche mère et dont les eaux stagnent, est souvent le siège de phénomènes d'eutrophisation importants évoluant vers un état de dystrophie; celui-ci précède, en général, l'assèchement des biotopes (4ème étape du cycle hydrologique : correspondant à la phase exondée).

Les analyses effectuées montrent donc que les cours d'eau prospectés véhiculent une eau dont le chimisme varie en fonction des phases du cycle hydrologique. L'analyse d'autres sels confirme cette observation :

- les nitrates et les nitrites sont absents pendant la phase inondée, présents à l'état de trace pendant les phases d'inondation et d'exondation. Leur concentration reste, cependant, inférieure à 1 mg/l de NO_3^- et 0,03 mg/l de NO_2^-

- Les phosphates sont présents dans le milieu dès la remise en eau des ruisseaux ; les concentrations dépassent souvent 0,36 mg/l de PO_4^{---} , valeur considérée comme limite pour une eau naturelle, par NISBET et VERNEAUX (1970). Ces va-

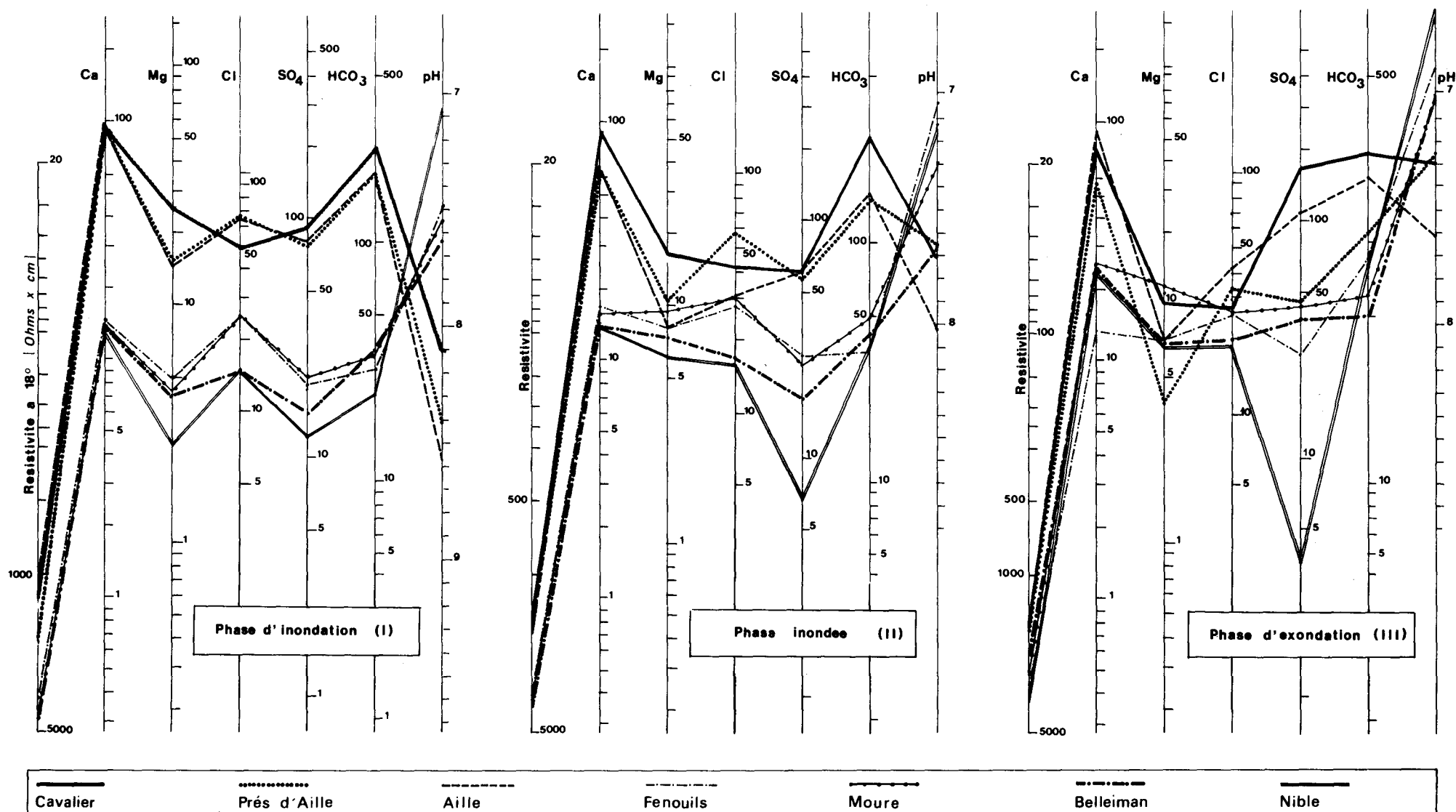


Fig. 9 - Résultats d'analyses chimiques effectuées pendant les trois phases humides du cycle hydrologique des cours d'eau prospectés.

leurs élevées traduisent une eutrophisation du milieu et semblent liées au ruissellement sur les bassins versants ; en effet, les teneurs restent élevées tout au long de l'année dans les cours d'eau situés en zone agricole : Cavalier, Prés d'Aille et Aille, elles baissent pendant la phase inondée du cycle hydrologique des ruisseaux de la rive droite de l'Aille : Moure et Belleiman.

- De la remise en eau jusqu'au début de la phase d'exondation des ruisseaux, les valeurs mensuelles des concentrations en O_2 dissous restent voisines de la saturation. A partir de cette époque, les concentrations baissent et on note même, dans certaines flaques résiduelles des valeurs très faibles, de l'ordre de 20 %. Ces valeurs extrêmes sont liées à la décomposition des débris végétaux accumulés dans les dépressions inondées de la roche mère et à l'augmentation de la température de l'eau pendant l'été.

- D'une manière générale, on note l'augmentation des valeurs de l'oxydabilité du milieu tout au long du cycle hydrologique jusqu'à l'exondation des biotopes mais les maximums observés se situent au moment de la remise en eau dès que les premières pluies d'automne remettent en suspension les particules végétales déposées dans les dépressions avant leur assèchement, à la fin du cycle hydrologique précédent. Au mois de décembre, les valeurs deviennent minimales.

- Avec l'augmentation des concentrations en matières organiques et avec l'élévation des températures des eaux contenues dans les flaques résiduelles et la baisse des teneurs en oxygène dissous, on constate une nette augmentation de la DBO_5 ; elle dépasse parfois 6 mg d' O_2 /l.

C - Conclusion

Au regard de leurs particularités physiques et de leur environnement climatique, il apparaît que les cours d'eau prospectés dans la région de Vidauban doivent être qualifiés de sub-permanents, ce ne sont pas des ruisseaux temporaires *sensu stricto*. En effet, dans ces derniers, la phase exondée du cycle hydrologique correspond à une période au cours de laquelle les animaux ne peuvent persister en restant actifs, soit par ce que les habitats sont totalement à sec, soit parce que le chimisme des eaux résiduelles se détériore à un point tel qu'il ne permet plus le maintien des organismes encore présents à cette période du cycle.

La Nible est un milieu tout à fait particulier ; bien qu'intermittent, il conserve, pendant l'été, une humidité importante du fait de l'existence, en amont, d'une retenue collinaire et de la présence d'une épaisse litière de feuilles en décomposition. Le ruisseau se singularise aussi, par la relative constance thermique de ses eaux ; ceci peut être expliqué, à la fois, par la présence d'une ripisylve dense et par la collection d'eau collinaire qui joue un rôle de régulateur thermique.

III - LA COMMUNAUTE ALGALE (PHYTOPLANKTON)

Les algues sont un élément primordial de la productivité des écosystèmes aquatiques (SLADECKOVA, 1972 ; DAUTA, 1975 ; GALVIN et CAZAUBON, 1983). elles constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire qui s'établit après la remise en eau des biotopes aquatiques.

Afin d'analyser la dégradation que subissent certaines flaques rémanentes pendant les mois les plus chauds, nous avons réalisé des prélèvements d'eau à deux périodes très différentes du cycle hydrologique des Fenouils, une série a été réalisée au moment des plus hautes eaux (avril 1981) à cette époque le débit

jaugé était de 250 l/s; l'autre dans une flaque résiduelle quelques temps avant la remise en eau du ruisseau (novembre 1981).

L'inventaire de la communauté algale figure dans le tableau 1.

			27.4.1981	24.11.1981	
EUCHLOROPHYCEES	Chlorococcales	<i>Closteriopsis</i> sp.	+	-	
		<i>Scenedesmus</i> sp.	+	-	
	Volvocales	<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	+	
		<i>Pandorina morum</i>	+	-	
ULOTHRICOPHYCEES	Oedogoniales	<i>Oedogonium</i> sp.	+	-	
RHODOPHYCEES	Nemalionionales	<i>Batrachospermum</i> sp.	+	-	
EUGLENOPHYCEES		<i>Euglena</i> sp.	+	+	
DIATOMOPHYCEES	Centrales	<i>Melosira granulata</i>	+	-	
		<i>Cyclotella</i> sp.	+	-	
	Pennales	<i>Synedra acus</i>	+	-	
		<i>Synedra ulna</i>	+	-	
		<i>Navicula cryptocephala</i>	+	-	
		<i>Navicula</i> sp.	+	-	
		<i>Hantzschia amphioxys</i>	+	-	
		<i>Nitzschia linearis</i>	+	-	
		<i>Nitzschia palea</i>	+	-	
		<i>Cymbella caespitosa</i>	+	-	
		<i>Cymbella affinis</i>	+	-	
		<i>Cocconeis placentula</i>	+	-	
		(var. <i>euglypta</i>)			
		<i>Achnanthes</i> sp.	+	-	
TABLEAU 1 - Inventaire des com-					
munautés algales des					
Fenouils.					

On note une richesse spécifique assez importante du peuplement pendant la phase inondée du cycle hydrologique du ruisseau et, au contraire, son extrême pauvreté durant la période de stagnation des eaux. Au cours de cette dernière période, ne figurent que des Euglènes et des *Chlamydomonas*, alors que l'eau de la dépression dans laquelle le prélèvement d'avril a été réalisé, contenait 20 espèces surtout dominées par les Euchlorophycées volvocales : *Chlamydomonas* sp et *Pandorina morum* avec 20 % des cellules et par une Rhodophycée : *Batrachospermum* sp. avec 7 % des cellules de la communauté. A la fin du cycle hydrologique, la diversité de la communauté algale de certaines collections d'eau calme chute donc très fortement à la suite de la détérioration des conditions abiotiques de leur environnement aquatique ; les Euglènes, rares pendant la phase inondée (3 %), se multiplient au cours de cette période du cycle et dominent très nettement, elles représentent, alors, 83 % des cellules présentes.

Cette modification de la communauté algale se produit, sur le plan du fonctionnement de l'écosystème, par le passage d'une communauté autotrophe, essentiellement composée de Diatomées, à une communauté d'espèces hétérotrophes facultatives. Au sein du premier peuplement, les Diatomées *Nitzschia palea* (2,5 %), *Synedra ulna* (2 %) et *Navicula cryptocephala* (0,2 %) sont considérées comme indicatrices des zones mésosaprobies α et β (FJERDINGSTAD, 1964 ; SLADECK, 1973), alors que le peuplement à Euglènes (3 %) et à *Chlamydomonas* (10,2 %) définit une zone polysaprobe.

		A PA F B			
EUCHLOROPHYCEES	Volvocales	<i>Pandorina morum</i>	+		+
		<i>Chlamydomonas</i> sp.	+	+	+
	Chlorococcales	<i>Closteriopsis</i> sp.	+		
		<i>Scenedesmus acuminatus</i>	+		
		<i>Scenedesmus juvenensis</i>	+		
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	+		+
		<i>Monoraphidium</i> sp.	+		
		<i>Pediastrum boryanum</i>	+		
	Ulothricales	<i>Binuclearia</i> sp.			+
		<i>Oedogonium</i> sp.	+		
ZYGOPHYCEES	Zygnematales	<i>Closterium</i> sp.	+		
		<i>Spirogyra</i> sp.			+
		<i>Cosmarium</i> sp.			+
CHRYSTOPHYCEES	Ochromonadales	<i>Dinobryon</i> sp.			+
		<i>Synura</i> sp.			+
DIATOMOPHYCEES	Centrales	<i>Melosira granulata</i>	+		+
		<i>Melosira varians</i>	+	+	+
		<i>Cyclotella</i> sp.	+		+
	Pennales	<i>Asterionella formosa</i>	+		+
		<i>Fragilaria virescens</i>	+		
		<i>Synedra ulna</i>	+	+	
		<i>Synedra acus</i>			+
		<i>Cocconsis placentula</i>	+		
		<i>Cocconsis placentula</i> (var. <i>euglypta</i>)			
		<i>Rhoicosphenia curvata</i>	+		
		<i>Gyrosigma attenuatum</i>	+		
		<i>Stauroneis anceps</i>	+		
		<i>Navicula cryptocephala</i>	+	+	
		<i>Navicula rhynchocephala</i>	+		
		<i>Navicula trivialis</i>			+
		<i>Navicula</i> sp.	+		
		<i>Hantzschia amphioxys</i>	+		
		<i>Nitzschia acuta</i>	+		
		<i>Nitzschia closterium</i>	+		+
		<i>Nitzschia gracilis</i>	+		+
		<i>Nitzschia linearis</i>	+		
		<i>Nitzschia palea</i>	+	+	+
		<i>Nitzschia sigmoidea</i>	+		
		<i>Nitzschia acicularis</i>			+
		<i>Cymbella aspera</i>	+		
		<i>Cymbella affinis</i>	+		
		<i>Cymbella caespitosa</i>	+		
		<i>Gomphonema acuminatum</i>			+
		<i>Gomphonema angustatum</i>	+	+	
		<i>Pinnularia maior</i>			+
		<i>Rhopalodia gibba</i> (var. <i>ventricosa</i>)			+
		<i>Surirella ovalis</i>	+		
	PYRRHOPHYCEES	<i>Peridinium</i> sp.			+
		<i>Bratrachospermum</i> sp.	+		
	RHODOPHYCEES	<i>Nemalionionales</i>			
		<i>Euglena</i> sp.	+	+	+
	CYANOPHYCEES	<i>Chroococcales</i>			
		<i>Chroococcus</i> sp.			+
		<i>Merismopedia</i> sp.			+
		<i>Microcystis</i> sp.	+		+

TABLEAU 2 - Inventaire des communautés algales de 4 cours d'eau prospectés au cours de la période de stagnation des eaux.

La période de stagnation des eaux, du fait de la dégradation des conditions abiotiques de l'environnement, apparaît donc comme une période critique pour les communautés algales.

Des prélèvements ont été pratiqués pendant cette période dans l'Aille et dans deux de ses affluents principaux de même ordre : Belleiman et Prés d'Aille (tableau 2). L'Aille, cours d'eau permanent, renferme 38 espèces ; Belleiman qui, de tous les cours d'eau prospectés, est celui dont la temporalité est la moins longue et la moins sévère (il conserve, pendant l'été, d'importantes collections d'eau calme qui se renouvellent en permanence), héberge 26 espèces ; les Prés d'Aille n'en possèdent que 8.

L'absence de renouvellement d'eau dans les flaques résiduelles contribue donc à la transformation et à la simplification des communautés algales. D'après la littérature, les algues inventoriées sont presque toutes indicatrices d'eaux polluées par des matières organiques.

IV - LES COMMUNAUTES ANIMALES

A - Echantillonnage effectué pendant la période humide du cycle hydrologique

1 - Inventaire faunistique

L'inventaire faunistique comprend 140 taxons répartis en 14 groupes zoologiques. Il figure dans le tableau 3 (cf. annexe).

Les Insectes regroupent 81 % des taxons. Parmi eux, les Coléoptères constituent le groupe le plus diversifié avec 33,6 % des taxons. Dans un classement établi en fonction des richesses taxonomiques se placent ensuite les Diptères avec 15,3 %, les Trichoptères et les Ephémères avec 7,6 % pour chacun des ordres, les Hétéroptères avec 6,9 % et enfin, les Plécoptères avec 5,3 %. Ce classement est à rapprocher de celui réalisé en Provence calcaire (LEGIER, 1979), dans les deux cas, on note une diversité plus grande des ordres renfermant des espèces lénitophiles.

Lorsqu'on compare, au moyen du test de corrélation de rang de SPEARMAN, les séquences des ordres d'Invertébrés contenus dans les communautés, ces ordres étant classés d'après leur richesse en espèces, il apparaît une grande ressemblance entre les communautés du Cavalier, des Prés d'Aille, des Fenouils et de la Moure (seuil de signification à 1 %). Pour ces quatre ruisseaux le classement des ordres d'Insectes est le suivant :

- Coléoptères	(regroupent 30 à 38 % des espèces selon les cours d'eau)			
- Diptères	" 14 à 17 %	"	"	"
- Hétéroptères	" 8 à 13 %	"	"	"
- Ephémères	" 8 à 11 %	"	"	"
- Odonates	" 6 à 7 %	"	"	"
- Plécoptères	" 4 à 9 %	"	"	"
- Trichoptères	" 2 à 5 %	"	"	"

Les corrélations ne sont pas significatives lorsqu'on compare, d'une part, le peuplement benthique de l'Aille (cours d'eau permanent) avec celui de tous les autres ruisseaux et, d'autre part, le peuplement de la Nible avec celui de tous les autres cours d'eau ; seules, les comparaisons effectuées entre l'Aille et la Nible, la Nible et Belleimann, possèdent une corrélation au seuil de 5 %.

Dans la discussion qui suit, nous replaçons notre étude dans son contexte régional en nous référant à un travail réalisé en 1980 par GIUDICELLI,

DIA et LEGIER sur l'Argens dont l'Aille est un affluent.

Les Coléoptères occupent une place tout à fait remarquable dans le peuplement des ruisseaux temporaires ; ils sont représentés par des espèces à large répartition dans le sud de la France (GUIGNOT, 1947). La plupart d'entre elles colonisent de préférence les collections d'eau calme, quelques unes se rencontrent sporadiquement dans l'Argens, ce sont : *Deronectes moestus*, *Laccophilus hyalinus*, *Stictotarsus duodecimpustulatus*, *Haliphus lineatocollis*, *Peltodytes rotundatus*, *Gyrinus urinator*, *Anacaena bipustulata*, *H. globulus*, *A. limbata*, *Helochares lividus*, *Cymbiodyta marginella*, *Helodes* sp. *Helichus substriatus*, *Oulimnius rivularis*.

Inversement les Coléoptères *Elmidae*, famille des milieux lotiques qui renferme 31 % des espèces de Coléoptères de l'Argens ne représente ici que 2 % des espèces de l'ordre, encore est-elle représentée par l'espèce la plus lénitophile du groupe : *Oulimnius rivularis* (BERTHELEMY, 1966).

Dans un ordre décroissant des richesses, les Diptères se placent ensuite mais il faut toutefois signaler que leur identification n'est pas aussi précise. Les familles recensées renferment surtout des espèces lénitophiles. Les *Simuliidae* sont habituellement les plus rhéophiles du groupe ; mais la famille ne réunit ici que des espèces eurytopes *Eusimulium latizonum*, *Odagmia nitidifrons* et *Tetisimulium bezzii*.

Les Hétéroptères occupent une place importante dans la biocénose des ruisseaux temporaires. La fréquence de capture est grande pour la plupart des espèces, deux d'entre elles sont cependant, plus rares, ce sont : *Ranatra linearis* et *Naucoris maculatus*. Les espèces inventoriées ont un comportement rhéoxène et possèdent une vaste répartition géographique. Dans l'Argens, elles occupent le potamal et un secteur d'eau calme, atypique, qui coupe la partie supérieure du rhithral.

L'ordre des Ephémères est aussi diversifié que celui des Hétéroptères. Toutes les espèces recensées, à l'exception du *Thraulius bellus*, sont présentes dans l'Argens, elles sont eurytopes mais à tendance limnophile ; elles font, en effet, partie de toutes les communautés comprises entre le métarhithral et l'épipotammal ; seules *Baetis rhodani* et *Ephemera danica* remontent jusque dans l'épirhithral.

Les Odonates, groupe héliophile, dont les représentants sont généralement récoltés dans les eaux calmes ou à écoulement lent, sont bien représentés dans les cours d'eau temporaires. Les espèces de cet ordre ne sont, cependant, pas toutes présentes à la fois dans les cours d'eau prospectés : *Onychogomphus uncatus* est présente seulement dans l'Aille et la Nible ; *Cordulegaster annulatus*, seulement dans la Nible. Ces deux espèces préfèrent les eaux fraîches et permanentes (JARRY et VIDAL, 1960). D'autres espèces sont communes dans les ruisseaux temporaires, citons : *Lestes viridis*, *Platycnemis pennipes*, *Coenagrion lindenii*, *Anax parthenope*.

Les groupes les moins bien représentés sont les groupes que l'on rencontre habituellement, avec des populations abondantes, dans les milieux lotiques : Plécoptères et Trichoptères.

Les Plécoptères sont représentés par 7 espèces. Une comparaison des peuplements en Plécoptères des cours d'eau temporaires prospectés et de l'Argens révèle une nette différence du point de vue de la composition. On note, dans les

ruisseaux temporaires, l'absence totale des *Leuctridae* et des *Perlidae* dont le cycle de développement préimaginal nécessite une durée de la période en eau supérieure à celle observée. On note, par contre, la présence, en abondance, d'une espèce eurytope à biocycle univoltin : *Isoperla grammatica* et d'espèces présentant des arrêts dans leur développement telles que *Nemoura cinerea* (KHOO, 1968 ; LEGIER, 1979), *Brachyptera risi* et *Capnia bifrons* (HARPER et HYNES, 1970 ; LILLEHAMMER, 1975).

Douze espèces de Trichoptères ont été capturées. L'inventaire est court lorsqu'on le compare à celui dressé pour l'Argens (38 espèces). Les caractéristiques des habitats temporaires (faible étendue, assèchement estival, vitesse réduite du courant, substrat sableux dominant) apparaissent comme des contraintes pour ce groupe zoologique et limitent sa richesse.

Deux espèces et une famille sont communément récoltées, ce sont : *Hydropsyche siltalai*, *Tinodes waeneri* et la famille des *Limnephilidae*. Les deux derniers taxons cités possèdent un caractère potamophile (ILLIES, 1953 ; DECAMPS, 1967 ; VERNEAUX, 1973). Dans l'Argens par exemple, *Tinodes waeneri* est exclusive de l'épi et du métapotamal.

Hydropsyche siltalai est présente dans tous les cours d'eau à l'exception des Prés d'Aille dans lequel les sables couvrent 90 % de la surface du lit.

Trois formes crénophiles et sténothermes d'eau fraîche : *Tinodes maclachlani*, *Plectrocnemia geniculata* et *P. conspersa* sont localisées aux stations de la Nible.

La fig. 11 visualise la dominance des groupes lénitophiles dans les ruisseaux temporaires prospectés.

2 - Affinités coenotiques stationnelles

Lorsqu'on analyse dans le détail la composition spécifique des communautés de chacun des ruisseaux temporaires prospectés et qu'on les compare au moyen du coefficient d'affinité coenotique de JACCARD (1902), les ressemblances sont moins nettes que pouvait le laisser prévoir la comparaison réalisée à partir de la richesse des ordres recensés.

Sans se ressembler fortement (le coefficient de ressemblance le plus élevé entre 2 communautés ne dépasse pas 52 % - valeur qui paraît normale lorsqu'on effectue une comparaison entre les communautés de deux cours d'eau différents), les communautés animales ne sont pas, non plus, très dissemblables (le plus petit coefficient est encore de 26 %, il dépasse 33 % pour 19 comparaisons sur les 21 réalisées (fig. 12).

En fait, trois cours d'eau de même ordre, l'un situé en rive droite de l'Aille : les Fenouils, les deux autres, en rive gauche : le Cavalier et les Prés d'Aille regroupent un nombre important d'espèces communes (31) et assez peu d'espèces exclusives (13 pour les Fenouils, 2 pour le Cavalier, 0 pour les Prés d'Aille).

Les cours d'eau représentent les 3 sommets de 3 polygones construits en réunissant les cours d'eau dont les coefficients d'affinités coenotiques ont des valeurs comprises entre 40 et 52 %. Ces polygones sont les suivants :

- 1 - Fenouils (F) - Cavalier (C) - Prés d'Aille (P.A.) - Nible (N)
- 2 - Fenouils (F) - Cavalier (C) - Prés d'Aille (P.A.) - Moure (M)
- 3 - Fenouils (F) - Cavalier (C) - Prés d'Aille (P.A.) - Belleman (B) - Aille (A).

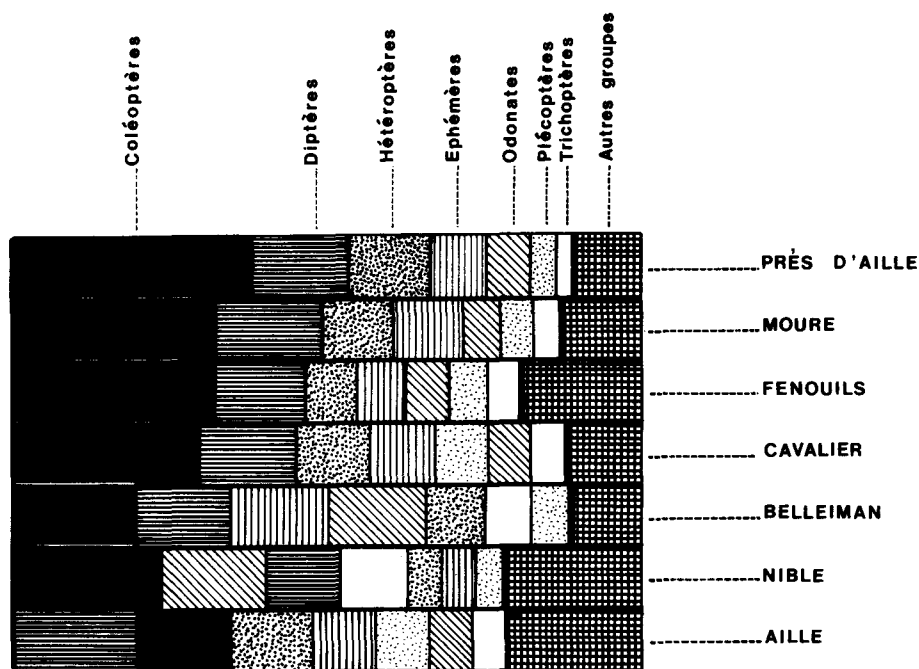


Fig. 11 - Spectres zoologiques des cours d'eau étudiés.

Les deux premiers polygones cités regroupent deux cours d'eau de même ordre situés en rive gauche de l'Aille : Cavalier et Prés d'Aille et deux cours d'eau d'ordres différents situés en rive droite : Fenouils et Nible pour le premier ; Fenouils et Moure, pour le second ; la confluence de Nible et Moure formant les Fenouils.

Le troisième polygone regroupe les quatre cours d'eau de même ordre qui confluent dans l'Aille elle-même.

Les plus fortes ressemblances faunistiques existent entre le Cavalier et les Prés d'Aille (coefficient égal à 52 %). Les conditions physiques et chimiques de l'environnement sont assez voisines, la similitude des biotopes peut, en conséquence, expliquer la ressemblance qualitative des biocénoses qui les colonisent.

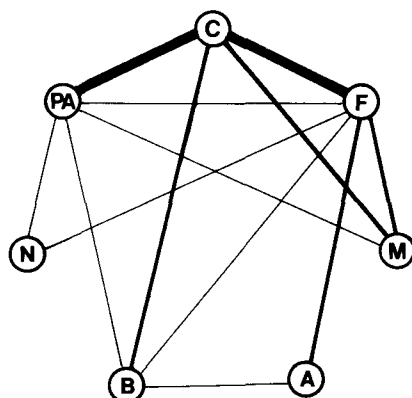
Lorsqu'on classe les coefficients d'affinités coenotiques dans un ordre décroissant, viennent ensuite :

Cavalier - Fenouils	: 50,5 %
Cavalier - Moure	: 48%
Fenouils - Moure	: 47 %
Fenouils - Aille	: 46 %
Cavalier - Belleiman	: 45 %

A l'opposé, lorsqu'on considère les plus faibles valeurs du coefficient d'affinité, les dissemblances les plus nettes se situent, d'une part, au niveau des communautés animales des deux ruisseaux qui confluent pour donner nais-

PA.	M.	F.	C.	B.	N.	A.	
47	43	43,5	52	41,5	41	33	PA.
	53	47	48	36,5	29	26	M.
		85	50,5	43	43	46	F.
			61	45	37	39,5	C.
				52	36	42	B.
					84	34	N.
						70	A.

 Richesse spécifique de chaque station.



— 50 % et plus
 — 45-50 %
 — 40-45 %

-Fig. 12. - Affinités coenotiques entre les cours d'eau prospectés. Coefficients calculés d'après la méthode de JACCARD (1902).

sance aux Fenouils : Nible et Moure et, d'autre part, entre les peuplements des cours d'eau les plus petits et du plus grand, l'Aille ; ce sont :

Moure - Aille : 26 %
 Nible - Aille : 34 %
 Prés d'Aille - Aille : 33 %

B - Les communautés animales pendant la période d'assec

En été, quelques rares points d'eau persistent mais la plus grande surface du lit des cours d'eau étudiés s'assèche progressivement privant la faune qui s'y trouve, de son environnement aqueux.

La communauté ripicole terrestre, constituée en majorité d'animaux à régime carnassier, élimine un bon nombre d'organismes aquatiques n'ayant pas encore quitté les lits exondés soit parce qu'ils n'ont pas achevé leur biocycle larvaire, soit parce qu'ils ne se sont pas enfoncés dans le substrat meuble (BOUMEZZOUGH, 1983).

Des échantillons de substrat, prélevés en Octobre dans le lit de la Nible et dans celui des Fenouils, placés au Berlèse⁽¹⁾ pendant 15 jours, ont

(1) selon la méthode de BERLESE - TULLGREN (1917).

permis de dresser l'inventaire suivant :

	(N)	(F)
<i>Oulimnius rivularis</i>	-	34
<i>Berosus signatocollis</i>	5	
<i>Dryops</i> sp.	1	
<i>Tipula</i> sp.	1	
Tabanidae	1	1
Ceratopogonidae	1	
Tanypodinae	17	
Dolichopodidae	1	
Psychodidae	2	
<i>Podura aquatica</i>	-	13
<i>Hydrachna</i> sp.	-	6
<i>Arrenurus radiatus</i>	1	

Une expérience semblable réalisée dans la Nible à la mi-décembre (les Fenouils étant en eau à cette date) a donné les résultats suivants :

<i>Oulimnius rivularis</i>	5
<i>Helochares lividus</i>	3
<i>Graptodytes ignotus</i>	1
<i>Haliphus lineatocollis</i>	2
<i>Dryops</i> sp.	13
Tanypodinae	1

A cette dernière liste on doit ajouter un autre coléoptère capturé sous les pierres du lit humide de la Nible, il s'agit de *Gaurodytes brunneus*. Sa présence n'a été notée qu'après les pluies de décembre 1981 quelques temps avant la remise en eau du ruisseau.

Complétant cette série d'extractions au Berlèse, d'autres extractions ont été tentées en réhumectant des échantillons de sol prélevés en septembre 1981. Cette expérience menée dans 4 cours d'eau a permis de dresser l'inventaire suivant :

	(N)	(F)	(M)	(PA)
<i>Ancylus fluviatilis</i>	4	4	2	1
<i>Dryops</i> sp.	9	4	1	-
Tabanidae	5	2	1	-
Tanypodinae	13	-	-	11
<i>Eiseniella tetraedra</i>	4	2	1	-
<i>Oulimnius rivularis</i>	4	23	-	-
<i>Berosus signatocollis</i>	2	-	-	-
<i>Lymnea peregra</i>	-	-	-	3

Il apparaît donc, au terme de ces expériences, que la teneur en eau du lit des cours d'eau asséchés conditionne la richesse de la communauté estivale rémanente. La Nible conserve encore 14 taxons, alors que le ruisseau n'est pas encore remis en eau, les Fenouils n'en héberge que 8 à la même époque. Il semble donc que la plupart des animaux persistent en surface du sédiment en s'abritant sous le tapis humide des feuilles d'Aulne en décomposition ; la majorité des animaux reste actif, le fait qu'ils aient pu être extraits par la méthode du Berlèse étaye cette hypothèse ; la présence de *Gaurodytes brunneus* sous les cailloux du lit humide va dans le même sens. Les lavages de sédiment

ne permettent d'obtenir que 3 espèces supplémentaires, ce sont 2 mollusques Gastéropodes : *Ancylus fluviatilis* et *Lymnea peregra* et un ver Oligochète : *Eiseniella tetraedra*. *Ancylus fluviatilis* passe la saison sèche du cycle hydrologique en quiescence, il limite sa déshydratation par la sécrétion d'un mucus abondant qui recouvre son pied, la coquille est fortement fixée au substrat pierreux par du mucus sec (LEGIER, 1981).

TERZIAN (1979) avait observé que quelques individus appartenant au Coléoptère *Berosus signatocollis* passait l'été en état de vie ralentie. Nous n'avons pas observé de phénomènes semblables dans les milieux qui nous occupent. L'animal reste actif, il migre lorsqu'on soumet son environnement humide à la dessiccation par la méthode du Berlèse par exemple. En outre, il est absent des récoltes effectuées dans les Fenouils sur substrat sec alors qu'il faisait partie de la biocénose du ruisseau lors de la phase inondée.

C - Conclusion

Au terme de cette étude, il apparaît que, comme en Provence calcaire, les ruisseaux temporaires prospectés en Provence cristalline sont des milieux "lotiques" tout à fait particuliers, plus proches, par la composition de leur biocénose macro-benthique des milieux d'eau calme.

L'un d'eux, la Nible, s'individualise en hébergeant des espèces animales de source et de ruisseaux issus de sources, ce sont les Ostracodes *Ilyodromus olivaceus*, *Potamocypris foxi* et le Trichoptère *Tinodes macclachlani*. Il héberge aussi des espèces sténothermes d'eau fraîche caractéristiques de l'hypocrénon-épirhithron telle que *Plectrocnemia conspersa*.

L'originalité des autres cours d'eau temporaires peut être résumée en trois points :

1/ La plus grande partie de la biocénose se compose d'espèces d'Insectes dont le développement larvaire coïncide avec la durée du cycle hydrologique des ruisseaux temporaires qu'elles colonisent. La majorité des individus atteignent le stade imaginal avant l'assèchement des habitats.

Cependant, une partie du peuplement est composée d'espèces univoltines dont le développement préimaginal présente un arrêt facultatif, soit au stade de l'oeuf comme chez *Nemoura cinerea*, soit à différents stades larvaires comme chez les Diptères *Ceratopogonidae* (*Dasyhelea* sp.), les Plécoptères *Capnia bifrons* et *Brachyptera risi* ; le Mollusque *Ancylus fluviatilis* mature ou immature estive de la même façon. Toutes ces espèces synchronisent alors leur biocycle avec le cycle hydrologique du cours d'eau.

D'autres rares animaux *Oulimnius rivularis* et quelques larves de Diptères dont la taille est inférieure à 2 mm, s'enfoncent dans le lit du ruisseau et passent la saison estivale, en profondeur, dans le sédiment humide.

2/ La plus grande partie du peuplement des ruisseaux temporaires est composée d'Insectes qui colonisent habituellement le Potamal des rivières où les zones calmes du rhithral. Citons, parmi les Insectes *Tinodes waeneri*, *Mystacides azurea*, *Habrophlebia modesta*, *Centroptilum luteolum*, les Coléoptères Hydrocanthares, les Hétéroptères et les Odonates ; parmi les vers Plathelminthes *Dugesia lugubris* et les Mollusques Gastéropodes.

Par contre, on compte peu d'espèces d'eau courante, toutes sont eurytopes. Ce sont par exemple : *Isoperla grammatica*, les Diptères *Simuliidae*

et *Baetis rhodani*. On note l'absence totale de *Perlidae*, *Leuctridae* et *Hydroptilidae* qui possèdent des populations abondantes dans l'Argens, cours d'eau d'ordre le plus élevé du département.

3/ La communauté animale des ruisseaux temporaires se composent aussi d'espèces "de passage" telles : *Parasigara transversa*, *Velia saulii* et *Gerris gibbifer* qui n'ont été récoltées qu'au stade de l'Imago.

En définitive, si l'on excepte la Nible qui, par sa situation en aval immédiat d'une retenue collinaire, sa physiographie et la température relativement stable et fraîche de ses eaux, possède une communauté animale plus proche de celle des sources que de celle des cours d'eau intermittents, les ruisseaux temporaires prospectés apparaissent comme des milieux aquatiques refuges permettant le maintien d'espèces ubiquistes à biocycle court ou possédant un moyen facultatif de résister à l'assec des habitats. Certains d'entre eux gardent pendant l'été, de grandes collections d'eau calme qui prolongent ce rôle de refuge. Ils correspondent aux cours d'eau subpermanents de la Provence calcaire.

- BIBLIOGRAPHIE -

- BERTHELEMY C., 1966 : Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (*Hydraena* et *Elminthidae*) des Pyrénées.
Annls. Limnol., 2, 2 : 227 - 454
- BOUMEZZOUGH A. 1983 : Les communautés animales ripicoles épigées et endogées du bassin versant de l'Aille (Var-France).
Thèse de spécialité (Zoo-écologie). Aix Marseille III : 191 p.
- CAILLEUX A., TRICART J. 1963 : Initiation à l'étude des sables et des galets.
Centre de documentation universitaire. Paris : 369 p.
- DAUTA A. 1975 : Etude du phytoplancton du Lot.
Thèse de 3ème Cycle. Toulouse : 107 p.
- DECAMPS H. 1967 : Recherches écologiques sur les Trichoptères des Pyrénées.
Annls. Limnol. 3, 3 : 399 - 577
- DUMONT B., RIVIER B. 1981 : La notion de débit de référence biologique (D.R.B.)
CEMAGREF, Groupement d'Aix-en-Provence. *Section Qualité des eaux* : 22 p.
- FJERDINGSTAD E. 1964 : Pollution of streams estimated by benthal phytomicro-organisms. I : A saprobic system based on communities of organisms and ecological factors.
Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 49, 1 : 63 - 131
- GALVIN N., CAZAUBON A. : 1983. Etude du periphyton d'un secteur pollué d'une rivière varoise, l'Argens. Evolution spatiale du peuplement algal en période d'intense pollution.
Annls Limnol. (sous presse).
- GIUDICELLI J., DIA A., LEGIER P. 1980 : Etude hydrobiologique d'une rivière de la région méditerranéenne, l'Argens (Var, France). Habitats, hydrochimie, Distribution de la faune benthique.
Bijdragen tot de Dierkunde, 50, 2 : 303 - 341

- GUIGNOT F. 1947. Coléoptères Hydrocanthares. Faune de France.
Paul Lechevalier, édit. Paris : 287 p.
- HARPER P.P., HYNES H.B.N. 1970 . Diapause in the nymphs of canadian winter Stoneflies.
Ecology, 51, 5 : 925 - 927
- HJULSTROM F.J., 1935. The morphological activity of rivers.
Bull. Geol. Int. Univ. Upsala : 227 - 527.
- HJULSTROM F.J., 1937. Transportation of détritrus by moving water. Recent marine sédiment.
Amer.Ass. Petrol. Geologists. : 5 - 31
- ILLIES J., 1953. Die Besiedlung der Fulda (insbes. das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen stande der Untersuchungen an einem Forellengbach im Lipper Bezgland.
Ber. Limnol. Fluzst. Freudenthal, 5 : 1 - 28
- JACCARD P., 1902. Lois de distribution florale dans la zone alpine.
Bull. Soc. Vand. Sc. Nat. 38 : 69 - 130
- JARRY D., VIDAL D., 1960. Introduction à l'étude écologique des Odonates de la région montpellierienne.
Vie et Milieu, 11, 2 : 261 - 283
- KHOO S.G., 1968 . Experimental studies on diapause in Stoneflies.
I - Nymphs of *Capnia bifrons* (Newman).
Proc. roy. Entomol. Lond. A, 43 (1-3) : 40-48
- LEGIER P. 1979. Ecologie des ruisseaux Temporaires de Provence et les informations qu'elle apporte sur la naissance, la maturation et la structure d'un écosystème d'eau courante.
Thèse doctorat d'Etat. Aix Marseille III : 320 p.
- LEGIER P. 1981. Résistance de *Ancylus fluviatilis* (Mollusque Gasteropode) à l'exondation de son habitat.
Ecologia mediterranea, 7, 1 : 131 - 138
- LILLEHAMMER A., 1975 Norwegian Stoneflies. IV : Laboratory studies on ecological factors influencing distribution.
Norw. J. Ent. 22 : 99 - 108.
- SLADECK V. 1973. System of water quality from the biological point of view.
Ergebnisse der Limnologie 7 : 218 p.
- SLADECKOVA A. 1972. Periphyton as indicator of the ground water quality.
Verh. Int. Verein. Limnol. 18 : 1011 - 1017
- TERZIAN E. 1979 : Ecologie des mares temporaires de l'Isoetion dans la Crau et l'Esterel (France)
Thèse de 3e Cycle, Aix-Marseille III : 210 p.
- VERNEAUX J., 1973 : Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie
Thèse doctorat d'Etat, Besançon : 260 p.

VERS

Turbellariés

		NIBLE	FENOUILS	MOURE	BELLEMAN	AILLE	PRES D'AILLE	CAVALIER
<i>Dugesidae</i>	<i>Dugesia lugubris</i>		+		+	+	+	+
	Oligochètes		+					
<i>Lumbriculidae</i>			+			+		+
<i>Lumbricidae</i>	<i>Eiseniella tetraedra</i>	+	+	+	+	+		
<i>Naididae</i>	<i>Stylaria</i> sp.	+	+			+		
	Hirudinées							
<i>Glossiphoniidae</i>	<i>Glossiphonia complanata</i>					+		
	Nématodes		+					
<i>Gordiidae</i>	<i>Gordius aquaticus</i>	+	+	+		+		

MOLLUSQUES

Gastéropodes

<i>Physidae</i>	<i>Physa acuta</i>	+	+		+	+	+	+
<i>Lymnaeidae</i>	<i>Lymnaea truncatula</i>	+				+		
	<i>Lymnaea peregra</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Planorbidae</i>	<i>Planorbis planorbis</i>					+		
<i>Ancylidae</i>	<i>Ancylus fluviatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+

Lamellibranches

<i>Sphaeriidae</i>	<i>Pisidium casertanum</i>	+				+		

ARACHNIDES

Hydracariens

<i>Hydrachnidae</i>	<i>Hydrachna uniscutata padulosa</i>	+	+			+		
	<i>Hydrachna cruenta</i>	+						
	<i>Eylais setosa tantilla</i>			+		+		
<i>Hydryphantidae</i>	<i>Hydryphantes octoporus</i>		+					
	<i>Eupatra scapularis</i>		+			+		
<i>Teutoniidae</i>	<i>Teutonia</i> sp.		+					
<i>Lebertiidae</i>	<i>Lebertia</i> sp.		+			+		
<i>Attenuridae</i>	<i>Attenurus radiatus</i>	+						

CRUSTACEES

Ostracodes

<i>Cyprididae</i> —————	<i>Eucypris</i> sp. —————	+	—————
	<i>Ilyodromus olivaceus</i> —————	+	—————
	<i>Potamocypris foxi</i> —————	+	—————

Copépodes

<i>Cyclopidae</i> —————	+	—————

Isopodes

<i>Asellidae</i> —————	<i>Asellus aquaticus</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+

Amphipodes

<i>Gammaridae</i> —————	<i>Gammarus pulex</i> —————	+	—————	+	—————	+

INSECTES

Collemboles

<i>Podura aquatica</i> —————	+	—————

Ephéméroptères

<i>Siphonuridae</i> —————	<i>Siphonurus aestivalis</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+
<i>Baetidae</i> —————	<i>Baetis rhodani</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+
	<i>Centroptilum luteolum</i> —————	+	—————									
	<i>Cloëon dipterum</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+
<i>Heptageniidae</i> —————	<i>Ecdyonurus</i> sp. —————							+	—————			
<i>Ephemerellidae</i> —————	<i>Ephemerella ignita</i> —————			+	——	+	——	+	——	+	——	+
<i>Caenidae</i> —————	<i>Caenis moesta</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+
<i>Leptophlebiidae</i> —————	<i>Thraulius bellus</i> —————							+	—————			
	<i>Habroleptoides modesta</i> —————	+	—————									
	<i>Habrophlebia lauta</i> —————	+	——	+	——	+	——	+	——	+	——	+

Plécoptères

<i>Taeniopterygidae</i>	<i>Brachyptera risi</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nemouridae</i>	<i>Nemoura cinerea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Nemurella picteti</i>								+
<i>Capniidae</i>	<i>Capnia bifrons</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Capnioneura mitis</i>		+			+	+		+
<i>Perlodidae</i>	<i>Isoperla grammatica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chloroperlidae</i>	<i>Chloroperla</i> sp.	+							

Odonates

Zygoptères

<i>Calopterygidae</i>	<i>Calopteryx virgo</i>	+					
	<i>Calopteryx splendens</i>					+	
<i>Lestidae</i>	<i>Lestes virens</i>	+		+			
	<i>Lestes viridis</i>	+			+		+
<i>Platycnemididae</i>	<i>Platycnemis latipes</i>				+		
	<i>Platycnemis pennipes</i>		+		+	+	+
<i>Coenagrionidae</i>	<i>Pyrrhosoma nymphula</i>	+		+			
	<i>Coenagrion lindenii</i>	+		+	+	+	+
	<i>Coenagrion coeruleum</i>	+			+		
	<i>Ischnura elegans</i>	+					

Anisoptères

<i>Aeschnidae</i>	<i>Anax parthenope</i>	+	+	+	+	+
<i>Gomphidae</i>	<i>Gomphus flavipes</i>				+	+
	<i>Onychogomphus uncatus</i>	+				+
<i>Cordulegasteridae</i>	<i>Cordulegaster annulatus</i>	+				
<i>Libellulidae</i>						
	<i>Orthetrum cancellatum</i>	+	+	+		+
	<i>Orthetrum coerulescens</i>	+				
	<i>Crocothemis erythraea</i>	+				
	<i>Sympetrum depressiusculum</i>	+				+
	<i>Sympetrum fonscolombei</i>		+		+	+

Hétéroptères

[illegible]

Coléoptères

Gyrinidae	Gyrinus urinator	+	+	+	+
Haliplidae	Peltodytes rotundatus			+	
	Haliphus lineatocollis	+	+	+	+
Noteridae	Noterus crassicornis	+			
Laccophilidae	Laccophilus hyalinus			+	+
Hydroporidae	Bidessus minutissimus	+	+	+	
	Yola bicarinata	+		+	
	Guignotus pusillus		+		
	Graptodytes bilineatus	+			
	Graptodytes ignotus		+	+	
	Graptodytes flavipes	+			
	Metaporus meridionalis	+			
	Scarodytes halensis		+	+	+
	Strictotarsus 12-pustulatus	+		+	+
	Stictonectes lepidus	+	+	+	+
	Deronectes moestus	+	+	+	+
Colymbetidae	Gaurodytes (Agabus) bipustulatus	+	+		+
	Gaurodytes (Agabus) brunneus	+	+	+	+
	Gaurodytes (Agabus) didymus			+	+
	Gaurodytes (Agabus) melanocornis	+	+		+
	Gaurodytes (Agabus) nebulosus			+	
	Rhantus pulverosus		+		
	Meladema coriacea	+	+		
Dytiscidae	Dytiscus pisanus		+		
Hydraenidae	Hydraena sp.		+		+
Ochthebiidae	Ochthebius sp.	+	+	+	+
Helophoridae	Helophorus alternans		+		+
Berosidae	Berosus signaticollis	+	+	+	+
Hydrobiidae	Anacaena bipustulata		+		
	Anacaena globulus		+		+
	Anacaena limbata		+	+	+
	Laccobius sinuatus		+	+	+
	Helochares lividus	+	+	+	
	Cymbiodyta marginella				+
Hydrophilidae	Hydrous pistaceus		+		
Limnebiidae	Limnebius truncatellus	+			+
Shaeridiidae	Coelostoma hispanicum			+	
Dryopidae	Dryops algiricus	+	+		+
	Dryops luridus		+		+
	Dryops rufipes	+	+	+	+
	Helichus substriatus	+		+	
Elmidae	Oulimnius rivularis	+	+	+	+
Helodidae	Helodes sp.	+			

Trichoptères

Osmylidae *Osmylus* sp. +

Trichoptères

Philopotamidae	<i>Wormaldia cf. triangulifera</i>	+							
Hydropsychidae	<i>Hydropsyche siltalai</i>	+	+	+	+	+			+
Polycentropodidae	<i>Plectrocnemia conspersa</i>	+	+		+				
	<i>Plectrocnemia geniculata</i>	+						+	
Psychomyidae	<i>Tinodes maclachlani</i>	+							
	<i>Tinodes waeneri</i>	+		+		+		+	+
Limnephilidae	<i>Limnephilus</i> sp.	+	+					+	+
Leptoceridae	<i>Mystacides azurea</i>		+			+		+	
	<i>Oecetis testacea</i>	+							
Sericostomatidae	<i>Sericostoma galeatum</i>	+						+	

Diptères

Tipulidae	Tipula sp.	+	+			+			
Limoniidae	Dicranota sp.	+	+	+	+	+	+	+	+
Psychodidae			+	+					+
Chaoboridae	Chaoborus sp.		+					+	
Dixidae	Dixa sp.				+			+	
	Dixella filicornis		+						
Simuliidae	Eusimulium latizonum	+	+	+			+		
	Odagmia nitidifrons		+	+			+		+
	Tetisimulium bezzii						+		
Chironomidae	Tanypodinae	+	+		+		+	+	+
	Orthocladiinae	+	+			+	+	+	+
	-Corynoneura sp.	+							
	Chironominae								
	-Chironomini	+	+	+		+			
	-Tanytarsini	+	+	+		+	+	+	+
Ceratopogonidae									
	Dasyhelea sp.	+	+			+	+	+	+
Thaumaleidae		+							+
Dolichopodidae						+	+	+	+
Tabanidae			+						
Athericidae	Atrichops crassipes							+	
Sciomyzidae	Tetanocera ferruginea							+	
Anthomyidae			+	+		+		+	

119

Characterization of soil mesofauna in a xero-mediterranean ecosystem after a 3-year grazing management

J. CANCELA DA FONSECA[★]
S. I. GHABBOUR[★]
A.K.M. HUSSEIN^{★(1)}

SUMMARY - A plot of 47.6 ha at the Omayed Biosphere Reserve, 83 km W of Alexandria and 10 km S of the seashore, was subjected to varying intensities of grazing pressure (sheep and goats) since 1977, as follows : F1, 50 % grazing pressure (GP) preceded by complete protection from 1974 to 1977 ; F2, completely protected since 1974 ; F3, 50 % GP ; F4, 25 % GP ; while F0 is the outside free-grazing areas with 100 % GP. Soil mesofauna were sampled from July 1979 to July 1980 under *Anabasis articulata* and *Thymelaea hirsuta*, from windward and leeward sides, making a total of 30 samples for each habitat type. The compositional relation of taxa was investigated by the Ascending Hierarchic Classification (AHC) and Correspondence Analysis (CA) methods. Results indicate the effect of proximity, but the main controlling factor in ordination is the intensity of GP, so that the faunal assemblages of all F2 habitats are on one side of the factorial axis and the assemblages of the F0 habitats on the other side, with the F1 and F3 (including F4) occupying intermediate positions. Some detritivores are disfavoured by complete protection, while some herbivores (or phytophages, or pests), like the seed harvester ants (*Messor* spp.), are clearly favoured. Accumulation of undecomposed organic matter may eventually lead to deterioration in soil fertility as detritivores (e.g., the sand roach *Heterogamia syriaca*) are gradually being eliminated. Prescribed burning may be advisable to overcome some shortcomings of complete and prolonged protection.

KEY-WORDS : Omayed Biosphere Reserve, Mariut region, grazing pressure, detritivores, herbivores, *Heterogamia syriaca*, *Messor* spp., *Anabasis articulata*, *Thymelaea hirsuta*.

RESUME - Une parcelle de 47.6 ha à la Réserve de la Biosphère d'Omayed, à 83 km à l'ouest d'Alexandrie et à 10 km au sud de la côte méditerranéenne, a été soumise à différentes intensités de pâturage (ovins et caprins) depuis 1977, ainsi : F1, 50 % de l'intensité observée dans les libres parcours (IP), précédée par protection complète de 1974 à 1977 ; F2, protection complète depuis 1974 (0 % IP) ; F3, 50 % IP ; F4, 25 % IP. Les libres parcours représentent 100 % IP. La mésofaune du sol a été échantillonnée de juillet 1979 à juillet 1980 sous les arbustes *Anabasis articulata* et *Thymelaea hirsuta* (le passerin), des côtés du vent et sous le vent, totalisant 30 échantillons pour chaque type d'habitat. Les données sur la composition taxinomique des peuplements ont été traitées par la Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) et l'Analyse de Correspondance (ANCORR). Les résultats indiquent que les peuplements sont différenciés d'après l'intensité de pâturage. Quelques détritivores, tel le cafard de sable *Heterogamia syriaca*, sont défavorisés par la protection complète, tandis que quelques herbivores, tel les fourmis moissonneuses du genre *Messor*, sont clairement favorisés. L'accumulation de la matière organique sans décomposition pourrait éventuellement poser des problèmes de fertilité du sol, surtout que les détritivores principaux tendent à manquer. La mise à feu ordonnée de cette matière accumulée, pour surmonter quelques uns de ces effets néfastes consécutifs à la protection complète et prolongée, est peut-être souhaitable. Les résultats d'un tel aménagement doivent être évalués attentivement.

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

★★ Laboratoire de Biologie végétale et d'Ecologie forestière, Route de la Tour Dénencourt, 77300 Fontainebleau, France.

(1) Present adress : Ibra Technical Training Center, Ibra, Sultanate of Oman.

INTRODUCTION

The western mediterranean coast of Egypt, and in particular the Mariut (Mareotis) region, has a long history of exploitative land use, mainly grazing and rain-fed farming (KASSAS, 1972, 1979). The pressure on land resources, coupled with a severe environment and uncertainty of rainfall, resulted in an advanced stage of overgrazing. Practices that will allow vegetation to recover are considered ; these include deferred or rotational grazing and establishing reserves to monitor changes in the vegetation and other components of the ecosystem under complete or partial protection. The impact of grazing animals on the ecosystem and response of its components to various grazing intensities have already brought up some preliminary results (AYYAD and EL-KADY, 1980 ; GHABBOUR and HUSSEIN, 1982).

The present paper includes a first approximation of the effect of protection and controlled grazing on the quantitative composition of the soil mesofauna (larger than 1 mm), in a range ecosystem of the mediterranean desert west of Alexandria, in the Omayed Biosphere Reserve, using computer methods to determine taxa characteristic for the various degrees of grazing pressure in an exclosure experiment begun in 1974.

MATERIAL AND METHODS

The study area

The study area comprises about 47.6 ha fenced at different stages in 1974 and 1977 and declared by UNESCO/MAB as the Omayed Biosphere Reserve in 1981. It is located at about 83 km W of Alexandria and 10 km S of the seashore (29° 12' 15'' E ; 30° 45' 45'' N). The Reserve is located in a non-saline depression between Gebel Mariut (3rd coastal ridge) and Gebel Khashm El-Aish (4th coastal ridge), about 3 km S of Omayed village. Its landscape undulates between 43 and 75 m.a.m.s.l. and rises gradually southwards towards the 4th ridge (elevation 105 m). The soil is made of lagoonal deposits composed of gypsum intermixed with sand and alluvium from erosion of the calcareous adjoining ridges. Surface soil layers are loose and subject to active erosion and deposition creating micro-topographic variations, but below 25 cm, soils are often compact. In some parts, surface layers include large amounts of snail fragments, increasing the compactness of the soil (EL-KADI, 1980). The area has been classified as part of the "Attenuated xero-mediterranean climatic province of Egypt" (AYYAD et al., 1983). Mean annual rainfall between 1950 and 1964 was 160 mm, but the late seventies were particularly dry, with rainfall varying between 50 and 110 mm/yr. In the period 1977-1979, mean air temperatures varied from 13.6 to 27.2°C, mean surface soil temperature from 13.8 to 32.0°C, and mean soil temperatures at 10 cm depth from 12.8 to 29.6°C. Mean air relative humidity varied from 56 to 87 %. The vegetation is dominated by *Asphodelus microcarpus*, *Echiochilon fruticosum*, *Plantago albicans*, *Anabasis articulata* and *Atractylis carduus* (ABDEL-RAZIK, 1976). Other important species are *Thymelaea hirsuta*, *Gymnocarpus decandrum* and *Helianthemum lippii* (EL-KADI, 1980).

The grazing management experiment

A plot 245 x 800 m (19.6 ha) was fenced in August 1974 and completely protected from grazing. In May 1977, a part 175 x 800 m (14 ha) was separated and subjected to 50 % of the grazing freely practiced outside the enclosure (100 % grazing pressure, GP). At the same date, two other plots, each of 14 ha, were also fenced. One was subjected to 50 % GP and the other to 25 % GP. Thus, the five treatment are as such (Fig. 1) :

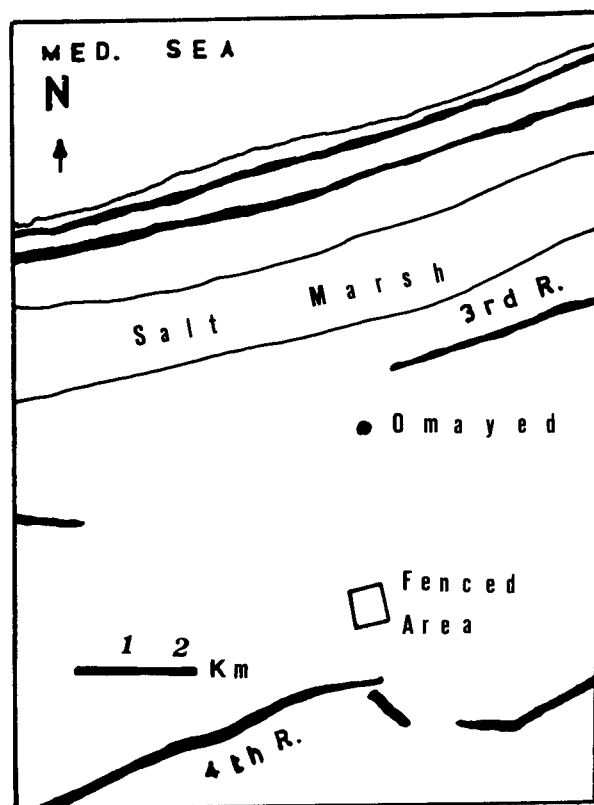


Fig. 1 - A sketch map of the Omayed Biosphere Reserve, showing the fenced experimental enclosure. This is divided into four parcels : F1, the westernmost part, protected from grazing since 1974 and with 50 % grazing pressure (GP) since 1977; F2, next parcel, completely protected since 1974 ; F3 and F4 (treated here as F3), with 50 % and 25 % GP respectively since 1977. The area outside the fence (F0), with free grazing 100 % GP, lies in the non-saline depression. R = ridge.

- F0, free grazing outside the enclosure (100 % GP), estimated recently at about 5.7 sheep units/10 ha (AYYAD and EL-KADI, 1980),
- F1, three years of complete protection from grazing till 1977, followed by 50 % GP,
- F2, complete protection since 1974,
- F3, 50 % GP, preceded by free grazing (100 % GP) as in F0,
- F4, 25 % GP, preceded by 100 % GP, as in F0, both F3 and F4 started in 1977.

A flock of 10 animals was used (8 sheep and 2 goats) and was kept for 2 days in the 25 % GP plot, and 4 days in each of the two 50 % GP plots. The cycle was repeated at the end of each of the 10-days period (EL-KADI, 1980). The estimation of GP in these plots was recalculated and changed from 66 and 33 % in earlier attempts (EL-GHONEMY and EL-KADI, 1978) to 50 and 25 % respectively after more observations in the F0 area (AYYAD and EL-KADI, 1980).

As a result of protection from grazing, there was an overall increase in density (about 200 %) and cover (about 114 %) of vegetation. According to AYYAD and EL-KADI (1980), between 1974 and 1979, the % change in cover of the two common shrub species investigated here for their mesofaunal populations were as such :

	F0	F1	F2	F3
<i>Anabasis articulata</i>	+ 75	+ 122	- 41	- 61
<i>Thymelaea hirsuta</i>	+ 440	+ 11	+ 228	+ 114

Litter dry weight under *A. articulata* varied from 400 to 600 g in spring and from 200 to 600 g in summer 1979. Under *T. hirsuta*, litter dry weight was 200-800 g in spring and 200-600 g in summer 1979. Litter was generally more abundant in the F2 treatment (GHABBOUR et al., 1980). The amount of accumulated litter does not necessarily relate to more vigorous growth of plants, since it may increase with their senescence as well.

Sampling soil mesofauna

The method of sampling soil mesofauna was described by GHABBOUR et al. (1977) and GHABBOUR and HUSSEIN (1982). Briefly, this consists of digging the soil under the canopy of the shrub selected for sampling and passing it through a 1 mm sieve, until animals and litter are no longer obtained. A few extra sievings are passed through to ensure that the soil core under the canopy has been completely sampled. The diameter of the shrub and maximum depth attained are then recorded. Selection of shrubs was at random. Since density of shrubs of any given species is very low, even if it increased with fencing, the number of shrubs to be sampled had to be kept at a minimum, to avoid undue destruction of the protected vegetation. Selection of sampled shrubs was by walking along a transect diagonally to the fence. The starting point was changed by toss for every sampling season, taking care not to repeat the same direction in two consecutive seasons. Six shrubs were sampled from each shrub species in each season, from leeward (L) and windward (W) sides. Treatments F3 and F4 were considered one (F3), since earlier work carried out in 1977-1978 proved they were very similar in their mesofaunal population densities (GHABBOUR and HUSSEIN, 1982). AYYAD and EL-KADI (1980) also found that vegetation responses were similar in these two treatments. Sampling was carried out once every season (July 1979, September 1979, December, 1979, March 1980 and July 1980). A total of 240 samples were thus taken, or 30 for each habitat type.

Treatment of data

The population density data of the various taxa of soil mesofauna found in the samples were treated by two methods : the Ascending Hierarchic Classification (AHC) and Correspondence Analysis (CA), as developed by BENZECRI (1969, 1973), ESCOFIER-CORDIER (1969) and FENELON (1981). The first method serves to distinguish affinities and similarities between sites (or habitats), while the latter gives a varying "weight" or "inertia" to points in a "cloud", as a measure of their dispersion. The first factorial axis expresses the largest possible portion of the total inertia in a straight line. The second axis expresses the maximum of the residual inertia at a right angle to the first. Likewise, the third axis expresses the maximum of the remaining residual inertia at a right angle to the first two (three-dimensional), and so on. The proximity of points within a group is due to mutual attraction as well as to mutual repulsion from other groups. The computer calculations for AHC and CA were carried out at the

Centre Inter-Régional de Calcul Electronique (CIRCE) of the CNRS, at Université Paris-Sud, Orsay, near Paris, using the ADDAD programmes (FENELON, 1981).

RESULTS

Table 1 gives the means of population densities for each habitat type (of 30 samples in each case). According to the level of identification that could be achieved, 36 taxa were grouped. Fig. 2 shows the graphic representation of applying the ACH method. It is clear that populations under the shrubs in the F2 treatment (0 % GP for 6 yrs) put them apart. Only populations under *Anabasis* L at F1 approach them to some extent. Similarly, populations under the F3 treatment (3 yrs at 25 - 50 % GP) are grouped together, except for *Thymelaea* L, which stands separated, but within the same grouping. Otherwise, there are strong affinities between windward habitat populations under *Anabasis* and *Thymelaea*, as well as between leeward habitat populations under these two shrubs, in the F0 and F1 treatments (100 % GP and 50 % GP for 3 yrs, preceded by 0 % GP for another 3 yrs).

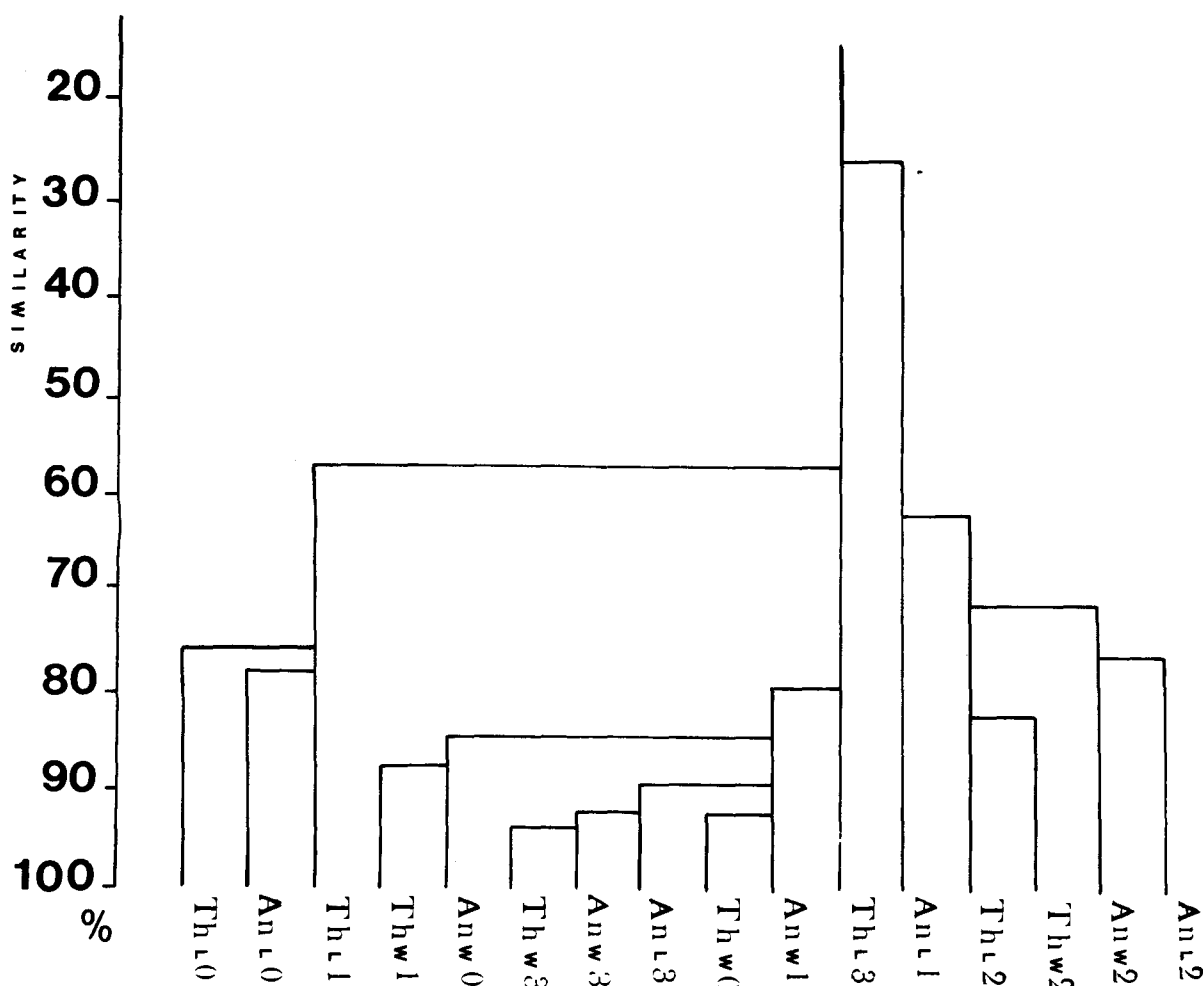


Fig. 2 - Dendrogram of similarity percentages between different treatments as regards their soil mesofauna populations, and as revealed by the application of the Ascending Hierarchical Classification (AHC) method. Notation of treatments and habitats as in Table 1.

N°	Treatments taxa	AnW0	AnW1	AnW2	AnW3	AnL0	AnL1	AnL2	AnL3	ThW0	ThW1	ThW2	ThW3	ThL0	ThL1	ThL2	ThL3
1	Isopoda	0.85	1.05	0.36	0.71	1.22	0	0	0.32	1.94	1.21	0	0.16	2.30	1.11	0.05	1.01
2	Thysanura	0.12	0.24	0.72	0.21	0.09	0.20	0.41	0	0.13	0.11	0.87	0.26	0.19	0.60	1.82	0.65
3	Mantidae	0	0	0	0	0.16	0.09	0.23	0	0	0	0.10	0.21	0	0.17	0.10	0.10
4	Acrididae	0.09	0	0	0	0	0	0.10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	<i>Heterogamia syriaca</i>	12.98	9.45	4.60	6.22	19.31	13.24	5.67	6.86	16.74	17.85	5.66	4.80	31.85	20.71	4.68	8.57
6	Pentatomidae	0	0.95	3.39	0.10	0	1.69	2.03	0	0.09	0.85	3.86	0.22	0	0.52	2.52	0.14
7	<i>Capsodes</i> sp.	0.22	0	0.09	0	0	0.19	0	0	0	0	0	0	0.14	0.28	0	0
8	Hemiptera spp.	0.09	0	0.10	0	0	0	0	0.13	0	0.12	0	0	0	0	0	0
9	Antlions	0.26	1.66	4.81	0.65	0.55	1.68	6.39	0.77	0.33	0.51	4.36	1.13	1.56	2.20	4.81	4.33
10	Diptera larvae	0.37	0.39	0.72	0.49	0.70	0.36	0.87	0.47	0.55	0.53	1.04	0.32	1.95	1.15	1.02	1.20
11	<i>Camponotus</i> spp.	1.79	0.45	0	0	4.52	0.21	0.08	0	0.07	0.57	0	0	0.63	0.31	0.58	0
12	<i>Messor</i> spp.	0.07	1.89	14.37	0.16	0	2.29	16.34	0.16	0	0.47	5.57	0.10	0.25	0.44	7.03	0.17
13	<i>Monomorium</i> spp.	0	0	0.10	0	0.27	1.07	0	0.32	0	0	1.39	0	0	0	0	0
14	<i>Cymindis suturalis</i>	0.30	0.25	0	0.75	0.15	0.27	0.16	0.37	0.31	0.49	0.27	0.38	0.10	0.09	0.32	0.05
15	<i>Scarites buparius</i>	0.09	0	0	0.12	0	0	0.12	0	0	0.04	0	0	0.14	0.12	0	0
16	<i>Graphypterus serrator</i>	0	0	0	0	0	0.12	0.08	0	0	0	0	0	0	0.20	0	0
17	<i>Coccinella 11-punctata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.08
18	<i>Brachycerus spinicollis</i>	0	2.37	1.15	0.07	0.24	2.99	2.53	0.32	0.06	0.50	0	0.09	0.05	0.31	0.32	0.19
19	<i>Apion</i> sp.	0.15	0.22	3.48	0.21	0	0	0.59	0.39	0	0.05	0.13	0.18	0	0.51	0	0.17
20	<i>Dendarus piceus</i>	0	0.12	0	0	0	0.90	0.56	0	0	0	0	0	0	0.10	0.15	0
21	<i>Erodium gibbus</i>	0.13	0	0.05	0	0.85	0.53	0.42	0	0.13	0.14	0.19	0	0.44	0.92	0.24	0.07
22	<i>Erodium 4-lineata</i>	0.20	0.10	0.43	0.10	0	0.55	0.18	0.13	0.18	0.08	0.13	0	0.27	0.14	0.10	0
23	<i>Machlopsis crenatocostata</i>	0.14	0	0.19	0	0.05	0.92	0.36	0.65	0	0	0.06	0.17	0.34	0.37	0.14	0.48

24 <i>Pimelia</i> sp.	0	0.09	0	0	0	0.09	0.18	0	0	0	0	0	0	0	0.28	0.06
25 <i>Psammoica lucida</i>	0.43	0.09	0.71	0	0.74	0.50	0.91	0.24	0.20	0.18	0.29	0.10	0.12	0.57	0.45	0.12
26 Tenebrionidae larvae	0.39	0.78	1.06	0.46	0.52	0.68	1.31	0.64	0.34	0.43	0.91	0.23	0.40	1.20	0.86	0.58
27 <i>Psammobius</i> <i>porciocollis</i>	1.12	1.33	1.43	0.84	0.66	1.88	0.90	0.25	2.08	2.67	1.68	1.00	3.52	2.20	2.45	1.24
28 <i>Pharaonus fusci</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.05	0	0	0	0	0
29 Scarabaeidae pupae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.12	0	0	0	0	0	0
30 Scarabaeidae larvae	0.88	0.59	0.37	0.12	1.68	0.34	0.45	0.50	0.75	1.03	0.83	0.25	1.84	1.17	1.32	0.53
31 <i>Saprinus</i> sp.	0.09	0	0.28	0	0.07	0.09	0.11	0.07	0.47	0.05	0	0	0.49	0.07	0	0
32 Spiders	0.58	0.41	4.04	0.15	0.31	1.45	7.18	0.12	0.14	0.95	3.97	0.38	0.79	0.77	3.62	0.68
33 Pseudoscorpions	0	0	0.12	0	0	0	0.22	0	0	0	0	0.16	0	0.21	0.16	0.15
34 Ticks	0	0	0.13	0	0	0	0.09	0	0	0	0.29	0	0	0.16	0.18	0
35 Geophilomorpha	0	0.12	0	0	0	0.25	0.18	0	0	0	0	0	0.21	0	0.04	0
36 Scorpions	0.09	0	0	0	0	0.18	0.10	0	0	0.05	0	0	0	0.13	0.05	0

Table 1 - Population densities of taxa of soil mesofauna under *Anabasis articulata* and *Thymelaea hirsuta* shrubs in various treatments of grazing pressure (GP) in the Omayed Biosphere Reserve.

An, *Anabasis* ; Th, *Thymelaea* ; W, windward side ; L, leeward side ;

0, F0 treatment with 100 % GP (outside the fenced area) ;

F1, area within the enclosure with 0 % GP from 1974 to 1977 and 50 % GP onwards ;

F2, area protected since 1974 (0 % GP) ;

F3, areas with 50 and 25 % GP since 1977.

Densities shown as individuals / m², mean of 30 samples.

Fig. 3 gives results of applying the CA method. Here the shrubs belonging to different treatments are distinguished clearly as a function of the populations of soil mesofauna they harbour.

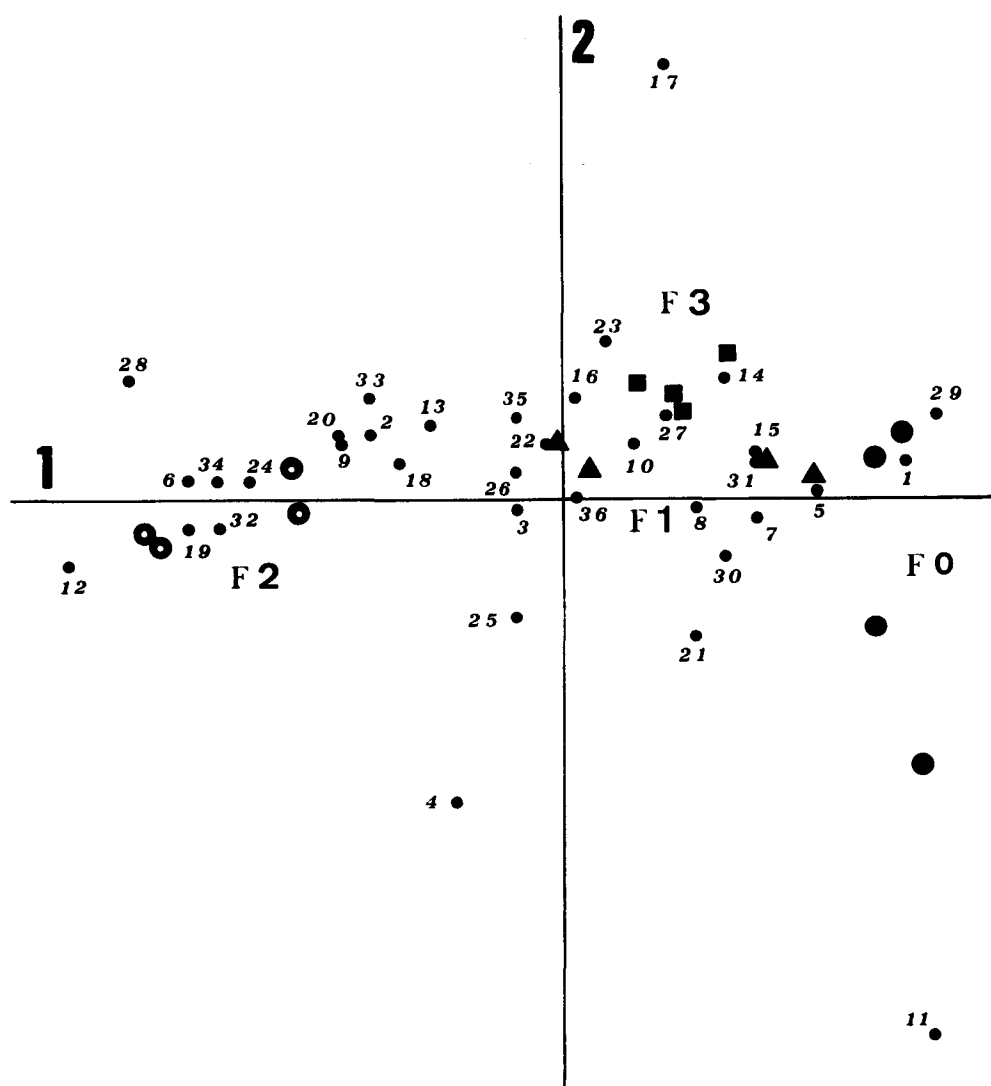


Fig. 3 - Graphic representation of results of application of the Correspondence Analysis method (CA). Numbering of taxa (1-36) as in Table 1. Habitat notations : F0, solid circles ; F1, triangles ; F2, open circles ; F3, squares. Note that habitats are situated in relation to the first factorial axis according to GP : F0, with 100 % GP at one end, F2 with 0 % GP at the other end, and F1 and F3 with 50 % GP inbetween. The older history of protection of F1 habitats (1974-1977) has very little effect on its soil mesofauna, compared with F3 habitats with 50 % GP too since 1977, but without prior protection.

The F0 treatment (100 % GP) is more or less characterized by Scarabaeidae, Isopoda, the sand roach *Heterogamia syriaca*, and the ant *Camponotus* sp. The F1 treatment is situated next to the F0 treatment along the first factorial axis, and shares with it the sand roach *H. syriaca*, and is more or less characterized by *Erodium gibbus*, *E. quadri-lineata*, Acrididae, *Psammoica lucida*, Scarabaeidae (larvae), *Capsodes* sp., Hemiptera spp., Mantidae, scorpions, Tenebrionidae, Diptera (larvae), and *Psammobius porcicollis*. The F3 treatment is separated more clearly along the second axis and is more or less characterized by *Coccinella undecim-punctata*, *Machlopsis crenato-cos-tata*, *Cymindis suturalis*, and *Graphypterus serrator*. Geophilomorpha, *Monomorium* spp., *Brachycerus spinicollis*, Thysanura, Pseudoscorpions, *Dendarus piceus*, and antlions, represent transition groups between the F1 and F3 treatments on one hand,

and those of the F2 treatment on the other hand. Taxa characterizing the F2 treatment are *Pimelia* sp., ticks, Pentatomidae, spiders, *Apion* sp., *Messor* spp., and *Pharaonus fuscus*.

DISCUSSION

The association of a taxon with a certain treatment in the CA graphic representation does not in any way mean that this association is exclusive ; it only means a closer association than with other treatments. In the case of the most abundant and ubiquitous species, the sand roach *Heterogamia syriaca*, densities are higher in treatments F0 and F1 (17.8/m²), than in treatments F2 and F3 (5.9/m²). This places this species in an intermediate position in relation to treatments F0 and F1, somewhat excludes it from taxa associated closely with the F3 treatment, and almost completely repels it from taxa closely associated with the F2 treatment. Taxa with a very low frequency, such as *Coccinella undecim-punctata* and Acrididae, are characteristically marginal and deviate widely from the assemblages to which they should logically belong by virtue of their occurrences.

It is to be noted that most of the taxa characteristic of the F0 treatment (maximum stocking rate), are detritivores, while most taxa characteristic of the F2 treatment (complete exclusion of livestock for 6 yrs), are herbivores (e.g. the seed harvester ants *Messor* spp.). This may be due to the increase in phytomass and absence of animal dung, on which Scarabaeidae and Tenebrionidae would thrive. Moreover, the soil in the F2 treatment became, during the protection period, more consolidated and compacted by crust formation (absence of trampling effect), and by ramification of roots of perennials and flourishing annuals, many of which secrete agglutinating substances. Thus, although the amount of plant litter increased, some prominent and typical litter feeders declined in numbers due to this pedogenic phenomenon. One of the taxa particularly favoured by complete protection is Pentatomidae, which is also favoured by increased artificialization of agro-ecosystems in the Mariut region (GHABBOUR et al., in press). Thus, whether man intervenes in the stabilized ecosystems of the Omayed ecozone, by irrigation or by protection from grazing, thereby increasing phytomass, in addition to obvious changes in other ecosystem parameters, some taxa appear to be disfavoured, and some favoured, under both types of intervention (anthropofuge and anthropophilic taxa). This phenomenon may be due to increased or decreased competition, predators, lack or greater abundance of food sources, etc. The increase of herbivores as a result of protection from grazing is not unique to this ecosystem. It was observed in another desert area, near Khartoum, Sudan (average rainfall 160 mm in Jul.-Sep.) by CLOUDSLEY-THOMPSON and IDRIS (1964).

Figs. 2 and 3 both show that the effects of proximity are less pronounced than the impact of the grazing management variable.

Under conditions of excessive over-grazing, dryland ecosystems are disturbed, but their biotic components adapt to the stress by certain mechanisms of adjustment to the recurring stress factors. The equilibrium thus attained, albeit fragile, oscillates seasonally and annually, sometimes very widely, in function of rainfall mainly, but also of anthropogenic recurring destruction (overstocking, wood-cutting, etc.). It appears from the present study that complete protection of vegetation for 6 years in this xero-mediterranean ecosystem is in itself a major and novel

man-made perturbation in the ecosystem comparable to its conversion into agricultural land, by dry-farming or by irrigation (irrigation, of course, would be a much greater perturbation than dry-farming, see GHABBOUR et al., in press). Complete protection from grazing, as it progressed, resulted in the gradual decrease of some taxa of soil mesofauna, as well as the increase (and introduction) of other taxa. During the protection period, there was an increase in vegetation mass, cover, density, profusion in litter fall (due to either vigorous growth of some species and senescence of others) as well as the development of a compacted soil layer, and the elimination of live-stock impact (dung, trampling), together with other changes. Thus we have the phenomenon of "decreaser" and "increaser" species, observed in the Omayed reserve for plant species by AYYAD (1978), repeated for soil mesofauna. Yet, at the stage of progression of the Reserve sampled in 1979-1980, the complete shift to a soil mesofauna community typical of a completely protected vegetation was not realized fully. This is because taxa like ticks, characteristic of grazing lands, were unusually abundant in the F2 treatment from which livestock was excluded, probably due to an escape from predators elsewhere, in the thick litter accumulations. Consequently, it is not feasible, at this stage, to draw firm conclusions from such a short period of experimentation with dryland ecosystems, since the effects of animal mobility over such short ranges may overshadow the effects of protection. At any rate, it appears that the conclusion reached after a 1-year protection (GHABBOUR and HUSSEIN, 1982) still holds, viz., that partial protection is more beneficial than complete protection, since it favours soil fertility on one hand, and does not exaggerate the density of herbivorous taxa of soil mesofauna, which may endanger the vegetation in the long run, on the other hand.

AYYAD and EL-KADI (1980) concluded that presence of grazing livestock increases the rate of mineral turnover by trampling and felling of standing dead vegetation, so that contact with soil moisture and soil organisms would be possible. In the completely protected plot, this is unlikely to happen. In addition, typical detritivores are disfavoured, so that soil fertility would be expected to suffer. In arid ecosystems in general, litter is only partially decomposed, and in completely protected areas, accumulation of undecomposed litter should thus become a serious problem. With the accumulation of unnecessarily large amounts of litter, and the decline of typical detritivores (probably due to unpalatability of litter and/or inability to handle this food source adequately with changes in pedogenic conditions), it might be feasible to spread out this litter, as suggested by AYYAD and EL-KADI (1980). But a still better solution (since detritivores are on the decline anyway), would perhaps be to apply prescribed burning, even in this xero-mediterranean ecosystem. This is worth an experiment to evaluate the effects of prescribed burning on soil fertility, injurious pests (depending on how they are defined), and on the population composition of soil mesofauna (the ratio detritivores : herbivores), as well as other ecological parameters.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Director of REMDENE Projets (Regional Environmental Management of Mediterranean Desert Ecosystems of Northern Egypt), sponsored by the Egyptian Academy of Scientific Research and Technology, and supported by EPA/FCG PR-3-541-2 and FF Grant 740-0478, within whose framework this research was carried out. We also thank Prof. M. AYYAD (Dept. of Botany, University of Alexandria), Director of REMDENE Project, Prof. A. EL-GHONEMY (Univ. of Tanta), and Mr H.F. EL-KADI, for cooperation and help extended during the collection of samples from the fenced areas in the Omayed Biosphere Reserve, and the plots of grazing pressures under their management.

We also thank Dr E.M. HEGAZI and his co-workers (Fac. of Agriculture, Univ. of Alexandria) for help in some of the identifications.

REFERENCES

- ABDEL-RAZIK M.S. (1976). A study on the vegetation composition, productivity and phenology in a Mediterranean desert ecosystems at Omayed (Egypt).
M. Sc. thesis, Univ. of Alexandria.
- AYYAD M.A. (1978). A preliminary assessment of the effect of protection on the vegetation of the Mediterranean desert ecosystems.
Taeckholmia, 9, 85-101.
- AYYAD M.A., ABDEL-RAZIK M.S., MEHANNA A. (1983). Climatic and vegetational gradients in the Mediterranean desert of Egypt.
Pré-rapport du Colloque de Bioclimatologie Méditerranéenne, CEPE/CNRS, Montpellier, 18-20 mai 1983, III 2, 14 pp.
- AYYAD M.A., EL-KADI H.F. (1980). Effect of grazing on phytomass and species abundance.
REMDENE Progress Report N° 1, vol. 1, ch. 1, 25 pp.
- BENZECRI J.P. (1969). Statistical analysis as a tool to make patterns emerge from data.
In : Methodologies of Pattern Recognition. S. Watanabe ed., Acad. Press New-York, 35-60.
- BENZECRI J.P. (1973). *L'analyse des données*. Dunod, Paris.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J.L., IDRIS B.E.M. (1964). The insect fauna of the desert near Khartoum : seasonal fluctuations and the effect of grazing.
Proc. roy. ent. Soc. London (A), 39, 41-46.
- EL-GHONEMY A., EL-KADI H.F. (1978). Range experiment.
SAMDENE Progress Report N° 4, vol. 1, ch. 10, 20 pp.
- EL-KADI H.F. (1980). Effect of grazing pressures and certain ecological parameters on some fodder plants of the Mediterranean coast of Egypt.
M. Sc. thesis, Univ. of Alexandria.
- ESCOFIER-CORDIER B. (1969). L'analyse factorielle des correspondances.
Cah. Bur. Univ. Rech. Opér., Univ. Paris, 13, 25-59.
- FENELON J.P. (1981). *Qu'est-ce que l'Analyse des Données ?*
Lefonen, Paris, 311 pp.
- GHABBOUR S.I., CANCELA DA FONSECA J., SHAKIR S.H. (in press). Characteristics of soil mesofauna in agro-ecosystems of the Mariut region, Egypt.
Rev. Biomath. (in press).
- GHABBOUR S.I., HUSSEIN A.M. (1982). Effect of a one-year grazing management on population densities of soil fauna in an Afro-Mediterranean desert ecosystem.
Cairo Univ. Afr. Stud. Rev., 7, 55-75.
- GHABBOUR S.I., MIKHAIL W.Z.A., RIZK M.A. (1977). Ecology of soil fauna of Mediterranean desert ecosystems in Egypt. I. Summer populations of soil mesofauna associated with major shrubs in the littoral sand dunes.
Rev. Ecol. Biol. Sol., 14, 429-459.
- GHABBOUR S.I., RIZK M.A., HUSSEIN A.M., SHAKIR S.H. (1980). Soil zoecology.
REMDENE Progress Report N° 1, vol. 2, ch. 2, 53 pp.
- KASSAS M. (1972). A brief history of land-use in Mareotis region, Egypt.
Minerva Biol., 1, 167-174.
- KASSAS M. (1979). Mareotis : past, present and future.
In : Analysis and Management of Mediterranean Desert Ecosystems, Proc. Int'al SAMDENE Workshop, Univ. of Alexandria, M. Kassas ed., 24-28.

Quelques caractéristiques physico-chimiques de l'eau de submersion des rizières de Camargue (France) : rôle de la végétation immergée et émergée

D. PONT★★
A. VAQUER★

RESUME - Quatre caractéristiques physicochimiques (lumière, T° , O_2 et pH) permettent de décrire les rizières comme des milieux aquatiques originaux. Une forte luminosité ($2\,000\ \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, à midi), atténuée jusqu'à 5% de l'incidence par la croissance du riz et des températures élevées (20 à $30^{\circ}C$) sont favorables à une intense activité biologique dont témoignent les variations saisonnières et journalières de forte amplitude du pH (7,5 à 10) et de l' O_2 (5 à 20 mg/l).

L'évolution du milieu, réglée par le développement d'un couvert végétal dense et des pratiques culturales établies, permet une reproductibilité saisonnière favorable à l'étude écologique des rizières.

SUMMARY - Four physicochemical parameters (light, temperature, oxygen and pH) emphasize the originality of rice-fields as freshwater ecosystems.

A strong incident light intensity ($2\,000\ \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, at midday) and high temperatures (20 to $30^{\circ}C$) enable a great biological activity whose the seasonal and daily ranges of pH (7,5 to 10) and oxygen (2 to 20 mg.l⁻¹) give evidence.

The growth of a dense emerged vegetation controls the evolution of the biotope and some established cultural practices allow a seasonal reproductibility for its ecological study.

MOTS CLES : Camargue, rizière, végétation aquatique, physico-chimie.

Deuxième culture mondiale par ses surfaces et sa production, la riziculture occupe une surface de sols d'environ $1,49\ M\ km^2$ représentant des plans d'eau douce continentaux temporaires équivalents à la surface totale des lacs estimée entre 1,2 et $2,0\ M\ km^2$ (in HUTCHINSON, 1957).

En Europe, avec 0,27% des surfaces cultivables (Statistiques F.A.O., 1978) par rapport à 13,26% dans le reste du monde, cette culture est vraiment marginale. En France, elle n'occupe qu'environ 0,05% des terres arables, et elle s'est développée dans le seul delta du Rhône situé à la limite de l'aire d'extension septentrionale de cette plante. La riziculture a connu un essor important en Camargue entre 1940 et 1970, période durant laquelle les surfaces de rizières ont atteint 20% de la surface totale de ce territoire (75 000 ha), soit 60% de ses terres arables. Elles ont ensuite sensiblement régressé au cours de la dernière décennie, essentiellement pour des raisons économiques, jusqu'à un minimum situé à environ 5 000 hectares.

Les rizières restent et resteront néanmoins une composante importante du paysage camarguais, car cette culture répond à une nécessité en assurant le dessalement des sols,

★ Centre d'Ecologie de Camargue - Le Sambuc - 13200 Arles.

★★ Laboratoire de Biologie et Ecologie - Université de Provence (St. Charles) - 3, place Victor Hugo - 13331 Marseille cedex 3.

condition indispensable à l'agriculture dans cette région comme l'ont souligné HEURTEAUX (1969), JEAN & BOUTY (1973).

Compte tenu de leur importance économique, les rizières sont l'objet de très nombreuses recherches à travers le monde suivant une orientation essentiellement agronomique. En Camargue, ce sont les chercheurs de l'ENSA de Montpellier et de l'INRA de Montfavet (Vaucluse) qui ont contribué à l'effort de recherche international, en matière notamment d'amélioration des plantes et de fertilisation.

Cependant ces milieux ont toujours intéressé les chercheurs d'autres disciplines telle que l'écologie, l'hydrobiologie ou bien encore l'ornithologie comme le montrent les travaux de BOURRELLY & MANGUIN (1950), SCHACHTER & CONAT (1952), TALLON (1957), CORILLION (1957), HEURTEAUX (1969), MARAZANOF (1969), TAMISIER (1972), VAQUER (1973), TOURENQ (1974), ISENMANN (1977), HAFNER (1977), PIROT (1981).

Les rizières ont constitué, entre 1975 et 1981 pour le Centre d'écologie de Camargue, le terrain d'une étude écologique pluridisciplinaire dans laquelle ont été abordés plusieurs aspects tels que l'hydrologie (HEURTEAUX, 1978), la dynamique des pesticides (PODLEJSKI, 1978), la malherbologie (SUTISNA, 1980), la microbiologie (BALDENSPERGER, 1980 et 1981), l'algologie (GUERLESQUIN & VAQUER, 1980; VAQUER, 1981), et la zooplanctonologie (PONT, 1983).

L'objet de cette note est la description de la rizière comme un milieu aquatique, en se référant à quelques caractéristiques générales qui permettront d'en souligner l'originalité par rapport à d'autres milieux aquatiques naturels ou non.

I - PHYSIONOMIE DU MILIEU

En Camargue, les rizières sont pour la plupart installées sur des sols d'origine alluviale ou colluviale; ils sont caractérisés par la prédominance d'éléments fins et une forte teneur en calcaire comme l'illustre l'analyse d'un sol de rizière de la Tour du Valat (Tableau I).

Tableau I - Analyse granulométrique, teneurs en calcaire total et en matières organiques du sol de la rizière de la Tour du Valat.

	:	% du poids
	:	du sol sec
Argile	:	20,0
Limons fins	:	39,0
Limons grossiers	:	22,5
Sable fin	:	11,2
Sable grossier	:	2,8
Matière organique totale	:	3,7
Calcaire total	:	31,9

Ces sols sont fortement remaniés en surface: parfaitement nivelés pour assurer la meilleure irrigation possible, ils sont régulièrement labourés jusqu'à une profondeur n'excédant pas 30 à 40 cm au niveau de laquelle se situe une semelle de labour qui assure par sa compacité une bonne étanchéité du sol, freinant les départs de l'eau par infiltration (BOUTEYRE & TONI, 1972).

Un apport d'engrais ternaire est effectué juste avant la mise en eau, à raison de 100 à 150 kg d'azote, 100 à 200 kg de P_2O_5 et 100 à 150 kg de K_2O par hectare, suivant les

qualités du sol et la variété de riz semé (HUGUET *et al.*, 1971).

L'évolution du milieu suit le déroulement de la culture suivant un calendrier cultural bien établi maintenant (Tableau II), subissant quelques petites modifications en ce qui concerne en particulier les traitements phytosanitaires et la fumure.

Tableau II - Calendrier des principales pratiques culturales effectuées au cours d'un cycle de culture du riz en Camargue

(	:	)
(Préparation du terrain	: mars - avril	)
(Fertilisation	: avril	)
(Mise en eau	: fin avril	)
(Semis	: 25 avril au 10 mai	)
(Tallage - Montaison	: juillet	)
(Epiaison - Floraison	: 25 juillet au 25 août selon	)
(	: les années et les variétés	)
(Récolte	: 15 septembre à fin octobre	)
(	:	)
(	:	)

A partir de la fin du mois d'avril, la rizière est submergée pendant environ 5 mois sous une lame d'eau haute de 10 à 20 cm. Du fait des pertes dues à l'évapotranspiration et à l'infiltration, la culture est régulièrement alimentée en eau en provenance du Rhône, soit de manière continue dans le cas d'une irrigation dite "à la surverse", soit à raison d'une à deux fois par semaine comme c'était le cas dans les rizières qui ont été étudiées. Ces apports réguliers confèrent un profil en "dents de scie" à l'évolution des niveaux de l'eau, telle que celle qui a été établie dans une rizière expérimentale de la Tour du Valat en 1978 (Fig. 1).

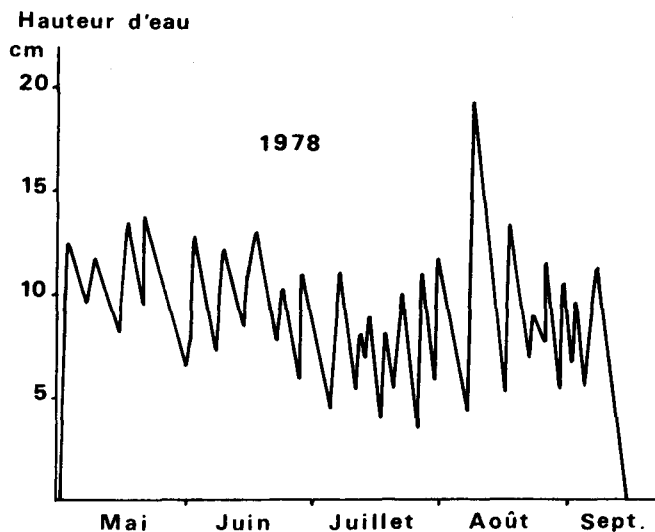


Figure 1 : Evolution des niveaux d'eau dans la rizière expérimentale de la Tour du Valat au cours de la saison rizicole de 1978.

Les mesures des niveaux enregistrées à l'aide de limnigraphes montrent que ces niveaux fluctuent entre deux irrigations successives le plus généralement dans un rapport compris entre 1,2 et 2,0.

Pendant la submersion du champ, le développement d'une végétation émergée régulière sur toute la surface est sans conteste le phénomène qui régit l'évolution du milieu. Cette végétation normalement constituée par le riz est parfois amplement infestée par des adventices dont la diversité et l'importance relative ont été montrées à diverses reprises (TALLON, 1958; JUILLET, 1951; MAGHAMI, 1966; CORNET, 1971; SUTISNA, 1980).

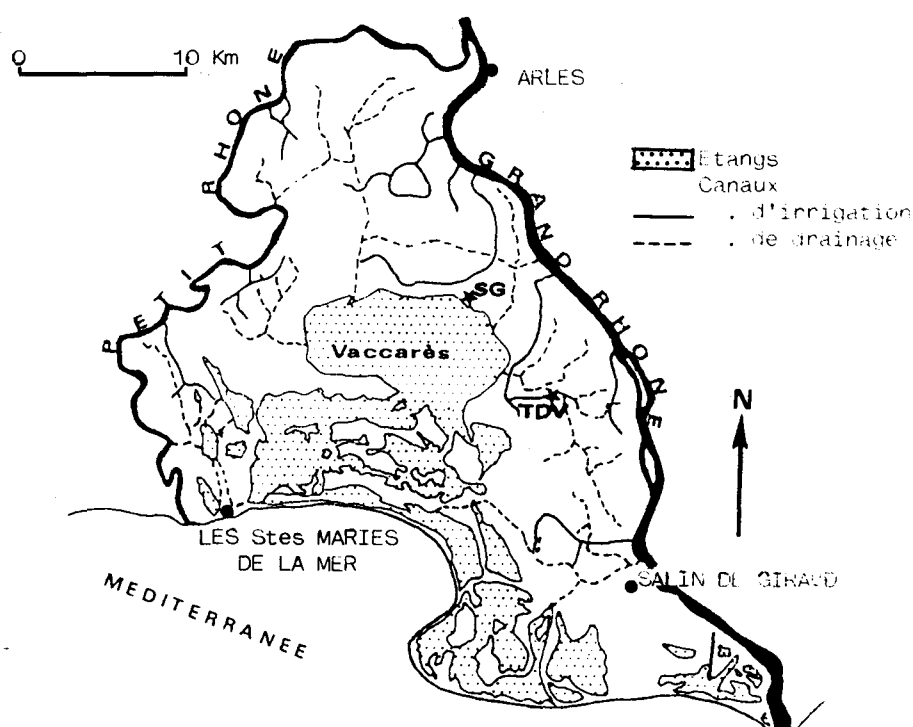
Le développement de la culture permet de distinguer une première période pendant laquelle le plan d'eau est libre; puis vient une période où le milieu est entièrement fermé par la végétation. Le passage d'une situation à l'autre est progressif, mais le temps de transition n'excède pas trois à quatre semaines.

Dans la lame d'eau croît également une importante macrovégétation immergée pouvant former un tapis continu à la surface du sol et contribuant à fermer davantage le biotope.

La faible profondeur de l'eau et la croissance d'une abondante végétation émergée et immergée déterminent la structure de base du milieu dont vont dépendre, comme nous allons le voir, les fluctuations saisonnières et journalières de la lumière, de la température, de l'oxygène et du pH.

II - METHODES DE MESURES

Les études des paramètres ont été effectuées sur des rizières situées au Mas St. Germain (lieu-dit Villeneuve) et à la Station biologique de la Tour du Valat (Carte 1).



Carte 1 - Situation de rizières étudiées en Camargue, au Mas St. Germain (SG) et à la Station biologique de la Tour du Valat (TdV).

Les températures ont été enregistrées à l'aide de télé-thermomètres multisondes J. Richard.

La lumière a été mesurée avec un quantamètre Li-Cor 185 (de Lambda Instruments) couplé à une sonde à photons Li 192 S immergeable. Celle-ci est conçue pour donner le nombre de photons incidents dans la gamme d'ondes allant de 400 à 700 nm correspondant aux radiations actives pour la photosynthèse. La valeur est exprimée en $\mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$. La sonde étalonnée pour être utilisée à la fois dans l'air et dans l'eau permet d'obtenir instantanément une mesure de la lumière transmise.

Les valeurs du pH ont été obtenues à l'aide de pH-mètres de terrain et de laboratoire (Metrohm E 488 et E 520). Les mesures au laboratoire ont été faites généralement dans un laps de temps inférieur à une heure après le prélèvement. Des essais ont montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre celles-ci et celles effectuées *in situ*.

L'oxygène dissous a été dosé suivant la méthode de Winckler et à l'aide d'un oxy-mètre YSI 51 A. Les résultats obtenus avec ces deux méthodes sont tout à fait identiques.

Enfin les matières en suspension totales ont été évaluées par pesées après séchage à l'étuve à 105°C pendant 24 heures.

III - LA LUMIERE

Lors des journées ensoleillées, les quantités de lumière incidente à midi sont de l'ordre de $2\,200\ \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

L'évolution qualitative et quantitative de la lumière atteignant le plan d'eau dépend directement du développement du riz. Pendant la phase printanière (mai et juin), la totalité de la lumière incidente atteint la surface de l'eau; dès que les périodes de tallage et de montaison surviennent, la quantité de lumière transmise sous le feuillage chute entre 10 et 20% de celle arrivant à la surface du plan d'eau (Fig. 2a).

La quantité de lumière incidente dépend également de la densité des tiges de riz: il existe en effet une corrélation négative ($r = -0,80$; $n = 30$) entre le nombre de tiges et le % de lumière transmise sous le feuillage (Fig. 2b).

Ensuite, la lumière transmise dans l'eau dépend des quantités de matières en suspension et de la macrovégétation immergée. En mai, les quantités de matières en suspension toujours présentes et en général voisines de 50 mg/l peuvent atteindre 200 à 300 mg/l sous l'effet notamment du comportement fouisseur de certains crustacés comme le phyllope *Triops cancriformis* Bosc. La lumière transmise peut diminuer considérablement, jusqu'à 15% de la lumière incidente comme le montre la figure 2c. A cet égard, la corrélation négative entre les quantités de matières en suspension et la quantité de lumière transmise (Fig. 2d) est très significative ($r = -0,97$; $n = 30$).

Pendant la phase estivale, le développement d'une macrovégétation immergée, composée surtout de Characées et *Najas*, forme un écran à la lumière et réduit dans les zones les plus denses jusqu'à 5% les quantités de lumière atteignant le sol par rapport à celles arrivant au-dessus du feuillage.

Il faut enfin souligner que malgré une forte atténuation sous le couvert du riz, la quantité de lumière transmise reste bien au-dessus de 1%, limite inférieure de la zone euphotique communément admise pour les lacs.

IV - LA TEMPERATURE

L'examen des courbes des moyennes hebdomadaires des températures moyennes journalières mesurées au cours des différents cycles rizicoles et dont des exemples sont fournis par les cycles saisonniers de 1975 et 1978 (Fig. 3) indique une grande similitude des variations saisonnières d'une année à l'autre en dépit des différences des minimums et maximums propres à chaque année qui se manifestent essentiellement au printemps dans l'eau libre. Cette similitude est évidemment liée au climat régional, mais aussi à l'évolution stéréotypée du milieu en relation avec la croissance d'une végétation herbacée.

Le fait le plus remarquable est la variation des amplitudes thermiques journalières (Fig. 3). Ces amplitudes, toujours élevées durant les mois de mai et de juin (entre 10

Nombre de tiges
de riz (/16 dm²)

Hauteur
du riz
m

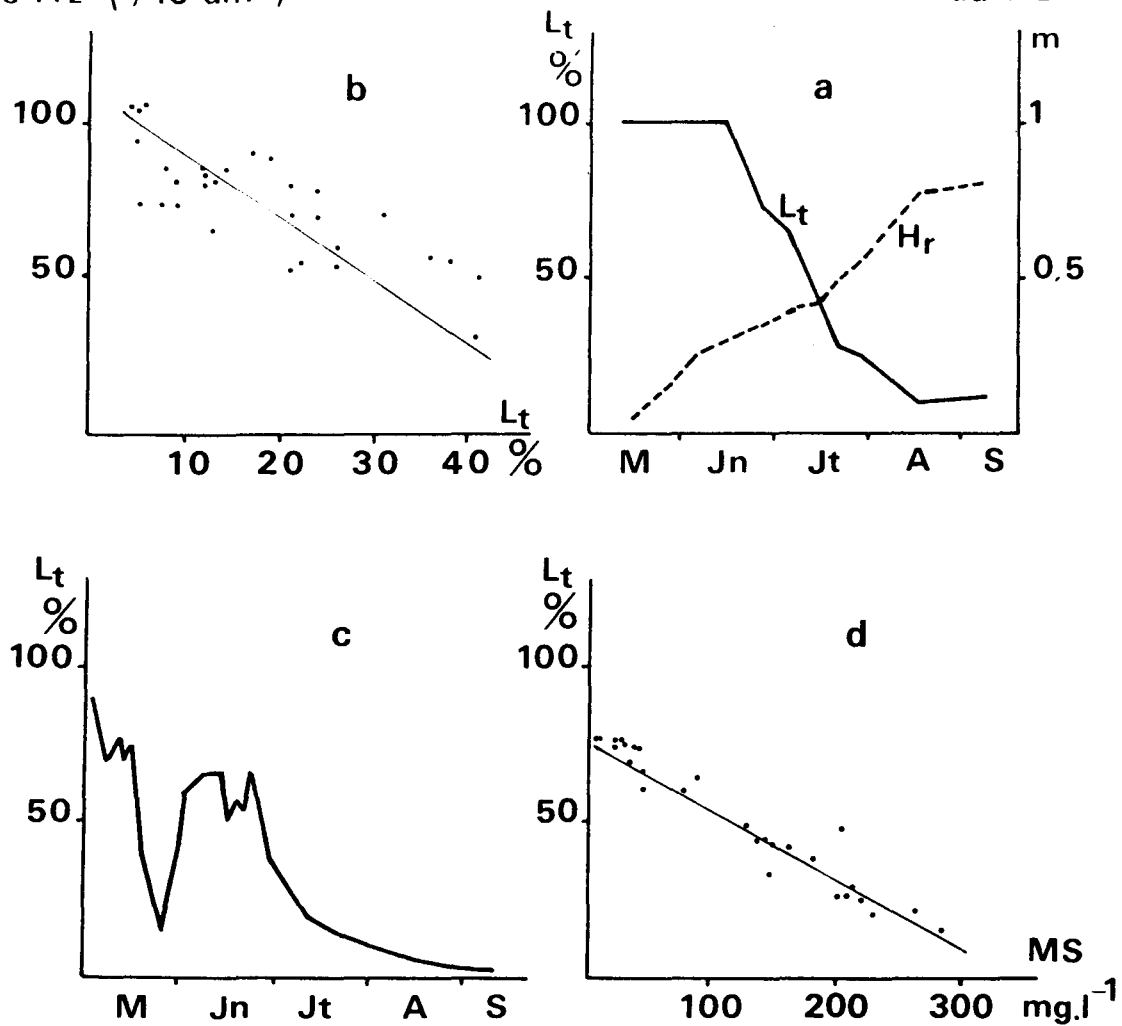


Fig. 2 : Evolution de la lumière transmise (L_t) au niveau du plan d'eau en pourcentage de l'incidence en fonction de la croissance du riz (a) et de sa densité (b), et au niveau de l'interface sol-eau au cours d'une saison de culture (c) et en fonction des quantités de matières en suspension.

Températures
moyennes
de l'eau
°C

Amplitudes
thermiques
°C

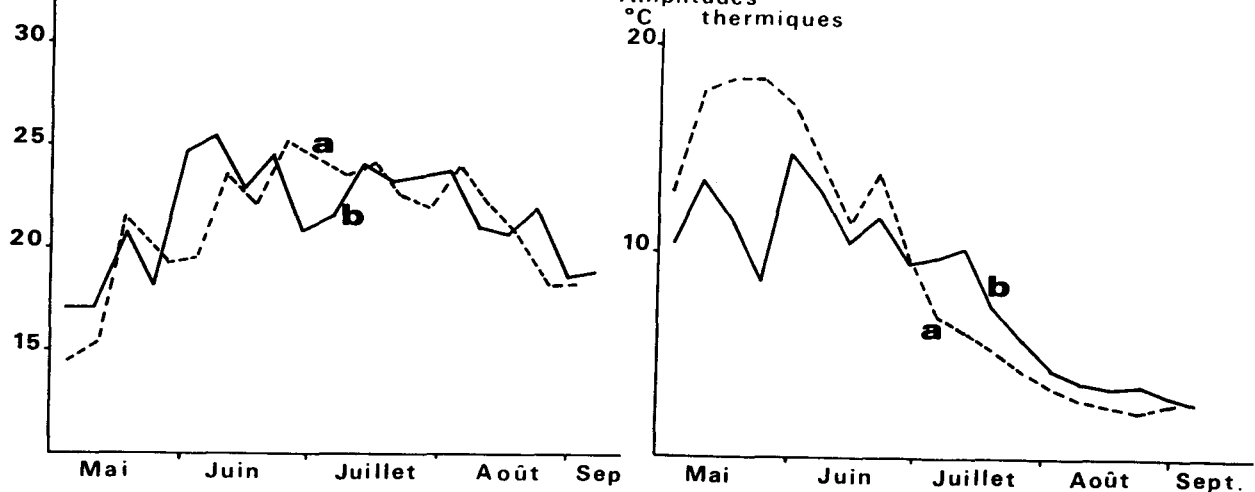


Fig. 3 : Evolution saisonnière des moyennes hebdomadaires des températures moyennes journalières et des amplitudes thermiques journalières dans l'eau d'une rizière du mas St. Germain en 1975 (a) et de la Tour du Valat en 1978 (b).

et 15°C), peuvent atteindre et même dépasser 20°C certains jours. Elles s'atténuent ensuite progressivement jusqu'à 5°C à la fin de la saison.

Au printemps, la température évolue plus rapidement dans l'eau que dans l'air. Par la suite, elle continue à monter dans l'air tandis qu'elle baisse un peu dans l'eau en raison de l'installation du couvert végétal qui forme un écran à la pénétration de l'énergie radiante. Toutefois ce même couvert végétal produit un "effet de serre" réduisant les déperditions nocturnes. Les minimums sont alors plus élevés de 2 à 3°C dans l'eau que dans l'air.

Par rapport à la température de l'eau dans la rizière, la température de l'eau d'irrigation est en général de 5 à 15°C plus basse, mais elle ne semble pas influencer de façon significative sur l'évolution journalière de la température dans la rizière. En fait, l'apport d'eau d'irrigation représentant 20 à 100% du volume présent dans la rizière est réalisé dans un laps de temps relativement long qui permet son réchauffement progressif. Seule une très petite zone où débouche le canal d'amenée d'eau est perturbée par l'apport d'eau plus froide.

V - L'OXYGENE DISSOUS

Les teneurs de l'oxygène dans l'eau résultent pour une part de la solubilisation du gaz à partir de l'atmosphère, dépendante de la pression atmosphérique, de la température et de la salinité, et pour le reste de l'activité biologique (respiration et photosynthèse).

Les variations des teneurs en O_2 dissous, toutes mesurées en fin de matinée (vers 12 h, heure locale) et illustrées ici par celles de 1978 (Fig. 4a) sont tout à fait semblables d'un cycle rizicole à l'autre.

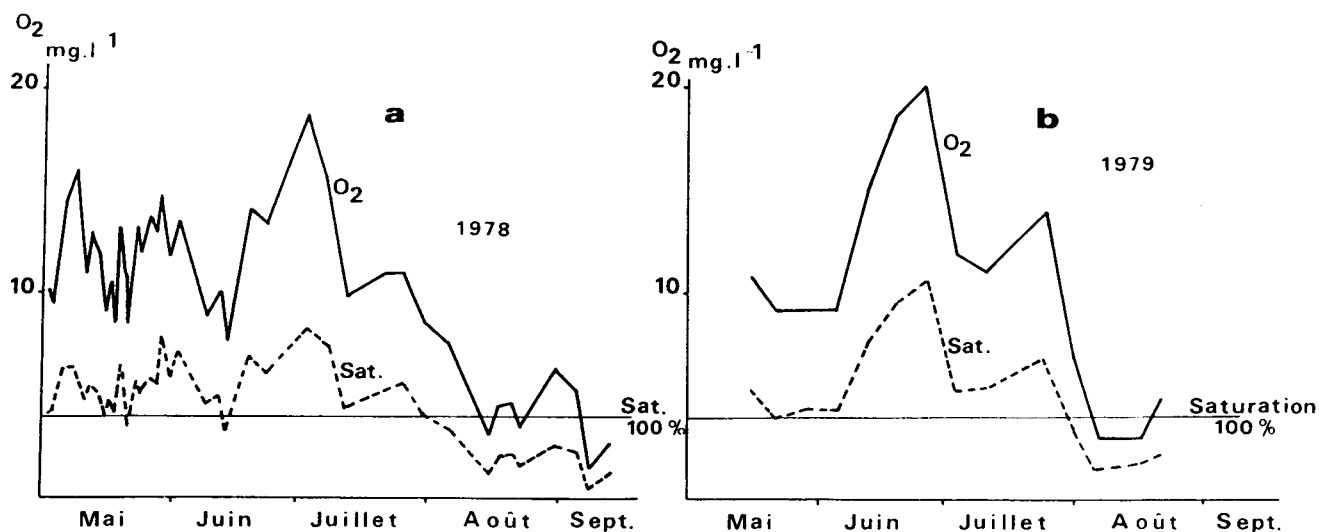


Fig. 4 : Evolution saisonnière des teneurs en O_2 dissous et des pourcentages de saturation dans l'eau de la rizière de la Tour du Valat en 1978 (a) et en 1979 (b).

L'intensité lumineuse atteignant le plan d'eau, maximale au début de la saison, favorise l'activité photosynthétique à laquelle correspondent les plus fortes concentrations (jusqu'à 20 mg/l). Par la suite, les teneurs sont nettement plus faibles (entre 5 à 7 mg/l). Les fluctuations saisonnières sont dues en partie à la productivité primaire qui se partage entre le phytoplancton au mois de mai en l'absence de toute autre végétation, et les hydrophytes immergés (Characées et *Najas minor* All., dans la plupart des rizières) et le phytobenthos par la suite (VAQUER, 1983). L'oxygène d'origine photosynthétique est largement excé-

dentaire en début de saison par rapport à la consommation. Les pourcentages à saturation sont alors bien supérieurs à 100%; ils atteignent et dépassent même 200% lors des différentes poussées algales. Plus tard, la consommation augmente considérablement et la sous saturation atteint régulièrement des valeurs inférieures à 50%. La figure 4b représentant l'évolution saisonnière de l'oxygène en 1979 montre clairement 2 pics, l'un en juin et l'autre en juillet, correspondant à la croissance successive des Characées et des *Najas*.

Cependant cette évolution saisonnière ne décrit pas complètement les fluctuations des teneurs en O_2 dissous. Il existe en effet une évolution journalière caractérisée par une forte amplitude des variations (Fig. 5 a, b, c, d et e). Les cycles nycthéméraux suivis en

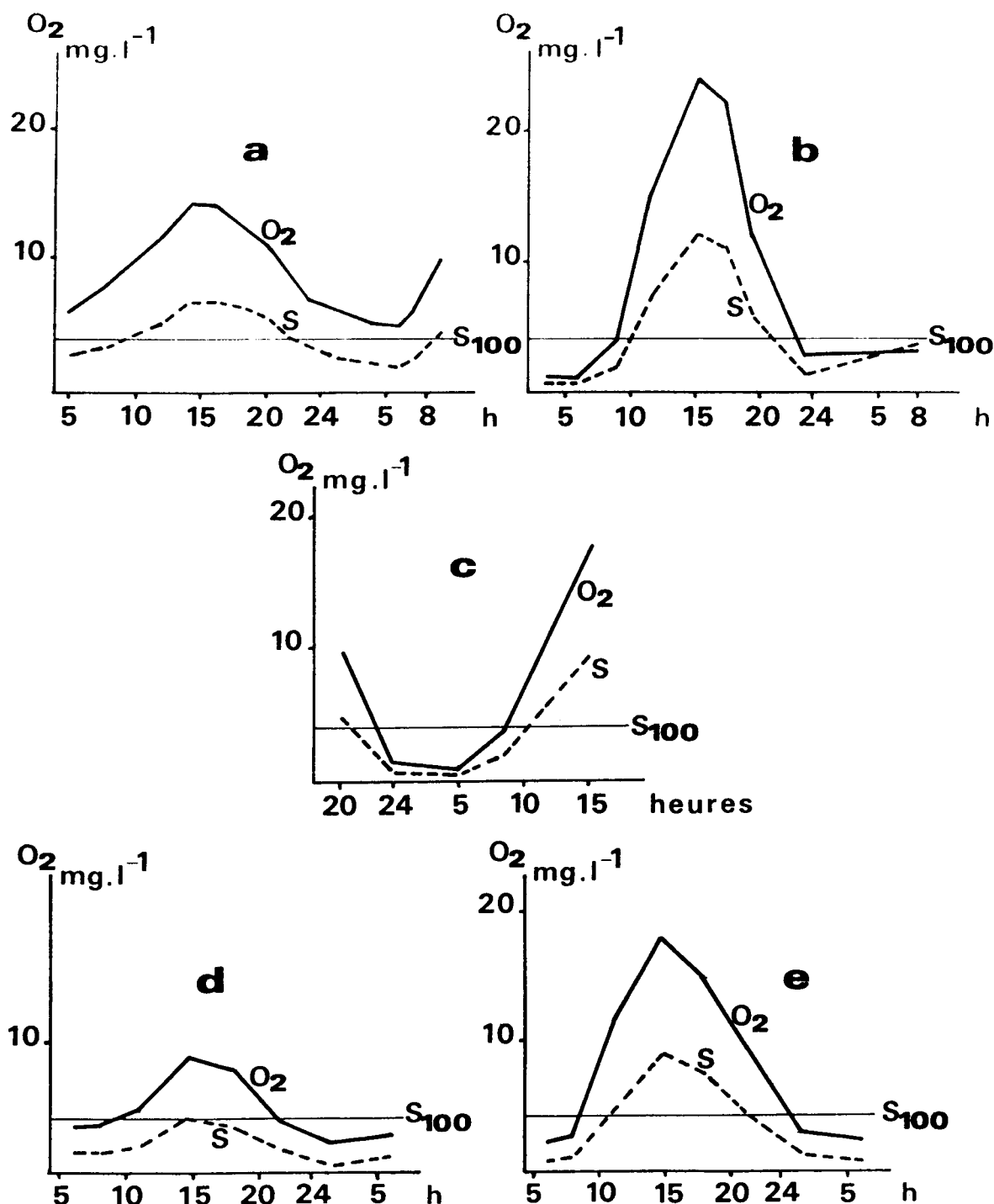


Figure 5 : Variations des teneurs en O_2 dissous et des pourcentages de saturation (S) au cours des journées du 16 mai 1977 (a), du 12 juin 1979 (b), du 12 juillet 1976 (c), et du 21 août 1979 sous le riz (d) et dans une zone exempte de couvert végétal (e). S_{100} représente le niveau de saturation 100%.

juillet et en août (Fig. 5 c, d, e) montrent nettement que la sous-saturation n'est pas permanente comme semblerait l'indiquer la courbe des variations saisonnières et que l'augmentation des teneurs en O_2 est moins rapide qu'au printemps par suite du manque d'énergie lumineuse.

VI - LE pH

Cette mesure est liée essentiellement au système $CO_2 - HCO_3^- - CO_3^{--}$ (HUTCHINSON, 1957) qui dépend, entre autres, de la diffusion du gaz carbonique à partir de l'atmosphère et du bilan des métabolismes respiratoire et photosynthétique. Cet aspect est d'ailleurs bien montré par l'évolution des valeurs du pH au cours des cycles de 1978 et 1979 régulièrement calquée sur celle de l'oxygène (Fig. 6).

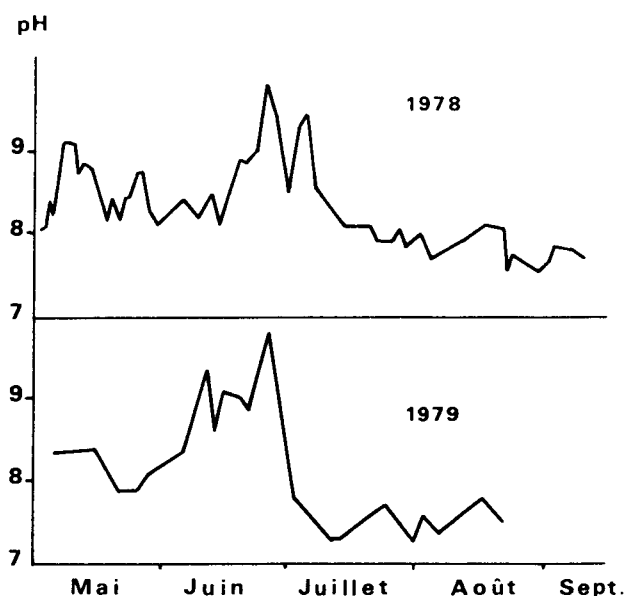


Fig. 6 : Evolution saisonnière du pH de l'eau d'une rizière de la Tour du Valat au cours des campagnes rizicoles de 1978 et 1979.

Au cours de la saison, les valeurs du pH variant initialement autour de 8,5 peuvent atteindre jusqu'à 10 et 11 au cours du mois de juin, puis elles chutent dès le début du mois de juillet à environ 7,5 jusqu'à la fin de la saison.

Comme pour l'oxygène, il existe des fluctuations journalières d'amplitude variable au cours de la saison. Il apparaît à nouveau la distinction entre le printemps où les variations nyctémérales sont fortes entre 7,5 et 10, et l'été où elles sont réduites entre 7,3 et 8. HALSTEAD *et al.* (1982) ont décrit des amplitudes de pH aussi importantes dans des petits lacs eutrophes, et les attribuent à l'activité de la macrovégétation immergée (phanérogames et algues filamenteuses).

VII - DISCUSSION

Le climat régional associé à la croissance d'une végétation dense régit un microclimat (lumière et température) qui est un facteur prépondérant dans la régulation des peuplements planctoniques puisqu'il est impliqué directement dans la photosynthèse et le métabolisme respiratoire. Cette constatation serait sans doute banale si ces caractéristiques n'atteignaient des valeurs extrêmes déterminées par la faible inertie de la masse d'eau qui n'atténue pratiquement pas l'influence des facteurs physiques externes. Cette absence d'inertie

prévaut ainsi pour les larges variations de l' O_2 et du pH qui sont les témoins directs de l'activité biologique et notamment de l'activité photosynthétique. A cet égard, les corrélations obtenues sur un cycle saisonnier entre le pH et l' O_2 ($r = +0,80$; $n = 36$) et respectivement entre ces deux paramètres et la lumière ($r = +0,58$ et $r = +0,76$; $n = 36$) sont très significatives. Elles le sont également dans le cycle journalier comme le montre la figure 7 où sont représentées les variations de ces différents facteurs au cours d'une journée ainsi que celles de la production primaire du phytoplancton dans une zone dépourvue de couvert végétal et dans une zone à fort couvert végétal. Dans cette dernière, pour une quantité de lumière

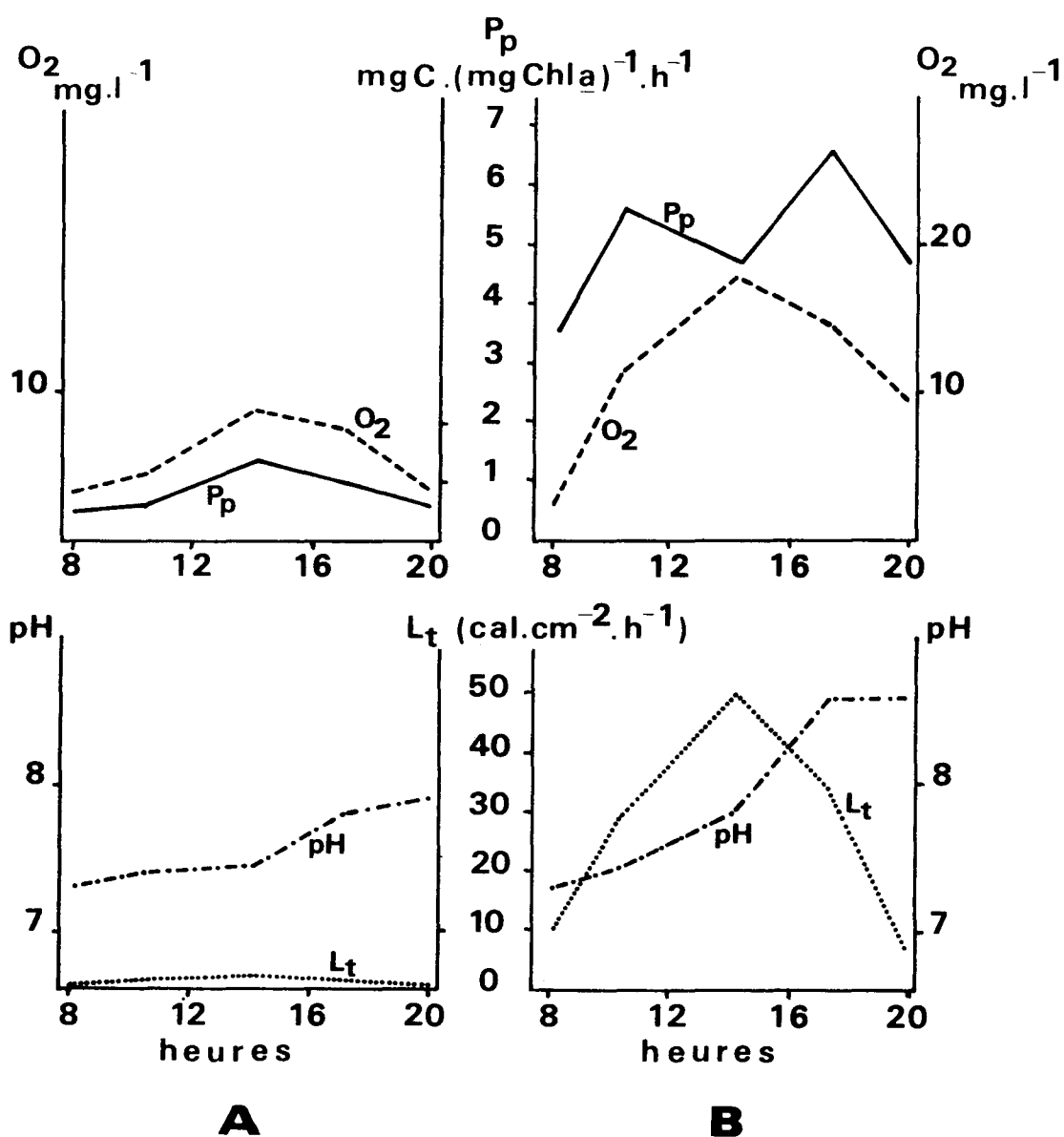


Fig. 7 : Variations du pH, de la lumière transmise dans l'eau (L_t), de l'oxygène dissous et de la productivité du phytoplancton (P_p) au cours de la journée du 21 août 1979 dans une rizière de la Tour du Valat sous le couvert végétal (A) et dans une zone exempte de couvert végétal (B).

disponible ne représentant qu'environ 5% de l'incidence, les amplitudes des variations du pH, de l' O_2 et de l'assimilation photosynthétique sont respectivement 1,9, 2,8 et 3,2 fois inférieures à celles de la zone ensoleillée. L'évolution saisonnière des facteurs étudiés ici associée à leur évolution journalière de grande amplitude impose des contraintes qui jouent un rôle primordial quant à la nature et la succession des peuplements héléoplanctoniques des ri-

zières. Ceux-ci sont déterminés par leur nature eurytherme ou sténotherme, ou bien encore par leur plus ou moins grande tolérance à des teneurs trop basses ou au contraire trop élevées d'oxygène. L'apport régulier d'eau joue par ailleurs un rôle dans la colonisation du milieu.

La description de la physionomie et l'analyse des macrofacteurs des rizières camarguaises montrent que celles-ci ne sont pas fondamentalement différentes des autres rizières européennes (voir les études faites par MORONI (1967) ou CIFFERI (1963) en Italie, par KOL (1955) en Hongrie, PETROVSKA *et al.* (1972) en Yougoslavie, IONESCU et CHIRILA (1977) en Roumanie). Par contre, les différences s'accroissent avec les rizières des pays asiatiques ou africains telles que celles étudiées par exemple par ROGER & REYNAUD (1976, Sénégal), HECKMAN (1979, Thaïlande), CATLING *et al.* (1981, Bangladesh). Aux différences climatiques s'ajoutent celles liées surtout aux régimes hydrauliques (profondeur de la lame d'eau, cycle saisonnier des précipitations, fréquence des assèchements, etc.), à la nature des sols souvent acides, à l'absence de fumure minérale.

En ce qui concerne la Camargue, la position des rizières par rapport à la mosaïque des milieux existants est tout à fait originale puisqu'il s'agit pratiquement des seuls milieux doux très peu profonds à la fin du printemps et en été. Ils se démarquent par rapport à d'autres biotopes peu profonds tels que les marais immergés dès le milieu de l'été et surtout durant toute la saison froide.

Ils peuvent être rapprochés dans une certaine mesure des étangs de la Dombes qui, bien que plus profonds, présentent certaines analogies de fonctionnement, comme le montre le travail de JUGET *et al.* (1973), s'agissant en particulier de la croissance à la surface de l'eau d'une végétation de *Trapa natans* qui jouerait dans ce cas le rôle du riz.

Si les recherches de caractère écologique sur de tels milieux semblent *a priori* peu orthodoxes, il s'avère que dès l'examen de certaines de leurs caractéristiques, elles apparaissent d'autant plus intéressantes que, outre l'existence évidente de phénomènes biologiques de grande amplitude, l'entière artificialisation des rizières crée certaines conditions prévisibles et reproductibles extrêmement favorables à leur étude. De ce fait, les rizières sont sans doute encore plus que les étangs "un stade intermédiaire entre l'expérience de laboratoire... et le lac", comme DUSSART (1966) l'avait fort justement souligné.

BIBLIOGRAPHIE

- BALDENSBERGER J. (1980). Nitrogen fixation (acetylene reduction) associated to flooded rice: a modified measurement technique in the field. *Plant & Soil*, 57, 369-389.
- BALDENSBERGER J. (1981). Short term variations of microbiological and physicochemical parameters in submersion water over a rice-field. *Ann. Microbiol. Inst. Pasteur*, 131 B, 101-122.
- BOURRELLY F. & MANGUIN E. (1950). Florule algologique d'une rizière de Camargue. *La Terre et la Vie*, 5 (sp.), 286-295.
- BOUTEYRE G. & TONI C. (1972). Géomorphologie et étude des sols sodiques des plaines alluviales. Exemple de la Camargue. *Sciences du sol*, 2, 3-32.
- BRISAUD F., HEURTEAUX P., PODLEJSKI J., MOUTONNET P. (1982). Transferts dispersifs et propagation de pesticides dans un sol de rizière inondée. *J. Hydrol.*, 57, 233-245.
- CATLING H.D., MARTINEZ M.R. & ISLAM Z. (1981). Survey of algae associated with deepwater rice in Bangladesh. *Cryptogamie, Algologie*, 2 (2), 109-123.
- CIFFERI R. (1963). Le alghe delle acque dolci pavese e vercellesi e le loro associazioni nelle risaie. *Il Riso*, 3, 31-36.
- CORILLION R. (1957). Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. *Bull. Soc. Sci. Bret. hors série* I, II, T. 32.
- CORNET M. (1971). La culture du riz en France. *Bull. Inf. Rizicult. France*, n° spécial, "La culture du riz en France". 75-101.

- DUSSART B. (1966). Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthier-Villars, Paris.
- GUERLESQUIN M. & VAQUER A. (1980). Quelques observations biologiques et floristiques sur les rizières de Camargue : biotopes à Characées. *Bull. Ecol.*, 11 (2), 113-124.
- HAFNER H. (1977). Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de hérons (*Egretta garzetta* L., *Ardeola ralloides* Scop., *Ardeola ibis* L., *Nycticorax nycticorax* L.) pendant leur nidification en Camargue. Thèse Univ., Univ. P. Sabatier Toulouse.
- HALSTEAD G. & TASH J.C. (1982). Unusual diel pHs in water as related to aquatic vegetation. *Hydrobiologia*, 96, 217-224.
- HECKMAN C.W. (1979). Rice field ecology in northeastern Thailand. The effect of wet and dry seasons on a cultivated aquatic ecosystem. *Monographiae Biologicae*, vol. 3, W. Junk publ., 228 p.
- HEURTEAUX P. (1969). Recherches sur les rapports des eaux souterraines avec les eaux de surface (étangs, marais, rizières), les sols halomorphes et la végétation en Camargue. Thèse Doct. Sci. Nat. U.S.T. Montpellier, 226 p.
- HEURTEAUX P. & PODLEJSKI J. (1978). Bilans hydriques des rizières de Camargue in: "Recherches Ecologiques sur les rizières de Camargue". Doc. Centre d'écologie de Camargue, Arles. 20-64.
- HUGHET C., HOROYAN J., BONAFOUS M. & DUCATILAR G. (1971). La nutrition du riz et la fertilisation des rizières. *Bull. Inf. Riz. France. La culture du riz en France, n° spécial Arles*, 108 p.
- HUTCHINSON E. (1957). A treatise on Limnology. Vol. I - Geography, physics and chemistry. J. Wiley. Interscience.
- IONESCU V. & CHIRILA C. (1977). Contribution à la connaissance des algues des rizières de Roumanie. *Ann. Univ. Bucarest Biol.*, 26, 41-44.
- ISENMANN P.W. (1977). Recherches sur l'essor démographique et spatial de la mouette rieuse (*Larus ridibundus*) en Europe et étude d'un exemple local: la Camargue. Thèse Doct. Sci. Nat. U.S.T.L. Montpellier.
- JEAN M. & BOUTY L. (1973). L'irrigation et le drainage en Camargue et la protection des équilibres naturels. *Bull. Tech. Inf.*, 276, 1-11.
- JUGET J., ROSTAN J.C. (1973). Influence des herbiers à *Trapa natans* sur la dynamique d'un étang en période estivale. *Ann. Limnol.* 9 (1), 11-23.
- JUILLET A. (1950). A propos de la flore d'invasion des rizières. *Phytoma*, 14, 10-16.
- KOL E. (1956). Comparative algological and hydrobiological studies in rice fields in Hungary. *Acta Botanica*, 2 (3-4), 309-365.
- MAGHAMI P. (1969). Biologie des adventices des rizières françaises. 2 - Mode d'action des herbicides. Thèse Doct. Ing., Marseille St. Jérôme, 195 p.
- MARAZANOF F. (1969). Contribution à l'étude écologique des Mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue. I - Milieux-espèces. *Ann. Limnol.* 5 (3), 201-223.
- MORONI A. (1967). Ricerche sulle acque astatiche di ecosistema di risaia. *Boll. Zool. Messina*, 34, 145-146.
- PETROVSKA L.J. & STOJANOV P. (1972). (en macédonien). Modification périodique des associations d'algues dans les rizières des environs de Kotschani. Prirodno-mat. Fak. Univ. Skupe. Gad. Zhor. Biol. Jugosl., 24, 103-111.
- PIROT J.Y. (1981). Partage alimentaire et spatial des zones humides camarguaises par cinq espèces de canards de surface en hivernage et en transit. Thèse 3° Cycle, Paris VI.
- PODLEJSKI J. (1978). Persistance de quatre produits phytosanitaires dans les eaux des rizières en Camargue; caractérisation de leurs effets sur l'écosystème. *Trav. Soc. Pharm. Montpellier*, 38, 153-164.
- PONT D. (A paraître). Production secondaire du cyclopoïde *Acanthocyclops robustus* (G.O. Sars) dans les rizières de Camargue. Comm. 22° Congrès Intern. Ass. Limnol. 1983. *Int. Verein. Limnol. Proceedings*, vol. 22.
- ROGER P. & REYNAUD P. (1976). Dynamique de la population algale au cours d'un cycle de culture dans une rizière sahélienne. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 13 (4), 545-560.
- SCHACHTER D. & CONAT A. (1951). Note préliminaire sur la faune des rizières. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 76, 365-370.
- SUTISNA M. & GUILLERM J.L. (1980). Etude écologique des espèces spontanées des rizières de la région camarguaise. *Columa-EURS. Actes 6° Coll. Int. Ecol. Biol. et Systémat. mauvaises herbes*, J. 1, 241-250.
- TALLON G. (1957). Charophycées de Camargue. *La Terre et la Vie*, 2-3, 120-121.
- TALLON G. (1958). La flore des rizières de la région d'Arles et ses répercussions sur la culture du riz. *Vegetatio, Acta geobotanica*, 8(1), 21-42.

- TAMISIER A. (1972). Etho-écologie des sarcelles d'hiver *Anas c. crecca* L. pendant leur hivernage en Camargue. Thèse Doct. Sci. Nat., U.S.T.L. Montpellier. 157 p.
- TOURENQ J.N. (1975). Recherches écologiques sur les Chironomides (Diptera) de Camargue. Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. P. Sabatier Toulouse.
- VAQUER A. (1973). Absorption et accumulation de résidus de certains pesticides et de polychlorobiphenyles par la végétation aquatique naturelle et par le riz en Camargue. *Oecol. Plant.*, 8 (4), 353-365.
- VAQUER A. (1981). Recherches écologiques sur les milieux aquatiques temporaires peu profonds. Structure et productivité du phytoplancton et des peuplements de Characées dans les rizières de Camargue. Thèse Doct. Etat. U.S.T.L. Montpellier. 258 p.
- VAQUER A. (à paraître). La production algale dans les rizières de Camargue pendant la période de submersion. Comm. 22^e Congrès Intern. Ass. Limnol. 1983. *Int. Verein. Limnol. Proceedings*, vol. 22.

La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences.

A. ROQUES[★]
JP. RAIMBAULT[★]
F. GOUSSARD[★]

RESUME - Les ravageurs des structures reproductrices femelles des genévriers méditerranéens semblent étroitement inféodés aux Cupressacées et dans leur majorité exclusivement au genre *Juniperus*. La composition de leurs faunes propres ne respecte pas les divisions botaniques du genre et paraît liée à des facteurs climatiques. *J. oxycedrus* L. et *J. phoenicea* L., caractéristiques de l'étage de végétation méditerranéen, présentent sur toute leur aire de distribution française une faune identique, très différente de celle de *J. thurifera* L., espèce répartie dans l'étage supraméditerranéen. Des taux élevés d'attaque des galbules sont fréquemment observés pour les trois essences avec des différences entre les peuplements continentaux et corses. Mais le faible nombre de ravageurs s'attaquant aux graines - comme la quantité importante de graines pleines par galbule - limitent, sauf chez *J. thurifera* L., la réduction des possibilités de régénération des peuplements naturels de ces genévriers par les insectes et acariens.

SUMMARY - Female reproductive forms pests of Mediterranean Juniper seem to be confined to Cupressaceae and in majority strictly to genus *Juniperus*. The composition of their own fauna doesn't respect botanical partitions of the genus and appears to be climate-linked. *J. oxycedrus* L. and *J. phoenicea* L., characteristics of the mediterranean vegetation level, present in their whole french repartition area the same fauna, very different of which of *J. thurifera* L. species distributed in the supramediterranean level. High attack rates of berries are frequently observed for the three species, with some differences between continental and corsican stands. But the weak number of seed pests as the important quantity of sound seeds by berry limits, excepted for *J. thurifera* L., the reduction of the regeneration possibilities of Juniper natural stands by insect or mite action.

MOTS CLES : *Juniperus*, région méditerranéenne, cône, insecte ravageur, dégâts, graine.
KEY WORDS : *Juniperus*, Mediterranean region, cone, insect pest, damage, seed.

INTRODUCTION

Les genévriers méditerranéens (*Juniperus oxycedrus* L., *J. phoenicea* L., *J. thurifera* L.) constituent une des composantes les plus caractéristiques de la végétation des étages méditerranéens et supraméditerranéens de nos régions méridionales. Le Genévrier cade ou oxycèdre (*J. oxycedrus* L.) comme le genévrier rouge ou de

[★]I.N.R.A., Station de Zoologie Forestière - Ardon 45160 OLIVET

Phénicie (*J. phoenicea* L.) possèdent une répartition circumméditerranéenne. La première espèce s'étend de l'Asie Mineure jusqu'à Madère et la seconde d'Israël jusqu'aux Iles Canaries (KRÜSSMAN, 1968 ; GAUSSEN, 1968 ; JALAS et SUOMINEN, 1973 ; TIMBAL, 1975). En France, ces deux *Juniperus* peuvent être observés dans l'étage méditerranéen où les peuplements de *J. oxycedrus* L. constituent un faciès typique des séries du chêne liège et du chêne pubescent et ceux de *J. phoenicea* L. la série rupicole du genévrier de Phénicie. Ils présentent cependant quelques pénétrations limitées dans l'étage supraméditerranéen (OZENDA, 1966). Le genévrier thurifère ou porte-encens (*J. thurifera* L.) est en revanche une espèce typiquement oro-méditerranéenne, caractéristique des climats montagnards méditerranéens froids. L'essentiel de son aire de répartition se situe dans les montagnes du Maroc, du Portugal, de Sardaigne, d'Espagne et de France méridionale (KRÜSSMAN, 1968 ; GAUSSEN, 1968 ; JALAS et SUOMINEN, 1973 ; TIMBAL, 1975). Dans notre pays, ses peuplements (var. *gallica* de Coincy), très réduits, ne peuvent être observés que dans l'étage supraméditerranéen des Alpes du Sud, où ils constituent la série du genévrier thurifère, et dans quelques zones limitées de Corse centrale et des Pyrénées (ARCHILOQUE et BOREL 1965 ; GAMISANS et GRUBER, 1980).

La place ainsi occupée par ces trois genévriers dans la définition des étages de végétation des zones méditerranéennes (1) incite donc à préciser les facteurs susceptibles d'intervenir dans la distribution et les processus de régénération naturelle de leurs peuplements. On sait en particulier, grâce à plusieurs travaux d'inventaire assez détaillés de la faune entomologique des genévriers (CLEU, 1957 ; ROQUES, 1983) qu'un certain nombre d'insectes et d'acariens peuvent s'attaquer aux structures reproductrices de ces essences (inflorescences femelles ou cônes selon la terminologie employée par LEMOINE-SEBASTIAN, 1968 ; baies ou galbules ; graines) et moduler ainsi leurs possibilités de régénération naturelle. Cependant, très peu d'études globales ont été menées pour tenter de préciser le rôle et l'impact exacts des insectes ravageurs dans ce processus de régénération et ont, semble-t-il, porté uniquement sur *J. communis* L. (BORUSIEWICA et KAPUSCINSKI, 1948 ; WARD, 1977 ; WARD et LAKHANI, 1977). Le présent travail va tenter de définir cet impact, tant sur le plan qualitatif que quantitatif, pour les trois essences de genévriers méditerranéens citées précédemment. Cela nécessite néanmoins de dégager au préalable les relations susceptibles d'exister entre les périodes d'attaque des ravageurs et le développement des végétaux-hôtes. Enfin, ces résultats devraient permettre de comparer la composition des faunes liées à chaque essence aux divisions botaniques du genre *Juniperus*, *J. phoenicea* L. et *J. thurifera* L. appartenant à la même section *Sabina* et *J. oxycedrus* L. à la section *Oxycedrus*.

METHODES D'ETUDE

I - REPARTITION EN FRANCE DES TROIS ESSENCES ET ZONES D'ECHANTILLONNAGE

-
- (1) Plusieurs autres espèces de genévriers (*J. communis* L., *J. sabina* L., *J. nana* Willd) peuvent être observées à partir de l'étage supraméditerranéen dans les Alpes du Sud mais ces espèces étant largement répandues hors de la région méditerranéenne, elles ne seront pas traitées dans la présente étude.

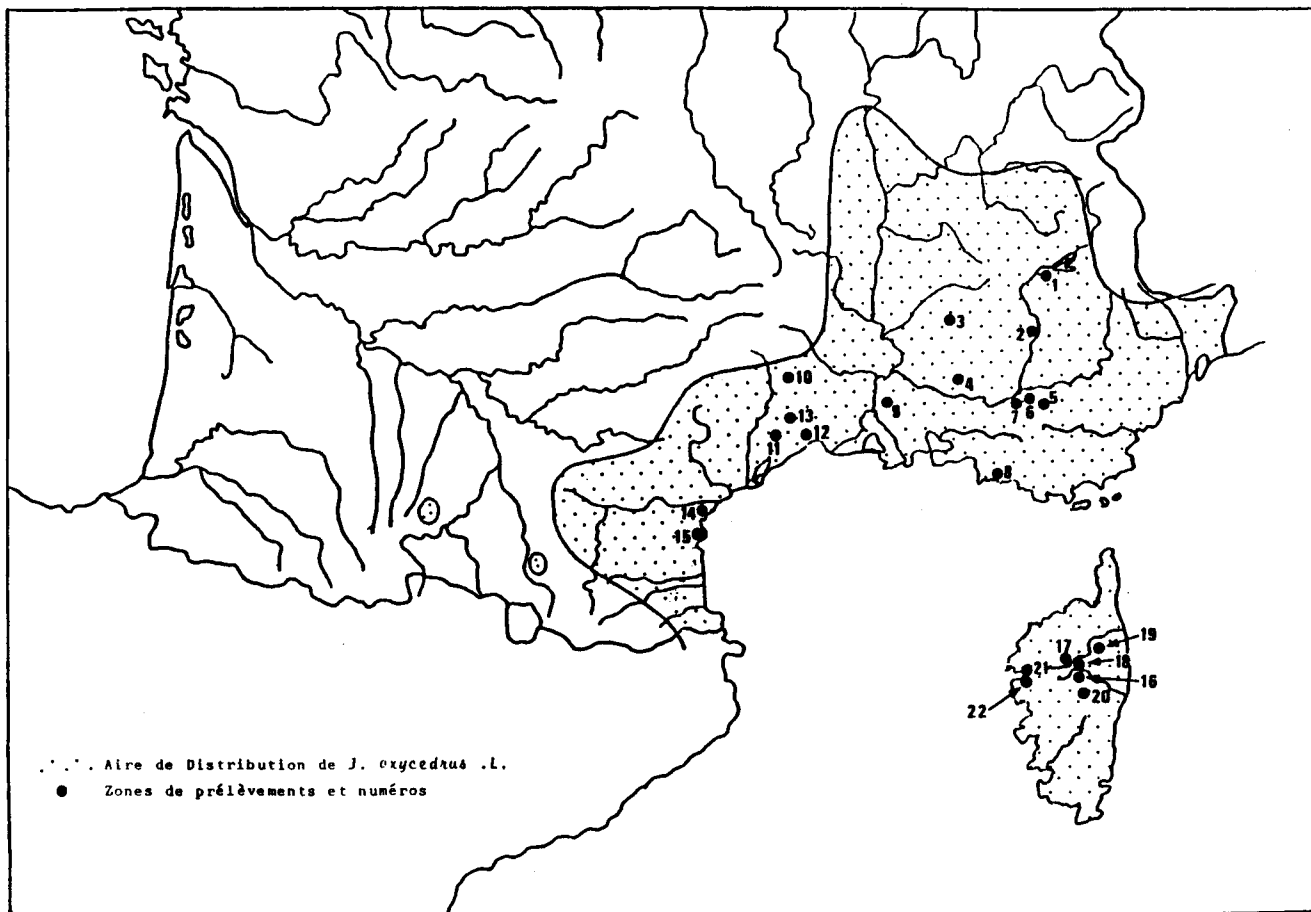


Figure 1 : Aire de distribution française de *Juniperus oxycedrus* L. et zones d'échantillonnage.

a) *Juniperus oxycedrus* L. : L'aire de cette espèce (figure 1 d'après OZENDA, 1966 et TIMBAL, 1975), typique de la garrigue, coïncide sensiblement avec celle de l'olivier. Elle couvre, depuis le littoral jusqu'à environ 800 m d'altitude, la plupart des zones de l'étage méditerranéen en France continentale (BRAUN-BLANQUET ROUSSINE et NEGRE, 1951 ; OZENDA, 1966 ; etc...). La même répartition est observée en Corse mais elle est représentée par sa sous-espèce *macrocarpa* Sibth. et Sm. dans les dunes du littoral oriental (BOUCHARD, 1977). *J. oxycedrus* L. remonte également dans l'étage supraméditerranéen. Ainsi, dans les Alpes du Sud, on la trouve jusque dans les bassins de l'Ardèche, de la Drôme et de la Moyenne Durance, la station la plus septentrionale paraissant être les Rochers de Remollon dans le Gapençais (05) selon OZENDA (1966). Enfin, la sous-espèce *macrocarpa* Sibth et Sm. est signalée de stations isolées des Pyrénées centrales (St Béat-31 : LEMOINE-SEBASTIAN, 1968 ; GAUSSEN, 1968).

L'importance de cette aire de répartition nous a imposé de procéder à un nombre relativement important d'échantillonnages afin d'avoir une appréciation objective de l'impact des insectes. 22 peuplements (figure 1) couvrant la majorité des faciès observés (littoral, garrigues, stations isolées, stations septentrionales...) ont été ainsi étudiés de 1981 à 1983.

b) *J. phoenicea* L. : Cette espèce présente une distribution générale à peu près identique à celle de la précédente (figure 2 d'après OZENDA, 1966 et TIMBAL, 1975) avec laquelle on la trouve souvent en mélange. Deux types de peuplements peuvent cependant être dégagés. Le premier, largement dominant, correspond à un habitat rupicole et calcicole, tant dans les Corbières et le Languedoc qu'en Provence et en Corse. Ainsi, la série caractéristique de Genévrier de Phénicie décrite par OZENDA (1966) dans le sous-étage méditerranéen supérieur des Alpes du Sud s'étend en particulier sur la plupart des escarpements rocheux calcaires bordant le cours moyen de nombreuses rivières de ces régions (Verdon, Mescla, Vesubie, Siagne, etc...). Cette série descend aussi occasionnellement dans le sous-étage méditerranéen inférieur sur les falaises et escarpements proches du littoral comme aux environs de Beaulieu (06) ou de Toulon (83). Elle pénètre enfin, mais de manière très dispersée, dans l'étage supraméditerranéen (Clue de Chabrières dans la vallée de l'Asse, Oppédette près d'Apt et une poussière de stations isolées dans le Sud de la Drôme et des Hautes-Alpes selon OZENDA, 1966). On trouve également des peuplements isolés dans une zone limitée des Pyrénées centrales (GAUSSEN, 1968 ; TIMBAL, 1975). Le deuxième type de peuplement peut être observé sur le littoral méditerranéen, en Camargue (Bois des Rièges) et en Corse, sur dunes ou sols alluviaux. Selon OZENDA (1966), il semble représenter, comme dans certains cas en Afrique du Nord, une association végétale très différente des groupements rupicoles précédemment décrits. Nous n'avons pu malheureusement effectuer qu'un nombre limité de prélèvements (5 - cf. figure 2) et uniquement dans le Sud-Est et en Corse. La plupart des faciès observables (seul ou en mélange avec *J. oxycedrus* L., rupicole ou dunaire) y sont cependant représentés et permettent ainsi une comparaison limitée avec *J. oxycedrus* L.

c) *J. thurifera* L. (var. *gallica* de Coincy) : Les peuplements de cette essence considérée pendant longtemps comme assez rare occupent en réalité, par îlots dispersés, une aire vaste et continue dans l'étage supraméditerranéen des Alpes du Sud ainsi que deux régions plus limitées de Corse et des Pyrénées centrales (figure 3 d'après ARCHILOQUE et BOREL, 1965 ; OZENDA, 1966 ; TIMBAL, 1975). On peut ainsi les observer à l'intérieur d'une zone réduite de la vallée de l'Isère, en amont et en

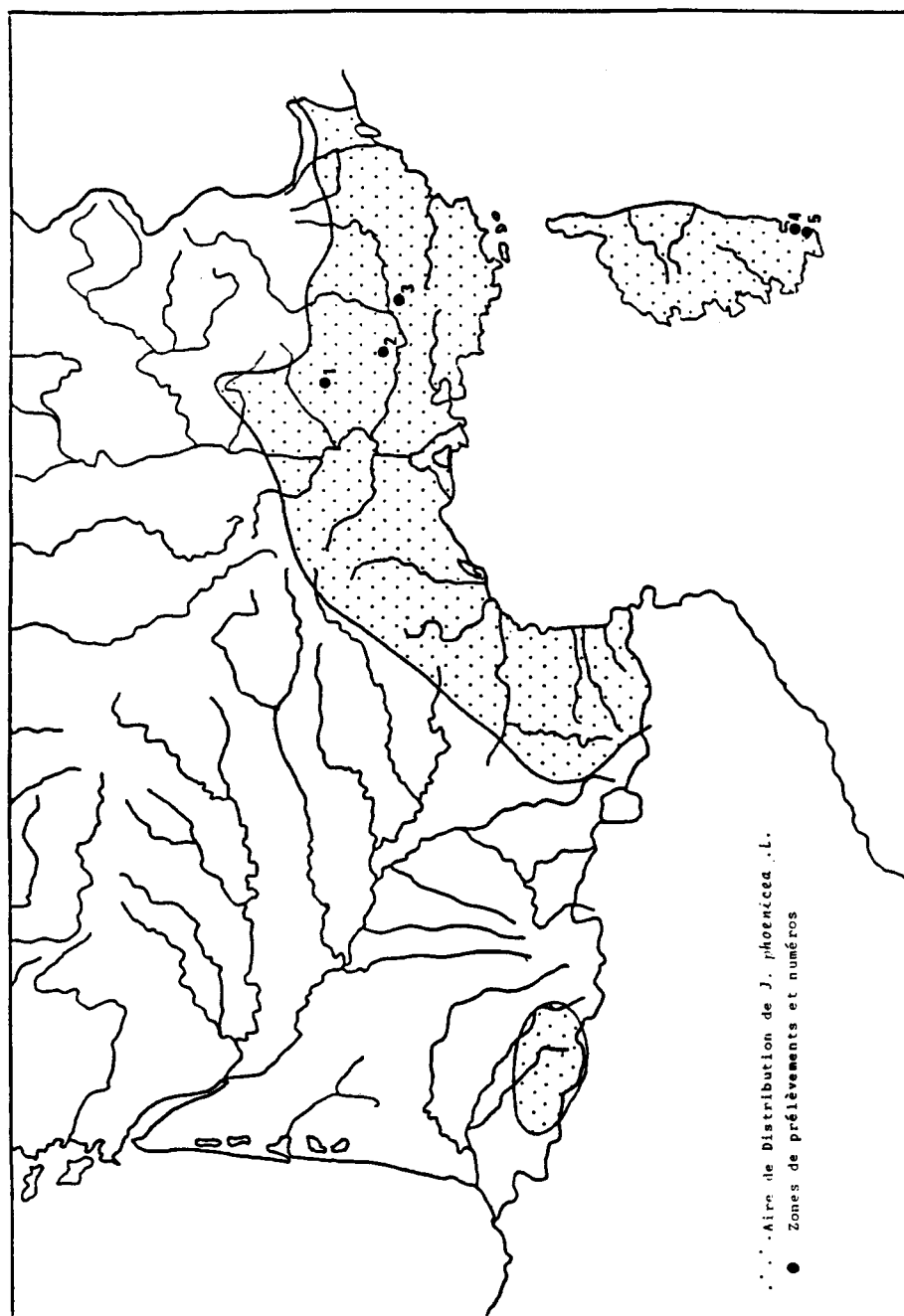


Figure 2 : Aire de distribution française de *Juniperus phoenicea* L. et zones d'échantillonnage.

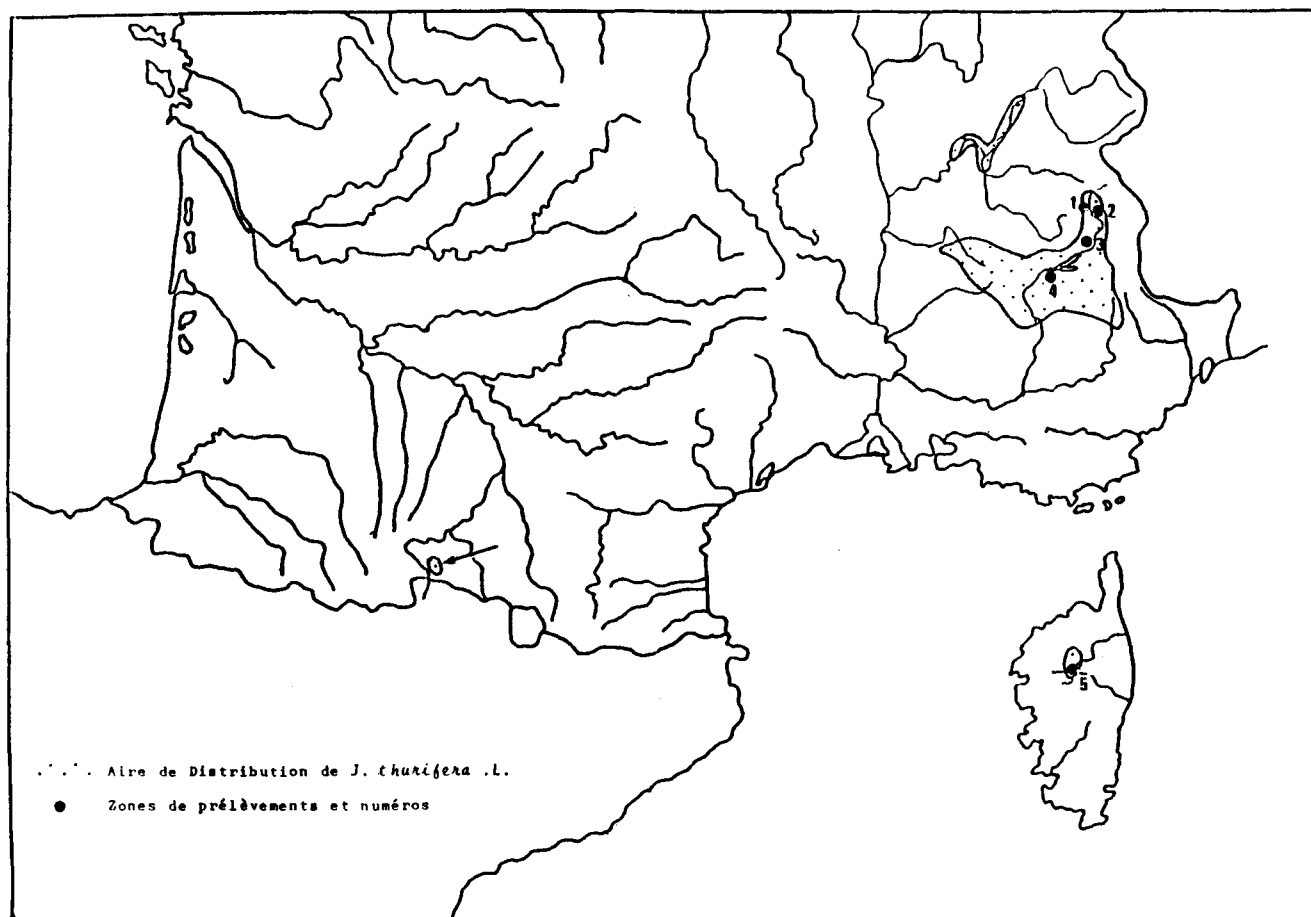


Figure 3 : Aire de distribution française de *Juniperus thurifera* L. et zones d'échantillonnage.

aval de Grenoble, et d'une bande plus large prenant en écharpe le nord des Alpes du Sud, du Diois au Moyen Verdon, avec une pointe dans la Haute-Durance (Briançonnais : Saint-Crépin, l'Argentière). Supportant des froids assez vifs, ils peuvent remonter jusqu'à 1400 m d'altitude. Cependant, leurs exigences édaphiques importantes les cantonnent essentiellement sur des falaises ou des bancs rocheux alternant avec des couches marneuses ayant toujours une exposition favorable à une forte insolation (ARCHILOQUE et BOREL, 1965). En Corse et dans les Pyrénées centrales, ils occupent des zones restreintes respectivement dans la Vallée de la Rudda, du Prunniccia, le Vallon de Pinnero près d'Asco (BOUCHARD, 1978 ; GAMISANS et GRUBER, 1980), l'Erco (GOUSSARD, observation personnelle) et à St Béat (31) (MERXMULLER, 1956).

Les zones d'échantillonnage, au nombre de cinq, correspondent aux peuplements du Briançonnais, de l'Embrunais, du Gapençais et de la Corse centrale (figure 3).

II - TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE

Dix branches fructifères d'environ 40 cm de longueur ont été récoltées dans chacune des zones de prélèvements définies au paragraphe précédent. Ces branches sont prélevées au hasard sur dix arbustes ou buissons différents, eux-mêmes choisis de manière aléatoire. Chaque zone a été échantillonnée au moins une fois entre 1981 et 1983 mais il n'a été possible d'assurer une récolte annuelle durant cette période que pour une minorité d'entre elles. Les prélèvements sont opérés à des moments différents de l'année afin de suivre le déroulement dans le temps des processus de colonisation des structures reproductives par les insectes. Cependant, ils ont été dans leur majorité réalisés en automne et en hiver lorsque toutes les formes de développement de l'appareil reproducteur (cône, galbule en fin de croissance, galbule mûr) sont présentes simultanément sur l'arbuste. Après chaque récolte, les cônes et galbules sont séparés des branches et mélangés par lots d'âges homogènes. 50 d'entre eux sont aussitôt extraits de chaque lot. Leur aspect externe et la présence de dégâts visibles éventuels sont notés, puis on les coupe à l'aide d'un sécateur afin d'apprécier leur état interne. Les renseignements suivants sont alors reportés sur une fiche standard :

- Présence et forme des trous de sortie sur la surface externe
- Présence et caractéristiques de galeries internes
- Présence de larves, nymphes ou imagos à l'intérieur
- Nombre total de graines
- Nombre de graines pleines avant attaque par les ravageurs
- Nombre de graines pleines détruites par chaque espèce de ravageur
- Nombre de graines pleines restant après attaque par les ravageurs.

Les valeurs moyennes obtenues par lot pour les 4 derniers facteurs, ainsi que le pourcentage de cônes et de galbules attaqués, au total et par espèce de ravageur, sont comparés entre zones d'échantillonnage et, pour une même zone, entre années lorsque plusieurs prélèvements annuels ont pu être réalisés.

Les cônes et galbules restant dans chaque lot, après séparation des 50 servant à l'analyse immédiate, sont enfermés dans des éclosiers (ROQUES, 1977) placés sous abri afin d'obtenir les périodes d'émergence et d'identifier les insectes adultes correspondant aux larves observées *in situ*.

Enfin, la production moyenne de galbules par arbuste et par zone a été estimée en 1983 dans 4 zones (1 pour *J. phoenicea* L. et *J. oxycedrus* L., et 2

pour *J. thurifera* L.) par comptage du nombre total de galbules présents sur 10 arbustes de la zone, choisis au hasard à l'aide d'un cheminement en zig-zag.

RESULTATS

I - COMPOSITION QUALITATIVE ET DISTRIBUTION DES FAUNES ASSOCIÉES AUX CÔNES ET GALBULES DES 3 ESSENCES

Huit espèces d'insectes, auxquelles s'ajoute l'acarier *T. quadrisetus* Thom. ont été récoltées durant les échantillonnages (tableau 1). Ces ravageurs sont strictement liés aux structures reproductives femelles des Cupressacées et pour la majorité d'entre eux exclusivement aux cônes ou aux galbules des essences du genre *Juniperus*. On peut ainsi les qualifier de Sténoconobiontes (STADNITSKII, 1972 ; ROQUES, 1977). Les galbules de *J. phoenicea* L. et *J. oxycedrus* L. semblent colonisés sur l'ensemble de leur aire de répartition (à l'exception de la Corse où *B. chrysidella* Peyer remplace systématiquement *B. praecocella* Zell. et peut-être du Roussillon et des Pyrénées pour lesquels nous n'avons que peu de données) par un complexe entomologique identique composé de six espèces dont trois spécifiques de ces deux genévriers. Un seul de ces six insectes, le Lépidoptère *Gelechiidae*, *B. oxycedrella* Mill. a été trouvé également sur *J. thurifera* L. et pour l'instant uniquement en Corse. Les cônes et galbules de cette dernière essence présentent donc une faune sensiblement différente de celle des deux autres genévriers bien que sa composition soit variable suivant les régions, notamment entre le Briançonnais et la Corse. Aucune des quatre espèces qui la composent n'est cependant spécifique de ce *Juniperus*. Elles se retrouvent en particulier, pour trois d'entre elles, sur le genévrier commun, *J. communis* L. Elles appartiennent de plus, à l'exception de l'Acarier, à des genres identiques à ceux des espèces observées sur *J. oxycedrus* L. et *J. phoenicea* L.

Cette liste de ravageurs, comme la distribution géographique de chacun d'entre eux, présente quelques différences avec celles précédemment établies (CLEU, 1957 ; ROQUES, 1983). On peut noter la présence en Corse de *B. oxycedrella* Mill. et de *M. bipunctatus* Swed. sur les 3 essences pour la première espèce et uniquement sur *J. thurifera* L. pour la seconde ainsi que celle de *M. amicorum* Bouček dans la majorité des peuplements de *J. oxycedrus* L. et *J. phoenicea* L. du sud de la France et de la Corse.

Cette dernière espèce, connue auparavant uniquement de Yougoslavie (BOUČEK, 1970) sur genévrier oxycède correspond néanmoins, après détermination, à l'insecte que nous avons signalé sous le nom de *Megastigmus* sp. (*gravis* Nik. ?) dans un précédent ouvrage (ROQUES, 1983).

On peut constater également qu'aucun Acarien n'a été observé dans les cônes de *J. oxycedrus* L. et *J. phoenicea* L. mais nous n'avons pu nous procurer de galbules de *J. phoenicea* L. de forme "épineuse" ou "monstrueuse" signalés par GUYOT (1942) à La Chapte (30) et au Mont-Faron (83) et par LEMOINE-SEBASTIAN (1968) à la Clape (11). Ces galbules, dont les graines font saillie à l'extérieur, présentent un aspect caractéristique similaire à ceux de *J. thurifera* L. et *J. communis* L. attaqués par *T. quadrisetus* Thom. Ces observations peuvent donc laisser présager la présence, au moins dans des zones très localisées, d'acariens sur *J. phoenicea* L.,

Espèces	Essences et répartition des insectes			Autres essences	Structure atteinte**	Répartition en France	Répartition Générale connue	Références
	<i>J. oxycedrus</i> L.	<i>J. phoenicea</i> L.	<i>J. thurifera</i> L.					
Acariens : <i>Trisetacus quadrisetus</i> Thom. (Eriophidae)	-	-	x	<i>J. communis</i> L. <i>J. pachyphloea</i> Hart.* (?) <i>J. californica</i> Carr.* (?) <i>J. scopulorum</i> Sarg.* (?) <i>J. occidentalis</i> Hook.* (?)	c ga gr	Toute la France sauf peut-être la Corse	Eur. Am. du Nord	HOARD (1903) KEIFER (1957) MORGAN et HEDLIN (1960) SCHWENKE (1972) SMITH (1978) ROQUES (1983)
Coléoptères : <i>Nanosdiscus transversus</i> Aubé (Curculionidae)	x	x	-	<i>Cupressus sempervirens</i> L. <i>Tetrachlinis articulata</i> Mast	ga	Région Médit. du Sud-Est à l'Aude Corse	Esp. It. Gr. Mar. Alg.	HUSTACHE (1931) HOFFMAN (1954) CLEU (1957) ROQUES (1983) EL HASSANI (1983)
Hyménoptères : <i>Megastigmus amicornum</i> Bouček (Torymidae)	x	x	-	-	gr	Alpes du Sud Côte d'Azur Hérault Corse	Young. Bulg.	BOUČEK (1970) SCHWENKE (1982)
<i>Megastigmus bipunctatus</i> Swed. (Torymidae)	-	-	x	<i>J. communis</i> L. <i>J. sabina</i> L. <i>J. nana</i> Wild.	gr	Massif Central Alpes, Corse Pyrénées Région Paris.	Eur. sept. Eur. occ. Eur. cent. URSS	KAPUCINSKI (1946) VIKBERG (1966) NUORTEVA (1967)
Lépidoptères : <i>Blastotere chrysidella</i> Peyer. (Plutellidae)	x	x	-	-	ga	Alpes du Sud Côte d'Azur Languedoc Corse Pyrénées	-	LHOMME (1935-1949) CLEU (1933, 1957) ROQUES (1983) WARD (1977) LESSMAN (1974) ROQUES (1983) GOTTSCHE (1976)
<i>Blastotere praecocella</i> Zell. (Plutellidae)	x	x	-	<i>J. communis</i> L. <i>J. excelsa</i> Bieb.	ga	Toute la France sauf Corse	Eur. sept. Eur. occ. Eur. centr. Tur., It., Esp.	SCHUTZE (1931) LHOMME (1935-1949) CLEU (1957) FRIESE (1969) CANAKCIOGLU (1959, 1968, 1969) LERAUT (1978) ROQUES (1983)
<i>Brachyacma oxycedrella</i> Mill. (Gelechiidae)	x	x	x	<i>Cupressus</i> sp. <i>Tetrachlinis articulata</i> Mast <i>Biota orientalis</i> Endl.	ga gr	Sud de la France des Alpes aux Pyrénées atl. Corse, Charente	Esp., It., Mar., Young. Alg.	MILLIERE (1877) LHOMME (1935-1949) CLEU (1957) ROQUES (1983) EL HASSANI (1983)
<i>Pammene juniperana</i> Mill. (Tortricidae)	-	-	x	<i>J. communis</i> L.	ga gr	Toute la France sauf Littoral atlantique et Corse	Esp. à URSS	MILLIERE (1871) CLEU (1926, 1928, 1957) LHOMME (1935-1949) ROQUES (1983)
<i>Pammene oxycedra</i> Mill. (Tortricidae)	x	x	-	-	ga gr	Alpes du Sud, Côte d'Azur Languedoc Corse	It.	MILLIERE (1858) DATTIN (1920) CLEU (1926, 1928, 1957) LHOMME (1935-1949) LERAUT (1978) ROQUES (1983)

Il semble que le ravageur signalé sous le nom de *T. quadrisetus* Thom. sur ces différentes essences corresponde à une espèce différente (SMITH, 1978).

ga : galbule
** : gr : graine
c : cône

Tableau 1 : Liste, plantes hôtes et répartition géographique des espèces d'insectes et acariens récoltés à l'intérieur des cônes et galbules de *J. oxycedrus* L., *J. phoenicea* L. et *J. thurifera* L. dans la région méditerranéenne française.

comme cela a été récemment établi pour plusieurs autres espèces de genévriers (MORGAN et HEDLIN, 1960 ; SMITH, 1978).

Notons enfin que plusieurs Hémiptères Hétéroptères, non figurés sur cette liste, ont été observés et capturés à plusieurs reprises sur les cônes des trois essences au cours de nos récoltes. Il s'agit d'*Orsillus depressus* D1. (*Lygaeidae*), *Gonocerus juniperi* H. Sch. (*Coreidae*) et *Cyphostethus tristriatus* F. (*Acanthosomitidae*). Il n'a cependant pas été possible d'établir si ces trois espèces, déjà signalées sur divers *Juniperus* et autres conifères (GULDE, 1933-1940 ; CLEU, 1957 ; DUPUIS, 1965 ; ROQUES, 1983), étaient susceptibles de produire des dégâts sur les cônes comme cela a pu être prouvé sur *Pinus* aux Etats-Unis pour certains insectes de la même famille (HEDLIN et al., 1980 ; WILLIAMS et GOYER, 1980 ; etc...). Ces Hémiptères ne seront donc pas traités dans la suite de l'étude.

II - RELATIONS PHÉNOLOGIQUES ENTRE PÉRIODES D'ATTAQUE DES RAVAGEURS ET DÉVELOPPEMENT DES STRUCTURES REPRODUCTRICES

Les périodes d'attaque des différentes espèces d'insectes semblent étroitement synchronisées, quelle que soit la localisation des prélèvements, avec des stades précis de développement des cônes-hôtes. Afin de pouvoir les comparer précisément on peut, à la suite des observations de GAUSSEN (1968) et surtout de LEMOINE-SEBASTIAN (1968), diviser le développement du végétal en trois phases bien distinctes (figure 4). La première s'étend de l'initiation du cône jusqu'à la pollinisation. L'inflorescence femelle ou cône apparaît chez les trois espèces en août-septembre. Ce cône est alors constitué de pièces foliacées vertes d'allure identique. Certaines pièces, fertiles, portent à leur base des ovules qui ne seront bien formés qu'à partir du mois d'octobre. La pollinisation est cependant printanière et se déroule en février-mars de l'année suivante (GAUSSEN, 1968). On peut néanmoins noter des cas de floraison automnale chez *J. oxycedrus* L. (novembre selon LEMOINE-SEBASTIAN 1968). La seconde phase correspond à la formation et la croissance du galbule. A partir du mois de mars, on observe une modification de la disposition des pièces et un accroissement général du cône qui se transforme en galbule, traduisant ainsi la fécondation. Les tissus des pièces fertiles, soudés à la base, deviennent charnus puis leurs parties libres se réduisent à mesure que la croissance du galbule s'effectue. Celui-ci atteint sa taille définitive au cours des mois d'octobre-novembre de la même année. La 3ème et dernière phase concorde avec le processus de maturation des graines du galbule. La maturité n'est acquise qu'à la fin de l'été de l'année suivante, soit environ 2 années après l'initiation du cône. Elle est marquée par un amollissement des tissus du galbule, l'ensemble simulant une baie. L'attaque des ravageurs s'effectue principalement, comme le montre la figure 4, durant la deuxième phase du développement. Seuls les jeunes cônes de *J. thurifera* L. semblent être attaqués durant leur première phase de développement, et uniquement par l'acarien *T. quadrisetus* Thom. Les individus de cette espèce ont cependant été observés dans les cônes et galbules de tous stades de développement sans qu'il soit possible de déterminer si cela correspondait à de nouvelles générations d'acariens. Les galbules en troisième année de développement ne sont, quant à eux, colonisés, en ce qui concerne *J. phoenicea* L. et *J. oxycedrus* L., que par une des générations de *B. oxycedrella* Mill. On peut noter que les mêmes corrélations phénologiques paraissent

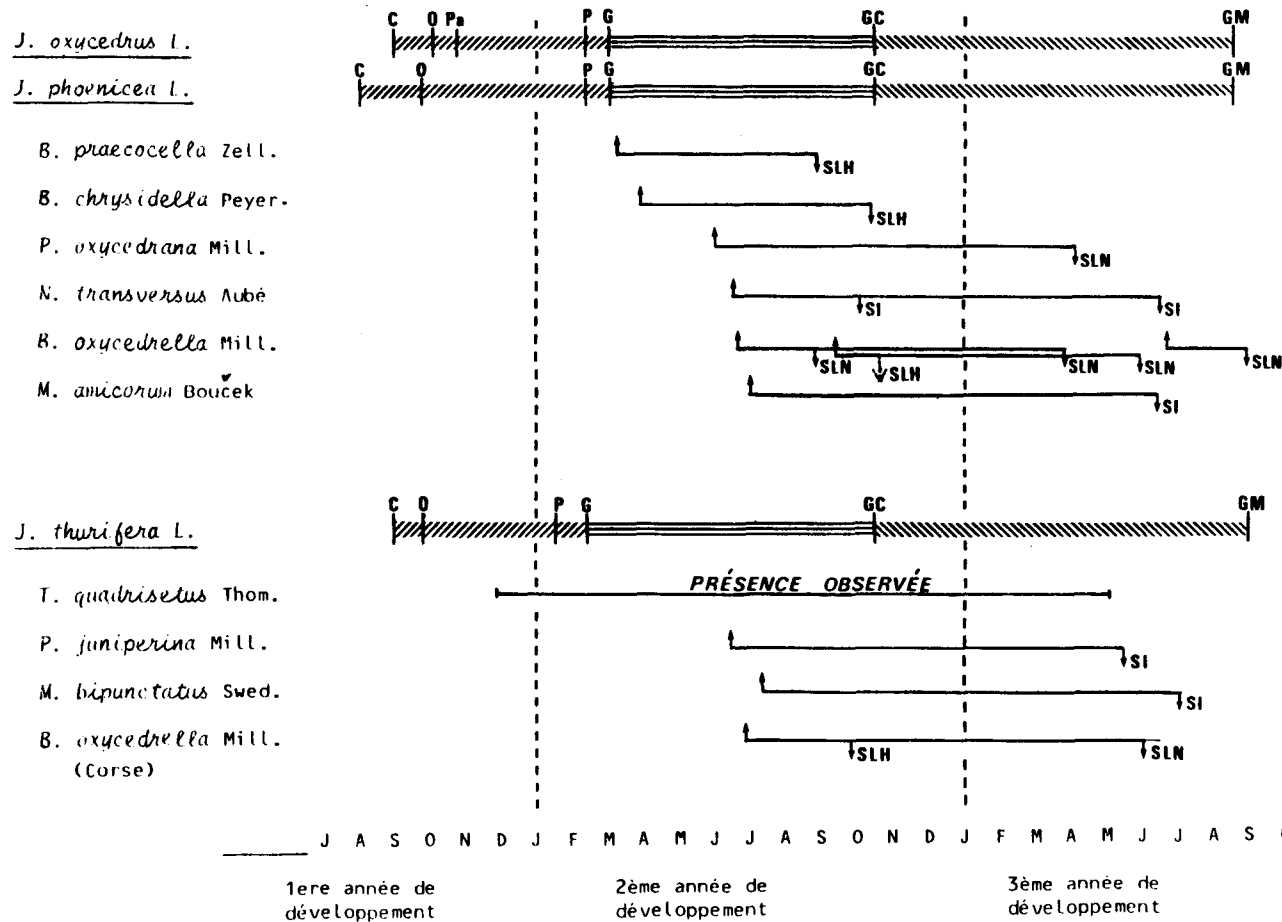


Figure 4 : Relations phénologiques entre les cycles biologiques des ravageurs et le développement des structures reproductives femelles des 3 espèces de Genévriers méditerranéens.

sent caractériser les successions d'attaque observées durant la 2ème phase de développement au niveau de chacune des essences de *Juniperus*, du moins pour les espèces de ravageurs appartenant à des genres identiques. Nous avons ainsi par ordre chronologique :

- les espèces du genre *Blastotere* : elles attaquent le galbule au printemps, alors qu'il vient de débiter sa croissance. Leurs chenilles le quittent en août-septembre, avant qu'il ait atteint sa taille maximale, pour hiverner dans la litière.

- les espèces du genre *Pammene* : elles pondent au cours d'une période située vers le milieu de la phase de croissance du galbule. Leurs chenilles se développent à l'intérieur de celui-ci durant toute la suite de la deuxième phase et une partie de la troisième. Ces insectes n'en sortent qu'au printemps suivant, à l'état imaginal pour *P. juniperana* Mill. et à l'état larvaire pour *P. oxycedrana* Mill. qui effectue sa nymphose dans le sol.

- *Nanodiscus* et *Brachyacma* (1ère génération) : leurs cycles sont plus complexes. Ces insectes colonisent le cône à la fin du printemps alors que sa croissance est largement entamée. Ils en sortent à l'état imaginal pour la première espèce, à l'état larvaire pour la seconde, en automne de la même année ou au printemps de l'année suivante en fonction des conditions climatiques. Seule *Brachyacma* paraît cependant donner naissance à une deuxième génération sur les mêmes galbules en cas d'émergence automnale (après nymphose dans la litière). Les adultes automnaux de *Nanodiscus* n'attaquent qu'au printemps suivant la nouvelle génération de galbules formée à ce moment.

- Les espèces du genre *Megastigmus* : elles interviennent au début de l'été, alors que les graines commencent à se différencier (lignification du tégument). Ces insectes pondent directement à l'intérieur des semences où va se dérouler tout leur développement larvaire. Ils en sortent à l'état imaginal, au début de l'été de la 3ème année de développement du cône, alors que ce dernier approche de la maturité.

- Et enfin, lorsque le climat est favorable, la 2ème génération de *Brachyacma* : elle s'attaque en automne aux galbules en fin de croissance. Les chenilles terminent quelquefois leur développement avant l'hiver et gagnent alors la litière pour y hiverner. Mais, en règle générale, elles n'arrivent à maturité et quittent le cône qu'à la fin du printemps de l'année suivante.

III - INFLUENCE DES INSECTES ET ACARIENS RAVAGEURS SUR LES POTENTIALITES REPRODUCTIVES DES *JUNIPERUS*

La figure 5, reprise et simplifiée d'un de nos ouvrages précédents (ROQUES, 1983) permet d'identifier les ravageurs par l'examen des dégâts et de préciser, sur le plan qualitatif, les conséquences de l'attaque de chaque espèce sur un cône ou un galbule donné. Seuls les ravageurs conoséminiphages (*Pammene* sp. et très occasionnellement *Brachyacma*) et séminiphages (*Megastigmus* sp. et l'acarien *Trisetacus*) semblent avoir une influence directe sur la régénération naturelle en réduisant le nombre de graines disséminables. Toutes les autres espèces se développent aux dépens du parenchyme des galbules. Leur impact sur les graines est donc d'ordre indirect et limité à une possibilité de déshydratation précoce du galbule pouvant entraîner l'avortement des graines en cas d'attaque importante. Nous n'avons pu cependant quantifier précisément cet effet dans notre étude. On peut noter également que

N°	Lieu de prélèvement	Année	Nb Graines / galbule	Nb Graines pleines / galbule av. attaque	% total de galbules attaques	Nb Graines pleines / galbule ap. attaque	% galbules attaques par Megastigmus	% graines pleines détruites par Megastigmus	% galbules attaques par Pommene	% graines pleines détruites par Pommene	% galbules attaques par Brachymeria	% galbules attaques par Blastobezus	% galbules attaques par Notodius
1	Remollon (05)	1981	2,3	0,7	2,0	0,7	2,0	2,9	-(*)	-	-(*)	-	-
		1983	2,9	1,2	10,0	1,1	-(*)	-	10,0	8,3	-	-	-
2	Peyruis (04)	1983	2,5	0,6	6,7	0,6	-(*)	-	-	0,6	-(*)	-	-
3	Mt Ventoux (84)	1983	2,1	0,5	2,5	0,5	2,5	5,0	-(*)	-(*)	-(*)	-	-
4	N.D. de Lumières (84)	1982	3,1	1,1	14,8	1,1	1,5	-	-(*)	-	13,3	-	-(*)
5	Montméyan (83)	1981	2,9	1,6	10,0	1,5	5,8	3,6	-	-	3,9	-(*)	1,9
6	St Julien (83)	1983	2,7	1,9	6,7	1,9	-(*)	-	-(*)	-	-(*)	6,7	-
7	Ft Cadarache (13)	1983	2,8	0,5	20,0	0,5	-	-	-(*)	-	-	20,0	-
8	Cassis (13)	1983	2,0	0,4	3,4	0,3	3,4	25,0	-(*)	-(*)	-	-(*)	-
9	Fontvieille (13)	1983	2,8	1,2	5,0	1,2	-	-	-	5,0	-	-	-
10	St Hypollite du Fort (37)	1981	2,8	1,2	46,7	1,1	-(*)	-	13,3	11,1	26,7	3,3	6,7
11	St Paul et Valmalles (34)	1981	3,1	1,0	0	1,0	-(*)	-	-(*)	-	-(*)	-	-
12	Vendargues (34)	1982	4,4	1,8	45,0	1,6	-	-	15,0	6,3	10,0	10,0	5,0
13	St Gely du Fesc (34)	1983	2,7	0,8	24,0	0,7	12,0	15,0	-(*)	-	4,0	-(*)	8,0
14	Gouffre de l'oeil doux (11)	1983	2,4	1,6	8,0	1,6	-	-	-	8,0	-(*)	-	-
15	Sigean (11)	1983	2,4	0,8	32,0	0,8	-(*)	-	-	20,0	-	16,0	-
16	Corte (Corse)	1981	3,0	1,9	6,7	1,9	-(*)	-	-	-	-	6,7	-
		1982	2,9	2,0	6,7	1,9	-(*)	-	6,7	3,4	-(*)	-	-
17	Cuccia (Corse)	1981	3,0	1,5	10,3	1,3	8,3	11,1	-(*)	-(*)	2,0	-(*)	-
18	Montagnola (Corse)	1982	3,0	2,0	48,0	1,9	-(*)	-	20,0	10,0	24,0	-(*)	4,0
19	Ponte Leccia (Corse)	1981	3,1	1,5	53,9	1,0	25,0	27,8	8,3	5,6	8,3	-(*)	16,7
20	Verghello (Corse)	1981	3,0	1,6	0	1,6	-(*)	-	-	-(*)	-	-(*)	-
21	Bassaghia (Corse)	1982	2,9	1,4	18,8	1,3	-(*)	-	6,3	5,7	12,5	-(*)	-
22	Porto (Corse)	1982	2,5	1,2	9,0	1,1	4,7	3,3	5,0	4,2	-(*)	-(*)	-

(*) Insecte présent dans le peuplement en nombre très limité. Absent lors du dépouillement des galbules. Quelques exemplaires adultes obtenus en éclosoir.

Tableau 3 : Comparaison du taux d'attaque des galbules et de la quantité de graines pleines détruites par les différentes espèces de ravageurs, de 1981 à 1983, dans plusieurs peuplements de *J. oxycedrus* L. situés en région méditerranéenne française.

N°	Lieu de prélèvement	Année	Nb graines / galbule	Nb graines pleines / galbule avant attaque	% total de galbules attaqués	Nb graines pleines / galbule ap. attaque	% galbules attaqués par <i>Megastigmus</i>	% graines pleines détruites par <i>Megastigmus</i>	% galbules attaqués par <i>Pammene</i>	% graines pleines détruites par <i>Pammene</i>	% galbules attaqués par <i>Brachygnathus</i>	% graines pleines détruites par <i>Blatotele</i> sp.	% galbules attaqués par <i>Nanodacnus</i>
1	Mont Ventoux (84)	1981	8,5	3,2	8,8	3,1	6,5	2,5	-(*)	-	2,3	-	-
		1983	8,8	3,0	10,0	2,9	10,0	3,3	-	-	-	-	-
2	Crête du Lubéron (84)	1981	7,3	3,5	52,0	2,8	40,0	18,3	2,0	0,5	16,0	-(*)	2,0
3	St Julien (83)	1981	8,0	4,0	6,7	3,9	6,7	2,5	-(*)	-	-(*)	-(*)	-(*)
		1983	9,5	4,2	28,6	4,0	6,7	3,1	6,7	3,1	13,3	-	2,0
4	Palombadj (Corse)	1982	6,0	2,3	73,3	1,8	40,0	22,9	-(*)	-	33,0	-	26,0
5	Rondinara (Corse)	1981	7,0	3,0	83,9	2,4	29,0	19,6	-(*)	-	48,3	-(*)	22,5
		1982	7,0	3,2	17,3	2,9	13,3	8,7	-(*)	-	8,5	-	4,0

(*) Insecte présent en nombre limité dans le peuplement. Absent lors du dépouillement immédiat. Quelques exemplaires adultes obtenus en éclosoir.

Tableau 4 : Comparaison du taux d'attaque des galbules et de la quantité de graines pleines détruites par les différentes espèces de ravageurs, de 1981 à 1983, dans plusieurs peuplements de *J. phoenicea* L. situés en région méditerranéenne française.

réduction est donc très faible. La diminution la plus importante a été observée en Corse, à Ponte Leccia, où la moyenne tombe de 1,5 à 1 graine pleine par galbule après l'attaque. Néanmoins, aucune différence significative n'a pu être dégagée entre les peuplements de Corse pris dans leur ensemble et ceux de France continentale, ni entre les différents types de peuplement.

Il semble enfin difficile de préciser les modalités d'évolution des populations de ravageurs d'année en année compte tenu du faible nombre de données comparables.

b) *Juniperus phoenicea* L. (tableau 4) : Le taux d'attaque des galbules varie entre 6,7 et 83,9 % et semble en général plus élevé que celui observé pour l'espèce précédente. En effet, dans six cas sur huit, il dépasse 10 % et dans trois cas sur huit plus de la moitié des galbules sont colonisés par les insectes. En outre, on peut constater que dans les deux stations où des prélèvements simultanés ont pu être réalisés en 1983 sur *J. phoenicea* L. et *J. oxycedrus* L. (Mont-Ventoux et Saint-Julien), la première essence est environ quatre fois plus attaquée. Cependant, des différences importantes peuvent être observées entre les diverses régions de l'aire de distribution de ce genévrier. Le taux d'attaque est ainsi nettement plus élevé dans les peuplements de Corse du Sud (faciès dunaire) et du Lubéron (faciès rupicole) bien que la répartition des diverses espèces de ravageurs semble identique à celle de l'hôte. Ces résultats ne permettent pas non plus de relier les différences d'attaque à un type de faciès. On peut simplement constater que les taux élevés sont dus à la conjonction des attaques de *Megastigmus*, *Brachyacma*, et plus rarement *Nanodiscus*. Les autres espèces, notamment *Pammene*, semblent n'avoir qu'une influence très réduite. Le nombre de graines par galbule s'établit à 7,7 en moyenne alors que GUYOT (1942) le fixe entre 5 et 9, GAUSSEN (1968) de 4 à 5 (variation de 3 à 12) et LEMOINE-SEBASTIAN (1968) à 7,0 (après calculs de notre part). Le nombre de graines pleines est beaucoup plus faible : 3,3 en moyenne par galbule, avec une variation entre 2,3 et 4,2. L'attaque des insectes et principalement de *Megastigmus* réduit cette moyenne à 2,9. La perte, pourtant plus importante que celle enregistrée pour *J. oxycedrus* L., apparaît donc très limitée même au Lubéron et en Corse du Sud. On peut constater enfin une chute importante du taux d'attaque entre 1981 et 1982 à Rondinara sans qu'il soit possible d'en dégager les causes.

c) *J. thurifera* L. (tableau 5) : L'attaque varie entre 12 et 95 % des galbules mais s'établit généralement au dessus de 30 % (90 % des cas) et même très souvent au dessus de 50 % (40 % des cas). Une nette différence peut être observée entre les peuplements de Corse, où le taux d'attaque est inférieur à 30 %, et ceux des Alpes du Sud où il dépasse toujours 35 %. Elle paraît imputable à la distribution des diverses espèces de ravageurs. *Pammene juniperana* Mill. et *Trisetacus quadrisetus* Thom. sont responsables de la majorité des dégâts observés dans les Alpes du Sud mais semblent absents de Corse où les attaques sont le fait de deux autres espèces dont l'influence est très limitée ou nulle sur *J. thurifera* L. en France continentale.

Le nombre de graines par galbule est compris entre 1 et 5 (1 à 6 selon LEMOINE-SEBASTIAN, 1968 ; 2 à 6 selon GAUSSEN, 1968) et sa moyenne s'établit à 3,2 tant en Corse que dans les Alpes du Sud. Par contre, le nombre moyen de graines pleines avant attaque des insectes (mais après attaque des acariens) ne s'élève qu'à 1,2 en France continentale et 0,75 à Cuccia (Corse). Il se retrouve dans ces

N°	Lieu de prélèvement	Année	Nb graines / galbules	Nb graines pleines / galbule avant attaque des insectes (**)	% galbules atteints par <i>Trioleta</i>	% galbules atteints par les insectes	% total de galbules atteints	Nb graines pleines / galbule ap. attaque des insectes	% galbules pleines atteints par <i>Megastigmus</i>	% graines pleines détruites par <i>Megastigmus</i>	% galbules atteints par <i>Pompilidae</i>	% graines pleines détruites par <i>Pompilidae</i>	% galbules atteints par <i>Brachymeria</i>
1	Pallon (05)	1981	3,2	1,4 (**)	15,5	45,0	60,0	0,9	5,0	3,6	40,0	34,3	-
		1982	3,0	1,3 (**)	17,0	40,0	57,0	0,6	2,0	1,5	38,0	35,4	-
		1983	3,1	1,2 (**)	15,0	60,0	75,0	0,6	5,0	4,2	55,0	50,0	-
2	St Crepin (05)	1981	3,7	1,1 (**)	40,1	46,7	86,8	0,7	-(*)	-	46,7	40,8	-
		1982	3,6	1,0 (**)	35,5	60,0	95,5	0,1	-(*)	-	60,0	86,7	-
		1983	3,7	1,2 (**)	38,7	55,0	93,7	0,3	-(*)	-	55,0	76,0	-
3	Chateauroux (05)	1983	3,0	1,4	-	50,0	50,0	0,6	-	-	50,0	57,1	-
4	Remollon (05)	1983	2,5	0,9	-	35,0	35,0	0,4	-	-	35,0	54,4	-
5	Cuccia (Corse)	1981	3,2	1,0	-	12,0	12,0	0,9	2,0	2,0	-	-	10,0
		1982	3,3	0,5	-	30,0	30,0	0,3	15,0	32,0	-	-	15,0

(*) Insecte présent en nombre limité dans le peuplement. Absent lors du dépouillement des galbules. Quelques exemplaires adultes obtenus en éclosoir.

(**) Le nombre moyen de graines pleines par galbule est calculé après l'attaque de *Trioleta*. Il est impossible en effet de différencier parmi les graines attaquées par les acariens celles qui étaient saines au départ de celles qui avaient avorté.

Tableau 5 : Comparaison du taux d'attaque des galbules et de la quantité de graines pleines détruites par les différentes espèces de ravageurs, de 1981 à 1983, dans plusieurs peuplements de *J. thurifera* L. situés dans les Alpes du Sud et la Corse Centrale.

deux régions à 0,6 après intervention des insectes, *Pammene* et *Trisetacus* d'un côté, *Megastigmus* de l'autre.

d) Estimation de la réduction totale de production de graines pleines au niveau de peuplements des trois essences : Le tableau 6 indique pour quelques peuplements la perte moyenne subie par arbre et par essence. Celle-ci est nettement plus importante sur *J. thurifera* L. Cette essence présentant par exemple au départ 2,6 à 2,8 fois plus de graines que *J. oxycedrus* L. va se retrouver, après attaque des insectes, avec des capacités de régénération moindres ($\times 0,75$) ou juste supérieures ($\times 1,4$).

Essence (Peuplement)	Nombre moyen de galbule / arbre	Nombre moyen de graines pleines / galbule	Nombre moyen de graines pleines / arbre	Nombre moyen de graines pleines / galbule ap. attaque	Nombre moyen de graines pleines / arbre ap. attaque	Perte par arbre due aux insectes
<i>J. oxycedrus</i> L. (St-Gely-34)	205	0,8	164	0,7	143	21
<i>J. phoenicea</i> L. (St Julien-83)	150	4,2	630	4,0	600	30
<i>J. thurifera</i> L. (St Crépin-05)	360	1,2*	432	0,3	108	324
<i>J. thurifera</i> L. (Chateauroux-05)	325	1,4	455	0,6	195	260

* après attaque des acariens

Tableau 6 : Estimation de la perte moyenne de graines pleines par arbre causée par l'attaque des insectes dans 4 peuplements de Genévriers méditerranéens.

DISCUSSION

La plupart des ravageurs composant la faune des structures reproductrices femelles des trois essences étudiées semblent donc étroitement liés au genre *Juniperus*. La même observation avait déjà été rapportée pour d'autres types d'insectes, défoliateurs en particulier, se développant sur divers genévriers (CLEU, 1957 ; WILTSHIRE, 1976 ; WARD, 1977). Il semble cependant intéressant de souligner dans le cas présent les différences observées entre les faunes des trois essences et de les comparer aux divisions botaniques du genre *Juniperus*. En effet, si la constitution de base de chaque faune est à peu près identique (Lépidoptère *Tortricidae* du genre *Pammene* + Chalcidien *Torymidae* du genre *Megastigmus*), la différenciation spécifique ultérieure ne respecte pas les divisions du genre botanique. Ainsi les galbules de *J. phoenicea* L., essence de la section *Sabina* (feuilles en partie ou totalement squamiformes chez l'adulte ; cône en position terminale sur rameaux courts), présentent une faune totalement différente en France continentale de ceux de *J. thurifera* L., essence de la même section botanique, et en revanche identique à ceux de *J. oxycedrus* L., essence de la section *Oxycedrus* (feuilles toutes aciculaires ; cône inséré à l'aisselle des aiguilles). Nous avons également montré par ailleurs (ROQUES, 1983) que le complexe de ravageurs des cônes et galbules de *J. thurifera* L. offrait de grandes similitudes avec celui de *J. communis* L. (section *Oxycedrus*) et de *J. sabina* L. (section *Sabina*) dans le Briançonnais, où ces trois genévriers peuvent pousser en mélange.

Il apparaît donc vraisemblable que les facteurs déterminant la composition des faunes spécifiques aux différentes essences du genre *Juniperus* soient plus d'ordre climatiques que botaniques. La grande majorité des ravageurs des deux

essences typiques de l'étage méditerranéen ont une aire de distribution limitée à la région méditerranéenne. Seule *B. praecocella* Zell., d'origine médio-européenne, fait exception à la règle mais elle est absente de Corse et observée sur le continent principalement au niveau des avancées de ces genévriers en zone supraméditerranéenne. A l'inverse, *J. thurifera* L., dont la majorité des peuplements se situent dans cette dernière région, va être colonisé par des espèces (3 sur 4) dont la répartition couvre toute l'Europe, de l'Espagne à l'URSS (sur *J. communis* L.) et sont pour deux d'entre elles vraisemblablement absentes de Corse. Le cas des peuplements isolés ou situés en limite d'aire des essences fournit d'autres indications intéressantes. Ainsi, en Corse, où la présence de *J. thurifera* L. est réduite à des stations très localisées, l'étude de peuplements limitrophes de *J. oxycedrus* L. et *J. thurifera* L. montre que l'espèce méditerranéenne *B. oxycedrella* Mill. passe de la première vers la seconde essence, en remplacement de l'espèce médio-européenne *P. juniperana* Mill. qui n'a pas été observée dans l'île. En France continentale par contre, *B. oxycedrella* Mill. n'a jamais été signalée sur cette essence alors qu'elle est présente en nombre important sur les deux autres genévriers. Le cas inverse des Rochers de Remollon (05), où coexistent *J. oxycedrus* L. en limite d'aire et *J. thurifera* L., indique par ailleurs un comportement relativement différent vis-à-vis des deux essences. Une grande partie des espèces méditerranéennes ont disparu de *J. oxycedrus* L. mais on n'observe pas de colonisation de remplacement par des espèces médio-européennes de *J. thurifera* L. si ce n'est *B. praecocella* Zell. L'attaque des galbules de *J. thurifera* L. exigerait-elle une moindre spécificité de la part des ravageurs ? Nous ne pouvons l'affirmer. On pourrait plutôt considérer que le morcellement extrême de l'aire de répartition de *J. thurifera* L. constitue un obstacle au maintien de populations sténocoenobiontes, comme l'observe WARD (1977) sur *J. communis* L. en Grande-Bretagne. Cet auteur a en effet montré que la réduction du nombre de genévriers dans une région se traduisait en premier par une diminution, suivie d'une disparition, des ravageurs des "fruits". Ces insectes, étroitement adaptés à leur hôte, ne peuvent trouver de milieu de développement de remplacement et sont de plus tributaires des fluctuations de la production de galbules. Ils seraient en conséquence remplacés dans ces zones par des insectes à spectre d'action plus large, donc relativement indépendants de la production, comme *B. oxycedrella* Mill. qui peut s'attaquer aux cônes de *Cupressus*, *Biota*, *Tetraclinis*. Ceci permettrait d'expliquer à l'inverse la présence d'une faune relativement homogène sur des essences à distribution à peu près continue comme *J. oxycedrus* L. et *J. phoenicea* L., les fluctuations de production d'un peuplement étant compensées par celles de son voisin. Il serait intéressant à cet égard d'étudier les peuplements isolés de ces espèces dans les Pyrénées.

Ces hypothèses peuvent permettre d'expliquer partiellement certains écarts importants observés entre essences et entre peuplements, notamment le fait que *J. thurifera* L. soit significativement plus attaqué en moyenne que les deux autres genévriers en France continentale et nettement moins en Corse, les variations annuelles étant liées aux fluctuations de production. Elles ne permettent pas, par contre, d'apprécier les raisons du pourcentage d'attaque plus important observé sur *J. phoenicea* L. par rapport à *J. oxycedrus* L. dans les peuplements mixtes.

Une appréciation réelle de l'influence des insectes sur le processus de régénération ne peut cependant pas être portée au travers de l'étude du seul taux d'attaque des galbules. Leur structure différente (nombre total de graines,

nombre de graines pleines) suivant les essences, le pourcentage de seminiphages et conoseminiphages dans le complexe de ravageurs et enfin la production annuelle de galbules sont autant de facteurs qui interfèrent. Le taux d'attaque des galbules plus important observé chez *J. phoenicea* L. par rapport à *J. oxycedrus* L. va ainsi être amorti par la présence d'un nombre moyen de graines pleines nettement plus élevé chez cette essence. Après attaque des insectes, il reste respectivement 2,9 1,2 et 0,6 graines pleines en moyenne par galbule de *J. phoenicea* L., *J. oxycedrus* L., *J. thurifera* L. LEMOINE-SEBASTIAN (1968) et GAUSSEN (1968) considèrent que le sens de l'évolution au sein de chaque section du genre *Juniperus* (*Caryocedrus*, *Oxycedrus*, *Sabina*), considérées comme des lignées, correspond à une réduction du nombre d'ovules, de pièces par verticille et de verticilles fertiles, tendant finalement vers 1 graine par galbule.

En apparence donc, la persistance du caractère archaïque permet à *J. phoenicea* L., considérée comme l'essence la plus arriérée de la section *Sabina* (LEMOINE-SEBASTIAN, 1968), de limiter les conséquences de l'activité destructrice des insectes.

Peut-on cependant estimer, en conclusion, que les ravageurs aient une influence déterminante sur les possibilités de régénération des trois espèces de genévriers ? La réduction finale du nombre de graines disséminables reste très faible pour deux de ces essences. Elle peut sembler beaucoup plus importante sinon déterminante pour l'évolution future des peuplements de la troisième, *J. thurifera* L. Ceux-ci paraissent néanmoins en extension dans la zone la plus attaquée, le bassin de la Haute-Durance (PRAT, 1940), alors que la présence massive du ravageur principal y est signalée depuis plusieurs dizaines d'années (CLEU, 1926).

Les insectes ne constituent donc vraisemblablement qu'un facteur limitant mineur des processus de régénération des peuplements de genévriers méditerranéens, en dépit des taux d'attaques élevés fréquemment observés au niveau des galbules.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCHILOQUE A., BOREL L. (1965). Une série résiduelle du genévrier thurifère dans les Alpes du Sud.
Doc. Carte Vég. Alpes, 31, 119-132.
- BORUSIEWICA A., KAPUSCINSKI S. (1948). A contribution to the knowledge of the distribution over Poland of destructive arthropoda feeding on the fruits and seeds of the common Juniper (*Juniperus communis* L.) (en Polonais).
Pr. roln. lesn., 40, 1-22.
- BOUCEK Z. (1970). On some new or otherwise interesting Torymidae, Omyridae, Eurytomidae and Pteromalidae (Hymenoptera) mainly from the Mediterranean Region.
Boll. Lab. Ent. Agr. Fil. Silv. Portici, 27, 27-54.
- BOUCHARD J. (1977). Flore Pratique de la Corse.
Bull. Soc. Sc. Hist. Nat. Corse, 7, 1-407.
- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N., NEGRE R. (1951). *Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne*. Montpellier, C.N.R.A., 297p.

- CANAKCIOGLU H. (1959). Studies on insects which are injurious to the turkish forest tree seeds and control of some of the important species.
Orman Fak. Dergisi. Série A, 9, (1), 126-165.
- CANAKCIOGLU H. (1968-1972). Insect damage on forest tree seeds in Turkey.
Proceeding International Congress of Entomology, 13, 2-9 août 1968, 19-20.
- CANAKCIOGLU H. (1969). Insect damage on cones and seeds of forest trees in Turkey.
Orman Fak. Dergisi Ser. A, 19, (2), 83-86.
- CLEU H. (1926). *Pammene juniperana* Milliere var. *thuriferana*.
Amat. Papillons, 88-92.
- CLEU H. (1928). Les Lépidoptères parasites du *Juniperus thurifera* L. dans les Hautes Alpes.
Amat. Papillons, 4, 87-96.
- CLEU H. (1933). La chenille d'*Argyresthia crysidella* De Peyerimhoff et ses parasites.
Amat. Papillons, 6, 195-199.
- CLEU H. (1957). Lépidoptères et Biocénoses des genévriers dans le peuplement du bassin du Rhône.
Ann. Soc. entomol. Fr., 126, 1-29.
- DATTIN E. (1920). Sur la classification de deux tortricides (Lepid.).
Bull. Soc. entomol. Fr., 78-79.
- DUPUIS C. (1965). Etude de l'oligophagie de trois punaises des genévriers et revue des plantes hôtes des Hétéroptères voisins.
Cah. Nat., 21, (4), 105-122.
- EL HASSANI A. (1983). Contribution à la connaissance de la faune des cônes des principales essences de Résineux dans certaines forêts au Maroc.
Mémoire 3ème cycle Agronomie, IAV Hassan II, 72p.
- FRIESE G. (1969). Beiträge zur Insekten Fauna der DDR : *Lepidoptera-Argyresthiidae*.
Beitr. entomol., 19, (718), 693-752.
- GAMISANS J., GRUBER M. (1980). Les groupements végétaux du Niolo (Corse). Carte de végétation, au 1/25000.
Ecol. Méditerran., 101-113.
- GAUSSEN H. (1968). *Les gymnospermes actuels et fossiles.*
Fasc. X : Les Cupressacées. Toulouse Fac Sciences.
- GÖTTSCHE A.B. (1976). Untersuchungen über lebensdauer und Eivorrat der Wacholdsamenwespe *Megastigmus bipunctatus* Swederus (Hym. Chalc. Torymidae).
Anz. Schädlingskd., 50, 40-45.
- GULDE J. (1933-1940). *Die Wanzen mitteleuropas.* Frankfurt am Main Fixdruck.
- GUYOT A. (1942). Contribution à l'étude de *Juniperus phoenicea* L.
Thèse Doctorat Univ. Toulouse, 65p.
- HEDLIN A.F., YATES H.P., CIBARIAN TOVAR D., EBEL B.H., KOERBER T.W., MERKEL I.P. (1980). Cone and seed insects of North American Conifers.
Can. For. Serv., U.S. For. Serv., Secr. Agric. y Rec. Hidrol., Mexico, 122p.
- HOFFMAN A. (1954). *Coléoptères Curculionidae*.
Paris : Lechevallier (Faune de France, 59), 478-1028.
- HOUARD C. (1903). *Les Zooecidies des Plantes d'Europe et du Bassin de la Méditerranée.*
Paris : Heymann., 1. 570p.
- HUSTACHE A. (1931). *Curculionidae gallorhénans*. 8ème partie.
Ann. Soc. entomol. Fr., 100, 355.
- JALAS J., SUOMINEN J. (1983). *Atlas Florae Europaeae. T.2 : Gymnospermae (Pinaceae to Ephedraceae)*. Helsinki, 32-34.

- KAPUSCINSKI S. (1946). *Megastigmus kuntzei* n. sp. (Hymenoptera, Chalcidae) destructive insect feeding on seeds of common juniper (*Juniperus communis*) (en Polonais). *Prace Inst. Badaw. Lens. Ser.*, 1, (47), 1-129.
- KEIFER H.H. (1957). Eriophyid studies XXV. *Bull. Calif. St. Dep. Agric.*, 46, 242-248.
- KRÜSSMAN G. (1968). *Die Bäume Europas*. Berlin et Hamburg, p. 101.
- LEMOINE-SEBASTIAN C. (1968). L'inflorescence femelle des *Junipereae*. Ontogénèse, structure Phylogénèse. *Trav. Lab. For. Toulouse*, 1, (7), 1-450.
- LERAUT P. (1978). Les peuplements lépidoptérologiques de la juniperaie d'Arbonne (Seine et Marne). *Alexandor*, 10, (7), 295-299.
- LESSMAN D. (1974). Ein Beitrag zur Verbreitung und Lebensweise von *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. und *Megastigmus bipunctatus* Swed. *Z. angew. Entomol.*, 75, 1-42.
- LHOMME L. (1935-1963). *Catalogue des Lépidoptères de France et de Belgique*. Le Carriol, par Douelle, LHOMME ed., 2, 1253p.
- MERXMULLER H. (1956). Über einige Reliktpflanzen der Südwestalpen. *Jahrb. Ver. Schutze der Alpenpflanzen, Tiere*, 21, 115-120.
- MILLIERE P. (1858). Chenilles et Lépidoptères inédits. *Ann. Soc. linn. Lyon*, 1, 3-8.
- MILLIERE P. (1877). Iconographie et description de six espèces de chenilles inédites. *Ann. Soc. entomol. Belg.*, 20, 58-66.
- MORGAN C.V.G., HEDLIN A.F. (1960). Notes on the juniper berry mite, *Trisetacus quadrisetus* Thomas (Acarina, Eriophyidea) in British Columbia. *Can. entomol.*, 92, 603-610.
- NUORTEVA M. (1967). Über die zwei *Megastigmus*-Arten (Hym. Torymidae) der Wacholdersamen (*Juniperus communis* L.). *Ann. entomol. fenn.*, 33, (2), 121-124.
- OZENDA P. (1966). Perspectives nouvelles dans l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 4, 198p.
- PRAT H. (1940). Sur les peuplements de *Juniperus thurifera* L. de la Haute Vallée de la Durance et leur signification écologique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 87, 141-148.
- ROQUES A. (1977). Etude du complexe entomologique lié aux cônes de pin sylvestre en forêt de Fontainebleau. *Bull. Ecol.*, 8, 4, 415-434.
- ROQUES A. (1983). *Les insectes ravageurs des cônes et graines de conifères en France* INRA Versailles - 138 p.
- SCHÜTZE K.T. (1931). *Die Biologie der Kleinschmetterlinge unter besondere Berücksichtigung ihrer Nährpflanzen und Erscheinungszeiten*. Frankfurt am Main - 235p.
- SCHWENKE W. (1972-1982). *Die Forstschädlinge Europas*. T. 1 et 4. Berlin, Paul Parey.
- SMITH I.M. (1978). Two new species of *Trisetacus* (*Prostigma*: Eriophyidea) from berries of juniper in North America. *Can. entomol.*, 110, 1157-1160.
- STADNITSKII G.W. (1972). Characteristics of cones of Norway spruce (*Picea abies* L.) as an habitat and the complex of insects infesting them. *Entomol. Rev.*, 50-55.
- TIMBAL J. (1975). Chorologie des espèces ligneuses françaises. Tome 1 : essences indigènes françaises, 36-42.

- VIKBERG V. (1966). Observations on some finnish species of *Megastigmus* Dalman (Hym. *Torymidae*), including the biology of *Megastigmus bipunctatus* (Swederus).
Ann. entomol. fenn., 32, (4), 309-315.
- WARD L. (1977). The conservation of juniper : the associated fauna with special references to southern England.
J. appl. Ecol., 14, 81-120.
- WARD L., LAKHANI K.H. (1977). The conservation of juniper : the fauna of foodplant island sites in Southern England.
J. appl. Ecol., 14, 121-135.
- WILLIAMS V.G., GOYER R.A. (1980). Comparison of damage by each life stage of *Leptoglossus corculus* and *Tetyra bipunctata* on loblolly pine seeds.
J. econ. entomol., 73, 497-501.
- WILTSHIRE E.P. (1976). La répartition en Bretagne et en Normandie des Lépidoptères de la biocenose du genévrier et du cyprès.
Alexanor, 9, (8), 341-360.

Dégradation biologique de la litière de chêne vert dans deux forêts de la région provençale (Var-France)

A. CHABERT[★]
J. LE PETIT[★]
R. LOISEL^{★★}
R. MATHERON[★]
S. TAGGER[★]

RESUME - Le but de ce travail a été de caractériser l'activité biologique dans la litière de Chêne vert en deux stations.

Les méthodes utilisées ont mis en évidence des différences dans les activités respiratoires et phosphatase alcaline. Les autres activités enzymatiques (phosphatases acides, uréases et catéchol-oxygénases) sont très élevées et ne permettent pas une distinction entre les stations. Aucune activité nitrogénasique n'a été décelée.

SUMMARY - In this work we tried to characterize biological activity of the formed litter into two *Quercus ilex* ecosystems.

The methods used showed that respiratory and alkaline phosphatase activities are different in the two ecosystems. The other enzymatic activities (acid phosphatases, ureases and catechol-oxygenases) are very high in all ecosystems and do not allow to distinguish between them. No nitrogenasic activity could be revealed.

MOTS CLES: *Quercus ilex* L., litière, dégradation, activités respiratoires, phosphatases alcalines, catéchol-oxygénases, uréases.

Le Chêne vert (*Quercus ilex* L.) occupe une grande partie de la région méditerranéenne française, sur terrains calcaires et siliceux. Il forme un étage de végétation s'étendant depuis les abords immédiats du rivage jusqu'à une altitude de l'ordre de 900 m environ en adret, 600 m seulement sur les versants nord plus frais et plus humides. L'importance de ces formations végétales a conduit certains auteurs à étudier leurs caractères écologiques essentiels, en particulier le cycle biogéochimique de la matière organique et des éléments minéraux (CALLEJA, 1968; CALLEJA, 1969 a; CALLEJA, 1969 b; CALLEJA, 1971; BILLES *et al.*, 1971 a; BILLES *et al.*, 1971 b; CORTEZ *et al.*, 1972; CALLEJA, 1972; RAPP, 1973; BILLES *et al.*, 1975; CORTEZ *et al.*, 1975) qui représente un aspect majeur des relations existant entre le sol, la végétation et leur environnement.

LOSSAINT (1967) et RAPP (1969) ont étudié ces phénomènes au niveau des formations sempervirentes de la zone méditerranéenne. RAPP a montré notamment que la production de litière dans le bois de chêne vert est caractérisée par une chute

★ Laboratoire de Microbiologie, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, rue H. Poincaré - 13397 Marseille Cedex 13.

★★ Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, rue H. Poincaré - 13397 Marseille Cedex 13.

principale en Mai et des retombées plus faibles s'échelonnant sur toute l'année. Sur ce rythme annuel se superpose un cycle bisannuel dans la production des feuilles: une année sur deux le chêne vert produit d'avantage de feuilles donc de litière, les feuilles en constituant l'essentiel (50 à 60 %) par rapport au bois, aux inflorescences et aux fruits.

Ce travail a été entrepris dans le but d'étudier l'évolution de la matière organique de deux litières de chêne vert exposées à des conditions différentes d'environnement. Pour cela, des tests biochimiques, suffisamment sensibles pour être utilisés dans ce type de recherche ont été élaborés. Ils ont été appliqués à des échantillons de sol provenant de deux niveaux différents de ces litières (couches F et H). Il s'agissait de déterminer si les différences de l'état de décomposition des deux niveaux pouvaient se retrouver dans les résultats.

MATERIEL ET METHODES

1 - CHOIX DES STATIONS

Les deux stations choisies se situent dans des bois de chêne vert, l'une dans la forêt domaniale de la Gardiole de Rians, l'autre dans le Bois d'Astros près de Vidauban (Figure 1) pour avoir comme base un écosystème en équilibre.

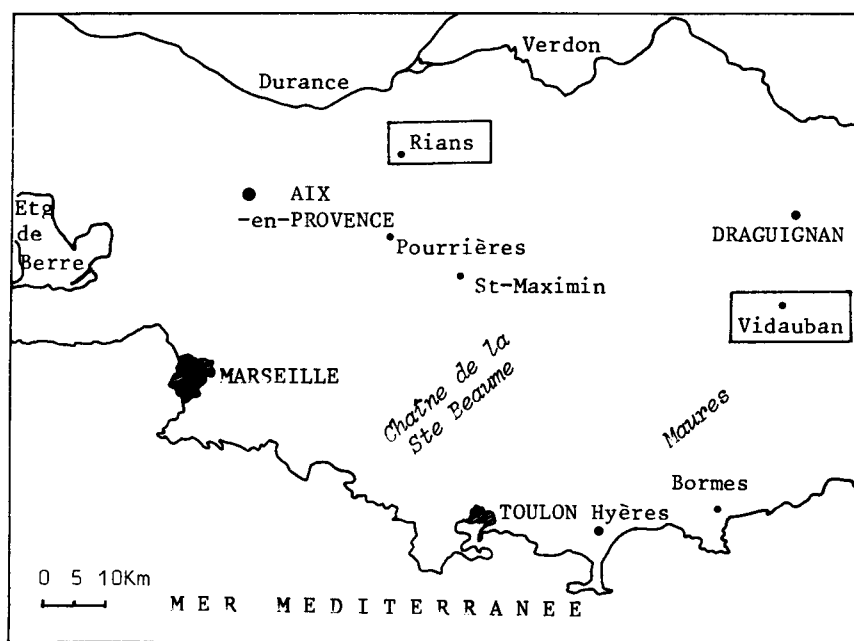


Figure 1 - Localisation des stations.

Les valeurs de précipitations et de températures enregistrées par les stations météorologiques du Cannet-des-Maures et de Pourrières renseignent respectivement sur le climat du Bois d'Astros et de la Gardiole de Rians (Tableau 1).

Tableau 1 - Données climatologiques relatives à la période 1951-1970
(LOISEL, 1976).

STATIONS	Alt. (m)	P (mm)	PA	PE	T°C	M°C	m°C	Q ₂
Cannet-des Maures	95	889,2	92	15	14,6	30,7	1,6	118
Pourrières	275	746,7	72	12	13,1	30,3	0	95
Alt. = Altitude; P = Précipitations annuelles; PA = Nombre de jours de pluie par an; PE = Nombre de jours de pluie en été; T = Moyenne annuelle des températures; M = Moyenne des températures maximales du mois le plus chaud; m = Moyenne des températures minimales du mois le plus froid; Q₂ = Coefficient pluviothermique d'Emberger = $\frac{2000 \cdot P}{M^2 - m^2}$.								

Les valeurs du Q₂ permettent de situer Pourrières à la limite des bioclimats sub-humide et humide d'Emberger, et le Cannet-des-Maures dans l'humide.

Un relevé phytosociologique a été effectué au niveau de chaque station sur une surface de 144 m² délimitée pour le prélèvement des échantillons (Tableaux 2 et 3).

Tableau 2 - Relevé phytosociologique à la Gardiole de Rians.

Altitude : 620 m;

Exposition : Nord-Est;

Pente : 30°

Substratum géologique: Calcaire compact.

Strate arborescente	Strate arbustive	Strate herbacée
Hauteur : 8 m Recouvrement: 60% 3-3 <i>Quercus ilex</i>	Hauteur : 3 m Recouvrement: 25% 1-2 <i>Quercus ilex</i> 2-2 <i>Phillyrea latifolia</i> + <i>Sorbus torminalis</i>	Hauteur : 0,4 m Recouvrement: 10% 1-1 <i>Quercus ilex</i> + <i>Rubia peregrina</i> + <i>Phillyrea latifolia</i> + <i>Ruscus aculeatus</i> + <i>Rosa sempervirens</i> + <i>Cytisus sessilifolius</i> .

Tableau 3 - Relevé phytosociologique au Bois d'Astros.

Altitude : 150 m;
 Exposition : Nord-Ouest;
 Pente : 0°
 Substratum géologique: Dolomie.

Strate arborescente	Strate arbustive	Strate herbacée
Hauteur : 20 m Recouvrement: 60% 4-3 <i>Quercus ilex</i> 2-2 <i>Phillyrea media</i> 1-2 <i>Hedera helix</i>	Hauteur : 5 m Recouvrement: 80% 2-2 <i>Quercus ilex</i> 4-3 <i>Phillyrea media</i> 2-2 <i>Viburnum tinus</i> 1-2 <i>Hedera helix</i> + <i>Pistacia lentiscus</i>	Hauteur : 0,4 m Recouvrement: 80% 2-1 <i>Quercus ilex</i> 5-4 <i>Hedera helix</i> 1-1 <i>Phillyrea media</i> 1-1 <i>Rubia peregrina</i> 1-1 <i>Viburnum tinus</i> + <i>Tamus communis</i> + <i>Euphorbia characias</i> + <i>Clematis flammula</i> + <i>Smilax aspera</i>

A la Gardiole de Rians, les chênes ont environ 35 ans et forment un taillis dense de 7 à 8 m de hauteur. Au Bois d'Astros, les arbres ont 200 ans et atteignent 15 à 20 m. Dans les deux localités, de nombreuses plantules de chêne vert, de 0,20 mètre environ, sont présentes dans la strate herbacée. Cependant, dans la "vieille" chênaie, ces plantules semblent destinées à disparaître vu l'absence de jeunes arbustes. La présence du lentisque permet de dire qu'il s'agit d'une chênaie verte plus thermophile s'opposant assez nettement à celle de Rians où l'on remarque *Cytisus sessilifolius* et *Sorbus torminalis*, indicateurs de conditions thermiques plus fraîches.

La parcelle choisie à la Gardiole de Rians est située sur calcaire compact légèrement dolomitique, assez bien fissuré. Les diaclases relativement larges et de toutes directions, sont remplies de terre fine argilo-limoneuse. Des blocs rocheux affleurent souvent. Certains d'entre eux se sont fracturés et ont donné de gros cailloux qui, en certains endroits, sont recouverts de litière. Le sol est constitué par la superposition d'une rendzine en surface et d'un sol brun piégé dans les fissures de calcaire compact en profondeur. L'humus est un humus brut de type xéromoder. La couche F peut mesurer 3 cm d'épaisseur dans les zones d'accumulation et seulement 1 cm sur les blocs rocheux. A ce niveau, un mycélium blanchâtre se développe localement. La couche H varie également en épaisseur selon qu'elle recouvre des cailloux ou qu'elle remplit des espaces entre ces cailloux. Les substances humiques provenant de cette dernière couche migrent en profondeur et s'ajoutent à l'humus provenant de la dégénérescence des petites racines dans les 10 à 20 premiers centimètres de l'horizon A₁.

Au niveau de la station du Bois d'Astros, la roche mère est une masse

dolomitique non fracturée, recouverte d'une couche épaisse de terre fine rouge mélangée à des cailloux dolomitiques durs qui, ne s'altérant pas, restent en surface. Malgré l'absence d'une fissuration bien marquée, des zones d'altération plus rapides simulent des fissures qui permettent la pénétration des racines en profondeur: il s'agit d'un sol brun calcaire supportant un humus de type mull (DUCHAUFOR, 1970).

Les différentes couches de la litière ne sont pas aussi distinctes qu'à la Gardiole de Rians. L'épaisseur totale de l'horizon A₀ est de 3 à 4 cm. Les mycéliums sont beaucoup moins répandus, alors que l'abondance de turricules en surface témoigne de la grande activité des vers de terre. Ces derniers contribuent à une meilleure dégradation de la litière.

2 - PRELEVEMENT ET STOCKAGE DES ECHANTILLONS

Pour la récolte des échantillons, un quadrillage du terrain permet d'effectuer des prélèvements de sol selon une méthode systématique. Une surface homogène de 12 x 12 mètres (144 m²) est divisée en seize sous-unités égales de 3 x 3 m. Les échantillons sont prélevés au niveau des couches F et H de la litière dans chacune des seize sous-unités. Pour chaque niveau, les seize échantillons ainsi obtenus sont mélangés, transportés au laboratoire et tamisés au travers de mailles de 5 mm puis 2 mm. Les échantillons sont stockés à 4°C.

3 - METHODES ANALYTIQUES

Le pH des échantillons est mesuré sur une suspension de terre fine obtenue en mélangeant 20 g de terre fine à 50 ml d'eau distillée bouillie. La mesure est faite 2 heures après à l'aide d'une électrode de verre.

Le dosage du carbone total a été effectué à chaud selon la méthode de ANNE; celui de l'azote organique selon la méthode de KJELDAHL (POCHON et TARDIEUX, 1962).

L'activité respiratoire des sols a été mesurée par la méthode respirométrique de WARBURG. Composition des systèmes: Echantillon de sol, 5 g; potasse à 40%, 0,2 ml. L'échantillon de sol est humecté pour amener l'humidité entre 60 et 80 % de sa capacité de rétention en eau.

Dosage de l'activité phosphatasique: le substrat utilisé est le phénylphosphate disodique dont l'hydrolyse par les phosphatases libère du phosphate disodique et du phénol. Le phénol libéré est dosé par spectrophotométrie au moyen du réactif de GIBBS. L'intensité de la coloration bleue est proportionnelle à la quantité de phénol libéré et, par là même, à la quantité d'enzyme dans l'échantillon de sol (HOFFMAN, 1967; KEILING *et al.*, 1960). Les résultats sont exprimés en unité phosphatase (une unité phosphatase = U = 0,2 µg de phénol libéré par gramme de produit sec durant 3 heures).

L'activité nitrogénasique est évaluée par la méthode de réduction de l'acétylène en éthylène (STEWART *et al.*, 1967). Un échantillon de sol est placé dans un flacon fermé hermétiquement. L'air en est chassé sous vide avant le renouvellement de l'atmosphère du flacon par passage d'un mélange gazeux argon-oxygène (78 % Ar; 22 % O₂). Le vide et le renouvellement sont effectués trois fois. La réaction démarre

avec 10 % d'acétylène. Après quatre heures d'incubation à 25°C, 100 µl de gaz sont prélevés et immédiatement injectés dans un chromatographe en phase gazeuse PERKIN-ELMER F 30, équipé d'un détecteur à ionisation de flamme. L'éthylène est séparé de l'acétylène sur une colonne de 1,5 m de long et 0,3 cm de diamètre, remplie de Porapak R (80-100 mesh). La température du four est de 60°C et le débit du gaz vecteur (Hydrogène) de 15 ml/mn.

Minéralisation de l'azote: un échantillon de 10 g de sol est enrichi par addition de 5 ml d'une solution d'urée à 0,6 % et incubé pendant 24 heures à 30°C. Pour le dosage, on opère sous vide partiel par distillation ménagée de l'ammoniac, déplacé de l'échantillon par l'addition de 25 ml de soude 10 N. Le distillat est recueilli dans 50 ml de H₂SO₄ N/50, titré en retour par NaOH N/50. Pour chaque couche, deux échantillons ont été dosés, dont un seul était enrichi en urée, afin d'évaluer la quantité d'ammoniac formé à partir de substances azotées déjà présentes dans le sol et en déduire ainsi ce qui provient réellement de l'hydrolyse de l'urée.

Parallèlement, des systèmes identiques n'ayant pas subi d'incubation servent de témoins pour vérifier si l'azote mesuré après 24 heures à 30°C provient bien d'une minéralisation et non de l'urée qui serait entraînée au cours de la distillation.

Dosage des phénol-oxydases. La présence des phénol-oxydases est recherchée en incubant un échantillon de sol avec une quantité connue de catéchol ou de salicylate, dont l'oxydation est suivie au spectrophotomètre par comparaison avec un témoin n'ayant pas subi d'incubation.

Préparation du témoin: un échantillon de 10 g de sol est mélangé à 30 ml de tampon borate pH 7,6. Après 6 heures d'incubation à 37°C on ajoute 0,2 mmole de catéchol ou de salicylate et 70 ml d'eau distillée. Après centrifugation (20 mn à 10.000 g), le surnageant est récupéré. La densité optique est lue au maximum d'absorption de ces deux composés (275 nm pour le catéchol et 295 nm pour le salicylate).

Préparation de l'échantillon: l'échantillon est préparé de la même façon que le témoin mais le substrat est ajouté au système avant incubation.

RESULTATS ET DISCUSSION

Les résultats des analyses de carbone et d'azote et des mesures de pH sont indiqués dans le tableau 4.

Les valeurs du rapport C/N au Bois d'Astros sont doubles de celles obtenues à la Gardiole de Rians. Au niveau de ces deux stations, le rapport C/N de la couche H est supérieur à celui de la couche F. Au Bois d'Astros, les végétaux étant beaucoup plus âgés que ceux de l'autre station, leurs feuilles sont probablement moins riches en azote. D'autre part, les tableaux 2 et 3 permettent d'envisager également une incidence de la diversité floristique.

Les variations de consommation d'oxygène par les échantillons de litière en fonction du temps d'incubation sont représentés par les figures 2 et 3.

De façon générale, le premier jour, l'activité biologique se traduit sur les courbes par une forte pente qui correspond à la minéralisation des substances facilement métabolisables se trouvant dans le matériel végétal en début d'expérience.

Tableau 4 - Valeurs du pH et du rapport C/N mesurées dans les échantillons de sols prélevés dans les deux stations étudiées.

	Bois d'Astros		Gardiole de Rians	
	Couche F	Couche H	Couche F	Couche H
C (%)	12,70	9,70	16,90	15,60
N (%)	0,25	0,16	0,64	0,51
C/N	50,70	60,70	26,40	30,10
M.O. (%) (C x 1,72)	21,80	16,70	29,00	26,90
pH	7,00	7,00	6,70	7,20
Les résultats des analyses de carbone et d'azote sont exprimés en % de matière sèche.				

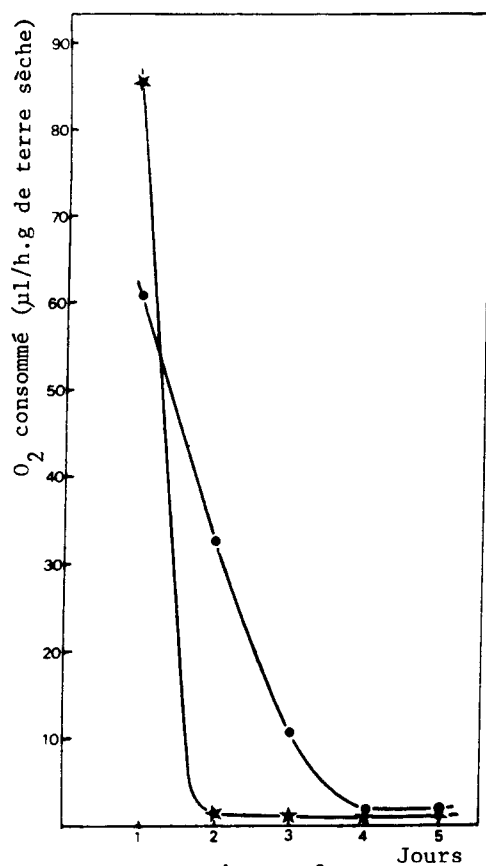


Figure 2

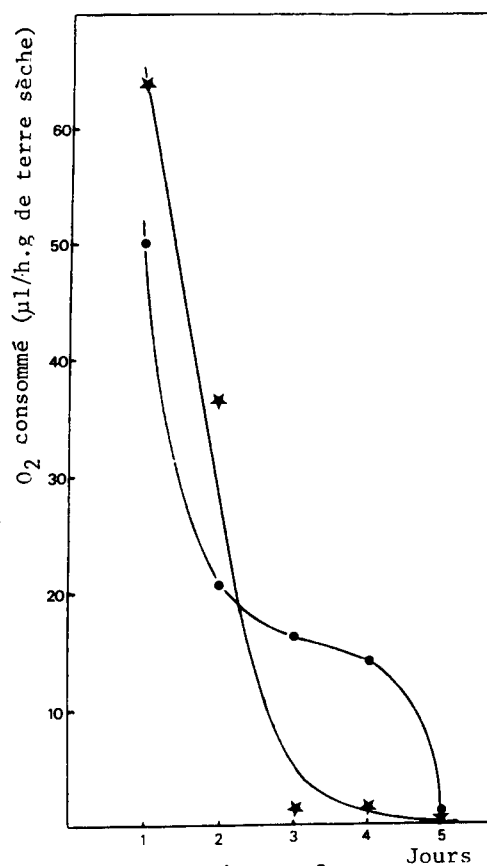


Figure 3

Courbes respirométriques des échantillons des stations de la Gardiole de Rians (Fig. 2) et du Bois d'Astros (Fig. 3)

★ Couche F; ● Couche H

(Chaque valeur représente la moyenne horaire de la consommation d'oxygène mesurée durant 6 heures).

L'activité semble plus faible au niveau des échantillons du Bois d'Astros. En effet, le volume d'oxygène absorbé par heure et par gramme de terre est de 64 μ l en moyenne pour la couche F et 50 μ l pour la couche H, alors qu'il est respectivement de 85 μ l et 60 μ l pour les échantillons de la Gardiole de Rians, ce qui signifie que l'activité de la couche H à la Gardiole de Rians atteint l'intensité de la couche F du Bois d'Astros. Les courbes obtenues montrent des différences très nettes entre les deux stations en ce qui concerne l'activité respiratoire des échantillons provenant des couches F et H. En effet pour le Bois d'Astros, la pente des 2 courbes est identique entre le premier et le deuxième jour ce qui laisse supposer que les systèmes biologiques impliqués participent de façon sensiblement identique à l'oxydation des substrats carbonés aisément métabolisables. Toutefois les valeurs de la moyenne horaire, plus faibles au niveau de la couche H, révèlent la présence d'organismes moins abondants ou moins actifs. Par contre, à partir du deuxième jour d'incubation la double inflexion de la courbe relative à la couche H laisse penser à une adaptation des systèmes biologiques à des substrats carbonés moins bien métabolisables qui ont pu atteindre cette couche.

Pour la Gardiole de Rians, les courbes sont caractérisées par des pentes différentes; les substrats carbonés aisément métabolisables sont vraisemblablement oxydés par des systèmes biologiques moins abondants ou moins actifs dans la couche H que dans la couche F.

Pour les deux stations, les phosphatases acides ont une activité sensiblement égale dans les deux couches F et H (Tableau 5).

Tableau 5 - Activités phosphatasiques des échantillons.

		Phosphatases alcalines	Phosphatases acides
Bois d'Astros	Couche F	2595 U	3075 U
	Couche H	1965 U	3150 U
Gardiole de Rians	Couche F	3420 U	3120 U
	Couche H	3150 U	3090 U
Les résultats des analyses sont exprimés en unité phosphatase (U) = 0,2 μ g de phénol libéré par gramme de terre sèche durant 3 heures.			

En ce qui concerne les phosphatases alcalines, les activités à la Gardiole de Rians sont supérieures à celles mesurées au Bois d'Astros, respectivement de 24,1 % pour la couche F et de 37,6 % pour la couche H.

Dans tous les cas les activités phosphatasiques sont très élevées et témoignent vraisemblablement d'une carence en phosphate inorganique. En effet dans des terres maraîchères enrichies en engrais, les activités phosphatasiques alcalines et acides sont respectivement de 5 à 10 et de 3 à 6 fois plus faibles que dans des sols forestiers. Pour ces derniers, la carence en phosphate qui a pu être mise en évidence par l'utilisation des terres moulées destinées à révéler la présence d'*Azotobacter* a toujours été corrélée avec des activités phosphatasiques intenses (observations personnelles). Ces résultats peuvent s'expliquer par l'action régulatrice du phosphate inorganique sur l'activité de ces enzymes qui sont inhibées par l'apport de cet élément dans le milieu réactionnel (INGRAHAM *et al.*, 1983).

Aucun essai n'a montré de réduction d'acétylène en éthylène et n'a donc permis de mettre en évidence une activité nitrogénasique.

La fixation microbienne de l'azote moléculaire est certainement réduite par la présence de certaines formes d'azote, notamment par l'azote minéral.

D'après DOMMERGUES et MANGENOT (1970), la vitesse d'enrichissement en azote s'abaisse ou s'annule quand le sol tend vers un équilibre climacique. Tant que le palier climacique du taux d'azote n'a pas été atteint, la fixation d'azote, essentiellement biologique, est active. Lorsque l'écosystème sol-végétation a atteint l'équilibre, l'apport d'azote par fixation ne fait que compenser les pertes. La fixation d'azote en forêt est donc certainement un phénomène périodique très bref.

Les résultats concernant la minéralisation de l'azote par les divers échantillons de litière sont réunis dans le tableau 6.

Tableau 6 - Minéralisation de l'urée par les échantillons de litière.

		N-NH ₃ (mg) pour 100 g de terre sèche	N-NH ₃ (mg) ajouté sous forme d'urée pour 100 g de terre sèche	N-NH ₃ (mg) recueilli après incubation	N-Urée (%) minéralisé
Bois d'Astros	Couche F	18	221,5	224,7	93
	Couche H	18,8	196,9	206	95
Gardirole de Rians	Couche F	57,7	372,3	415,4	96
	Couche H	112,6	333	376	79

Pour les échantillons enrichis en urée, la comparaison des résultats obtenus avec et sans incubation montre qu'il y a bien minéralisation de l'urée avec formation d'ammoniac. L'enrichissement par addition de 5 ml d'une solution d'urée à 0,6 % équivaut à un apport en azote de 14 mg. Dans tous les cas, les résultats obtenus sont proches de cette valeur. Ainsi, pour les quatre échantillons 80 % au moins

de l'azote sont minéralisés en 24 heures. L'activité uréasique semble donc importante, permettant un turn-over rapide de l'azote au niveau de la litière.

Les essais d'oxydation chimique du catéchol, lorsque celui-ci est ajouté à des échantillons de sol préalablement stérilisés, se sont révélés négatifs. Par contre, le tableau 7 montre qu'avec des échantillons de sol frais, dans tous les cas, le catéchol est oxydé et que l'activité catéchol-oxygénase est peu différente d'une couche ou d'une station à l'autre.

Tableau 7 - Oxydation du catéchol par
des échantillons de sols frais.

Bois d'Astros		Gardiole de Rians	
Couche F	Couche H	Couche F	Couche H
1,56	1,52	1,52	1,33
Résultats exprimés en mg de catéchol oxydé/6 h. g de terre sèche.			

Contrairement au catéchol, le salicylate n'est pas dégradé et ne constitue vraisemblablement pas un intermédiaire métabolique de la dégradation biologique des composés phénoliques des litières de chêne vert.

CONCLUSION

L'évaluation de l'activité biologique s'exerçant dans la litière de forêts de chêne vert a fait appel à des mesures d'activités respiratoires et d'activités enzymatiques.

Les activités respiratoires ont mis en évidence des différences caractéristiques d'une part entre les couches F et H, d'autre part entre les deux stations étudiées. Parmi les activités enzymatiques, seules les phosphatases alcalines permettent une distinction des deux stations. Les activités phosphatase acide, uréasique et des catéchol-oxygénases sont très fortes alors qu'aucune fixation d'azote n'a pu être mesurée.

Cependant l'interprétation des résultats reste difficile par suite de la complexité des phénomènes naturels. Ainsi dans le sol, l'interférence d'une multitude d'activités métaboliques a pour conséquence une atténuation ou une suppression des fluctuations dans la mesure des activités, malgré la sensibilité des méthodes utilisées.

L'étude comparée de la dégradation de litières doit donc être entreprise avec des méthodes qui prendront en compte la diversité des populations, l'évolution morphologique et chimique du matériel végétal apporté au sol et les phénomènes de régulation enzymatique liés à la disponibilité dans le sol d'éléments minéraux tels que le phosphore et l'azote.

BIBLIOGRAPHIE

- BILLES G., CORTEZ J. et LOSSAINT P. (1971 a). L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. I. Minéralisation du carbone. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3, 375-395.
- BILLES G., LOSSAINT P. et CORTEZ J. (1971 b). L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. II. Minéralisation de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 4, 533-552.
- BILLES G., CORTEZ J. et LOSSAINT P. (1975). Etude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne. I. Minéralisation du carbone et de l'azote. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12, 115-139.
- CALLEJA M. (1968). Etude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du Chêne vert: le *Quercetum ilicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Dynamique des nitrates au cours de l'épreuve d'incubation. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 3, 427-443.
- CALLEJA M. (1969 a). Etude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du Chêne vert: le *Quercetum ilicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Dynamique de l'activité globale et de la minéralisation du carbone. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 2, 195-207.
- CALLEJA M. (1969 b). Etude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du Chêne vert: le *Quercetum ilicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Dynamique de la réorganisation de l'azote; rôle du carbone organique énergétique. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 4, 395-412.
- CALLEJA M. (1971). Etude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du Chêne vert: le *Quercetum ilicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Dynamique de la libération de l'azote minéral. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 2, 199-218.
- CALLEJA M. (1972). Etude des activités biologiques du sol de trois groupements végétaux de la série du Chêne vert: le *Quercetum ilicis*, le *Cocciferetum*, le *Brachypodietum ramosi*. Essai de synthèse. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 2, 155-175.
- CORTEZ J., LOSSAINT P. et BILLES G. (1972). L'activité biologique des sols dans les écosystèmes méditerranéens. III. Activités enzymatiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 1, 1-19.
- CORTEZ J., BILLES G. et LOSSAINT P. (1975). Etude comparative de l'activité biologique des sols sous peuplements arbustifs et herbacés de la garrigue méditerranéenne. II. Activités enzymatiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12, 141-156.
- DOMMERGUES Y. et MANGENOT F. (1970). Ecologie microbienne du sol. Masson et Cie Ed., Paris, 796 p.
- DUCHAUFOR P. (1970). Précis de Pédologie. Masson et Cie Ed., Paris, 479 p.
- HOFFMANN G. (1967). Photometric determination of phosphatase activity in soil. *Z. f. Pflern Düng u. Bodenk*, 118, 161-172.
- INGRAHAM J.L., MAALØE O. and NEIDHARDT F. (1983). Growth of the bacterial cell. Sinauer Ass. Inc. Publish., Sunderland, U.S.A., 435 p.
- KEILING J., CAMUS A. et SAVIGNAC G. (1960). Contribution à l'étude de la biologie des sols. *Acad. Agriculture France*, 46, 647-652.
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le S.E. continental français. Thèse de Doctorat d'Etat, Aix-Marseille III.
- LOSSAINT P. (1967). Etude intégrée des facteurs écologiques de la productivité au niveau de la pédosphère en région méditerranéenne dans le cadre du P.B.I. Programme et description des stations. *Oecol. Plant.*, 2, 341-366.
- POCHON J. et TARDIEUX P. (1962). Techniques d'analyse en microbiologie du sol. Editions de la Tourelle, Saint-Mandé, 111 p.
- RAPP M. (1969). Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux dans deux écosystèmes méditerranéens: la forêt de *Quercus ilex* L. et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Oecol. Plant.*, 4, 377-410.
- RAPP M. (1973). Le cycle biogéochimique du soufre dans une forêt de *Quercus ilex* L. du Sud de la France. *Oecol. Plant.*, 8, 325-334.
- STEWART W.D.P., FITZGERALD G.P. and BURRIS R.H. (1967). *In situ* studies on N₂ fixation using the acetylene technique. *Proc. Nation. Acad. Sci.*, 58, 2071-2078.

Contribution à l'étude du peuplement bryophytique des pinèdes de pin d'Alep sur substrat calcaire dans les Bouches-du-Rhône et le Var sud-occidental

J. P. HEBRARD[★]

RESUME - Etude écologique (en particulier caractères physico-chimiques de l'horizon édaphique supérieur) et bryosociologique des pinèdes du *Querco-Pinetum halepensis* Loisel 1971 sous-association typicum sur roche mère calcaire dans les Bouches-du-Rhône et le Var sud-occidental, depuis le littoral jusqu'à 600 m d'altitude. Lorsqu'elle renferme de grandes espèces (par exemple *Scleropodium purum*) formant des colonies épaisses et étendues qui retiennent une grande quantité de débris provenant des arbres et des arbustes, la strate muscinale facilite l'accumulation de matière organique à la surface du sol sous-jacent. Ici, elle se compose exclusivement de mousses (xéricité notoire du milieu) dont les plus constantes sont les ubiquistes *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (dominant) et *Fissidens cristatus*, accompagnés par *Scleropodium purum* qui, en Basse Provence calcaire, s'accommode bien du couvert des conifères et notamment de celui du Pin d'Alep, dont la litière est acide (pH entre 4 et 4,20).

En exposition plus fraîche, certaines forêts installées depuis plus longtemps ont une bryostrata bien développée (recouvrement moyen : 50 % de la surface de relevé) regroupant des espèces sciaphiles et humicoles du cortège de la chênaie pubescente (*Dicranum scoparium*, *Homalothecium lutescens*, *Tortella humilis*, *Brachythecium rutabulum* et *B. velutinum*), alors que l'ensemble photophile et xérophile répandu dans les *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martínez 1975 et les *Quercetalia ilicis* Braun-Blanquet (1931) 1936 est discrètement représenté.

Par contre, dans les pinèdes déjà plus sèches et plus dégradées, où le recouvrement muscinale est bien inférieur (seulement 19,14 % en moyenne), cet ensemble dans lequel on retrouve, avec une présence beaucoup plus élevée, *Homalothecium aureum*, *Pleurochaete squarrosa*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Trichostomum crispulum*, *Bryum torquescens*, *Weissia condensa* et *Didymodon fallax* est beaucoup plus riche en espèces, l'apparition de nitrophiles et de cryptogames d'écologie variée montrant par ailleurs l'origine secondaire du peuplement bryophytique. Toutefois, les différentielles des *Quercetalia pubescentis* Braun-Blanquet (1931) 1932 s'observent encore dans ces pinèdes.

SUMMARY - Ecological (in particular physical and chemical features of the upper part of soils) and bryosociological study of pine-woods belonging to the *Querco-Pinetum halepensis* Loisel 1971, sub association typicum, on calcareous outcrops in the Bouches-du-Rhône and the south-western part of the department Var, from the littoral up to an altitude of 600 m.

When large species (for instance *Scleropodium purum*), building thick and extensive mats which may retain great quantities of wastes issued from trees and shrubs are present, the bryostrata facilitates the accumulation of organic matter on the surface of the underlying ground. It is here exclusively composed of mosses (high xericity of the medium), the most constant of which are ubiquists such as *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (dominant) and *Fissidens cristatus*, commonly associated with *Scleropodium purum* which, in calcareous districts of the Lower Provence, tolerates well the cover of conifers, especially *Pinus halepensis* whose litter is acid (pH values ranging from 4 to 4,20).

★ Laboratoire de Botanique et d'Ecologie méditerranéenne, Faculté des Sciences et Techniques de Saint-Jérôme, rue Henri-Poincaré, F - 13397 Marseille cedex 13

In cooler situations, some forests that have settled a longer time ago show a well developed bryostrata (mean cover : 50 % of the record-surface), with shade and humicolous mosses from *Quercus pubescens* formations (*Dicranum scoparium*, *Homalothecium lutescens*, *Tortella humilis*, *Brachythecium rutabulum* and *B. velutinum*) and a discrete representation of photophilous and xerophilous bryophytes, that are widespread within the *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martínez 1975 and the *Quercetalia ilicis* Braun-Blanquet (1931) 1936.

On the contrary, in drier and more degraded forests, where the mean value of the moss-cover is lower (only 19,14 %), the latter ensemble with *Homalothecium aureum*, *Pleurochaete squarrosa*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Trichostomum crispulum*, *Bryum torquescens*, *Weissia condensa* and *Didymodon fallax* which are found again with a higher presence, includes more species ; moreover, the occurrence of nitrophilous bryophytes and of cryptogams of various ecological affinities shows that the bryophytic vegetation may be here of secondary origin. However, differential species of the *Quercetalia pubescentis* Braun-Blanquet (1931) 1932 are still noticed in these pine-woods.

MOTS CLES : Ecologie, groupements de bryophytes, forêts de pin d'Alep, Provence calcaire.

I - INTRODUCTION

Le pin d'Alep est très répandu en basse Provence calcaire et notamment dans le département des Bouches-du-Rhône où, compte tenu de l'état souvent extrême de dégradation de la couverture végétale et des sols, il est actuellement une des principales essences constituant des forêts, dont l'aire s'amenuise d'ailleurs chaque année, en raison de la fréquence des incendies.

Cette espèce et les groupements qu'elle individualise ont fait l'objet de quelques travaux phytoécologiques dans lesquels les bryophytes n'ont toutefois pas été prises en compte.

Une des contributions les plus importantes est due à LOISEL (1976), dans le cadre de sa thèse de Doctorat d'Etat consacrée à la végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français.

Selon cet auteur, la série du pin d'Alep (dont l'indigénat ne fait pas de doute) s'étend, à l'est du Rhône, sur les étages humide (variantes à hiver tempéré et chaud) subhumide (variantes à hiver tempéré et frais) et semi-aride (variante à hiver tempéré).

L'arbre, peu sensible au pH du substrat, se rencontre tant en terrain siliceux que sur calcaire où il réussit même à s'implanter au niveau de roches très compactes (par exemple les calcaires urgoniens), à la faveur de fissures renfermant des éléments détritiques ; enfin, sur soubassement calcaire, les sols dont l'épaisseur varie d'environ 20 cm à plus d'un mètre sont des rendzines, des sols bruns calcaires ou des sols rouges méditerranéens.

Du point de vue dynamique et phytosociologique, la série du pin d'Alep représentée, sur le territoire que nous avons prospecté, par la sous-série normale (calcaricole) aboutit aux pinèdes du *Querco-Pinetum halepensis* Loisel 1971, sous-association typicum (*Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martínez 1975) caractérisé entre autres par *Pinus halepensis* Miller, *Phillyrea angustifolia* L. et *Pistacia lentiscus* L. et auxquelles l'auteur attribue la valeur de climax (p. 303) : "la pineraie de pin d'Alep est l'association climacique du pin d'Alep telle que je l'ai définie précédemment. Elle s'étend depuis la Camargue (sous-association *juniperetosum lyciae*) jusqu'en Ligurie où elle s'observe en arrière de l'*Oleo-Ceratonion* ; elle est particulièrement bien développée dans les Bouches-du-Rhône et le Var où elle est commune depuis le littoral immédiat jusqu'à 400-500 m d'altitude (localement cette pineraie peut atteindre 600 m, notamment sur les massifs ceinturant Toulon)".

Dans les tableaux bryosociologiques, la dominance et la sociabilité des espèces ont été chiffrées d'après la méthode zuricho-montpelliéraine, alors que la nomenclature que nous avons employée pour les mousses correspond à celle de CORLEY et al. (1981) avec quelques légères modifications selon l'Index Muscorum (VAN DER Wijk, MARGADANT et FLORSCHÜTZ, 1959-1969) ou SMITH (1978). Nous avons en outre utilisé les abréviations ou symboles suivants : Ind. : exposition indéfinie (en terrain plat, toutes les fois où l'exposition ne peut être précisée) ; Ra. : recouvrement aérien, R.b. : recouvrement basal, Rh. : recouvrement herbacé, Rm. : recouvrement muscinal, Rl. : recouvrement de la litière ; hauteur de la strate arbustive : IV (50 cm à 1 m), V (1 à 2 m) ; Cac. : calcaire compact, Cam. : calcaire marneux, Gr. : grès calcaire, mo. : molasse calcaire ; réaction du sol au contact d'une solution d'HCl au 1/2 : - = nulle, + = faible, 2 + = moyenne, 3 + = forte ; ° en exposant à droite du chiffre de la sociabilité : présence de fructifications.

Les analyses pédologiques ont été effectuées sur des échantillons séchés à l'air et tamisés à 2 mm, lors de l'évaluation de la granulométrie grossière [humidité de la terre séchée à l'air : passage à l'étuve à 105° C ; pH mesuré électrométriquement sur E.I.L. 30 C, après 12 h de contact dans l'eau distillée : volume d'eau/poids de terre = 2,5 ; calcaire total : calcimètre de BERNARD ; calcaire actif : méthode DROUINEAU ; carbone organique : méthode ANNE ; azote total : méthode KJELDAHL (échantillons broyés) ; capacité totale d'échange après extraction de Ca^{++} , Mg^{++} et K^+ échangeables (percolation de 10 g de sol par 500 ml de $\text{CH}_3\text{CO}_2\text{NH}_4\text{N}$) dosés par absorption atomique (méthode directe, analyses réalisées par le laboratoire de chimie de l'institut technique supérieur de la chambre de commerce et d'industrie de Marseille)] .

D'autre part, les mesures du pH de la litière de pin d'Alep ont été effectuées dans les mêmes conditions que pour le sol, à partir de poudre fine obtenue par broyage.

II - ETUDE BRYOSOCIOLOGIQUE ET ECOLOGIQUE DES FORETS DU QUERCO (ILICIS) - PINETUM HALEPENSIS LOISEL 1971, SOUS-ASSOCIATION TYPICUM

II - 1. Les forêts à peuplement bryophytique plus évolué et recouvrement muscinal important (tableau n° 1)

II - 1. 1. Conditions écologiques

La plupart de nos relevés ont été effectués dans la partie orientale et méridionale du département des Bouches-du-Rhône (dans la région limitée par Venelles, Puyloubier, Saint-Zacharie, Le Camp-du-Castellet, La Ciotat et Marseille), à des altitudes comprises entre 180 et 420 m (moyenne $\simeq$ 328 m), sur des pentes plutôt faibles (en majorité entre 2 et 5°, maximum : 30°, minimum : 0°, moyenne : 6,3°) et de préférence aux expositions les plus fraîches (N + NE + NW : 72,72 % des observations, E : 9,09 %, SE et indéfinie : 9,09 % chacune). Le substratum géologique consiste presque exclusivement en des calcaires compacts mais fissurés (90,91 % des observations) ; du point de vue édaphique, certains horizons supérieurs (jusqu'à 3 à 5 cm de profondeur) contiennent beaucoup de matière organique (humus noir mélangé à des brindilles, aiguilles et fragments d'écorce de pin non décomposés, mycéliums abondants), sont dépourvus ou pauvres en Ca Co^3 (HCl- , + ou 2 +) et ont un pH un peu plus acide (6,10 à 6,80), alors que d'autres, de teinte claire, sont au contraire très riches en carbonate de calcium (HCl3+) et ont un pH supérieur à la neutralité (entre 7,10 et 7,50).

Ces pinèdes sont de belle venue et ont atteint un développement optimal dans des stations n'ayant pas été ravagées par l'incendie depuis assez longtemps (le pin d'Alep ne survivant généralement pas à un incendie important, l'analyse dendrochronologique des carottes,

effectuées chaque fois sur deux arbres : l'un de diamètre maximum, l'autre de diamètre moyen par rapport à la population présente dans la station, permet d'évaluer l'âge de quelques-uns des peuplements que nous avons étudiés. Nos sondages ont tous été effectués en janvier 1984 et nous n'avons retenu que l'âge de l'individu le plus ancien, cette valeur étant ramenée à la date à laquelle le relevé bryosociologique correspondant a été réalisé. Nous obtenons ainsi : environ 46 ans pour le relevé n° 8, 58 ans pour le n° 10, 64 ans pour le n° 5 et 90 ans pour le n° 11).

Les relevés ont presque tous été effectués sur 100 m² ; la strate arborescente dense (recouvrement aérien maximum : 80 % de la surface, minimum : 40 %, en moyenne : 60,91 %) est souvent réduite au seul pin d'Alep (gros individus), alors que la strate arbustive (hauteur 50 cm à 2 m, recouvrement aérien maximum : 90 % de la surface, minimum : 10 %, en moyenne : 58,63 %, recouvrement basal maximum : 50 %, minimum : 5 %, en moyenne : 15,91 %) se compose surtout de *Quercus coccifera* L., *Rosmarinus officinalis* L. et d'*Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus*. Enfin, la strate herbacée dans laquelle abonde *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. et quelquefois *B. phoenicoides* (L.) Roemer et Schultes peut faire défaut et n'occupe que rarement une grande place (recouvrement maximum : 40 %, en moyenne : 11,82 %).

II - 1. 2. La végétation bryophytique

La litière d'aiguilles de pin d'Alep et de feuilles mortes coriaces (en particulier de *Quercus coccifera* L.) n'atteint un recouvrement important (en moyenne 16,82 % de la surface de relevé) que dans quelques stations (relevé n° 10 : 50 %, n° 6 : 40 %, n° 8 : 30 %, n° 9 : 25 %) au niveau desquelles celui des mousses est en conséquence plus faible (respectivement 30 %, 10 % et 20 %), l'écran constitué par la strate arbustive, elle-même productrice de litière, interceptant toutefois une partie des aiguilles de pin. Ailleurs, le recouvrement de la litière est à peu près nul ou négligeable, alors que celui de la bryostratè (en moyenne 50 % de la surface de relevé sur l'ensemble du tableau n° 1) est au contraire élevé (jusqu'à 70 % et 80 % de la surface de relevé).

Ces forêts sont assez riches en bryophytes (total : 21 espèces, maximum par relevé : 11, minimum : 5, moyenne $\approx$ 7), mais on remarque l'absence des hépatiques qui recherchent dans la litière une humidité édaphique plus importante.

En outre, seules deux mousses dominent de façon constante : *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (100 %) ⁽¹⁾ d'une part, dont la plasticité écologique est considérable (c'est une espèce à vaste répartition mondiale, totalement indifférente aux propriétés physico-chimiques du substrat) et *Scleropodium purum* (90,91 %) d'autre part qui supporte bien la présence d'une abondante litière de conifères et réussit même ici à s'implanter sur celle du pin d'Alep, dont l'acidité est notoire, ainsi que le montrent les résultats suivants :

Numéros des échantillons	pH (eau) de la litière de <i>Pinus halepensis</i> Miller
1 - 271 80	4,10
2 - 271 80	4,05
2 - 291 80	4,00
5 - 291 80	4,20
2 - 301 80	4,10

Origine des échantillons : n° 1 - 271 80 : Bouches-du-Rhône, au nord de Logis-Neuf, entre Saint-Joseph et le Jas-de-Mimet ; n° 2 - 271 80 : près du précédent, en bordure de la route D 4 A

(1) Présence en % des relevés

n° 2 - 29 180 : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D1, 5,5 km après le col de l'Ange, vers la Bédoule ; n° 5 - 29 180 : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D3, à l'entrée du Grand Caunet en venant de Ceyreste ; n° 2 - 30 180 : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 8 bis, 5,5 km après Aubergeneuve, vers Peynier.

L'apparition d'un petit nombre de muscinées sciaphiles et humicoles (5 espèces) indique que ces pinèdes ont déjà atteint un certain degré de maturation, notamment en ce qui concerne la richesse en humus de l'horizon supérieur des sols.

Dans la région considérée, *Dicranum scoparium* (90,91 %), *Homalothecium lutescens* (72,72 %), *Tortella humilis* (18,18 %), *Brachythecium rutabulum* (18,18 %) et *B. velutinum* (9,09 %) font partie du cortège de la chênaie pubescente et peuvent être au moins considérés comme des différentielles des *Quercetalia pubescentis* Braun-Blanquet (1931) 1932.

Enfin, aucune des cryptogames photophiles et xérophiles (10 espèces) répandues dans la plupart des unités de végétation appartenant aux *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez 1975 et aux *Quercetalia ilicis* Braun Blanquet (1931) 1936 n'est constante ni dominante. Nous pouvons mentionner que ce cortège regroupe à la fois des taxons peu sensibles à la nature du substrat (*Rhynchostegium megapolitanum* (36,36 %), *Pleurochaete squarrosa* (36,36 %), *Bryum canariense* var. *provinciale* (27,27 %), *Bryum torquescens* (18,18 %), *Didymodon fallax* (9,09 %) et quelques calcicoles comme *Trichostomum crispulum* (27,27 %) et *Weissia condensa* (9,09 %).

Localisation géographique des relevés (tableau n° 1). N° 1 (7 - 29 180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D3, 11,2 km après Ceyreste vers le Camp, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. et *Phillyrea media* L. ; n° 2 (6 - 30 180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D10, 3,9 km après Vauvenargues vers Aix-en-Provence, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Quercus coccifera* L. + *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. ; n° 3 (5 - 30 180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 10, 1,6 km après Vauvenargues, vers Aix-en-Provence, *Pinus halepensis* Miller + *Juniperus oxycedrus* L. + *Quercus coccifera* L. + *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roemer et Schultes ; n° 4 (2 - 12 378) : Var, 1 km au nord-nord-ouest de Saint-Zacharie, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. ; n° 5 (1 - 22 178) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N8, 1,7 km après Cuges-Les-Pins, vers le Camp-du-Castellet, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. + *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. ; n° 6 (1 - 25 378) : Bouches-du-Rhône, environs d'Allauch, début du vallon de l'Amandier, 250 m au nord de la Folie, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. ; n° 7 (1 - 26 378) : Bouches-du-Rhône, entre Allauch et le Garlaban, 300 m après le réservoir situé sous la barre des Taulières, vers le nord-est, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 8 (1-27 180) : Bouches-du-Rhône, au nord de Logis-Neuf, entre Saint-Joseph et le Jas-de-Mimet, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* + *Quercus coccifera* L. ; n° 9 (1 - 3280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 10, 3,9 km après Vauvenargues, vers Aix-en-Provence, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. ; n° 10 (2 - 22 178) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D1, 300 m après le croisement de la route N 8, vers Riboux, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. ; n° 11 (4 - 13 280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D2, rive gauche du vallon, en face du Parc Saint-Pons (Gemenos), *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv.

Tableau n° 1, début

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Surface (m ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	400	100
Exposition	Ind.	N	NW	NE	NW	E	NE	NW	N	SE	NE
Pente (°)	0	5	2	30	3	5	3	2	5	5	10
Altitude (m)	410	380	420	320	270	240	360	300	380	350	180
Strate arborescente											
Ra. (%)	40	60	70	70	60	60	80	60	50	70	50
Rb. (%)	5	5	5	5	5	3	5	5	5	5	5
Strate arbustive (hauteur)											
Ra. (%)	IV	IV	V	IV	IV	IV	V	V	IV	IV	IV
Rb. (%)	90	15	30	50	60	70	70	80	10	90	80
Rb. (%)	30	5	20	10	5	15	15	50	10	10	5
Strate herbacée											
Rh. %	0	15	5	5	20	10	20	0	40	5	10
Strate muscinale											
Rm. (%)	50	70	70	80	70	30	50	10	20	30	70
Litière : Rl. (%)	15	5	0	0	0	40	10	30	25	50	10
Assise géologique	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cam.
pH du sol séché à l'air (3-5 cm)	6,10	7,50	7,40	7,50	6,20	6,50	7,60	7,10	.	6,70	6,80
Réaction du sol avec HCl 1/2	2+	3+	3+	3+	-	+	.	3+	.	-	+
Calcaire total (%)	.	.	.	6,3	0	2,6	23,0	.	.	0	.
- Espèces sciaphiles et humicoles (différentielles possibles des <i>Quercetalia pubescentis</i>)											
<i>Dicranum scoparium</i>	1.5	+	+	+	+	+	+	+	+°	+	.
<i>Homalothecium lutescens</i>	.	.	+	+°	+	.	+	+	+	+	+
<i>Tortella humilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	+°	.	.	+°
<i>Brachythecium rutabulum</i>	.	.	.	.	.	+°	+	.	.	.	.
<i>B. velutinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+°	.	.	.
- Espèce liée aux pinèdes (basse Provence calcaire)											
<i>Scleropodium purum</i>	3.4	2.4	2.4	1.4	4.4	1.4	2.4	.	+	2.4	4.4
- Espèces photophiles et xérophiles (différentielles possibles des <i>Pistacio-Rhamnetalia alaterni</i>)											
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+
<i>Pleurochaete squarrosa</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+
<i>Trichostomum crispulum</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+
<i>Bryum canariense</i> var. <i>provinciale</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+
<i>Tortella flavovirens</i> var. <i>flavovirens</i>	.	.	.	.	.	.	+°	.	.	+	+°
<i>Bryum torquescens</i>	.	.	.	.	+°	.	.	+°	.	.	.

Tableau n° 1, suite et fin

Numéros des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Homalothecium aureum</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Didymodon fallax</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Weissia condensa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+°	.
<i>Scleropodium touretii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
- Compagnes à large amplitude écologique											
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	1.4°	4.4°	4.4°	5.4	+	2.4	3.4	2.4	2.4	1.4	3.4
<i>Fissidens cristatus</i>	.	.	+	+	+	+	.	+	+	.	+
- Autres espèces											
<i>Brachythecium glareosum</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Campylium chrysophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Barbula unguiculata</i>	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nombre d'espèces	5	5	6	6	6	7	7	8	8	10	11

Tableau n° 1

Quercus-Pinetum halepensis sous-association *typicum* (substrat calcaire) : les forêts à peuplement bryophytique plus évolué et recouvrement muscinal important.

II - 2. Les forêts plus dégradées, à recouvrement muscinal faible, riches en bryophytes photophiles et xérophiles (tableaux n° 2 et 3)

II - 2. 1. Conditions écologiques

Les relevés proviennent surtout du département des Bouches-du-Rhône (depuis le littoral jusqu'à la vallée de la Durance au nord et aux Alpilles à l'ouest), plus rarement du Var. Ils ont été effectués entre 40 et 600 m d'altitude (moyenne $\approx$ 309 m), sur des pentes faibles (maximum : 20°, minimum : 0°, moyenne : 4,4°), dans des expositions à dominante nord ou est (N + NE + NNE + NW : 48,14 % des observations, E + ESE : 18,52 %, indéfinie : 18,52 %, SW + WSW : 7,41 %, W ou S : 3,70 % chacun).

Le soubassement géologique est représenté par des calcaires compacts (70,37 % des relevés), quelquefois par des calcaires marneux (11,11 %), des molasses (11,11 %) ou même des grès calcaires (7,41 % : région de Ceyreste). Du point de vue édaphique, on constate que, compte tenu de la nature des roches-mères, les horizons supérieurs (jusqu'à 3-5 cm de profondeur) des sols de ces pinèdes sont riches en carbonate de calcium (HCl3+ : 95,65 % des observations, HCl2+ : 4,35 %, sur 23 relevés du tableau n° 3) et qu'ils ont, par conséquent, un pH le plus souvent supérieur à la neutralité (maximum : 8,10, minimum : 6,15, en moyenne 7,64 pour l'ensemble du tableau n° 3).

D'autre part, les résultats des analyses pédologiques de quelques-uns de ces horizons superficiels (tableau n° 2) montrent qu'il existe des différences selon l'épaisseur du profil et le peuplement bryophytique sus-jacent. Ainsi, les échantillons n° 11 et N° 5 ont été prélevés sous des colonies denses et épaisses (3 à 4 cm) de *Scleropodium purum*, auxquelles succède vers le bas une couche humifère mince (épaisseur : 0,4 cm pour le n° 11 et 0,2 cm pour le n° 5), noire ou brun noir, riche en aiguilles et écaillés de cônes de pin d'Alep et en feuilles de *Quercus cocciifera* L. incomplètement décomposées, ainsi qu'en brindilles et en fragments de bois. Cette couche repose sur un lit de cailloux calcaires, réunis entre eux par des amas terreux (la figure n° 1 représente un profil de ce type).

Ces deux échantillons se distinguent des autres par leur pauvreté en éléments fins de taille inférieure à 2 mm (18,48 % et 10,27 % du poids de terre séchée à l'air) et par la forte proportion des fragments de roche excédant 25 mm (73,18 % et 47,50 %), mais également par le pH un peu plus acide (6,15 et 6,60), la teneur faible en calcaire, et la valeur élevée de la capacité totale d'échange (88,48 et 74,28 m.é./100 g), les ions Ca^{++} se trouvant ici en quantité insuffisante pour saturer le complexe absorbant (1).

Enfin ces horizons contiennent beaucoup de carbone organique (36,72 % et 27,28 %) provenant non seulement des tiges nécrosées des bryophytes, mais aussi des aiguilles de pin d'Alep et des débris ligneux non décomposés (morceaux d'écorce, cônes etc.) retenus par les colonies muscinales. Ces débris parviennent ensuite au contact du sol sur lequel ils peuvent s'accumuler sur plusieurs centimètres d'épaisseur au cours des années (figures n° 2 et n° 3).

Signalons que la richesse en carbone permet d'expliquer les valeurs excessives du rapport C/N (82,51 et 66,87) et de l'humidité de la terre séchée à l'air (11,63 % et 10,41 %). Quelques-unes des remarques précédentes s'appliquent également à l'échantillon n° 21 qui a été recueilli sous une colonie peu épaisse de *Brachythecium rutabulum* et qui

(1) Le taux de saturation ne peut être connu de façon précise, car nous n'avons pas dosé Na^+ .

:	:	:	:	::	:	:	:
: Numéros des échantillons :	:	:	:	::	:	:	:
: (relevés, tabl. n° 3) :	11	5	21	::	10	6	27
:	:	:	:	::	:	:	:
: Analyse granulométrique :	:	:	:	::	:	:	:
: grossière (éléments en % :	:	:	:	::	:	:	:
: du poids de terre séchée :	:	:	:	::	:	:	:
: à l'air) :	:	:	:	::	:	:	:
:	:	:	:	::	:	:	:
: E > 25 mm :	73,18	47,50	0	::	0	0	0
: 20 mm < E < 25 mm :	0	14,41	0	::	0	0	0
: 10 mm < E < 20 mm :	0,81	16,85	0	::	11,37	8,57	0
: 5 mm < E < 10 mm :	4,30	7,13	0	::	12,62	26,37	2,56
: 2 mm < E < 5 mm :	3,21	3,82	0	::	22,51	26,34	4,81
: E < 2 mm :	18,48	10,27	100	::	53,49	38,71	92,63
:	:	:	:	::	:	:	:
: Humidité de la terre :	:	:	:	::	:	:	:
: séchée à l'air (%) :	11,63	10,41	8,95	::	5,50	2,80	1,80
:	:	:	:	::	:	:	:
: pH du sol sec (eau) :	6,15	6,60	7,40	::	7,70	7,90	7,80
:	:	:	:	::	:	:	:
: CaCo ³ total (%) :	< 5	< 5	29,40	::	24,53	17,44	34,05
:	:	:	:	::	:	:	:
: CaCo ³ actif (%) :	43,125	37,500	122,500	::	114,375	38,125	62,500
:	:	:	:	::	:	:	:
: C organique (%) :	36,719	27,283	18,517	::	6,690	5,309	2,952
:	:	:	:	::	:	:	:
: N total (%) :	0,445	0,408	0,329	::	0,362	0,218	0,099
:	:	:	:	::	:	:	:
: C/N :	82,51	66,87	56,28	::	18,48	24,35	29,82
:	:	:	:	::	:	:	:
: Capacité totale :	:	:	:	::	:	:	:
: d'échange (m. é./100 g) :	88,48	74,28	66,25	::	36,25	21,25	12,14
:	:	:	:	::	:	:	:
: Cations métalliques :	:	:	:	::	:	:	:
: échangeables (m. é./100g):	:	:	:	::	:	:	:
:	:	:	:	::	:	:	:
: Ca ⁺⁺ :	59,22	59,85	87,28	::	65,46	53,61	52,37
: Mg ⁺⁺ :	5,84	5,55	4,24	::	2,40	1,97	3,00
: K ⁺ :	2,25	3,51	2,25	::	2,53	2,64	2,29
:	:	:	:	::	:	:	:

Tableau n° 2

Analyse pédologique des horizons supérieurs (jusqu'à 4 cm de profondeur) de quelques pinèdes de *Pinus halepensis* sur calcaire.

contient encore de nombreux débris (feuilles de *Quercus pubescens* Willd., aiguilles de pin d'Alep, morceaux de bois, figure n° 4).

Le rapport C/N et l'humidité sont respectivement égaux à 56,28 et 8,95 %, alors que la capacité totale d'échange demeure importante (66,25 m.é./100 g) ; toutefois, le complexe absorbant est ici déjà largement saturé par les ions Ca^{++} et le pH atteint 7,40 du fait de l'abondance du calcaire (sol marneux constitué d'éléments fins).

AUBERT (1976 b) a obtenu, pour certaines éricacées sous pin d'Alep ou pour des garrigues à dominance d'*Erica multiflora* L. (substrat calcaire dans la partie méridionale des Bouches-du-Rhône et dans le Var sud-occidental), des C/N variant localement entre 40,6 et 120,6 dans la partie supérieure des profils (0 à 4 cm, profils n° 8, 10, 29 et 35), avec cependant des pourcentages de carbone organique (6,10 % à 16,01 %) et d'azote total (0,107 % à 0,170 %) inférieurs aux nôtres, puisque le recouvrement du pin d'Alep (arbres ou arbustes isolés) était toujours plus faible que celui que nous avons noté dans les pinèdes que nous avons prospectées.

Le même auteur considère par ailleurs (AUBERT, 1976a) que les valeurs élevées du rapport C/N ont pour origine la lente décomposition des organes morts (pédoclimat particulièrement sec avec *Erica multiflora* L.) et la fréquence des incendies (abondance de racines mortes, accumulation de charbon de bois).

Trois autres échantillons ont été prélevés jusqu'à 4 cm de profondeur sous des colonies lâches et peu épaisses d'*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (tableau n° 2, échantillons 10 et 6) ou de *Pleurochaete squarrosa* et de *Trichostomum crispulum* (n° 27), reposant directement sur des sédiments de teinte claire constitués d'éléments fins ($E < 2$ mm : entre 38,71 % et 92,63 % du poids de terre séchée à l'air) mélangés, en proportion variable, à des fragments de roche mère dont la taille ne dépasse pas 20 mm.

En outre, le pH est supérieur à la neutralité (entre 7,70 et 7,90), le calcaire est abondant (17,4 % à 34,0 % de CaCO_3 total, 3,81 % à 11,44 % de CaCO_3 actif) et le complexe absorbant est saturé par les ions Ca^{++} (capacité totale d'échange entre 12,14 et 36,25 m.é./100 g, Ca^{++} entre 52,37 et 65,46 m.é./100 g).

Enfin, bien que la teneur en carbone soit ici assez basse (2,95 % à 6,69 %) les rapports C/N sont encore plutôt élevés (18,48 à 29,82).

L'étude dendrochronologique de plusieurs carottes effectuées dans les mêmes conditions que pour les forêts envisagées précédemment montre que l'implantation du pin d'Alep dans les quelques parcelles que nous avons choisies est sensiblement plus récente (environ 15 ans pour le relevé n° 12, 33 ans pour le n° 21, 35 ans pour le n° 17 et 46 ans pour le n° 11). Toutefois, il n'en est pas de même pour le relevé n° 10, où l'âge de certains arbres rabougris a pu être évalué à environ 69 et 111 ans (comptages effectués par Mme F. SERRE-BACHET, chargé de recherche au C.N.R.S., que nous remercions vivement pour son aide et ses conseils). Si le recouvrement muscinal est déjà important dans cette dernière station (60 %), le peuplement bryophytique n'y a pas encore atteint la maturité, puisqu'on remarque l'absence de mousses humicoles, ce qui correspond d'ailleurs à une certaine pauvreté en matière organique de l'horizon édaphique supérieur (tableau n° 2) et à une xéricité accusée du milieu, notamment au niveau du sol constitué ici par un sable calcaire très perméable, issu de l'altération des grès de Ceyreste.

La majorité de nos relevés ont été réalisés sur des surfaces de l'ordre de 100 m^2 , sur lesquelles le recouvrement aérien du pin d'Alep est généralement important (maximum : 80 %, minimum : 30 %, en moyenne : 64,44 %). La composition

floristique du sous-bois constitué d'arbustes de 50 cm à 2 m de haut (recouvrement aérien maximum : 80 %, minimum : 10 %, en moyenne : 54,44 %, recouvrement basal maximum : 60 %, minimum : 5 %, en moyenne : 20,55 %) diffère peu de celle des garrigues du *Quercetum cocciferae* Braun-Blanquet 1924, avec en particulier *Quercus coccifera* L., *Cistus albidus* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus*, *Viburnum tinus* L. subsp. *tinus*, auxquels s'adjoint quelquefois le buis, dans quelques relevés de l'intérieur du département des Bouches-du-Rhône.

Quant à la strate herbacée, elle est souvent réduite (recouvrement maximum : 60 %, en moyenne : 7,77 %) et peut même faire totalement défaut.

II - 2. 2. La végétation bryophytique

La litière est rarement absente et occupe une place beaucoup plus importante que dans les forêts étudiées au chapitre précédent (recouvrement maximum : 80 % de la surface de relevé, en moyenne : 40,18 %) ; de ce fait, comme cela s'observe également dans les garrigues du *Quercetum cocciferae* Braun-Blanquet 1924, la strate muscinale, très discontinue (recouvrement minimum : 3 %, en moyenne : 19,74 %, exceptionnellement 70 %), se localise surtout sur les talus et dans les dépressions du sol. Elle est en outre plus riche et plus variée (total : 36 espèces, maximum : 12 espèces par relevé, minimum : 4, moyenne ≈ 8) mais ne renferme aucune hépatique.

Ici encore, l'ubiquiste *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (96,29 %) est presque toujours dominant, alors que le cortège photophile et xérophile (13 espèces) répandu dans les groupements des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez 1975 et des *Quercetalia ilicis* Braun-Blanquet (1931) 1936 confère à ces pinèdes une ressemblance marquée avec le peuplement bryophytique des garrigues à *Quercus coccifera* L. Ainsi, *Homalothecium aureum* (100 %), *Pleurochaete Squarrosa* (70,37 %), *Rhynchostegium megapolitanum* (44,44 %) et *Bryum torquescens* (33,33 %), fréquents en Europe méditerranéenne, sont accompagnés çà et là par des calcicoles tels que *Trichostomum crispulum* (37,04 %) et *Weissia condensa* (29,63 %).

D'autre part, *Scleropodium purum* (40,74 %), rare avec le chêne kermès, apparaît encore ici dans les stations les plus fraîches.

Enfin, les différentielles des *Quercetalia pubescentis* Braun-Blanquet (1931) 1932 sont peu nombreuses et seul *Homalothecium lutescens* (66,66 %) qui tolère un éclaircissement et une sécheresse du sol plus importants a encore une bonne présence.

Barbula unguiculata et *B. Convoluta* var. *convoluta* qui se répandent en Provence à la faveur des incendies sont discrètement représentés, ce qui semble indiquer que ces pinèdes constituent un stade assez avancé de reconstitution de la végétation forestière.

Toutefois, la proportion élevée de photophiles et de xérophiles, l'apparition simultanée de muscinées d'affinités écologiques différentes (14 en tout) et la constance de l'ubiquiste *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* démontrent l'origine récente du peuplement bryophytique de ce milieu artificialisé.

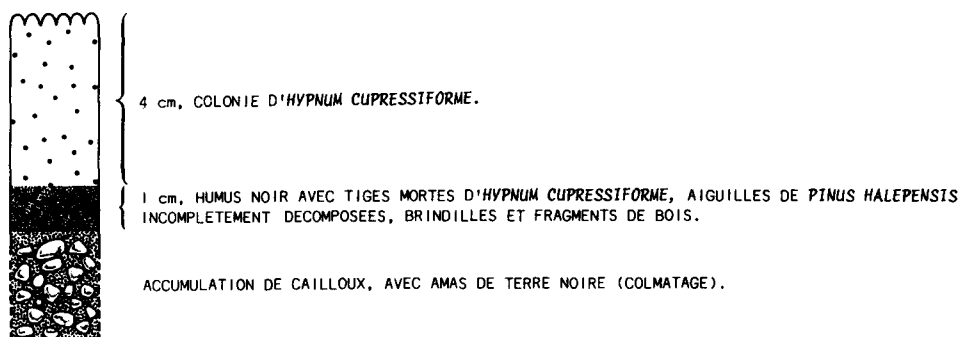


FIG. 1 PROFIL, RELEVÉ N° 9 (TABL. N° 3)

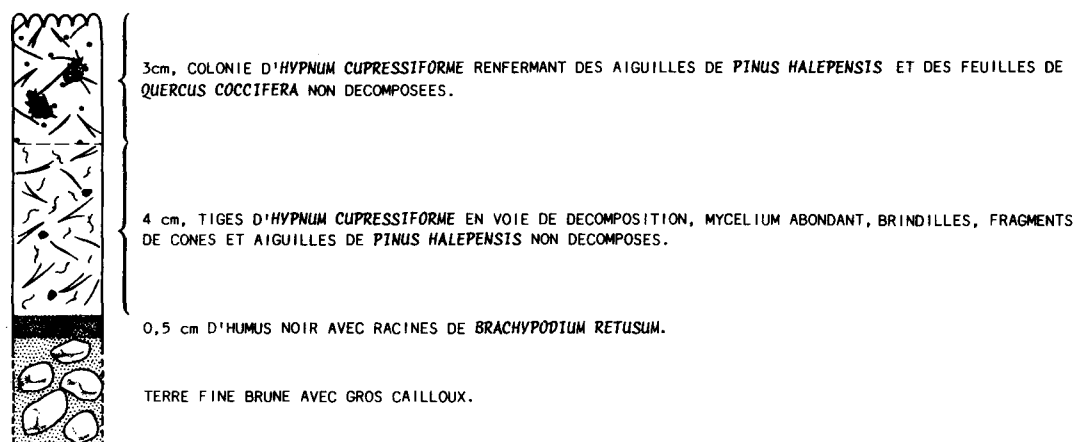


FIG. 2 PROFIL, RELEVÉ N° 23 (TABL. N° 3)

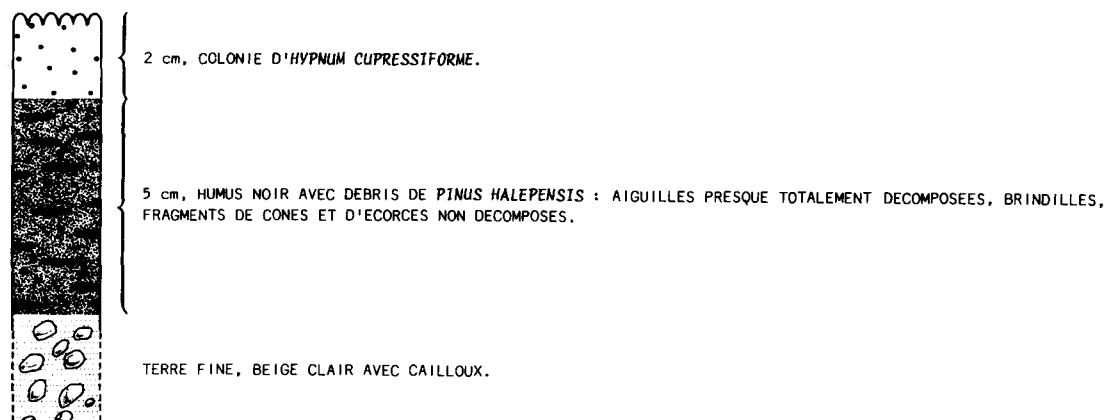


FIG. 3 PROFIL, RELEVÉ N° 4 (TABL. N° 3)

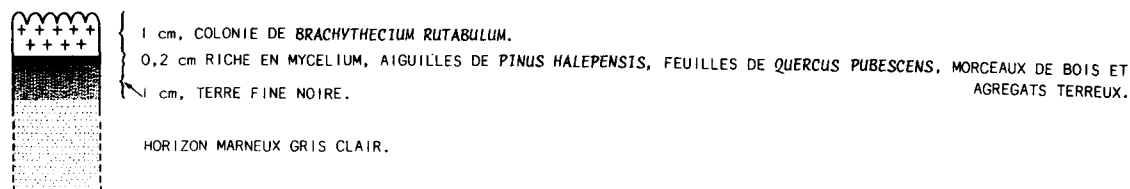


FIG. 4 PROFIL, RELEVÉ N° 21 (TABL. N° 3)

**FIGURES N° 1 A 4 PROFILS DE SOLS OBSERVES
DANS QUELQUES PINEDES DE *Pinus halepensis* Mill.
DES BOUCHES DU RHONE ET DU VAR**

Localisation géographique des relevés (tableau n° 3)

N° 1 (3 - 14280) : Var, au bord de la route D 12, 9,9 km après Saint-Zacharie, vers Trets, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Quercus coccifera* L. ;
 n° 2 (5 - 13280) : Bouches-du-Rhône, entre Auriol et Saint-Zacharie, au croisement des routes N 560 et D 45 A, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* + *Quercus coccifera* L. ; n° 3 (4 - 6280) : Bouches-du-Rhône, forêt communale de Peyrolles, au bord de la piste, 4,9 km après Meyrargues, vers Peyrolles, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Juniperus oxycedrus* L. ; n° 4 (9 - 14280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 46 A, 4,4 km après le croisement de la D 8, vers Gardanne (environs de Gréasque), *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 5 (1 - 29180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 1, 1,2 km après le col de l'Ange, vers Roquefort-la-Bédoule, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus ilex* L. + *Quercus pubescens* Willd. + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. ; n° 6 (3 - 29180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 559, à l'intersection avec la piste menant au réémetteur de la Saoupe, *Pinus halepensis* Miller + *Erica multiflora* L. + *Viburnum tinus* L. subsp. *tinus* ; n° 7 (10-11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 14, La Sibérie, à 10 km d'Aix-en-Provence, en venant du Puy-Sainte-Réparate, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. ; n° 8 (7 - 11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 543, 17,9 km après Saint-Pons, vers Rognes, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus ilex* L. + *Juniperus oxycedrus* L. ; n° 9 (2 - 21280) : Var, Mont Faron, entre la Caserne du Centre et le Fort de Croix-Faron, *Pinus halepensis* Miller + *Coronilla juncea* L. ; n° 10 (5 - 29180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 3, à l'entrée du Grand-Caunet, en venant de Ceyreste, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Juniperus oxycedrus* L. ; n° 11 (2 - 29180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 1, 5,5 km après le col de l'Ange vers la Bédoule, *Pinus halepensis* Miller + *Viburnum tinus* L. subsp. *tinus* + *Phillyrea angustifolia* L. ; n° 12 (8 - 14280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 8, 4,7 km après Simiane-Collongue, vers Mimet, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus ilex* L. + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 13 (6 - 19280) Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 25, 12,4 km après Eyguières vers Le Destet, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roemer et Schultes ; n° 14 (5 - 11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 543, 13,4 km après Saint-Pons, vers Rognes, *Pinus halepensis* Miller + *Juniperus communis* L. subsp. *communis* ; n° 15 (2 - 19280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 25, 6,1 km après Eyguières, vers Le Destet, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. + *Buxus sempervirens* L. ; n° 16 (8 - 11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 15, 3,2 km après Rognes, vers Le Puy-Sainte-Réparate, *Pinus halepensis* Miller + *Rosmarinus officinalis* L. + *Quercus coccifera* L. ; n° 17 (1 - 19278) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 1, 300 m avant Riboux, en venant de Cuges-Les-Pins, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. ; n° 18 (6 - 6280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 96, 600 m après Meyrargues, vers Aix-en-Provence, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. ; n° 19 (3 - 21280) : Var, au bord de la D 62, 1,1 km après le col du Corps de Garde, vers Le Broussan, *Pinus halepensis* Miller + *Juniperus oxycedrus* L. + *Quercus ilex* L. ; n° 20 (5 - 6280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 552, 400 m après Saint-Paul-Lez-Durance, vers Vinon-sur-Verdon, *Pinus halepensis* Miller + *Buxus sempervirens* L. + *Rosmarinus officinalis* L. ; n° 21 (1 - 30180) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 8 bis, 400 m après Aubergeneuve, vers Peynier, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera*

Tableau n° 3, début

[illegible]

Tableau n° 3, début

Numéros des relevés	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Surface (m ²)	100	100	100	200	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Exposition	Ind.	SW	S	NE	NW	NW	N	ESE	Ind.	E	E	N	NNE	NW
Pente (°)	0	1	1	10	2	2	8	5	0	20	2	1	10	10
Altitude (m)	330	240	340	600	310	440	340	280	40	200	490	110	200	50
Strate arborescente														
Ra. (%)	70	70	80	50	60	80	70	60	80	70	60	50	70	60
Rb. (%)	5	5	5	1	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Strate arbustive (hauteur)														
Ra. (%)	30	80	60	10	50	50	50	80	60	70	70	10	80	70
Rb. (%)	10	60	30	10	30	10	30	20	30	10	10	10	30	30
Strate herbacée														
Rh. (%)	0	0	0	15	10	10	20	0	5	0	0	60	0	5
Strate muscinale														
Rm. (%)	5	5	10	70	30	5	40	5	10	5	3	10	10	20
Litière : Rl. (%)	80	20	55	0	20	70	5	20	50	80	80	5	40	30
Assise géologique	Cac.	Cac.	mo.	Cac.	Cac.	Cac.	Cam.	Cam.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	Cac.	mo.
pH du sol séché à l'air (3-5cm)	8,00	7,60	7,70	7,70	7,40	7,80	8,00	7,40	7,70	7,60	7,60	8,10	7,30	7,80
Réaction du sol avec HCl 1/2	3+	3+	3+	3+	3+	3+	3+	.	3+	3+	3+	3+	3+	.
- Espèces photophiles et xérophiles														
(différentielles possibles des														
<i>Pistacio-Rhamnetalia alaterni</i>)														
<i>Homalothecium aureum</i>	+	+	+	4.4°	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pleurochaete squarrosa</i>	+	+	1.5	2.5	+	+	2.4	.	.	+	+	1.4	+	2.4
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.4°	2.4	+	+	+°	+	+°
<i>Trichostomum crispulum</i>	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	1.5
<i>Bryum torquescens</i>	+°	+°	.	+°	.	.	+°	.	+°	.	+°	+°	.	+°
<i>Weissia condensa</i>	+°	.	+°	+°	+°	.	.	+°	.	.	+°	.	+°	+°
<i>Didymodon fallax</i>	.	+	.	.	.	+°	.	+	.	.	.	+	.	+
<i>Scleropodium touretii</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Scorpiurium circinatum</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Tortella flavovirens</i> var.														
<i>flavovirens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bryum canariense</i> var.														
<i>provinciale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Didymodon acutus</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trichostomum brachydontium</i>														
subsp. mutabile	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+

Tableau n° 3, suite et fin

Numéros. des relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
- Espèce liée aux pinèdes (basse Provence calcaire)													
<i>Scleropodium purum</i>	+	+	.	.	3.3	+	.	+	.	+	1.3	.	+
- Espèces sciaphiles et humicoles (différentielles possibles des <i>Quercetalia pubescentis</i>)													
<i>Homalothecium lutescens</i>	+	1.3°	1.3	2.3°	.	.	+	+°	.	.	.	.	+
<i>Tortella humilis</i>	.	.	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	+°	.
<i>Brachythecium velutinum</i>	.	.	.	.	.	.	+°	+°	+°	.	.	.	.
- Compagnes à large amplitude écologique													
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	1.4	1.4	1.4	4.4	2.4	1.4	1.4	3.4°	2.4	4.4	+	+	+°
<i>Fissidens cristatus</i>	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Bryum capillare</i> var. <i>capillare</i>	.	.	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	.	.
- Espèces rudérales et "nitrophiles"													
<i>Barbula unguiculata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Barbula convoluta</i> var. <i>convoluta</i>	.	.	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	.	.
- Autres espèces													
<i>Campylium chrysophyllum</i>	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ctenidium molluscum</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Eurhynchium meridionale</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Fissidens incurvus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tortula princeps</i>	.	.	.	+°	.	.	.	.	+°	.	.	.	.
<i>Ditrichum flexicaule</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Homalothecium sericeum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Pottia caespitosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Didymodon luridus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Schistidium apocarpum</i> var. <i>apocarpum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tortella inclinata</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dicranella howei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Brachythecium glareosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.3	.	.	.
<i>Tortula inermis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nombre d'espèces	5	6	9	11	4	4	5	6	7	10	7	6	9

Tableau n° 3, suite et fin

Numéros des relevés	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
- Espèce liée aux pinèdes (basse Provence calcaire)														
<i>Scleropodium purum</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.
- Espèces sciaphiles et humicoles (différentielles possibles des <i>Quercetalia pubescentis</i>)														
<i>Homalothecium lutescens</i>	+	+	+	+	+	.	2.3	+	.	+	.	+	1.3	+
<i>Tortella humilis</i>	.	.	+°	+°	.	.	+°	.	.	.	.	+°	+°	.
<i>Brachythecium velutinum</i>	.	.	.	.	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	.
- Compagnes à large amplitude écologique														
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	+	1.4	1.4	2.4	3.4	+	+	.	+	1.4	+	1.4	1.4	+
<i>Fissidens cristatus</i>	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	+	+	+	.
<i>Bryum capillare</i> var. <i>capillare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
- Espèces rudérales et "nitrophiles"														
<i>Barbula unguiculata</i>	.	.	+°	.	.	.	.	+°	.	.	.	+°	.	.
<i>Barbula convoluta</i> var. <i>convoluta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
- Autres espèces														
<i>Campylium chrysophyllum</i>	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ctenidium molluscum</i>	.	.	.	.	.	.	1.5	.	.	.	.	.	.	.
<i>Eurhynchium meridionale</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fissidens incurvus</i>	.	+°	.	.	.	+°	.	.	+°	.	.	.	.	.
<i>Tortula princeps</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ditrichum flexicaule</i>	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Homalothecium sericeum</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pottia caespitosa</i>	+°	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Didymodon luridus</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Schistidium apocarpum</i> var. <i>apocarpum</i>	.	.	.	+°	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tortella inclinata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dicranella howei</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+°	.	.	.	.	.
<i>Brachythecium glareosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tortula inermis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+°	.	.	.
Nombre d'espèces	8	8	9	9	10	10	12	6	7	9	9	11	11	12

Tableau n° 3

Querco-Pinetum halepensis sous-association *typicum* (substrat calcaire) :
les forêts plus dégradées, riches en bryophytes photophiles et xérophiles
(recouvrement muscinal faible).

L. + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 22 (5 - 7280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 5, 6,9 km après Martigues, vers Saint-Blaise, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* + *Quercus coccifera* L. ; n° 23 (2 - 13280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route N 560, 1 km après Roquevaire, vers Auriol, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* + *Viburnum tinus* L. subsp. *tinus* + *Quercus coccifera* L. ; n° 24 (1 - 14280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 12, 4,4 km après Saint-Zacharie, vers Trets, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L. + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 25 (2 - 11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 65, 800 m après le croisement de la N 543, vers Ventabren, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret, subsp. *parviflorus* + *Rosmarinus officinalis* L. + *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv. n° 26 (3 - 11280) : Bouches-du-Rhône, au bord de la route D 64, 400 m après Ventabren, vers Roquefavour, *Pinus halepensis* Miller + *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* ; n° 27 (6 - 7280) : Bouches-du-Rhône, Saint-Blaise, domaine de la Sarcelle, *Pinus halepensis* Miller + *Quercus coccifera* L. + *Rosmarinus officinalis* L.

III - CONCLUSION

La présente contribution repose sur l'analyse de 38 relevés bryosociologiques consacrés aux pinèdes du *Querco-Pinetum halepensis* Loisel 1971 sous-association *typicum* dans les Bouches-du-Rhône et la partie sud-occidentale du Var, entre 40 et 600 m d'altitude (substrat calcaire).

D'une manière générale, la strate arborescente dans laquelle *Pinus halepensis* Miller domine toujours (recouvrement aérien moyen : 60,91 % et 64,44 %) et la strate arbustive, à base de *Quercus coccifera* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Ulex parviflorus* Pourret subsp. *parviflorus* (recouvrement aérien moyen : 58,63 % et 54,44 %) sont très denses, alors que la strate herbacée est souvent peu développée (recouvrement moyen : 11,82 % et 7,77 %).

Du point de vue édaphique, deux types principaux d'horizons supérieurs (jusqu'à 3-5 cm de profondeur) ont été reconnus :

a) - Sous des colonies muscinales épaisses et étendues (entre autres de *Scleropodium purum*) l'horizon supérieur noirâtre renferme beaucoup de débris non ou peu décomposés provenant des arbres et des arbustes (les colonies de bryophytes retiennent ces débris, ce qui favorise leur accumulation à la surface du sol sous-jacent). La teneur en carbone est donc importante (18,52 % à 36,72 %) et le rapport C/N peut atteindre des valeurs considérables (56,28 à 82,51 dans nos analyses), l'humification étant très insuffisante, en raison de sa sécheresse du pédoclimat.

En outre, le pH est souvent un peu inférieur à la neutralité, le pourcentage de calcaire total est faible, la capacité totale d'échange est élevée (ici entre 66,25 et 88,48 m.é./100 g) et le complexe absorbant est légèrement insaturé.

b) - Sous des colonies muscinales peu épaisses et discontinues (*Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme*, *Pleurochaete squarrosa*, *Trichostomum crispulum*) l'horizon supérieur, de teinte claire, est beaucoup plus pauvre en carbone (2,95 % à

6,69 %) avec cependant un rapport C/N assez fort (18,48 à 29,82), alors que le pH (7,70 à 7,90) et le calcaire total atteignent des valeurs bien supérieures, le complexe absorbant (capacité totale d'échange entre 12,14 et 36,25 m.é./100 g) étant toujours saturé par les ions Ca^{++} . Aux expositions les plus humides et les plus froides (dominante N + E : 81,81 % des observations), certaines pinèdes, installées depuis environ 46 à 90 ans, et dans lesquelles le recouvrement de la litière est rarement important (en moyenne 16,82 % de la surface de relevé) ont une bryoflore luxuriante (recouvrement moyen : 50 %).

Parmi les 21 mousses que nous avons rencontrées, seuls *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (présence : 100 % des relevés), ubiquiste à large amplitude écologique, et *Scleropodium purum* (90,91 % des relevés) qui s'accommode bien de l'acidité (pH 4,00 à 4,20) de la litière d'aiguilles de pin d'Alep dominant.

Le cortège sciaphile et humicole, fréquent en Provence dans les chênaies pubescentes, se compose ici de *Dicranum scoparium* (présent dans 90,91 % des relevés), *Homalothecium lutescens* (72,72 %), *Tortella humilis* (18,18 %), *Brachythecium rutabulum* (18,18 %) et *B. velutinum* (9,09 %), alors que les espèces photophiles et xérophiles des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martínez 1975 et des *Quercetalia ilicis* Braun-Blanquet (1931) 1936 regroupent 10 espèces, avec en particulier : *Rhynchostegium megapolitanum* (36,36 %), *Pleurochaete squarrosa* (36,36 %), *Bryum canariense* var. *provinciale* (27,27 %), *Trichostomum crispulum* (27,27 %), *Homalothecium aureum* (18,18 %), *Bryum torquescens* (18,18 %), *Didymodon fallax* (9,09 %) et *Weissia condensa* (9,09 %).

Dans les forêts d'installation plus récente (depuis environ 15 à 46 ans dans l'ensemble) que nous avons rencontrées assez souvent dans des stations plus chaudes (dominante N + E : seulement 66,66 % des observations), la litière d'aiguilles de pin d'Alep et de feuilles de *Quercus cocciifera* L. est en général très étendue (en moyenne : 40,18 % de la surface de relevé), alors que le recouvrement muscinal est faible (en moyenne : 19,74 %). La principale dominante est encore *Hypnum cupressiforme* var. *cupressiforme* (présent dans 96,29 % des relevés), *Scleropodium purum* étant pour sa part beaucoup moins constant (40,74 %), peut être du fait de la richesse en carbonate de calcium de l'horizon supérieur des sols. Le cortège des *Quercetalia pubescentis* Braun-Blanquet (1931) 1932 avec *Homalothecium lutescens* (présent dans 66,66 % des relevés), *Tortella humilis* (25,92 %) et *Brachythecium velutinum* (14,81 %) est réduit, l'ensemble photophile et xérophile regroupant au contraire 13 espèces, avec notamment : *Homalothecium aureum* (100 %), *Pleurochaete squarrosa* (70,37 %), *Rhynchostegium megapolitanum* (44,44 %), *Trichostomum crispulum* (37,04 %), *Bryum torquescens* (33,33 %), *Weissia condensa* (29,63 %) et *Didymodon fallax* (25,92 %), auxquelles s'adjoignent deux nitrophiles et 14 mousses appartenant à différents groupes écologiques.

Cette composition floristique hétérogène montre que la bryoflore des pinèdes étudiées dans ce travail ne présente pas un caractère climacique mais qu'elle est, bien au contraire, d'origine secondaire.

IV - LISTE DES MOUSSES CITÉES

Barbula convoluta Hedw. var. *convoluta*
B. unguiculata Hedw.
Brachythecium glareosum (spruce) B., S. et G.
B. rutabulum (Hedw.) B., S. et G.
B. velutinum (Hedw.) B., S. et G.
Bryum canariense Brid. var. *provinciale* (Philib.) Husn.
B. capillare Hedw. var. *capillare*
B. torquescens B. et S.
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange
Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt.
Dicranella howei Ren. et Card.
Dicranum scoparium Hedw.
Didymodon acutus (Brid.) K. Saito
D. fallax (Hedw.) Zander
D. luridus Hornsch. ex Spreng.
Ditrichum flexicaule (Schwaegr.) Hampe
Eurhynchium meridionale (B., S. et G.) De Not.
Fissidens cristatus Wils. ex Mitt.
F. incurvus Starke ex Röhl.
Homalothecium aureum (spruce) Robins.
H. lutescens (Hedw.) Robins.
H. sericeum (Hedw.) B., S. et G.
Hypnum cupressiforme Hedw. var. *cupressiforme*
Pleurochaete squarrosa (Brid.) Lindb.
Pottia caespitosa (Bruch ex Brid.) C. Müll.
Rhynchostegium megapolitanum (Web. et Mohr) B., S. et G.
Schistidium apocarpum (Hedw.) B. et S. var. *apocarpum*
Scleropodium purum (Hedw.) Limpr.
S. touretii (Brid.) L. Koch
Scorpiurium circinatum (Brid.) Fleisch. et Loeske
Tortella flavovirens (Bruch) Broth. var. *flavovirens*
T. humilis (Hedw.) Jenn.
T. inclinata (Hedw. f.) Limpr.
Tortula inermis (Brid.) Mont.
T. princeps De Not.
Trichostomum brachydontium Bruch subsp. *mutabile* (Bruch) Giac.
T. crispulum Bruch
Weissia condensa (Voit) Lindb.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBERT G. (1976 a). Les Ericacées en Provence. Répartition, édaphologie, phytosociologie, croissance et floraison. Thèse Doct. Etat, Marseille, in 4 tomes : texte : 1 - 286 ; édaphologie (figures) : 3 p., 1 tabl., 151 fig. ; répartition et phytosociologie (tableaux, figures et planches) : 2 p., 24 tabl., 13 fig., 5 pl. ; croissance et floraison (tableaux, figures et planches) : 3 p., 25 tabl., 20 fig., 15 pl.
- AUBERT G. (1976 b). Etude édaphique de certains groupements végétaux de Provence. Thèse Doct. Etat, Marseille, annexe in 3 tomes : texte : 1 - 275 ; tableaux analytiques : 189 tabl. ; figures : 1 p., 73 pl.
- CORLEY M.F.V., CRUNDWELL A.C., DÜLL R., HILL M.O. et SMITH A.J.E., (1981). Mosses of Europe and the Azores ; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. *Journ. of Bryology*, 11,4 : 609-689.
- HEBRARD J.P. (1973). Etude des bryoassociations du sud-est de la France et de leur contexte écologique. Thèse Doct. Etat, Marseille, tome I : 1 - 422, tome II : 75 tabl., 17 pl.
- HEBRARD J.P. (1982). Remarques sur l'écologie de quelques mousses peu connues dans les Bouches-du-Rhône et la partie occidentale et méridionale du département du Var. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 33 (1981) : 25-49, 4 tabl., 2 fig.
- LOISEL R. (1971). Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel (ripisylves exclues). *Bull. Soc. Bot. France*, 118, 3-4 : 203-236, 6 tabl.
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. Thèse Doct. Etat, Marseille, tome I : 1 - 384 p. + 28 p., tome II : 83 tabl., 24 fig., 16 pl. de diagrammes.
- SMITH A.J.E. (1978). The moss flora of Britain and Ireland : 1-706. University Press éd., Cambridge.
- VAN DER WIJK R., MARGADANT W.D. et FLORSCHÜTZ P.A. (1959-1969). Index Muscorum. *Regnum Vegetabile*, 17 (1959), 576 p. ; 26 (1962), 539 p. ; 33 (1964), 533 p. ; 48 (1967), 608 p. ; 65 (1969), 934 p. Kemink éd. Utrecht.

**Etude comparée de la densité des peuplements
de chêne vert en relation avec leur composition
floristique :**
**application à la forêt domaniale de la
Gardiole de Rians (Var)**

M. BARBERO*
F. MIGLIORETTI*

RESUME - L'analyse phytoécologique des peuplements de Chêne vert en Forêt de la Gardiole de Rians (Var) a permis de préciser l'évolution de leur stratification et leur dynamisme.

La comparaison entre la composition floristique et la densité des brins et des cépées de ces formations rend compte des phénomènes de dépressage naturel directement liés à l'âge et aux conditions écologiques.

SUMMARY - The phytoecological analysis of evergreen oaks in the Forest of Gardiole de Rians (Var) has allowed to state the evolution of their stratification and dynamism.

Comparison between the floristical composition and density of shoots and coppices from these formations evidences natural thinning out directly related to the age and the ecological conditions.

MOTS CLES - Phytoécologie, Chêne vert, stratification, densité, dépressage naturel.

I - INTRODUCTION

Les recherches présentées ici ont été réalisées dans le cadre d'une action pluridisciplinaire du PIREN "milieu rural" en Forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var) dont l'acquisition par l'Etat remonte à 1937. Préalablement, cette forêt toujours gérée en système de taillis, était la propriété des Comtes de Castelanne.

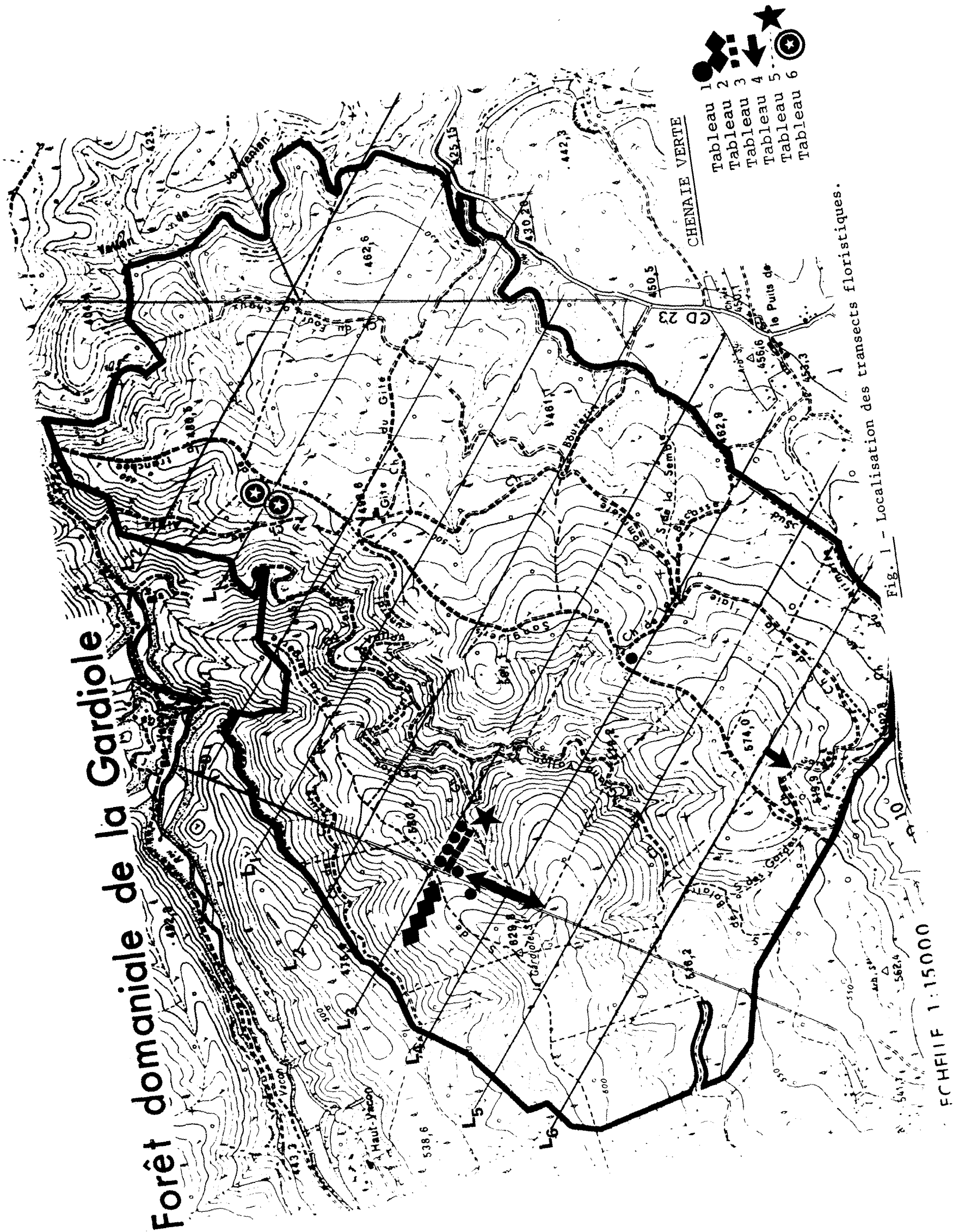
Compte-tenu des pratiques traditionnelles de gestion et d'un plan d'aménagement remontant à 1961, cette forêt constituait un site intéressant d'étude. La nature et les dates d'interventions des coupes sont connues en consultant divers documents archivés à l'O.N.F.

Les taillis de la Gardiole étaient surtout exploités à des fins de production: charbonnette, écorce à tan. Le parcours n'était autorisé que les deux ou trois années suivant les coupes (F.MIGLIORETTI, B.ROCHE, 1981).

Par contre, la forêt communale soumise et la forêt privée étaient gérées en système sylvo-pastoral; le dessouchage y était pratiqué afin de permettre l'installation des espèces pastorales en sous-bois (M.BARBERO, R.LOISEL, 1980).

★ Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne - Faculté des Sciences de
St-Jérôme - Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE CEDEX 13

Forêt domaniale de la Gardiole



Forêt domaniale de la Gardiole

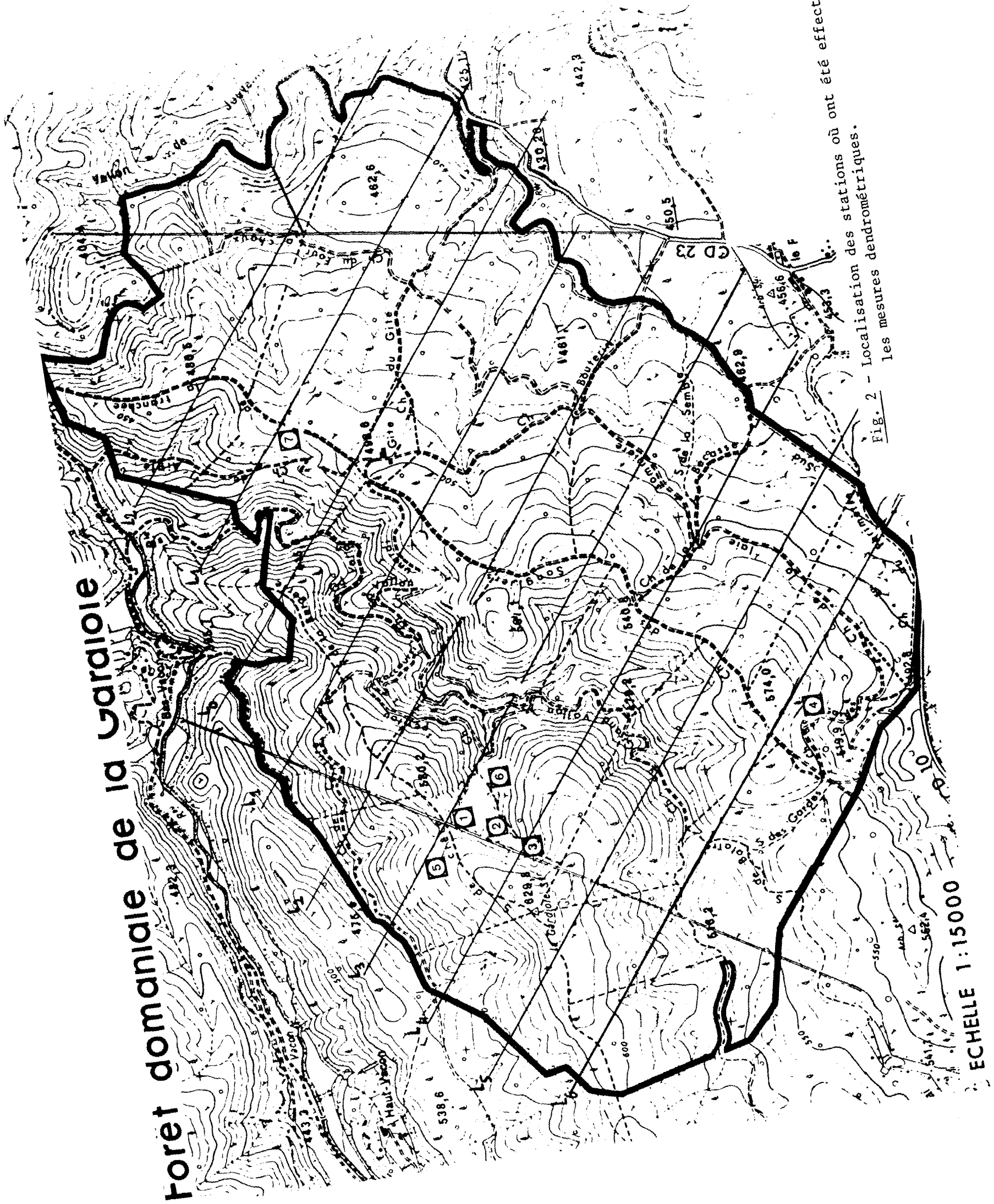


Fig. 2 -

localisation des stations où ont été effectuées les mesures dendrométriques.

ECHELLE 1:15000

De ce fait, en Gardiole de Rians, la distribution spatiale des cépées de Chêne vert, en vue du partage des ressources du milieu, répond à des paramètres écologiques (substrat, pente, exposition), ou à des pressions d'effectifs - compétition intraspécifique lorsqu'il s'agit d'une essence dominante - ou encore à des phénomènes de concurrence interspécifique dans le cas de taillis mixtes (Chêne vert-Chêne pubescent par exemple).

Les recherches ont été conduites avec le souci majeur d'établir les interrelations existant entre les caractéristiques dendrométriques des peuplements et les critères écologiques appréciés à travers la composition floristique des parcelles étudiées.

Dans le cadre de ce travail sont abordés plus particulièrement les problèmes liés à la double évolution, d'une part du nombre de brins et de cépées au sein du taillis, et d'autre part des strates arbustives et herbacées qui constituent les différentes placettes envisagées. Cette approche a été, dans un premier temps, engagée sur des taillis homogènes à Chêne vert. Les taillis à Chêne pubescent dominant et mixtes font actuellement l'objet de recherches complémentaires (F.CLOT, 1984). Dans une note ultérieure, seront abordés les problèmes de production du taillis en relation avec les facteurs écologiques, et plus particulièrement le fonctionnement des cépées.

II - METHODOLOGIE

Comme cela a déjà été indiqué, la forêt de la Gardiole est soumise à un plan d'aménagement dont les parcelles d'exploitation, d'âges différents, correspondent à des territoires présentant une certaine hétérogénéité des conditions écologiques et plus particulièrement géopédologiques (CALLOT, in MARSTEAU, 1978).

Compte tenu de ce parcellaire, un échantillonnage floristique stratifié a été pratiqué selon les critères suivants :

- Age : Les relevés floristiques ont été réalisés dans des parcelles d'âge différent sur des surfaces homogènes en considérant les différentes strates et en relevant les critères d'abondance-dominance des espèces.

- Paramètres écologiques : dans les parcelles de même âge, afin de prendre en compte l'hétérogénéité des milieux, des relevés ont été effectués par transects, selon les lignes de plus grande pente et en courbe de niveau, tout en intégrant le facteur exposition.

Dans les zones où une forte hétérogénéité structurale du taillis était observée (variations importantes de la densité des cépées), de nombreux relevés floristiques ont été effectués afin d'aborder les problèmes liés à la dynamique des différentes strates des peuplements.

L'étude de la densité des peuplements à partir du nombre de cépées et de brins par cépée n'a pas pu être engagée sur l'ensemble des zones où les relevés floristiques ont été réalisés (Fig. 1). Les mesures dendrométriques n'ont été faites que sur un certain nombre de stations-test représentatives des groupements mis en évidence par l'analyse floristique (Fig. 2).

III - RÉSULTATS

III.1) Introduction

Les relevés ont été réalisés sur des surfaces de 100 m² qui correspondent à l'aire minimale des taillis testée sur plusieurs individus de peuplements. Cette superficie constante permet de mieux appréhender les stratégies d'occupation spatiale des espèces d'un relevé à l'autre.

Dans la chênaie verte ont été réalisés (Fig. 1) :

- des transects suivant les lignes de plus grande pente, en versant nord et versant sud, qui rendent compte du passage progressif à la chênaie mixte ;
- un transect en courbe de niveau en versant sud qui permet, dans un taillis de même âge, d'évaluer les incidences des conditions micro-topographiques ;
- des relevés dans des peuplements à Chêne vert à couvert discontinu pour comparer leurs structures floristiques par rapport à celles des taillis denses.

III.2) Originalité biogéographique des taillis

Les peuplements de Chêne vert de la France méditerranéenne ont fait l'objet de plusieurs travaux phytosociologiques.

En particulier, c'est dans les Cévennes méridionales que BRAUN-BLANQUET (1931, 1936) a décrit le *Quercetum ilicis galloprovinciale* en zone méditerranéenne et généralement sur substrats calcaires ou calcaro-dolomitiques, puis le *Quercetum mediterraneo-montanum* sur substratum acide et en zone sub-montagnarde.

A cette époque, MOLINIER (1934 - 1935) étudiait en parallèle les formations à sclérophylles de Provence qu'il rattachait également au *Quercetum ilicis galloprovinciale*. De même, il reprenait du point de vue de l'écologie et de la dynamique de ces formations, les grandes conclusions élaborées par BRAUN-BLANQUET en Languedoc.

En fait, il a fallu attendre la généralisation des travaux sur les yeuseraies du bassin méditerranéen occidental pour mieux saisir les problèmes posés par les structures pré-forestières et forestières à chênes sclérophylles (RIVAS-MARTINEZ et RIVAS-GODAY, 1974 ; LOISEL, 1976 ; BARBERO et LOISEL, 1980 ; BARBERO et al., 1980).

En particulier, RIVAS-MARTINEZ et RIVAS-GODAY (1974) montraient qu'au sein des chênaies sclérophylles d'Espagne deux ensembles étaient individualisables :

- les *Quercetalia ilicis* qui représentent les structures forestières potentielles qui peuvent se développer en zones bioclimatiques : sub-humide, humide et per-humide. Les strates arbustives et herbacées, très appauvries floristiquement en raison de l'incidence des frondaisons du Chêne vert, sont représentées par des espèces sylvatiques particulières ou ayant leur optimum dans ces formations ;
- les *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* qui constituent des structures potentielles de type pré-steppique en zone bioclimatique semi-aride. En zones sub-humide, humide et per-humide, ces groupements traduisent des stades de dégradation ou de reconstitution pré-forestiers des chênaies des *Quercetalia ilicis*.

LOISEL (1976) individualisait ces deux ordres dans le sud-est méditerranéen français en rattachant au premier la plupart des yeuseraies, et au second les ensembles réunissant les chênaies à *Quercus coccifera* et les pinèdes de Pin d'Alep.

Ce sont les travaux plus récents (BARBERO et LOISEL, 1983) qui ont permis de déboucher sur une meilleure connaissance des diverses structures organisées par le Chêne vert. La composition floristique actuelle de ces formations obéit à la fois à des facteurs abiotiques - climat, substrat - mais aussi à des facteurs anthropi-

N° de relevé		1	2	3	4	5	6	7
Surface (m2)		100	100	100	100	100	100	100
Recouvrement % : arborescent		100	100	100	80	100	100	100
Pente (°)		40	60	60	60	40	40	15
Exposition		S	S	S	S	S	S	S
Altitude		560	570	580	530	580	580	520
Age		25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30

Espèces des Quercetea ilicis :

<i>Phillyrea media</i>	3.3	3.3	3.3	3.3	4.3	1.3	4.4
<i>Quercus ilex</i>	.	2.3	2.3	2.3	2.4	3.4	3.3

Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :

<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	+	.	.	.	+
<i>Rubia peregrina</i>	.	.	.	.	+	+	3.2

Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :

<i>Asparagus acutifolius</i>	+	+	1.1	.	+	.	.
<i>Teucrium chamaedrys</i> subsp. <i>ninnatifidum</i>	.	+1	.	+1	1.2	+	1.1
<i>Lonicera implexa</i>	.	.	.	.	.	.	2.3
<i>Clematis flammula</i>	.	.	.	.	.	.	1.1

Espèces des Pistacio-Rhamnetalia :

<i>Pistacia terebinthus</i>	2.3	2.3	1.3	2.2	3.3	+1	.
<i>Rhamnus alaternus</i>	.	.	1.2	.	1.3	.	.
<i>Juniperus oxycedrus</i>	.	.	.	.	+1	.	1.3
<i>Osyris alba</i>	3.3	.	.	3.3	.	1.2	4.4
<i>Euphorbia characias</i>	.	.	.	.	1.2	+1	.

Espèces des Quercetea pubescentis :

<i>Quercus pubescens</i>	.	.	.	.	.	.	4.4
<i>Rhus cotinus</i>	.	.	.	.	.	.	3.4
<i>Amelanchier ovalis</i>	.	.	.	.	.	.	1.3
<i>Sorbus aria</i>	.	.	.	.	.	.	+

Espèces des Querceto-Fagea :

<i>Juniperus communis</i>	.	.	.	.	+1	.	1.3

Espèces des fruticées hautes : (Ononido-Rosmarinetea)

<i>Cistus albidus</i>	3.3	3.3	1.3	2.2	3.2	1.2	.

Espèces des fruticées basses et des pelouses :

Espèces caractéristiques des Festuco-Brachypodio-Bromea

<i>Brachypodium ramosum</i>	3.3	2.3	2.3	3.3	3.3	2.1	+
<i>Dactylis hispanica</i>	.	+	+	.	+	.	.
<i>Asphodelus cerasifer</i>	.	.	.	.	1.1	+1	+
<i>Stachys recta</i>	+	.	.	+	.	.	.
<i>Silene nutans</i>	.	.	.	.	+	1.2	.
<i>Iris chamaeiris</i>	1.1	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Sanonaria ocimoides</i>	.	.	.	.	.	.	2.2
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Arabis hirsuta</i>	.	+	.	.	1.1	.	.
<i>Psoralea bituminosa</i>	.	.	.	.	.	+	.

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Euphorbia spinosa</i>	3.3	+	+	.	1.2	.	.
<i>Cytisus argenteus</i>	3.3	+	+	.	+	+1	.
<i>Ononis minutissima</i>	+	.	.	.	1.1	+1	.
<i>Thymus vulgaris</i>	.	.	1.1	.	3.2	.	.
<i>Galium mollugo</i> subsp <i>corradaefolium</i>	.	.	.	.	+	+	.
<i>Carex halleriana</i>	.	.	.	.	.	+	1.1
<i>Fumana ericoides</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Stypa juncea</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Thapsia villosa</i>	.	.	.	.	+	.	.

Autres espèces :

<i>Ceterach officinarum</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Geranium sanguineum</i>	.	.	.	.	.	.	+

TABEAU N°1 (transect Fig. 1.)

N° de relevé	:.....	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Surface (m2)	:.....	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Recouvrement arborescent %	:.....	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Pente (%)	:.....	25	15	15	15	30	30	30	30	30
Exposition	:.....	N	N	N	N	N	N	N	N	N
Age	:.....	60/65	60/65	60/65	60/65	60/65	60/65	60/65	60/65	60/65
Altitude	:.....	570	580	580	570	560	550	540	520	500

Espèces des Quercetea ilicis :

<i>Quercus ilex</i>	5.5	5.5	5.5	4.4	4.4	4.4	5.5	1.2	+1
<i>Phillyrea media</i>	2.2	2.2	2.2	3.3	2.2	2.2	3.3	1.3	1.2

Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :

<i>Rubia peregrina</i>	2.1	.	3.3	3.3	3.3	1.2	2.1	1.2	.
<i>Viola scotophylla</i>	1.2	+1	.	+	2.2	.	1.1	1.1	1.2
<i>Carex longiseta</i>	.	.	2.2	2.1	+	.	2.1	.	.
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Asplenium adnatum nigrum subsp onopteris</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.

Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :

<i>Lonicera implexa</i>	.	+1	+1	.	.	.	1.3	.	.
<i>Rosa sempervirens</i>	.	+	.	+1	.	.	.	.	.
<i>Teucrium chamaedrys subsp ninnatifidum</i> ..	.	+1	.	.	1.1	.	1.1	+	.
<i>Asparagus acutifolius</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.

Espèces des Pistacio-Rhamnetalia :

<i>Juniperus oxycedrus</i>	.	.	.	.	.	.	+1	.	.
<i>Osyris alba</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.

Espèces des Quercetea et Quercetalia pubescentis :

<i>Quercus pubescens</i>	1.3	1.3	1.3	2.3	1.3	.	2.2	5.5	5.5
<i>Sorbus aria</i>	1.2	+	+	.	+1	+	+1	2.2	2.2
<i>Sorbus torminalis</i>	1.1	+	+	+	2.2	1.3	+1	.	+1
<i>Acer monspessulanum</i>	1.2	1.2	.	.	.	+1	.	+1	2.1
<i>Cornus mas</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	1.3
<i>Buxus sempervirens</i>	.	.	.	.	.	3.3	4.4	4.4	4.4
<i>Virbunum lantana</i>	.	.	.	2.3	.	.	.	.	.
<i>Cytisus sessilifolius</i>	+	.	1.1	.	+	.	+1	.	.
<i>Amelanchier ovalis</i>	.	.	.	+1	2.1	.	1.2	2.1	.
<i>Coronilla emerus</i>	.	.	.	.	.	+	1.2	+1	+1
<i>Lonicera etrusca</i>	.	.	.	.	.	.	1.3	.	.
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	1.2	.	1.3	1.1	.	.	+	1.1	+
<i>Melittis melissophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	+	2.1	.
<i>Cephalanthera rubra</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum montanum</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Lathyrus latifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.3
<i>Primula officinalis subsp columnae</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Fritillaria involucrata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Espèces des Querco-Fagea :

<i>Hedera helix</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	3.1
<i>Betonica officinalis</i>	.	.	+.1	2.1	+	.	.	.	1.1
<i>Hepatica triloba</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.2	3.2
<i>Epipactis latifolia</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Vicia sepium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2.1
<i>Luzula forsteri</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2.1
<i>Symphytum tuberosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Brachypodium silvaticum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Espèces des Fagetalia :

<i>Campanula trachelium</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Festuca heterophylla</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1
<i>Monotropa hypopitys</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.

Espèces des fruticées basses et pelouses :

Espèces caractéristiques des Festuco-Brachypodio-Bromea :

<i>Silene nutans</i>	.	.	+	+	.	1.1	+	+	+
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	2.4	.	.	1.1	2.2	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	.	1.3	.	.	.	3.3	2.2
<i>Scabiosa columbaria</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Lotus delortii</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Potentilla hirta</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Polugala nicaeensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Pimpinella saxifraga</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Saponaria ocimoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Trifolium medium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Espèces des Ononido-Rosmarinetea :

<i>Galium mollugo</i> subsp <i>corrudaefolium</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	+
<i>Genista hispanica</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Carex halleriana</i>	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.
<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.

Autres espèces :

<i>Hieracium murorum</i>	.	.	1.1	1.1	.	.	1.1	2.1	2.2
<i>Rosa canina</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.

* relevé correspondant à la station 5

TABLEAU N°2 (transect Fig. 1.)

ques souvent négligés dans les recherches qui avaient été entreprises. De ce fait, ce que l'on observe actuellement ne représente que des individus de groupements de transition d'une chaîne dynamique conduisant à l'association potentielle.

La plupart des yeuseraies aujourd'hui représentent:

- lorsqu'elles sont denses, d'anciens taillis d'affouage
- lorsqu'elles sont ouvertes, des zones ayant subi des incendies

répétitifs, ou bien d'anciens territoires de parcours où le dessouchage était réalisé pour permettre le développement d'espèces pastorales.

III.3) Hiérarchie phytosociologique des chênaies

III.3.1) Chênaies des *Pistacio-Rhamnetalia*

En forêt de Rians, les espèces qu'il convient de rattacher aux *Pistacio-Rhamnetalia* sont: *Clematis flammula*, *Euphorbia characias*, *Rhamnus alaternus*, *Pistacia terebinthus*, *Juniperus oxycedrus*, *Osyris alba*, *Jasminus fruticans*; *Quercus coccifera* y est rare.

En Provence, tous ces groupements s'encartent dans l'alliance *Rhamno-Quercion-cocciferae* (RIVAS-MARTINEZ, 1975), et constituent en tout état de cause des formations très ouvertes de type pré-forestier: structures de transition vers des taillis denses avec tous les intermédiaires possibles.

III.3.2) Chênaies des *Quercetalia ilicis*

Dans les taillis en voie d'évolution vers les structures forestières apparaissent des espèces caractéristiques des *Quercetea* et *Quercetalia ilicis*.

Certaines sont mésohéliophiles: *Asparagus acutifolius*, *Lonicera implexa*, *Teucrium chamaedrys* subsp *pinnatifidum*.

D'autres sont mésosciadophiles: *Ruscus aculeatus*, *Lathyrus latifolius*, *Carex longiseta*, *Rubia peregrina*.

Ces espèces se rencontrent à la fois dans les structures pré-forestières évoluées et dans les taillis denses. Elles se situent donc à l'interface des chênaies des *Pistacio-Rhamnetalia* et des *Quercetalia ilicis*.

Dans les taillis plus âgés et fermés, ou dans les vallons, les conditions écologiques ainsi que l'impact du feuillage sempervirent du Chêne vert sont tels que ne se développent pas ou plus les espèces précédentes.

En forêt, les espèces qui se maintiennent le mieux sont des mésosciadophiles: *Phillyrea media*, *Phillyrea latifolia*, *Viburnum tinus*. Parmi les sciadophiles on peut citer: *Epipactis microphylla*, *Viola scotophylla*, *Asplenium adiantum-nigrum*.

Dans certaines structures où la concurrence *Quercus ilex-Phillyrea media* est très forte, le sous-bois se réduit à quelques espèces d'orchidées.

La chênaie verte potentielle ne représente alors en fait qu'une structure de végétation appauvrie par rapport au *Quercetum ilicis galloprovinciale* défini par BRAUN-BLANQUET.

C'est probablement le régime de taillis qui a conduit à l'individualisation de stades intermédiaires où s'associent sciadophiles et mésosciadophiles, la strate herbacée à orchidées étant assez rare à la Gardiole de Rians (Tableau 2, relevés n° 3 et 5; tableau 4, relevés n° 3, 6 ; tableau 5, relevé n° 2).

III.4) Phytoécologie et dynamisme des chênaies

III.4.1) Les chênaies vertes des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*

III.4.1.1) Les chênaies saxicoles à *Juniperus phoenicea*

Là où le substrat affleure et où la pédogénèse est considérablement

N° de relevé	:.....	1	2	3	4	5	6
Surface (m2)	:.....	100	100	100	100	100	100
Recouvrement % : arborescent	:.....	100	100	100	100	100	100
Pente (°)	:.....	60	60	60	60	60	60
Exposition	:.....	S	S	S	S	S	S
Altitude	:.....	550	540	530	520	510	500
Age	:.....	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30

Espèces des Quercetea ilicis :

<i>Quercus ilex</i>	5.5	5.4	5.5	5.5	5.5	2.3
<i>Phillyrea media</i>	+	2.3	1.2	1.2	.	.
<i>Phillyrea latifolia</i>	.	.	.	+1	1.2	.

Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :

<i>Rubia peregrina</i>	+1	.	1.1	.	2.2	1.1
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	1.1	1.1	1.1	.
<i>Viola scotophylla</i>	.	.	.	.	+	.

Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :

<i>Asparagus acutifolius</i>	1.1	+	+	+1	.	.
<i>Lonicera implexa</i>	.	+	+	+1	.	.
<i>Rosa sempervirens</i>	.	.	.	+	1.1	.
<i>Clematis flammula</i>	.	.	.	+	.	+1
<i>Teucrium chamaedrys</i> subsp. <i>ninnatifidum</i>	.	.	.	.	+	.

Espèces des Pistacio-Rhamnetalia :

<i>Pistacia terebinthus</i>	.	1.1	.	.	.	.
<i>Euphorbia characias</i>	.	.	.	.	.	+

Espèces des Quercetea et Quercetalia pubescentis :

<i>Sorbus torminalis</i>	.	.	.	.	+	+1
<i>Acer monspessulanum</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Quercus pubescens</i>	.	.	.	.	.	4.3
<i>Sorbus aria</i>	.	.	.	.	.	1.3
<i>Cornus mas</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Cytisus sessilifolius</i>	.	.	.	.	+	2.3
<i>Coronilla emerus</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Dictamnus alba</i>	.	.	.	.	.	2.3
<i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i>	.	.	.	.	.	1.3
<i>Inula spiraeifolia</i>	.	.	.	.	.	+

Espèces des Querco-Fagea :

<i>Acer campestre</i>	.	.	.	.	.	+
<i>Ligustrum vulgare</i>	.	.	.	.	1.1	+
<i>Hedera helix</i>	.	.	.	.	1.1	2.3
<i>Evonymus europaeus</i>	.	.	.	.	1.2	.
<i>Prunus spinosa</i>	.	.	.	.	1.1	.
<i>Tamus communis</i>	.	.	+	.	+1	1.1
<i>Calamintha officinalis</i>	.	.	.	.	.	+

Autres espèces :

<i>Rosa canina</i>	.	.	.	.	.	+1
<i>Potentilla hirta</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Rubus ulmifolius</i>	.	.	.	.	.	+

TABLEAU N°3 (transect Fig. 1.)

ralentie, sur crêtes ventées et fortes pentes, les structures de végétation que l'on observe s'apparentent au *Junipero (phoeniceae) Quercetum ilicis* (LOISEL, 1976).

Ces structures bien représentées dans les Alpes-Maritimes et en Provence, constituent des groupements localisés en forêt de la Gardiole (Tableau 1).

Ces groupements saxicoles, fortement adaptés aux contrastes thermiques peuvent pénétrer en enclaves jusque dans les territoires potentiels des chênaies pubescentes du *Buxo-Quercion*.

En région de la Gardiole, ils constituent des ensembles de transition entre les formations littorales homologues et celles rupicoles situées plus à l'intérieur des terres où se localisent les derniers îlots de Chêne vert (Durance, Verdon).

III.4.1.2) Les chênaies vertes à Térébinthe

Dans ces chênaies, le recouvrement par le Chêne vert est discontinu.

Ces formations se présentent spatialement sous deux aspects inégalement répartis:

- l'un occupe des surfaces importantes et correspond à des chênaies ouvertes représentant d'anciens territoires de parcours où des cépées ont été probablement dessouchées dans des peuplements à recouvrement discontinu. Cette pratique était employée pour permettre la régénération et le développement d'espèces pastorales absentes dans les yeuseraies à couronne jointive.

- l'autre se répartit en marge des taillis et forme les groupements de manteaux forestiers qualifiés souvent de pré-forestiers.

En forêt communale et privée, le premier ensemble est fréquent du fait d'une gestion sylvo-pastorale.

Le deuxième ensemble prédomine en forêt domaniale de la Gardiole de Rians, où les bordures des taillis denses sont occupées par les espèces héliophiles des *Pistacio-Rhamnetalia*.

Le tableau 1, donne un aperçu de la composition floristique du groupement de manteau forestier. Il réunit sept relevés effectués le long d'un transect en versant sud d'un haut de pente à un bas de pente; cette dernière varie entre 40° et 60°, à l'exception du dernier relevé réalisé en bordure de talweg. L'âge du groupement est de l'ordre de 25-30 ans.

Les espèces arborescentes dominantes sont: *Phillyrea media*, *Quercus ilex* et *Pistacia terebinthus*. Il faut toutefois noter que le recouvrement du Chêne vert varie dans la plupart des relevés de 20% à 40%. De ce fait, les conditions de lumière créées ont permis le développement du *Pistacia terebinthus*. Elles ont aussi favorisé l'extension de xérohéliophiles arbustives inégalement développées selon les individus de groupement: *Rhamnus alaternus*, *Juniperus oxycedrus*, *Osyris alba*, *Euphorbia characias*.

A ce groupe s'associent des espèces herbacées ou lianoïdes mésohéliophiles de plus grande amplitude écologique que l'on retrouve dans les chênaies héliophiles et sciaphiles; ce sont: *Lonicera implexa*, *Clematis flammula*, *Asparagus acutifolius*, *Teucrium chamaedrys* subsp *pinnatifidum*.

Les sciaphiles telles que *Ruscus aculeatus*, *Rubia peregrina*, sont inégalement distribuées et se réfugient souvent dans les cépées.

Il faut souligner l'importance d'arbustives basses comme *Cistus albidus*, ou encore des chamaephytes caractéristiques des *Ononido-Rosmarinetea* qui déterminent d'importants faciès: *Euphorbia spinosa*, *Cytisus argenteus*, *Thymus vulgaris*.

Enfin les pastorales comme *Brachypodium ramosum* sont bien représentées.

Le groupement à *Quercus ilex* et *Pistacia terebinthus* représente un ensemble de transition appartenant au *Pistacio-Rhamnetalia*.

Le *Quercetum ilicis galloprovinciale pistacietosum* (BRAUN-BLANQUET, 1935-1936) (= *Virbuno-Quercetum ilicis pistacietosum terebinthi*: RIVAS-MARTINEZ, RIVAS-GODAY, 1974) réunit probablement certaines structures de végétation qui devraient lui être rattachées.

Le groupement à *Pistacia terebinthus* et *Quercus ilex* est donc bien individualisé sur pente en versant sud. En bas de pente, sur sols plus profonds colluvionnaires (CALLOT), la transition se fait vers des peuplements à Chêne pubescent ou des peuplements mixtes à Chêne vert - Chêne pubescent. Cette situation est illustrée par le relevé n° 7, avec la maintenance des espèces des *Pistacio-Rhamnetalia* également adaptées aux sols profonds: *Osyris alba*, *Juniperus oxycedrus*. On note l'apparition des caractéristiques de la chênaie pubescente: *Rhus cotinus*, *Amelanchier ovalis*, *Juniperus communis*.

III.4.2) Les chênaies des *Quercetalia ilicis*

III.4.2.1) Caractères communs à l'ensemble des taillis

Quelle que soit la situation du relevé, les taillis denses présentent dans leurs strates - arborescente, arbustive, herbacée - une très grande homogénéité structurale.

Les taillis de la Gardiole montrent quel que soit leur âge, trois, rarement quatre strates principales:

- une strate arborescente supérieure, caractérisée par la dominance absolue du Chêne vert qui, rejetant bien de souche, parvient à s'assurer d'emblée la suprématie dans le taillis
- une strate arbustive supérieure constituée essentiellement par *Phillyrea media*. Cette essence rejette bien de souche mais se trouve rapidement dominée par le Chêne vert
- une strate arbustive inférieure irrégulièrement représentée avec, selon les stations, *Rosa sempervirens*, *Ruscus aculeatus* et parfois *Buxus sempervirens*
- une strate herbacée à recouvrement très faible sauf dans les vallons. Les espèces les plus fréquentes sont: *Viola scotophylla*, *Carex longisetata*. L'espèce la plus constante dans les taillis fermés est *Rubia peregrina*, appelée plus communément la garance. Elle y reste à l'état herbacé et s'y multiplie végétativement.

Les lianes lorsqu'elles sont présentes dans les relevés se disposent préférentiellement là où existent les plages de lumière. Cependant, elles n'ont jamais la vitalité qu'on leur connaît en stations pré-forestières: *Lonicera implexa*, *Asparagus acutifolius*, *Clematis flammula*.

Il est difficile de rattacher ces structures à des associations déjà décrites, la plupart d'entre elles représentant des stades évolutifs intermédiaires.

Par ailleurs, dans l'aire plus méditerranéenne du Chêne vert, l'association qui se rapproche le plus de ces structures est le *Viburno-Quercetum ilicis* (RIVAS-GODAY et RIVAS-MARTINEZ, 1974). Cependant, *Viburnum tinus* fait ici totalement défaut et c'est un aspect plus appauvri de cette association qui est observable en Gardiole.

En Gardiole de Rians, le terme de groupement à Chêne vert et *Rubia peregrina* pourrait être proposé pour réunir l'ensemble des structures de taillis caractérisé par le groupe des sciaphiles: *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Viola scotophylla*...; les espèces sont indicatrices par ailleurs de la présence d'un mull forestier sur des profils de sols bruns. Là où la pédogénèse est suffisante, certaines structures montrent un cortège floristique identique à celui des vieilles forêts de Chêne vert. C'est le

		*	*	*				*	
N° de relevé	:.....	1	2	3	4	5	6	7	8
Surface (m2)	:.....	100	100	100	100	100	100	100	100
Recouvrement % : arborescent	:.....	100	100	100	100	100	100	100	100
Pente (%)	:	40	40	40	40	25	40	10	40
Exposition	:.....	S	S	S	S	S	S	S	S
Altitude (m)	:.....	560	560	560	560	530	570	560	560
Age	:.....	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	25/30	40/45

Espèces des Quercetalia ilicis :

<i>Quercus ilex</i>	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	4.4	2.3	5.5
<i>Phillyrea media</i>	2.4	1.3	3.3	2.1	2.2	1.3	3.3	2.2

Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :

<i>Rubia peregrina</i>	2.2	1.1	1.1	.	1.1	2.2	2.2	+
<i>Viola scotophylla</i>	.	.	.	+	.	.	+	.
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Epipactis microphylla</i>	.	.	.	.	.	+	.	.

Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :

<i>Asparagus acutifolius</i>	2.1	1.1	+	1.1	+	1.2	.	+
<i>Lonicera implexa</i>	+	1.1	.	.	+	.	+	.
<i>Clematis flammula</i>	+	.	.	.	+	+	.	+
<i>Teucrium chamaedrys</i> subsp. <i>pinnatifidum</i>	.	.	.	.	+	.	1.2	.
<i>Rosa sempervirens</i>	1.3	.	.	.	.	.	.	.

Espèces des Pistacio-Rhamnetalia :

<i>Pistacia terebinthus</i>	1.3	.	.	.	+	.	.	.
<i>Rhamnus alaternus</i>	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Juniperus oxycedrus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Euphorbia characias</i>	+	.	.	.	.	.	+	.
<i>Osyris alba</i>	.	.	.	+	.	.	.	.

Espèces des Quercetea pubescentis :

<i>Quercus pubescens</i>	.	+2	.	1.3	1.2	1.3	4.4	1.3
<i>Sorbus torminalis</i>	.	+2	.	1.2	.	1.1	1.2	+
<i>Acer monspessulanum</i>	.	.	+	1.3	+	1.3	1.3	.
<i>Sorbus aria</i>	.	.	.	+	.	.	+	.
<i>Cornus mas</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Amelanchier ovalis</i>	.	.	.	.	+	.	1.3	.
<i>Cytisus sessilifolius</i>	.	.	.	.	+	.	2.2	.
<i>Buxus sempervirens</i>	2.4	.	.	.	.	.	.	.
<i>Viburnum lantana</i>	.	.	.	.	.	1.2	.	.
<i>Coronilla emerus</i>	.	.	.	.	.	.	.	1.3
<i>Lonicera etrusca</i>	.	.	.	.	.	.	1.1	.
<i>Lithospermum purpureo coeruleum</i>	.	.	.	.	.	2.3	.	.
<i>Melittis melissophyllum</i>	.	.	.	.	.	.	1.2	.
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.

Espèces des Querco-Fagea

<i>Acer campestre</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Tamus communis</i>	.	.	+	+	.	1.2	.	+
<i>Cephalanthera alba</i>	.	.	+	.	.	+	.	.
<i>Epipactis latifolia</i>	.	.	.	.	.	+	.	.

Espèces des fruticées hautes : (Ononido-Rosmarinetea)

<i>Rosmarinus officinalis</i>	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Cistus albidus</i>	.	.	.	.	+	.	.	.

Espèces des fruticées basses et pelouses :

Espèces des Festuco-Brachypodio-Bromea

<i>Brachypodium ramosum</i>	+	.	.	.	.	.	1.2	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	.	.	.	.	2.2	.
<i>Bromus erectus</i>	.	.	.	.	.	.	1.2	.
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	.	.	.	1.1	.
<i>Helianthemum italicum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Lotus delortii</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Silene nutans</i>	.	.	.	.	.	.	+	.

Espèces des Ononido-Rosmarinetea

<i>Carex halleriana</i>	.	.	.	.	+	.	+	.
<i>Galium mollugo</i> ssp <i>corrudaefolium</i>	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Genista pilosa</i>	.	.	.	.	.	.	2.2	.
<i>Genista hispanica</i>	.	.	.	.	.	.	1.2	.
<i>Teucrium montanum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.

Autres espèces :

<i>Anthericum liliago</i>	.	.	.	.	+	.	.	.

* Relevés correspondant respectivement aux stations 1, 2, 3, 4

TABLEAU N°4 (transect Fig. 1.)

		*			
N° de relevé	:.....	1	2	3	4
Surface (m2)	:.....	100	100	100	100
Recouvrement % : arborescent	:.....	100	100	100	100
Pente (°)	:.....	60	40	60	60
Exposition	:.....	N	S	N	N
Altitude (m)	:.....	500	500	500	500
Age	:.....	25/30	25/30	25/30	25/30
<u>Espèces des Quercetalia ilicis :</u>					
<i>Quercus ilex</i>		5.5	4.4	3.3	4.3
<i>Phillyrea media</i>		2.2	2.3	+	2.3
<u>Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :</u>					
<i>Rubia peregrina</i>		+	2.2	.	1.2
<i>Viola scotophylla</i>		.	+	1.1	1.2
<i>Ruscus aculeatus</i>		1.2	.	+	.
<i>Asplenium onopteris</i>		+	.	.	.
<i>Epipactis microphylla</i>		.	+1	.	.
<u>Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :</u>					
<i>Asparagus acutifolius</i>		1.1	1.2	+	.
<i>Clematis flammula</i>		.	+1	.	.
<i>Rosa sempervirens</i>		.	+	.	.
<u>Espèces des Quercetea et Quercetalia pubescentis :</u>					
<i>Acer monspessulanum</i>		1.2	2.4	1.2	1.2
<i>Sorbus torminalis</i>		+	+1	1.2	1.2
<i>Sorbus aria</i>		2.1	.	+	+
<i>Quercus pubescens</i>		.	1.3	2.2	4.4
<i>Cornus mas</i>		.	1.3	2.2	1.3
<i>Viburnum lantana</i>		.	.	.	1.2
<i>Coronilla emerus</i>		.	.	.	1.2
<i>Cephalanthera pallens</i>		.	+	.	.
<i>Lithospermum purpureo-coeruleum</i>		.	.	.	+
<i>Lamium maculatum</i>		.	.	.	2.2
<u>Espèces des Querco-Fagea :</u>					
<i>Malus acerba</i>		.	.	.	1.3
<i>Evonymus europaeus</i>		.	.	2.1	1.2
<i>Prunus spinosa</i>		.	.	+	2.2
<i>Ligustrum vulgare</i>		.	.	1.2	+
<i>Hedera helix</i>		.	.	1.2	4.4
<i>Tamus communis</i>		+	2.3	1.1	.
<i>Clematis vitalba</i>		.	.	.	+
<u>Autres espèces :</u>					
<i>Rosa canina</i>		.	.	+	.
<i>Asplenium trichomanes</i>		+	.	.	.
<i>Carex halleriana</i>		.	.	.	+

* Relevé correspondant à la station n°6.

TABLEAU N° 5 (transect Fig. 1.)

cas pour les relevés n°2 du tableau 5, et n°6 du tableau 4 qui représentent des chênaies de vallons ou de microdépressions à bonne pédogénèse. Elles correspondent à l'*Epipactido-Quercetum ilicis* association potentielle du *Quercion ilicis* à l'étage mésoméditerranéen en zone bioclimatique sub-humide et humide caractérisée par: *Epipactis microphylla*, *Cephalanthera alba*, *Cephalanthera pallens*, *Epipactis latifolia*. On notera dans ces relevés la disparition des espèces des *Pistacio-Rhamnetalia* encore inégalement présentes dans les chênaies à *Rubia peregrina*.

La variabilité floristique au sein du taillis est donc introduite par l'apport d'un certain nombre d'espèces différentielles qui traduisent les potentialités stationnelles liées à l'exposition ou à la topographie.

III.4.2.2) Variations spatiales du taillis

a - Influence des facteurs exposition et pente

Le tableau n°2 regroupe neuf relevés effectués en bordure du layon 3 et sur des pentes comprises entre 15° et 30°, en exposition nord, depuis un haut de pente jusqu'à un bas de talweg où le Chêne vert cède sa place au Chêne pubescent.

Le tableau 3 réunit six relevés réalisés en exposition sud sur pente forte, 60° en moyenne. En bas de pente, *Quercus ilex* est en mélange avec *Quercus pubescens* qui domine.

Ces deux groupes de relevés traduisent des conditions d'exposition très contrastées.

La pente plus marquée pour les relevés du tableau 3 accentue le handicap lié à la pédogénèse, tendance accusée par l'âge des taillis qui ont en moyenne 30 à 35 ans de moins que ceux du tableau 2.

★★ Dans le tableau 2, les deux derniers relevés (n° 8 et 9) doivent être considérés comme appartenant déjà à des chênaies pubescentes très proches floristiquement du *Buxo-Quercetum pubescentis*. Les sept premiers relevés, dont le n°5 correspond à la placette étudiée du point de vue de la densité des brins, montrent qu'en versant nord, la chênaie verte présente:

- une strate arborescente diversifiée avec *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*, mais où *Quercus pubescens* est quasiment constant

- une strate arbustive représentée par *Viburnum lantana*, *Cytisus sessilifolius*, *Amelanchier ovalis*, *Coronilla emerus*, *Lonicera etrusca*. Cette strate s'individualise d'autant mieux qu'on atteint un bas de pente ou que le Chêne pubescent tend à s'installer. Le fonctionnement phénologique de *Quercus pubescens* permet en effet le développement des arbustives pré-citées. En haut de pente (trois premiers relevés), cette strate est très irrégulièrement représentée.

- une strate herbacée bien individualisée avec *Viola scotophylla*, *Chrysanthemum corymbosum*, *Betonica officinalis*, *Silene nutans*...

On peut se demander si la "remontée biologique" bien engagée en versant nord ne conduira pas à la longue à un remplacement du Chêne vert par le Chêne pubescent. La composition floristique et la stratification observée à partir du quatrième relevé pourraient le faire penser.

Il faut noter en outre, pour le relevé n°6, le développement d'un groupement à *Quercus ilex* et *Buxus sempervirens*, qui correspond à une zone où le substrat affleure. Ce relevé traduit la concurrence très forte des espèces sclérophylles entre elles: *Quercus ilex* pour la strate arborescente, *Phillyrea media* pour la strate arbustive supérieure, *Buxus sempervirens* pour la strate arbustive. La lumière n'atteignant pratiquement pas le sol, la strate herbacée est presque nulle, à l'exception de *Rubia peregrina*.

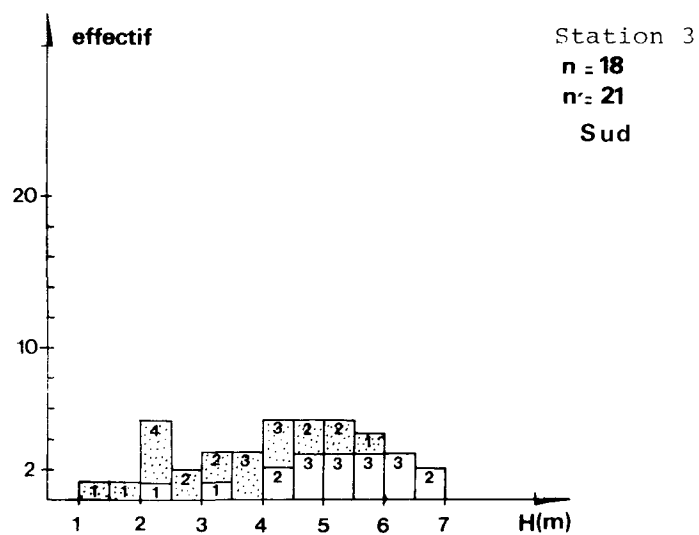
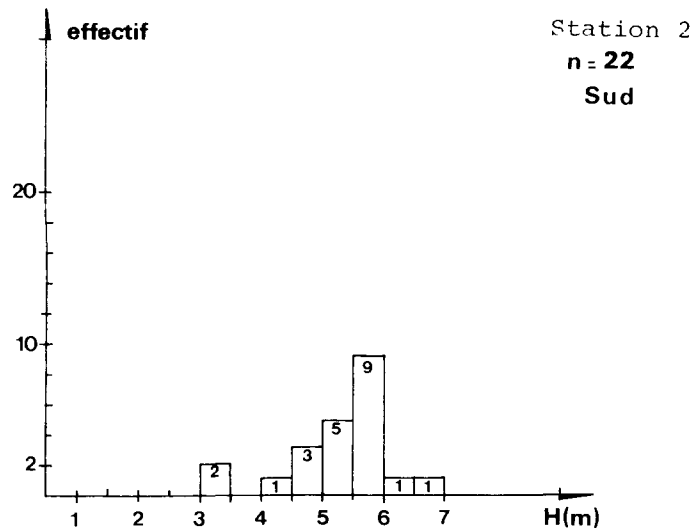
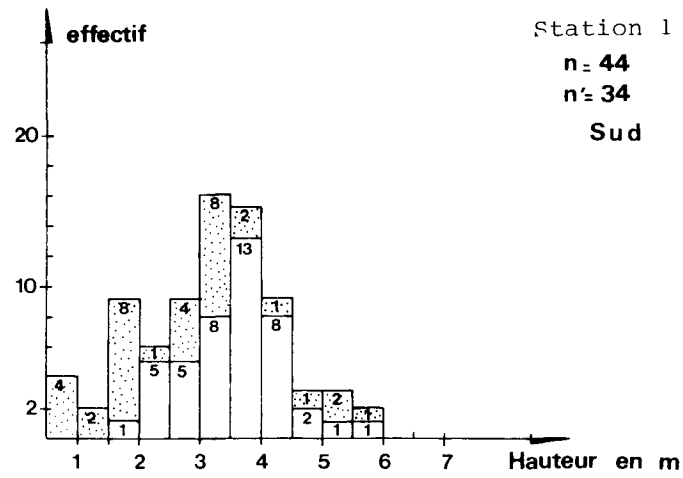


Fig. 3 - Répartition des hauteurs moyennes des cépées.

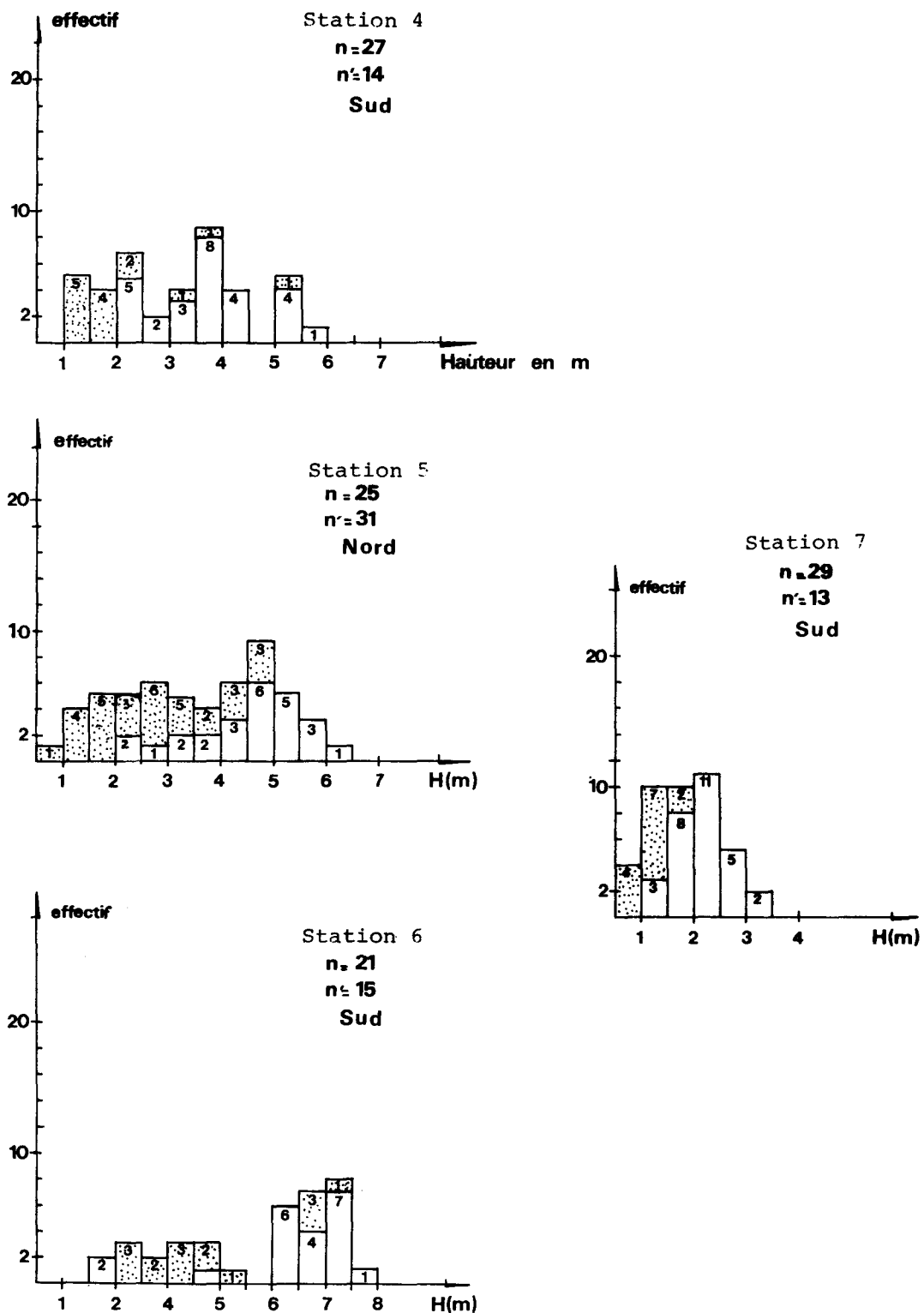


Fig. 3 - Répartition des hauteurs moyennes des cypées.

Dans la station 5 (tableau 2, relevé n°5), par comparaison avec les autres placettes inventoriées du point de vue de la densité, on peut constater que le nombre de cépées de Chêne vert est inférieur à celui des autres essences présentes bien que *Quercus ilex* domine dans la strate arborescente (Figure n°3). Le nombre moyen de brins vivants par cépée, toutes essences confondues, dans cette station la plus âgée de toute, est également le plus bas (égal à 2,6), ce qui traduit le phénomène de dépressage naturel au cours du temps (tableau n° 7).

★ Le tableau 3 montre au contraire qu'en versant sud la situation est radicalement différente.

Les quatre premiers relevés montrent que la chênaie de versant sud est marquée sur forte pente (60°) par la dominance absolue du Chêne vert associé à *Phillyrea media*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*, *Sorbus aria*, *Quercus pubescens*, présents en versant nord sur pente moyenne, font ici totalement défaut. De même, manquent dans la strate herbacée des espèces plus exigeantes comme *Viola scotophylla*, *Carex longiseta*.

Cependant le relevé n°6 représente en fait une chênaie mixte de fond de vallon à strates arborescente et arbustive bien diversifiées et évoluant plutôt vers une chênaie pubescente. Le relevé n°5 traduit la proximité du vallon avec une strate arbustive de chênaie pubescente à *Ligustrum vulgare*, *Evonymus europaeus*, *Prunus spinosa*.

Ce sont donc probablement les conditions d'exposition qui expliquent les principales différences entre les chênaies de versant sud et nord, mais aussi les conditions topographiques puisque dans les micro-dépressions où le bilan hydrique du sol est meilleur, une strate arborescente se différencie dans le taillis.

b - Effets de la topographie

Les facteurs topographiques jouent un rôle important dans l'individualisation des structures de végétation organisées par le Chêne vert.

★ En fond de vallon (tableau 5), sur pente moyenne à forte comprise entre 40° et 60°, le Chêne vert peut être dominant (relevés n°1 et 2) ou plus concurrencé par le Chêne pubescent (relevés n°3 et 4). Le relevé 4 marque une zone de forte compétition entre *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* où ce dernier dépasse même le Chêne vert.

La strate arborescente associée au Chêne vert est importante avec: *Acer monspessulanum*, *Sorbus torminalis*, *Sorbus aria*; *Cornus mas* y est une excellente différentielle.

Les herbacées mésophiles du mull forestier sont bien représentées: *Viola scotophylla*, *Tamus communis*.

Dans les relevés n°3 et 4, l'infiltration importante des caducifoliés - *Acer monspessulanum*, *Sorbus torminalis*, *Cornus mas* - permet le développement important d'une strate arbustive caractéristique de chênaie pubescente à phénophases avec: *Viburnum lantana*, *Coronilla emerus*, *Evonymus europaeus*, *Prunus spinosa*, *Ligustrum vulgare*.

Dans la station 6, âgée de 25-30 ans et située en fond de vallon, l'étude de la densité des brins, comparée à la station 5 beaucoup plus âgée (tableau 7) montre que le dépressage naturel y est bien engagé (nombre moyen de brins vivants par cépée toutes essences confondues est de 3,8 sur la station 6, et de 2,6 pour la station 5). Ceci traduit aussi l'incidence des conditions écologiques dans le dépressage; lorsque le sol est profond et qu'il existe un bon bilan hydrique, le dépressage naturel se produit de façon plus précoce. Cette particularité apparaît d'une façon encore plus précoce si l'on compare les stations 6 et 3 à la station 1, de même âge, de même exposition, mais en haut de pente. Le nombre moyen de brins vivants par cépée, toutes essences confondues est respectivement de 3,8 - 2,8 - 5,2.

		*				
N° de relevé	:.....	1	2	3	4	5
Surface (m2)	:.....	100	100	100	100	100
Recouvrement % : arborescent	:.....	100	100	100	100	100
Pente (°)	:.....	10	10	30	30	30
Exposition	:.....	S	S	S	S	S
Altitude	:.....	450	450	400	400	400
Age	:.....	5/10	5/10	>50	>50	>50
<u>Espèces des Quercetalia ilicis :</u>						
<i>Quercus ilex</i>		5.5	2.2	2.3	5.5	5.5
<i>Phillyrea media</i>		2.2	2.3	3.3	2.2	3.3
<u>Caractéristiques des chênaies vertes sciaphiles :</u>						
<i>Rubia peregrina</i>		1.2	1.1	.	3.3	3.2
<u>Espèces communes aux chênaies vertes sciaphiles et héliophiles :</u>						
<i>Lonicera implexa</i>		+	1.1	.	+	.
<i>Teucrium chamaedrys</i> subsp <i>pinnatifidum</i>		2.2	1.1	.	.	.
<i>Asparagus acutifolius</i>		.	.	.	+	.
<u>Espèces des Pistacio-Rhamnetalia :</u>						
<i>Osyris alba</i>		1.1	4.4	.	.	+
<i>Juniperus oxycedrus</i>		.	2.3	2.3	.	.
<i>Pistacia terebinthus</i>		.	.	2.3	1.2	.
<i>Rhamnus alaternus</i>		.	.	.	1.3	.
<i>Euphorbia characias</i>		.	.	1.1	.	.
<u>Espèces des Quercetea et Quercetalia pubescentis :</u>						
<i>Quercus pubescens</i>		+	.	.	.	.
<i>Acer monspessulanum</i>		.	.	.	.	1.3
<i>Amelanchier ovalis</i>		+	.	.	.	.
<i>Cytisus sessilifolius</i>		+	.	.	.	.
<i>Colutea arborescens</i>		.	.	.	1.3	.
<i>Chrysanthemum corymbosum</i>		+	.	.	.	.
<u>Espèces des Querco-Fagea :</u>						
<i>Juniperus communis</i>		1.1	.	.	1.3	+
<i>Clematis vitalba</i>		.	.	.	.	+
<u>Espèces des fruticées hautes (Ononido-Rosmarinetea)</u>						
<i>Cistus albidus</i>		.	1.3	3.2	.	.
<u>Espèces des fruticées basses et pelouses :</u>						
<u>Espèces des Festuco-Brachypodio-Bromea</u>						
<i>Silene italica</i>		+	.	.	1.3	+
<i>Arabis hirsuta</i>		.	.	1.1	1.3	.
<i>Brachypodium ramosum</i>		.	2.3	3.3	.	.
<i>Festuca ovina</i>		.	+	.	.	.
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>						
<i>Genista hispanica</i>		1.3	1.3	1.1	.	.
<i>Genista jordanii</i>		1.2	.	.	.	.
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>		.	+	.	.	.
<i>Carex halleriana</i>		.	+	.	.	.
<i>Fumana ericoides</i>		.	+	.	.	.
<i>Cytisus argenteus</i>		.	.	2.2	.	.
<i>Ononis minutissima</i>		.	.	1.1	.	.
<i>Helichrysum stoechas</i>		.	.	+	.	.
<u>Autres espèces :</u>						
<i>Anthericum liliago</i>		.	+	.	.	.

* Relevé correspondant à la station 7

TABEAU N° 6 (transect Fig. 1.)

★★ En versant sud et sur pente moyenne (inférieure à 40°), le taillis de Chêne vert présente une strate arborescente diversement constituée selon les stations (tableau 4). Celle-ci se différencie bien dans les micro-dépressions avec: *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*, *Sorbus aria*. Parmi les arbustives apparaissent alors: *Coronilla emerus* ou *Viburnum lantana* qui traduisent le bon potentiel hydrique des stations..

Sur pente moyenne, le groupement à *Quercus ilex* et *Rubia peregrina* atteint son développement optimal. De toutes les stations, c'est là que les mésohéliophiles sont les mieux représentées avec: *Asparagus acutifolius*, *Lonicera implexa*, *Clematis flammula*.

Dans certaines stations, à substrat rocheux affleurant (tableau 4, relevé n°1), il faut noter l'importance du Buis, la présence de *Pistacia terebinthus* et l'absence dans cette station plus xérophile des arbres comme *Quercus pubescens*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*.

Là où le Chêne vert et le Chêne pubescent sont associés (relevé n°8), *Quercus pubescens* a un meilleur développement et sa présence importante dans le tapis végétal se traduit directement dans la stratification de l'individu de groupement: strate arbustive et surtout herbacée riche et diversifiée.

Dans des stations très favorables - dépressions où l'eau s'accumule, sols très profonds - se différencient des structures potentielles près de l'*Epipactido-Quercetum ilicis*. Ces structures s'observent dans des taillis de 25-30 ans. Ce sont les conditions écologiques qui compensent l'âge.

Les stations 1, 2, 3, et 4, de même exposition, permettent d'avoir un bon aperçu des phénomènes de dépressage en fonction de la microtopographie, de l'âge et de la concurrence interspécifique Chêne vert-Chêne pubescent. La station 1 montre que dans une situation de versant, sur sol superficiel, le nombre moyen de brins vivants par cépées toutes essences confondues est de 5,2 ; pour la placette 2, qui représente un *Epipactido-Quercetum ilicis*, localisée dans une microdépression, ce nombre est de 5. On retrouve donc pour ces deux stations l'influence des conditions écologiques. La station 3 démontre que le dépressage est encore plus accentué lorsque le Chêne vert est concurrencé par le Chêne pubescent ; le nombre moyen de brins vivants par cépée est de 2,8 (tableau 7).

L'incidence de l'âge sur le dépressage est bien vérifiée en comparant les stations 1 et 4 respectivement situées sur des pentes semblables et à même exposition. La première de ces stations, âgée de 25-30 ans, présente en moyenne 5,2 brins par cépée, pour la seconde, âgée de 40-45 ans, cette moyenne est de 4,6.

Par ailleurs, la prise en compte des hauteurs moyennes des cépées est un bon indicateur des conditions écologiques. C'est dans la station 3 située dans un vallon que les valeurs les plus importantes sont obtenues (5m30 contre 3m50 dans la station 1). La hauteur de la cépée correspond à la hauteur maximale atteinte par le houppier, la perche télescopique étant placée au centre de la cépée (tableau 7).

c - Rôle du facteur âge

Les taillis étudiés ont un âge qui fluctue entre 25-30 ans et 60-65 ans à l'exception de deux stations dont la coupe remonte à 5-10 ans (tableau 6, relevés n°1 et 2).

On constate que la structure potentielle de type *Epipactido-Quercetum ilicis* apparaît aussi bien dans le taillis le plus âgé que dans celui de 25-30 ans, mais toujours dans des situations écologiquement favorables, à bonne pédogénèse. Les résultats précédemment à propos du dépressage naturel, bien marqué dans ces stations, sont donc confirmés.

Le groupe d'espèces de cette unité est constitué par des saprophytes du

Placette N° / AGE	1 25/30	2 25/30	3 25/30	6 25/30	4 40/45	5 60/65	7 5/10
Exposition	S	S	S	S	S	N	S
Altitude (m)	560	560	560	500	560	570	450
Pente (°)	40	40	40	60	40	25	10
	Q.I. T.E.C.	Q.I.	Q.I. T.E.C.	Q.I. T.E.C.	Q.I. T.E.C.	Q.I. T.E.C.	Q.I. T.E.C.
<u>Densité : Nbre de / hectare</u>							
- des cépées	4400 7800	3239	2428 5428	2053 3480	3733 5600	2600 5700	7837 11352
- des brins vivants (V)	32300 41100	16197	8142 15713	7767 13481	15600 26000	7700 14900	62432 85675
- des brins mesurés (m)	12600 14100	11549	6571 9713	6160 8303	9333 9999	6900 3800	20540
- des brins morts (M)	13166 18466	16338	10714 25999	10178 12856	14933 20133	200 2200	53513 59459
<u>Taux:</u>							
- de mortalité $\frac{M}{V+M}$	20.0 24.5	50.3	57.0 62.4	56.8 48.8	49.0 49.0	2.6 12.9	46.3 41.0
- de brins mesurés $\frac{m}{V+M}$	21.7 23.6	35.5	34.8 23.0	34.3 31.5	30.5 24.5	78.4 51.5	17.7 14.1
- de brins mesurés $\frac{m}{V}$	39.0 34.3	71.3	80.7 61.8	79.3 61.6	59.8 38.4	89.6 59.0	32.9 24.0
- de brins vivants $\frac{V}{V+M}$	80.0 75.5	49.7	43.0 37.5	43.2 34.4	51.0 51.0	97.4 87.1	53.7 59.0
Nombre de brins vivants par cépée (moyenne)	7.3 5,2	5.0	3.35 2,8	3.8 3,8	4.2 4,6	2.96 2,6	7.96 7,5
Hauteur moyenne des cépées	3m50 2m40	5m20	5m20 3m50	5m30 3m70	3m60 2m10	4m40 2m60	2m10 1m10

Q.I.: *Quercus ilex*.

T.E.C.: Toutes Essences Confondues.

Tableau n°7 - Tableau récapitulatif des densités et des hauteurs moyennes des cépées.

mull forestier: *Epipactis microphylla*, *Epipactis latifolia*, *Cephalanthera rubia*, *Cephalanthera pallens*, *Cephalanthera alba*, *Monotropa hypopitys*.

Par contre, le taillis jeune résultant d'une coupe effectuée il y a 5-10 ans ne semble pas présenter des structures de végétation originales (tableau 6, relevés n° 1 et 2). Le nombre moyen de brins vivants par cêpée, toutes essences confondues, est élevé et égal à 7,5. Le nombre de brins morts est lui aussi important sur cette station; le dépressage commence donc dès les premières années et se poursuit durant encore une trentaine d'années, la vitesse d'évolution du taillis variant avec les conditions du milieu comme cela a été précisé précédemment.

d - Etudes comparatives de peuplements d'âges différents dans une même parcelle

Le Chêne vert par sa densité influe d'une certaine manière sur le devenir du taillis.

Les relevés n° 1 à 5 du tableau 6 ont été réalisés dans une même parcelle d'exploitation. Cette parcelle n'a été coupée qu'en partie il y a 5-10 ans, et le peuplement arborescent non exploité a plus de 55 ans.

Les relevés 1 et 2 révèlent deux types de peuplement au regard de la densité des cêpées:

- des peuplements à cêpées denses où *Quercus ilex* occupe avec *Phillyrea media* pratiquement la totalité du tapis arbustif

- des peuplements à cêpées dispersées où apparaissent des espèces des *Pistacio-Rhamnetalia*: *Osyris alba*, *Juniperus oxycedrus*; *Cistus albidus* y régénère bien.

Dans ces deux types de peuplements, la coupe a favorisé l'installation d'hélioxérophiles comme *Genista hispanica*, *Genista jordanii*, *Aphyllanthes monspeliensis*...

Dans les taillis plus âgés (relevés 3, 4, 5) cohabitent encore les deux ensembles de peuplements:

- des peuplements à Chêne vert ouverts (relevé 3) avec *Pistacia terebinthus*, *Juniperus oxycedrus*, *Euphorbia characias*, *Cistus albidus*, où se développent des pastorales: *Brachypodium ramosum*, *Genista hispanica*, *Cytisus argenteus*, *Ononis minutissima*

- des peuplements à Chêne vert plus denses mais laissant passer la lumière. Malgré leur âge ils ne montrent pratiquement aucune organisation de strate arborescente si ce n'est la présence épisodique d'*Acer monspessulanum*. La strate arbustive contient quelques espèces des *Pistacio-Rhamnetalia*: *Rhamnus alaternus*, *Pistacia terebinthus*,... ou des *Querco-Fagea*: *Juniperus communis*, *Colutea arborescens*. La strate herbacée est réduite à *Rubia peregrina*.

IV - CONCLUSION

L'étude des structures de yeuseraies en Forêt de la Gardiole de Rians, a permis de mettre en évidence les différences dynamiques conduisant à l'individualisation de groupes potentiels:

- ★★ Passage progressif de groupements de chênaies des *Pistacio-Rhamnetalia* aux chênaies des *Quercetalia ilicis*.

- ★★ Existence de structures forestières représentées par la chênaie

verte dense à *Rubia peregrina* de très grande plasticité écologique avec:

- une strate arborescente à Chêne vert dominant aux adrets et généralement sur forte pente

- une strate arborescente inférieure à Chêne vert dominant associé à *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*. La proportion de ces essences accompagnatrices est variable selon les versants: importante en versant nord, elle est plus discrète en versant sud dans les dépressions sur pente où les sols sont plus profonds. Dans les vallons, à ces espèces s'associe une essence encore plus exigeante: *Cornus mas*

- une strate herbacée mieux développée en versant nord, caractérisée par des espèces du mull comme *Carex longiseta*, *Viola scotophylla* auxquelles s'associent des espèces de la chênaie pubescente comme *Betonica vulgaris*...

Le type à Chêne vert et Orchidées est réalisé dans quelques rares stations où la pédogénèse a permis l'installation d'orchidées hémisaprophytes.

Ce sont les conditions écologiques locales qui conduisent à l'individualisation des structures de végétation en sous-bois. Il faut indiquer que le dépressement naturel est directement lié aux conditions écologiques et à l'âge.

En outre, la structure initiale du peuplement et la densité en cépées ont une incidence continue sur les structures évolutives de la chênaie.

BIBLIOGRAPHIE

- BRAUN-BLANQUET J. (1931). Aperçu des groupements végétaux du Bas-Languedoc.
Communication SIGMA 9, Marseille
- BRAUN-BLANQUET J. (1936). La chênaie d'yeuse méditerranéenne.
SIGMA 45. Mem. Soc. Sc. Nat. Nîmes 5: 1 à 145.
- BARBERO M., LOISEL R. (1980). Le chêne vert en région méditerranéenne
RFF. (32) n°6, 531-545.
- BARBERO M., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S. (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc.
Ecologia mediterranea n°5, 211-249.
- BARBERO M., LOISEL R. (1983). Les chênaies vertes du Sud-Est de la France méditerranéenne. Valeurs phytosociologique, dynamique et potentielle.
Phytocoenologia 11 (2), 225-244.
- CLOT F. (1984). Rapport de D.E.A à soutenir session de Septembre 1984
Marseille Saint-Jérôme
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental Français.
Thèse Docteur ès-Sciences Saint-Jérôme Marseille T:28 I/A, T.28/II/A
- MARSTEAU C. (1978). Structure dynamique et mise en valeur forestière d'une zone à Chêne pubescent.
Thèse Docteur-Ingénieur, ENITEF, Avignon.
- MIGLIORETTI F., ROCHE B. (1981). Etude cadastrale et premières approches méthodologiques pour l'évaluation de la phytomasse des taillis de chêne vert en forêt domaniale de la Gardiole de Rians.
Rapport de D.E.A Saint-Jérôme Marseille

- MOLINIER R. (1934-35). Etudes phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale.
Thèse Docteur ès-Sciences Marseille et Annales du Musée d'histoire Naturelle de Marseille et SIGMA Communication 35a.
- RIVAS-MARTINEZ S., RIVAS-GODAY S. (1974). Schéma syntaxonomique de la classe des *Quercetalia ilicis* de la péninsule ibérique.
C.N.R.S., 431-445.
- RIVAS-MARTINEZ Z. (1975). La végétation de la classe *Quercetea ilicis* en Espana y Portugal.
Anal. Inst. Bot. cavanilles 31(2), 205-259.

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

II) Caractérisation des formations végétales et des syntaxons s'y rapportant

R. LOISEL[★]
P. VIGNES^{★★}

RESUME - Dans la première partie de cette publication (*Ecologia Mediterranea*, 1983, IX(3/4), 79-128), les variations intra-annuelles des rythmes floraux de 124 phytocénoses développées dans les limites de l'étage méditerranéen du sud-est continental français ont été étudiées.

Des corrélations souvent étroites entre diverses variables biologiques (types biologiques, types biogéographiques, variables florales statistiques, paramètres floraux expérimentaux ou modélisés) ont été mises en évidence.

Il a été démontré que si toutes les variables florales prises en compte sont porteuses d'information, certaines (surface enveloppée de la courbe polaire et type saisonnier notamment) le sont plus que d'autres.

En outre, toutes les variables florales statistiques sont étroitement corrélées avec les types biologiques et biogéographiques. Une tentative d'explication du déterminisme et de la diversité de la floraison a été faite en relation avec les exigences écologiques des syntaxons.

Dans la seconde partie a été tenté un essai de différenciation, sur des bases florales, des syntaxons ou des groupes de syntaxons. Ainsi, les auteurs ont distingué divers sous-ensembles au sein des groupements rupicoles et d'éboulis, des pelouses, des garrigues, des maquis et cistaies, des formations préforestières et forestières sclérophylles et caducifoliées, et des ripisylves "méditerranéennes".

De réelles affinités existent entre la synsystème et la typologie florale, l'une et l'autre étant le plus souvent liées aux caractéristiques écologiques (et notamment thermiques) des biotopes.

SUMMARY - In the first part of this paper (*Ecologia Mediterranea*, 1983, IX(3/4), 79-128), the interannual variations of the flowering time cycles of 124 phytocoenosis growing within the limits of the French continental south-eastern mediterranean level have been studied.

The authors have evidenced often sharp correlations between different biological variables (biological and biogeographical types, statistical floral variables, experimental or model floral parameters). They demonstrated that some floral variables (such as the circumscribed inner area of the polar curve and the seasonal type) bring more information than others.

Besides, all the statistical floral variables are sharply correlated with the biological and biogeographical types.

The authors attempted to explain the determinism and the diversity of the flowering in relation to the ecological requirements of the syntaxa.

In the second part, the differentiation of syntaxa or groups of syntaxa, on floral basis, has been attempted. The authors have thus evidenced several sub-units among the rupicolous and scree groupings, grasslands, garrigues, maquis, cistus-groupings, sclerophyllous and deciduous pre-forest and forest groupings.

Affinities do exist between synsystematics and floral typology, both usually related to the ecological characteristics (especially the thermic ones) of the biotopes.

MOTS CLES : Cycles floraux des phytocénoses - Modélisation - Variation - France méridionale.

★ Laboratoire Botanique et Ecologie Méditerranéenne. Fac. Sciences et Techniques de Sainte-Jérôme.
13397 MARSEILLE CEDEX 13

★★ Lycée Dumont d'Urville 83000 TOULON

I - GROUPEMENTS RUPICOLES ET D'ÉBOULIS (Fig. 27 et 28)

Les groupements rupicoles et d'éboulis peuvent être définis comme un ensemble d'associations végétales à base d'hémicryptophytes, dominées par les espèces herbacées associées à des chaméphytes, à progression printanière du taux de floraison moyenne, à surface enveloppée supérieure à 18% (moyenne à très grande) et ne présentant aucun mois sans floraison.

1 - Un premier sous-ensemble s'individualise par la possession simultanée des caractères suivants

- mois record : juin
- absence de tendance de septembre
- type saisonnier : EPAH

Il réunit quatre groupements : *Sileno (saxifragae)-Asplenietum fontani*, *Linario (origanifoliae)-Galietum pusilli*, *Buфонio (willkommianae)-Linarietum galioidis saxifrago-asplenietosum* et *plantaginetosum recurvatae*. Trois de ces groupements végétaux se développent à l'exposition nord, le quatrième est indifférent à ce paramètre stationnel.

A - Au sein de ce sous-ensemble, les deux premiers syntaxons mentionnés ci-dessus se distinguent des autres par

- un taux de floraison de 100 % pendant le mois-record
- une récession estivale forte
- un taux minimum mensuel de floraison compris entre 4 et 5 %
- leur caractère non-méditerranéen

B - La sous-association *saxifrago-asplenietosum* du *Buфонio-Linarietum* se singularise par

- un taux minimum mensuel de floraison élevé, compris entre 9 et 10 %
- une valeur de la surface enveloppée comprise entre 22 et 24 (grande à très grande).

C - L'originalité de la sous-association *plantaginetosum recurvatae* du *Buфонio-Linarietum galioidis* est soulignée par

- un taux minimum mensuel de floraison compris entre 6 et 7 %
- la valeur la plus élevée de surface enveloppée, notée pour l'ensemble des phytocénoses retenues dans cette étude (25,3 %).

D - Les quatre groupements végétaux constituant ce premier sous-ensemble se distinguent entre eux par divers paramètres.

Le *Sileno-Asplenietum fontani* est dominé par les espèces à répartition européenne et présente une surface enveloppée comprise entre 20 et 22 % (grande).

Le *Linario-Galietum pusilli* offre une surface enveloppée inférieure (moyenne).

Au niveau du *Buфонio-Linarietum galioidis saxifrago-asplenietosum*, le taux record de floraison se situe entre 85 et 90 %; il est compris entre 80 et 85 % pour l'autre sous-association.

2 - Les quatre autres syntaxons, tous exposés au sud soulignons-le, sont liés deux à deux par divers paramètres sans que l'on puisse cependant individualiser un ou plusieurs sous-ensembles nets; ils diffèrent néanmoins tous quatre des précédents car ils n'en possèdent pas les caractéristiques communes.

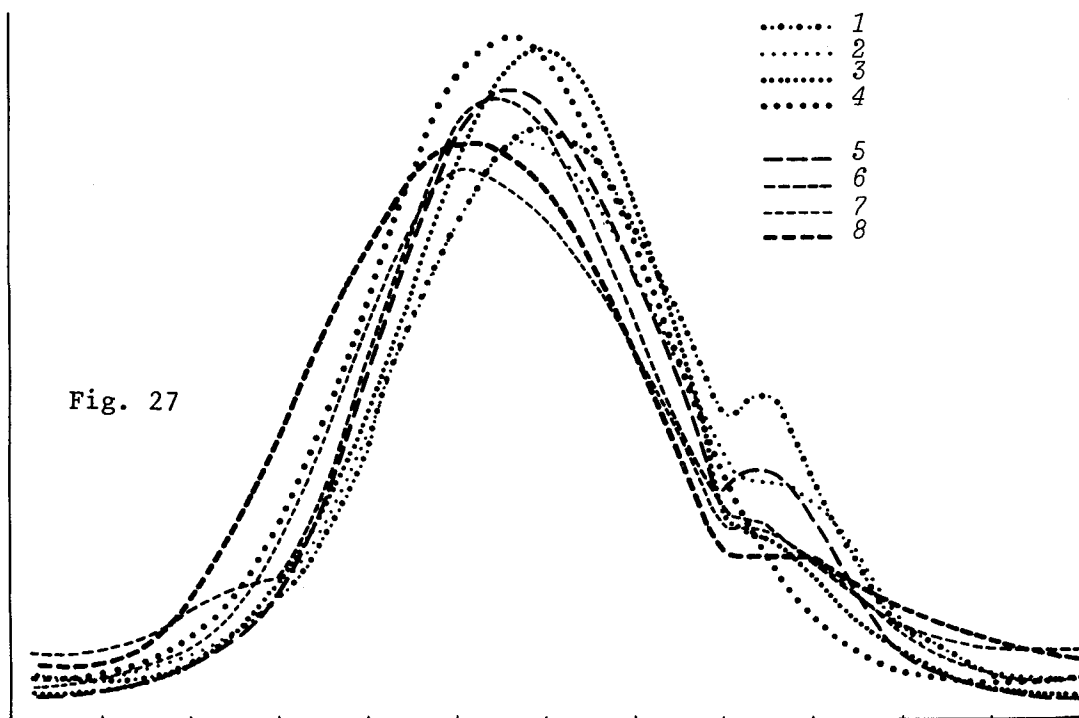


Fig. 27

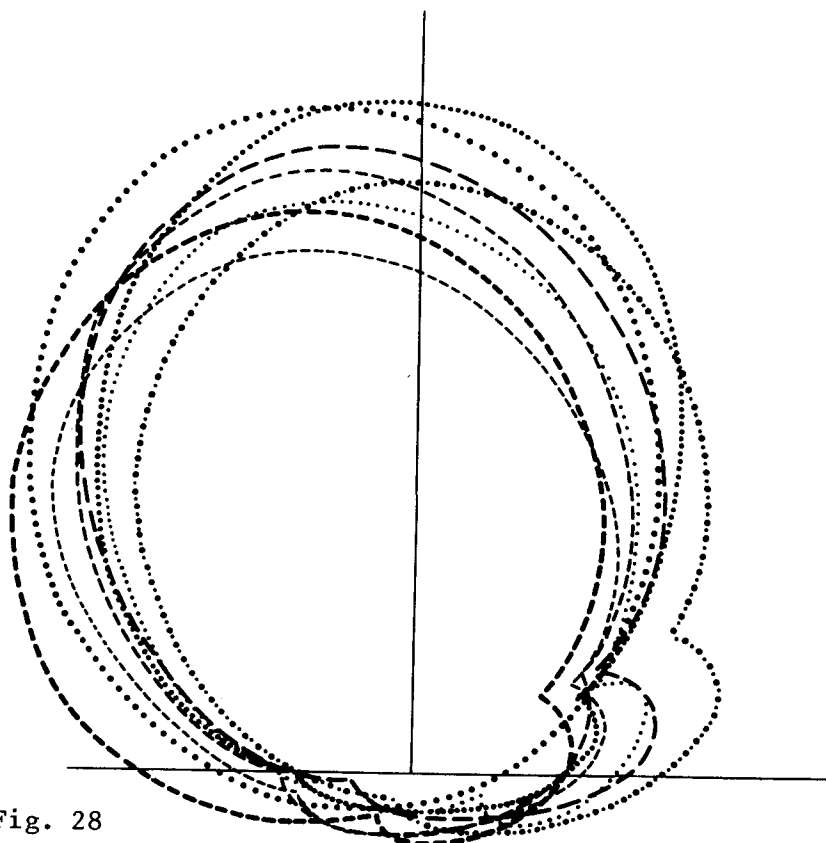


Fig. 28

Cycles de floraison des groupements rupicoles et d'éboulis

Fig. 27 - Représentation cartésienne

Fig. 28 - Représentation polaire

- 1 - *Buffonio-Linarietum galioidis saxifrago-asplenietosum*
- 2 - *Buffonio-Linarietum galioidis plantaginetosum recurvatae*
- 3 - *Sileno-Asplenietum fontani*
- 4 - *Linario-Galietum pusilli*
- 5 - *Buffonio-Linarietum galioidis typicum*
- 6 - *Phagnalo-Cheilanthesetum fragrantis*
- 7 - *Brassico-Galeopsidetum angustifoliae*
- 8 - *Phagnalo-Asplenietum glandulosi*

Le groupement d'éboulis se rapproche du *Phagnalo (saxatilis)-Cheilanthesetum fragrantis* par

- mois record : mai
- absence de tendance de septembre
- type saisonnier : EPAH

Le *Phagnalo-Cheilanthesetum fragrantis* présente en commun avec le *Buфонio-Linarietum galioidis typicum* les caractères suivants

- taux maximum mensuel de floraison compris entre 85 et 90 %
- type saisonnier : EPAH
- surface enveloppée comprise entre 20 et 22 % (grande).

Le *Buфонio-Linarietum galioidis* se rapproche du *Phagnalo (sordidi)-Asplenietum glandulosi* par

- tendance de septembre faible
- taux minimum mensuel de floraison se situant entre 7 et 8 %
- surface enveloppée comprise entre 20 et 22 % (grande).

Ces syntaxons se distinguent néanmoins facilement entre eux par au moins un état de variable

- mois record juin et récession estivale forte pour le *Buфонio-Linarietum galioidis typicum*
- taux minimum mensuel de floraison compris entre 9 et 10 % (taux le plus élevé pour l'ensemble des formations prises en compte dans ce travail) pour le *Phagnalo-Cheilanthesetum fragrantis*
- taux minimum mensuel de floraison compris entre 5 et 6 % pour le groupement d'éboulis
- type saisonnier PEAH pour le *Phagnalo-Asplenietum glandulosi*.

3 - Conclusion

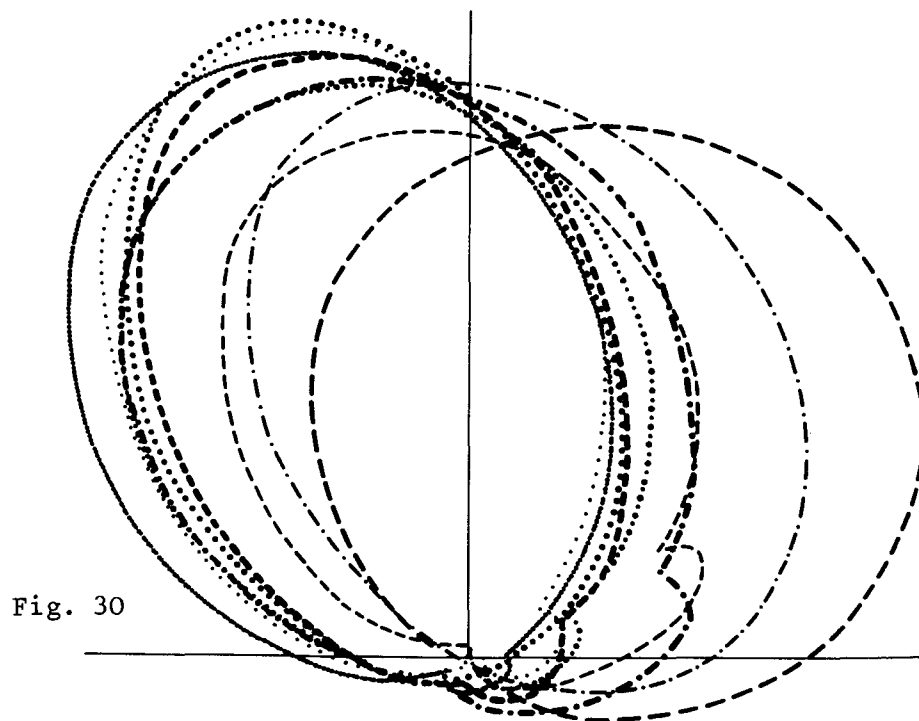
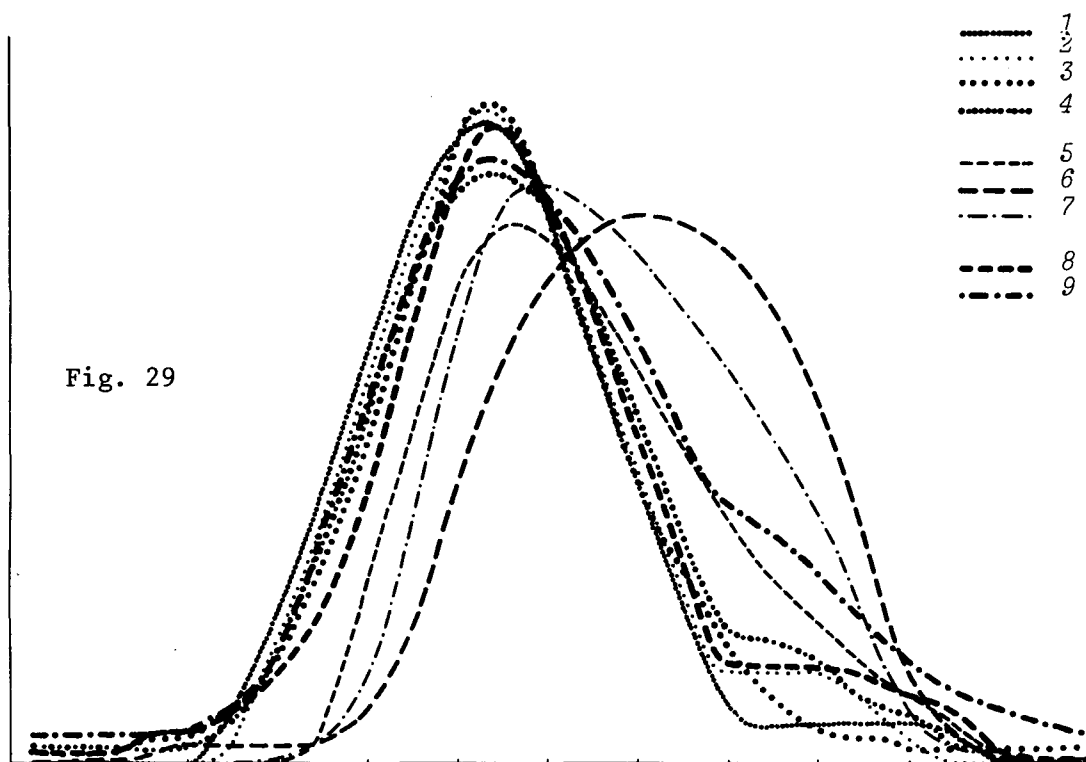
Les caractéristiques florales des phytocénoses observées sur les rochers et les éboulis de l'étage méditerranéen sont indépendantes de la nature physico-chimique du substrat (des groupements calcaricoles et calcifuges sont réunis dans les mêmes sous-ensembles).

L'exposition, par contre, paraît jouer un rôle : les deux sous-ensembles, développés à des expositions différentes donc s'accordant avec des conditions microclimatiques différentes, montrent des caractères floraux différents.

II - GROUPEMENTS DE PELOUSES (Fig.29 et 30)

Les groupements de pelouses sont caractérisés, dans leur ensemble, par la dominance des espèces herbacées (caractéristique physionomique) et une valeur moyenne à très grande de la surface enveloppée comprise entre 14 et 24 % (entre 14 et 20 % pour 92,5 % d'entre eux) (caractéristique florale).

Ils peuvent se répartir en deux sous-ensembles nettement distincts et un sous-ensemble intermédiaire montrant des caractères communs aux deux précédents ou des caractères le rapprochant de l'un ou de l'autre.



Cycles de floraison des pelouses

Fig. 29 - Représentation cartésienne

Fig. 30 - Représentation polaire

- 1 - *Loto-Trifolietum resupinati*
- 2 - *Onobrychido-Barbuletum*
- 3 - *Isoeto-Nasturtietum*
- 4 - *Phlomido-Brachypodietum ramosi*
- 5 - *Crucianelletum maritimae*
- 6 - *Cyperetum flavescentis*
- 7 - Groupement à *Lythrum tribracteatum* et *Teucrium cravense*
- 8 - *Helianthemo-Brachypodietum ramosi*
- 9 - *Trifolio-Hyparrhenietum hirta-pubescentis typicum*

1 - Le premier sous-ensemble réunit les pelouses montrant en même temps les caractères suivants

- progression printanière forte, plus rarement moyenne
- mois record : mai
- récession estivale forte, plus rarement moyenne
- taux minimum mensuel de floraison le plus souvent nul
- type saisonnier : PEAH
- dominance relative des thérophytes
- dominance des espèces méditerranéennes sauf au niveau du *Teesdalia (nudicaulis)*-*Corynephorum canescentis* qui voient dominer simultanément les taxons méditerranéens et européens
- caractère méditerranéen marqué (dominance du syntype méditerranéen)

Au sein de ce premier sous-ensemble, deux groupes peuvent être individualisés pour leur aptitude à présenter ou non une tendance de septembre.

A - Le premier groupe rassemble les syntaxons montrant un palier de floraison en septembre (tendance faible); il est possible de les répartir en deux sous-groupes

- La présence exclusive d'espèces herbacées caractérise six groupements végétaux : *Vulpio (ligusticae)*-*Airetum cupaniana typicum*, *Loto (hispidi)*-*Trifolietum resupinati*, *Trifolietum scabro-tomentosi*, association à *Isoetes velata* et *Crassula vaillantii*, *Serapio (neglectae)*-*Oenanthe lachenalii isoetetosum hystericis* et *Oenanthe (lachenalii)*-*Caricetum chaetophyllae alliotosum chamaemolyi*.

- Trois syntaxons se singularisent par l'association d'espèces herbacées et de chaméphytes; il s'agit de l'*Helianthemum (guttati)*-*Plantaginetum bellardii*, du *Trifolietum cherlero-bocconeii* et de l'*Onobrychis (caput-galli)*-*Barbuletum*.

B - Au sein des groupements végétaux ne montrant ni palier ni reprise de floraison en septembre, il est facile de distinguer

- ceux qui ne sont constitués que d'espèces herbacées : *Malcolmietum parviflorae*, *Vulpio-Airetum airtetosum cupaniana*, *Isoetes (durieui)*-*Nasturtietum asperum*, *Oenanthe-Caricetum chaetophyllae typicum* et *Sedo (albi)*-*Arabidetum verna*.

- ceux qui voient s'associer espèces herbacées et chaméphytes : *Teesdalia-Corynephorum alyssetosum calycinum* et *rumicetosum acetosellae*, *Serapio-Oenanthe typicum*, *Oenanthe-Chrysopogonetum grylli*, *Phlomis (lychnitis)*-*Brachypodietum ramosi* et *Asphodelum (fistulosi)*-*Stipetum retortae*.

2 - Le second sous-ensemble s'individualise nettement par

- progression printanière faible ou moyenne, exceptionnellement forte
- mois record : juin (ou juillet : *Cyperetum flavescens*)
- récession estivale moyenne ou faible, plus rarement forte
- type saisonnier : EPAH (ou EAPH : *Cyperetum flavescens*)
- absence de tendance de septembre

On relèvera en outre que près de la moitié des syntaxons de ce sous-ensemble montre un taux minimum mensuel de floraison non nul. Cependant parmi les autres, le *Cyperetum flavescens* et l'*Orchido-Brometum* cessent toute floraison pendant six mois.

A - Un premier groupe se distinguant par son caractère méditerranéen et la présence exclusive d'espèces herbacées réunit deux sous-groupes différant par le type biologique dominant

- les thérophytes dominent au niveau du *Galactium (tomentosae)*-*Echium plantagineum typicum*, de l'*Agropyretum mediterraneum*, de l'*Ammophiletum*, du *Crucianelletum maritima* et du *Schoenus (nigricans)*-*Plantaginetum crassifoliae*.

- les hémicryptophytes l'emportent au contraire dans le *Diantho (balbisii)*-*Brachypodietum pinnati*, le *Trifolio (angustifolii)*-*Hyparrhenietum hirta-pubescentis brachypodietosum ramosi*, le *Brachypodietum phoenicoidis*, le *Galactito-Echietum plantaginei festucetosum fenacis* et l'*Artemisio (gallicae)*-*Limonietum vulgaris*.

Il convient de remarquer que ces syntaxons présentent de réelles affinités avec les groupements rupicoles et notamment les trois sous-associations du *Bufo-lio-Linariae-tum galioidis* desquelles ils se rapprochent pas de nombreux caractères

- absence de tendance de septembre
- taux minimum mensuel de floraison non nul
- type saisonnier : EPAH
- dominance des espèces herbacées de type hémicryptophyte associées aux chaméphytes
- caractère méditerranéen

B - Le caractère non-méditerranéen, la dominance d'espèces à répartition non-méditerranéenne (européennes ou diverses) ou la co-dominance des espèces méditerranéennes et des espèces à répartition diverse caractérisent le second groupe que l'on peut encore subdiviser en

- groupements végétaux à thérophytes dominants : association à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri*, *Preslio (cervinae)*-*Trigonelletum ornithopodioidis*, groupement à *Lythrum tribracteatum* et *Teucrium cravense*, groupement à *Crypsis aculeata*.

- groupements végétaux à hémicryptophytes dominants : *Cyperetum flavescens*, groupement à *Artemisia molinieri*, *Orchido-Brometum*, *Brachypodio (pinnati)*-*Bupleuretum exaltati*, *Festuco (glaucae)*-*Koelerietum vallesianae*, *Potentillo (hirtae)*-*Geranietum lanuginosi* (ensemble à affinités médio-européennes et ensemble à affinités méditerranéennes).

3 - Le sous-ensemble intermédiaire se rapproche, pour l'essentiel, du premier par le mois record (mai) et du second par le type saisonnier (EPAH).

Les groupements, à caractère méditerranéen, le constituant sont l'*Helianthemo (guttati)*-*Brachypodietum ramosi*, le *Spirantho (aestivalis)*-*Anagallidetum tenellae*, le *Cheilanthe (marantae)*-*Diplachnetum serotinae* (les deux sous-associations), le *Trifolio (angustifolii)*-*Hyparrhenietum hirta-pubescentis typicum* et l'*Inulo (viscosae)*-*Oryzopsidetum miliaceae*.

4 - Conclusion

Comme nous l'avons déjà constaté au niveau des groupements rupicoles et d'éboulis, la nature du substrat n'a pas d'influence majeure sur les paramètres floraux.

La durée de la période d'immersion du substrat joue cependant un rôle important au niveau de la floraison des groupements hygrophiles et mésohygrophiles. En effet, les syntaxons développés sur les substrats les plus rapidement hors d'eau (alliances *Serapion* et *Isoetion* - exception faite de l'association à *Peplis erecta* et *Ranunculus revelieri* -) ont pour mois record mai et pour type saisonnier EPAH, et s'opposent ainsi nettement aux pelouses appartenant aux autres alliances ou à l'association précitée qui fleurissent en été et plus particulièrement en juin.

On doit également remarquer que le premier sous-ensemble correspond le mieux à l'idée que l'on peut se faire *a priori* des pelouses méditerranéennes c'est-à-dire des groupements riches en thérophytes et à floraison printanière.

Soulignons enfin qu'un syntaxon - le *Cyperetum flavescens* - s'oppose nettement à ces derniers par son maximum de floraison en juillet, son type saisonnier particulier (EAPH) et ses six mois à floraison nulle. C'est, en outre, une pelouse à caractère non-méditerranéen, dominée par les espèces herbacées vivaces européennes.

- GARRIGUES (Fig.31 et 32)

Majorité d'espèces méditerranéennes donc caractère méditerranéen marqué, aucun mois à floraison nulle, absence de tendance de septembre, telles sont les caractéristiques le plus souvent rencontrées au niveau des groupements de garrigues.

Il est cependant possible de les répartir en deux sous-ensembles bien différenciés.

1 - Le premier réunit la variante à *Convolvulus lanuginosus* et la variante orientale appauvrie de l'*Helianthemo* (*lavandulifolii*)-*Ericetum multiflorae*, le Rosmarino (*officinalis*)-*Lithospermetum fruticosi* et sa variante à Buis, la variante à Buis également du Rosmarino (*officinalis*)-*Staeheletum dubiae* et la Junipéraie à *Juniperus phoenicea*.

Ces syntaxons présentent en commun les caractères suivants

- progression printanière moyenne, exceptionnellement faible
- mois record : mai
- récession estivale moyenne, exceptionnellement faible
- taux minimum mensuel de floraison compris entre 3 et 6 % (exception faite de la Junipéraie à *Juniperus phoenicea*)
- type saisonnier : PEAH
- dominance des chaméphytes
- dominance des syntypes ChPe et ChPh
- surface enveloppée comprise entre 18 et 20 % (moyenne à grande)

2 - S'opposent à ces phytocénoses, le groupement appartenant à l'ordre des *Rosmarinetalia* et dérivé des Chênaies vertes à Buis, le *Staeheleto* (*dubiae*)-*Dorycnietum suffruticosi*, l'*Aphyllantho* (*monspeliensis*)-*Genistetum hispanicae*, le *Genistetum lobelii* et sa variante à *Ptilotrichum spinosum*; ils en diffèrent en effet par

- progression printanière faible
- mois record : juin
- récession estivale forte
- taux minimum mensuel de floraison inférieur à 3 %
- surface enveloppée comprise entre 14 et 16 % (faible à moyenne)
- dominance des espèces herbacées
- dominance du syntype PeCh

Le groupement appartenant aux *Rosmarinetalia* et dérivé des Chênaies vertes à Buis ne possède pas ces deux dernières particularités; les chaméphytes y sont dominants, ce qui le rapproche du premier sous-ensemble comme le font sa progression printanière et sa récession estivale moyennes.

Remarquons enfin que parmi les matorrals calcaricoles non encore mentionnés et occupant une position intermédiaire car présentant des caractéristiques de l'un ou de l'autre des sous-ensembles ci-dessus décrits, l'*Helianthemo-Ericetum multiflorae typicum* et le *Rosmarino-Staeheletum dubiae typicum* se révèlent plus proches du premier que du second sous-ensemble; la Junipéraie à *Juniperus oxycedrus* reste difficile à classer.

3 - Conclusion

Les syntaxons du premier sous-ensemble et les groupements intermédiaires affines comptent parmi les garrigues les plus thermophiles (alliance *Rosmarino-Ericion*), particularité écologique qui se traduit par des caractéristiques florales remarquables permettant de les différencier des autres phytocénoses de la classe des *Ononido-Rosmarinetea*.

Le second sous-ensemble, quant à lui, réunit des formations appartenant à des alliances réunissant des associations moins thermophiles (*Aphyllanthion* et *Potentillion velutinae*), établissant ainsi la transition avec les groupements des *Anthyllidetalia montanae* qui sont les plus souvent supra-méditerranéens ou montagnards et qu'il serait particulièrement intéressant d'étudier du point de vue de leur floraison.

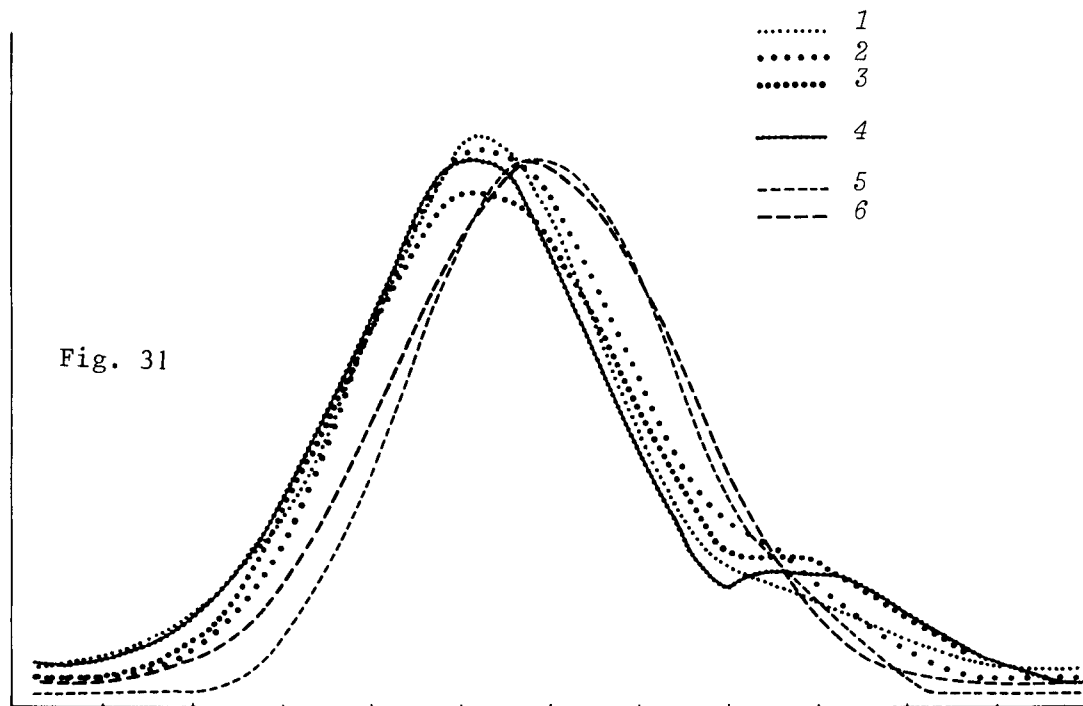


Fig. 31

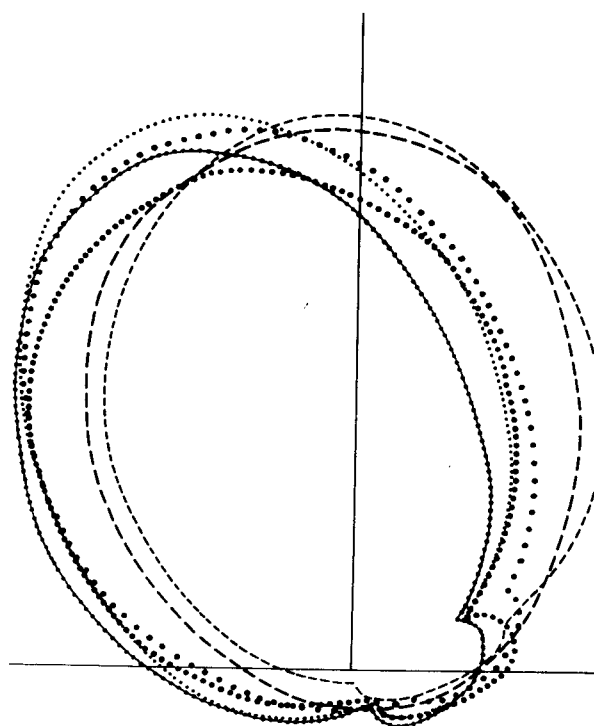


Fig. 32

Cycles de floraison des garrigues

Fig. 31 - Représentation cartésienne

Fig. 32 - Représentation polaire

- 1 - *Helianthemo-Ericetum multiflorae* var. à *Convovulus lanuginosus*
- 2 - *Junipéraie* à *Juniperus phoenicea*
- 3 - *Rosmarino-Staehelinetum dubiae typicum*
- 4 - *Helianthemo-Ericetum multiflorae typicum*
- 5 - *Staehelino-Dorycnietum suffruticosi*
- 6 - *Genistetum lobelii* var. à *Ptilotrichum spinosum*

- LANDES, MAQUIS et CISTAIES CALCIFUGES (Fig. 33 et 34)

Tous les groupements végétaux de cet ensemble sont des formations à taux mensuel maximum de floraison réalisé en mai, à maximum de floraison printanier, avec au moins un mois sans floraison, à dominance des phanérophytes associés aux espèces herbacées, à dominance des espèces méditerranéennes donc à caractère méditerranéen marqué et ceci à quelques rares exceptions près.

Ainsi, les Cistaies à *Cistus monspeliensis*, *Cistus salviaefolius* et *Myrtus communis* d'une part, le *Cistetum ladaniferi* d'autre part, n'ont aucun mois sans floraison: le taux minimum mensuel de floraison est pour les premières compris entre 3 et 4 %, entre 2 et 3 % pour les secondes. Le maquis thermophile, quant à lui, se différencie par la dominance des espèces herbacées sur les phanérophytes. L'*Erico-Genistetum pilosae pinetosum mesogeensis*, enfin, se distingue par son type saisonnier EPAH, la dominance simultanée des espèces à répartition méditerranéenne et des taxons européens et son caractère non-méditerranéen. Ce syntaxon montre également de réelles affinités floristiques et phytosociologiques avec les landes atlantiques et médio-européennes de la classe des *Calluno-Ulicetea*.

Au sein de cet ensemble, il est possible de distinguer trois sous-ensembles.

1 - A la Pinaie de Pin mésogéen, Callune et Genêt peuvent être rattachés deux types de Cistaies : les unes appartenant également aux *Calluno-Ulicetea*, les autres issues de la dégradation des Chênaies vertes acidiphiles.

Ces trois formations présentent ensemble les caractères suivants

- progression printanière moyenne
- taux maximum mensuel de floraison compris entre 75 et 85 % (les valeurs les plus basses pour les matorrals calcifuges)
- récession estivale moyenne
- absence de tendance de septembre
- deux mois à floraison nulle
- surface enveloppée faible, comprise entre 12 et 14 % (les valeurs les plus basses pour ces formations).

2 - A ce premier sous-ensemble, s'opposent quatre formations: *Cistetum ladaniferi*, *Cistetum crispum*, *Helichryso (stoechidis)-Cistetum albidum* et maquis thermophiles; elles se différencient des précédentes phytocénoses par

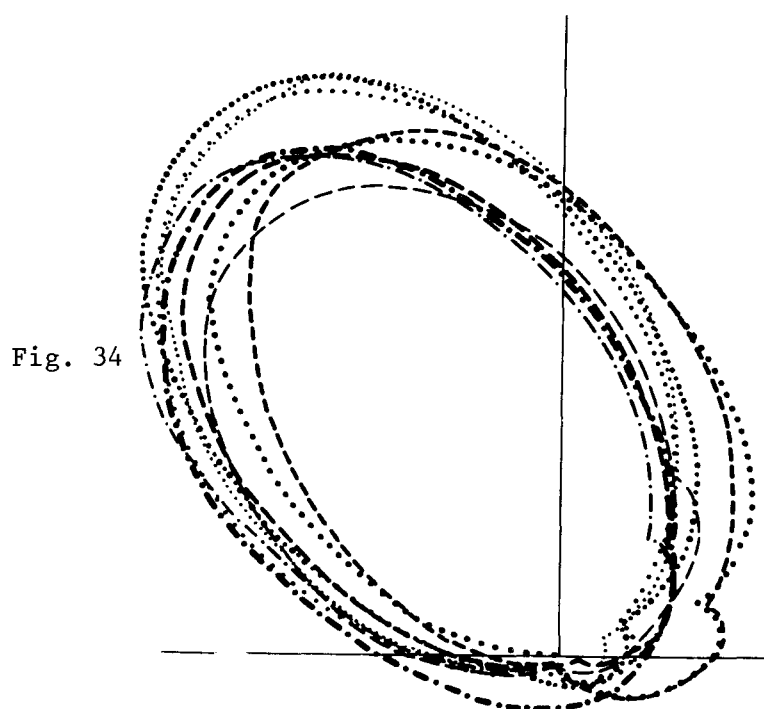
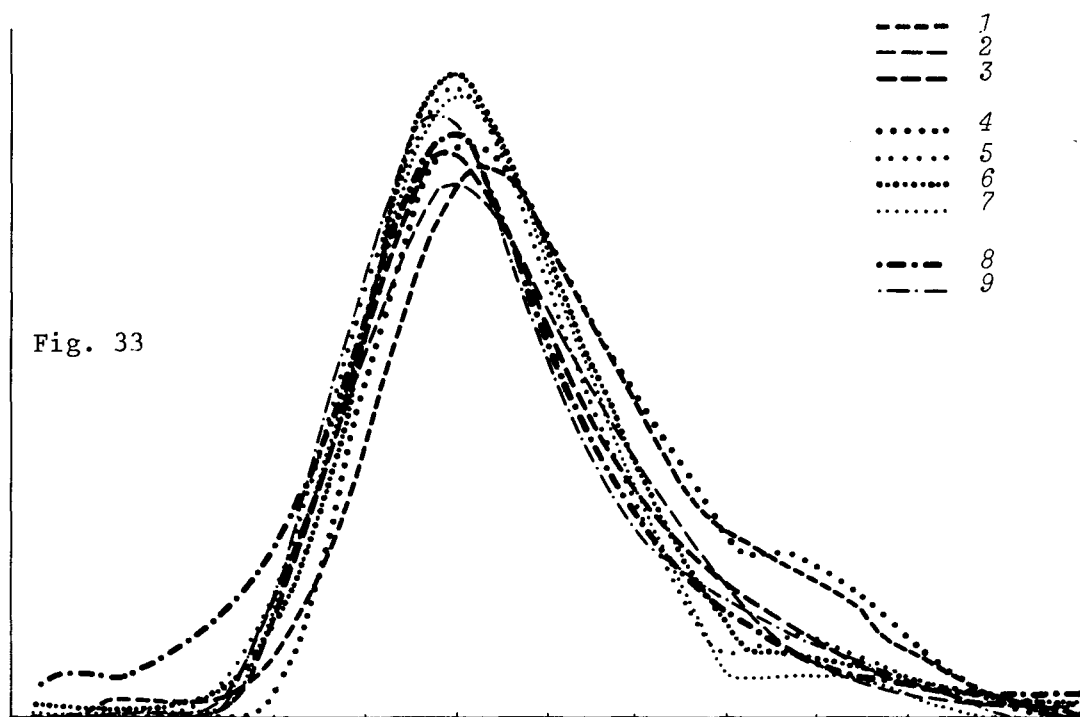
- progression printanière forte
- taux maximum mensuel compris entre 90 et 100 % (exception faite du maquis thermophile pour lequel le taux record se situe entre 80 et 85 %)
- récession estivale forte
- tendance de septembre (faible ou forte)
- surface enveloppée comprise entre 14 et 18 % (faible à moyenne)

3 - Deux Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *Cistus salviaefolius*, l'une peu individualisée, l'autre à Myrte, établissent la transition entre ces deux sous-ensembles; elles se distinguent néanmoins de toutes les autres par leur taux mensuel maximum de floraison compris entre 85 et 90 %.

4 - Conclusion

Le premier sous-ensemble correspond indiscutablement aux groupements végétaux les moins thermophiles parmi ceux étudiés dans ce chapitre; le rattachement de la lande à Callune et à Genêt d'une part, de certaines cistaies d'autre part, aux *Calluno-Ulicetea* et le développement des dernières cistaies de ce groupe dans l'ambiance des Chênaies vertes acidiphiles (LOISEL, 1976) en sont un témoignage floristique; leurs caractéristiques florales témoignent également des conditions thermiques qui président à leur réalisation.

Le second sous-ensemble, quant à lui, est constitué de formations trouvant les meilleures conditions de développement au niveau des séquences de végétation les mieux adaptées aux températures élevées (niveau inférieur de la séquence du Chêne-liège, séquence du Pin d'Alep). Leurs caractéristiques florales traduisent ces exigences.



Cycles de floraison des landes, maquis et cistaies calcifuges

Fig. 33 - Représentation cartésienne

Fig. 34 - Représentation polaire

- 1 - *Erico-Genistetum pilosae pinetosum mesogeensis*
- 2 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* des *Calluno-Ulicetea*
- 3 - Cistaies issues des Chênaies vertes acidiphiles
- 4 - Maquis thermophile
- 5 - *Helichryso-Cistetum albidum*
- 6 - *Cistetum ladaniferi*
- 7 - *Cistetum crispum*
- 8 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* et Myrte
- 9 - Cistaies à *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius* peu individualisées

- RELATIONS ENTRE MATORRALS CALCARICOLES ET CALCIFUGES

A l'exception de l'*Erico-Genistetum pilosae* sur lequel l'attention a déjà été attirée, tous les matorrals sont dominés par les espèces à répartition méditerranéenne et présentent par conséquent un caractère méditerranéen marqué.

C'est au mois de mai que se situe le taux maximum mensuel de floraison sauf pour certaines garrigues (groupements issus des Chênaies vertes à Buis, *Stachelino-Dorycnietum*, *Aphyllantho-Genistetum* et *Genistetum lobelii*). Ces mêmes garrigues sont caractérisées, comme la lande à Callune et Genêt, par un maximum de floraison estival.

L'importance de la surface enveloppée, toujours comprise entre 12 et 18 %, est relativement variée dans les deux ensembles calcaricoles et calcifuges; cependant la lande à Callune, les Cistaies appartenant aux *Calluno-Ulicetea*, celles qui sont issues de la dégradation des Chênaies vertes acidiphiles et celles qui associent aux Cistes, le Myrte montrent les valeurs les plus basses pour ce paramètre et s'opposent ainsi aux garrigues thermophiles du *Rosmarino-Ericion*.

Quant aux Cistaies les plus thermophiles (*Cistetum ladaniiferi*, *Cistetum crispi*, *Helichryso-Cistetum albidum*), elles se singularisent assez nettement, au sein des matorrals, par leurs taux maximum mensuels de floraison élevés.

Enfin, il faut remarquer que si toutes les garrigues sont dominées par les chaméphytes associées aux phanérophytes ou aux espèces herbacées, les landes, maquis et cistaies calcifuges sont plus diversifiées mais les chaméphytes n'y jouent jamais un rôle majeur.

- CONCLUSION

Pour les matorrals dans leur ensemble, comme pour les garrigues ou pour les formations calcifuges, la conclusion s'impose : les caractéristiques florales témoignent une fois encore de l'opposition nette existant entre les groupements les plus thermophiles et ceux qui se développent dans des ambiances climatiques plus fraîches.

IV - FORMATIONS PREFORESTIERES ET FORESTIERES SCLEROPHYLLES

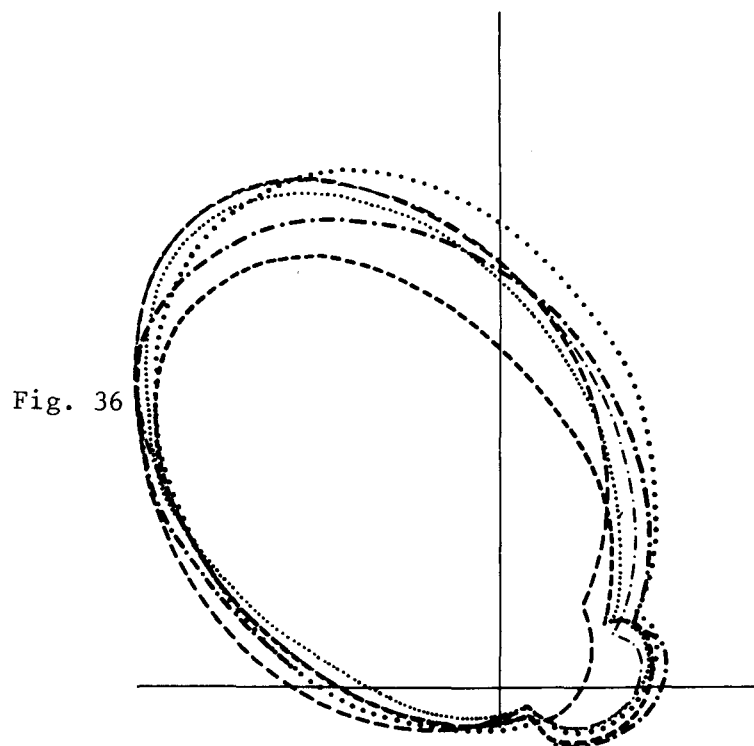
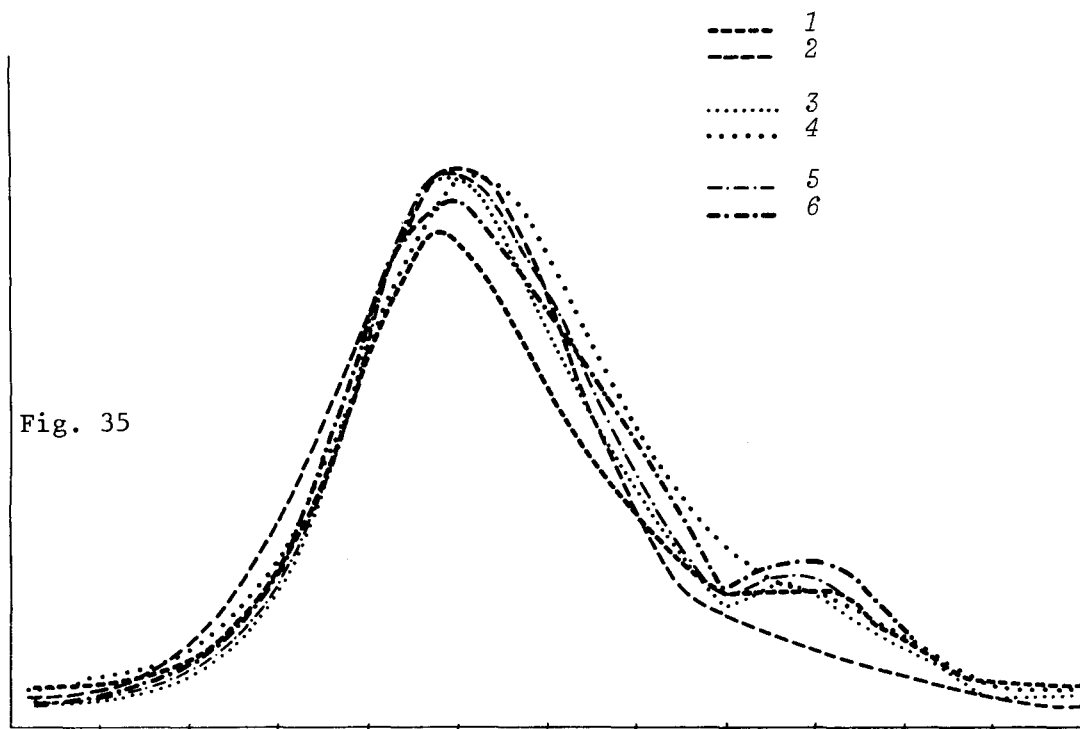
- FORMATIONS PREFORESTIERES SCLEROPHYLLES (Fig. 35 et 36)

Elles constituent un ensemble remarquablement homogène; les groupements rangés sous cette appellation possèdent en commun sept caractéristiques

- mois record : mai
- absence de mois à floraison nulle
- type saisonnier : PEAH
- dominance relative des phanérophytes sur les autres types biologiques
- dominance des phanérophytes sur les espèces herbacées et les chaméphytes
- dominance des espèces méditerranéennes
- caractère méditerranéen marqué

Il convient de préciser en outre, qu'à l'exception de deux d'entre eux - *Cocciferetum typicum* et *Querco-Pinetum halepensis juniperetosum lyciae* -, ces groupements montrent encore un caractère commun: le mois de septembre correspond à une reprise ou à un palier de floraison.

L'examen de la variation des taux mensuels minimum de floraison et des syntypes biologiques dominants autorise la distinction de deux sous-ensembles.



Cycles de floraison des formations préforestières sclérophylles

Fig. 35 - Représentation cartésienne

Fig. 36 - Représentation polaire

- 1 - *Pistacio-Rhamnetum alaterni*
- 2 - *Cocciferetum typicum*
- 3 - *Calycotomo-Myrtetum communis*
- 4 - *Querco-Pinetum halepensis juniperetosum lyciae*
- 5 - *Querco-Pinetum halepensis* (sur silice)
- 6 - *Querco-Pinetum halepensis* (sur calcaire)

1 - Le premier, réunissant les différents aspects de la garrigue de Chêne kermès (*Coccifretum buxetosum, typicum et pistacietosum lentisci*) et le *Pistacio (lentisci)-Rhamnetum alaterni*, s'individualise par

- un taux minimum mensuel de floraison compris entre 2 et 4 %
- la dominance du syntype PhCh

2 - Le second sous-ensemble est caractérisé par

- un taux minimum mensuel de floraison compris entre 4 et 8 %
- la dominance du syntype PhPe

Il rassemble les syntaxons les plus thermophiles : *Calycotomo (spinosae)-Myrtetum communis*, *Quercu-Pinetum halepensis juniperetosum lyciae*, *Quercu-Pinetum halepensis oleo-lentiscetosum*, *Oleo-Lentiscetum typicum* et *euphorbietosum dendroidis*.

3 - Deux phytocénoses, voisines sur le plan floristique, établissent la transition entre ces deux sous-ensembles.

- Le *Quercu-Pinetum halepensis*, développé sur silice, présente à la fois un taux minimum mensuel inférieur à 4 % et une dominance du syntype PhPe.

- Les individus d'association calcaricoles du même *Quercu-Pinetum halepensis* sont caractérisés par un taux minimum mensuel supérieur à 4 % et la dominance du syntype PhCh.

- FORMATIONS FORESTIERES SCLEROPHYLLES (Fig. 37 et 38)

Aux formations forestières sclérophylles ont été adjoints, parce que très affines sur le plan floristique, la Chênaie pubescente méditerranéenne (*Lathyro (latifoliae)-Quercetum pubescentis*) et le taillis d'*Acacia dealbata* (mimosaie), généralement développé à la place de la Suberaie.

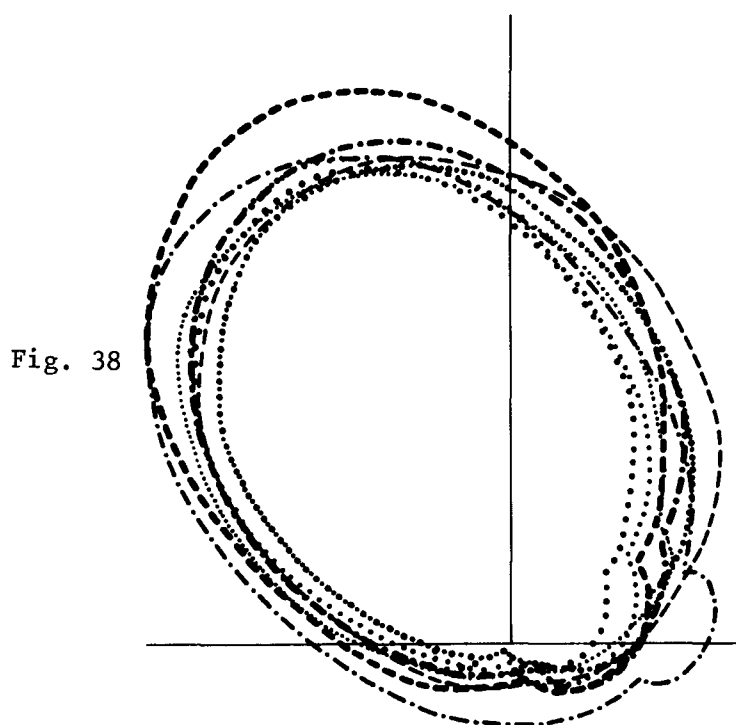
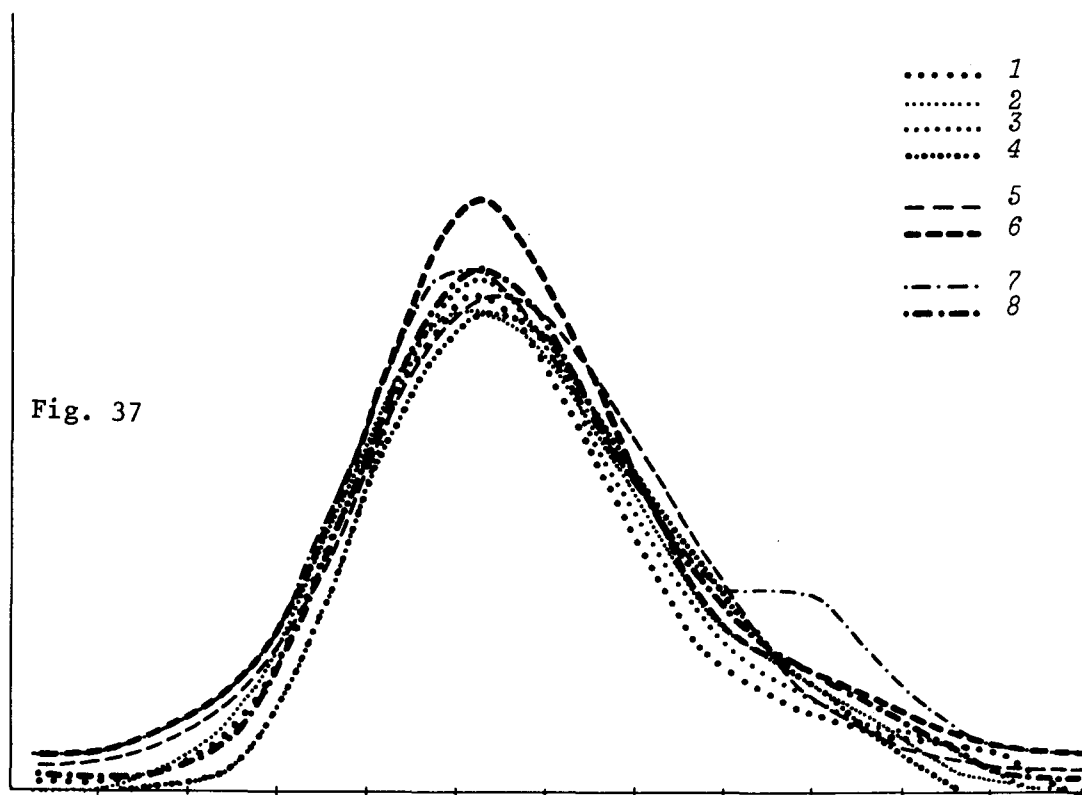
Ces groupements végétaux sont liés par plusieurs caractères bien qu'ils ne les possèdent pas tous en même temps

- progression printanière faible ou moyenne
- mois record : mai
- récession estivale faible, plus rarement moyenne
- absence de tendance de septembre (sauf au niveau du *Viburno (tini)-Quercetum ilicis pistacietosum terrebinthi*)
- type saisonnier : PEAH (exception faite de trois syntaxons : *Epipactido (microphyllae)-Quercetum ilicis*, *Quercu (suberis)-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis* et *Asplenio (onopteris)-Quercetum ilicis quercetosum pubescentis*)
- dominance relative des phanérophyles (sauf au niveau du *Junipero (phoeniceae)-Quercetum ilicis*)
- dominance des espèces méditerranéennes (mis à part le *Quercu-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis* et l'*Asplenio-Quercetum ilicis typicum*)
- caractère méditerranéen marqué (hormis les deux syntaxons précédents).

1 - Une première série de caractères permet d'individualiser un sous-ensemble comprenant le *Viburno-Quercetum ilicis buxetosum sempervirentis*, l'*Orno-Quercetum ilicis*, le *Lathyro-Quercetum pubescentis*, la mimosaie, les *Quercu-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis* et *myrtetosum communis*, et l'*Epipactido-Quercetum ilicis*; ce sont

- taux minimum mensuel de floraison nul
- un ou deux mois à floraison nulle
- surface enveloppée comprise entre 10 et 14 % (très faible à faible) (sauf au niveau du *Quercu-Cytisetum monspessulani myrtetosum communis*)

Au sein de ce sous-ensemble, deux groupes de formations ont pu être distin-



Cycles de floraison des formations forestières sclérophylles

Fig. 37 - Représentation cartésienne

Fig. 38 - Représentation polaire

- 1 - *Epipactido-Quercetum ilicis*
- 2 - *Viburno-Quercetum ilicis buxetosum communis*
- 3 - *Lathyro-Quercetum pubescentis*
- 4 - *Querco-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis*
- 5 - *Junipero-Quercetum ilicis*
- 6 - *Querco-Genistetum linifoliae*
- 7 - *Viburno-Quercetum ilicis pistacietosum terebinthi*
- 8 - *Asplenio-Quercetum ilicis quercetosum pubescentis*

gués.

A - L'*Epipactido-Quercetum ilicis* et le *Quercu-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis* se singularisent par

- le type saisonnier EPAH
- la dominance des espèces herbacées
- la dominance du syntype PePh

Ces deux derniers caractères le rapprochent du second sous-ensemble (cf. infra).

B - Les cinq autres formations s'opposent à ces deux syntaxons car ils montrent

- le type saisonnier PEAH (comme tous les autres groupements)
- la dominance des phanérophytes
- la dominance du syntype PhPe

2 - L'*Asplenio-Quercetum ilicis typicum*, le *Junipero-Quercetum ilicis*, le *Quercu (suberis)-Genistetum linifoliae* et le *Quercu-Cytisetum monspessulani typicum* se différencient des syntaxons du premier sous-ensemble par les paramètres suivants

- taux minimum mensuel de floraison non nul
- absence de mois à floraison nulle
- surface enveloppée comprise entre 14 et 18 % (faible à moyenne)
- dominance du syntype PePh (ChPh pour le *Junipero-Quercetum ilicis*)
- dominance des espèces herbacées (des chaméphytes pour la Chêne verte à Genévrier rouge)

3 - L'*Asplenio-Quercetum ilicis quercetosum pubescentis* et le *Viburno-Quercetum ilicis pistacietosum terebinthi* se révèlent intermédiaires sur le plan floral entre ces deux sous-ensembles car ils montrent à la fois

- un taux minimum mensuel de floraison non nul
- l'absence de mois à floraison nulle
- une surface enveloppée comprise entre 14 et 18 % (faible à moyenne)
- une dominance des phanérophytes sur les chaméphytes et les espèces herbacées
- une dominance du syntype PhPe

4 - Conclusion

A l'exception du *Quercu-Cytisetum monspessulani myrtetosum communis*, les groupements végétaux réunis dans le premier sous-ensemble s'accordent avec des conditions thermiques plus basses que celles qui président au développement des autres formations forestières sclérophylles.

La Suberaie à Myrte se sépare également des autres formations du premier sous-ensemble par sa valeur de surface enveloppée qui est supérieure à celles des autres éléments du sous-ensemble; ce qui n'est d'ailleurs pas pour étonner si l'on se rappelle les remarques faites dans la première partie de cette publication quant à la variation de la valeur de la surface enveloppée en fonction des caractéristiques thermiques des écosystèmes.

- RELATIONS ENTRE FORMATIONS PREFORESTIERES ET FORESTIERES SCLEROPHYLLES

Pour la clarté de l'exposé et ne pas gêner sa compréhension en alourdissant le texte par de longues énumérations de groupements végétaux, nous nommerons, chaque fois que cela sera nécessaire, le premier sous-ensemble distingué au sein des formations préforestières sclérophylles A, B le second, C le premier sous-ensemble individualisé au niveau des formations forestières sclérophylles et D le second.

Les formations préforestières et forestières sclérophylles possèdent, aux

rare exceptions mentionnées ci-dessus près, de nombreuses caractéristiques communes

- mois record : mai
- type saisonnier : PEAH
- surface enveloppée inférieure à 18 %
- dominance des espèces méditerranéennes
- caractère méditerranéen marqué

Les formations préforestières se distinguent relativement bien des forestières car elles manifestent, dans leur très grande majorité, une tendance de septembre alors que les formations forestières ne montrent ni palier ni reprise de floraison pendant ce mois.

Les sous-ensembles A et B (formations préforestières) d'une part, le sous-ensemble D d'autre part s'écartent du sous-ensemble C car ils sont caractérisés par un taux minimum mensuel de floraison toujours différent de zéro.

Le sous-ensemble D d'une part, l'*Epipactido-Quercetum ilicis* et le *Quercus-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis* d'autre part se singularisent des autres groupements par la dominance des espèces herbacées ou des chaméphytes, alors que les phanérophytes impriment une physionomie particulière aux autres formations préforestières et forestières.

Les sous-ensembles B et C (à l'exception des deux syntaxons précédents) se distinguent par la dominance du syntype PhPe alors que le sous-ensemble A réunit des groupements dominés par PhCh et que les syntypes PePh et ChPh, où les phanérophytes sont subordonnés aux autres types de végétaux, caractérisent le sous-ensemble D, l'*Epipactido-Quercetum ilicis* et le *Quercus-Cytisetum monspessulani quercetosum pubescentis*.

V - FORMATIONS PREFORESTIERES ET FORESTIERES CADUCIFOLIEES

- FORMATIONS PREFORESTIERES CADUCIFOLIEES (Fig.39 et 40)

Elles peuvent être assimilées aux haies et fourrés présylvatiques riches en arbustes caducifoliés ou semi-caducifoliés souvent épineux et que les phytosociologues rangent dans la classe des *Rhamno-Prunetea*.

Il s'agit d'un ensemble hétérogène ne présentant que trois caractéristiques communes : progression printanière du taux mensuel de floraison faible, récession estivale faible (exceptionnellement moyenne) et dominance des phanérophytes.

Bien qu'il soit difficile d'établir des discontinuités nettes au sein de cet ensemble, nous avons cependant pu le subdiviser en quatre sous-ensembles.

1 - Les *Rubus (ulmifolii)-Coriarietum myrtifoliae ostryetosum carpiniifoliae* et *corylo-ulmetosum* montrent

- mois record : mai ou mai et juin
- absence de tendance de septembre°
- taux minimum mensuel de floraison non nul donc absence de mois à floraison nulle°
- type saisonnier EPAH ou EPHA donc à dominance estivale°
- surface enveloppée comprise entre 10 et 12% (très faible à faible)
- dominance du syntype PhPe°
- dominance des espèces européennes°
- caractère non-méditerranéen

2 - Certaines de ces caractéristiques° sont communes au *Rubus-Coriarietum myrtifoliae typicum* et au *Spartio (juncei)-Clematidetum vitalbae* variante à *Cornus sanguinea* qui se distinguent du premier sous-ensemble par

- mois record : juin
- surface enveloppée faible, comprise entre 12 et 14 %
- dominance des espèces méditerranéennes (second syntaxon) ou européennes (premier syntaxon)

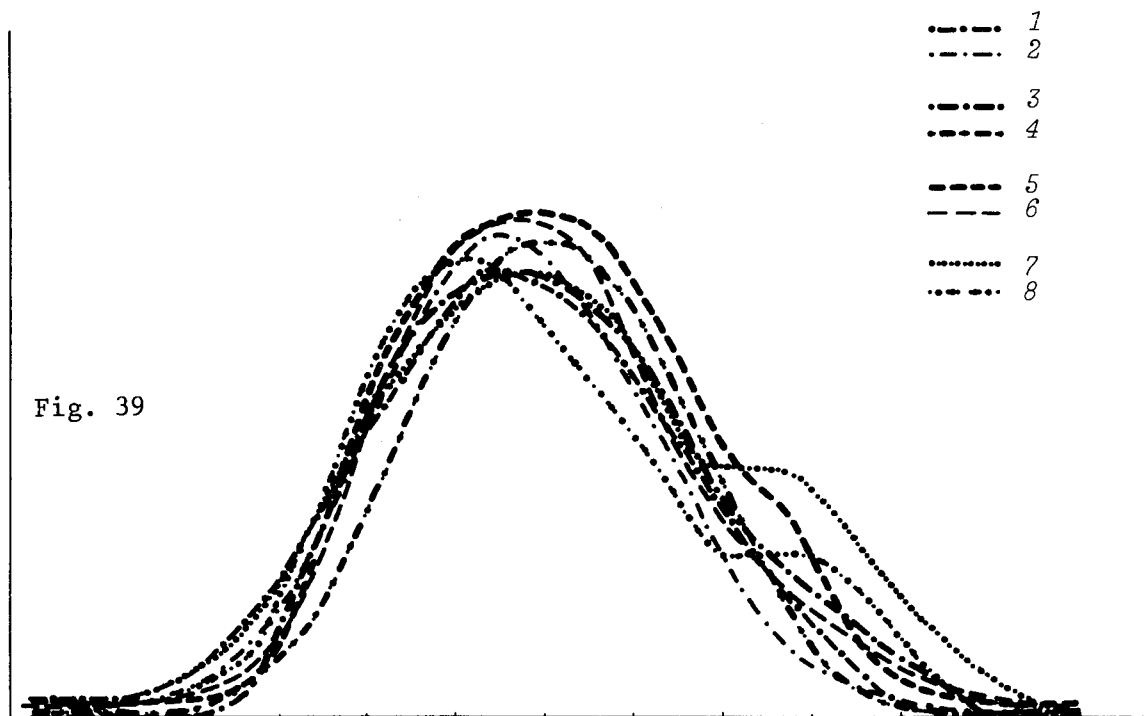


Fig. 39

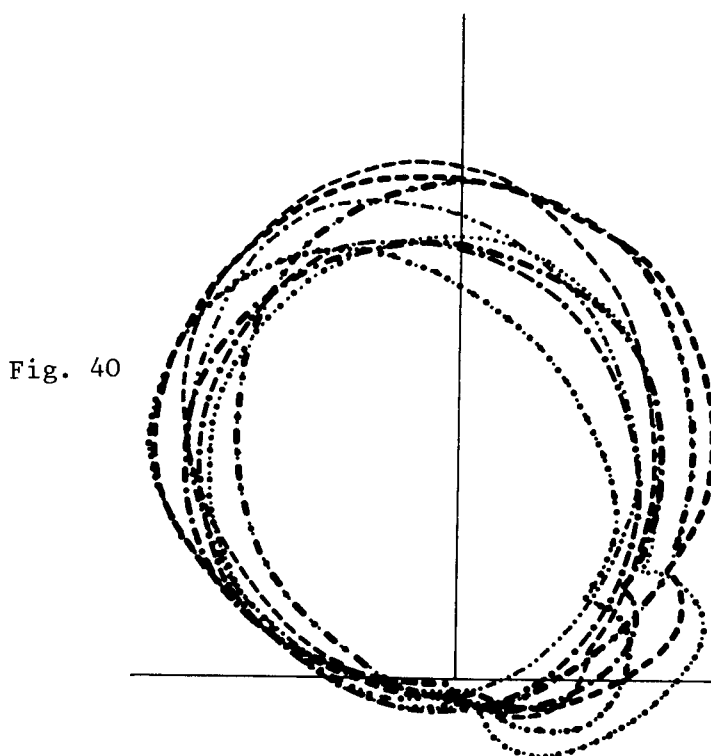


Fig. 40

Cycles de floraison des formations préforestières caducifoliées

Fig. 39 - Représentation cartésienne

Fig. 40 - Représentation polaire

- 1 - *Rubo-Coriarietum myrtifoliae ostryetosum carpinifoliae*
- 2 - *Rubo-Coriarietum myrtifoliae corylo-ulmetosum*
- 3 - *Spartio-Clematidetum vitalbae* var. à *Cornus sanguinea*
- 4 - *Rubo-Coriarietum myrtifoliae typicum*
- 5 - *Spartio-Clematidetum vitalbae* var. à *Coriaria myrtifolia*
- 6 - *Spartio-Clematidetum vitalbae* var. à *Paliurus australis*
- 7 - *Arundino-Narcissetum tazettae*
- 8 - Groupement à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna*

- caractère méditerranéen

3 - Le stade pionnier, la variante à *Coriaria myrtifolia* et celle à *Paliurus australis* du *Spartio-Clematidetum vitalbae* constituent le troisième sous-ensemble; si ce dernier se rapproche du précédent par divers caractères (mois record, surface enveloppée, caractère méditerranéen, absence de tendance de septembre, type saisonnier, dominance des espèces méditerranéennes - ce qui le rapproche de la variante à *Cornus sanguinea* du *Spartio-Clematidetum vitalbae*), il en diffère cependant par

- taux minimum mensuel de floraison nul
- deux mois à floraison nulle
- dominance absolue des espèces herbacées
- dominance du syntype PePh

(ces deux dernières caractéristiques ne concernent pas la variante à *Coriaria myrtifolia* qui, pour ces paramètres, se rapproche du sous-ensemble précédent).

4 - L'*Arundino (donacis)-Narcissetum tazettae* et le groupement à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna* montrent en commun

- une tendance de septembre faible
- un taux minimum mensuel de floraison non nul
- aucun mois à floraison nulle
- une dominance absolue des espèces herbacées
- une dominance du syntype PePh

Ces deux syntaxons s'écartent cependant l'un de l'autre par des états de variables différents

- mois record : juin pour le premier, mai pour le second
- type saisonnier : EPAH pour le premier, PEAH pour le second
- surface enveloppée : supérieure à 12 % pour le premier, inférieure à cette valeur pour le second
- dominance des espèces : diverses pour le premier, méditerranéennes pour le second
- caractère : non-méditerranéen pour le premier, méditerranéen pour le second (il convient cependant de remarquer que le caractère non-méditerranéen du Cannier à Canne de Provence n'est pas lié à la dominance des espèces européennes comme cela a été chaque fois le cas précédemment, mais à la dominance des taxons cosmopolites et européens sur les méditerranéens).

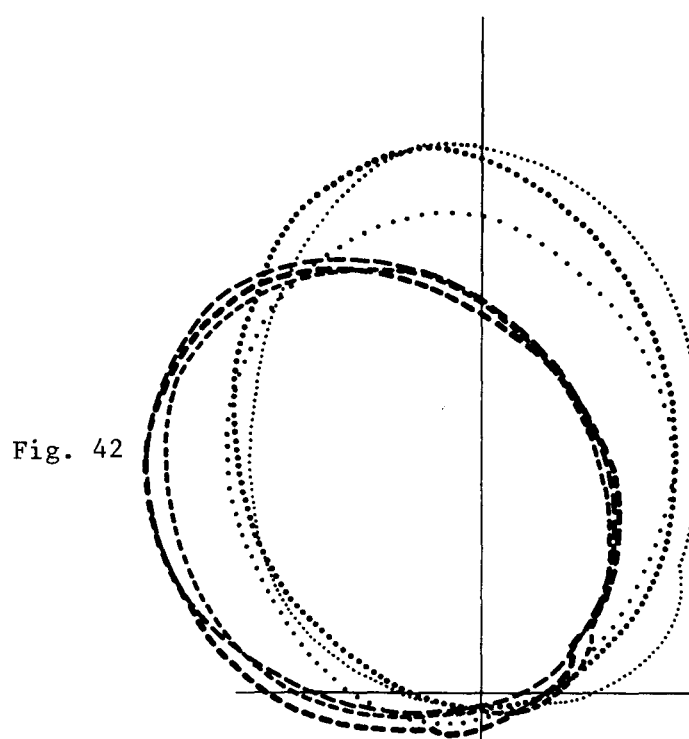
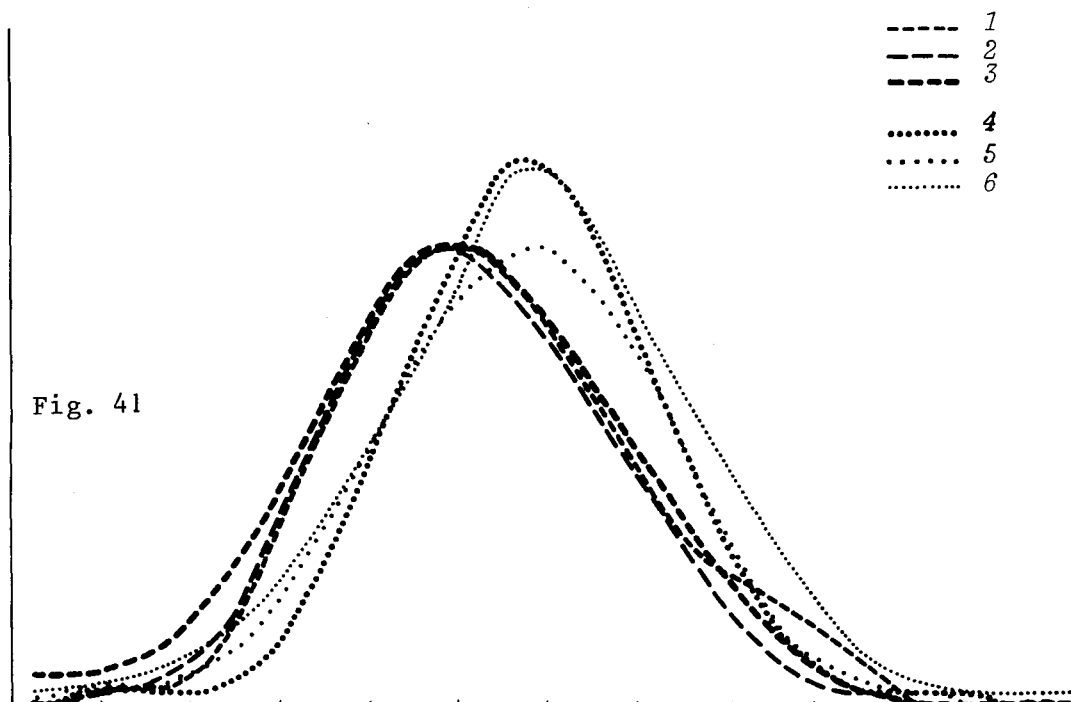
Ce quatrième sous-ensemble, s'il présente des caractéristiques témoignant de ses affinités avec le premier et le second sous-ensembles d'une part, le troisième d'autre part, se singularise cependant nettement des autres groupements de haies et fourrés par le palier observé en septembre (tendance de septembre faible) au niveau des syntaxons le constituant.

- FORMATIONS FORESTIERES CADUCIFOLIEES (Fig. 41 et 42)

Elles sont représentées par des Chênaies-Châtaigneraies, diverses Charmaies et Aunaies.

Non-méditerranéen, cet ensemble est dominé par les espèces herbacées et notamment des hémicryptophytes, à répartition européenne, développées sous couvert de phanérophytes (syntype PePh); sur le plan floral, il est caractérisé par l'absence de tendance de septembre, l'arrêt de floraison pendant deux mois donc un taux minimum mensuel de floraison nul, à l'exception de l'*Alno (glutinosae)-Tilietum cordatae aspidietosum aculeati*.

Deux groupes de syntaxons se différencient par quelques caractères floraux.



Cycles de floraison des formations forestières caducifoliées

Fig. 41 - Représentation cartésienne

Fig. 42 - Représentation polaire

- 1 - *Euphorbio-Carpinetum betuli quercetosum cerridis*
- 2 - *Euphorbio-Carpinetum betuli typicum*
- 3 - *Euphorbio-Carpinetum betuli muscarietosum botryoidis*
- 4 - *Querco-Vicio-Caricetum depauperatae*
- 5 - *Alno-Tilietum cordatae typicum*
- 6 - *Alno-Tilietum cordatae aspidietosum aculeati*

1 - Au niveau des Charmaies (*Euphorbio (dulcis)-Carpinetum betuli typicum, quercetosum cerridis et muscarietosum botryoidis*), on relèvera les caractéristiques suivantes

- progression printanière et récession estivale faibles
- mois record : mai
- type saisonnier : PEAH ou PEHA
- surface enveloppée comprise entre 10 et 12 % (très faible à faible)

2 - Les Aunaies (*Alno (glutinosae)-Tiliatum cordatae typicum, osmundetosum plumieri et aspidietosum aculeati*), les Chênaies-Châtaigneraies (*Quercu (pubescentis)-Vicio (barbatizae)-Caricetum depauperatae*) et les Châtaigneraies de substitution s'individualisent au contraire par

- progression printanière faible mais récession estivale variée
- mois record : juin
- type saisonnier : EPAH
- surface enveloppée comprise entre 12 et 16 % (faible à moyenne)

- RIPISYLVES " MEDITERRANEENNES " (Fig. 43 et 44)

Deux syntaxons peuvent servir de base à la description de cet ensemble; il s'agit des *Populetum albae typicum* et *salicetosum* qui montrent simultanément

- progression printanière et récession estivale faibles
- taux de floraison du mois record compris entre 65 et 70 %
- mois record : juin
- absence de tendance de septembre
- taux minimum mensuel de floraison nul
- deux mois à floraison nulle
- type saisonnier : EPAH
- surface enveloppée inférieure à 12% (très faible à faible)
- dominance des phanérophytes
- dominance du syntype PhPe
- dominance des espèces européennes
- caractère non-méditerranéen

Le *Populetum albae ulmetosum campestris* s'en distingue par

- mois record : mai
- type saisonnier : PEAH
- dominance des espèces méditerranéennes

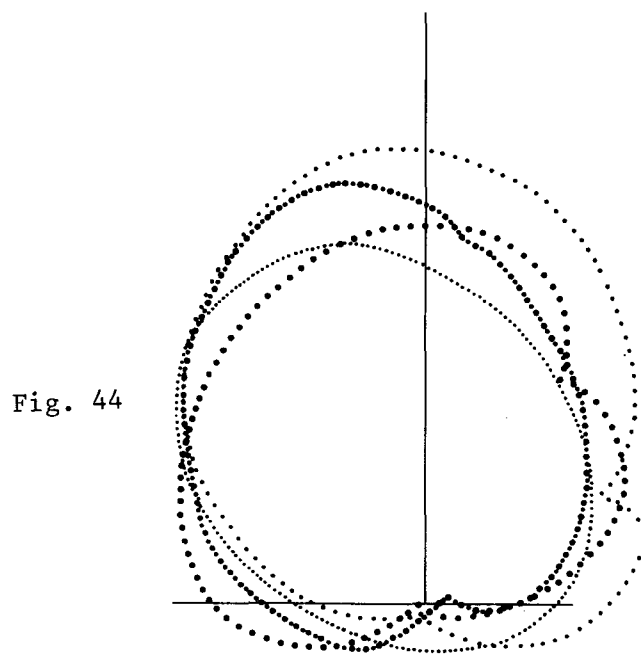
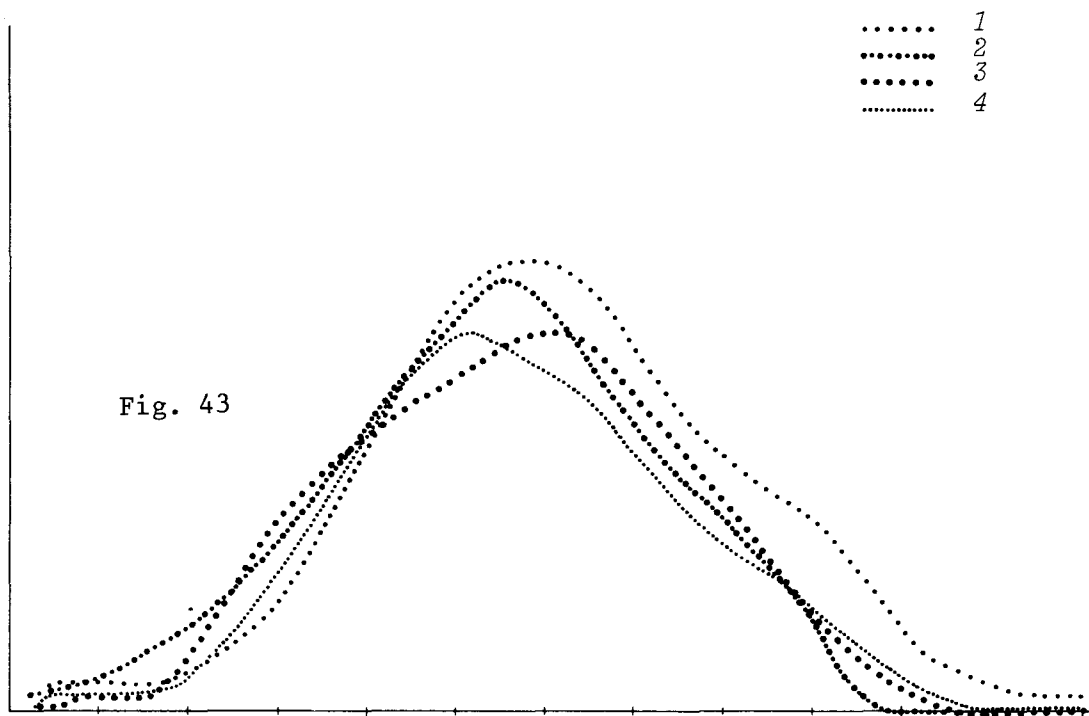
Au niveau du *Rubo (ulmifolii)-Nerietum oleandri*, les caractères différentiels sont plus nombreux

- taux maximum mensuel de floraison inférieur à 65 %
- taux minimum mensuel de floraison non nul
- absence de mois à floraison nulle
- surface enveloppée supérieure à 12 % (faible)
- dominance des espèces herbacées
- dominance du syntype PePh
- co-dominance des espèces méditerranéennes et des espèces européennes.

- RELATIONS ENTRE CES TROIS ENSEMBLES

Les formations caducifoliées constituent un complexe beaucoup moins homogène que celui des formations sclérophylles; cette hétérogénéité se traduit par la diminution des points communs à tous les groupements; tout au plus pourra-t-on relever qu'ils sont caractérisés par une progression printanière du taux de floraison faible, des valeurs de la surface enveloppée inférieure à 18 % et, à deux exceptions près déjà mentionnées, par l'absence de tendance de septembre.

Il est également difficile de distinguer des ensembles homogènes s'individualisant par la correspondance de plusieurs états de variables à la fois; quels que soient



Cycles de floraison des ripisylves " méditerranéennes "

Fig. 43 - Représentation cartésienne

Fig. 44 - Représentation polaire

- 1 - *Rubo-Nerietum oleandri*
- 2 - *Populetum albae typicum*
- 3 - *Populetum albae salicetosum*
- 4 - *Populetum albae ulmetosum campestreis*

les regroupements que l'on puisse opérer en fonction de tel ou tel paramètre, on est rapidement conduit à envisager, dès que l'on prend en compte un ou deux autres paramètres supplémentaires, une nouvelle subdivision.

Ainsi les ripisylves (Populaies, Nériaies), les Charmaies, les Aunaies, les Châtaigneraies et les sous-associations *ostrueto-sum carpini-foliae* et *corylo-ulmeto-sum* du *Rubo-Coriarietum myrti-foliae* se distinguent des autres phytocénoses caducifoliées par leur caractère non-méditerranéen, lié dans presque tous les cas à la dominance des espèces européennes. Dès que l'on prend en compte d'autres paramètres, les subdivisions suivantes non superposables s'imposent.

- Charmaies, Populaies et fourrés à *Rubus* et *Coriaria* présentent des valeurs de la surface enveloppée inférieure à 12 %, les autres syntaxons supérieures à 12 %
- Charmaies, fourrés à *Rubus* et *Coriaria* et Populaie à Orme abondant ont mai pour mois record, les autres juin
- Nériaies, fourrés à *Rubus* et *Coriaria* et Aunaies à *Aspidium aculeatum* ne présentent aucun mois à floraison nulle, les autres oui
- Populaies et fourrés à *Rubus* et *Coriaria* montrent une dominance des phanérophytes sur les espèces herbacées donc du syntype PhPe; pour les autres, ce sont les herbacées et le syntype PePh qui l'emportent.

La même démonstration pourrait être faite pour les syntaxons méditerranéens. Nous n'entrerons pas dans le détail.

Il est difficile d'expliquer cette hétérogénéité. Peut-être les deux faits suivants constituent-ils un début d'explication.

- Les groupements à caractère non-méditerranéen ne sont pas dans la partie optimale de l'aire de répartition des espèces qui en constituent le fond; le développement de ces taxons en région méditerranéenne est peut-être un élément venant perturber leurs caractéristiques florales et celles des syntaxons auxquels ils participent; il serait intéressant d'étudier, de ce point de vue, les Charmaies, les Aunaies, etc. en dehors de la région méditerranéenne.

- Les groupements caducifoliés à caractère méditerranéen se développent dans des biotopes peu méditerranéens, en ce sens qu'ils s'accordent avec des sols profonds présentant des bilans hydriques parmi les meilleurs de notre région (ils correspondent d'ailleurs souvent à des zones anciennement cultivées). Ils constituent donc des lieux de convergence entre taxons méditerranéens et taxons non-méditerranéens; le mélange de ces deux complexes floristiques implique vraisemblablement une hétérogénéité florale des syntaxons et par suite de l'ensemble des groupements.

Rappelons, enfin, que l'hétérogénéité floristique des formations caducifoliées se traduit également au niveau de leur appartenance phytosociologique. Alors que les phytocénoses préforestières et forestières sclérophylles s'intègrent à une seule classe, les *Quercetea ilicis*, les groupements végétaux caducifoliés, pris en compte dans la présente analyse, se répartissent dans quatre unités supérieures syntaxonomiques : *Rhamno-Prunetea*, *Quercetea roburi-petraeae* et *Nerio-Tamaricetea*.

VI - CONCLUSION

Au terme de cette étude de la variation des caractéristiques florales, biologiques et biogéographiques des formations végétales observées dans les limites de l'étage méditerranéen du sud-est continental français, il convient de mettre l'accent sur diverses conclusions qui se sont imposées au cours de cette analyse.

La variation des paramètres et des cycles floraux est indépendante de la nature physico-chimique du substrat; entrent, en effet, dans les mêmes ensembles caractérisés par les mêmes paramètres, des groupements de rochers calcaires et siliceux, des pelouses calcaricoles et calcifuges, des garrigues et des maquis. Ceci se vérifie encore au niveau des formations préforestières et forestières au sein desquelles certains syntaxons s'observent à la fois sur calcaire et silice.

Cette première remarque n'est pas sans rappeler celle que l'un d'entre nous faisait à propos de la composition floristique de certaines associations végétales et qui le conduisait à conclure à l'existence " d'une tendance franche à l'homogénéisation de la végétation dans les biotopes où les conditions climatiques et singulièrement thermiques sont déterminantes " (LOISEL, 1968, 1971). S'il y a, dans un espace donné, convergence adaptative de la flore sous l'influence du climat, il en découle normalement une homogénéité des paramètres floraux.

Ceci paraît confirmé par le fait que, tout au long de ce travail et pour chaque type physiologique de végétation, il a été possible d'opposer régulièrement des ensembles de syntaxons thermophiles à des ensembles s'accordant avec des conditions thermiques plus fraîches.

Les premiers se caractérisent le plus souvent par

- mois record : mai
- existence d'une tendance de septembre
- type saisonnier : PEAH
- dominance des espèces méditerranéennes

Les seconds présentent comme caractéristiques les plus fréquentes

- progression printanière du taux de floraison faible
- mois record : juin
- absence de tendance de septembre
- type saisonnier : EPAH
- dominance des espèces européennes (les espèces méditerranéennes dominent assez souvent aussi au niveau de syntaxons développés loin du littoral ou en altitude).

A ce dernier ensemble peut être rattachée une association végétale particulière - le *Cyperetum flavescens* - qui s'identifie à la phytocénose la moins méditerranéenne avec un taux maximum mensuel de floraison réalisé en juillet, un type saisonnier à dominance estivo-automnale et six mois à floraison nulle.

Nous devons également mentionner les relations souvent très étroites existant entre les caractéristiques florales des syntaxons et les unités phytosociologiques auxquelles ils sont rattachés.

Ainsi les classes à répartition strictement méditerranéenne comme les *Helianthemetea annua*, les *Thero-Brachypodietea*, les *Cisto-lavanduletea* et les *Quercetea ilicis* réunissent des associations et sous-associations végétales présentant dans leur très grande majorité des caractéristiques florales de type méditerranéen : maximum de floraison au printemps et plus particulièrement en mai, tendance de septembre.

Ces classes s'opposent à celles qui réunissent des syntaxons à répartition essentiellement non-méditerranéenne telles que les *Querco-Fagetea* et les *Calluno-Ulicetea*. On y observe les états de variables florales suivants : maximum de floraison estival et plus particulièrement en juin, absence de tendance de septembre; il faut souligner l'existence d'une exception curieuse - les Charmaies - qui montre des caractéristiques florales de type méditerranéen.

Pour les groupements végétaux s'intégrant à des classes observées à la fois en région méditerranéenne et en région médio-européenne, la distinction, en fonction des

paramètres floraux, se fait au niveau de l'ordre et de l'alliance.

- classe des *Isoeto-Nanojuncetea* : les syntaxons de l'ordre des *Cyperetalia fuscii* sont de type non-méditerranéen et s'opposent à ceux de l'ordre des *Isoetalia* qui sont dans leur très grande majorité de type méditerranéen.

- classe des *Ononido-Rosmarinetea* : les phytocénoses de l'alliance *Rosmarino-Ericion* sont de type méditerranéen, celles des autres alliances de l'ordre et de l'ordre des *Anthyllidetalia montanae* de type non-méditerranéen.

Au sein de la classe des *Asplenietea* qui englobe les groupements végétaux depuis la plaine jusqu'aux plus hautes montagnes, la distinction dans les différentes unités phytosociologiques ne peut se faire qu'au niveau de l'association elle-même, du moins au niveau de l'étage méditerranéen du sud-est continental français.

CONCLUSION GENERALE

Cette étude consacre un bond notable au-delà des tentatives précédentes, citées en annexe bibliographique.

Le progrès concerne d'abord les sources des données biologiques s.l.

- D'un point de vue quantitatif, l'échantillon des groupements végétaux analysés est passé de 16 à 124, soit presque 8 fois plus.

- D'un point de vue qualitatif, le champ géographique s'est resserré sur le sud-est méditerranéen français, qu'il s'agisse des lieux d'inventaire des phytocénoses ou des limites de validité du calendrier de floraison des taxons.

Il peut sembler paradoxal d'avoir concilié une expansion avec une concentration. Mais, comme dans le cas d'un faisceau lumineux rendu plus puissant par surtension de la lampe et plus étroit par le jeu d'un condenseur, on peut admettre que l'éclairage ainsi obtenu tend vers l'optimum.

Le progrès concerne aussi la méthodologie.

- Le modèle mathématique, dit elliptique, est passé de la version monocyclique à la version dicyclique, avec jumelage de deux arcs d'ellipse dont l'un est généralement beaucoup plus petit que l'autre.

- Le traitement informatique, statistique puis modélisant, débouche désormais sur une représentation graphique plus complète (bien qu'encore entachée provisoirement d'artefacts dûs au type d'imprimante utilisée) et sur le calcul d'un plus grand nombre de paramètres.

- Le test du χ^2 ou le calcul des coefficients de corrélation ont été introduits pour vérifier méthodiquement la validité des corrélations dans chaque couple de variables.

La nécessité du changement ne s'est pas imposée à nous simultanément sur tous les points évoqués, mais par poussées successives, amenant à plusieurs reprises un réinvestissement complet.★

La réunion de tous ces moyens, les uns déjà éprouvés et les autres nouveaux pour les rythmes floraux, a permis d'optimiser la réponse à quelques questions aussi fondamentales que banales dans leur formulation simplifiée: Quoi? Où? Quand? Comment et pourquoi?

★ Nous remercions vivement Monsieur et Madame BARACCO d'avoir consacré beaucoup de temps à un patient travail de dépouillement, lors d'une première tentative qui ne laisse pas de trace visible ici mais a constitué pour nous une précieuse incitation à aller de l'avant.

Quoi? Cela signifie qu'un problème d'identité est posé pour tous les acteurs du règne végétal :

- identité taxonomique et physionomie (types biologiques) des espèces
- identité syntaxonomique et physionomie des communautés végétales, d'où une forte implication de la PHYTOSOCIOLOGIE.

Où? C'est prendre acte de la coexistence, dans un certain périmètre, de syntaxons dont les aires de distribution mondiale ne se chevauchent que partiellement. Il y a là un éclairage de la BIOGEOGRAPHIE.

Quand? L'analyse détaillée de l'aspect temporel de la floraison nourrit cette science encore jeune qu'est la CHRONOBIOLOGIE.

Pourquoi et Comment? Cette interrogation déterministe essentielle ramène l'ÉCOLOGIE au premier plan des préoccupations.

De ces divers thèmes, trois bénéficieront d'une attention privilégiée.

Aspects phytosociologiques

La caractérisation des associations végétales, des alliances, ordres et classes s'est faite peu à peu depuis quelques décennies, à partir de l'analyse statistique de nombreux individus de peuplements. Notre approche nouvelle de ces unités d'organisation du monde vivant n'a pas apporté de rectification et encore moins de bouleversements révolutionnaires à la syntaxonomie. Elle n'apparaît donc pas, pour cette dernière, comme un outil indispensable a priori, ni même comme une caution utile a posteriori. Mais, tout en corroborant des notions déjà solidement établies, elle a pu procurer ça et là des éléments d'appréciation nouveaux, en particulier pour réajuster, au sein d'un même ensemble, les positions respectives de chaque élément. C'est un test parmi d'autres pour apprécier le degré d'affinité de n associations voisines, considérées deux à deux.

Compte tenu de la validité quasi-générale du modèle elliptique, le comportement atypique d'un peuplement promu au rang d'association végétale conduit à soulever deux hypothèses :

- ou bien cette phytocénose existe objectivement mais se marginalise à certains égards, sans s'installer franchement dans un comportement cohérent, équilibré et durable (c'est ce que nous avons observé au niveau du groupement à *Viburnum tinus* et *Crataegus monogyna*)
- ou bien il s'agit d'un artefact méthodologique.

En toute éventualité, le biorythme floral pourrait être utilisé comme un test prudent dans le cadre de la recherche phytosociologique, incitant dans un cas douteux à approfondir la réflexion et peut-être, tout simplement, à appliquer avec une rigueur accrue les méthodes d'investigation traditionnelles.

Aspects chronobiologiques

La prise en compte du temps qui représente - faut-il le rappeler ? - une variable de position sans être jamais une variable de causalité, se développe fort heureusement dans les disciplines biologiques.

Dans un intervalle de temps donné, les phénomènes peuvent réaliser deux mouvements principaux, séparément ou conjointement :

- un mouvement périodique (symbole : le cercle)
- un mouvement orienté (symbole : la droite)

La combinaison en est fréquente (symbole : l'hélice des géomètres c'est-à-dire le tire-bouchon). Dans cette optique, nous avons étudié l'interférence des biorythmes annuels et du dynamisme de la végétation, ce qui fera l'objet d'une publication ultérieure.

Si nous nous en tenons présentement aux phénomènes périodiques relatifs au vivant, autrement dit aux biorythmes - annuels ou non - l'intérêt qu'ils offrent est le suivant.

D'abord, en raison de leur régularité, tempérée d'un léger flou, ils autorisent la prévision, avec une circonspection toute scientifique. On sait combien de couples, pratiquant la contraception par continence programmée, ont pu connaître de surprises malgré la réalité du cycle oestral. Peu embarrassés des marges d'incertitude et de leur cumul, des marchands de biorythme proposent des pronostics personnalisés sur l'état général, physique et psychique, par application d'un modèle mathématique à compter du jour de la naissance. Le risque existe donc de voir un concept fécond ainsi dévoyé et menacé de discrédit. Il convient de le défendre vigoureusement. Dans le cas particulier des biorythmes floraux, les tendances prévisionnelles pourraient conduire par exemple à une optimisation de l'apiculture ou des recherches entomologiques.

Ensuite, les biorythmes permettent une approche déterministe intéressante. En effet, le temps relatif, le calendrier notamment, fournit des repères communs à des variables de causalité, causes ou effets. Il permet de les identifier en tant que telles et d'en découvrir les enchaînements. Au terme de cette démarche, le temps devient un intermédiaire logique superflu qu'il est loisible d'évacuer.

La finesse du repérage chronologique des diverses variables impliquées justifie une haute exigence du choix du modèle mathématique. Nous avons détaillé précédemment la genèse et l'évolution du modèle elliptique. Ce dernier sort conforté d'une démonstration que nous avons voulu massive. Pour cette raison, il est permis de suggérer avec insistance, à tous les scientifiques concernés par d'autres rythmes que les cycles de floraison, de mettre le modèle elliptique à l'épreuve. La forme de la figure, fermée, excentrique et douce, traduit fidèlement des propriétés générales du vivant: régulation, adaptation, équilibre. C'est pourquoi même les cas atypiques méritent d'être confrontés à ce modèle de référence auquel ils n'ont pas à se subordonner, mais qui contribuera à en éclairer l'originalité.

Aspects écologiques

La distribution biogéographique des phytocénoses, la prédominance en leur sein de tel ou tel type biologique, leur cycle de floraison caractérisé par divers paramètres sont autant de comportements qui participent d'un syndrome général d'adaptation. En effet, quand nous avons mis en évidence, par exemple, une corrélation statistique entre le caractère méditerranéen de certaines pelouses, la dominance des thérophytes en leur inventaire, la précocité et la forte saillie du pic de floraison, aucun de ces caractères n'a été présenté comme la cause ou la conséquence de l'un des deux autres. Par contre, nous les avons décrits comme trois effets parallèles de la pression décisive qu'exerce, sur les êtres vivants, l'environnement écologique : températures élevées, déficit en eau pendant l'été, fort éclairage au sol. Si la corrélation entre types ou syntypes biologiques et paramètres floraux semble indiscutable, elle est cependant indirecte. Chacun de ces aspects fait profiter l'autre de son éclairage écologique, avec bien entendu un bénéfice supérieur pour l'aspect le plus neuf qui a moins à donner qu'à recevoir.

En définitive, il n'y a pas de facteurs écologiques élémentaires qui ne soient de nature physique ou chimique. Par regroupement de ces facteurs émergent des notions plus complexes : climat et édaphisme.

Les conditions édaphiques, en particulier la nature pétrographique de la roche-mère, jouent un rôle discriminant de premier plan dans la distribution spatiale de bon nombre d'espèces et de phytocénoses. Or - et c'est là une des conclusions tranchées de cette étude - elles semblent ne pas intervenir du tout dans leur comportement temporel. En ce qui concerne les cycles floraux, c'est même une certitude.

Seules les conditions climatiques (macroclimatiques comme microclimatiques) interviennent et elles le font avec une vigueur exceptionnelle puisque les taux de floraison mensuels, dans certains cas, peuvent s'élever à 100 % ou s'abaisser à 0 %. Des travaux classiques ont montré la responsabilité du photopériodisme et du thermopériodisme dans l'induction du bourgeon floral, selon des mécanismes hormonaux, et ce souvent des mois avant l'éclosion des fleurs. Mais le problème traité ici est tout différent puisque nous n'envisageons que la manifestation de la floraison, de l'éclosion du bouton floral à la fécondation.

Qu'il y ait préadaptation héréditaire, postadaptation (accommodation), ou plus vraisemblablement les deux conjointement, l'adaptation et la sélection naturelle apparaissent comme les deux mécanismes entraîneurs de tous les biorythmes floraux et responsables aussi bien de leurs caractères généraux que de leurs caractères particuliers.

La fragilité des appareils reproducteurs, face aux excès du climat, l'emporte largement sur celle des appareils végétatifs. Chez un végétal sclérophylle par exemple, l'évapotranspiration affectera plus la fleur que les feuilles coriaces.

Thermopériodisme, hydropériodisme et - dans le cas des forêts de feuillus caducifoliés surtout - photopériodisme, sont à des degrés divers responsables des rythmes floraux. Le relais de facteurs fortement mais inégalement limitants peut justifier la forme dicyclique de nombreuses courbes polaires et même la dérive latérale de courbes monocycliques quand le pôle se tient plus ou moins à l'écart du grand diamètre. Lorsqu'une courbe dicyclique présente un petit arc d'ellipse saillant comme une excroissance, ce qui correspond à un palier ou à un sursaut automnal de la floraison, cela signifie qu'un répit s'intercale entre deux saisons marquées par des inhibitions d'origine différente.

L'aspect harmonieux des courbes polaires pourrait étonner lorsqu'on sait que le climat est un concept statistique, que les normales saisonnières calculées sur quelques décennies ont des tendances douces, mais que la réalité météorologique est beaucoup plus capricieuse avec des variations en dents de scie. La réponse à cette interrogation se scinde en deux parties.

Un premier aspect à considérer est la présence ou l'absence des acteurs. Dans l'immense majorité des cas (c'est-à-dire en exceptant des explosions conjoncturelles et ponctuelles de thérophytes), la végétation répond avec une telle inertie à l'offre écologique qu'on peut voir en elle un reflet fidèle du climat. L'inventaire d'un peuplement, complété en deux ou trois visites au cours d'une année, indépendamment des humeurs du ciel, a valeur de " normales phytosociologiques "

Un deuxième aspect est la faculté d'accommodation des acteurs. Il est vrai que des anomalies météorologiques peuvent déterminer des floraisons précoces ou des regains tardifs si elles sont favorables, un écrasement de la floraison si elles sont néfastes. C'est la raison pour laquelle nous avons fait appel aux observations d'ALBERT et JAHANDIEZ, étalées sur de nombreuses années et qui revêtent ainsi la valeur de " normales florales ".

Au total et jusqu'à preuve du contraire, il est permis d'estimer que l'amortissement phénologique des sautes météorologiques par la végétation l'emporte largement sur la vulnérabilité que celle-ci peut leur témoigner. S'il en est bien ainsi, nos courbes modélisées - déjà assimilables à des " normales phénologiques " - traduisent assez bien la situation réelle de la floraison à n'importe quelle date.

Ainsi nous avons pu réhausser d'une touche colorée la carte d'identité des phytocénoses du sud-est méditerranéen français. La prise en compte de la dimension temps, avec le support du modèle elliptique de biorythme dont l'universalité n'est pas à exclure, amène à identifier les facteurs écologiques limitants - uniquement climatiques - responsables des cycles communautaires de floraison, car impliqués eux-mêmes dans des variations cycliques : la température, l'eau et la lumière.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERT A., JAHANDIEZ E. (1908). Catalogue des plantes vasculaires croissant naturellement dans le département du Var. Paris, P.Klincksieck éd., 1-613
- BARBERO M., LOISEL R. (1983). Les Chênaies vertes du sud-est de la France méditerranéenne. Valeurs phytosociologiques, dynamiques et potentielles. *Phytocoenologia*, 11 (2), 225-244
- GALANGAU J., VIGNES P. (1979). Les rythmes biologiques cycliques. *Ann. S.S.N.A.T.V.*, 31, 78-94
- GAUTHERIE M., GROS C. (1977). Circadian rythm alteration of skin temperature in breast cancer. *Chronobiologia*, 4 (1), 1-17
- GUINOCHET M. (1973). Phytosociologie. Paris, Masson éd., 1-227
- HALBERG F. (1959). Lighting regimen and experimental method: Light-synchronized periodicity analysis. In : *12 th Annual Conference on electrical techniques in medicine and biology*
- HALBERG F. (1959). Physiologic 24-hour periodicity; general and procedural considerations with reference to the adrenal cycle. *Z. Vitamin-Hormon - u. Fermentforsch.*, 10, 225-296
- HALBERG F., PANOFSKY H. (1961). Thermo-variance spectra, method and clinical illustrations. *Exp. Med. Surg.*, 19, 284-309
- HALBERG F., ENGELI M., HAMBURGER C., HILLMAN D. (1965). Spectral resolution of low frequency, small-amplitude rhythms in excreted 17-ketosteroid; probable androgen-induced circaseptan sesynchronization. *Acta Endocr. Supplement*, 103, 1-54
- HALBERG F., TONG Y.-L., JOHNSON E.-A. (1967). Circadian system phase: an aspect of temporal morphology, procedures and illustrative examples. In : *The Cellular Aspects of Biorhythms. Symp/ of Rhythmic Research, 8th Int. Congr. Anat.* Berlin, Springer-Verlag, 20-48
- HALBERG F. (1969). Chronobiologie: rythmes et physiologie statistique. In : *Theoretical Physics and Biology*. Amsterdam, M. Marois éd., 347-393
- HALBERG F., JOHNSON E.-A., NELSON W., RUNGE W., SOTHERN R. (1972). Authorhythmometry procedures for physiologic self-measurements and their analysis. *Physiol. Teacher*, 1, 1-11
- HALBERG J., HALBERG E., HALBERG F., DELEA C., BARTTER F.-C. (1977). Development of blood pressure disease gauged by circadian rhythmometry of systolic blood pressure of Okamoto SH and SP rats on fixed or changing lighting schedules. *Fed. Proc.*, 36 (3), 1-548
- LAVAGNE A., VIGNES P. (1981). Essai de modélisation des cycles de floraison de seize phytocénoses du sud-est de la France. *Biologie-Ecologie méditerranéenne*, 8 (1), 39-58
- LOISEL R. (1968). Contribution à l'étude des groupements rupicoles calcifuges. *Ann. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, 26, 167-196
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. *Thèse*, Marseille, 1-401
- MILLET B. (1978). Les rythmes biologiques. C.R.D.P. Besançon
- TAUZER D. (1979). La Chênaie pubescente et ses relations floristiques avec divers groupements sylvatiques dans le sud-est méditerranéen français. *Thèse de spécialité*, Marseille

- VEDRENNE G. (1982). L'analyse multivariable et la mise en évidence d'indicateurs biologiques. Application à l'étage méditerranéen de Provence calcaire. *Thèse de spécialité*, Marseille, 1-119
- VIGNES P. (1975). Cycles de floraison des groupements végétaux. *Ann.S.S.N.A.T.V.*, 1-18

Remarque

Dans la première partie de cet article (*Ecologia mediterranea*, 1983, 9 (3/4), 1983),

- p.88 l.12, au lieu de "bilogiques", il faut lire "biologiques"
- p.88 l.14, au lieu de "0101 et 010", il faut lire "0101 et 0102"
- p.125 l.31, au lieu de "W = ENT (56/X°", il faut lire "W = ENT (56/X)".

Structure spatiale et statut dynamique dans une communauté végétale : cas d'une cocciféraie dunaire (Annaba, Algérie)

G. DE BELAIR[★]
D. CHESSEL^{★★}
M. BENCHEIKH-
LEHOCINE[★]

RESUME - L'abondance et la présence de trente-six espèces sont enregistrées sur un transect de 4 km dans une cocciféraie dunaire (Annaba, Algérie). Les structures spatiales sont décrites et interprétées en fonction des séries de dégradation du Chêne Kermès et de l'Oléo-Lentisque. Le tapis végétal apparaît structuré par une superposition d'écailles de stades dynamiques et de mosaïques ou de superpositions de groupes écologiques. L'article souligne le rôle que peut jouer la description des structures végétales dans l'interprétation du contenu d'une liste floristique.

SUMMARY - The quantity and the presence of thirty-six species are registred on a 4 kms'transect in a dunary bush of the Kermes Oak (Annaba, Algeria). The spatial patterns are described and interpreted according to the series of degradation of the Kermes Oak and of the Oleo-Lentisc. The vegetal carpet appears to be structured by a superposition of scales of dynamic stages and mosaïcs or superpositions of ecologic associations. The article emphasizes the part that can be played by the description of the vegetal patterns in the interpretation of the contents of a floristic list.

MOTS CLES : Chêne Kermès, Oléo-lentisque, séries, transect, structure, écailles.

INTRODUCTION

Une enquête phyto-écologique, à vocation d'aménagement (de BELAIR, 1981), menée sur un secteur côtier de la wilaya d'Annaba (Algérie), nous a donné l'occasion de faire un relevé de structure d'une cocciféraie dunaire. Aujourd'hui détruite par une opération de reboisement, cette formation végétale occupait jusqu'en 1980 un massif dunaire côtier, barrant au Nord la plaine marécageuse de la Mafragh. Avant sa destruction, elle était marquée par une régression très forte de l'agriculture, à laquelle se substituait le pâturage bovin. L'observation ici décrite permet de préciser la position de cette communauté végétale dans la série dégradation-regradation, rapportée par BRAUN-BLANQUET (1936), cartographiée par GAUSSEN et VERNET (1958), demandant à être précisée (THOMAS, 1975 - ZERIAIA, 1978). Divers travaux récents, particulièrement ceux de BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S., (1980) et de ALLIER C. et LACOSTE A. (1980), situant dans des régions

★ G. de BELAIR - B.P. 533 - ANNABA - Algérie.

★★ D. CHESSEL - Laboratoire de Biométrie - Université Lyon 1
69622 VILLEURBANNE CEDEX

★ M. BENCHEIKH-LEHOCINE - S. ET. HY. CO. - 56 C rue Ben Badis - ANNABA - Algérie.

similaires (Maroc et Corse) les divers stades de la série, apportent les précisions requises. Elle permet, en outre, d'aborder le problème complexe du rôle que peuvent jouer les mesures régionalisées de la végétation dans l'étude de son dynamisme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le secteur des mesures est décrit dans la Figure 1.

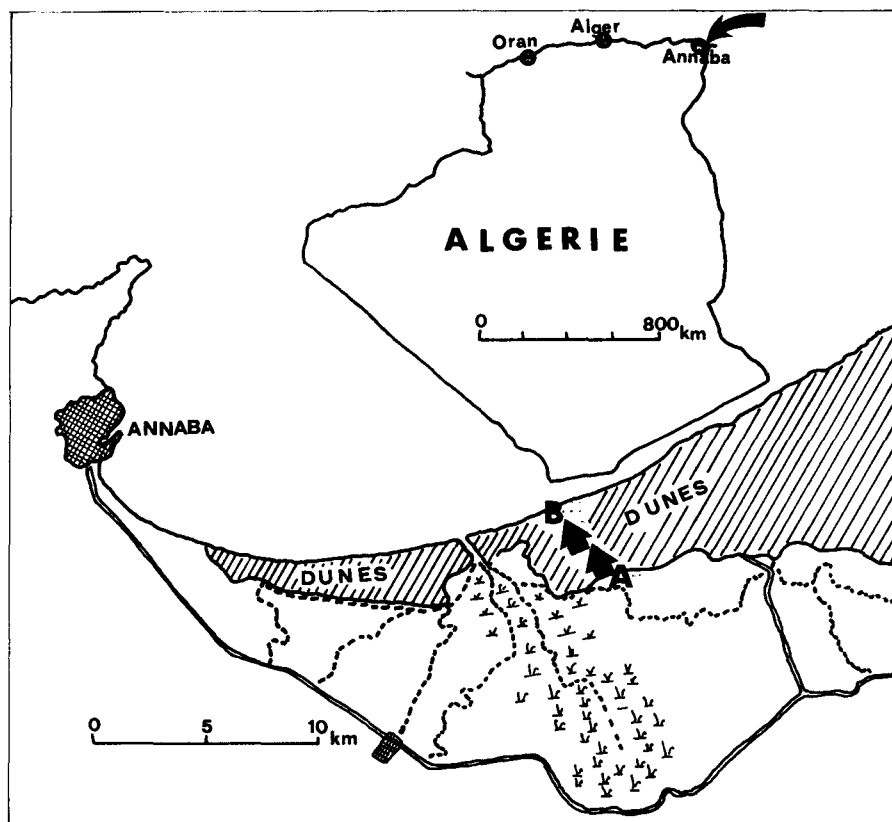


Figure 1 - Position géographique de la formation végétale étudiée.
AB : transect de l'analyse. La coupure de la ligne d'étude correspond au caractère localement impénétrable de la végétation.

80 placettes de 8 m² sont alignées sur un transect de 4,1 kms. Le pas de l'échantillonnage varie avec la physionomie de la végétation. Dans chaque placette, on a noté la liste des espèces présentes (données en présence-absence) et le nombre d'individus de toutes les espèces pérennes.

Ce transect traverse le cordon dunaire avec l'intention d'inventorier un espace aussi hétérogène que possible.

Le profil topographique du transect et la position des placettes sont consignés dans la Figure 2 (partie A).

36 espèces ont été enregistrées. La détermination a été possible grâce

à MM. C. SAUVAGE, J.J. CORRE et C. RAYNAUD et à l'Herbier de l'Institut de Botanique de Montpellier. La nomenclature est celle de QUEZEL et SANTA (1962).

La liste est rapportée dans le tableau suivant :

Vivaces principales

1. <i>Pistacia lentiscus</i> L.	6. <i>Erica cinerea</i> L.
2. <i>Juniperus oxycedrus</i> L.	7. <i>Olea europea</i> L. Subs. <i>sylvestris</i>
ssp. <i>macrocarpa</i> (S et Sm.) Ball	8. <i>Cistus monspelliensis</i> L.
3. <i>Quercus coccifera</i> L.	9. <i>Halimium halifolium</i> L.
4. <i>Calycotome spinosa</i> L.	10. <i>Asphodelus microcarpus</i> Salzmann et Viv.
5. <i>Lavandula stoechas</i> L.	36. <i>Juniperus phoenicea</i> L. Subsp. <i>lycia</i>

Vivaces secondaires

12. <i>Urginea maritima</i> L.	26. <i>Asparagus acutifolius</i> L.
14. <i>Centaurea sphaerocephala</i> L.	28. <i>Fumana thymifolia</i> L. Verlot
19. <i>Paronychia argentea</i> (Pour.) Lamk.	32. <i>Allium roseum</i> L.
22. <i>Lotus creticus</i> L.	35. <i>Solanum sodomaeum</i> L.
23. <i>Hypochoeris radicata</i> L.	

Annuelles

11. <i>Rumex bucephalophorus</i> L.	24. <i>Tuberaria guttata</i> L.
13. <i>Lupinus angustifolius</i> L.	25. <i>Bellis annua</i> L.
15. <i>Medicago intertexta</i> L.	27. <i>Silene coeli-rosa</i> L.
16. <i>Fumaria capreolata</i> L.	29. <i>Borrago officinalis</i> L.
17. <i>Senecio leucanthemifolius</i> Poiret	30. <i>Galactites tomentosa</i> L.
18. <i>Stachys marrubifolia</i> Viv.	31. <i>Linaria tingitana</i> Boiss. et Reut.
20. <i>Ononis annua</i> L.	33. <i>Ormenis praecox</i> (Link.) Briq.
21. <i>Sherardia arvensis</i> L.	34. <i>Anagallis arvensis</i> L.

Le traitement statistique des données comprend une analyse factorielle des correspondances (tableau 80 placettes × 36 espèces), interprétée à l'aide de la représentation fonctionnelle des facteurs le long du transect et de la réécriture canonique du tableau (ESTEVE, 1978). Une autre analyse des correspondances sur le tableau 80 placettes × 10 espèces (en dénombrement) confirme les résultats.

DESCRIPTION DES STRUCTURES SPATIALES

Elle est présentée dans la Figure 2, où nous avons strictement réécrit les données numériques de manière organisée par l'interprétation : rappelons en effet que l'analyse des correspondances permet d'identifier les structures, mais que seules les données elles-mêmes en démontrent l'existence.

Nous distinguerons après le dépouillement statistique quatre éléments de structuration spatiale.

a) D'abord, plusieurs espèces occupent intégralement l'espace étudié (cf. Fig. 2, partie C). Il s'agit de 4. *Calycotome spinosa*, 17. *Senecio leucanthemifolius*, 19. *Paronychia argentea*, 25. *Bellis annua* ; ce sont essentiellement des ubiquistes, à peu près indépendantes des conditions édaphiques, dont la présence ne

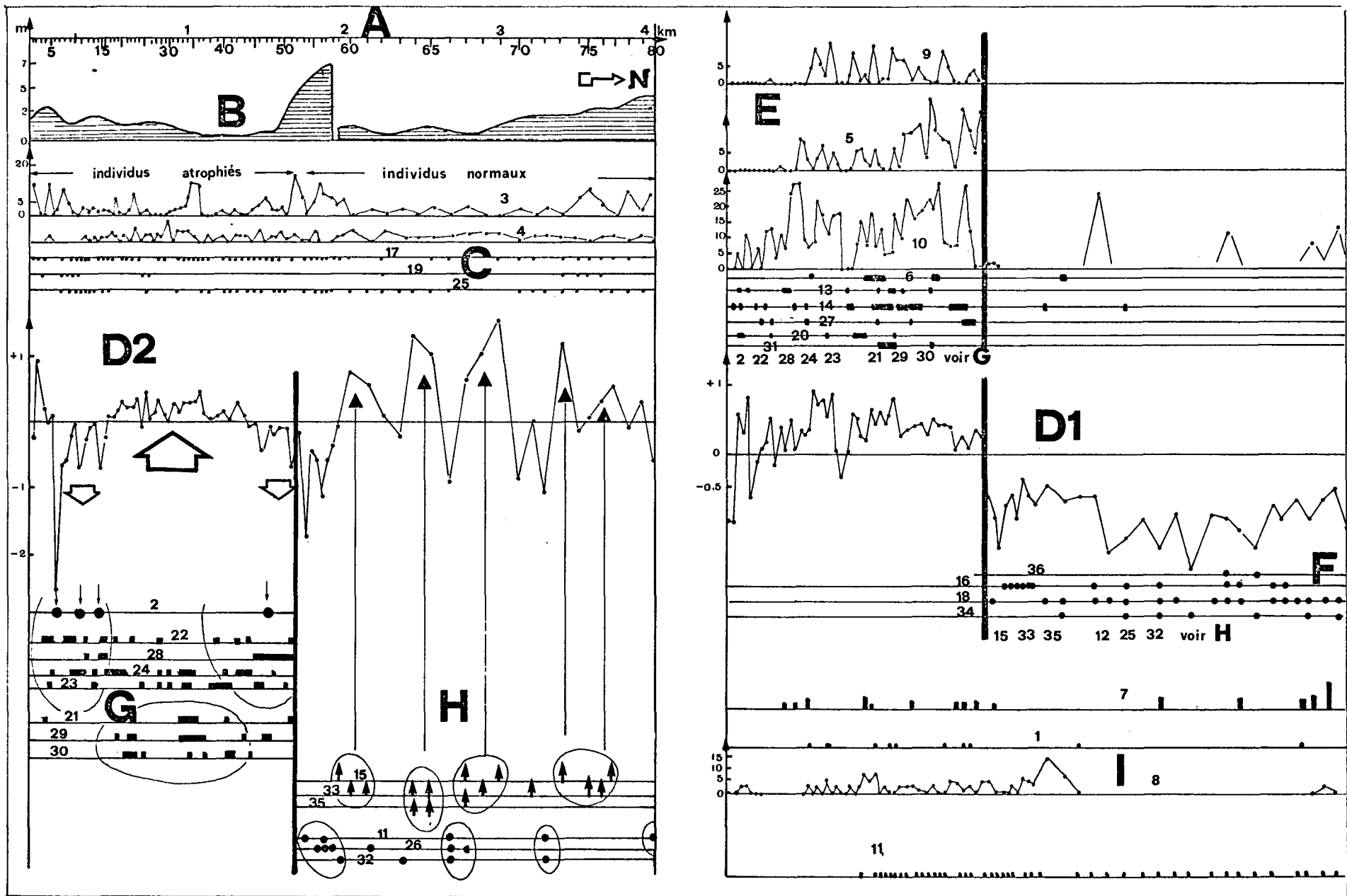


Fig. 2 - Description des structures spatiales. A : position des placettes. B : profil topographique. C : espèces occupant tout l'espace étudié. D1 : facteur 1 de l'AFC. E et F : illustrations de la rupture de la liste floristique. D2 : facteur 2 de l'AFC. G et H : identifications des structures de chaque zone. I : taxons à répartition originale. Les numéros identifient les espèces conformément au tableau.

mérite pas discussion. Et il s'agit surtout de *Quercus coccifera*, définie comme espèce climacique par BAUMGARTNER (1965) et NEGRE (1964) pour le Sahel à l'Ouest d'Alger. Nous sommes donc dans une cocciféraie dunaire et on doit noter qu'au niveau de cette espèce apparaissent de fortes déviations plastiques dans la partie Sud, marquée par la présence d'individus de petite taille, déformés et rabougris.

b) Ensuite, la liste floristique comporte une coupure entre les placettes 50 et 51. La plupart des espèces participe à la modification brutale de la liste qui définit les zones Nord et Sud. Ces espèces sont représentées soit dans l'une soit dans l'autre ; leur statut est figuré à l'aide des données enregistrées dans la partie D1 de la Figure 2. La zone Sud est entièrement occupée par 10. *Asphodelus microcarpus* et ses compagnes (ici : 13, 14, 20, 31 et 27). La zone Nord est entièrement occupée par 16. *Fumaria capreolata*, 18. *Stachys marrubifolia* et 34. *Anagallis arvensis*.

c) De manière hiérarchique, chacune des deux zones est elle-même structurée par les variations de la liste floristique (cf. Figure 2, partie D2). Il est très intéressant de noter que les deux structures sont différentes au plan spatial :

- au Nord, nous avons un motif répétitif formé par l'alternance de deux groupes, d'une part les espèces 15, 33 et 35 et d'autre part les espèces 12, 26, 32, formant vraisemblablement deux groupes écologiques, liés à l'alimentation en eau.

- au Sud, par contre, il s'agit d'une évolution plus continue reliant les groupes écologiques en écaillés ; se signalent dans cet élément de structure : (2) *Juniperus oxycedrus*, dont les capacités d'occupation éliminent la plupart des autres espèces attendues, (22) *Lotus creticus*, psammophile et héliophile, présent surtout sur la première dune très anthropisée et à l'inverse (28) *Fumana thymifolia* assure le contact avec la zone Nord.

d) Enfin, 4 espèces participent mal aux structures de l'espace définies par les autres : (8) *Cistus monspelliensis*, qui chevauche les deux zones sans les occuper complètement, *Olea europaea* (7) dont l'implantation originale est symétrique, (11) *Rumex bucephalophorus*, qui déborde largement de la zone Sud et (1) *Pistacia lentiscus*, dont le statut est ambigu.

Cette description des seules structures spatiales appellent des commentaires sur le statut dynamique des espèces.

INTERPRÉTATION

Rappelons que l'objet de l'expérience est de mettre en rapport d'une part les connaissances acquises sur la dynamique de la végétation en zone sub-humide et d'autre part les structures spatiales observées à une date donnée dans une de ces formations, qui semble particulièrement complexe.

Nous avons regroupé dans la Figure 3 le statut dynamique des espèces intégrées dans la série du Chêne Kermès par BRAUN-BLANQUET (1936) et THOMAS (1975) et dans la série de l'Oléo-Lentisque par BARRY, CELLES et FAUREL (1974), puis ce statut est confronté à la perception de l'espace par les espèces-clés.

Du point de vue phytosociologique, la série du Chêne Kermès est définie comme une sous-association à *Quercetosum cocciferae* du *Myrto-Quercetum suberis*

par BARBERO et al. (1980) et "constitue des matorrals indifférents au substrat", tandis que la série de l'Oléo-Lentisque relève de l'association à *Oleo-Lentiscetum*.

Ces deux séries appartiennent sans conteste (BARBERO et al.) à l'étage thermo-méditerranéen de l'*Oleo-Quercion suberis*, témoin la présence observée d'un peuplement réduit de *Quercus suberis* installé à proximité du transect dans une dépression dunaire. Ce qui explique la présence simultanée de ces deux séries dans notre transect.

a) La première constatation importante a trait à la présence, dans ce transect, de tous les stades de dégradation de la série du Chêne Kermès, décrite par BRAUN-BLANQUET (1936) et THOMAS (1974). L'intérêt de l'observation, ici rapportée, réside dans la position spatiale différenciée de chacun des stades.

La zone Nord est marquée par la présence de *Quercus coccifera*, représenté par des individus de taille normale, et de *Juniperus Phoenicea*.

A ce propos, BARBERO et al. notent, à la suite d'EMBERGER, que le Genévrier de Phénicie (subsp *lycia*) "est cantonné au Maroc à peu près exclusivement sur les sables maritimes, dunes et grès plus ou moins fixés" : sa présence très restreinte, mais remarquable dans notre zone confirme cette observation.

Scrofularia sambucifolia a également été observée dans cette zone, à l'extérieur cependant des placettes d'échantillonnage. L'absence de *Juniperus oxycedrus* sera discutée ultérieurement (cf. QC I).

Le stade suivant (garrigue à *Cistus monspelliensis*) occupe un espace intermédiaire, empiétant largement sur les zones Nord et Sud (QC 2).

A ce sujet, les auteurs cités signalent que "les cistaies succèdent directement, par envahissement progressif, aux pelouses de l'*Helianthemion-Plantaginetum bellardii*. Mais elles peuvent également résulter d'une dégradation du maquis par coupes et incendies répétés et - dans notre cas - par le pâturage.

Le troisième stade correspond à trois espèces dont la dispersion est très proche : *Halimus halimifolium*, *Erica cinerea* et *Lavandula Stoechas*. Il occupe les deux tiers Nord de la zone Sud (QC 3).

Il n'est pas étonnant que l'halimaie, identifiée cependant comme groupement caractéristique, soit très proche de la cistaie, puisque l'évolution en est identique.

Ces deux stades différenciés ici forment donc un matorral, dont le groupement est caractéristique de la classe à *Cisto-Lavanduletea* (ALLIER C. et LACOSTE A., 1980).

Enfin, *Asphodelus microcarpus*, réputée définir le stade ultime de la dégradation, occupe intégralement la zone Sud (QC 4).

Sans entrer dans la discussion proposée par ALLIER C. et LACOSTE A. et étant donné la dispersion presque identique ici de *Asphodelus* et de *Tuberaria*, ce stade peut se rattacher sans hésitation à l'*Helianthemo-Plantaginetum* déjà cité.

Il s'agit donc d'un chevauchement en écailles de quatre stades de dégradation, reflet d'un gradient Sud-Nord de pression anthropique décroissant.

b) La structure de la communauté végétale est ici compliquée par l'occurrence d'une deuxième série, celle de l'Oléo-Lentisque, décrite par BARRY, CELLES ET FAUREL (1974).

Le premier stade, groupement à *Olea europaea* et *Pistacia lentiscus*, s'étale sur tout le transect avec un centre de gravité voisin de la limite entre les deux zones (OL I).

Le stade suivant, formation à *Juniperus oxycedrus*, occupe des fractions de la zone Sud. Une autre espèce caractéristique, *Chamaerops humilis*, a été observée hors transect, tandis qu'*Ampelodesmos tenax*, lié à des sols lourds, est absent (OL 2).

On observe donc le même phénomène dans ces deux séries de dégradation, à savoir un décalage vers le Sud des stades les plus dégradés.

On peut alors discuter du statut de *Juniperus oxycedrus* à partir de sa position spatiale. Situé dans le groupement à *Quercus coccifera* par BRAUN-BLANQUET (1936), l'espèce devrait normalement apparaître dans la zone Nord, où la cocciféraie est encore en bon état. Ce qui n'est pas le cas. Par contre, située par BARRY, CELLES et FAUREL (1974) dans une formation dégradée de la série de l'Oléo-Lentisque, l'espèce est présente dans la zone Sud en accord avec son statut dynamique.

c) La discussion, ayant permis d'interpréter le statut spatial en fonction du statut dynamique, peut alors être inversée. Peut-on penser que, pour une espèce non citée dans les caractéristiques l'espace occupé permet d'induire sa position dans la série ? La question se pose pour *Rumex bucephalophorus* qui apparaît comme intermédiaire entre la cocciféraie peu dégradée (zone Nord) et la garrigue à Ciste (zone Sud élargie). Cette espèce colonise les sables fixés ou mobiles littoraux (THOMAS, 1975). On peut préférer interpréter sa position originale par une résistance très faible à la mise en culture.

On notera en résumé, au niveau des espèces d'importance quantitative, une structure en *écaillés de stades dynamiques*.

d) Les images obtenues à partir des espèces annuelles et vivaces secondaires sont de nature assez différente. On leur doit une modification radicale de la liste floristique. L'image obtenue est celle d'une *coupure écologique* relativement à l'image du gradient précédemment apparue.

Dans chacune des zones, les structures spatiales et l'expression des phénomènes écologiques qui les explique sont très différentes.

En zone Nord (non dégradée), on reconnaît l'alternance de deux groupes écologiques, formés respectivement d'espèces compagnes de la cocciféraie (Fig. 3, partie B).

En zone Sud (dégradée), au contraire, trois faits complémentaires sont à signaler :

- l'absence tout d'abord de la plupart des annuelles et vivaces secondaires dans les stations occupées par l'Oxycèdre,
- puis, la position très individualisée de *Lotus creticus* (cf. partie C de Fig. 3),
- enfin, la position hiérarchique de deux groupements d'espèces dans la zone la plus dégradée ; cette zone est presque entièrement colonisée par

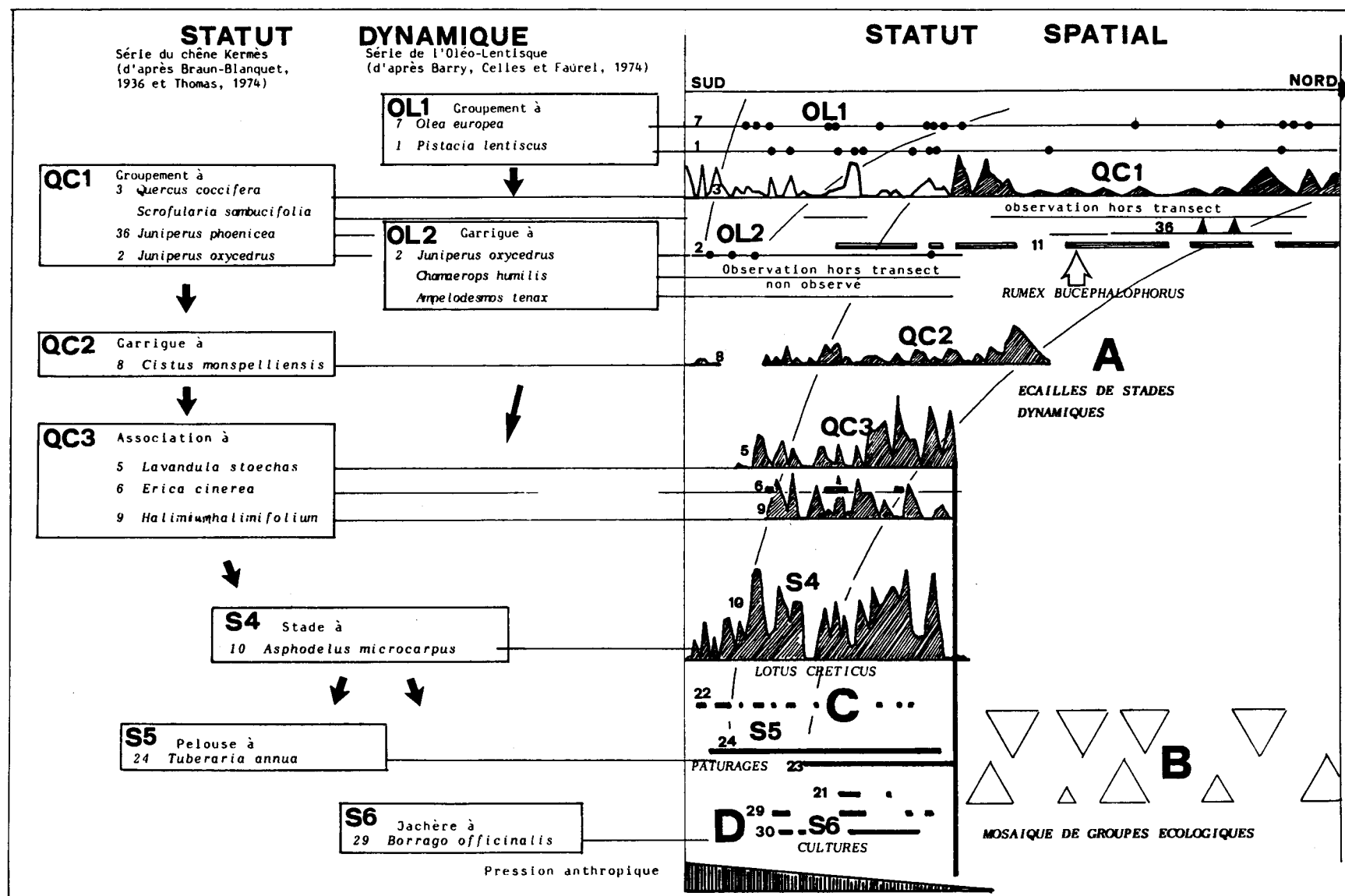


Fig. 3 - Reconstitution modélisée de la structure du tapis végétal par confrontation du statut spatial et du statut dynamique des principales espèces. A : écailles de stades dynamiques intégrant les déviations plastiques notées sur *Quercus coccifera*. La position intermédiaire de *Rumex bucephalophorus* est remarquable. B : mosaïque de groupes écologiques. C : niche écologique particulière de *Lotus creticus*. D : superposition de groupes écologiques liée aux modifications de l'utilisation de l'espace.

Hypochoeris radicata et *Tuberaria annua*, caractéristiques des pelouses à pâturage, et partiellement occupée par les groupements inféodés aux terres cultivées (LONG G., 1975) : il s'agit là de *Sherardia arvensis*, *Borago officinalis* et *Galactites tomentosa* (partie D de la Fig. 3).

Le groupement à *Tuberaria annua* est identifié par ALLIER G. et LACOSTE A. comme appartenant à la classe de l'*Helianthemetea annua* (BR.BL.) R. GODAY, 1957. S'il était besoin d'une confirmation, un transect (40 placettes × 39 espèces) effectué sur cette pelouse met en évidence six espèces, retenues par les auteurs comme caractéristiques de l'*Helianthemion guttati* de BRAUN-BLANQUET :

Tuberaria guttata (L.) FOURREAU,
Trifolium subterraneum L.,
Trifolium Cherleri L.,
Rumex bucephalophorus L.,
Linaria Tingitana BOISS. et REUT.,
Ornithopus compressus L.

On peut voir dans cette imbrication le recul général des pratiques culturales au bénéfice du pâturage bovin.

La Figure 3 résume cette interprétation de la structure du tapis végétal.

CONCLUSION

Pour conclure, on observera que, si la description formelle du tapis végétal est maintenant possible, en particulier en utilisant pleinement les possibilités de l'analyse des correspondances, l'interprétation des formes décrites reste une question difficile. Cela a pour effet de mettre en évidence que la description spatiale de la végétation peut être une aide précieuse à l'interprétation d'une liste floristique.

REMERCIEMENTS.

Nous tenons à remercier les Professeurs BARBERO et BONIN, dont l'apport critique et les suggestions bibliographiques ont largement contribué à l'enrichissement de cette étude.

BIBLIOGRAPHIE

- ACHAL A., OKABLI O., BARBERO M., BENABID A., M'HJIRIT A., PEYRE C., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S., (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc.
Oecologia mediterranea, V, 211-249.
- ALLIER C., LACOSTE A. (1980). Maquis et groupements végétaux de la série du Chêne vert dans le bassin du Fango (Corse).
Ecologia mediterranea, V, 59-82.

- BARRY J.P., CELLES J.C. et FAUREL, 1974. Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques - feuille Alger, I/I 000 000° - Alger.
Soc. Hist. Nat. Af. N. éd.
- BAUMGARTNER N., 1965. Etude phytosociologique des massifs forestiers du Sahel.
Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N., 56, 98, 164.
- de BELAIR G., 1981. Biogéographie et Aménagement. La plaine de la Mafragh (Annaba, Algérie). Thèse de 3e cycle. 143 pp. Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET J., 1936. La Chênaie d'Yeuse méditerranéenne.
Communic. n° 45, ronéo. Montpellier.
- C.E.P.E. Edit., 1966-68. Carte phytoécologique de la Tunisie septentrionale.
Echelle 1/200 000° ; 5 feuilles ; 3 notices.
Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie, 39(5), 40(1), 41.
- ESTEVE J., 1978. Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion.
In *Biométrie et Ecologie*. INRA ed.
- GAUSSEN H. et VERNET A., 1958. Carte internationale du tapis végétal.
Tunis-Sfax - Echelle 1/200 000°.
- LONG G., 1974. Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire.
2 tomes. Masson, Paris.
- NEGRE R., 1964. Carte au 1/50 000° de Tipaza.
Inst. Cartog., IGN, note et doc., I, 1-68.
- QUEZEL P. et SANTA S., 1962. Nouvelle flore de l'Algérie, 2 tomes, CNRS, Paris.
- THOMAS J.P., 1975. Ecologie et dynamisme de la végétation des dunes littorales et des terrasses sableuses quaternaires de Jijel à El-Kala.
Thèse d'état, Montpellier.
- ZERAIA L., 1978. La forêt algérienne. Approche socio-écologique.
El-Hindiss, n°2, Alger.

Contribution à l'étude de la végétation climacique et paraclimacique de l'Andalousie (Espagne)

C. BOUCHER[★]

Resumé - L'auteur travaille sur la végétation climacique ou paraclimacique des collines et sierras comprises entre Villacarillo (Prov. de Jaén) et Puebla de don Fadrique (Granada). L'étage mésoméditerranéen inférieur montre la dominance des groupements du Rhamno-Quercion cocciferae ou leurs formes de dégradation dominantes présumées. A l'étage mésoméditerranéen supérieur, l'espace est partagé entre des chênaies du Paeonio-Quercetum occidentales et des bois mixtes à Quercus rotundifolia et Pinus halepensis riches en espèces du Rhamno-Cocciferetum. De même, l'étage supraméditerranéen subit des influences occidentales chargées d'humidité, avec des pénétrations ibéro-atlantico et manchego, d'une part et, par l'est, des influences Murciano-almeriense, avec apport d'espèces xérophiles. Toutes ces formes alticoles sont pour l'instant référables au Berberido-Quercetum rotundifoliae Rivas-Martinez 1982. Ces considérations forment la première partie, à laquelle fait suite une étude de la biogéographie et de la phytosociologie des groupements décrits. L'auteur invite à une révision des Quercetea pubescentis afin de tenir compte des chênaies alticoles andalouses.

RESUMEN - El autor trabajo sobre la vegetacion climacico o paraclimacico de las ramblas y las sierras cubiertas por la hoja "Cazorla" de la mapa militar al 1/100 000. En el piso mediterraneo inferior, los agrupaciones del Rhamno-Quercion cocciferae dominan (climax y formas de degradacion). El piso mesomediterraneo superior presento encinares occidentales (Paeonio-Quercetum rotundifoliae) y bosques ricos en especies del Rhamno-Cocciferetum. Asimismo, el piso supramediterraneo es diferenciado por dos influencias : las unas, occidentales, con una importante humedad, y penetraciones ibero-atlantico y manchego ; las otras, por el este corresponden a las penetraciones almeriense y murcino, y un clima mas xerico. Todos estas formas de montes son, por el momento, descritas sobre el binomio : Berberido-Quercetum rotundifoliae Rivas-Martinez 1982. Este estudio corresponde a la primera parte que se estudia por una analisis de la biogeografia y de la phytosociologia de los agrupaciones descritos. El autor invite a una revision de la clase Quercetea pubescentis afin de tener en cuenta de los encinares de montes de Andalucia.

SUMMARY - The author works on the climacic and paraclimacic vegetation of hills and mountains between Villacarillo (Jaén) and Puebla de D. Fadrique (Granada). In the lower mediterranean stage, the groupments of Rhamno-Quercetum cocciferae are a majority (climax and probable forms of degradation). At the upper mesomediterranean stage, we have western oakgroves of Paeonio-Quercetum rotundifoliae and mixed woods with Quercus rotundifolia and Pinus halepensis, woods rich in species of Rhamno-Cocciferetum baeticum.

In the same way, the supramediterranean stage is under western influences with ibero-atlantic and manchego penetrations of species ; and from the East we observe Murciano-Almeriense influences with adjunction of xerophilic species.

All thoses alticoles forms have been, for the moment, described with reference to Berberido-Quercetum rotundifoliae (Rivas-Martinez, 1982). Those considerations are the first part of this article.

[★]Laboratoire de Botanique, Faculté St-Jérôme/Marseille F.

The second part traits of biogeography and phytosociology of the groupments herem described. The author would suggest to revise the class of the Quercetea pubescentis in order to consider more acutely the oakgroves between 1000 and 1600 m in the Andalucy.

MOTS CLES : Andalousie nord-orientale. Végétation climacique et paraclimacique. Etages mésoméditerranéen et supraméditerranéen. Biogéographie.

INTRODUCTION

Ce présent travail est l'aboutissement (provisoire sans doute) de missions effectuées en 1980, 81, 82 et 83. Les territoires relevés correspondent au secteur compris entre 2°20 et 3°20 de longitude ouest et 37°20 et 38°40 de latitude. Ces "terminos" appartiennent aux extrémités NE des provinces de Granada et de Jaén, ainsi que le sud de la province d'Albacete, l'extrême ouest de celle de Murcia enfin une petite pointe au Nord de la province d'Almeria.

Ce travail est une préparation à la mise en oeuvre de la carte de la végétation "Cazorla" au 1/100 000e (voir carte de situation : figure 1).

En ce qui concerne la cadre géographique, nous renvoyons le lecteur à un travail antérieur (thèse : Boucher, 1982). Toutefois il convient de préciser que quatre grands ensembles existent dans notre secteur :

- le vaste massif de Segura-Pozo qui culmine à 2380 m à la Sagra et occupe plus de la moitié de notre dition ;
- vers l'Ouest, le bassin de Guadalquivir, qui se prolonge par le Guadiana Menor ;
- au Sud les bassins molassiques de Baza, Guadix ;
- à l'Est, un ensemble complexe de bassins et chaînons tournés sur Murcia.

Nos relevés sont compris dans la tranche altitudinale 400-1700 m, c'est-à-dire entre la limite thermoméditerranéen-méso et la limite supraméditerranéen-~~oroméditerranéen~~ (*sensu* Ozenda, 1975).

L'existence d'un double gradient au sein de notre secteur conduit à une grande diversité des groupements climaciques relevant des étages étudiés.

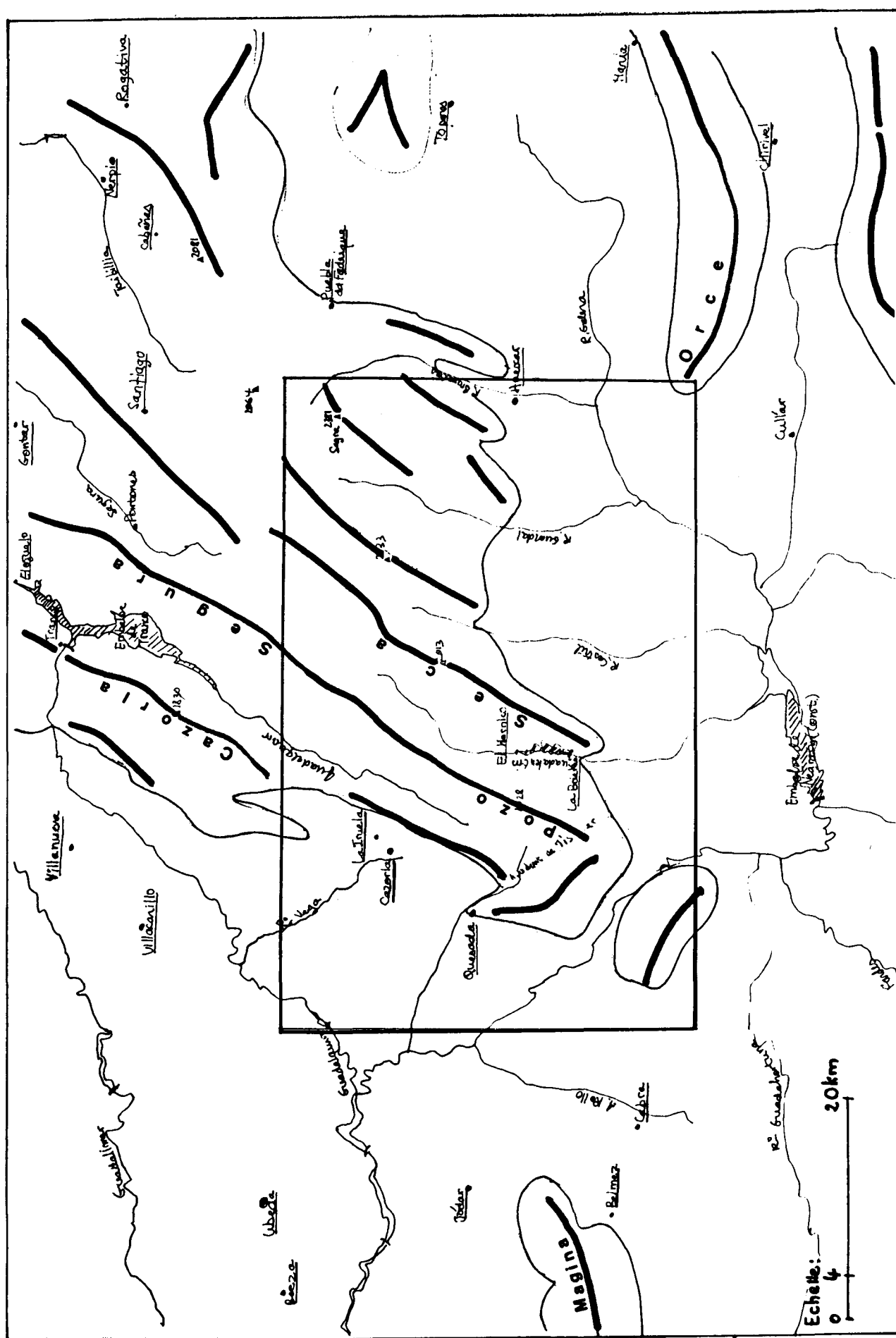
En effet, il existe un gradient ouest-est, hydrique, avec des valeurs annuelles de précipitation dépassant 900 mm dans la partie occidentale de la Sierra de Cazorla, et des valeurs inférieures à 400 mm dans les sierras situées autour de Velez Rubio.

L'autre gradient est à la fois thermique et biogéographique : il existe un flux SE-NW de pénétrations d'espèces Almeriense, alors que du Nord vers le Sud existent des pénétrations Manchego.

Les variations qui résultent de l'existence de ces gradients apparaissent tout particulièrement au sein des forêts à *Quercus rotundifolia* et sont étudiées plus loin.

Un des points les plus délicats, qui sera repris en fin d'article, est la nature forestière ou non de la végétation climax dans ce secteur. Quoiqu'il en soit, schématiquement le manteau végétal de notre région se présente ainsi :

Fig 1: SITUATION DU SECTEUR ETUDIE ET LOCALISATION DES STATIONS METEOROLOGIQUES.



- . Un étage supraméditerranéen, à *Quercus rotundifolia* dominant, encore très forestier quoique localement fort dégradé par le pâturage ;
- . Un étage mésoméditerranéen qui peut être divisé en deux sous-étages :
 - supérieur où le climax semble toujours forestier ;
 - inférieur très dégradé ou cultivé, dont le climax semble pré-forestier du fait de l'aridité.

Nous voulons en outre attirer l'attention du lecteur sur le fait de l'extrême dégradation de la végétation de ce secteur dans les parties les plus basses (entre 400 et 800 m). Cet état de fait justifie la présentation de tableaux de relevés à 4,5 ou 6 colonnes. Ce problème est particulièrement aigu pour ce qui concerne les formations reliques à *Quercus rotundifolia* de la plaine de Guadalquivir (voir pages suivantes).

I - ANALYSE DES DIFFÉRENTES FORMES DE VÉGÉTATION

Dans ce présent article, nous nous sommes intéressés d'une part aux groupements de quelque importance aréale, soit qui semblent climax, soit dans un secteur où la dégradation est telle qu'on peut les considérer comme paraclimaciques d'autre part nous avons étudié les types de végétation permanents (à climax "édaphique"). Pour ce chapitre, nous envisageons d'abord l'étage inférieur.

A - Etage mésoméditerranéen

Cet étage qui occupe une tranche altitudinale comprise entre 400-500 et 1200-1300m selon l'exposition, peut facilement être scindé en deux sous-étages.

a) Sous-étage mésoméditerranéen inférieur, entre 400 et 800 m, n'est représenté que dans les bassins et collines qui bordent le massif de Cazorla-Pozo-Seca. Il comprend :

- . Un type de végétation non gypsicole, sur la rive gauche du Guadalquivir, entre Beas de Segura et Peal de Becerro. Ce type est installé sur des marnes ou des argiles appartenant structuralement à l'unité géologique dite subbétique (Foucaud, 1972). La végétation potentielle de ce secteur est réduite à des boqueteaux à *Quercus rotundifolia* pénétrés d'espèces anthropophiles (Pruno-Rubion). Ailleurs, ce qu'il en reste a l'aspect de fruticées basses (tabl. 1 et 2). Ce domaine est essentiellement celui de la culture industrielle des oliviers.

- . Un type gypsicole, plus au sud, qui borde vers l'ouest le massif de Cazorla et occupe le bassin du Guadiana Menor, entre la Peña Cambron et Toya. Ce type est installé sur des gypses miocènes (molasse). Les groupements des Gypsophiletalia y apparaissent en présence de témoins du *Rhamno-Cocciferetum* (Tableau 3).

- . Le domaine qui borde, au Sud le massif de Cazorla-Pozo-Seca, est installé sur des conglomérats, calcaires, dolomies et passées gypso-marneuses. Il semble supporter une végétation dont le climax est *Rhamno-Cocciferetum*. Nous observons dans ce domaine, soit des fruticées soit des pinèdes paraclimaciques à *Pinus halepensis* (Tableaux 4 et 5). L'homme y cultive les céréales.

b) Sous-étage mésoméditerranéen supérieur forme une bande continue autour du massif de Cazorla-Seca, entre 800 et 1300 m. Ce sous-étage se scinde

assez bien en deux parties :

. A l'Ouest, des forêts d'une belle venue, à *Quercus rotundifolia* dominant. Ces bois sont infiltrés de *Quercus faginea*, *Pinus clusiana*, *mesogeensis*, ils correspondent au *Paenio-Quercetum rotundifoliae* (Tableau 7).

. Vers l'Est depuis Castril et jusque vers Caravaca (?), se développent des bois clairs à *Pinus halepensis*, présentant quelques espèces steppiques dans leur sous-bois. L'homme y cultive les céréales, comme dans le domaine du *Rhamno-Cocciferetum* avec lequel ces pinèdes semblent avoir certaines affinités (Tableau 6).

En outre nous avons observé deux types de groupements permanents :

- . Des Tamaricaies qui végètent dans le sous-étage inférieur (Tableau 8).
- . Des peupleraies et des ripisylves peu thermophiles (non étudiées).

1° - Bois reliques du Guadalquivir moyen à *Quercus rotundifolia* et *Ionicera implexa* (Tableau 1).

Nous ne pouvons encore tirer de conclusions à partir de trois relevés plus un qui correspond à la forme présumée de dégradation. En effet, les collines marneuses situées entre 500 et 700 m au NW de Cazorla (Santo-Tome etc...) sont largement couvertes d'olivettes. Ne subsistent actuellement que des boqueteaux ou des talus-haies enrichis en espèces des *Crataego-Prunetea* Rivas-Goday 1961. Malgré la présence d'assez nombreuses thermophiles, nous ne pouvons retenir, pour ces vestiges, l'appartenance à l'*Asparago Rhamnetum oleoidis* Rivas-Goday 59, car les deux espèces caractéristiques sont absentes. Dans son article sur la végétation potentielle de la Province de Granada, Rivas-Martínez (1972 : 67) indique que les territoires cités ici ont pour végétation potentielle le *Paenio-Quercetum rotundifoliae*. Nos listes infirment cette façon de voir (aucune des caractéristiques de cette association n'apparaît).

Ce type de végétation répond à des exigences thermiques et hydriques qui le rapprochent du suivant.

2° - Tomillars non gypsicoles de l'étage mésoméditerranéen inférieur, du bassin du Guadalquivir (Tableau 2).

Entre Peal de Becerro et le Guadiana Menor, à des altitudes comprises entre 500-700 m, sur des marnes, se développent des Tomillars parcourus par le bétail, là où la pente est trop forte pour exclure les cultures (arboriculture, oliviers, céréales, maraîchers).

Thymus zygis est constant, cette espèce caractérise les milieux surpâturés gypsicoles ou non. *Sinapis flexuosa* se retrouve moins bien représenté sur gypse. La présence d'espèces rupicoles qui annoncent *Rhamno-cocciferetum* (*Ballota hirsuta*, *Capparis*, *Stipa lagascae*...) et l'absence des Gypsicoles strictes (*Gypsophila struthium*, *Lepidium subulatum*, *Frankenia*) amènent à séparer ces tomillars des types suivants.

Du point de vue bioclimatique, ces tomillars prospèrent là où les minimums de janvier sont compris entre 3 et 7°C, c'est-à-dire la variante tempérée. Ces groupements requièrent le semi-aride et débordent dans l'étage supérieur.

S'il est exact que ces tomillars ont des affinités bioclimatiques avec les lambeaux forestiers précédents, il n'est pas possible de situer ces deux formes dans une série dynamique ni encore moins d'en préciser le climax.

Tableau 1: Reliques à *Quercus rotundifolia* du Guadalquivir moyen.

Relevé n°	1	2	3	4
Altitude(m)	650	600	600	700
Exposition	S	S	W	N
<u>Ensemble caractéristique</u>				
<i>Quercus rotundifolia</i>	1	2	+	
<i>Daphne gnidium</i>	+		+	+
<i>Asperula hirsuta</i>	+	+	+	
<u>Espèces des Quercete ilicis</u>				
<i>Smilax aspera</i>	+			
<i>Rubia peregrina</i>	1		+	
<i>Asparagus acutifolius</i>			+	
<i>Lonicera implexa</i>	+		2	
<i>Calycotome spinosa</i>	+			
<u>Espèces des Crataego-Prunetea</u>				
<i>Crataegus oxyacantha</i>	1		1	+
<i>Rubus ulmifolius</i>	2		1	+
<i>Rosa canina</i>			+	
<i>Prunus spinosus</i>			+	+
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>				
<i>Coronilla juncea</i>	+			
<i>Linum suffruticosum</i>	+	1	+	
<i>Coris monspeliensis</i>	+	+		
<i>Santolina chamaecyparissius</i>	+			+
<i>Carlina corymbosa</i>		+		+
<i>Thymus mastichina</i>		+		
<u>Compagnes</u>				
<i>Iris foetidissima</i>	+			
<i>Argyrolobium zanonii</i>		+		
<i>Allium roseum</i>			+	
<i>Anarrhinum laxiflorum</i>		+		
<i>Brachypodium retusum</i>			1	
<i>Campanula rapunculus</i>	+		+	
<i>Dactylis glomerata</i>	+	1	+	
<i>Genista scorpius</i>				2
<i>Muscari racemosum</i>				+
<i>Ophrys fuciflora</i>				+

Tableau 2: GROUPEMENTS DE DEGRADATION NON GYPSICOLES.

Rel n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Altitude(m)	540	500	500	600	600	600	650	500	500	600	600	500
Exposition	—	10°N	W	W	—	W	N	N	SW	SW	N	—
Recouvrement %	40%	30	30	50	30	30	60	40	30	30	20	40
<u>Ensemble caractéristique</u>												
<i>Thymus zygis</i>	3	4	1	+	1	+	1	1	+	+	+	+
<i>Sinapis flexuosa</i>				1	+		+		+	+	1	+
<i>Stipa capillata</i>				+		+			+	+		1
<i>Capparis spinosa</i>								+	+	+	+	1
<i>Ballota hirsuta</i>				+				+	+	1	+	+
<i>Phagnalon rupestre</i>									+	+		
<i>Cleonia lusitanica</i>	+	+	+					+				
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>												
<i>Asperula hirsuta</i>											+	+
<i>Lygos sphaerocarpa</i>		+	+		+						+	
<i>Ruta montana</i>								+	+			
<i>Teucrium webbianum</i>						+		+		+	+	+
<i>Phlomis lychnitis</i>						+		+			+	
<i>Astragalus incanus ssp incanus</i>						+						
<i>Salsola verticillata</i>				+					+			
<i>Helianthemum salicifolium</i>				+	+		+					
<u>Compagnes vivaces</u>												
<i>Asparagus acutifolius</i>	+			+				+				
<i>Amygdalus dulcis</i>										1	+	
<i>Carlina corymbosa</i>	+	+				+	+	+	+	+	+	
<i>Genista scorpius</i>			1					1				
<i>Brachypodium retusum</i>			3					1				
<i>Helictotrichon sedenense</i>			+					+			+	
<i>Mercurialis tomentosa</i>				+							+	
<i>Stipa lagascae</i>						1				1	3	1
<u>Annuelles dominantes</u>												
<i>Pallenis spinosus</i>				+						+	+	
<i>Plantago albicans</i>			+		+	+						
<i>Eryngium campestre</i>	+	+		+		+	+				+	+
<i>Bromus madritensis</i>	+			+	+			+				
<i>Aegilops triuncialis</i>	+	2		+					+			+
<i>Scabiosa stellata</i>				+	+							+
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+					+					

Autres espèces du tableau 2 :

Anthyllis cytisoides : 2 (14) ; *Chronanthus biflorus* : 1 (7) ; *Ptilostemon hispanicum* : + (6) ; *Biscutella laevigata* : + (10) ; *Teucrium polium* ssp *capitatum* : + (4) ; *Salvia horminoides* : + (4) ; *Ferulago granatense* : + (12) ; *Fumana thymifolia* : + (6) ; *Urginea maritima* : + (6) ; *Bellardia trixago* : + (7) ; *Asphodelus cerasifer* : + (9) ; *Thymus praecox* : + (14) ; *Ononis viscosa* : + (9 et 14) ; *Xeranthemum inapertum* : + (5 et 7) ; *Linum strictum* : + (6) ; *Convolvulus althaeoides* : + (10 et 11) ; *Scandix pecten veneris* : + (3 et 5) ; *Lagoecia cuminoides* : + (3) ; *Echinaria capitata* : + (2) ; *Marrubium vulgare* : + (1) ; *Carduus pycnocephalus* : + (1 et 3) ; *Salvia aethiopis* : + (1 et 13) ; *Avena fatua* : + (4 et 5) ; *Atractylis cancellata* : + (4 et 5) ; *Thapsia villosa* : + (12 et 13) ; *Phlomis herbaventi* : + (1 et 2) ; *Convolvulus lineatus* : + (1) ; *Allium roseum* : + (13) ; *Foeniculum piperitum* : + (1).

3 - Groupements de dégradation sur gypse du bassin du Guadiana Menor (étage mésoméditerranéen) (Tableau 3)

Sur les molasses miocènes post-orogéniques (Foucaud, 1972), bourrées de bancs gypseux, sur les deux rives du Guadiana Menor, en aval de Hinojares, se développent des fruticées basses riches en annuelles, appartenant sans conteste au *Lepidion subulati*. Dans l'ouvrage de Rivas Goday et R-Martinez (1967), un seul groupement appartenant au *Lepidion* semble exister dans notre secteur, il s'agit du *Juríneo pinnati-Gypsophiletum* Rivas Goday et Esteve 1965. Or, dans nos relevés, aucune espèce caractéristique de cette association n'apparaît. Nous ne pensons pourtant pas devoir créer un binôme nouveau, nous pensons au contraire que la hiérarchie employée pour les *Gypsophiletalia* soit à revoir.

Les gypsicoles présentes font partie de l'important lot d'espèces Almeriense qui pénètrent par le bassin de Baza : c'est le cas de *Salsola verticillata*, de *Limonium cymuliferum*. Le parasite *Cynomorium coccineum* semble très inféodé à ce biotope, et contrairement à ce qui est généralement admis, cette espèce, ici, croît dans des sols bien drainés, quoiqu'assez lourds.

Notons la présence de quelques espèces liées au *Rhamno-Cocciferetum* (*Stipa lagascae*, *Ephedra gracilis*, *Juniperus phoenicea*).

D'un point de vue bioclimatique, ces fruticées gypsicoles requièrent la variante thermique tempérée et débordent un peu dans la variante chaude. Pour ce qui est de l'aridité, ces groupements se cantonnent dans l'étage aride et semi-aride inférieur.

Par conséquent, des fruticées gypsicoles, climaciques ou pas, se développent dans la partie la plus thermique du domaine bioclimatique du *Rhamno-Cocciferetum*. Cela n'implique pas que les fruticées gypsicoles soient une forme de dégradation du *Rhamno-Cocciferetum*.

Autres espèces du tableau 3 :

Lygeum spartum : (9 et 10) ; *Sinapis flexuosa* : + (3 et 10) ; *Frankenia thymifolia* : + (10) ; *Chronanthus biflorus* : + (4) ; *Mucizonia hispanica* : + (6) ; *Santolina chamaecyparissias* : + (8) ; *Astragalus incanus* : + (10) ; *Reseda phyteuma* : + (1) ; *Echium* sp : + (1) ; *Eryngium campestre* : + (1) ; *Atractylis cancellata* : + (3) ; *Moricandia arvensis* : + (4) ; *Silene tridentata* : + (4) ;

(tabl.3): GROUPEMENT DE DEGRADATION SUR GYPSE (Méso)
(Bassin du Guadiana Menor)

Rel n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Altitude(m)	500	500	550	500	600	600	500	500	500	550
Exposition	-	-	S	S	S	S	S	N	-	-
Recouvrement(%)	40	40	50	30	30	30	40	50	50	50
<u>Association</u>										
Salsola verticillata			+		+		4	+	1	
Artemisia herba-alba	+	2	+	+			+		3	+
Cynomorium coccineum	+								+	
<u>Lepidion subulati</u>										
Lepidium subulatum				+				+		
Gypsophila struthium	+									1
<u>Gypsophiletalia</u>										
Helianthemum squamatum	+	+	+	+						+
Ononis tridentata		+	+					+		
Reseda lanceolata			+	+						
Launea resedifolia				+	+		+			
Limonium cyluliferum					+					
<u>Ononido Rosmarinetea (autres)</u>										
Asperula hirsuta								+		
Thymus zygis	+			1		+		+		+
Phlomis lychnitis		+						+		
Teucrium webbianum	+	+				+				
Rosmarinus officinale			1		+	+	+	+		
Anthyllis cytisoides			+		+		+			
<u>Quercetea ilicis</u>										
Daphne gnidium										+
Asparagus aphyllus	+							+		
Ephedra fragilis					+	+				
Juniperus phoenicea					+	+				
<u>Compagnes</u>										
Stipa lagascae	1		2	1	2	1	1	+		+
Retama sphaerocarpa	+	+		+				+	+	+
Capparis spinosa		+		+			+	+		+
Ballota hirsuta		+		+				+	+	
Carduncellus coeruleus	+			+						
Scorzonera graminifolia				+				+		
Thapsia villosa				+				+		

Tableau 4: RHAMNO-QUERCETUM COCCIFERAЕ (reliques rupicoles calcicoles)

Relevé n°	1	2	3	4	5	6	7
Altitude(m)	600	600	600	550	550	550	550
Exposition	-	S	N	E	S	E	-
Recouvrement%	50	30	30	10	60	50	50
<u>Association (et alliance)</u>							
Rhamnus lycioides	+	+			+		
Juniperus phoenicea				1	1	1	1
<u>Ordre et classe</u>							
Ephedra fragilis		+		+			
Pistacia terebinthus						+	
Daphne gnidium							+
<u>Ononido-Rosmarinetea</u>							
Rosmarinus officinalis	+	+		+	+		+
Ruta chalepensis		+	+	+			
Sideritis leucantha		+			+	+	
Coronilla juncea				+			
Anthyllis cytisoides				+		+	
Salsola verticillata	+					+	
Thymus serpylloides	+			+	+		
<u>Rupicoles</u>							
Capparis spinosa	+	+			+		
Ballota hirsuta	+	+	+	+	+	+	1
Umbilicus pendulinus		+		+			
Mucizonia hispanica	+	+					
<u>Compagnes</u>							
Stipa lagascae		+	+	+	+	+	+
Echium parviflorum	+	+					
Helictotrichon sedenense	+		+				
Inula crithmoides		+				+	
Melica magnolia		+				+	
Asparagus albus			+		+		
Rumex bucephalophorus	+			+			
Pallenis spinosa	+	+				+	
Urginea maritima				+	+	+	
Lygos sphaerocarpa		+	+				+

Centaurea melittensis : + (4) ; *Urginea maritima* : + (6) ; *Hordeum murinum* : + (7) ;
Convolvulus althaeoides : + (9).

4 - Rhamno-Quercetum cocciferae O.Bolos, 1957 ; reliques rupicoles sur calcaires compacts (Tableau 4)

Entre 400 et 800 m, c'est-à-dire à l'intérieur de l'étage mésoméditerranéen inférieur, à l'occasion de bancs calcaires ou dolomitiques, ou encore de grès à ciment calcaire, se développent des fruticées hautes, assez denses : les annuelles n'y dominent pas en nombre d'espèces, à la différence des tomillars ou fruticées gypsicoles étudiées avant.

Cette végétation rupicole où *Ballota hirsuta* est constante se retrouve dans l'Ouest et le Sud de notre territoire : Sierra de Toya, Picos del Guadiana, Peña Cambrón, etc.

S'il ne s'agit pas véritablement de groupement climacique, la présence de phanérophytes tels *Rhamnus lycioides*, *Juniperus phoenicea*, *Pistacia terebinthus*, au milieu de tomillars très dégradés, confère à ces fruticées un net caractère relictuel.

Avec Rivas-Martínez (1972 : 38), nous pensons que l'ensemble des territoires où m est compris entre 0 et 7°C (variantes fraîche et tempérée) et où les précipitations oscillent entre 200 et 450 mm (aride supérieur et semi-aride inférieur), ont pour climax une forme bétique du *Rhamno-Cocciferetum*.

Rhamno-Cocciferetum a été décrit par O. Bolos (1957 : 214), nous retrouvons dans nos listes, la plupart des espèces retenues par cet auteur, dans le Bassin de l'Ebre, pour caractériser cette super-association : *Rhamnus lycioides*, *Juniperus phoenicea*, *Ephedra fragilix*. Notons que *Quercus coccifera* est absent ce qui s'explique par la sévérité du milieu de vie : calcaires durs, aridité. Nous ne pouvons pas invoquer le pâturage : le kermès est rejeté par le bétail. Nous retrouvons ce dernier dans les pinèdes (chapitre suivant).

Rhamno-Cocciferetum est enrichi en espèces bétiques (*Sideritis leucantha*) ainsi qu'en espèces présteppiques : *Stipa lagascae*, *Lygos sphaerocarpa*. Les gypsicoles (sensu lato) sont présentes : *Inula crithmoides*, *Einapis flexuosa*, *Salsola verticillata*.

Autres espèces du tableau 4 :

Phagnalon rupestre : + (1) ; *Limonium echiodides* : + (1) ; *Jasonia glutinosa* : + (3) ; *Pistacia lentiscus* : + (4) ; *Artemisia herba-alba* : + (2) ;
Centaurea melittensis : + (1) ; *Reseda stricta* : + (4) ; *Sinapis flexuosa* : + (7) ;
Carlina corymbosa : + (7).

5 - Pinèdes à *Pinus halepensis* de l'étage mésoméditerranéen inférieur, sur marnes ou gypse (Tableau 5)

Autres espèces du tableau 5 :

Juniperus oxycedrus : (2) ; *Phlomis lychnitis* : + (2) ; *Helianthemum squamatum* : + (1) ; *Stipa capillata* : + (6) ; *Cleonia lusitanica* : + (1) ; *Echium parviflorum* : + (1) ; *Limonium echiodides* : + (1) ; *Helianthemum salicifolium* : + (1) ;

Prolongoa pectinata : + (2) ; *Urginea maritima* : + (2) ; *Arenaria leptoclada* : + (4) ; *Tuberaria lignosa* : + (4) ; *Ferulago granatensis* : + (4) ; *Ononis viscosa* : + (4) ; *Silene gallica* : + (5) ; *Capparis spinosa* : + (6) ; *Lygos sphaerocarpa* : + (6) ; *Genista scorpius* : + (6) ; *Thymus mastichina* : + (6) ; *Thymus serpyllodes* : + (6) ; *Piptatherum millaceum* : + (6) ; *Artemisia herba-alba* : + (6) ; *Fumana thymifolia* : + (6) ; *Salsola verticillata* : + (6) ; *Euphorbia nicaensis* : + (6) ; *Teucrium webbianum* : + (6) ; *Carduus granatensis* : + (6).

Dans le Sud de notre territoire, entre 500 et 800 m, se développent des bois de *Pinus halepensis* à sous-bois thermophile. Ces bois sont installés sur des marnes ou des marno-calcaires ou bien sur des passages gypseux. La plupart de nos relevés proviennent de la rive gauche du Guadiana Menor, en particulier du secteur de la Peña Caidillia ; mais nous retrouvons ce type dans le bassin de Baza (vers le futur embalse de Negratin).

Nos listes montrent plusieurs espèces du *Rhamno-Cocciferetum* : *Rhamnus lycioides*, *Quercus coccifera*, *Juniperus phoenicea* et *Ephedra fragilis*. Il ne fait pas de doute que ces pinèdes appartiennent au territoire bioclimatique du *Rhamno-Cocciferetum*, ce qui est confirmé par la présence de *Stipa lagascae*.

Ces bois se développent dans l'ambiance bioclimatique aride et pénètrent le semi-aride dans sa variante tempérée et probablement aussi chaude. Ces pinèdes, qui montrent plusieurs espèces thermophiles : *Urginea maritima*, *Pistacia lentiscus*, sont installées dans des secteurs protégés. Les gypsicoles n'y sont pas absentes : *Ononis tridentata*, *Salsola verticillata*, *Helianthemum squamatum*.

Avec ces pinèdes qui constituent sans doute un paraclimax du *Rhamno-Cocciferetum*, pour des secteurs assez favorables à l'arbre, nous quittons le sous-étage inférieur pour aborder la partie supérieure du mésoméditerranéen.

6 - Bois mixtes à *Pinus halepensis* et *Quercus rotundifolia* d'influence orientale, de l'étage mésoméditerranéen supérieur (Tableau 6)

Au Sud du massif de Cazorla-Seca, à partir de Castril jusqu'à la Province de Murcia (et certainement plus loin), se développent des bois mixtes de *Pinus halepensis* et *Quercus rotundifolia*. Ces bois, clairs, prospèrent entre 800 et 1300. Ils sont généralement exposés au Sud, ils s'installent sur des marnes ou des marno-calcaires sensibles à l'érosion. Dans un travail plus ancien (Boucher, 1980), nous avons inclu ces bois mixtes dans l'étage suparméditerranéen, mais l'observation des listes d'espèces (*Sideritis leucantha*, *Aristolochia pistolochia*, *Cistus clusii*...) montre que la présence de ces thermophiles fait appartenir ces bois à l'étage mésoméditerranéen.

Si *Quercus rotundifolia* est présent (13 fois sur 16), *Pinus halepensis* présente un recouvrement tel qu'il relègue le chêne au second rang.

Dans son travail sur la végétation potentielle de la province de Granada, Rivas-Martínez (1972 : 66) dresse une carte qui laisse supposer que les territoires dont il est question ici appartiennent au domaine du *Paenio-Quercetum rotundifoliae*. Or l'analyse de nos listes montre que les bois mixtes dont il est question ici s'éloignent passablement du *Paenio-Quercetum* tel qu'il a été décrit primitivement : pas d'espèces des *Querco-Fagetea*, abondance des indicatrices des *Ononido-Rosmarinetea*, absences des espèces d'affinités septentrionales : ni *Berberis*, ni *Helleborus*... Par contre des espèces présteppiques et orientales sont présentes : *Stipa lagascae*, *Stipa hoffneri*, *Bupleurum fruticescens*, *Ononis*

Tableau 6: BOIS MIXTES D'INFLUENCE ORIENTALE DU MÉDOMEDITERRANÉEN SUPÉRIEUR.

Rel n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Altitude(m)	1000	1000	1000	1000	1000	1100	1150	1180	1100	1200	1250	1300	1300	1200	1100	1400
Exposition	S	S	—	—	N	N	E	E	N	—	SW	—	—	—	—	S
Recouvrement	60%	60%	80%	70%	70%	70%	40%	80%	80%	80%	70%	70%	60%	60%	70%	50%
<u>Ensemble caractéristique</u>																
<i>Quercus rotundifolia</i>			+		2	1	1	+	3	4	+	+	+	+	+	1
<i>Pinus halepensis</i>	+	4	+	3	2	1	3			2	3	4	2	4	1	2
<u>Espèces différentielles</u>																
<i>Stipa lagascae</i>	1		3	3	3	2										
<i>Sideritis leucantha</i>	+		+	+		+										
<i>Paronychia aretioides</i>	+		+													
<i>Onobrychis argentea</i>			+						+							
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>																
<i>Helianthemum grex origanifolium</i>	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+		
<i>Salvia lavandulaefolia</i>										+	+	1				
<i>Lavandula latifolia</i>															+	+
<i>Genista cinerea ssp leptoclada</i>								+							+	
<i>Rosmarinus officinalis</i>	2	1		+			3			3	4	3	3	3	3	
<i>Bupleurum fruticosum</i>	+	+		+											+	
<i>Fumana ericoides</i>	+			+							+					+
<i>Koeleria vallesiana</i>	1		+	1	+			+							+	+
<i>Teucrium polium ssp capitatum</i>	+													+	+	+
<i>Astragalus incanus ssp incanus</i>		+					+	+		+						
<i>Helianthemum hirtum</i>			+	+	+	+									+	
<i>Linum suffruticosum</i>							+	+								
<i>Asperula hirsuta</i>							+	+					+			
<i>Hippocrepis scabra</i>							+	+	+						+	
<i>Thymus mastichina</i>									+			+	+			
<i>Coronilla minima</i>										+	+		+			
<i>Phlomis lychnitis</i>															+	+
<i>Erinacea anthyllis</i>															+	+
<u>Compagnes</u>																
<i>Carex hallerana</i>			+	+				+			+	+	+	+	+	+
<i>Juniperus oxycedrus</i>				+			+		+	1	1	1	1	+		1
<i>Rubia peregrina</i>					+											+
<i>Genista scorpius</i>	+	+	+			+	+	+	+	2	+	1	1	+	+	1
<i>Carlina corymbosa</i>	+	+				+										
<i>Ononis pusilla</i>									+			+	+	+		
<i>Thymus vulgaris</i>	+	+	+	+		+	+	1	+	+					+	+
<i>Biscutella laevigata</i>					+	+							+			
<i>Brachypodium retusum</i>					+	+	+		2	+						+
<i>Aristolochia pistolochia</i>		+	+	+	+	+										
<i>Eryngium campestre</i>		+	+		+								+		+	
<i>Thesium sp</i>				+			+								+	
<i>Ononis tridentata</i>							+									+
<i>Cistus albidus</i>								+								+
<i>Dorycnium suffruticosum</i>							+							+		
<i>Cistus clusii</i>	+	+														
<i>Linum narbonense</i>			+			+										
<i>Santolina chamaecyparissias</i>								+								+
<i>Argyrolobium zanonii</i>									+				+			
<i>Lygos sphaerocarpa</i>											+		+			

tridentata...

Il est vrai que ces bois mixtes s'apparentent au *Paenio-Quercetum rotundifoliae* sous-association *Astragaletosum tumidi* : nous retrouvons *Paronychia aretioides*, *Astragalus clusii* (= *tumidus* pp).

Notons la présence d'espèces dont l'écologie annonce l'ambiance du *Rhamno-Cocciferetum* : *Sideritis leucantha* ; *Stipa lagascae*.

Ces bois mixtes supportent une ambiance climatique continentale, la floristique montre des influences Murciana et Levantines : les *Stipa*, *Genista cinerea* ssp. *leptoclada*, *Coris monspeliensis*.

Du point de vue bioclimatique, les pinèdes du méso supérieur requièrent des m compris entre 0 et 3,5°C (variante fraîche essentiellement). Elles semblent inféodées au semi-aride et pénètrent à peine dans le subhumide. Par leur composition floristique, leurs formes de dégradation et par leurs exigences bioclimatiques, ces bois mixtes ont des affinités avec le *Rhamno-Cocciferetum* (s.l.) ; ils lui font suite au-dessus de 400 mm de précipitation, et géographiquement ils sont installés plus haut que le *Rhamno-Cocciferetum*.

Nous avons noté (Boucher, 1982 : 38) que, par rapport au *Paenio-Quercetum rotundifoliae*, ces bois mixtes à *Pinus halepensis*, sont appauvris en Européennes, en endémiques bétiques et au contraire enrichies en Circuméditerranéennes.

Nous pensons que les pinèdes à *Pinus halepensis* et *Quercus rotundifolia* constituent un paraclimax dont le véritable climax serait un bois à *Quercus rotundifolia* à sous-bois clair riche en espèces steppiques et thermophiles.

Autres espèces du tableau 6 :

Stipa hoffneri : + (3) ; *Aphyllanthes monspeliensis* : + (14) ;
Coronilla glauca : + (7) ; *Euphorbia niceensis* : + (1) ; *Plantago albicans* : + (2) ;
Wangheneimia lima : + (3) ; *Urospermum picroides* : + (3) ; *Plantago cynops* : + (5) ;
Echinaria capitata : + (5) ; *Coris monspeliensis* : + (11) ; *Leuzea conifera* : + (8) ;
Bromus rubens : + (8) ; *Polygala boissieri* : + (10) ; *Festuca triflora* : + (12) ;
Helichrysum stoechas : + (13) ; *Avenula bromoides* : + (13) ; *Teucrium webbianum* : + (5)
Atractylis cancellata : + (14) ; *Satureja montana* : + (14) ; *Brunella grandiflora* :
+ (14) ; *Epipactis atropurpurea* : + (14) ; *Anthyllis vulneraria* ssp. : + (16) ;
Cytisus reverchonii : + (13).

7 - *Paenio-Quercetum rotundifoliae* Rivas-Martinez 1964 ; formes typiques de l'étage mésoméditerranéen (Tableau 7)

Entre 800 et 1400 m, selon une orientation généralement ouest, c'est-à-dire exposée aux précipitations atlantiques (moyennes annuelles comprises entre 600 et 1000 m), se développe, dans notre secteur, une chênaie de *Quercus rotundifolia* dominant.

Ces forêts sont localisées, pour notre dition, dans le Nord et l'Ouest du massif de Cazorla-Segura, depuis l'embalse de la Bolera, en passant par Quesada, puis en formant deux bandes, l'une passant autour de l'embalse de Tranco de Beas, l'autre croissant sur les pentes ouest du massif de Blanquillo. Sans conteste, ces bois de *Quercus rotundifolia* correspondent à l'association *Paenio-Quercetum* typique (c'est-à-dire dans sa sous-association *faginetosum*).

Or Rivas-Martínez (1964 : 396) a décrit cette sous-association dans l'Ouest de l'Andalousie (Provinces de Córdoba, Ouest des provinces de Jaén et de Granada), dont les variables climatiques sont différentes de notre secteur : en particulier davantage de précipitations.

En effet nous pouvons noter quelques différences entre nos listes et celles de Rivas-Martínez :

- absence de *Paeonia broteroi*, *Cytisus reverchonii*, *Paeonia coriacea* qui semblent inféodées au Supraméditerranéen.

- présence dans nos listes, au contraire de Catananche, *Filipendula hexapetala*, *Pteridium aquilinum*, *Geum sylvaticum*, *Thymus mastichinus*...

Finalement les quatre espèces que nous avons retenues pour caractériser l'association diffèrent de celles retenues par Rivas-Martínez. Ces espèces indiquent toutefois un ensemble thermophile.

Les espèces de *Quercetea ilicis* sont bien représentées. *Quercus faginea* est présent et on le trouvera dans l'étage supérieur.

Les espèces des *Quercetea pubescentis* sont présentes avec *Rosa pouzinii* qu'on retrouve dans l'étage supérieur ; *Geranium purpureum* est fréquent. *Hedera helix* est absent de nos listes.

L'abondance des espèces des *Querco-Fagetales* indique un ensemble hygrophile d'influences septentrionales : *Geum sylvaticum*, *Buxus sempervirens*, et même *Melica uniflora*.

Il est remarquable que ces chênaies soient largement infiltrées de trois pins : *Pinus halepensis*, *mesogeensis* et *clusiana*, séparément ou en mélange.

Ainsi défini, *Paenio-Quercetum rotundifoliae* se développe dans une ambiance bioclimatique subhumide à franchement humide, dans la variante thermique fraîche (quoique débordant vers des m de - 1°C et 4°C).

Paenio-Quercetum est le seul groupement à l'étage mésoméditerranéen d'Andalousie orientale qui présente un intérêt économique pour le bois. Des scieries existent d'ailleurs, notamment à Vadillo, près du Parador de Cazorla.

Nous voulons enfin signaler les ressemblances entre *Paenio Quercetum* et les types mésoméditerranéen du *Paenio-marocanae Quercetum rotundifoliae* du Rif marocain (Quézel et coll., 1980 : 339). Ces deux associations ont les mêmes exigences bioclimatiques, sont calcicoles et présentent un fort contingent d'espèces en commun ou vicariantes : *Paeonia coriacea* est commune aux deux associations, ainsi que *Viburnum tinus*, *Pistacia terebinthus*, et beaucoup d'espèces des *Quercetea ilicis*. *Crataegus laciniata* du rif correspond à *Crataegus monogyna*. Nous avons dénombré ainsi 24 espèces équivalentes entre ces deux groupements. C'est là matière à réflexion quant au peuplement de l'Afrique du Nord.

Autres espèces du tableau 7 :

Rhus coriaria : + (1) ; *Geranium rotundifolium* : + (1) ; *Celtis australis* : + (1) ; *Lonicera periclymenum* : + (1) ; *Linum strictum* : + (1) ; *Ruta chalepensis* : + (2) ; *Ononis natrix* ssp *ramosissima* : + (2) ; *Euphorbia niceensis* : + (3) ; *Asphodelus cerasifer* : + (6) ; *Piptatherum paradoxum* : + (4) ; *Vincetoxicum hirundinaria* : + (3) ; *Inula hirta* : + (3) ; *Acer granatense* : + (3) ; *Convolvulus althaeoides* : + (2) ; *Gladiolus communis* : + (1 et 5) ; *Scorzonera graminifolia* : + (1) ; *Urginea maritima* : + (1 + 2) ; *Atractylis cancellata* : + (1) ; *Sedum album* : (1) ;

Chaenorrhinum serpyllifolium : + (1) ; *Hypericum perforatum* : + (3) ; *Stachys betonica* : + (3) ; *Hedera helix* : + (3) ; *Silene inflata* : + (3) ; *Briza media* : + (3 et 15) ; *Avenula bromoides* : + (5) ; *Ceterach officinarum* : + (5 et 25) ; *Alyssum serpyllifolium* : + (5) ; *Euphorbia characias* : + (5) ; *Fraxinus oxycarpus* : + (5) ; *Hyacinthoides hispanicus* : + (5) ; *Ranunculus gramineus* : + (6) ; *Sideritis virgata* : + (6) ; *Scabiosa turolensis* : + (6) ; *Helianthemum hirtum* : + (6) ; *Echinopartum boissieri* : + (6) ; *Stipa mediterranea* : + (7) ; *Arenaria modesta* : + (7) ; *Juniperus phoenicea* : + (7) ; *Caucalis daucoides* : + (7) ; *Prunus mahaleb* : + (7) ; *Crucianella patula* : + (7) ; *Antirrhinum majus* : + (7) ; *Hypochoeris achyporus* : + (7) ; *Trifolium scabrum* : + (7) ; *Astragalus clusii* : + (8) ; *Phleum phleoides* : + (8) ; *Onobrychis argentea* : + (8 et 9) ; *Koeleria vallesiana* : + (9) ; *Coronilla scorpioides* : + (10) ; *Bromus rubens* : + (10) ; *Scabiosa stellata* : + (12) ; *Lithodora fruticosa* : + (13) ; *Centaurea triumphetti* : + (15) ; *Lathyrus cicera* : + (16) ; *Geranium dissectum* : + (16) ; *Allium vineale* : + (16) ; *Scherardia arvensis* : + (16) ; *Ornithogalum umbellatum* : + (16) ; *Saponaria ocymoides* : + (17 et 20) ; *Rhamnus oleoides* : + (19) ; *Medicago orbicularis* : + (20 et 21) ; *Reseda lanceolata* : + (21) ; *Cephalanthera xyphophyllos* : + (22) ; *Cistus salviaefolius* : + (23) ; *Anthericum liliago* : + (24) ; *Asplenium onopteris* : + (25) ; *Bellardia trixago* : + (28) ;

8 - Tamaricaies du bassin du Guadiana Menor (Tableau 8)

A l'étage mésoméditerranéen d'Andalousie orientale, en dehors des peuplements dont la spontanéité reste à prouver, il existe deux types de ripisylves qui sont rapportées au tableau 8.

Deux espèces sont présentes séparément ou simultanément : *Tamarix africana* et *Nerium oleander*.

- Le premier type correspond à des barrancos sur gypse avec *Limonium cymuliferum*, espèce Almeriense, endémique du Sud-Est bétique.

- Le deuxième type correspond aux terrasses sableuses du Guadiana Menor ; il est caractérisé par *Saccharum ravennae*. Ce second type a beaucoup d'affinités avec les groupements de l'*Imperato-Erianthion* décrit par O. Bolos (1957 : 1999).

Il est probable que ces deux types correspondent au moins à deux associations qui ne semblent pas avoir été décrites.

Avec les ripisylves, nous quittons l'étage mésoméditerranéen pour aborder les types de végétation moins thermophiles, au-dessus de 1300 m.

Autres espèces du tableau 8 :

Scirpus pungens : + (6) ; *Limonium echinoides* : 1 (3) ; *Cyperus distachyus* : + (4) ; *Juncus effusus* : + (4) ; *Rosmarinus officinale* : + (1) ; *Plantago coronopus* : + (5) ; *Cardaria draba* : 1 (6) ; *Urtica urens* : + (6) ; *Chenopodium glaucum* : + (6) ; *Sonchus tenerrimus* : + (2) ; *Hordeum murinum* : + (3) ; *Thypha angustifolia* : + (7) ; *Artemisia campestris* : + (8) ; *Populus alba* : + (9) ; *Iris pseudacorus* : + (9) ; *Marrubium vulgare* : + (9) ; *Mentha aquatica* : + (9) ; *Glyceria altissima* : + (9).

B - Etage supraméditerranéen

Cinq types très distincts de végétation cohabitent dans cet étage dont la superficie est considérable dans notre secteur. Deux d'entre eux sont des groupements climaciques, les trois autres ont un déterminisme édaphique. Nous n'allons traiter que de trois ensembles parmi les cinq, en effet nous publierons ultérieurement nos observations faites sur :

- les ripisylves à *Salix eleagnos* ;
- les peuplements silicicoles à *Cistus laurifolius* de la Sierra Guillimona.

Parmi les deux groupements à déterminisme climatique que nous allons traiter, l'un couvre une surface très importante : *Berberido-Quercetum* ; l'autre des buxaias, occupe peu de place dans le paysage. Le troisième groupement étudié est à déterminisme édaphique.

1 - *Berberido-Quercetum rotundifoliae* Rivas-Martinez 1982. Tableau 9

A l'étage supraméditerranéen du nord de la province de Granada, la végétation climacique est de loin représentée par des chênaies de *Quercus rotundifolia* pures ou en mélange avec *Pinus clusiana*. Par ailleurs, *Quercus faginea* joue un rôle non négligeable.

Nous avons rapporté les bois mixtes alticoles du *Daphno latifoliae* - *Aceretum granatensis* (Rivas-Martinez, 1964 : 389) à l'étage oroméditerranéen inférieur. A ce sujet et en ce qui concerne le rôle de *Pinus clusiana*, nous renvoyons le lecteur à un article plus ancien (Boucher ; 1982 : 32).

Il s'est peu à peu avéré que le prétendu climax à *Paeonio-Quercetum rotundifoliae* du supraméditerranéen (Rivas-Martinez, 1972 : 27) correspondait à plusieurs types bien distincts. Après avoir décrit la sous-association *helleboretosum* (1964), puis *quercetosum fagineae* (1972, cf supra), Rivas-Martinez a créé le terme de *Berberido-Quercetum rotundifoliae* pour désigner les chênaies climaciques de l'étage supraméditerranéen d'Andalousie orientale calcaire (Rivas-Martinez, 1982:280).

Or la situation est visiblement plus complexe (Boucher, 1982 : 41) : il faut, au sein de cette association, reconnaître un type mésophile sur sols profonds, dans l'Ouest des massifs (Cazorla, Pozo), et un type plus xérophile, sur sol squelettique, riche en chaméphytes en coussinets épineux, celui-ci dans l'Est des massifs calcaires : Sagra, Sierra Seca ...

Le tableau 9 rassemble 28 relevés dont on peut considérer les n° 1 à 14 d'un type xérique, les n° 15 à 28 de type occidental plus mésophile.

Outre les espèces retenues par les auteurs espagnols pour caractériser l'ancien *Paeonio-Quercetum sensu lato* (*Cytisus reverchonii*, *Festuca triflora*, *Berberis hispanica*), il apparaît que :

1° - Les deux *Paeonia* (*Broteroi* et *coriacea*) ne peuvent être retenus puisqu'ils existent également dans le mésoméditerranéen (en Andalousie plus occidentale).

2° - La présence d'espèces non thermophiles : *Daphne laureola* var *latifolia*, *Polygala boissieri*, *Hieracium pilosella*..., l'absence des thermophiles (*Pistacia lentiscus*, *terebinthus*, *Daphne gnidium*, *Asparagus acutifolius*...) confirme la nécessité de créer *Berberido-Quercetum* pour l'étage supraméditerranéen.

3° - Nous disposons de suffisamment d'espèces différentielles pour justifier les deux types indiqués plus haut :

- *Quercus faginea*, *Echium flavum*, *Geum sylvaticum*, en particulier pour les formes occidentales mésophiles ;
- *Juniperus communis*, *Astragalus incanus* ssp *macrorrhizus*, *Erinacea anthyllis* pour les types orientaux xériques.

Il est intéressant de remarquer la présence des espèces des *Quercetea pubescentis*, en particulier dans les formes occidentales ; ce qui justifierait le modèle syntaxonomique proposé plus loin.

Tableau 9: BERBERIDO-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE(Rivas-Martinez, 1982 ined.)

Relevé n°	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	27	28
Altitude (100 m)	12	13	15	13	13	16	14	15	15	15	15	15	14	15	15	14	14	15	15	15	15	17	17	17	17	13	14	15
Exposition	S	-	-	S	N	N	-	N	N	-	S	E	N	E	S	S	N	-	N	S	-	-	S	N	N	N	N	N
Recouvrement (%)	80	70	70	50	60	60	40	40	40	70	40	40	50	50	70	50	60	70	70	50	60	60	40	50	60	90	60	90
Ensemble caractéristique																												
<i>Quercus rotundifolia</i>	+	3	2	3	+	3	3	3	+	1	4	3	1	2	+	3	3	+	2	4	3	4	+	+	2	1	3	4
<i>Berberis hispanica</i>	+				+	2	+	+					+	+	+	+	+					+	1	1	1		+	
<i>Cytisus reverchonii</i>	1	1	3		+	1	1	1	+					+		1	2	3	2	+	1	1	+	1			+	+
<i>Festuca triflora</i>						+							3			+					2							
<i>Paeonia coriacea</i>									+																			
Différentielles																												
<i>Quercus faginea</i>																	2	+	+	+	2	+	1				+	
<i>Thlaspi prolongoi</i>																			+								+	+
<i>Pimpinella gracilis</i>							+														+						+	+
<i>Piptatherum paradoxum</i>																												
<i>Viola kitaibeliana</i>																												
<i>Echium flavum</i>														+			+	+	+									
<i>Teu sylvaticum</i>																	+	+	+								+	+
<i>Astragalus incanus</i> ssp <i>macrorrhizus</i>	+	+	+	+	1	+				+											+					+	+	+
<i>Onobrychis argentea</i>		++												+		+												
<i>Genista cinerea</i> ssp <i>leptoclada</i>														+		+												
<i>Helleborus foetidus</i>			+				+	1		1			+	+							+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Juniperus communis</i>																	1	+										
<i>Erinacea anthyllis</i>	2	+	1							1	2			+												1		
<i>Teucrium gnaphalodes</i>		+	+				+	+	+	+	+																	
<i>Helianthemum rossmaessleri</i>	+	+	+			+	1	+	+	+	+		+	+							+							
<i>Bupleurum spinosum</i>	+	+	+			+	+	+	+	+	+		+	+							+							
<i>Salvia sclomoides</i>		+	+			+																						
<i>Phlomis lychnitis</i>		+	+	+																								
<i>Lithodora diffusa</i>		+			+			+				+																
<i>Polygala boissieri</i>		+	+	+	+	+	+	+				+	+															
Espèces des Quercetea ilicis (s.l.)																												
<i>Rubia peregrina</i>							+				+	+	+	+	+													
<i>Leuzea conifera</i>							+					+																
Espèces des Quercetea pubescentis et des Querco-fagetales.																												
<i>Daphne laureola</i> var. <i>latifolia</i>							+	+	+											+								
<i>Rosa pouzinii</i>									1					+	1	+	+			+		+	+	+	+	+	+	+
<i>Catananche coerulea</i>								+				+	+	1		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Geranium purpureum</i>							+								+					+								
<i>Prunus spinosus</i>							+								+					+								
<i>Crataegus monogyna</i>							+	2		1			1	1	+		3			2	1	+	1	1		+	1	
<i>Filipendula hexapetala</i>																												
Espèces des Ononido-Rosmarinetea																												
<i>Ononis aragonensis</i>																				+								
<i>Rosmarinus officinalis</i>											2												2					
<i>Helictotrichon sedenense</i>	+	+					+	1	1												+	+				+	+	
<i>Koeleria valesiana</i>	+	+						+	+	3	3	+	3							5	+	+					+	
<i>Linum suffruticosum</i>																						1						
<i>Santolina pecten</i>							+	+				+	+	+						+						+	+	
<i>Scabiosa tirolensis</i>							+					+	+	+						+						+	+	
<i>Euphorbia nicaeensis</i>							+					+	+	+												+	+	
<i>Helianthemum hirtum</i>	+	+	+									+	+	+						+						+	+	
Compagnes principales																												
<i>Pinus halepensis</i>																												
<i>Pinus mesogeensis</i>											4																	
<i>Pinus clusiana</i>										3										1	4	4					2	
<i>Calepina irregularis</i>													+															
<i>Carex hallerana</i>	+	+	+				+	+				+	+	+						+								
<i>Genista scorpius</i>	1	1	2							1	1	+	+	+	2					1	1	+	+					
<i>Prachypodium retusum</i>	3	+	2	2			4	3				+	+	+														
<i>Thymus vulgaris</i>	1	+	1	+	+		2	+		+	1	+	+	+						1	+				1			
<i>Hieracium pilosella</i>							+	+		+	1	+	+	+	+					+					+	+	+	
<i>Teucrium webbianum</i>							+																					
<i>Carlina corymbosa</i>							+													+	+	+						
<i>Dactylis glomerata</i> var. <i>hispanica</i>							+	+												+							+	+
<i>Eryngium caespitose</i>							+	+	+			+	+	+													+	+
<i>Avenula bromoides</i>																												
<i>Cerastium boissieri</i>																				+			+	+	+	+	+	
<i>Helictotrichon filifolium</i>																									2	1		
<i>Lepidium hirtum</i>																												
<i>Asphodelus cerasifer</i>																											+	
<i>Thapsia villosa</i>	+																										+	
<i>Medicago lupulina</i>																											+	
<i>Coronilla minima</i>																											+	
<i>Artemisia campestris</i>	+	+																									+	
<i>Geranium rotundifolium</i>																											+	
<i>Medicago falcata</i> ssp <i>leioarpa</i>																											+	
<i>Cynosurus elegans</i>																											+	
<i>Rumex macuca</i>																											+	
<i>Trophila verna</i>																											+	
<i>Digitalis obscura</i>																											+	
<i>Piscutella grex laevigata</i>																											+	
<i>Sanguisorba minor</i> ssp <i>muricata</i>																												

Les espèces des *Onodido-Rosmarinetea*, très abondantes, le sont encore plus pour les types xériques.

L'analyse des paramètres bioclimatiques montre clairement que la scission du *Berberido-Quercetum* en deux types est pleinement justifiée :

le type occidental mésophile requiert les étages subhumides à humide dans leur variante froide à très froide.

Par contre le type oriental xérique requiert le semi-aride supérieur et le subhumide inférieur. Les exigences thermiques semblent les mêmes avec un léger décalage vers la variante très froide.

Les formes mésophiles de *Berberido-Quercetum* s'apparentent au type supraméditerranéen du *Paenion maroccanum Quercetum rotundifoliae* du Rif ; par contre les affinités africaines des formes xériques du *Berberido-Quercetum* andalou seraient davantage à rechercher parmi les associations mésatlasiques appartenant au *Quercetum pubescentis* (*Quercus cedretalia atlanticae*, Quézel et coll. 1981 : 375). Du point de vue bioclimatique, c'est avec *Buxus balearicae - Quercetum rotundifoliae* (Quézel, 1981), du Moyen-Atlas tabulaire continental, que le *Berberido-Quercetum* xérique a le plus d'affinités.

Ce fait est paradoxal car Quézel rapporte *Buxus-Quercetum* aux *Pistacio-Rhamnetalia* Rivas-Martinez 1975.

- Autres espèces du tableau 9 :

NB : L'indice d'abondance-dominance est + sauf indication contraire.

Sedum tenuifolium : 4, 12, 23 ; *Coronilla scorpioides* : 21, 27, 28 ;
Thymus mastichina : 16, 26 ; *Ceterach officinarum* : 23, 24 ; *Atractylis cancellata* :
 12, 20 ; *Silene inflata* : 20, 24 ; *Silene mellifera* : 18 ; *Epipactis microphylla* : 20 ;
Hornungia petraea : 23 ; *Brassica repanda* ssp *confusa* : 20 ; *Cephalanthera pallens* : 20 ;
Acer monspessulanus : 22 ; *Ptilotrichum spinosum* : 24 ; *Asperula hirsuta* : 7 ;
Lavandula latifolia : 26 ; *Argyrolonium zanonii* : 7 ; *Bupleurum fruticosum* : 21 ;
Cistus albitus : 12 (1) ; *Reseda phytoloma* : 1, 4 ; *Linum narbonense* : 4 ; *Inula*
montana : 4 ; *Scandix macrocarpa* : 6 ; *Senecio boissieri* : 6 ; *Rhagadiolus stella-*
tus : 6 ; *Ononis pusilla* : 6 ; *Thymelaea pubescens* : 8 ; *Ranunculus gramineus* : 28 ;
Lygos sphaerocarpus : 8 ; *Ononis pinnata* : 20 ; *Microdonchus salmanticus* : 20 ;
Urospermum daleschampii : 20 ; *Alliaria officinalis* : 21 ; *Arum italicum* : 23 ; *Alyssum*
serpyllifolium : 23 ; *Scorzonera graminifolia* : 23 ; *Salvia lavandulaefolia* : 9 ;
Satureja montana : 9 ; *Centaurea seridis* : 9 ; *Cuscuta* sp : 10 ; *Melica minuta* : 12 ;
Psoralea bituminosa : 12 ; *Cistus laurifolius* : 16 ; *Orchis olbiensis* : 16 ; *Poa*
bulbosa : 17 ; *Cirsium acaulon* ssp *gregarium* : 16 ; *Luzula campestris* : 16 ; *Ranunculus-*
bulbosus : 17 ; *Arabis sagittata* : 17 ; *Bonjeania hirsuta* : 17 ; *Saxifraga granulata* :
 16 ; *Erysimum incanum* : 4 ; *Arrhenatherum bulbosum* : 4, 18 ; *Fumana ericoides* : 8, 10 ;
Saponaria ocymoides : 22 ; *Brachypodium sylvaticum* : 16.

2-Buxaies mésophiles de l'étage supraméditerranéen (tableau 10)

Dans la partie occidentale du massif de Cazorla-Pozo, entre 1200 et 1500 m, se développent des formations assez hygrophiles à *Buxus sempervirens*. Ces buxaies semblent bioclimatiquement associées au *Paenion-Quercetum rotundifoliae* typique ou à la forme occidentale mésophile du *Berberido-Quercetum rotundifoliae*.

Relevé n°	1	2	3	4	5	6	7	8
Altitude(m)	1500	1500	1100	1350	1400	1300	1300	1300
Exposition	S	S	S	N	-	N	N	N
Recouvrement %	80	80	70	80	70	80	80	8
Caract. association								
<i>Buxus sempervirens</i>	4	5	4	1	2	1	3	2
<i>Rubus ulmifolius</i>	1	1	4					+
Variante Humide								
<i>Allium moly</i>						+	1	1
<i>Thalictrum flavum</i> ssp <i>glaucum</i>							+	+
<i>Schoenus nigricans</i>			+			2		+
<i>Festuca gigantea</i>						1	1	2
<i>Peucedanum hispanicum</i>								+
Espèces des Quercetea pubescentis								
<i>Rosa pouzinii</i>		+		+				
<i>Daphne laureola</i> var <i>latifolia</i>	+					+	+	
<i>Amelanchier vulgaris</i>			+					+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	+						
<i>Polygonatum odoratum</i>					+			
Espèces des Quercetea ilicis								
<i>Rubia peregrina</i>	+							+
<i>Berberis hispanicus</i>				+	+			
<i>Piptatherum paradoxum</i>			+					
<i>Rhamnus alaternus</i>					+			
<i>Quercus faginea</i>				+	+			
<i>Quercus rotundifolia</i>					+			
<i>Pistacia terebinthus</i>			+					
Espèces des Querco-Fagea								
<i>Crataegus monogyna</i>	+							
<i>Helleborus foetidus</i>		+			+			+
<i>Ruscus aculeatus</i>			+					
<i>Tamus communis</i>	+					+		
Compagnes principales								
<i>Helianthemum hirtum</i>	+				+			
<i>Scabiosa tuirolensis</i>	+			+	+			
<i>Thymus vulgaris</i>			+	+	+			
<i>Juniperus phoenicea</i>			+	+	+			
<i>Eryngium campestre</i>	+	+						
<i>Bellis perennis</i>	+	+						
<i>Thapsia villosa</i>	+	+	+		+		+	

Tableau 10: BUXAIES (Etages méso et supraméditerranéen).

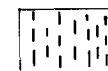
Etage mésoméditerranéen.

-Sous-étage inférieur.

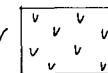
Bioclimat subhumide,
influences occidentales



Reliques à *Quercus rotundifolia*
(Tableau 1)



Tomillars non gypsicoles(t.2).

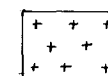


Tomillars gypsicoles(tableau 3).



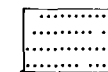
Bioclimat semi-aride,
influences SE, domaine
inférieur de Rhamno-
cocciferetum

Reliques de Rhamno-*Quercetum cocci-*
ferae(Tableau 4).



Bois paraclimaciques à *Pinus*
halepensis(Tableau 5)

Groupe ment édaphique



Néraies et Tamaricaies(Tableau 8).

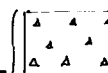
-Sous-étage supérieur

Bioclimat subhumide ou
humide



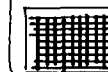
Paeonio-*Quercetum rotundifoliae*
(Tableau 7)

Bioclimat semi-aride
zone du Rhamno-coccifere-
tum(supérieure).



Pinèdes à *Pinus halepensis*(T.6)

Groupe ment permanent



Végétation rupicole à *Juniperus*
phoenicea(Tableau 11)

Etage supraméditerranéen

Influences occidentales

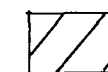


Buxaies(Tableau 10)



Berberido-*Quercetum rotundifoliae*
(Tableau 9 pp)

Influences orientales



Berberido-*Quercetum*(Tableau 9 PP)

Ces buxaies semblent liées aux collecteurs d'humidité : soit des vallons pentus à éboulis fins chargés de matière organique, soit des bases de falaises suintantes.

Les huit relevés dont nous disposons illustrent clairement les deux types précités. Les buxaies de vallons montrent plusieurs espèces des *Quercetea pubescentis*, par contre, les buxaies des piedmonts de falaises montrent curieusement des représentants des *Scheuchzerio-Caricetea*. Ce type hygrophile est d'ailleurs associé aux peuplements des suintements à *Viola cazorlensis* et surtout à *Pinguicula vallisneriifolia*. Il serait intéressant de faire des mesures précises des variables climatiques pour ces buxaies qui doivent requérir un type bioclimatique humide voire perhumide du fait des particularités géographiques de ce milieu. Du point de vue thermique, ces buxaies s'installent dans des stations à variante fraîche.

Ces formations, qui s'observent depuis la limite méso-supraméditerranéen jusqu'au sommet de l'étage supra, ont à peu près la même position que le groupement suivant, bien que ce dernier soit plus thermophile et moins hygrophile.

- Autres espèces du tableau 10 :

Hieracium pilosella : + (1) ; *Carlina corymbosa* : + (1) ; *Lavandula latifolia* : + (3) ; *Brassica repanda* : + (3) ; *Juniperus oxycedrus* : 1 (4) ; *Ranunculus bulbosus* : + (1) ; *Anarrhinum laxiflorum* : + (1) ; *Arabis arenosa* : + (2) ; *Lamarkia aurea* : + (2) ; *Arabidopsis thaliana* : + (2 et 5) ; *Argyrolobium zanonii* : + (4).

3 - Groupe ment rupicole à *Juniperus phoenicea* (tableau 11)

Le groupement dont il est question, est situé entre 1000 et 1300 m d'altitude, au-dessus des formations rupicoles apparentées au *Rhamno-Quercetum cocciiferae* précitées.

De fait les 17 relevés dont nous disposons pour ce groupement, montrent quelques espèces des *Rhamno-Quercion* (*Stipa lagascae*, *Rhamnus oleoides*), mais c'est un groupement nettement moins thermophile : *Rhamnus lycioides* et *Ephedra* sont absentes en particulier.

Ces formations rupicoles se localisent sur les abrupts, falaises, dalles et éboulis pentus calcaires, dolomitiques voire sur des conglomérats cohérents. Ces peuplements requièrent généralement l'exposition sud. De toute manière ils sont exclus des revers nord. Nous les trouvons dans notre secteur, au niveau du balcon ouest de la Sierra de Cazorla, sur l'accident de Tiscar (voir Foucaud : 1972) et sur les revers méridionaux des sierras de Pozo, Seca, Marmolance.

Ces formations, très ouvertes, se développent précisément entre 900 et 1300 m, c'est-à-dire, en fait, à la limite des étages méso et supraméditerranéen. Cette situation n'est pas sans rappeler celle de la série rupicole de *Quercus ilex*, décrite par Ozenda (1981 : 112), dans les Alpes-Maritimes et en Provence calcaire. Dans les deux cas, il s'agit de groupements thermophiles : m est compris entre 2 et 5°C. Mais les stations andalouses requièrent sans doute la variante thermique tempérée du fait des exigences édaphiques particulières de ces groupements.

Du point de vue hydrique, les formations rupicoles andalouses se situent dans le bioclimat subhumide, ce qui ajoute aux ressemblances avec la série rupicole de *Quercus ilex*, de Provence.

Tableau 11: GROUPEMENTS RUPICOLES A JUNIPERUS PHOENICEA.

Rel n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Altitude(m)	900	900	900	900	900	1100	1100	800	800	1300	1300	1000	1000	1100	1150	900	1200
Exposition	S	S	S	S	S	S	S	E	S	S	S	NE	N	N	S	W	W
Recouvrement%	50	50	60	50	50	30	30	70	70	50	50	50	50	50	50	50	50
<u>Ensemble caractéristique</u>																	
Juniperus phoenicea	1	1	2		1	3	1	+	+	+	1	+			1	1	1
Amygdalus communis				+	+			+									
<u>Espèces du Rhamno-Quercion(sl)</u>																	
Rhamnus oleoides	+								+								
Ficus carica							+					+	+	+			
Stipa lagascae	+	+	+		+			+	+			+					+
<u>Espèces des Quercetea ilicis</u>																	
Quercus rotundifolia								2			+		+	+	1		+
Pistacia lentiscus																	+
Pistacia terebinthus	+			+		+		+			+	+	1	1			
Phyllirea latifolia																	+
<u>Espèces des Ononido-Rosmarinetea</u>																	
Rosmarinus officinalis	+	+	1	2	+	1		1	1		1	+				1	1
Thymus mastichinus	1	+	+	+					+						1	+	
Linum suffruticosum ssp s.	+	+		1	+				+								
Lavandula latifolia		+	+			+			+	+	+	+					
Helianthemum organifolium s.l;			+					+		+							
Fumana thymifolia			1			+		+		+							+
Jasonia glutinosa			+			+				+	+	+	+	+			
Asperula hirsuta				+	+			+									
Globularia spinosa						+	+			+	+		+				
Anthyllis ramburii							+			+		+					
Rhamnus saxatilis										+	+	+	+	+	+		
Echinopartum boissieri			+			+											
Ptilostemon hispanicum						+		+									
Cistus albidus																+	+
<u>Compagnes</u>																	
Thymus vulgaris	+	+				+	1	1	+	+		+	+	+		+	
Brachypodium retusum									1						1	1	+
Genista scorpius	1	+		1	+				+								
Carlina corymbosa	+			+				+									
Antirrhinum australe				+				+						+	+		
Helictotrichon sedenense										+	+	+	+	+	+		
Melica magnolii												+	+	+			
Ballota hirsuta	+									+							
Eryngium campestre		+			+	+			+								
Sedum reflexum			+		+		+	+									
Psoralea bituminosa				+		+											
Urginea maritima					+	+											
Helichrysum serotinum							+		+								
Teucrium pseudo-chamaepitys								+	+								
Teucrium granatense										+	+	+					
Crambe filiformis															+	+	
Pinus halepensis	+								1								
Juniperus oxycedrus	+	+				+		+				+				1	1

L'analyse de la liste des espèces du tableau 11 montre d'abondantes rupicoles : *Jasonia glutinosa*, *Anthriscum australe*, *Golbularia spinosa*, *Rhamnus saxatilis*, *Anthyllis ramburii*, espèces que nous retrouverons sur les falaises exposées au Sud, entre 1600 et 2000 m, pour former le *Campanula mollidi-Hypericetum ericoidis* (Boucher, 1982 : 83).

Ces peuplements s'enrichissent d'Est en Ouest en perdant leurs affinités steppiques et leur caractère continental : dans le Massif de Cazorla apparaissent *Silene pseudovelutina*, *Crambe filiformis*, *Campanula* du groupe *macrorrhiza* etc...

Ainsi nous terminons l'analyse des groupements pour aborder quelques aspects biogéographiques.

- Autres espèces du tableau 11 :

Rhamnus alternus ssp *myrthifolius* : + (8) ; *Aphyllanthes monspeliensis* : + (6) ; *Herniaria baetica* : + (1 et 2) ; *Genista cinerea* ssp *leptoclada* : (1 et 2) ; *Phlomis lychnitis* : + (1 et 9) ; *Lygos sphaerocarpa* : + (2) ; *Coronilla juncea* : + (2 et 4) ; *Bupleurum fruticosum* : + (3) ; *Daphne gnidium* : 1 (4) ; *Anthyllis cytoides* : 1 (5) ; *Bupleurum fruticosum* : + (5) ; *Stippa mediterranea* : 1 (6) ; *Euphorbia niceensis* : + (8) ; *Clematis flammula* : + (2) ; *Silene colorata* : + (1) ; *Biscutella laevigata* : + (2) ; *Arenaria leptoclada* : + (3) ; *Paronychia serpyllifolia* : + (3) ; *Mucizonia hispanica* : + (4) ; *Ruta montana* : + (4 et 11) ; *Dianthus brachyantus* : + (5) ; *Phagnalon sordidum* : + (5) ; *Acer monspessulanus* : + (6) ; *Sedum micranthum* : + (6) ; *Digitalis obscura* : + (7) ; *Anarrhinum laxiflorum* : + (7) ; *Helleborus foetidus* : + (7) ; *Tamus communis* : + (7) ; *Hedera helix* : + (7 et 11) ; *Erinus alpinus* : + (7) ; *Potentilla rupestris* : + (7) ; *Adiantum capillus veneris* : + (7) ; *Ulex parviflorus* : + (8) ; *Santolina chamaecyparissias* : + (8) ; *Asparagus aphyllus* : + (9) ; *Telephium imperati* : + (9) ; *Buxus sempervirens* : + (10) ; *Amelanchier rotundifolia* : + (11) ; *Jasminum fruticans* : + (11 et 13) ; *Osyris alba* : + (12) ; *Geranium purpureum* : + (13) ; *Umbilicus pendulinus* : + (13) ; *Silene pseudovelutina* : + (14) ; *Andryala ragusina* : + (14) ; *Chaenorrhinum macropodium* : + (14) ; *Polygala rupestris* : + (14) ; *Campanula gpe rotundifolia* : + (14) ; *Linaria lilacina* : + (14) ; *Ceterach officinarum* : + (14) ; *Verbascum thapsus* ssp *giganteum* : + (15) ; *Cerastium boissieri* : + (15) ; *Mercurialis tomentosa* : + (15) ; *Thapsia villosa* : + (16) ; *Ranunculus gramineus* : + (17) ;

II - BIOGÉOGRAPHIE VÉGÉTALE DE L'ANDALOUSIE NORD-ORIENTALE ET MÉSOLOGIE DES GROUPEMENTS VÉGÉTAUX ÉTUDIÉS

Nous rappelons que notre travail se limite à la tranche altitudinale 400-1600 m ; ce qui correspond en principe aux étages méso et supraméditerranéen. *Quercus rotundifolia* est présent entre 800 et 1600 m, mais nous ne pouvons pas affirmer que son absence entre 400 et 800 m (ou sa rareté) soit d'origine climatique.

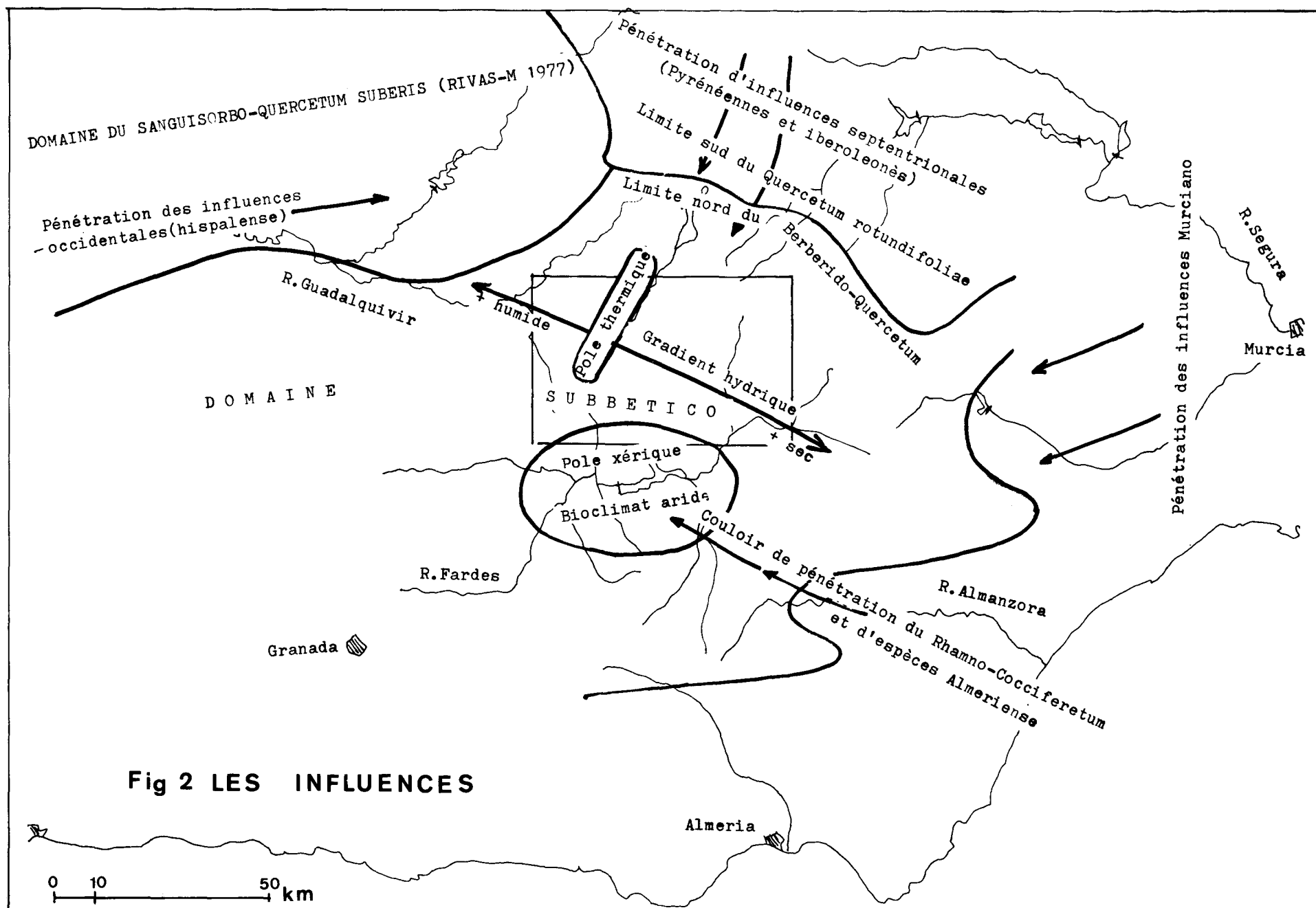
A - Les facteurs de différenciation en présence (figure 2)

Nous pouvons en reconnaître quatre, ils conditionnent la répartition des espèces végétales entre le Haut-Guadalquivir et les bassins de Baza et Caravaca.

a) Le facteur thermique :

- Le gradient thermique vertical, classique, détermine les étages bioclimatiques. C'est la moyenne des minimas de janvier (m) qui est la grandeur discriminante (Rivas-Martinez, 1982 : 276).

Nos observations sur le terrain nous amènent à nous éloigner des conceptions des auteurs classiques (Rivas-Martinez, Ozenda, Quézel) : nous ne pouvons pas retenir un m égal à 3°C comme limite entre les étages thermoméditerranéen et méso-méditerranéen. Bien au contraire, dans l'ambiance du *Rhamno-Cocciferetum*, nous avons



des m allant jusqu'à 7°C, or l'analyse de la végétation nous conduit à inclure ces stations dans l'étage mésoméditerranéen (inférieur).

Par conséquent nous avons une conception élargie de l'étage mésoméditerranéen. Au contraire nous retrouvons 0°C comme limite entre les étages méso et supra-méditerranéen, ce qui coïncide avec les vues des trois auteurs cités.

- A altitude égale, des variations horizontales de température apparaissent :

En effet, il existe, pour notre secteur, une frange plus tempérée qu'ailleurs, sur les flancs sud du massif de Cazorla-Seca, précisément où se développent les communautés rupicoles à *Juniperus phoenicea*. En outre, nous avons noté (Boucher, 1982 : 21), l'existence de pôles thermiques positifs, en particulier dans le massif de Casorla S ; str. D'ailleurs l'augmentation des températures dans ce secteur est illustrée par la remontée d'espèces thermophiles des *Pistacio-Rhamnetalia* dans l'étage mésoméditerranéen supérieur.

b) Facteur ombrique :

Il y a deux tendances concernant les précipitations :

- Un gradient vertical, classique, qui correspond grosso-modo à une augmentation de 100 mm de précipitations pour une élévation de 500 m.

- Deux gradients horizontaux :

. Un gradient d'humidité croissante de l'Est vers l'Ouest, avec des maximas vers Cazorla (700 à 850 mm).

. Un gradient de xéricité croissante du Nord vers le Sud ; vers Siles (province de Albacete) les précipitations atteignent 1000 mm, pour diminuer dans le bassin de Baza-Guadix : 350 mm (Aride).

La répartition horizontale des précipitations est conditionnée par trois influences : d'une part, vers l'Ouest, les perturbations qui viennent buter sur les reliefs, d'autre part de fortes précipitations qui viennent du Nord-Ouest, enfin le pôle xérique constitué par les bassins bétiques et le pays murciano : la figure 3 donne les valeurs de P, m et du coefficient d'Emberger (Q) pour 45 stations.

c) Une forte opposition édaphique :

Le bassin du Guadalquivir porte des sols argileux, évolués, actuellement peu sensibles à l'érosion. Par contre, le secteur sud-ouest : Guadiana Menor, porte des sols gypseux ou salins, très érodés. Enfin les massifs sont calcaires ou dolomitiques : il en résulte trois régions fort différentes auxquelles il faut ajouter la zone des Ramblas (Pozo-Alcon-Huescar) à conglomérats miocènes.

d) Des gradients floristiques :

Nous avons évalué à 1600 espèces, le nombre des plantes vasculaires de notre secteur. Or, il doit y exister de forts gradients floristiques kilométriques : au sein du massif Cazorla-Segura, il y a enrichissement du Nord vers le Sud. A l'intérieur des bassins mollassiques, il y a également enrichissement de l'Est vers l'Ouest.

Trois voies naturelles de pénétration peuvent expliquer ces gradients floristiques (en dehors des césures dues aux reliefs et à la géologie) :

- Le bassin de Guadalquivir, qui pénètre comme un coin, suivant une direction WSW-ENE, vient au contact de nos sierras. C'est une importante voie de

Fig 3 Diagramme bioclimatique

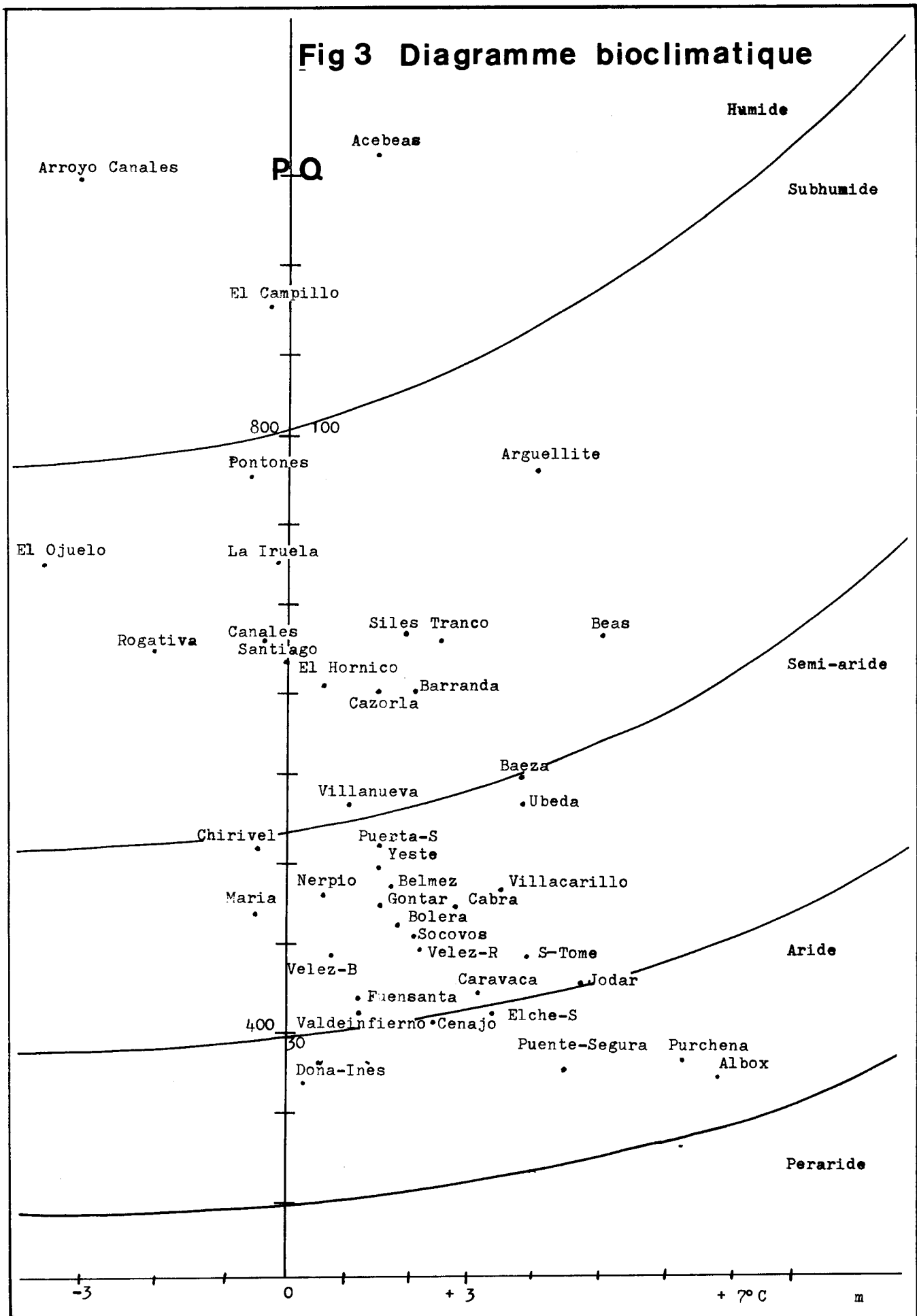
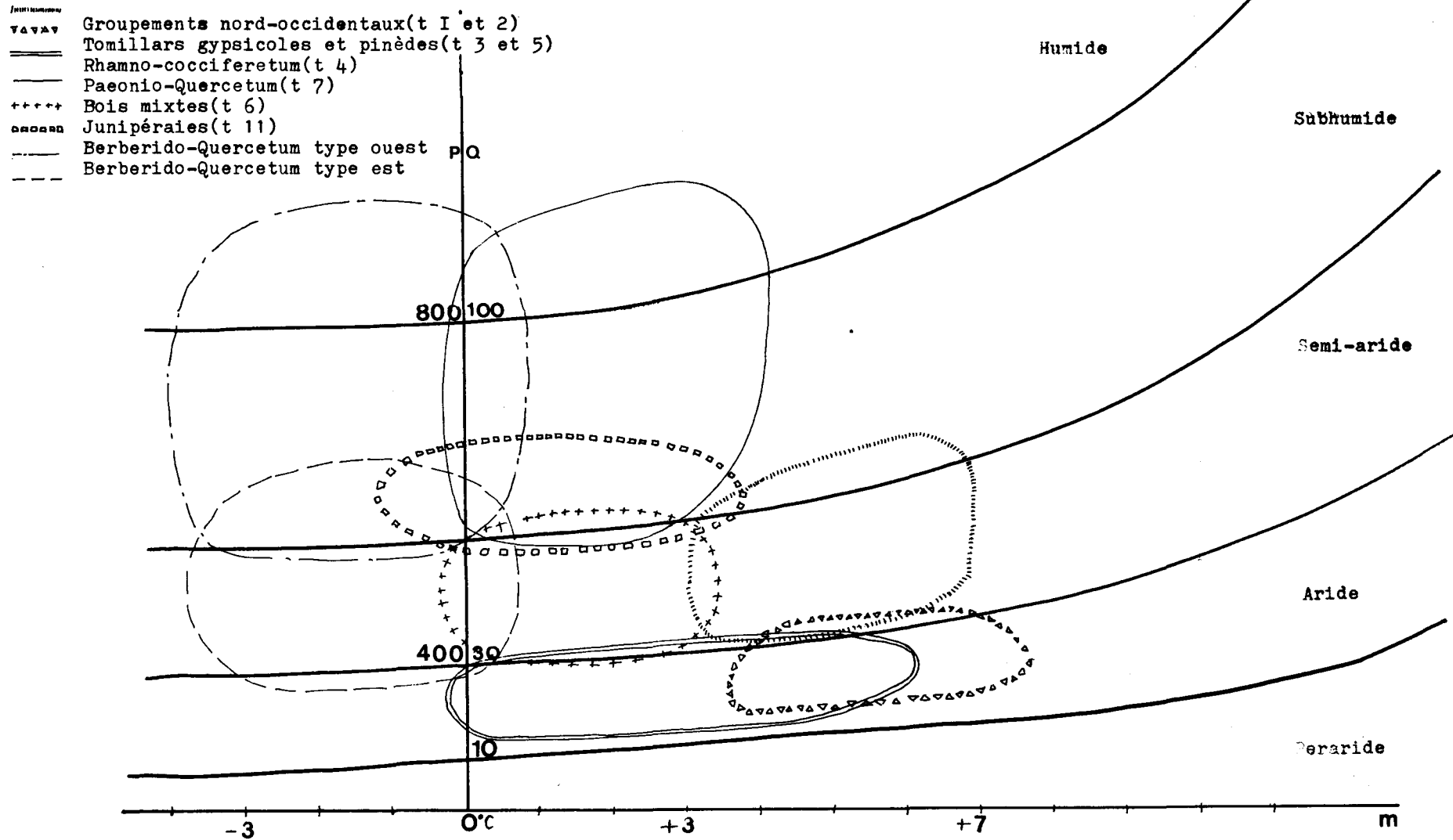


FIG 4 SITUATION BIOCLIMATIQUE DES GROUPEMENTS ETUDIES.



pénétration d'espèces occidentales (Méditerranéo-Atlantico)

- L'ensemble du massif Alcaraz-Zeca-Pozo, avec leurs plis NNE-SSW, forme une série de couloirs ou de lignes de crêtes assez continus.
- Les bassins molassiques périnéviens constituent la troisième voie de pénétration, méridionale, celle-là.

La conséquence de ces facteurs est la coexistence de plusieurs courants floristiques :

- . Des espèces d'influence Valenciano : *Jasonia foliosa*, *Hypericum ericoïdes* (rochers).
- . Des espèces d'influence Manchego : *Astragalus clusiana*, *Euphorbia isatidifolia*, *Genista pumila* ssp p., *Hippocrepis squamata*.
- . Des espèces d'influence Murciano-Almeriense : *Artemisia barrelieri*, *Centaurea seridis*, *Santolina viscosa*, *Sideritis leucantha*, *Teucrium buxifolium*.
- . Enfin des espèces Ibéro-méditerranéo-Atlantiques : *Leucanthemopsis pallida*, *Luzula forsteri*, *Paeonia broteroi*, *Thymus mastichina*...

Le premier groupe a sans doute pénétré par le bassin du Haut-Segura (Rivas Martinez, 1976). Le second a pu facilement s'infiltrer par la voie des sierras de Alcaraz-Segura. Le troisième groupe vient du Sud ; Bassins de Guadix-Baza et vallée du Rio Almanzora. Enfin le dernier groupe a sans doute une origine plus composite : certaines espèces ont pénétré par le couloir du Guadalquivir (*Thymus mastichina*), d'autres proviennent des montagnes septentrionales et ont pu se disperser de massif en massif à l'occasion des glaciations (le genre *Leucanthemopsis* est central-ibérique et a diffusé jusque dans les Alpes et la Corse ; *Luzula forsteri* est eurosibérienne).

B - Biogéographie des groupements décrits

Remarquons préalablement que les influences et gradients bioclimatiques décrits précédemment se font davantage sentir aux étages inférieurs, aux étages supérieurs, le facteur thermique devenant le facteur limitant.

1 - L'étage mésoméditerranéen

Il correspond aux stations à variantes thermiques fraîche, tempérée et très localement chaude. Cet étage se divise nettement en deux sous-étages qui se justifient des points de vue thermique, floristique et phytosociologique.

a) Mésoméditerranéen inférieur : de 400 à 800 m .

Les climax de sous-étage appartiennent essentiellement aux *Pistacio-Rhamnetalia* Rivas-Martinez 1974. Nous n'excluons pas d'existence de groupements appartenant aux *Quercetalia ilicis* car il est possible que *Sanguisorbo-Quercetum suberis* Rivas-Goday 1959 remonte dans notre secteur par le bassin du Guadalquivir, à la faveur de grès permo-triasiques qui atteignent vers le Sud-Est, la Puerta Segura.

Deux domaines semblent s'affronter à cet étage :

- L'un, occidental, d'influence océanique, serait le domaine de l'*Asparago-Rhamnion*, mais l'état hautement dégradé de la végétation ne permet pas encore de trancher sur l'appartenance exacte des reliques forestières observées entre Villacarillo et Peal de Becerro. Dans l'attente d'un affinement du travail commencé, nous rapportons les groupements relevés dans les tableaux 1 et 2 à la sphère de l'*Asparago-Rhamnion*.

- L'autre, d'influence orientale et murciano-almeriense, correspond au domaine du *Rhamno-Cocciferion baeticae*. Nous avons déjà discuté des exigences

climatiques et édaphiques de ce type xérique de végétation. A l'étage mésoméditerranéen inférieur, *Rhamno Cocciferion* comprend *Rhamno-Cocciferetum* (tabl. 4) qui est le climax, résiduel, dont la désignation exacte reste à faire car il est difficile de retenir le même binôme pour l'Andalousie et pour le bassin de l'Ebre. Les formes de dégradation du *Rhamno-Cocciferetum "baeticae"* (Rivas-Martinez, 1972) correspondent aux formations gypsicoles (tabl. 3) et aux pinèdes paraclimaciques (tabl. 5).

b) Mésoméditerranéen supérieur : 800 à 1200-1300 m.

Cette fois, les climax de ce sous-étage appartiennent à deux ensembles : *Quercetea ilicis* et *Quercetea pubescentis*.

La première classe offre ici une grande diversité liée à l'éventail des régimes de précipitations.

En effet, nous retrouvons le *Rhamno - Quercion cocciferae* avec des formes peu thermophiles (variante thermique fraîche). Trois ensembles (ou trois séries) occupent ce domaine bioclimatique ; ils se répartissent selon le degré d'humidité :

- *Rhamno-Cocciferetum baeticae* entre 800 et 1200 m (tabl. 4).
- Pinèdes paraclimaciques à *Quercus rotundifolia*, orientales (tabl. 6).
- Enfin la série (?) rupicole de *Juniperus phoenicea* (tabl. 11).

Notons, pour ces trois types, les influences Manchego (continentales) et Murciano.

Aux étages bioclimatiques subhumide ou humide, nous trouvons *Paeonio-Quercetum rotundifoliae* typique qui, jusqu'à présent s'encarte dans le *Quercion fagineo-suberis*.

Nous discuterons en conclusion de l'appartenance de ce dernier type aux *Quercetea pubescentis*.

2 - Etage supraméditerranéen

Cet étage va de 1200 -1300 à 1600 m environ, il correspond à des stations à variante thermique froide voire très froide.

Trois influences s'affrontent dans cet étage :

. Par le Nord, en dehors de notre dition, *Quercetum rotundifoliae* atteint le Haut-Segura (Pontones, Siles). Cette association climacique qui fait le pendant au *Paeonio-Quercetum* (S.L.) appartient au *Quercetalia ilicis*. On y note des influences Manchego et Levantines par le couloir Alcaraz-Segura (*Onobrychis argentea*, *Echium flavum*).

. Par l'Ouest de notre secteur, deux types de pénétrations :

1° - Selon un couloir Nord-Ouest, pénétration du *Junifero-Quercetum rotundifoliae manchego*.

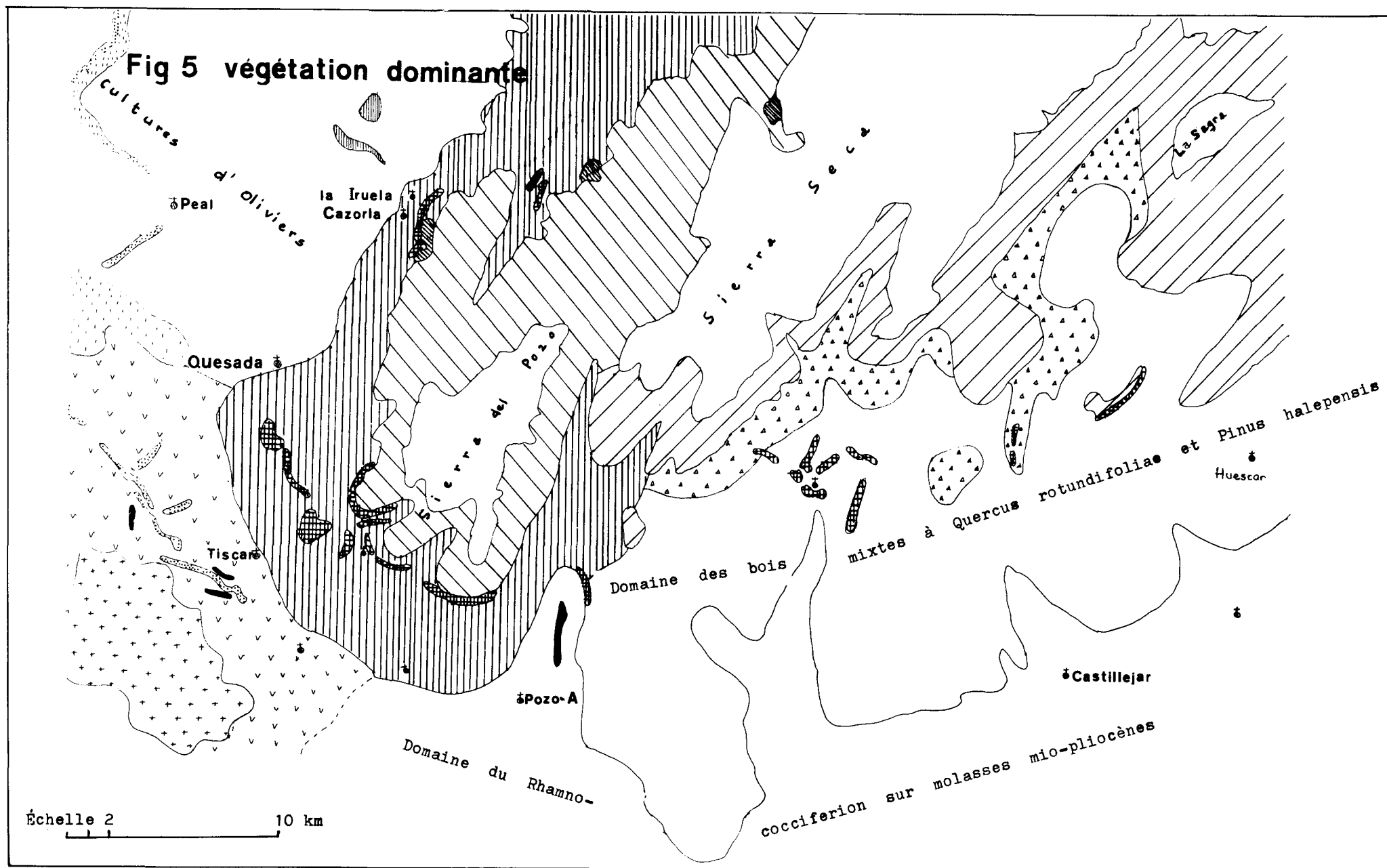
2° - Par le bassin du Guadalquivir, pénétrations d'influences *Hispalense* et *Iberoatlantica*, qui s'expriment par deux ensembles de végétation :

- D'une part, sur la rive droite du Haut-Guadalquivir : *Sanguisorbo-Quercetum suberis*.

- D'autre part, sur la rive gauche, dans les sierras calcaires : *Berberido-Quercetum rotundifoliae* dans sa variante occidentale à *Quercus faginea* (tabl. 9 pp). Ce type se caractérise par ses fortes exigences hydriques et par la présence d'espèces d'origine septentrionale (*Geum sylvaticum*, *Luzula forsteri*, etc.).

Les espèces septentrionales sont également abondantes dans les buxaies (tabl. 10) qui appartiennent au cortège occidental de types de végétation.

Fig 5 végétation dominante



. Par l'Est de notre domaine, nous avons deux sortes de pénétrations : les unes d'influence Murciano-Almeriense (*Lithodora diffusa*, *Helianthemum rossmaessleri*) ; les autres manchego (*Astragalus incanus* ssp *macrorrhizus*, *Koeleria vallesiana*, etc.).

Ces influences s'ajoutent à un climat continental, avec des précipitations annuelles de l'ordre de 600 à 800 mm (subhumide inférieur et semi-aride supérieur) et des m compris entre + 1 et - 4°C. Le climax correspondant est un bois clair, xérique, riche en chaméphytes en coussinets épineux : c'est la variante orientale du *Berberido-Quercetum* (tabl. 9 pp).

Nous résumons ces manières de voir à l'aide des figures 4 et 5.

CONCLUSION

Les résultats auxquels parvient Rivas-Martinez (1982 : 280), quoique affinés par rapport à ceux de 1975, doivent être précisés et complétés par nos propres observations :

- 1° - *Asparago Rhamnetum oleoidis* s'avance plus à l'Est que prévu.
- 2° - *Rhamno-Cocciferetum* occupe un large arc allant de Toya au Bassin de Baza, en prenant des aspects très divers.
- 3° - Une bande discontinue de peuplements rupicoles à *Juniperus phoenicea* borde les revers SW de nos sierras.
- 4° - Il apparaît une nette opposition entre l'est et l'ouest du massif de Cazorla-Seca et cela vaut pour le mésoméditerranéen dans ses deux sous-étages et le supra. Cette opposition gagne également l'oroméditerranéen inférieur.
- 5° - La scission de *Paeonio-Quercetum rotundifoliae* dans sa conception de 1964, en deux associations, l'une étant exclusivement mésoméditerranéenne, l'autre correspondant à *Berberido-Quercetum rotundifoliae*, est amplement justifiée : nos relevés le confirment.
- 6° - Les observations suivantes :
 - d'une part l'existence de peuplements supraméditerranéens affines de *Berberido-Quercetum* dans les sierras calcaires ou dolomitiques d'Andalousie occidentale (Sierras de Gador, Lucar, Tejeda, Harana) ;
 - d'autre part la parenté de ces peuplements avec les forêts à *Abies pinsapo* de la Sierra de Ronda (s. l.) ;
 - enfin la parenté des forêts andalouses orophiles avec les groupements alticoles nord-africains à *Quercus rotundifolia* et *Abies maroccana* (Barbero-Quézel et coll., 1981) ;

nous conduisent à une révision inévitable du statut des chênaies andalouses.

En effet la présence d'espèces des *Quercetea pubescentis* amène à modifier les anciennes descriptions. Nous pensons qu'avec des espèces comme *Amelanchier rotundifolia*, *Lonicera arborea*, *Geranium purpureum*, il est souhaitable d'élargir *Quercetea pubescentis* qui comprendrait en Andalousie et en Afrique du Nord :

- *Quercetalia pubescentis* Br Bl 1931 avec le *Daphno-latifoliae-Aceretum granatensis* Rivas-Martinez 1964, de l'étage oroméditerranéen inférieur calcaire. Ensuite deux ordres affines :

- *Querco-Cedretalia atlanticae* Barbero, Loisel et Quézel, 1974, d'Afrique du Nord.

- Un ordre qui regrouperait les chênaies et sapinières andalouses, des étages mésoméditerranéen supérieur et supraméditerranéen. Caractéristiques : *Hedera helix*, *Berberis hispanica*, *Festuca triflora*, *Epipactis atropurpurea*, *Cephalanthera pallens* et les deux *Paeonia* : *Peonia broteroï* et *coriacea*. Cet ordre contiendrait des types à exigences continentales, soit deux alliances possibles :

- L'une qui regrouperait toutes les chênaies calcicoles orophiles, avec *Quercus rotundifolia* et *faginea*, *Cytisus reverchonii*. Nous avons décrit *Paeonio-Quercetum* et *Berberido-Quercetum* dans toutes leurs formes.

- L'autre qui regroupe les deux associations à *Abies pinsapo*, c'est-à-dire *Bunio macucae-Abietetum pinsaponis* et *Paeonio Abietetum pinsaponis* toutes deux décrites par Rivas-Martinez (1981).

Cette façon de présenter la syntaxinomie met davantage en évidence les très grandes affinités entre les forêts andalouses et Nord-Africaines, en particulier dans les étages subhumide et humide, des montagnes de ces régions.

Pour terminer nous faisons remarquer au lecteur que nous n'avons pas souhaité créer de syntaxon nouveau simplement nous proposons une possibilité de hiérarchie nouvelle. En effet, à la suite des missions effectuées en Andalousie depuis 1980, il semble que les structures décrites tant dans les *Ononido-Rosmarinetea* que dans les *Quercetea-pubescentis* s'appliquent mal à nos régions.

Dans les missions à venir, nous allons nous efforcer d'éclaircir la structure des forêts climaciques à l'étage supraméditerranéen entre Murcia et Malaga. Nous pensons que nos observations confirmeront alors nos présomptions.

Localisation des relevés des tableaux

Tableau 1 : rel. 1, 2, 3 : rio de Cazorla ; rel. 4 : Mogón

Tableau 2 : rel. 1 : Eugenio Martinez (Guadalquivir) ; 2 : Loma Morteros ; 3 : d° ;
rel. 4, 5, 6 : sierra de Toya ; 7 : Torreón de Vaca ; 8 : Loma Mortero ;
rel. 9, 10, 11 : sierra de Toya ; rel. 12 : embalse de Negratin.

Tableau 3 : secteur du Guadiana Menor. Rel. 1 : Salón ; 2 : Coleajes ; 3 : Rambla del Puente ; 4 : Palancares ; 5 et 6 : Punta Caidillia ; 7 : picos del Guadiana ; 9 : embalse Negratin, ; 10 : Tapuelas.

Tableau 4 : rel. 1 et 3 : Palancares ; 4 : Caidillia ; 5, 6, et 7 : picos del Guadiana.

Tableau 5 : tous proviennent du secteur de la Pena de Cambrón, sauf le 6 : Baúl.

Tableau 6 : 1 à 6 : El Moral ; 7 : route de Huescar (Sa de Moncayo) ; 8 : las Canadas de Castril ; 9 : Pena de Quesada ; 10 à 14 : la Sagra ; 15 : Maria ;
16 : Taibillia (Sierra).

Tableau 7 : 1 : Casorla ; 2, 3, 4 : la Iruela ; 5, 6, 7 : Valdiello (haut-Guadalquivir) ; 8 : Tiscar ; 9, 10 : Castril ; 11 : la Bolera ; 12 : Cerro de Vitar ; 13 : Tiscar ; 14, 15 : el Valle (Guadalquivir) ; 16 : C° de Carrasca ; 17 à 21 : rio Borosa ; 22 : Bujaraiza ; 23 : solana del Padillia ; 24 : Tranco de Beas ; 25, 26 : Arroyo de Maria ; 27 : Vilchetes (Mogona) ; 28 : Casa Fe Higuera.

- Tableau 8 : 1 : Estación Quesada ; 2 : Coleajes ; 3 : rambla del Puente ; 4 et 5 : Rambla de Cenagosa ; 6 : Est. Quesada ; 7 et 8 : au pied des Picos del Guadiana ; 9 : Eugenio Martinez.
- Tableau 9 : 1 à 6, 9, 10 , 13, 14, 18, 24, 25 : sierra de Sagra ; 7, 8, 11, 19 à 23 : sierra de Guillmona ; 15 à 17 : Hornos ; 26 : Cazorla ; 27, 28 : Santiago de la Espada.
- Tableau 10 : 1, 2, 3 : rio Borosa ; 3, 4, 5 : balcon de la sierra de Cazorla ; 6, 7, 8, : nacimiento de Fuente Tejo.
- Tableau 11 : 1, 2, 3 : rio Guardal ; 4, 5 : rio Castril ; 6, 7 : Cazorla ; 8 : la Bolera ; 9 ; rio Guardal ; 10, 11 : nacimiento del fuente de Tejo ; 12, 13, 14, : sierra del Vitar ; 15 : Tiscar ; 16, 17 : Tranco de Beas.

OUVRAGES CITÉS

- BARBERO M., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S. (1981). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenlogia*, 9 (3).
- BOLOS O. (1967). Comunidades vegetales de las comarcas promimas al litoral situadas entre los rios Llobregat y Segura. *Mem. R. Acad. Cien. y artes de Barcelona*, 38 (1).
- BOUCHER M. (1980). Végétation de la Sierra Sagra, Rapport de DEA, Marseille.
- BOUCHER C. (1982). Végétation des Sierras calcaires d'Andalousie orientale. Thèse de 3e cycle, 123 p. Marseille.
- BRAUN BLANQUET R. & BOLOS O. (1957). Les groupements végétaux du Bassin de l'Ebre et leur dynamisme. *Anal. Estac. Exper. Aula Dei*, 5 (1-4). 266 p. Zaragoza.
- FOUCAUD A. (1972). Géologie des sources du Guadalquivir. Thèse de doctorat, Paris.
- OZENDA P. (1980). Végétation des Alpes sud-occidentales. CNRS.
- QUEZEL P., BARBERO M., AKMAN Y (1978). Interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental.
- RIVAS-GODAY S. & coll. (1959). Contribucion al estudio de la clase *Quercetea ilicis* en Hispania. *An Inst. Bot. J. A. Cavanilles*, 17 (2) : 285-406.
- RIVAS-GODAY S. (1964). Vegetacion y florula de la cuenca extrema del Guadiana. *Public exma. diput. de Badajoz*, 1-777. Madrid.
- RIVAS-GODAY S. & coll. (1965). Aspectos de la vegetacion del Reino de Grenada. *Anal. real. Acad. Farm.* 31 : 345-400, Madrid.
- RIVAS-GODAY S. & RIVAS-MARTINEZ S. (1967). Matorrales y tomillares, compendio de la clase *Ononido-Rosmarinetea*. *Anal. Inst. Bot. A. J. Cavanilles*, XXV : 9-181.
- RIVAS-GODAY S. y RIVAS-MARTINEZ S. (1972). Vegetacion potencial de la Provincia de Granada. *Trab. dep. bot. f. veg.* 4 : 3-85, Madrid.
- RIVAS-GODAY y RIVAS-MARTINEZ S. (1976). Schéma syntaxinomique de la classe des *Quercetea ilicis* dans la Péninsule ibérique. Coll. int. CNRS, N° 235. *La flore du Bassin méditerranéen* : 431-445.
- RIVAS-MARTINEZ S. (1962). Estudio sistematico y ecologico de las *Rhamnaceae* espanolas. *Anal. Real. Acad. Farm.* 28 : 362-399.
- RIVAS-MARTINEZ S. (1964). Esquema de la vegetacion potencial y su correspondancia con los suelos en la España peninsular. *Anal. inst. bot. A. J. Cavanilles*,

22 : 124-128.

RIVAS-MARTINEZ S. (1974). La vegetacion de la clase *Quercetea ilicis* en Espana y Portugal. *Anal. inst. bot. Canavilles*, 31 (2) : 205-259.

RIVAS-MARTINES S. (1982). Définition et localisation des écosystèmes méditerranéens. Colloque de l'OTAN. *Oecologia mediterranea*, 7 : 275-288.

L'application de la méthode phytohistorique à une commune de moyenne montagne méditerranéenne : Beuil (Alpes maritimes). Ses principaux résultats.

L. LEVY[★]

RESUME - L'étude phytohistorique de la commune de Beuil est basée sur le cadastre (1868 et 1954), des documents historiques et phytoécologiques et des relevés floristiques (1981). L'exploitation de ces données nous conduit à constater un abandon des terres et des prés, l'extension des friches et le reboisement relatif de la commune. Les conditions écologiques d'une telle évolution sont très difficiles à déterminer vu le manque de précision des termes cadastraux.

SUMMARY - The Beuil's phytohistorical study is founded on cadastral surveys (1868 and 1954), historical and phytoecological records and floristical stands (1981). The datas' utilization leads us to express three inferences : 1-surrender of lands and meadows, 2-extension of waste lands, 3-relative reafforestation. Ecological conditions of such an evolution are very difficult to determine in view of the lack of precision of cadastral terms.

MOTS-CLES - Moyenne montagne, phytohistoire, cadastre, masses de cultures, phytoécologie, parcelle.

INTRODUCTION

Dès 1949, G.KUHNHOLTZ-LORDAT posa les bases de la cartographie parcellaire permettant l'analyse historique de la végétation ou phytohistoire. Travaillant principalement dans les garrigues montpelliéraines, il insista particulièrement sur la notion d'individualité parcellaire et sur la part du facteur humain dans l'élaboration du tapis végétal.

En 1961, J.-P.BARRY présenta une thèse sur le même thème et pour une région voisine : celle de Nîmes. Les résultats de ses travaux confirmèrent l'intérêt de la méthode qui permet une analyse fine de l'évolution de la végétation. Depuis , de nombreuses études ont été faites dans le Jura, les landes gasconnes, le Massif central, la Bourgogne et la Sologne.

L'outil de base est le parcellaire^{*} et son complément la matrice cadastrale. Le premier est divisé en parcelles numérotées, rassemblées sur des feuilles, en lieux-dits ou triages. Ces feuilles constituent des sections qui, une fois assemblées, selon un plan donné, permettent de reconstituer la commune. La matrice nous

^{*}ou ses suppléants les compoix qui ont des origines plus anciennes.

[★]Ecologie des Régions Arides, Université de Nice Parc Valrose 06034 Nice Cedex

renseigne sur la nature de la "culture", au sens large, la surface et le nom du propriétaire de la parcelle.

La méthode phytohistorique s'appuie également sur divers documents précisant la nature de la végétation en un lieu (parcelle, triage, canton ...) et à une époque déterminés. Ce sont les archives de l'O.N.F., des notaires, du département ... Grâce à cette analyse historique, nous pouvons établir une cartographie des stades successifs de la végétation et savoir quels en sont les termes, potentiels, de remplacement ou de dégradation, face à une pression anthropozoogène connue.

L'intérêt primordial de l'application de la méthode à Beuil vient de son caractère de commune de montagne. En effet, presque toutes les études phytohistoriques antérieures se rapportent à des plaines aux cultures diversifiées et possédant des documents fonciers abondants et précis. L'existence d'une économie résidentielle en pleine expansion et son appartenance à la zone périphérique du Parc National du Mercantour sont les autres raisons du choix de ce terrain d'étude.

SITUATION

- GEOGRAPHIQUE

La commune de Beuil est située dans le département des Alpes-Maritimes, dans l'arrière pays de Nice, à 70 kilomètres de cette métropole. Le village se trouve sur une butte dominant les gorges du Cians, et accueille la majorité des résidents de la commune (243 sur 313). Son territoire s'étend sur 7410 hectares, se trouvant pour moitié dans le Parc National du Mercantour.

- CLIMATIQUE

La valeur du quotient pluviométrique de Beuil ($Q_2 = 144,3$) nous permet de qualifier son climat de méditerranéen, froid et humide.

Les valeurs de m (- 6,1) et de T (+ 6,8) nous amènent à préciser notre classification et à ranger ce climat dans le type cryoméditerranéen (S.RIVAS-MARTINEZ, 1981) ou montagnard-méditerranéen (P. QUEZEL, 1979). Ces deux dénominations signifient en fait que Beuil appartient à la haute montagne méditerranéenne, et que l'absence de saison sèche sensu stricto paraît liée à l'existence de pluies de relief. Confirmant ce caractère, la carte climatique de la France au 1/250 000, feuille de Gap et la carte des climats méditerranéens du Sud de la France, tracée par E.BENEVENT(1936) et reprise par L. EMBERGER(1943), situent la dition dans une zone dite de transition - vers la continentalité- à tendance méditerranéenne.

METHODOLOGIE

Notre étude porte, exclusivement, sur les aspects phytodynamiques de l'histoire de beuil, et non sur l'évolution socio-économique de la commune et de ses

habitants. Nous avons choisi de travailler sur les parties sud de la commune (Section B, feuille 2 à Section I, feuille 3), car ce sont elles qui présentent les signes les plus évidents d'évolution de l'utilisation des terres. La partie nord, elle, est essentiellement occupée par des parcelles classées en " pâtures ", dénomination qui recouvre, parfois, des terrains de haute montagne, très peu enherbés et impropres à toute utilisation agricole.

1 - CARTOGRAPHIE PARCELLAIRE ET CANTONALE

Les cadastres de 1868 et 1954 nous fournissent les données nécessaires à l'établissement des cartes de masses de cultures, à partir des informations parcellaires. Le rapport forestier, de l'ancienne compagnie des Eaux et Forêts, nous apporte, pour la carte de 1868, canton par canton, des précisions sur la physionomie et le pourcentage respectif des espèces dominantes des forêts soumises.

- Les cartes des masses de cultures

Les feuilles du parcellaire sont, préalablement, ramenées à l'échelle du 1/10 000 à laquelle toutes les informations utiles sont lisibles. Ceci est fait, dans notre cas à l'aide d'un pantographe, sur papier calque, afin de permettre l'ajustement et l'assemblage final. Les limites parcellaires et sectorielles sont alors abandonnées pour réunir toutes les unités ayant le même type de " culture ".

Nous obtenons ainsi une carte, à l'échelle de la commune, où se distinguent les principaux types d'occupation du sol:

- terres labourables, sans préjuger de la culture,
- prés, arrosés ou non,
- friches, dans lesquelles se retrouvent garides et éboulis,
- pâturages,
- bois, sans précision d'essence ou d'aspect.

- Les documents historiques

Ce sont principalement :

- les archives départementales, fournissant des renseignements relatifs aux coupes vendues aux particuliers et indiquant la nature (essence, morphologie, âge) et le volume du bois ainsi attribué;
- les archives de l'O.N.F.* , nous permettant de compléter la carte des masses de cultures de 1868;
- les archives municipales de Beuil, donnant le tableau de la surface des masses des cultures sur un siècle.

2- CARTOGRAPHIE PHYTOECOLOGIQUE

Cinq cartes topographiques de l'I.G.N. nous en ont fourni le fond; des photos aériennes de 1978, nos relevés floristiques sur le terrain et diverses cartes de la végétation** , nous ont permis d'identifier les étages bioclimatiques

* - déjà citées page précédente.

** - Carte de la Végétation de la France, feuille de Nice (1/250 000) par P. OZENDA et Carte des Alpes du Sud, feuille de Castellane (1/100 000) par M. BARBERO, J. LEJOLY et L. POIRION.

et les séries de végétation.

RESULTATS

Nous avons distingué deux stades dans l'exploitation des résultats, chacun d'eux reposant sur l'observation directe des diverses cartes, afin de situer les différents types d'occupation des sols, et sur l'interprétation des variations des surfaces des masses des cultures du tableau.

1 - ETUDE GLOBALE

- En 1868 : Nous constatons l'absence totale de friches. Tous les terrains cultivables (terres ou prés) sont ensemencés, tout ce qui n'est pas cultures est pâturé ou exploité (bois). La commune vit véritablement de ses ressources propres. Il lui faut produire son blé, ses fruits et légumes, le bois de construction, le foin pour les animaux... Autour de chaque hameau se trouvent des terres labourées assurant la subsistance des habitants et leur permettant l'échange avec d'autres centres de produits agricoles au marché de Beuil, encore actif à cette époque.

- En 1954: Les terrains en friche prennent une place importante sur la carte des masses de cultures: ils occupent une surface supérieure à celle des terres et des prés réunis. Ils se trouvent assez loin du village (les premiers à environ 1,5km) occupent généralement, dans toute la commune, les bords des cours d'eau ou les sols peu fertiles, pentus ou difficiles d'accès. Les surfaces cultivées sont faibles et localisées autour de Beuil et des hameaux encore actifs (Les Bergians, Les Launes, Cougne ...) . Les prés observent à peu près la même répartition. Les bois et les pâtures sont prépondérants sur la commune avec une prédominance pour ces dernières.

- En 1981 : Il ne reste de cultures que les jardins potagers des villageois, quelques champs de pommes de terre, pour la consommation domestique, et des prés de fauche, pour la nourriture du bétail endogène.

Par contre l'extension des terrains boisés ou des friches colonisés par le Mélèze, autour des villages et des hameaux, est très sensible; ceci aux dépens, en premier lieu, des terres et des prés, en second lieu, des pâtures. Celles-ci gardent à peu près la même étendue bien que leur fréquentation soit moindre.

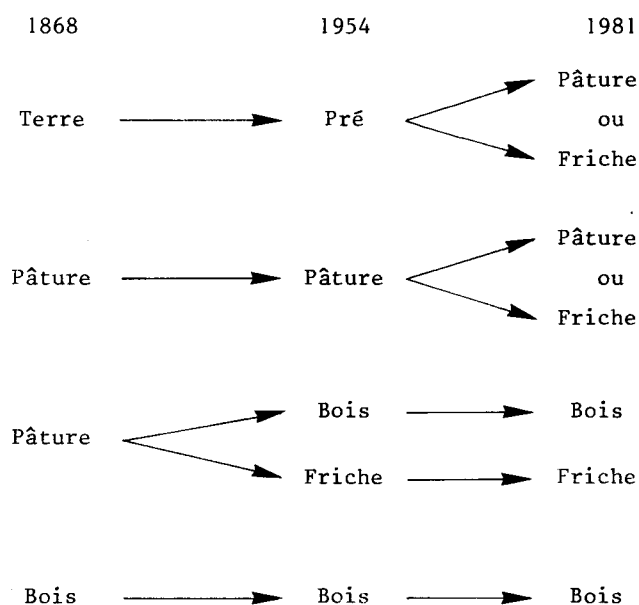
2- ETUDE COMPAREE

1868-1954 - : L'extension des terrains en friche se fait en premier lieu aux dépens des pâtures et dans une moindre mesure à ceux des bois; rarement ils remplacent des terres ou des prés. S'ils sont implantés relativement loin de Beuil, ils cernent tout de même les hameaux de moindre importance : ceci est particulièrement vrai pour les Traverses et La Lapierre. Les bois et les pâturages occupent à peu près la même place mais les premiers sont en progression sensible par rapport aux pâtures qui régressent. Les terres ont littéralement " fondu " et perdu leur prépondérance au profit généralement des prés. Les voies de communication se sont multipliées et agrandies.

1954-1981 : Il y a peu de différences entre ces deux cartes. Le processus d'abandon des terres cultivées et des prés s'est accentué concurremment avec l'exode rural. L'extension des surfaces boisées, liée au délaissement des cultures et aussi à une politique de reboisement menée par l'O.N.F. et la commune, se fait petit à petit en débutant par les abords du village où l'on voit encore les anciennes terrasses.

CONCLUSIONS

Nous pouvons distinguer plusieurs schémas d'évolution des terres agricoles à Beuil :



Ces dénominations : terre, pré, bois, pâture, friche sont très générales mais ne peuvent malheureusement pas être précisées. C'est là la critique et l'inconvénient majeur de l'application de la méthode phytohistorique à une commune de montagne.

De façon générale en région de montagne, et à Beuil en particulier, il existe un manque de précision regrettable dans la dénomination des terres (on ignore qu'elle en était la culture) et des bois (l'essence forestière n'étant jamais précisée). De plus, il n'y a pas une parfaite adéquation entre les termes du cadastre de 1868 et celui de 1954 et la vision contemporaine. Ces deux éléments font que le chercheur est obligé de se cantonner dans des généralités, et ne se risque à formuler des hypothèses sur la dynamique et l'évolution de la végétation qu'avec beaucoup de réticence.

Nous pouvons tout de même constater d'après cette étude phytohistorique l'abandon des terres et des prés ensemencés et la progression des friches, deux caractéristiques de l'évolution du terroir beuillois.

Beaucoup de ces friches sont colonisées par le Mélèze, le plus souvent, ou par le Pin sylvestre, ce qui aboutit au reboisement relatif de la commune. En résumé, trois faits, liés entre eux et procédant d'une même cause: l'exode rural,

apparaissent en conclusion à notre étude phytohistorique :

- abandon des terres et des prés,
- extension des friches,
- progression des bois.

Du point de vue phytosociologique, diverses associations végétales ont pris la place des cultures et des pâtures.

Certaines, comme les friches, les garides, et les pelouses, peuvent être qualifiées d'hybrides phytosociologiques. Ce sont, en majorité, des stades de transition vers une pineraie de pins sylvestres ou le bois de mélèzes. Leur installation est souvent postérieure à 1954.

D'autres associations, en particulier certains mélèzeins, ont colonisé d'anciennes terrasses. Ils appartiennent à deux types, définis par J. LEJOLY (1978), selon leur situation bioclimatique : Mélèzein à Pin sylvestre de caractère montagnard ou Mélèzein à *Trollius europaeus* à l'étage subalpin. Ils sont généralement antérieurs à 1954. Les conditions écologiques de telles transformations peuvent difficilement être précisées. En effet, les enquêtes cadastrales, dont nous avons déjà regretté le manque de précision, n'ont lieu qu'à un siècle de distance ! Vouloir en tirer des conclusions, autres que générales, nous paraît donc illusoire et même abusif.

Aussi devons-nous convenir que la méthode phytohistorique, dont l'utilité dans les plaines méditerranéenne ou solonchote n'est plus à prouver, car les documents cadastraux sont d'une grande précision et fiabilité, ne présente pas le même intérêt en région de montagne en général et à Beuil en particulier.

Cependant, nous considérons que si le cadastre n'est pas, dans le cadre de notre étude, un instrument de travail de premier plan, il reste un bon support d'études phytoécologiques et constitue pour l'aménageur une base de référence indispensable en indiquant les potentialités de chaque parcelle de son territoire.

BIBLIOGRAPHIE

- Anonyme (1860). Livre terrier de la commune de Beuil.
Arch. département. de Nice.
- BARBERO M., LEJOLY J., POIRION M. (1967). Feuille de Castellane au 1/100 000.
Carte écologique des Alpes du Sud. Doc. Cartogr. écol. XIX:45-64.
- BARRY J.-P. (1959). Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes.
Thèse Doct. d'Etat, Fac. Sci. Univ. Paris, n°4107 et Année Biol., 36, (7-12) : 310-550.
- EMBERGER L. (1945). Une classification biogéographique des climats.
Recueil trav. Lab. Bot. Zool. Géol., Fac. Sci. Univ. Montpellier, Bot., 7: 3-43.
- KUHNHOLTZ-LORDAT G. (1949a). L'ager, le saltus, la silva et le cadastre.
Bull. tech. Inform. Minist. Agric., 37: 55-58, 6 photos.
- KUHNHOLTZ-LORDAT G. (1949b). La cartographie parcellaire de la végétation (ses principes et ses applications).
E.N.A., Montpellier.

- LEJOLY J. (1975). Phytosociologie écologique en moyenne montagne méditerranéenne.
Groupes écologiques, associations stationnelles et séries de
végétation dans une séquence bioclimatique méditerranéo - alpine
de la région d' Entrevaux-Peyresq (Alpes-de-Haute-Provence)
Thèse Doct.ès Sci. , Univ. Libre de Bruxelles, 2 tomes, 594 p.
- LEVY L. (1983). Etude des rapports, passés et présents, entre communauté humaine et
communautés végétales sur un site du haut-pays niçois : la
commune de Beuil (Alpes-Maritimes).
Thèse Doct. 3^o cycle, Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 105p., 4 cartes.
- OFFICE NATIONAL DES FORETS (1887). Révision du régime forestier de la forêt communale
de Beuil.
54 p., 1 carte.
- OZENDA P. (1981). La végétation des Alpes sud-occidentales.
*Notice détaillée des feuilles 60-Gap, 61-Larche, 67-Digne,
68-Nice, 75-Antibes, C.N.R.S.*
- RIVAS MARTINEZ S. (1981) . Les étages bioclimatiques de la végétation de la péninsule
ibérique.
Actes III Congr. Optima, Ann. Jard. bot. Madrid, 37 (2): 251-268.

	1871	1914	1954	1963	1974	1980	1983
TERRES	548 ha	521 ha	167 ha	159 ha	159 ha	152 ha	496 ha
PRES	255 ha	258 ha	425 ha	416 ha	413 ha	409 ha	
PATURES	5547 ha	5714 ha	4226 ha	4287 ha	4287 ha	4165 ha	4283 ha
FRICHES			719 ha	719 ha	719 ha	700 ha	756 ha
BOIS	1062 ha	905 ha	1812 ha	1813 ha	1812 ha	1764 ha	1815 ha

TABLEAU DE LA SURFACE DES MASSES DE CULTURES
(archives municipales de Beuil)

LEGENDE DES CARTES DES MASSES DES CULTURES (1868-1954)



Terres cultivées

Prés, arrosés
ou non

Friches

- P Pâturages
 Q₂ Fruticée à Buis et à Genêt cendré
 B Bois, sans précision d'essence

FORETS SOUMISES EN 1897

BS	Pins sylvestres		
BM	Mélèzes		
1	Mélèzes 0,9 Pins 0,1	10	Mélèzes 0,3 Pins 0,6 Epiceas 0,1
2	Mélèzes 0,8 Pins 0,2	11	Mélèzes 0,3 Epiceas 0,6 Sapins 0,1
3	Mélèzes 0,7 Pins 0,3	12	Mélèzes et Epiceas 0,3 Sapins 0,7
4	Mélèzes 0,6 Pins 0,4	13	Mélèzes 0,2 Pins 0,8
5	Mélèzes 0,4 Pins 0,6	14	Mélèzes 0,1 Pins 0,9
6	Mélèzes 0,4 Pins 0,4 Epiceas 0,2	15	Mélèzes 0,1 Pins 0,4 Epiceas 0,2 Sapins 0,3
7	Mélèzes 0,3 Pins 0,7	16	Pins 0,6 Epiceas 0,4
8	Mélèzes 0,3 Epiceas 0,4 Sapins 0,3	Md	Mélèzes épars
9	Mélèzes 0,3 Epiceas 0,3 Sapins 0,4	Sd	Pins sylvestres épars
		Ed	Epiceas épars ; Ad Sapins épars

Ces deux cartes, dont les originaux au 1/20 000 se trouvent dans la thèse de L. LEVY, sont réalisées d'après des documents cadastraux:matrice et parcellaire. Ceux-ci sont complétés et éclairés :

- pour la carte de 1954 par des photos aériennes (noir et blanc) qui permettent de préciser les limites des peuplements végétaux de l'époque, sans présumer toutefois de leur composition.

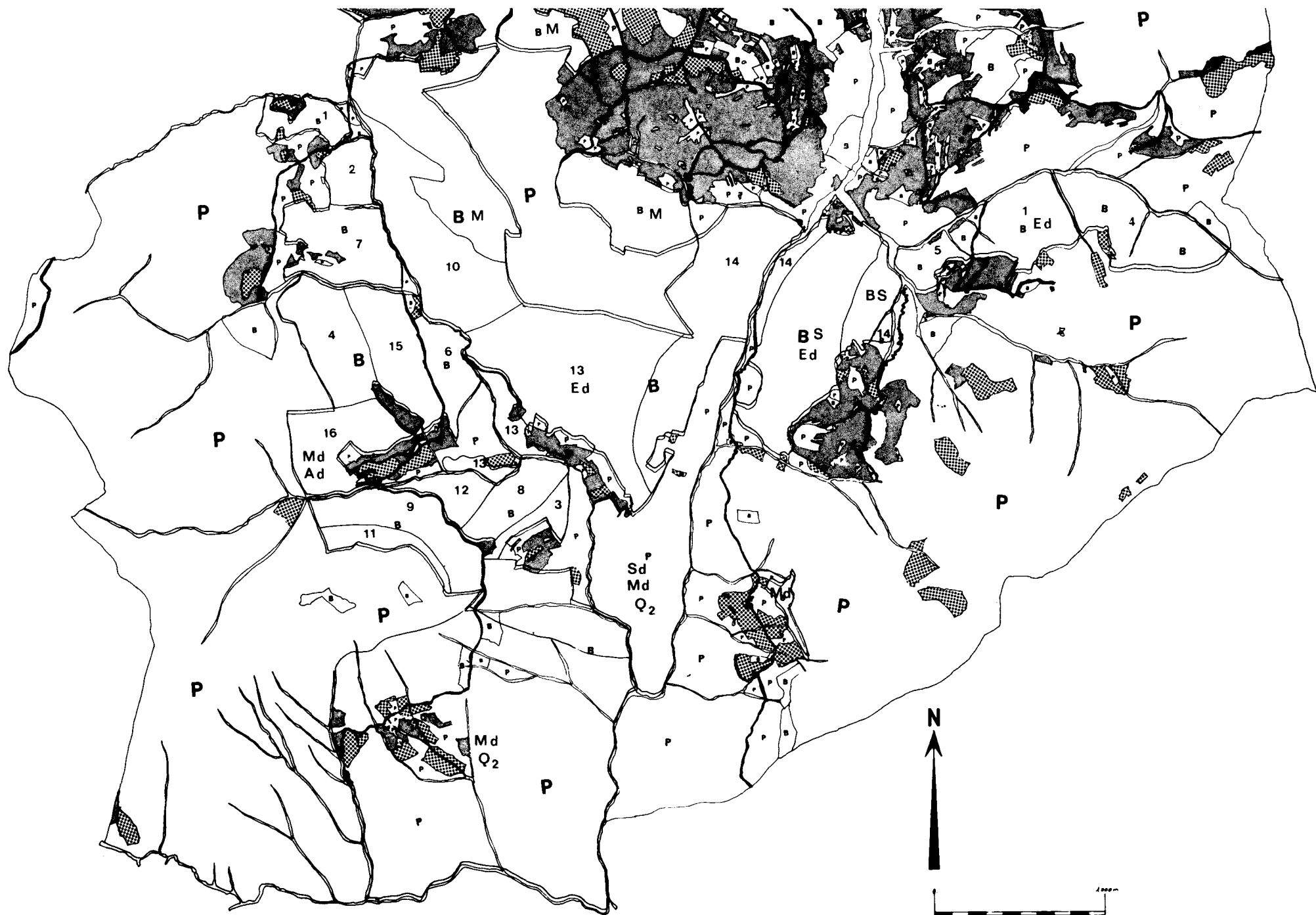
- pour la carte de 1868 par un inventaire forestier communal des Eaux et Forêts assorti d'une carte des forêts "soumises" - soumises à la gestion de l'Etat - précisant notamment les pourcentages relatifs des essences dominantes.

La corrélation des deux cartes, forestière et masses des cultures, présentée ici, nous apporte des indications précieuses sur l'aspect des forêts de l'époque.

De plus, elle nous a permis au cours d'une analyse ultérieure de la végétation, à la fois écologique et phytosociologique, d'émettre des hypothèses concernant la dynamique de certains peuplements arborés.



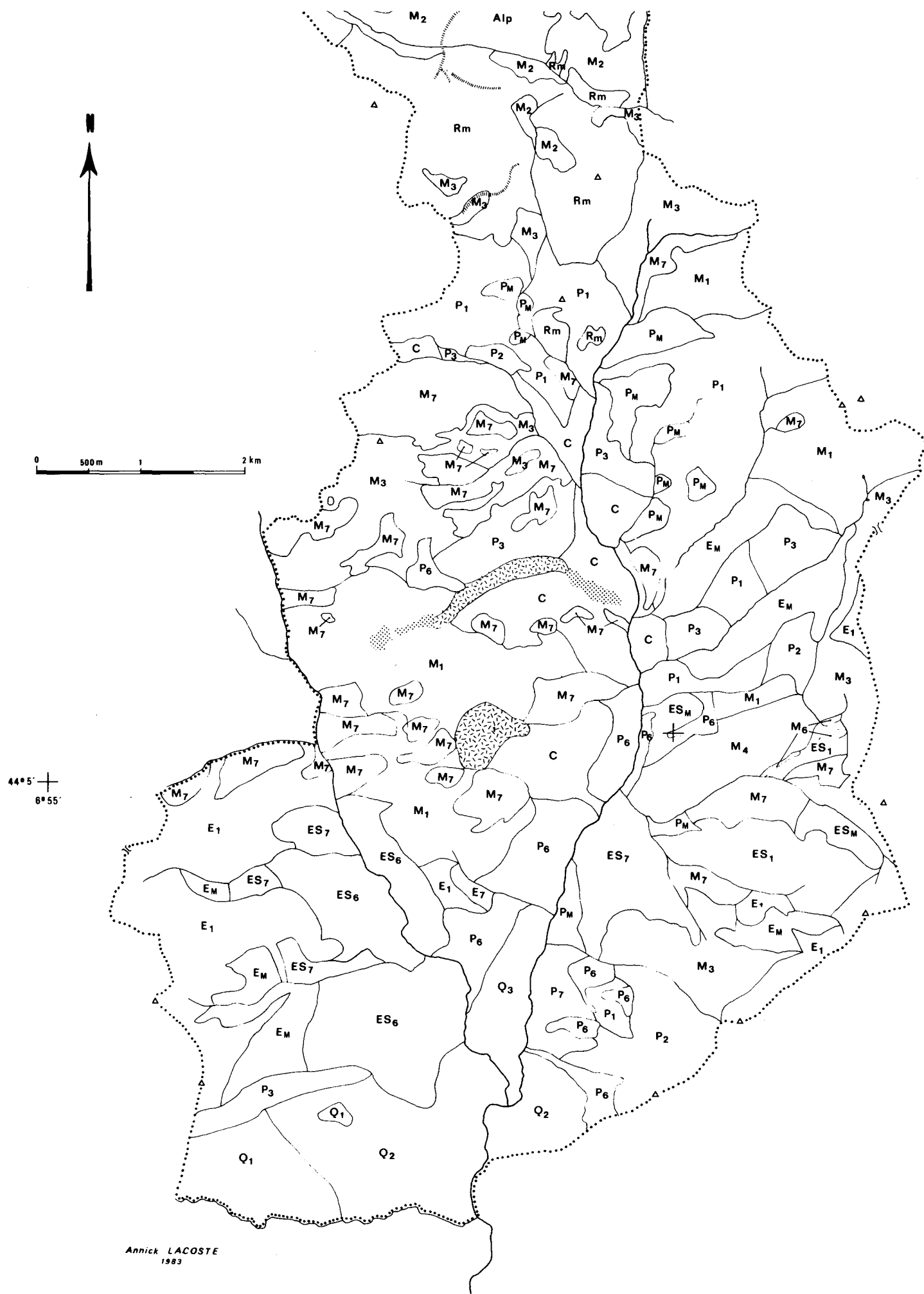
BEUIL
MASSES DES CULTURES
(1868 - PARTIE SUD)





BEUIL
MASSES DES CULTURES
(1954 - PARTIE SUD)

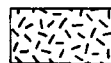




LEGENDE DE LA CARTE PHYTOSOCIOLOGIQUE



Agglomération

Agglomération
diffuse

C Cultures

ETAGE SUPRA-MEDITERRANEEN

Série occidentale du Chêne pubescent

- Q₁ Pelouse à *Anthyllis montana*, *Ononis*, *Ononis pusilla*
 Q₂ Fruticée à Buis, Genêt cendré, Lavande officinale
 Q₃ Faciès à Pin sylvestre

ETAGE MONTAGNARD-MEDITERRANEEN

Série mésophile du Pin sylvestre

- P₁ Pelouse xérophile à *Astragalus semmervirens*, *Ononis cristata*,
Avenochloa sempervirens
 P₂ Pelouse mésophile à *Anthoxanthum villosum*
 P₃ Fruticée à *Lavandula vera*
 P₆ Bois de Pin sylvestre à *Epipactis atrorubens*, *Ononis cristata*
 P₇ Bois de Pin sylvestre à Pyrole
 P_M Faciès à Mélèze
 C'est le groupement arborescent qui est représenté sur la dition :
 Mélézein à *Ranunculus breyninus*, *Primula officinalis*, *Arabis pauciflora*

Série de la Pessière-Sapinière

- ES₁ Pelouse mésophile à *Trisetum flavescens*, *Polygonatum bistorta*
 ES₆ Bois de Sapin à *Melampyrum nemorosum*
 ES₇ Bois d'Epicea
 ES_M Faciès à Mélèze : régénération du Sapin et de l'Epicea dans le
 Mélézein

ETAGE ORO-MEDITERRANEEN

Série de l'Epicea

- E₁ Pelouse mésophile à *Trisetum flavescens*, *Phleum alpinum*
 E₇ Pessière à *Vaccinium*, *Listera cordata*
 E_M Faciès à Mélèze : Mélézeins gagnés sur d'anciennes pessières

Série du Cembro et du Mélèze

- M₁ Pelouse à *Festuca violacea*
 M₂ Pelouse à *Dryas octopetala*, *Antennaria dioica*
 M₃ Pelouse initiale à *Sesleria caerulea* ou *Trisetum flavescens*
 et *Anthoxanthum villosum*
 M₄ Fruticée à *Juniperus communis*, *Amelanchier ovclis*
 M₇ Bois de Mélèze à *Trollius europaeus*
 R_m Eboulis et falaises à *Berardia subacaulis*, *Crepis pygmae*,
Iberis saxatilis

ETAGE ALTI-MEDITERRANEEN

- Alp Groupements alpins : pelouses et éboulis à *Viola cenisia*, *Thlaspi*
rotundifolium ssp. *limosellifolium*, *Campanula cenisia*

Analyse d'ouvrage

Clément JACQUIOT - ECOLOGIE APPLIQUEE A LA SYLVICUTURE

Coll. "Ecologie fondamentale et appliquée", dirigée par R. Dajoz, Gauthier-Villars, 1984, 15,5 x 24, VI + 184 pages, broché, 195 FF, ISBN 2-04-015436-1.

La forêt continue de jouer un rôle essentiel dans la vie des hommes : elle lui apporte des produits indispensables, principalement le bois et les résines, assure la protection des sols, des cultures et de l'habitat, participe de façon non négligeable à une amélioration de l'hygiène et de la qualité de la vie. Or, la forêt naturelle est une biocénose extrêmement complexe. Son équilibre dépend de nombreux facteurs qu'il faut connaître pour l'exploiter tout en la protégeant et en évitant sa destruction. C'est précisément cette étude écologique qui est abordée dans ce livre.

Clément Jacquot étudie tout d'abord les différents phénomènes physiologiques et écologiques intervenant dans la vie de plusieurs climax forestiers : nutrition minérale et carbonée, influence du climat et de l'éclairement, rôle de la flore et de la faune. Il insiste ensuite sur les différents procédés d'utilisation de la forêt par l'homme. Les différents régimes de forêts sont décrits avec leur mode d'utilisation et les opérations culturales auxquelles on peut se livrer pour chaque type de plantation, sans risque de destruction.

Enfin, un chapitre très important concerne les aspects écologiques des mesures de défense et de protection de la forêt contre ses principaux agresseurs : incendie, pollution, attaques climatologiques, parasitisme, etc... actions inconsidérées de l'homme.

Dans ce livre, qui est illustré de nombreuses photos en noir et couleurs, Clément Jacquot, grâce à sa grande expérience de forestier, apporte ainsi à tous ceux qu'intéressent sérieusement les problèmes de la forêt - ingénieurs, techniciens forestiers, sylviculteurs, aménageurs - les moyens de mieux la connaître pour mieux l'exploiter et en profiter.

Sommaire :

Introduction - I. Phénomènes physiologiques et écologiques fondamentaux intervenant dans la vie d'un écosystème naturel. Exemples de climax forestiers. La nutrition des végétaux forestiers. II. Procédés d'utilisation de la forêt par l'homme. Les utilisations destructrices et conservatrices. Aspects écologiques des mesures de défense et de protection des forêts. Génétique forestière et écologie. Bibliographie. Index.

Résumés de thèses

Dendroclimatologie et écologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le sud-est de la France par Lucien TESSIER

Thèse de Doctorat ès Sciences, Université AIX-MARSEILLE III. Mars 1984, 275 pages

Jury : Mrs J. GUIOT, M. HUGUES, P. LEGRIS, A. PONS, P. QUEZEL, Mme F. SERRE-BACHET, Mr R. TOMASSONE.

La thèse de M. L. TESSIER s'inscrit dans la remise en question, motivée par l'observation du dynamisme forestier actuel et les données de la paléoécologie, du rôle et de la signification de certaines espèces arborescentes dans la région méditerranéenne française. Les méthodes de la dendroclimatologie employée en la circonstance dans une optique écologique sont utilisées pour rechercher d'une part les causes du potentiel d'omniprésence de *Quercus pubescens*, d'autre part les causes de la grande capacité d'intervention dans le temps comme dans l'espace et la gamme des conditions climatiques actuelles de *Pinus silvestris*.

Quarante cinq populations au total, dix-huit de *Quercus pubescens* et vingt-sept de *Pinus silvestris*, réparties du sud au nord depuis les massifs côtiers des environs de Marseille jusqu'à la Drôme et les Baronnies sont analysées dans leur rapport avec le climat. La méthode utilisée, nouvelle en dendroclimatologie, repose sur la "modélisation" de la croissance en épaisseur de chacune des séries de cernes analysées. Elle permet une bonne approche du signal climatique annuel effectivement enregistré par l'arbre en le séparant des bruits de fond que constituent par exemple l'autocorrélation des cernes ou l'influence des conditions de croissance des années antérieures. Trois fonctions de réponse d'une population au climat représenté par les précipitations et les températures des douze mois d'octobre n-1 à septembre n sont calculées, la séquence moyenne des cernes d'une population donnée étant successivement confrontée aux couples précipitations et températures minimales, précipitations et températures maximales, précipitations et températures moyennes. Sont ainsi précisés les paramètres climatiques mensuels efficaces sur la croissance en diamètre du tronc des arbres et le sens de leur intervention.

La comparaison directe et par des analyses en composantes principales des quelques 135 fonctions de réponse obtenues souligne le rôle respectif de l'identité génétique du taxon et du biotope dans l'expression des relations climat-cerne. Il apparaît que le comportement vis à vis du déficit hydrique, surtout estival, joue un rôle majeur pour les deux espèces. C'est parce qu'il se soustrait aux conditions les plus défavorables que *Pinus silvestris* constitue soit des peuplements transitoires relayés d'ailleurs par *Quercus pubescens* soit, dans les cas extrêmes (sur marnes par exemple), des peuplements "durablement pionniers". *Quercus pubescens* quant à lui, doit à sa capacité de moduler sa croissance en fonction des réserves hydriques de pouvoir s'installer sur presque tous les milieux ; sa grande souplesse d'adaptation apparaît de plus liée à l'expression diversifiée d'un large pool génétique.

F. SERRE-BACHET

Carte phytocéologique de la commune de Vidauban (Var) par Jacqueline GALANCAU

Thèse de Troisième cycle en Ecologie, Université AIX-MARSEILLE III, 145 pages, annexe cartographique.

Jury : Mrs M. BARBERO, J.P. BARRY, R. LOISEL, P. QUEZEL (Président).

Mots clés : Provence, Vidauban, Histoire, Végétation, Phytocéologie, Dynamique, Pression anthropique.

Ce mémoire tend à préciser la relation existant entre le tapis végétal actuel et la végétation passée analysée en faisant appel aux cadastres et aux documents d'archives.

La description de la végétation actuelle de la commune fait appel aux techniques phytosociologiques (336 relevés, 18 tableaux phytosociologiques). Les différentes associations reconnues sont resituées dans le contexte dynamique de la végétation du sud-est méditerranéen français et débouchent sur la cartographie des séquences majeures de végétation.

L'analyse du passé du tapis végétal s'appuie sur diverses données cadastrales (1684, 1791, 1834) et des documents d'archives.

Cette approche historique permet de préciser la variation dans le temps de l'action humaine ; la confrontation de l'état actuel et des états passés du couvert végétal ont permis d'apprécier l'importance de la pression anthropique sur la répartition et la dynamique de la végétation.

Roger LOISEL

Réflexions sur l'aménagement des forêts du massif de Zelagh (Oranie) par Mohamed Saïd BACHTARZI.

Thèse de Docteur Ingénieur en Ecologie (Option Ecologie appliquée), Université AIX-MARSEILLE III, 163 pages.

Jury : Mrs G. AUBERT, M. BARBERO, B. CHEVALIER, R. LOISEL, P. QUEZEL (Président),
A. SCHOENENBERGER.

L'objectif de ce mémoire est de souligner tout l'intérêt qu'offre une approche écologique, même relativement simple, du milieu forestier en vue de son aménagement.

Après une présentation rapide de la zone (avec une étude des principaux types de sols observés), l'auteur met l'accent sur la diversité écologique et, en particulier, la diversité des niveaux de pression humaine suivant les forêts constitutives du massif de Zelagh (agriculture, élevage, coupe, incendies, etc...). Une description simple mais significative de la végétation souligne l'intérêt que peut présenter pour les gestionnaires de la forêt, la connaissance de quelques bio-indicateurs.

La confrontation des potentialités actuelles des forêts (avec notamment des expériences de semis direct de Chêne vert et de Pin d'Alep) aux pressions qui s'y exercent conduit l'auteur à une étude critique du plan d'aménagement préalablement prévu pour ce massif forestier et à faire des propositions d'aménagement pour l'une des forêts du Zelagh.

Roger LOISEL

PARUS :

ECOLOGIA MEDITERRANEA — TOME I - 1975 paru 1976
TOME II - 1976 paru 1977
TOME III - 1977 paru 1978
TOME IV - 1978 paru 1979
TOME V - 1979 paru 1980
TOME VI - 1980 paru 1981
TOME VII - paru 1981
TOME VIII - 4 fascicules parus 1982
TOME IX - 4 fascicules parus 1983

Tous les tomes sont diffusés par le secrétaire général

G. BONIN
Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne
Faculté des Sciences de Saint-Jérôme
Rue Henri Poincaré
13397 MARSEILLE Cedex 4

TOUS DROITS DE TRADUCTION, D'ADAPTATION ET DE REPRODUCTION PAR TOUS PROCÉDES
RESERVES POUR TOUS PAYS.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les articles proposés doivent être renvoyés, dactylographiés, au Secrétariat général de la Revue. Ils seront soumis à l'un des membres du comité de lecture ou du comité de rédaction avant confirmation de leur acceptation.

Ils devront être dactylographiés alors, pour le tirage offset, suivant les normes de la Revue. Celles-ci seront précisées aux auteurs par le Secrétariat lors de la confirmation de l'acceptation du manuscrit.

Tous les schémas et graphiques devront être réduits au format 21 x 29,7. Dans le cas contraire, cette réduction sera faite aux frais des auteurs. Les articles ne pourront dépasser 25 pages dactylographiées.

Les abonnés peuvent publier dans *Ecologia Mediterranea* des travaux originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie générale terrestre et limnique en région méditerranéenne et à l'écologie appliquée. Ceux-ci peuvent être publiés en langue française de préférence mais aussi en langue anglaise, italienne ou espagnole. La présence du titre en langue anglaise et du résumé en langue anglaise ou espagnole est indispensable.

T A R I F

Tomes I, II, VII (2)	50 F
Tomes III, IV, V, VI, VII (1), VIII (3) (4)	70 F
Tome VIII (1/2)	120 F

<u>Participation au frais d'expédition</u> : France :	10 F
Etranger	30 F

Achats groupés (trois volumes et plus) : Remise de 30 %

Collection ECOLOGIA (Tomes I à VIII inclus) . . . 350 F

Abonnement pour 1984 (fascicules 1, 2, 3, 4) (frais d'expédition inclus) :

France : 250 F

Etranger : 300 F

Toutes les commandes doivent être faites auprès du Secrétariat de la Revue accompagnées du paiement par chèque ou mandat, libellé au nom de :

Régisseur d'Avances de l'Université AIX-MARSEILLE III Centre St-Jérôme, CCP n° 9404. 68 M MARSEILLE

SOMMAIRE

LEGIER P. — Importance de la dérive dans la mise en place des communautés d’invertébrés dans les cours d’eau temporaires de la Provence calcaire.	3
BERTAZZON J. P. — Etude d’un écosystème lacustre en région méditerranéenne : l’étang d’Entressen (B.d. R., France). I. Hydrologie, hydrochimie.	45
BERTAZZON J. P., CAZAUBON A. — Etude d’un écosystème lacustre en région méditerranéenne : l’étang d’Entressen (B.d. R., France). II. Les Algues	67
BOUZIDI A., LEGIER P., CAZAUBON A. — Les cours d’eau temporaires du massif des Maures : Hydrologie, hydrochimie, communautés algales et animales.	93
CANCELA DA FONSECA J., GHABOUR S. I., HUSSEIN A.K.M. — Characterization of soil mesofauna in a xero-mediterranean ecosystem after a 3-year grazing management.	121
PONT D., VAQUER A. — Quelques caractéristiques physico-chimiques de l’eau de submersion des rizières de Camargue (France) : rôle de la végétation immergée et émergée.	133
ROQUES A., RAIMBAULT J. P., GOUSSARD F. — La colonisation des cônes et galbules des genévriers méditerranéens par les insectes et acariens et son influence sur les possibilités de régénération naturelle de ces essences.	147
CHABERT A., LEPETIT J., LOISEL R., MATHERON R., TAGGER S. — Dégradation biologique de la litière de chêne vert dans deux forêts de la région provençale (Var, France).	171
HEBRARD J. P. — Contribution à l’étude du peuplement bryophytique des pinèdes de Pin d’Alep sur substrat calcaire dans les Bouches-du-Rhône et le Var sud-occidental	183
BARBERO M., MIGLIORETTI F. — Etude comparée de la densité des peuplements de Chêne vert en relation avec leur composition floristique : application à la forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var).	205
LOISEL R., VIGNES P. — Les cycles de floraison des syntaxons du Sud-Est méditerranéen français : approches statistique et modélisée. II. Caractérisation des formations végétales et des syntaxons s’y rapportant.	231
DE BELAIR G., CHESSEL D., BENCHEIKH-LEHOCINE M. — Structure spatiale et statut dynamique dans une communauté végétale : cas d’une cocciféraie dunaire (Annaba, Algérie).	261
BOUCHER C. — Contribution à l’étude de la végétation climacique et paraclimacique de l’Andalousie (Espagne).	271
LEVY L. — L’application de la méthode phytohistorique à une commune de moyenne montagne méditerranéenne : Beuil (Alpes maritimes). Ses principaux résultats.	305
Analyse d’ouvrage	321
Résumés de thèses	322