

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

# ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XII 1986

Fascicule 3/4

**Directeur de la publication :**

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

**Secrétariat général :**

G. BONIN, Professeur 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

- AKMAN, Y. Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu. ANKARA TURQUIE  
BOURLIERE, F. Faculté de Médecine, rue des St-Pères, 75006 PARIS.  
BOUVAREL, P. Centre national de recherches forestières. INRA. Champenoux, 54280 SEICHAMPS.  
COSTA, M. Facultad de Farmacia. Dept de Botanica-Av. Blasco Ibanez-46010 VALENCIA ESPAGNE  
DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, C. Laboratoire d'Ecologie Générale, Museum National d'Histoire Naturelle, Avenue du Petit Château, 91800 BRUNOY.  
DI CASTRI. C. N. R. S. Centre Louis Emberger Route de Mende B P 5010-34033 MONTPELLIER CEDEX.  
DRACH, P. Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER.  
DU MERLE, P. INRA Station de Zoologie forestière Av. Vivaldi 84000 AVIGNON FRANCE.  
GHABBOUR, S. Dept. Natural resources. Inst. African Res. & Stud. CAIRO UNIVERSITY GIZA EGYPT.  
GUINOCHET, M. Laboratoire de Biologie Végétale, Université PARIS XI, 91006 ORSAY.  
HOLLANDE, A. Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Boulevard Raspail, 75006 PARIS.  
JOLY, P. Faculté des Sciences, 67000 STRASBOURG.  
LAMOTTE, M. Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, rue d'Ulm, 75005 PARIS.  
LEMEE, G. Laboratoire d'Ecologie Université PARIS XI, 91000 ORSAY.  
LOISEL, R. Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Faculté St-Jérôme 13397 MARSEILLE CEDEX 13.  
LONG, G. CNRS-CEPE. Ecothèque méditerranéenne. Route de Mende BP 5051 34033 MONTPELLIER CEDEX.  
LOSSAINT, P. CNRS CEPE Louis Emberger, B. P. 5051, 34033 MONTPELLIER.  
MARGARIS, N. S. Laboratory of Ecology-Faculty of Physics and Mathematics-THESSALONIKI GRECE.  
OECHEL, W. Systems ecology research group-College of Sciences-San Diego State University SAN DIEGO ca. 92182 U. S. A.  
OZENDA, P. Laboratoire de Botanique, Université de Grenoble, 38000 SAINT-MARTIN-D'HERES.  
PONS, A. Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie Faculté St Jérôme. 13397 MARSEILLE CEDEX 13. FRANCE.  
RIOUX, J.-A. Laboratoire d'Ecologie Médicale, Faculté de Médecine, rue Auguste-Broussonet, 34000 MONTPELLIER.  
TAYLOR, H. C. Botanical Research Unit- P O Box 471 - 76000 STELLENBOSCH-REPUBLIC OF SOUTH AFRICA.  
VAN CAMPO. Palynologie Faculté des Sciences, 34000 MONTPELLIER.  
VAN DER MAAREL, E. Växthnologiska Institutionen Box 559, S-751 22 UPPSALA 1 - Sweden.

---

Les propositions de publication d'articles peuvent être adressées au Secrétaire Général :

G. BONIN, Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne,  
Faculté des Sciences de St-Jérôme, - Rue H. Poincaré  
13397 MARSEILLE Cedex 13

# ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique

**Sobre un metodo de construccion de comunidades corologicas en zoogeografia, basado en datos cualitativos de las areas de las especies.**

**M. POLLS\***

*RESUME - Un procédé à moyenne échelle zoogéographique, basé sur l'élaboration des affinités chorologiques entre les espèces est proposé. Cette méthode tient compte seulement du caractère qualitatif de présence/absence des espèces dans chaque station étudiée. Elle nous paraît très indiquée dans les cas où la récolte d'échantillons n'a pu être systématique, mais néanmoins suffisante pour connaître les aires de répartition des espèces.*

*L'information est élaborée comme suit :*

*1 - Après constitution d'une matrice de présence des espèces dans un maillage géographique, on utilise l'indice de Jaccard pour calculer les affinités entre espèces deux à deux. L'ordonnement ultérieur de cette matrice dépendra de la valeur minimale de l'indice exigée pour qu'une espèce puisse faire partie d'une association ; les associations apparaissent donc justement comme résultat du classement de la matrice.*

*2 - On établira ensuite la distribution des associations dans le maillage de la région étudiée, avec un critère qui fixe le pourcentage des espèces qui, appartenant à une association donnée, doivent être présentes dans une maille pour donner à celle-ci la présence de l'association.*

*3 - Dès lors on peut construire une nouvelle matrice où les valeurs calculées de l'indice de Jaccard, exprimant l'affinité entre les mailles géographiques, permettront de regrouper celles-ci pour obtenir des zones du paysage.*

*La distribution des zones sur la carte de la région étudiée, accompagnée de la cartographie bioclimatique qui les concerne et qui nous a été accessible, nous permettent de caractériser les modèles paysagés finalement constitués. Par une simple méthode numérique on arrive à faire correspondre les zones géographiques avec les associations d'espèces qui les caractérisent précisément.*

*L'Herpétofaune du Haut Ampurdan (Pyrénées méditerranéennes, Espagne) sert d'exemple pour illustrer cette méthode. Les Amphibiens et Reptiles constituent, en raison de leur faible pouvoir de déplacement, un groupe animal convenant bien à ce type d'étude, où la description synthétique du paysage serait le but primordial.*

*SUMMARY - A middle scale zoogeographical procedure, based on the chorological affinities between the species, is proposed. This method only takes into account the qualitative data of the presence/absence of the species in each sampling station. This methodology is suggested for naturalist field-studies in the temperate zone, where the data have not been collected in a systematic manner, and whenever the ranges of the species are sufficiently well known.*

*The information is elaborated as follows :*

*1 - After constitution of a matrix for the presence of the species in the geographic reticules, the Jaccard index is used to calculate affinities between each couple of species. The ordination of the matrix is fonction of the index value needed to include the species in these associations which finally appear at the end of the process.*

*2 - As it is uncommon that all the species composing one association live together, for distributing the association it is necessary to define a given percentage of species -from each association- present in each sampled reticule.*

*3 - Therefore a new matrix including species associations and geographical reticules may be elaborated, and after the use of the Jaccard index between the reticules, their zoological affinity allows to constitute landscape's patterns.*

*Landscape's patterns and zoological associations are easily put in relation using a numerical method of correspondences, and the bioclimatic data of the areas finally defined would characterize the biogeographical trends of the species associations.*

*An example taken from the Herpetofauna of the Alto Ampurdán (Mediterranean Pyrenees, Spain) is given to illustrate the method. In fact, due to their relative short displacements, Amphibian and Reptiles constitute an appropriate group for zoogeographical research.*

*MOTS CLES : Zoogéographie, Herpétofaune, Associations d'espèces, Modèles de paysages, Pyrénées méditerranéennes.*

★

Dr Manuel POLLS - Laboratoire des Reptiles et Amphibiens M.H.N.P. 25, rue Cuvier 75000 PARIS

## INTRODUCCIÓN

La estructura ecológica de los sistemas naturales puede contemplarse fundamentalmente desde dos puntos de vista : el puramente descriptivo (del nicho espacial), y el funcional (del nicho ecológico) (MARGALEF, 1974). El primer tipo de estudios queda tipificado por los trabajos fitosociológicos derivados de la escuela de Zürich-Montpellier, que constituyen un ejemplo ya clásico en Botánica, dirigido fundamentalmente hacia la constitución de comunidades vegetales. Esta misma tarea resulta en Zoología mucho más ardua, e incluso discutible, sin duda y entre otros factores debido a la movilidad de los animales, que hacen del muestreo un proceso complicado y muy sensible al error. La intención del presente artículo es de analizar un método regional de asociación corológica de las especies animales, ya que pese a las dificultades es necesario estudiar las afinidades entre sus áreas de distribución.

Normalmente en la zona templada los estudios zoológicos de campo son realizados por naturalistas que trabajan alrededor de una zona que les resulta próxima y accesible, y en la mayoría de los casos con un tipo no sistematizado de recolecciones del material, durante periodos fraccionados pero de duración prolongada, y en espacios de extensión casi siempre comarcal. Si entre los objetivos de uno de estos estudios naturalistas figuran los anteriormente referidos de construcción de comunidades corológicas, basadas pues en las áreas de las especies (biogeografía, a mayor o menor escala), el zoólogo deberá inevitablemente someterse a la cuestión de cómo elaborar su propia información dispersa : Con o sin procesamiento estadístico de las citas, y si recoger a éstas cuantitativa o cualitativamente. Aquí avanzamos ya como no recomendable la inclusión entre nuestros propios datos de otros procedentes de recolecciones ajenas, pues sin duda incurriéramos en considerar como semejantes hábitos de muestreo probablemente muy distintos.

En algunas zonas con fuerte relieve y claras cinturas altitudinales de vegetación, o paisajes y bioclimas muy contrastados en un radio pequeño, se puede -favorecida entonces la delimitación de barreras en la corología de los grupos- intentar la construcción no procesada de comunidades, y así existen trabajos sobre invertebrados alpinos (por ejemplo SCHMÖLZER, 1953), y también en vertebrados ibéricos (OTERO *et al*, 1978, incluyen un ejemplo para la herpetofauna de Cazorla). Pero si lo que intentamos es dar una medida de las relaciones entre los grupos faunísticos, para con los parámetros ecológicos (bioclimáticos, paisajísticos) que a nivel macroscópico nos interesen, con evaluación de cifras -tantos por ciento en el ejemplo que ofreceremos-, fuera conveniente sistematizar un proceso para crear asociaciones de especies tipificadoras. Aceptado este interés, consideramos que sólo bajo una estricta metodología de muestreo debiera ser posible la aplicación de estadísticas cuantificadoras de las citas ; cuando no, y este es el tema que nos ocupará aquí, pensamos que es mejor optar por procesos cualitativos.

Intentos de regularización en la toma de muestras son abundantes en zoología, principalmente para el bentos marino, y en vertebrados de manera especial con las aves (para el área europea, muchos de ellos en la línea impulsada por Blondel), habiendo sido el tema de los invertebrados el material más frecuente en zona tropical para la designación de zoocenosis (LAMOTTE, 1946) y nomocenosis (DAGET *et al*, 1972), añadiéndose otros grupos faunísticos en zona templada para la asignación de zootonos (KÜNHILT, 1943). Se ha invertido asimismo mucho esfuerzo en el muestreo de micromamíferos, y algún que otro en peces continentales (ver DANSEREAU, 1945). Para los anfibios y reptiles hay una larga lista orientada principalmente en las escuelas americana de Pianka, y europea de Barbault. Como vemos se trata de una preocupación generalizada y a menudo difícilmente resuelta.

Aquí se tratará un método de construcción de comunidades que esté basado en muestreos del tipo no sistematizado, pero prolongados suficientemente para que el área de las especies nos resulte bien conocida ; en la elaboración del proceso se emplea sólo el criterio cualitativo de presencia o ausencia de cada especie en cada lugar. Se aporta un ejemplo ilustrativo, sobre la herpetofauna (anfibios y reptiles) del Alto Ampurdán (Pirineos mediterráneos, España), en nuestro caso estudiada (POLLS, 1982, 1985).

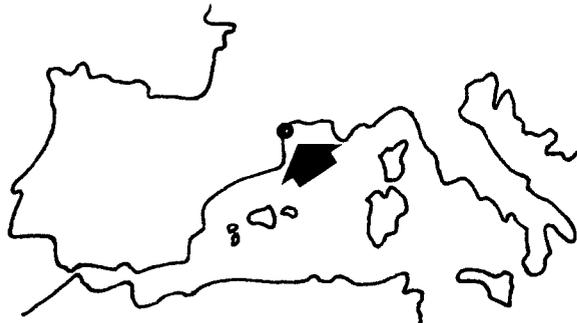


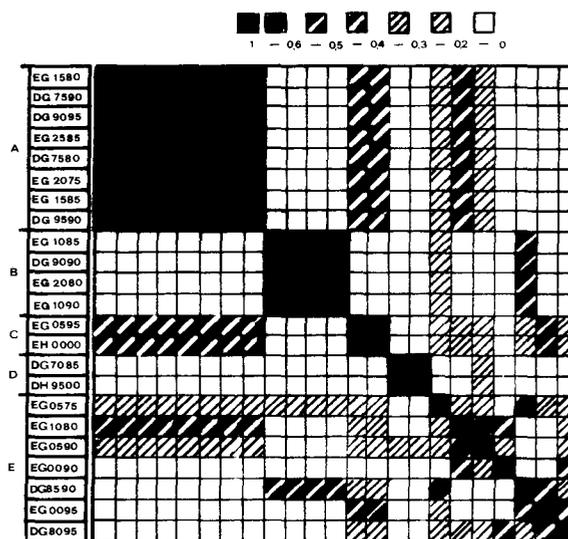
Fig.1.- Situación geográfica de la comarca del Alto Ampurdán por nosotros estudiada, en el Mediterráneo occidental.





Con la distribución de las asociaciones, bastará ahora constituir la matriz de afinidades entre los retículos, tras aplicación de nuevo del índice de Jaccard, cuyo valor mínimo que decidamos para incluir a los retículos en una misma zonación, continuará siendo aspecto crítico y discutible. Esta matriz, ordenada, ofrece ya las zonaciones (Fig. 3), y la distribución de las mismas sobre la carta comarcal puede variar mucho, efectivamente, según el valor que hayamos exigido para el índice de Jaccard (Fig. 4).

Fig.3.- Diagrama ordenado de afinidad entre los retículos geográficos U.T.M. 5x5 Km, según la distribución en ellos (Ver Tabla 2, y texto) de las asociaciones de especies, tras la aplicación del índice de Jaccard, cuyos valores quedan simbolizados. Aparecen cuatro zonaciones (A, B, C, D) bien definidas, y un grupo (E) de retículos (designación estandarizada para todos) sin asociar. El valor del índice que exigimos para asociar los retículos fue el máximo : 1,000.



Las características que sobre las zonaciones podamos extraer serán aquellas paisajísticas y climáticas que se posean cartografiadas en la zona donde trabajemos; sin embargo no todas las regiones presentan una intensidad de estudios suficientes al respecto. En nuestro modelo pudieron considerarse temperaturas, pluviometría, vegetación arbórea, tipos de suelo y roca (Fig. 5). La evolución histórica del paisaje es un problema prácticamente inaccesible, al menos en detalle, pero importante en muchos casos, y que debiera destacarse en una necesaria discusión.

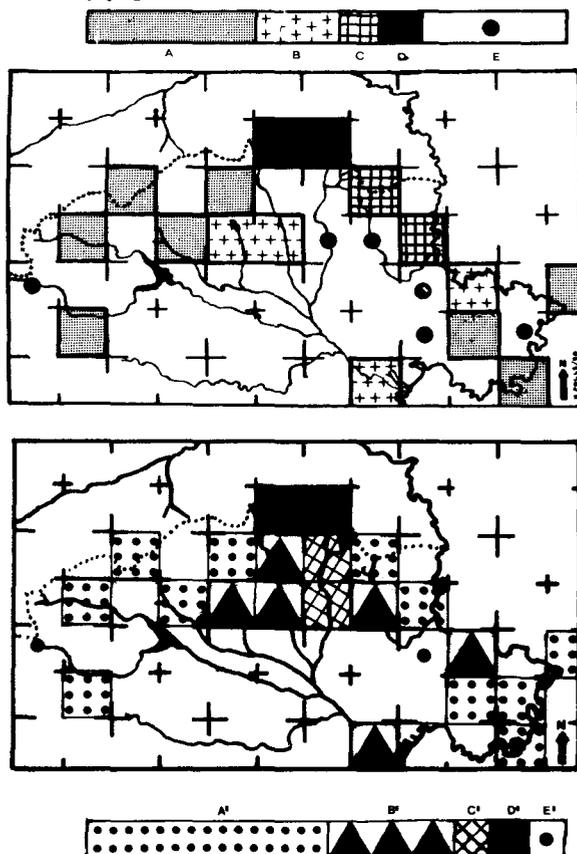


Fig.4.- Arriba, distribución de las zonaciones de retículos (A, B, C, D, E) constituidos según la Fig. 3, sobre la carta comarcal.

Abajo, otras zonaciones (A', B', C', D', E') y su distribución, en el caso de que el valor del índice de Jaccard exigido para asociar los retículos hubiese sido diferente, para este caso 0,500.

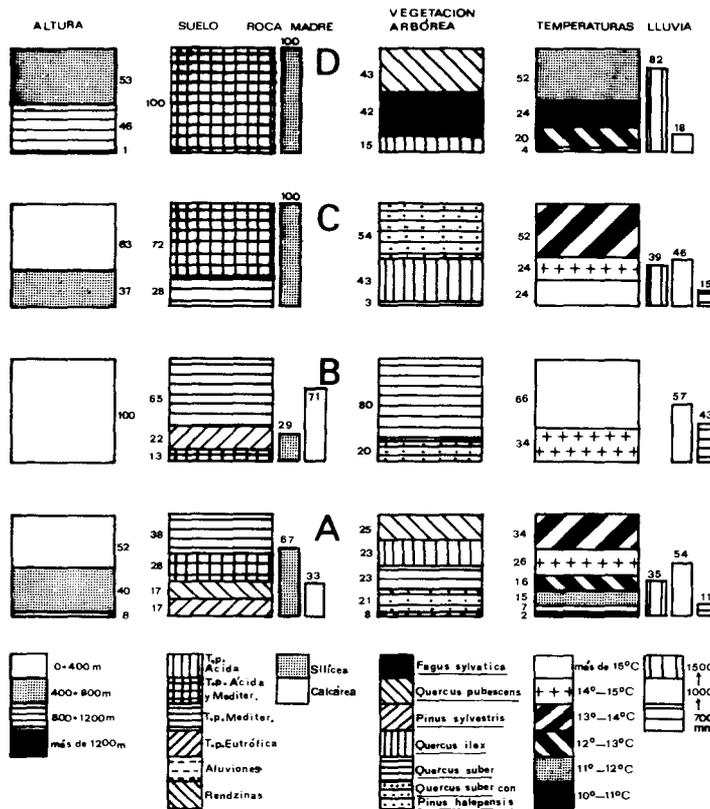
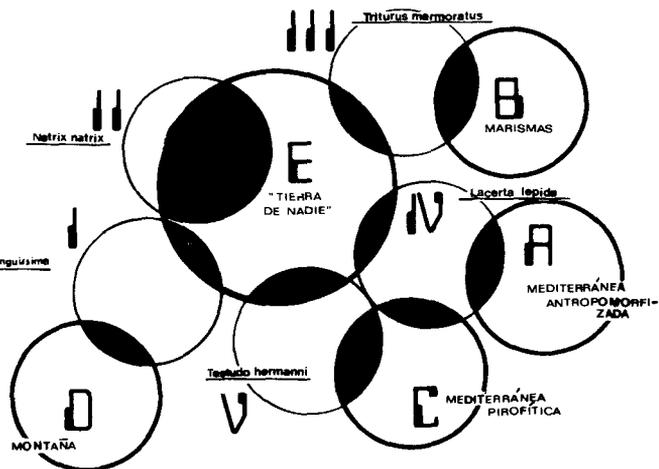


Fig. 5.- Caracterización paisajístico-ambiental de las zonaciones de retículos que escogimos (A, B, C, D, E).

3 - Correspondencia asociaciones-zonaciones

El objeto de nuestros resultados es ver cómo se corresponden los modelos paisajísticos sacados a la luz, con respecto a las asociaciones de especies que los definieron. Tratar sencillamente este aspecto puede hacerse considerando a las asociaciones y zonaciones, cada una por su lado, como subconjuntos de dos sistemas distintos (faunísticos y paisajísticos) que poseen sus propios elementos (especies y retículos geográficos, respectivamente), para establecer así conexiones entre dichos grupos según cálculos de porcentajes relativos de afinidad, que pueden tomarse dividiendo el número de llegadas desde cada asociación o zonación (en cada caso) por el total de aplicaciones que reciben (también cada una); gráficamente al final se superponen proporcionalmente a zonaciones y asociaciones (Fig. 6).

Fig. 6.- Cómo se corresponden entre sí las asociaciones de especies, para con las zonaciones geográficas a partir de ellas construídas. Las zonas de intersección son proporcionales a lo exclusivo del vínculo.



## CRITICA

El tipo de elaboración aquí argumentado toma como base tres consideraciones principales : Una, perspectiva naturalista del paisaje, en el que se incluiría la fauna (geosistema en el sentido de GONZALEZ BERNALDEZ, 1981) ; dos, procesamiento de la información cualitativa de la presencia de las especies, cuando se procedió a un muestreo no sistemático ; y tres, aceptación de un método inevitablemente subjetivo en la constitución de las colas, tanto para las especies en las asociaciones, como para los retículos en las zonaciones, siempre y cuando el hecho no trascienda para los valores de alta afinidad, que serán los más interesantes. Es necesario sin embargo reconocer una en cierto modo característica circular del método empleado, pues son varios los momentos en que las decisiones se retoman según sea nuestro conocimiento de lo acorde de los resultados (de las agrupaciones) con lo que consideremos ocurre en la naturaleza, si bien es también este mismo mecanismo de recapitulación el que -función de nuestro conocimiento de la fenología del grupo- nos permitirá avanzar en la concepción de trabajos mejores, incluido el muestreo ; cuantificar el número de citas no nos parece, para las premisas que sobre la toma de muestras hemos limitado, mejor. Por otro lado, tampoco en los trabajos del tipo cuantitativo clásico en ecología, con esfuerzos importantes en la sistematización de la recolección del material, se logra evitar el aludido "feed-back" hacia el principio del proceso, cuando los resultados no nos parecen adecuados (Fig. 7).

Así, a nuestro entender, cabe considerar la empresa de este tipo de trabajos cualitativos como aceptable para la construcción de comunidades corológicas, a una escala biogeográfica media, y en el sentido renovado por MÜLLER (1979), según el cual el objeto último de la biogeografía no fueran los organismos, ni las comunidades, sino el paisaje en que éstas y aquéllos se desenvuelven.

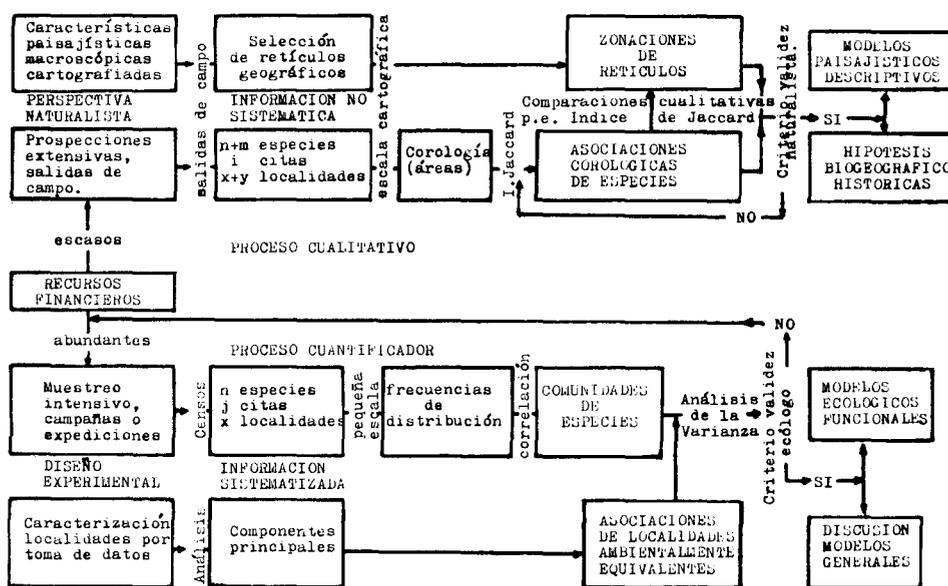


Fig.7.- Tipificación de dos procesos habituales en ecología descriptiva, según se cuantifiquen (abajo), o no (arriba), las frecuencias de captura de las especies, destacándose el carácter normalmente reverberante en ambos.

## AGRADECIMIENTOS

A los Dres. Armengol, Margalef, y Nadal (Univ. Barcelona), y Barbault (E.N.S., Paris) por su revisión del método ecológico. J.J. Morère y A. Dubois han amablemente corregido los resúmenes en francés e inglés. J. Bouchard realizó el mecanografiado.

## BIBLIOGRAFÍA

- DAGET J., LECORDIER C., & C. LEVEQUE (1972). Notion de Nomocénose : ses applications en Ecologie. *Bull. Soc. Ecol.* t. III, 4 : 448-462.
- DANSEREAU P. (1945). Essai de Corrélation Sociologique entre les Plantes supérieures et les Poissons de la Beine du Lac Saint-Louis. *Contribution de l'Institut de Biologie de l'Université de Montreal* n° 16.

- GONZALEZ BERNALDEZ F. (1981). *Ecología y paisaje*. Ed. H. Blume. Madrid.
- KÜHNHELT W. (1943). Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. *Biol. Generalis* XVII : 1-2.
- LAMOTTE M. (1946). Un essai de Bionomie quantitative. *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11e sér., VIII : 195-211.
- LUMARET J.-P. (1979). Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. II. Analyse synécologique des répartitions. *Vie milieu*, Vol. XXVIII/XXIX, fasc. 2, sér. C : 179-201.
- MARGALEF R. (1974). *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MÜLLER P. (1979). *Introducción a la Zoogeografía*. Ed. Blume. Barcelona.
- OTERO C., CASTEIN E., SENOSIAIN R. & F. PORTILLO (1978). *Fauna de Casorla. Vertebrados*. M.G. de Viedma (ed.). I.C.O.N.A. Madrid.
- POLLS M. (1982). *Síntesis biogeográfica y aspectos ecológicos de la herpetofauna del Alt Empordà*. Tesis de licenciatura. Univ. Barcelona.
- (1985). La Herpetofauna del Alto Ampurdán. I. Faunística. *Misc. Zool.*, 9 : 295-314.
- SCHMÖLZER K. (1953). Die Kartierung von Tiergemeinschaften in der Biozönotik. *Öster. Zool. Zeit.* B. IV : 356-362.

**Distribution saisonnière et verticale d'une population d'*Onychiurus zschokkei* Handschin (collembole) dans une litière d'une forêt de chêne vert (*Quercus ilex* Linné) de la région méditerranéenne française.**

**N. POINSOT-BALAGUER\***  
**N. SADAKA\***

*RESUME* - Dans une litière de chênes verts (*Quercus ilex* L.), de la région provençale, le collembole *Onychiurus zschokkei* Handschin effectue des migrations en rapport avec les conditions micro-climatiques. Les effectifs sont toujours inférieurs dans la couche L, maximum dans la couche F sauf au début de la saison sèche. A cette époque les populations les plus abondantes s'observent dans la couche H.

*SUMMARY* - Seasonal and vertical distribution of a population of *Onychiurus zschokkei* H. (collembola) in the litter of a evergreen oak's (*Quercus ilex* L.) forest of mediterranean area. In a evergreen oak's litter of provençal area, the collembola *Onychiurus zschokkei* H. migrated in relation to the microclimatic conditions. The total number of this species was always lower in the L layer, maximum in the F layer, except at the beginning of the dry season. At this time, the most abundant populations have been observed in the layer H.

#### INTRODUCTION

Les successions de microarthropodes dans le sol rendent compte des interactions complexes entre les facteurs de l'environnement et les facteurs biotiques.

Selon certains critères d'appréciation, il semble que certains facteurs soient prépondérants. Ainsi, LAGERLOF et ANDREN (1985), dans le cas des microarthropodes et des enchytraeides d'une forêt septentrionale, suggèrent que :

- les successions dues aux changements de substrat sont souvent moins importantes que celles dues aux fluctuations saisonnières dont, par ailleurs, elles sont inséparables.
- l'humidité et les propriétés structurales du substrat sont plus importantes que les propriétés nutritionnelles.

En région méditerranéenne, les facteurs de l'environnement sont particulièrement contraignants puisque les deux saisons de pluie encadrent une saison sèche et chaude amenant un déficit hydrique énorme dans le sol. A ces changements de conditions de milieu, les peuplements édaphiques répondent par des fluctuations saisonnières particulièrement marquées (POINSOT-BALAGUER et TABONE, 1985 et 1986).

-----  
\* Laboratoire d'Ecologie terrestre, Université de Provence -  
UA CNRS 1152 - Centre St-Jérôme - 13397 MARSEILLE Cedex 13

**Características de clase**

Asterolinum linum-stellatum	+	2.1	+	2.2	2.1	1.1	+	+	1.1	+	.	.	+	+	1.1	1.1	1.1	2.1	+
Cerastium pumilum	2.2	.	2.1	.	1.1	1.1	+	+	+	2.1	+	1.1	2.2	2.2	.	+	+	.	.
Leontodon taraxacoides subsp. longirostris	+2	1.2	2.1	.	+	2.1	.	.	1.1	1.1	1.1	2.2	.	.	+	2.3	2.2	3.2	+
Holosteum umbellatum	.	+	+	2.1	+	.	.	.	+	1.2	+	.	+	1.1	.	.	.	.	.
Helianthemum ledifolium	+	.	1.1	.	.	+	.	.	+	+	1.1	1.1	1.1	.	.	.	+	.	.
Valerianella coronata	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	+	1.1	.	.	+	.	1.1
Neotosthema apulum	.	.	.	+	+	.	1.1	2.1	.	.	.	.	.	1.1	.	+	1.1	.	1.1
Minuartia hybrida subsp. hybrida	1.1	1.1	1.1	.	2.1	2.1	.	.	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alyssum minus	+	.	+	1.1	+	.	.	.	2.1	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2.1
Erophila verna	1.1	.	1.1	.	+	.	.	.	.	+	1.1	.	.	+	.	.	.	.	.
Plantago afra	.	.	.	.	.	.	.	2.2	.	.	.	.	.	.	+	1.1	1.2	2.1	.
Arenaria leptoclados	2.1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Crucianella angustifolia	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Wangenheimia lima	.	.	.	.	.	1.1	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
Medicago littoralis	.	.	.	.	.	+	2.2	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.	.
Silene colorata	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	1.1	.	.	.	.
Psilurus incurvus	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+

**Compañeras**

Poa bulbosa	.	.	2.2	2.2	2.2	2.3	2.3	+2	2.2	2.2	2.3	2.2	2.1	2.2	2.2	2.2	2.2	+2	.
Bromus rubens	+	1.1	2.1	1.1	1.1	2.2	+	.	+	.	.	1.1	.	.	1.1	2.2	3.2	1.1	2.3
Medicago minima	1.2	+2	1.2	.	1.2	+2	+2	2.2	.	2.2	.	2.2	1.2	1.2	2.2	2.2	.	.	.
Parentucelia latifolia	.	.	+	2.1	2.2	.	2.1	.	+	+	.	.	+	2.1	.	.	+	.	+
Plantago albicans	.	1.2	.	1.1	1.2	.12	2.2	.	.	+	+	.	1.2	.	.	.	+	.	.
Astragalus stella	.	.	.	.	2.2	.	.	.	.	1.2	+2	.	.	.	.	+	+	+	.
Herniaria cinerea	.	1.1	.	+	.	.	+	+	.	.	.	.	1.1	1.2	.	.	.	1.2	.
Medicago gerardii	1.2	1.2	.	+2	.	.	+	.	.	.	2.2	1.2	.	.	.	.	+	.	.
Bellardia trixago	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	1.1	1.1	.	.	.	1.1	+	.	.
Erodium grex cicutarium	.	.	.	1.2	1.2	+	.	+	1.2	+	1.1	.	+2	1.2	.	.	.	+	.
Alyssum granatense	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	+	1.1	1.1	.	.	.	.	.	+	.
Sagina apetala	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	1.2	1.2	1.2	.
Veronica sp.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+2	+	.	.	.	.	+	+2	.
Ranunculus paludosus	.	.	.	2.1	.	.	.	.	2.1	1.1	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.
Scandix australis	.	.	+	.	.	.	.	.	2.1	2.2	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.
Capsella rubella	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
Aphanes microcarpa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	1.1
Trigonella monspeliaca	.	.	.	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Calendula arvensis	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	+	.	.	.
Biserrula pelecinus	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1.1	.	.	.	+
Vulpia ciliata	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Lophochloa cristata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	2.1	2.2	.
Estrato muscinal	.	.	4.3	2.3	3.3	3.3	.	.	3.2	2.3	.	.	.	2.3	3.3	1.2	.	.	.

### Procedencia de los inventarios

- 1: MADRID: Fuentidueña de Tajo. Pastizal sobre xerorendsinas de yeso profunda y ligeramente nitrificada. Vegetación contacto: Artemisio-Frankenietum. Además: *Stellaria media*; *Sanguisorba minor*.
- 2: Id. anterior. Vegetación contacto: *Gypsophilo-Centauretum*.
- 3: MADRID: San Fernando de Henares. Pastizal graminoide y de papilionáceas en retamar de pie de ladera en contacto con *Poetalia*. Además: *Sanguisorba minor*.
- 4: MADRID: Alcalá de Henares. Pastizal entre retamares sobre margas yesíferas. Además: *Minuartia campestris*.
- 5: MADRID: Tielmes. Pastizal yesífero de fondo de barranco. Además: *Linum strictum*; *Velezia rigida*.
- 6: MADRID: Perales de Tajuña a Tielmes. Pastizal de ligera influencia nitrófila en la base de cerros yesíferos. Además: *Crucianella patula*.
- 7: MADRID: Perales de Tajuña. Pastizal esciófilo bajo almendros cultivados en fondo de valle yesífero. Además: *Velezia rigida*; *Arabis parvula*; *Papaver sp.*
- 8: MADRID: Perales de Tajuña. Pastizal en repisa de ladera. Vegetación contacto: *Gypsophilo-Centauretum*. Además: *Asteriscus aquaticus*; *Limonium echioides*; *Cleonia lusitanica*; *Malva stipulacea*; *Omphalodes linifolia*; *Scabiosa simplex*; *Ziziphora hispanica*.
- 9: MADRID: Tielmes. Pastizal evolucionado sobre yesos en fondo de barranco. Además: *Senecio minutus*.
- 10: MADRID: Seseña, Cuesta de la Reina. Pastizal pastoreado de fondo de barranco. Vegetación contacto: *Gypsophilo-Centauretum subas. artemisietosum*. Además: *Senecio vulgaris*.
- 11: MADRID: La Fortuna. Pastizal de fondo de valle entre *Lygetum* poco denso. Xerorendsinas de yeso con humus mull. Además: *Senecio vulgaris*; *Ceratocephalus falcatus*; *Convolvulus lineatus*; *Plantago lagopus*; *Sisymbrium contortum*; *Viola arvensis*.
- 12: MADRID: Arganda, puente del Jarama, subida a El Alto. Fondo de valle yesífero. Xerorendsinas de yeso mulliformes con fuerte cobertura muscinal. Vegetación contacto: Artemisio-Frankenietum. Además: *Coronilla scorpioides*; *Euphorbia helioscopia*; *Hordeum leporinum*; *Stellaria media*; *Vicia peregrina*.
- 13: MADRID: Seseña, Cuesta de la Reina. Pastizal yesífero de fondo de valle. Vegetación contacto: *Gypsophilo-Centauretum subas. artemisietosum*. Además: *Senecio minutus*; *Lithospermum arvense*; *Sisymbrium contortum* (2.1).
- 14: MADRID: Id. anterior. Vegetación contacto: Artemisio-Frankenietum.
- 15: MADRID: Valle del Tajuña, subida hacia Chinchón. Pastizal sobre suelos yesíferos frescos, evolucionados y ligeramente nitrificados. Además: *Scabiosa simplex*; *Coronilla scorpioides*.
- 16: TOLEDO: Ontígola. Suelo margoso yesífero en mitad de ladera. Pastizal pastoreado y ligeramente evolucionado. Además: *Hedypnois cretica*; *Torilis nodosa*.
- 17: TOLEDO: Aranjuez-Ocaña. Herbazal sobre suelo profundo de fondo de valle con capa orgánica superficial. Vegetación contacto: *Lepidion subulati fragmentario*. Además: *Torilis nodosa*.
- 18: MADRID: Valle del Jarama, subida a San Martín de la Vega. Xerorendsinas de yeso con capa orgánica en fondo de valle. Vegetación contacto: Artemisio-Frankenietum. Además: *Hedypnois cretica*; *Galium verticillatum*.
- 19: MADRID: Fuentidueña de Tajo. Pastizal anual sobre xerorendsinas de yeso profundas. Vegetación contacto: *Gypsophilo-Centauretum degradado y nitrificado*. Además: *Malva stipulacea*; *Linum strictum*; *Euphorbia helioscopia*; *Ziziphora hispanica*.

(Sólo se indican los índices superiores a 1.1)

Tabla IV.- CHAENORRHINO RUBRIFOLII-CAMPANULETUM FASTIGIATAE  
subas. poetosum ligulatae

(Sedo-Ctenopsion; Brachypodietalia distachyi; Tuberarietea guttatae)

Nº de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Altitud, en Dm	65	60	60	60	60	60	60	60	80
Cobertura, en %	35	10	50	25	70	20	20	40	60
Area, en m <sup>2</sup>	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,5	0,2	0,2	0,5
Nº de especies	10	7	10	8	10	6	7	8	13

#### Características de asociación y alianza

<i>Sedum gypsicola</i>	2.2	1.2	+2	2.2	3.2	2.1	1.1	+2	2.2
<i>Campanula fastigiata</i>	.	.	.	.	.	.	+	+	1.1
<i>Erodium pulverulentum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.

#### Diferenciales de subasociación

<i>Poa ligulata</i>	2.3	1.3	3.3	2.4	3.3	1.2	2.1	2.2	3.2
---------------------	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

#### Características de orden y clase

<i>Hornungia petraea</i>	+	.	1.1	1.1	1.1	.	+	.	+
<i>Vulpia unilateralis</i>	.	.	+	+	.	+	1.1	2.1	1.1
<i>Minuartia hybrida</i> subsp. <i>hybrida</i>	1.1	1.1	.	.	.	+	.	.	1.1
<i>Minuartia hamata</i>	1.1	1.1	.	.	1.1	.	.	.	.
<i>Asterolinum linum-stellatum</i>	.	.	+	.	+	.	.	.	.
<i>Arabis auriculata</i>	.	.	1.1	.	.	.	.	.	+
<i>Bombycilaena erecta</i>	.	.	+	.	.	.	.	+	.

#### Compañeras

<i>Bromus rubens</i>	1.1	+	1.1	1.1	1.1	+	1.1	1.1	+
<i>Estrato muscinal</i>	3.3	2.3	3.4	2.2	4.4	2.3	2.3	3.4	1.2
<i>Aegilops geniculata</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Reseda suffruticosa</i>	+	.	.	.	1.2	.	.	.	.

#### Procedencia de los inventarios

- 1: MADRID: Tielmes-Perales de Tajuña. Cejas de los pequeños escalones sobre el yeso. Vegetación contacto: Fulgension.
- 2: Id.: Tielmes. Cejas de los escalones sobre yeso. Vegetación contacto: Fulgension.
- 3: Id. anterior. Además: *Erodium cicutarium* s.a.
- 4: Id.: Aranjuez. Borde de los rellanos de los yesos cristalinos. Además: *Erophila verna*; *Crupina vulgaris*.
- 5: Id. anterior. Además: *Helianthemum salicifolium*.
- 6: Id.: Villamanrique de Tajo. Ceja y borde interno de repisas sobre yeso. Vegetación contacto: Fulgension con *Cladonia endiviaefolia* y *C.subrangiformis*.
- 7: Id. anterior.
- 8: Id. anterior. Además: *Brachypodium distachyon*.
- 9: GUADALAJARA: Fuencemillán. Sobre yeso fibroso cristalino. Además: *Cerastium pumilum*; *Trifolium scabrum*; *Medicago minima* y *Scandix australis*.

(Sólo se han indicado los índices superiores a 1.1)

B - As. *Chaenorhino rubrifolii-Campanuletum fastigiatae* Rivas-Martínez & Izco in Izco 1974 subas. *poetosum ligulatae* Izco, Molina & Fernández nova (holotypus: invt. 7, tabla IV)

Constituye aspectos empraizados de la asociación *Chaenorhino-Campanuletum* ligados a algunas umbrías, rasas o barrancadas de cerros yesíferos, donde de forma local y no generalizada se registran fenómenos de crioturbación. La entrada de *Poa ligulata* en estos ambientes diferencia perfectamente esta subasociación frente a la típica. También resulta ser un carácter diferencial el gran desarrollo de una capa muscinal bastante densa (cf. tabla IV), junto con un empobrecimiento en especies características de la alianza.

A esta subasociación debe de referirse el inventario 22 de la tabla 3 de IZCO (1974) que lleva *Poa ligulata*, procedente de Aranjuez, de donde ya la herborizó LANGE (1861). Aparte las localidades sagrenses y henaro-tajuñenses (sector Manchego) (mapa 1) es más lógica la presencia de la subasociación en los afloramientos yesíferos del sector Celtibérico-Alcarreño, donde *Poa ligulata* ya es un taxon común.

#### BIBLIOGRAFIA

- ALCARAZ F. (1984). *Flora y Vegetación del NE de Murcia*. Publ. Univ. Murcia, 404 pp.
- BARBERO M., LOISEL R. (1971). Contribution à l'étude des pelouses à Brome méditerranéennes et méditerranéo-montagnardes. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 28, 91-165.
- BARKMAN J.J., MORAVEC J., RAUCHERT S. (1976). Code of Phytosociological nomenclature. *Vegetatio*, 32(3), 131-185.
- BOLOS O. (1973). La vegetación de la Serreta Negra de Fraga. *Mem. Real Acad. C. Artes Barcelona*, 42(6), 269-313.
- CRESPO A., BARRENO E. (1979). Sobre las comunidades terrícolas de líquenes vagantes (*Sphaerothallio-Xanthoparmelion vagantis* Al. nova). *Acta Bot. Malacitana*, 4, 55-62.
- DIAZ-GONZALEZ T.E., PENAS A. (1984). Datos sobre la vegetación terofítica y nitrófila leonesa. *Acta Bot. Malacitana*, 9, 233-254.
- FERNANDEZ-LOPEZ C. (1979). *Flora y vegetación de las sierras del Suroeste de Jaén*. Publ. Univ. Granada, 338 pp.
- IZCO J. (1970). Elementos y comunidades térmico-mediterráneas en la planicie carpetana. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 26, 89-101.
- IZCO J. (1973). Aspectos dinámicos sobre los pastizales terofíticos mediterráneos de la provincia de Madrid. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 30, 215-223.
- IZCO J. (1974). Pastizales terofíticos de la provincia de Madrid. Thero-Brachypodion y Sedo-Ctenopsion. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 31(1), 209-224.
- IZCO J. (1976). Influence du substrat dans la composition floristique des Thero-Brachypodietea. *Coll. International du CNRS*, 235, 447-456.
- IZCO J. (1984). *Madrid verde*. Serv. Publ. Ministerio Agric., 518 pp. Madrid.
- IZCO J. (1986). Problemas de nomenclatura sintaxonómica: Autoría del nombre de una alianza por validación automática. *Lazaroa*, 8 (en prensa).
- LANGE J. in WILLKOM M., LANGE J. (1861). *Prodromus Florae hispanicae I*. Stuttgart.
- MONTSERRAT I MARTI J.M. (1984). Areas y límites de distribución de algunas plantas pirenaicas. *Collect. Bot.*, 15, 311-342.
- PERIS J.B. (1983). *Contribución al estudio florístico y fitosociológico de las tierras de Boquerón y Palomera*. Tesis Doc. (inéd.), Fac. Farmacia, Univ. Valencia.
- RIVAS GODAY S., cols. (BORJA J., MONASTERIO A., GALLIANO E.F., RIGUAL A., RIVAS-MARTINEZ S.). (1957). Aportaciones a la fitosociología hispánica (Proyectos de comunidades hispánicas). Nota II. *Anales Inst. Bot. Cavanilles*, 14, 433-500.
- RIVAS GODAY S., BORJA J. (1959). Posición fitosociológica de la *Astragalus scorpioides* Pourr., en la clase Thero-brachypodietea Br.-Bl. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 16, 473-484.

- RIVAS GODAY S., RIVAS-MARTINEZ S. (1963). *Estudio y clasificación de los pastizales españoles*. Publ. M<sup>a</sup> Agricultura, 127, 270 pp. Madrid.
- RIVAS GODAY S., RIVAS-MARTINEZ S. (1971). Vegetación potencial de la provincia de Granada. *Trab. Depto. Botánica F. Vegetal*, 4, 3-85.
- RIVAS-MARTINEZ S., COSTA M. (1970). Comunidades gipsícolas del centro de España. *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 27, 193-224.
- RIVAS-MARTINEZ S. (1978). Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de L'Europe Occidentales. *Colloq. Phytosoc.*, 6, 55-71.
- SMITH P.K. (1980). *Brachypodium Beauv.*, in Tutin & al. (eds.): *Flora Europaeae*, 5, 189-190. Cambridge.
- VELASCO A. (1983). De vegetacione toletana. *Lazaroa*, 4, 189-199.
- VELAYOS M. (1983). Contribución al estudio de la flora y vegetación de las lagunas de Ruidera y su entorno. Ed. Univ. Complutense, Colec. Tesis Doc. 36/83. Madrid.

## Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des Quercetea ilicis au Maroc.

P. QUEZEL\*  
M. BARBERO\*

**RESUME** - Les auteurs établissent la structuration phytosociologique des associations végétales se rapportant au Maroc à la classe des QUERCETEA ILICIS. La liste des associations connues est fournie ainsi que leur hiérarchisation en alliance et ordres ; un certain nombre de syntaxa nouveaux sont décrits. La valeur bioclimatique et la signification altitudinale de ces unités est précisée pour les groupements forestiers, préforestiers et présteppiques.

**SUMMARY** - Authors give the phytosociological structuration of vegetal associations belonging to the class of QUERCETEA ILICIS in Morocco. The list of known association is established with their appartenance to orders and alliances ; some new syntaxa are described. The bioclimatic value and the altitudinal signification of these unities are discussed for forestal, preforestal and presteppic structures.

**MOTS CLES** - Maroc, Phytosociologie, Quercetea ilicis, Bioclimatologie, Etages altitudinaux.

La connaissance des structures de végétation se rattachant au Maroc aux *Quercetea ilicis* a beaucoup progressé au cours des dernières années. BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ (1981) en ont fourni une première synthèse complétée par les travaux de BARBERO, BENABID, QUEZEL, RIVAS-MARTINEZ et SANTOS (1982) qui ont décrit l'ordre des *Acacio-Arganietalia*. En 1981, QUEZEL et BARBERO définissaient sur le Haut-Atlas, la classe des *Ephedro-Juniperetea* et la thèse d'ACHAL, 1986, apportait d'importantes précisions sur les groupements forestiers et pré-forestiers du Haut-Atlas central. En 1984, RIVAS-MARTINEZ, COSTA et ITZCO redéfinissaient la structuration des *Pistacio-Rhamnetalia* et décrivaient au Maroc l'alliance *Tetraclini articulatae - Pistacion atlanticae*. Cette masse de documents permet à l'heure actuelle un nouvel essai de classification syntaxonomique de cet ordre, d'autant que FENNANE (1982) avait largement éclairci les groupements s'organisant autour du Thuya de Berbérie. En tenant compte des données phytosociologiques, même si malheureusement de nombreux travaux phytogéographiques ne sont pas directement exploitables à ce niveau, mais aussi de celles de rapportant aux critères bioclimatiques altitudinaux et dynamiques, il est actuellement possible d'apporter d'importantes précisions au schéma initialement établi.

Un premier point important est la discrimination, sur le pourtour méditerranéen, mais essentiellement dans sa portion méridionale (ABI-SALEH, BARBERO, NAHAL et QUEZEL, 1976) de trois ensembles correspondant aux structures arborées : les groupements forestiers, préforestiers et présteppiques. Cette distinction correspond, comme nous avons pu le montrer à des entités fondamentalement différentes du point de vue écologique, dynamique et à fortiori paysager, même si le passage de l'une aux autres reste localement possible, en particulier en l'absence d'un impact humain trop important. Ces différences justifient du point de vue phytosociologique, le rattachement de chacune de ces structures à des unités supérieures différentes, ce qui est d'ailleurs possible sur le plan purement floristique. Au Maroc, comme sur tout le pourtour méditerranéen, les groupements forestiers des étages thermo-méditerranéen, méso-méditerranéen et méditerranéen supérieur essentiellement, se rattachent aux *Quercetalia ilicis*, et les groupements préforestiers (RIVAS-MARTINEZ, 1974) aux *Pistacio-Rhamnetalia*. Pour les groupements présteppiques, la situation est complexe, mais au Maroc tout au moins, une première interprétation peut être proposée.

### 1. Les groupements présteppiques

Ils ont été reconnus pour la première fois au Maroc en 1981 (QUEZEL et BARBERO) qui ont décrit pour eux sur le Haut Atlas essentiellement, la classe des *EPHEDRO-JUNIPERETEA*, mais aussi dans le sud-ouest du pays, au niveau du Sous surtout, dans l'étage infra-méditerranéen (BENABID, 1981), sur le littoral atlantique du Maroc méridional, au niveau des associations se rattachant aux *ACACIO-ARGANETALIA*.

\*Professeurs à la Faculté des Sciences de Marseille St-Jérôme, 13397 MARSEILLE / Cedex 13 F.

L'ordre des ACACIO-ARGANIETALIA ne pose pas de problèmes particuliers, et les associations qui s'y rattachent, dominées par *Argania spinosa* et *Acacia gummifera*, restent celles définies par BARBERO, BENABID, QUEZEL, RIVAS-MARTINEZ et SANTOS (1982), auxquelles il convient d'ajouter un certain nombre de groupements décrits par PELTIER (1982) pour lesquels l'analyse phytosociologique précise reste malheureusement à faire.

Par contre, la classe des EPHEDRO-JUNIPERETEA mérite d'être reconsidérée en particulier à la suite des travaux d'ACHHAL (1986). En effet, il apparaît maintenant que les caractéristiques des QUERCETALIA ILICIS (sensu lato) restent plus largement présentes que nous ne l'avions initialement pensé, au niveau de ces groupements. Pour cette raison, il est plus logique de considérer l'ensemble de ces structures de végétation comme se rattachant encore aux QUERCETEA ILICIS, au niveau desquels elles représentent l'ordre des EPHEDRO-JUNIPERETALIA comprenant lui-même deux alliances : celle des EPHEDRO MAJORIS-JUNIPERION PHOENICEAE et celle des JUNIPERO THURIFERAE-QUERCION ROTUNDIFOLIAE que nous avions initialement définies avec le rang d'ordre, les listes de caractéristiques demeurant inchangées dans ses grandes lignes. Ces unités extrêmement hétérogènes sont dominées rappelons-le par la présence de divers *Juniperus*, mais aussi de *Cupressus atlantica*, *Quercus rotundifolia*, *Fraxinus dimorpha*, *Buxus balearica*, *Buxus sempervirens* voire *Cedrus atlantica*, et se rattachent au bioclimat semi-aride et aride, dans l'ensemble de leurs diverses variantes thermiques.

Du point de vue des étages de végétation, les groupements des ACACIO-ARGANIETALIA restent cantonnés à l'infra-méditerranéen, où ils constituent les groupements potentiels, ceux du SENECIO-ARGANION surtout en bioclimat aride et ceux de l'ACACION GUMMIFERAE au semi-aride surtout. Les groupements de l'EPHEDRO-JUNIPERION caractérisent le thermo-méditerranéen et le méso-méditerranéen ; ils représentent en bioclimat aride des structures potentielles, alors qu'au semi-aride, ils constituent en général le manteau de structures se rattachant au TETRACLINI-PISTACION. Les groupements du JUNIPERO-QUERCION quant à eux, paraissent être très généralement potentiels au méditerranéen supérieur et au montagnard-méditerranéen semi-arides, mais ils représentent les formations de manteau au montagnard-méditerranéen sub-humide où ils dérivent de structures forestières se rattachant aux QUERCO-CEDRETALIA LIBANI (BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1982). Ils pénètrent même à l'oro-méditerranéen où en tous bioclimats ils constituent également des structures climaciques qui apparaissent très fragmentaires dans un contexte dominé par les pelouses écorchées des ERINACETALIA (QUEZEL, 1957). Toutefois, l'interprétation de ces structures au montagnard et à l'oro-méditerranéen et surtout en bioclimat sub-humide et humide, méritera d'être précisée en raison du rôle très discret que jouent à ce niveau les caractéristiques significatives des QUERCETALIA ILICIS. Rappelons que, au montagnard-méditerranéen sub-humide en particulier, elles jouent le rôle de manteaux au niveau de groupements forestiers appartenant aux QUERCO-CEDRETALIA et donc aux QUERCETEA PUBESCENSIS.

Il n'est sans doute pas inintéressant de souligner enfin, que les groupements pré-steppiques que nous venons d'envisager peuvent tous se rattacher encore aux QUERCETEA ILICIS, et qu'ils constituent en leur sein, des structures spéciales au niveau des ordres et alliances, ce qui ne paraît pas être une règle générale en région méditerranéenne. En effet, malgré un manque évident d'informations précises, il apparaît qu'en bien d'autres portions du Maroc, mais aussi du Maghreb, certaines formations arborées claires ou très claires se situant aux limites des zones steppiques, ne présentent qu'un nombre trop limité d'espèces préforestières ou présteppiques significatives, pour qu'elles puissent encore être intégrées aux QUERCETEA ILICIS sensu lato. Dans ce cas, ces vestiges doivent alors être considérés comme caractéristiques ou différentiels de groupements de matorral se rattachant globalement aux ONONIDO-ROSMARINETEA.

La hiérarchisation des unités actuellement connues est la suivante :

- \* EPHEDRO-JUNIPERETALIA (QUEZEL et BARBERO, 1981)
  - . EPHEDRO MAJORIS-JUNIPERION PHOENICEAE (QUEZEL et BARBERO, 1981)
    - WARIONIO SAHARAE-ANTHIRRINETUM RAMOSISSIMAE QUEZEL et BARBERO, 1981
    - CORONILLO RAMOSISSIMAE-JUNIPERETUM PHOENICEAE QUEZEL et BARBERO, 1981
    - RETAMO DASYCARPAE-JUNIPERETUM PHOENICEAE QUEZEL et BARBERO, 1981
  - . JUNIPERO THURIFERAE-QUERCION ROTUNDIFOLIAE (QUEZEL et BARBERO, 1981)
    - ADENOCARPO BACQUEI-BUXETUM BALEARICAE QUEZEL et BARBERO, 1981
    - BUXO BALEARICAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - BUPLEURO SPINOSI-JUNIPERETUM PHOENICEAE QUEZEL et BARBERO, 1981
    - BERBERIDO HISPANICAE-FRAXINETUM DIMORPHAE QUEZEL et BARBERO, 1981
    - LONICERO ARBOREAE-CEDRETUM ATLANTICAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - BUXO SEMPERVIRENTIS-JUNIPERETUM THURIFERAE QUEZEL, 1957
    - ORMENIDO SCARRIOSAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE QUEZEL et BARBERO, 1981 (= JUNIPERO THURIFERAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE QUEZEL et BARBERO, 1981)
    - POLYGALO BALANSAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
    - RETAMO DASYCARPAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
- \* ACACIO-ARGANIETALIA BARBERO, BENABID, QUEZEL, RIVAS-MARTINEZ et SANTOS, 1982
  - . SENECIO ANTHEUPHORBII-ARGANION SPINOSAE BARBERO, BENABID, QUEZEL, RIVAS-MARTINEZ et SANTOS, 1982
    - EURPHORBIO BEAUMIERIANAE-ARGANION SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - DIGITARIO COMMUTATAE-WARIONIETUM SAHARAE BARBERO et all., 1982
    - EUPHORBIO ECHINI-ARGANIETUM SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - ARTEMISIO HUGUETII-TRAGANOPSISIDETUM GLOMERATAE BARBERO et all., 1982
    - CREPIDI PINNATIFIDAE-WARIONIETUM SAHARAE BARBERO et all., 1982
    - PENNISETO DICHOTOMAE-RHUSCIETUM TRIPARTITAE BARBERO et all., 1982
  - . ACACION GUMMIFERAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - EPHEDRO COSSONII-ACACIETUM GUMMIFERAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - RUBIO LONGIFOLIAE-EUPHORBIIETUM RESINIFERAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - OLEO SALICIFOLIAE-ARGANIETUM SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - POLYGALO BALANSAE-ARGANIETUM SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - EPHEDRO COSSONII-ARGANIETUM SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - HESPEROLABURNO PLATYPHYLLI-ARGANIETUM SPINOSAE BARBERO et all., 1982
    - OLEO SALICIFOLIAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982

## 2. Les groupements pré-forestiers

Ce sont actuellement ceux qui restent le plus mal connus. S'ils se rattachent aux *PISTACIO-RHAMNETALIA* sans problèmes, leur structuration en alliances est plus délicate. Rappelons (BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981) qu'ils avaient été initialement rattachés aux alliances *JUNIPERION LYCIAE*, *QUERCION FRUTICOSAE* et *ASPARAGO-RHAMNION OLEOIDIS*. Si les deux premières alliances ne posent pas de problèmes, et réunissent les groupements de dunes fixées littorales et ceux du thermo-méditerranéen humide du tangérois, il n'en est pas de même pour la troisième. C'est en effet à elle que nous avons rattaché en 1981 tous les autres groupements pré-forestiers marocains, mais la description par RIVAS-MARTINEZ et all. (1984) de l'alliance *TETRACLINO-PISTACION ATLANTICAE* nécessite certaines précisions.

L'alliance *ASPARAGO-RHAMNION* initialement définie pour l'Espagne et le Portugal méridionaux ne présente au Maroc qu'un certain nombre de ses caractéristiques à savoir *Aristolochia baetica*, *Asparagus aphyllus*, *Bupleurum gibraltarium*, *Calicotome villosa* et *Rhamnus oleoides* dans ses sous espèces *rotundifolius* et *velutinus* et la solution initialement adoptée paraissait plausible. En fait, certaines associations du Maroc septentrional paraissent devoir s'y intégrer. C'est le cas pour l'*ASPARAGO APHYLLI-CALICOTOMETUM VILLOSAE* RIVAS-MARTINEZ 1974 et aussi d'après BENABID (1982) le *CHAMAEROPO-RHAMNETUM LYCIOIDIS* DE BOLOS 1957, le *PHYLLVREO-ARBUTETUM* RIVAS-GODAY et GALIANO 1959, et peut être le *CNEORO-BUXETUM BALEARICAE* RIVAS-GODAY et RIVAS-MARTINEZ, 1969. Le *PERIPLOCO-TETRACLINETUM ARTICULATAE* BENABID 1982 qu'il est impossible pour des raisons floristiques de rapporter au *PERIPLACION ANGUSTIFOLIAE* de l'extrême sud-est espagnol et qui ne diffère pas essentiellement des autres groupements marocains entre probablement dans cette alliance.

Par contre, les autres associations marocaines initialement intégrées à cette unité viennent d'être rapportées par RIVAS-MARTINEZ au *TETRACLINI-PISTACION ATLANTICAE* caractérisé par *Coronilla viminalis*, *Crataegus maura*, *Pistacia atlantica*, *Polygala balansae* et *Rhus pentaphylla*. Cette position, même si elle nécessite un réajustement des caractéristiques, paraît raisonnable car les groupements marocains qu'elle réunit ne présentent que peu d'affinités physiologiques mais aussi floristiques avec ceux qui s'y intègrent dans le sud de la péninsule ibérique. Rappelons que deux sous-alliances ont été définies au Maroc pour celle-ci : *PISTACIENION ATLANTICAE* et *TETRACLINI-JUNIPERINION PHOENICEAE*. Toutefois, l'examen de l'ensemble des tableaux s'y rattachant amène à revoir cette position et à distinguer en son sein les sous-alliances suivantes :

- *CERATONIO-QUERCION COCCIFERAE* nova dans le Maroc septentrional, du Rif au Beni-Snassène caractérisée par *Ceratonia siliqua*, *Quercus coccifera*, *Phlomis caballeroi*, *Calicotome intermedia*,
- *PISTACIENION-ATLANTICAE* pour le Maroc central
- *TETRACLINO-JUNIPERINION PHOENICEAE* pour le Haut Atlas septentrional et la région du Tadla,
- *ARGANIENTION SPINOSAE* nova, pour le Haut Atlas occidental, les Ida ou Tanane et la région d'Essaouira, caractérisée par diverses transgressives des *ACACIO-ARGANIENTALIA*.

L'ensemble de ces unités se rapporte essentiellement au bioclimat semi-aride et à l'étage thermo-méditerranéen, où elles représentent les groupements potentiels, mais aussi au méso-méditerranéen où elles constituent le manteau préforestier des groupements se rattachant aux *QUERCETALIA ILLICIS*.

Cette interprétation n'est toutefois pas entièrement satisfaisante car il n'est pas possible d'intégrer à ces unités un certain nombre de structures de végétation malheureusement encore bien mal connues, réunissant les groupements pré-forestiers marocains en bioclimat sub-humide voire humide aux étages méso-méditerranéen et méditerranéen supérieur. Ce problème a été soulevé par DEIL (1984) qui a décrit dans le Rif, et précisément dans ces conditions écologiques, un *PHYLLVREO-ARBUTETUM UNEDI PISTACIETOSUM*, qu'il rapporte précisément à l'association ibérique décrite par RIVAS-GODAY et FERNANDEZ-GALIANO (1959) et qu'il rattache au *RHAMNO-QUERCION COCCIFERAE* bien qu'aucune des caractéristiques ne figure dans son tableau, d'ailleurs BENABID (1982) indique également ce groupement dans le Rif calcaire. DEIL définit quelques autres structures de végétation voisines pour lesquelles il ne prend pas position. Ces difficultés soulignent un problème évident : l'absence d'alliance clairement définie dans le Rif, pour ces groupements préforestiers. Malheureusement, nos documents actuels ne sont pas suffisants pour proposer une solution valable pas plus dans le Rif que d'ailleurs dans le Moyen Atlas et bien d'autres régions du Maroc.

Par contre, les tableaux publiés par ACHHAL (1986) permettent d'envisager une solution plus satisfaisante au moins pour le Haut Atlas Central. En effet, cet auteur décrit de cette région, un certain nombre de groupements qu'il est possible de réunir dans une alliance inédite se rapportant précisément aux groupements préforestiers méso-méditerranéens et méditerranéens supérieurs se rattachant au bioclimat sub-humide. Malgré les difficultés pour choisir des caractéristiques, il est toutefois possible de définir pour elles un *JUNIPERO OXYCEDRI-RHAMNION ATLANTICAE* caractérisée par *Juniperus oxycedrus* subsp. *rufescens*, *Rhamnus oleoides* subsp. *atlantica*, *Selaginella rupestris*, *Chamaerops humilis* var. *argentea*, *Juniperus phoenicea*, *Cistus laurifolius*.

Bien évidemment, ces associations offrent des rapports évidents avec celles qui, dans la même région, se rattachent aux *EPHEDRO-JUNIPERETALIA* et au *JUNIPERO THURIFERAE-QUERCION ROTUNDIFOLIAE*, et un certain nombre de leurs caractéristiques sont en fait des transgressives de ces unités. Toutefois ces dernières correspondent à des groupements pré-steppiques caractéristiques d'un bioclimat aride voire semi-aride froid et très froid où les caractéristiques des *PISTACIO-RHAMNETALIA* sont rares ou absentes.

Il est pour l'instant possible de rattacher à cette alliance les associations suivantes :

- CISTO LARIFOLII-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE* Achhal 1986
- FESTUCO CERULEAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE* Achhal 1986
- CORONILLO RAMOSISSIMAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE* Achhal 1986
- JUNIPERO OXYCEDRI-PISTACIETUM LENTISCI* Achhal 1986

Nous fournissons ci-dessous la hiérarchisation actuelle des groupements se rattachant aux *PISTACIO-RHAMNETALIA*, compte tenu des réserves énumérées ci-dessus :

\* *PISTACIO-RHAMNETALIA* RIVAS-MARTINEZ, 1974

. *ASPARAGO-RHAMNION OLEOIDIS* RIVAS-MARTINEZ, 1959

- ASPARAGO APHYLLI-CALICOTOMETUM VILLOSAE RIVAS-MARTINEZ, 1975
- PERIPLOCO LAEVIGATAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE BENABID, 1982
- CHAMAEROPH-ORHAMNETUM LYCIOIDIS DE BOLOS, 1957
- PHILLYREO-ARBUTETUM RIVAS-GODAY et GALIANO, 1959
- . QUERCION FRUTICOSAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - PHILLYREO ANGUSTIFOLIAE-QUERCETUM FRUTICOSAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
- . JUNIPERION LYCIAE RIVAS-MARTINEZ, 1974
  - PINO PINASTRI-JUNIPERION LYCIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - CLEMATIDI CIRRHOSAE-JUNIPERETUM LYCIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
- . TETRACLINI ARTICULATEAE-PISTACION ATLANTICAE RIVAS-MARTINEZ, COSTA et ITZCO, 1986
  - \* CERATONIO-QUERCENION COCCIFERAEE NOV.
    - CLEMATIDI CIRRHOSAE-CERATONIETUM SILIQUAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - CALICOTOMO INTERMEDIAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - PHILLYREO LATIFOLIAE-PISTACIETUM LENTISCI BENABID, 1982
    - CERATONIO SILIQUAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - ROSMARINO TOURNEFORTII-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
  - \* PISTACIENION ATLANTICAE QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - RHUS PENTAPHYLLAE-PISTACIETUM ATLANTICAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - PHILLYREO LATIFOLIAE-OLEETUM SYLVESTRIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - CORONILLO VIMINALIS-TETRACLINETUM ARTICULATAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ
    - ROSMARINO OFFICINALIS-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - JUNIPERO OXYCEDRI -TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - PHILLYREO MEDIAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - LONICERO-IMPLEXAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
  - \* TETRACLINO-JUNIPERENION PHOENICEAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - POLYGALO BALANSAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
    - ARBUTO UNEDI-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - CYTISO FONTANESII-PINETUM HALPENSIS ACHHAL, 1986
    - ARGYROLOBIO LINNEANI-PINETUM HALPENSIS ACHHAL, 1986
    - JUNIPERO PHOENICEAE-PISTACIETUM LENTISCI ACHHAL, 1986
  - \* ARGANIENTION SPINOSAE NOV.
    - GENISTO SPARSIFOLIAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
    - JUNIPERO PHOENICEAE-TETRACLINETUM ARTICULATAE FENNANE, 1982
- . JUNIPERO OXYCEDRI-RHAMNION ATLANTICAE NOV.
  - CISTO LAURIFOLII-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
  - FESTUCO COERULEAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
  - CORONILLO RAMOSISSIMAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
  - JUNIPERO OXYCEDRI-PISTACIETUM LENTISCI ACHHAL, 1986

### 3. Les groupements forestiers

Les groupements forestiers s'intégrant au Maroc aux *QUERCETALIA ILICIS* ne posent pas de problèmes particuliers quant à leur hiérarchisation phytosociologique et répondent, à l'étage thermo-méditerranéen humide et sub-humide à l'alliance *OLEO SYLVESTRIS-QUERCION ROTUNDIFOLIO-SUBERIS*, présente également en Espagne méridionale, en Algérie et sans doute en Tunisie. Il s'agit de formations forestières dominées essentiellement par *Quercus suber* et de façon plus résiduelle par *Quercus rotundifolia*, *Quercus canariensis*, *Quercus coccifera* et *Olea europaea*. Ils sont surtout présents au Maroc septentrional, et restent mal connus ailleurs si toutefois ils y existent. Leur liste s'est considérablement accrue en particulier à la suite des travaux de BENABID (1982).

Aux étages méso-méditerranéens et localement méditerranéen supérieur humide et sub-humide (ACHHAL et all., 198) ils s'intègrent tous dans l'alliance nord-africaine du *BALANSAEO GLABERRIMAE-QUERCION ROTUNDIFOLIAE* et correspondent à des formations généralement dominées par *Quercus rotundifolia*, et plus localement *Quercus suber*, *Quercus canariensis* voire *Cedrus atlantica*. Les associations actuellement définies sont les suivantes :

#### \* *QUERCETALIA ILICIS* Br.-Bl., 1936

- . *OLEO SYLVESTRIS-QUERCION ROTUNDIFOLIO-SUBERIS* BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - MYRTO COMMUNIS-QUERCETUM SUBERIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - SMILACT MAURITANICAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - RUSCO HYPOPHYLLI-QUERCETUM CANARIENSIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - TELINO LINIFOLIAE-QUERCETUM SUBERIS ZERAIA, 1981
  - PYRO MAMORENSIS-QUERCETUM SUBERIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - TAMO COMMUNIS-OLEETUM SYLVESTRIS BENABID, 1982
  - RUSCO HYPOPHYLLI-QUERCETUM COCCIFERAEE BENABID, 1982
  - VIOLO COCHLEATAE-FRAXINETUM ANGUSTIFOLIAE BENABID, 1982
  - CYTISO TRIFLORI-QUERCETUM SUBERIS BENABID, 1982
- . *BALANSAEO GLABERRIMAE-QUERCION ROTUNDIFOLIAE* BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - BALANSAEO GLABERRIMAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - LUZULO ATLANTICAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - GENISTO JAHANDIEZII-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - PAEONIO-MAROCCANAE-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - BALANSAEO GLABERRIMAE-QUERCETUM CANARIENSIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
  - BALANSAEO GLABERRIMAE-CEDRETUM ATLANTICAE BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981

En ce qui concerne les collemboles, la basse teneur en eau du sol en été, est incompatible avec leur survie à l'état actif. Ils passent l'été à l'état d'oeufs sauf deux espèces, *Brachystomella parvula* (Schäffer) et *Folsomides angularis* (Axelson) capables de résister en anhydrobiose. Pendant le reste de l'année, les peuplements de collemboles sont toujours plus importants dans les couches profondes du sol que dans la litière et les pics maxima correspondent aux fortes pluies (POINSOT-BALAGUER et TABONE, 1986).

L'étude présente s'intéresse à la distribution verticale et saisonnière de l'espèce de collembole *Onychiurus zschokkei* Handschin, dans une forêt de chênes verts (*Quercus ilex*, Linné) de la région provençale. Cette espèce est récoltée dans de nombreux biotopes méditerranéens, en Camargue et en Corse (POINSOT, 1971). Elle a une distribution de type sud-européen (Suisse, Jura et Alpes), Bulgarie, Italie (Alpes Apuanes).

#### SITE D'ETUDE

La Gardiole de Rians est située dans le département du Var, au nord de Pourrières. Le régime des précipitations est du type Automne - Hiver - Printemps - Eté. La parcelle choisie est sur calcaire compact légèrement dolomitique, assez bien fissuré.

La chênaie verte étudiée a environ 35 ans et forme un taillis dense de 7 à 8 mètres de hauteur.

#### METHODES D'ETUDE

Les récoltes ont été effectuées d'abord saisonnièrement en 1985, puis mensuellement en 1986. A chaque date, six répétitions sont réalisées sur une surface de 25 m<sup>2</sup> sous des chênes verts. Pour chacune d'elles sont prélevés dans les trois couches des volumes de 200 cc (Fig. 1).

- Couche L : litière constituée par des feuilles de l'année.
- Couche F : composée de feuilles plus ou moins fragmentées.
- Couche H : constituée d'un mélange de débris végétaux très décomposés, de déjections de vers de terre et de particules minérales.

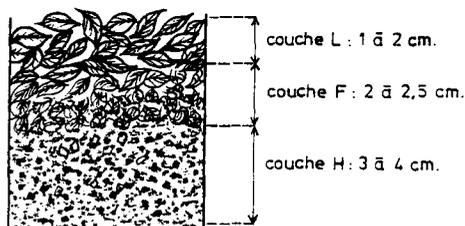


Fig. 1 - Profil de la litière dans la chênaie verte.

Les résultats des moyennes des effectifs d'*Onychiurus zschokkei* dans chacune des trois couches considérées sont représentés sur la figure 2.

- TEUCRIO AFRAE-QUERCETUM SUBERIS BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ, 1981
- ARBUTO UNEDI-QUERCETUM ROTUNDIFOLIAE ACHHAL, 1986
- EUPHORBIO BRIQUETII-QUERCETUM (ILICIS) ROTUNDIFOLIAE TREGUBOV, 1963

#### 4. Conclusions

Ainsi, le Maroc qui constitue en Afrique du Nord, le pays le mieux connu du point de vue de l'analyse des structures arborées, montre une complexité très remarquable des groupements qui s'y rattachent. Certes, un certain nombre de questions restent posées notamment au niveau des groupements pré-forestiers, et certaines parties du territoire doivent encore être étudiées mais il est actuellement possible de se faire une idée valable et significative de son édifice phytosociologique. Le nombre élevé d'associations décrites ne traduit en fait que la complexité bioclimatique et biogéographique du pays. Il est en particulier évident que, au niveau des groupements pré-steppiques, les ACACIO-ARGANIETALIA sont endémiques et que les EPHEDRO-JUNIPERETALIA y montrent leur développement optimal, la présence des associations se rapportant à cet ordre restant probable sur les montagnes algériennes. Pour les groupements préforestiers, l'énorme extension de l'étage thermo-méditerranéen et sa complexité de végétation justifie également le nombre élevé de groupements décrits, notamment pour les formations à *Tetraclinis* qui occupent environ 900.000 hectares dans des situations écologiques et géographiques très diverses (FENNANE, 1982) ; à l'étage méso-méditerranéen, nos connaissances restent par contre extrêmement fragmentaires. Enfin, les groupements forestiers encore relativement en bon état, ce qui n'est malheureusement pas le cas pour les autres pays du Maghreb, offrent également une variété remarquable, d'autant que quelques uns pénètrent au méditerranéen supérieur.

Nous avons tenté d'illustrer de façon très schématique sur le tableau I, la position respective, au niveau des alliances, des diverses structures forestières, pré-forestières et pré-steppiques représentant au Maroc, en fonction des bioclimats et des étages altitudinaux, les groupements potentiels, c'est-à-dire correspondant, dans les conditions écologiques actuelles, y compris l'impact humain, les associations les plus complexes de par leurs structures. Cette notion est en effet en région méditerranéenne plus réaliste que celle des groupements climax. Lorsque cela a été possible, nous avons également indiqué les alliances correspondant au manteau des formations forestières et pré-forestières. Remarquons que les résultats confirment pleinement les conclusions auxquelles nous étions parvenus (QUEZEL, BARBERO, BONIN et LOISEL, 1980) dans un premier essai d'interprétation de corrélations entre les données phytosociologiques et bioclimatiques en région méditerranéenne.

Ainsi, il est évident que le Maroc, sans doute avec l'Espagne et la Turquie, représente en région méditerranéenne, une des régions à la fois les plus complexes et les plus riches, de par ses peuplements arborés. Cette situation qui est malheureusement en équilibre très instable, risque de se détériorer rapidement en raison des agressions humaines sans cesse plus dramatiques. Il est donc nécessaire que des mesures de protection adéquates soient prises dans les délais les plus brefs afin d'assurer la protection des structures les plus menacées, mais également de leur ensemble.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ABI-SALEH B., BARBERO M., NAHAL I. et QUEZEL P., 1976 - Les séries forestières de végétation au Liban, *Bull. Soc. Bot. France*, 123 : 541-560
- ACHHAL A., 1986 - Etude phytosociologique et dendrométrique des écosystèmes forestiers du bassin-versant du N'Fis (Haut-Atlas Central). Thèse Doct. es Sc. Fac St-Jérôme Marseille. 204 p. + annexes.
- BARBERO M., BENABID A., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S. et SANTOS A., 1982 - Contribution à l'étude des ACACIO-ARGANIETALIA au Maroc sud-occidental, Documents phytosociologiques, N.S. VI 311-338, Camerino.
- BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S., 1981 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-forestiers du Maroc, *Phytocoenologia*, 9 (3) 311-412.
- BENABID A., 1982 - Etudes phytoécologiques, biogéographiques et dynamique des associations et séries silvatiques du Rif occidental (Maroc), Thèse Doct. es Sc. Fac St. Jérôme Marseille, 199 p. + annexes.
- BENABID A., 1984 - Etude phytoécologique des peuplements forestiers et préforestiers du Rif centro-occidental (Maroc), Trav. Inst. Sc., ser bot. n° 34, Rabat, 64 p.
- DEIL U., 1984 - Zur Vegetation im Zentralen Rif (Nordmarokko), J. Cramer ed. *Dissertationes Botanicae*, 74, 179 p.
- EMBERGER L., 1939 - Aperçu général sur la végétation du Maroc, Veroff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich 14 : 40-157.
- FENNANE M., 1982 - Analyse phytogéographique et phytoécologique des Tetracliniaies marocaines - Thèse spécialité, Fac Sc. Marseille St. Jérôme Marseille, 146 p.
- PELTIER J.P., 1982 - La végétation du bassin de l'Oued Sous (Maroc) - Thèse Doct. es Sc. Un. Med. et Sc. Grenoble, 201 p. + annexes.
- QUEZEL P., 1957 - Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord, *Encycl. Biol. et Ecol.*, Lechevalier ed. Paris, 463 p.
- QUEZEL P., 1980 - L'homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche-Orient, *Naturalia Monspeliensia*, N° hors série, Montpellier, 147-152.

- QUEZEL P. et BARBERO M., 1981 - Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à Genévriers au Maroc, *Bull. Soc. Broteriana*, Ser. 2 : 1137-1160.
- QUEZEL P., BARBERO M., BONIN G. et LOISEL R., 1980 - Essai de corrélations phytosociologiques et bioclimatiques entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne, *Naturalia Monspeliensia*, N° hors série, Montpellier, 89-100.
- RIVAS-GODAY S. et RIVAS-MARTINEZ S., 1969 - Matorrales y tomillares de la península ibérica comprendidos en la Clase *ONONIDO-ROSMARINETEA*, *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 255-201, Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1974 - La vegetación de la Clase *QUERCETALIA ILICIS* en España y Portugal, *Ann. Inst. Bot. Cavanilles* 31 (2) : 1495-1554 Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ S., COSTA M. et ITZCO J., 1984 - Sintaxonomía de la clase *QUERCETALIA ILICIS* en el mediterráneo occidental, *Not. Soc. italiana Fitosociología*, 19 (II), 71-96.
- TREGUBOV V., 1963 - Etude des groupements végétaux du Maroc oriental méditerranéen, *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, XXIII : 121-196.
- ZERAIA L., 1981 - Essai d'interprétation comparative des données écologiques phénologiques et de production subéro-ligneuse dans les forêts de Chêne liège de Provence cristalline et d'Algérie - Thèse Doct. Etat. Fac. Aix-Marseille III. Fac. Sc. St-Jérôme Marseille, 367 p. + annexes.

	Aride	Semi-aride	Sub-humide	Humide
Oro-Méditerranéen	//	<i>Junipero thuriferae - Quercion</i>	<i>Junipero thuriferae - Quercion</i>	<i>Junipero thuriferae - Quercion</i>
Montagnard Méditerranéen	//	<i>Junipero thuriferae - Quercion</i>	<i>QUERCO - CEDRETALIA</i> <i>Junipero thuriferae - Quercion</i>	<i>QUERCO - CEDRETALIA</i>
Supra-Méditerranéen et Méditerranéen supérieur	//	<i>Junipero thuriferae - Quercion</i>	<i>Balansaeo - Quercion</i> <i>Junipero - Rhamnion</i>	<i>QUERCO - CEDRETALIA</i>
Méso-Méditerranéen	<i>Ephedro - Juniperion</i>	<i>Ephedro - Juniperion</i>	<i>Balansaeo - Quercion</i> <i>Junipero - Rhamnion</i>	<i>Balansaeo - Quercion</i> <i>Rhamno - Quercion</i>
Thermo-Méditerranéen	<i>Ephedro - Juniperion</i> <b>2</b>	<i>Tetraclini - Pistacion</i> <i>Ephedro - Juniperion</i> <b>3</b>	<i>Oleo - Quercion</i> <i>Asparago - Rhamnion</i> <i>Tetraclini - Pistacion</i> <b>4</b>	<i>Oleo - Quercion</i> <i>Quercion fruticosae</i>
Infra-Méditerranéen	<i>Senecio - Arganion</i> <b>1</b>	<i>Acacion gummiferae</i>	//	//

Tableau n° I - Signification bioclimatique et altitudinale schématique des alliances marocaines se rattachant aux *QUERCETEA ILICIS*. En gras (et en majuscules pour les *QUERCETEA PUBESCENTIS*), les alliances généralement potentielles, en maigre les alliances correspondant aux groupements de manteau : 1 - *ACACIO-ARGANETALIA*, 2 - *EPHEDRO-JUNIPERETALIA*, 3 - *PISTACIO-RHAMNETALIA*, 4 - *QUERCETALIA ILICIS*. Les cases vides correspondent à des structures absentes ou encore trop mal connues au Maroc.

## Notes phytosociologiques nord-africaines :

### contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien.

S. AIME★  
G. BONIN★★  
A. CHAABANE★★★  
R. LOISEL★★★★  
H. SAOUDI★★★

Résumé : A partir de données inédites et des travaux antérieurs sur les peuplements de chêne zéen du littoral algéro-tunisien, les auteurs proposent une interprétation de la syntaxonomie de ces formations. Ils décrivent notamment trois associations et une alliance se rapportant aux *Quercus-Cedretalia atlanticae* Barbero, Loisel et Quezel 1974.

Summary: Using unpublished data and past studies done on *Quercus faginea* subspecies *baetica* var. *mirbeckii* populations located in littoral zones of Algeria and Tunisia, the authors provide a new syntaxinomic interpretation of these formations. Among others, They describe three associations and one alliance related to the *Quercus-Cedretalia atlanticae* Barbero, Loisel and Quezel, 1974.

MOTS CLES : *Quercus faginea*, Syntaxonomie, *Quercetia ilicis*, *Quercetia pubescentis*, littoral algéro-tunisien.

#### INTRODUCTION

La présente étude est consacrée à l'analyse synsystématique des formations à chêne zéen, développées en zone littorale depuis l'Ouest algérien jusqu'en Tunisie nord-occidentale.

Les systématiciens ont décrit un nombre important de micromorphes au sein de l'espèce chêne zéen; en attendant les résultats des recherches actuellement en cours dans le laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne de l'Université d'Aix-Marseille III, nous nous en tiendrons à la nomenclature classiquement admise par la majorité des auteurs ayant travaillé en Afrique du Nord et nommerons le chêne zéen étudié *Quercus faginea* Lamk. subsp. *Baetica* (Webb.) DC for. *mirbeckii* (Dun.) Maire, souvent résumé par l'appellation chêne de Mirbeck.

Les peuplements analysés se développent depuis l'Oranie (Monts de Tlemcen et groupements littoraux) jusqu'en Kroumirie, en passant par l'Atlas tellien de l'Algérie centro-littorale et surtout les Grande et Petite Kabylies.

Si, sur les monts de Tlemcen et le Tell algérois, le chêne zéen reste une espèce actuellement largement dominée par le chêne vert, il constitue dans la partie orientale de son aire littorale algéro-tunisienne, des unités de végétation relativement étendues, en concurrence, le plus souvent avec la suberaie et localement, la cèdraie et la sapinière (Kabylie).

★ Département de Biologie, Université d'Oran, Essenia, Oran, Algérie.

★★ Laboratoire de Biosystématique et Ecologie méditerranéenne St Charles 3 Pl. V. Hugo Université de Provence 13331 Marseille Cedex 3

★★★ Institut sylvo-pastoral de Tabarka . TABARKA Tunisie

★★★★ Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne Fac. St. Jérôme Rue H. Poincaré 13397 Marseille cedex 13.

Après les récentes publications de RIVAS-MARTINEZ et RIVAS-GODAY (1975) pour l'Espagne et de BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ (1981) pour le Maroc, étapes importantes de la connaissance synsystématique des formations végétales de la Méditerranée occidentale, il nous a paru intéressant de faire le point, en Algérie et en Tunisie, sur la signification phytosociologique des zénaies; ces formations ont déjà fait l'objet de diverses études mais l'absence de canevas synsystématique empêchait les différents auteurs d'aller, bien souvent, au-delà de la description d'associations provisoires qui n'étaient rattachées à aucune unité phytosociologique précise.

#### I-LES TRAVAUX ANTERIEURS-

Après MAIRE (1926), SCHMID souligne en 1950, les affinités étroites existant entre la flore des zénaies nord-africaines et les forêts médio-européennes.

La première approche phytosociologique moderne est à mettre à l'actif de BRAUN-BLANQUET (1953) qui en Kroumirie, met l'accent sur la parenté des peuplements de chênes de Mirbek de cette région de Tunisie, avec les formations forestières européennes acidophiles. Il décrit, à partir de deux relevés, une association à Quercus mirbeckii et Ficaria valtaeifolia, admettant comme caractéristiques provisoires: Asperula loevigata, Galium ellipticum, Scilla aristidis, Viola dehnardtii, Luzula forsteri, Dryopteris lobata, Viola riviniana, Stellaria holostea, Potentilla micrantha et Teucrium scorodonia.

QUEZEL, en 1956, publie une étude fondamentale sur les chênes à feuilles caduques de Kabylie et propose notamment:

- une association à Quercus faginea et Rubus incanescens.
- une association à Quercus faginea et Lysimachia cousiniana
- une association à Quercus faginea et Epimedium perralderianum.

Nous reviendrons en détail sur ces unités.

DEBAZAC (1958) après une publication en collaboration avec GUINOCHET et René MOLINIER (1952) distingue en Kroumirie:

-une forêt de chêne zéen où se côtoient des espèces caractéristiques de la classe des Quercetea ilicis et des taxons témoignant d'une ambiance plus froide et caractérisant un "étage de basse montagne".

-une forêt de chêne zéen que DEBAZAC assimile à la sous-association à Ilex aquifolium individualisée par QUEZEL au sein de l'association à Quercus faginea et Rubus incanescens; cette forêt caractérise "un étage montagnard" représenté essentiellement sur le Djebel Ghorra.

SCHOENENBERGER, FLORET et SOLER (1967) différencient, en Kroumirie encore un étage de végétation humide (sous-étage supérieur) pour la série du chêne zéen avec trois groupements:

- groupement à Quercus faginea, Quercus afares et Sanicula europaea.
- groupement à Quercus faginea, Hypericum androsaemum et Laurus nobilis
- groupement à Quercus faginea et Agrimonia eupatoria.

Cette analyse est reprise par SCHOENENBERGER en 1970 (in HOENISCH, MESTROVIC, SCHOENENBERGER et SHRODER, 1970).

TIMBAL (1971) analyse les relations entre suberaies et zénaies et retient des zénaies d'altitude (région du Dj. Feidja, Dj. Statir, et Dj. Ghorra) qu'il oppose aux formations de basse altitude. LOISEL (1976) souligne le parallélisme étroit existant entre les suberaies et chênaies caducifoliées des massifs siliceux de France méridionale et le complexe chêne-liège - chêne zéen de Kabylie et Kroumirie.

En 1986, TOUBAL BOUMAZZA individualise une série supraméditerranéenne du chêne zéen, dans le massif de l'Edough (partie orientale de la petite Kabylie)

- une forêt à Cytisus triflorus, Crataegus monogyna, Pteridium aquilinum et Rubus incanescens
- une forêt à Castanea sativa
- une forêt à Alnus glutinosa, Laurus nobilis et plus rarement Ilex aquifolium.

## II-SYNSYSTEMATIQUE DES ZÉENAIES DU LITTORAL ALGERO-TUNISIEN.

Les forêts étudiées se rattachent, sur le plan phytosociologique à deux classes:

-Quercetea ilicis Br.-Bl. 1947

-Quercetea pubescentis .

### II<sub>1</sub> -Les groupements des Quercetea ilicis.

Au niveau des formations analysées, la classe des Quercetea ilicis n'est représentée que par l'ordre des Quercetalia ilicis (Br-Bl. 1938) RIVAS-MARTINEZ 1974 qui réunit "les communautés forestières constituées et conditionnées par l'existence d'arbres".

Les espèces caractéristiques de cet ordre, rencontrées dans les relevés, sont: Asplenium adiantum-nigrum subsp. onopteris, Carex longiseta, Cytisus triflorus, Melica pyramidalis, Galium ellipticum, Moehringia pentandra, Pulicaria odora, Ruscus aculeatus, Viola dehnhardtii, Viburnum tinus, Phillyrea media, Quercus suber, Aristolochia baetica, etc...

Elles sont accompagnées des taxons ci-après caractéristiques de la classe (y compris les caractéristiques transgressives de l'ordre Pistacio-Rhamnetalia alaterni RIVAS-MARTINEZ 1974): Smilax aspera var. genuina, Rubia peregrina subsp. peregrina, Geranium purpureum, Asparagus acutifolius, Clematis flammula, Daphne gnidium, Arbustus unedo, Rhamnus alaternus, Lonicera implexa, Lonicera etrusca, Phillyrea angustifolia, Jasminum fruticans, Pistacia lentiscus, Quercus coccifera, etc....

Les peuplements littoraux de chêne zéen analysés se rattachent à deux des alliances de cet ordre.

-Oleo sylvestris-Quercion rotundifolio-suberis Barbero, Quezel, Rivas-Martinez 1981

-Quercion suberis Loisel 1971.

### II<sub>11</sub> -Phillyreo mediae-Quercetum fagineae nov. ass.

Caractérisée par Phillyrea media, Viburnum tinus, Acanthus mollis et Laurus nobilis, cette association appartient à l'alliance Oleo sylvestris-Quercion rotundifolio-suberis dont elle présente les caractéristiques suivantes: Rubia peregrina subsp. longifolia, Ruscus hypophyllum, Smilax aspera subsp. mauritanica, Olea europea var. sylvestris, Myrtus communis, Clematis cirrhosa et Ceratonía siliqua.

Les formations correspondant à cette association comptent parmi les plus thermophiles des zéenaies. Les peuplements sont, la plupart du temps très proches du littoral en ambiance thermoméditerranéenne; on les observe depuis l'Oranie jusqu'en Kroumirie.

Ces forêts, souvent réduites quant à l'espace occupé, se développent essentiellement en bordure de cours d'eau voire dans le lit majeur de ceux-ci quand ils présentent un régime d'oued.

Sur le plan bioclimatique, on les observe tant dans les étages humide et subhumide (Kroumirie, Kabylie, Atlas tellien algérois, etc...) que semi-aride (Oranie) ou manifestement le chêne zéen est aux limites de ses capacités de tolérance et ne se développe qu'à la faveur d'une compensation hydrique liée à une nappe phréatique peu éloignée.

Trois aspects ont pu être reconnus au sein de cette association:

-sous-association aristolochietosum baeticae admettant comme différentielles Aristolochia baetica, Chamaerops humilis, Ampelodesmos mauritanica, Pistacia lentiscus, Quercus coccifera, Tetraclinis articulata (seul cas où nous avons pu observer le thuya de Berbérie et le chêne zéen côte à côte); ce syntaxon est limité à quelques thalwegs descendant vers le littoral oranais entre 250 et 500 mètres d'altitude (djabel Murdja-djo, Ain el Far)

-sous-association moehringietosum pentandrae avec Moehringia pentandra, Calamintha clinopodium, Cardamine hirsuta et Fumaria capreolata; cet aspect de l'association s'observe en Kroumirie, en bordure de certains oueds (Oued Ma, Oued Daraoui, O. Roumi etc...); il semble correspondre à une humidité plus forte, au moins au niveau du substrat et à une fréquentation plus importante par le troupeau enrichissant les sols en azote.

-l'aspect le plus fréquent et ne présentant pas les différentielles précédentes se développe essentiellement en petite Kabylie (gorges de Taza, Edough) et en Tunisie (O. Meurdjah).

Le Phillyreo mediae-Quercetum fagineae montre des affinités réelles avec le Rusco hypo-phylli-Quercetum canariensis Rivas-Martinez 1975 décrit de la région d'Agésiras et reconnu près de Tanger par BARBERO, QUEZEL et RIVAS-MARTINEZ (1981).

II<sub>12</sub>-Lysimachio cousiniana-Quercetum fagineae Quezel 1956.

Le tableau 2 réunit 16 relevés se rattachant à cette association décrite par QUEZEL en 1956 et admettant comme caractéristique Lysimachia cousiniana et Vinca media.

Les 7 premiers relevés ont été effectués par Quezel en 1955, les autres par l'un d'entre nous entre 1976 et 1979 soit vingt à vingt-cinq ans plus tard.

Si le rattachement de cette association à la classe des Quercetea ilicis et à l'ordre des Quercetalia ilicis ne peut prêter à contestation, la question s'est posée de son intégration à une alliance donnée. La présence de Cytisus triflorus, Pulicaria odorata, Melica pyramidalis et Quercus suber nous a conduit à la ranger à côté des suberaies, dans l'alliance Quercion suberis Loisel 1971.

On remarquera, au niveau du cortège floristique, la relative fréquence d'espèces transgressives des Quercetea pubescentis qui étaient exceptionnelles dans l'association précédente. Développée entre le bord de mer et 1000-1100 mètres d'altitude, en ambiance méditerranéenne humide (plus rarement subhumide) chaude à tempérée, cette association se rencontre dans les monts de Tlemcen, dans l'ouest algérien, l'Atlas tellien (Dj. Tamesguida près de Mouzaia, Meurdjah près de Blida) la petite Kabylie (Guerrouch, Edough, etc...) et en Kroumirie (Tabarka notamment) bien que les caractéristiques semblent manquer dans la partie orientale de son aire.

La comparaison des relevés figurant sur le tableau 2 est riche d'enseignements à plus d'un titre:

-les relevés 1 à 3 réalisés par Quezel en 1955 correspondent à la sous-association lauretosum nobilis décrite par Quezel et se différenciant par Laurus nobilis, Hedera helix, Sanicula europaea, Acanthus mollis, Acer obtusatum, Prunus avium, Acer campestre, et Scolopendrium officinale; cette sous-association s'accorde avec l'ambiance la plus humide.

-Les relevés 4 à 7 représentent l'aspect le plus fréquent de l'association, pouvant être différencié par Ranunculus spicatus, qui semble trouver en petite Kabylie, son optimum de développement à ce niveau.

Les relevés 1 à 7 se distinguent assez nettement des autres plus récents et pour certains réalisés certainement dans des stations très voisines des premiers, par leur plus grande richesse en espèces caractéristiques d'une ambiance forestière; les relevés effectués après 1975, se remarquent également par la grande fréquence de Ruscus aculeatus, Crataegus monogyna, Agrimonia eupatoria, Cynosurus elegans, Rubus ulmifolius, Rosa canina; Il est probable que les différences observées soient le résultat d'une pression humaine plus accentuée.

-On notera enfin, que les relevés 14, 15 et 16 relativement proches du littoral donc en ambiance plus chaude, s'individualisent par la présence de Phillyrea media et localement en Kroumirie, Ceratonia siliqua et Myrtus communis, ce qui n'est pas sans rappeler la précédente association. Remarquons qu'un facies à Castanea sativa (R. 16) peut être individualisé, au sein de cet ensemble, sur le massif de l'Edough.

II<sub>2</sub>- Les groupements des Quercetea pubescentis

La classe des Quercetea pubescentis qui réunit la plupart des groupements forestiers caducifoliés thermophiles sud-européens, est représenté sur le littoral de l'Afrique du Nord par l'ordre des Querceto-Cedretalia atlanticae Barbero, Loisel et Quezel 1974.

Les espèces suivantes le caractérisent au niveau des forêts de chêne zéen prises en compte dans ce travail: Daphne laureola subsp. laureola, Lamium longifolium, Doronicum atlanticum, Geum sylvaticum subsp. atlanticum, Primula vulgaris var. atlantica, Scilla hispanica var. algeriensis, Cedrus atlantica, Campanula trachelium var. mauritanica, Geum urbanum var. mauritanicum, Geranium atlanticum, auxquelles on doit pouvoir également ajouter Ranunculus spicatus et Lamium flexuosum.

Nous avons pu, au sein de cet ordre, reconnaître deux alliances

- Paeonio atlanticae-Cedrion atlanticae Barbero, Quezel et Rivas-Martinez 1981 admettent pour caractéristiques : Myosotis alpestris ssp. sylvatica var. latifolia, Paeonia coriacea var. atlantica, Senecio perralderianus var. typicum, Veronica montana, Potentilla micrantha, Vicia ochroleuca subsp. atlantica, Saxifraga carpetana subsp. atlantica et Viola munbyana var. kabylica; cette alliance correspond aux zénaies les plus froides de Kabylie.

- Scutellarion columnae avec pour caractéristiques et différentielles : Myosotis collina, Achillea ligustica, Galium elongatum, Lampsana communis, Scutellaria columnae, Sedum cepea, A lchemilla arvensis; c'est à cette unité systématique que se rattache la plupart des zénaies de Kroumirie. Remarquons à propos de cette liste que Galium elongatum est mentionné dans les flores comme une espèce des milieux très humides voire marécageux; c'est néanmoins à ce taxon que nous avons rattaché le Galium observé fréquemment dans les peuplements de Chênes zéens de Tunisie nord-occidentale; SCHOENENBERGER ( 1970 ) l'y avait également observé.

II<sub>21</sub> - Les groupements du Paeonio atlanticae-Cedrion atlanticae

Outre l'association à A bies numidica et A sperula odorata décrite par QUEZEL en 1956, deux associations se rattachent à cette alliance

- Rubo incanescens-Quercetum fagineae Quezel 1956 em.
- Epimedio perralderiani-Quercetum fagineae Quezel 1956

II<sub>211</sub> - Rubo incanescens-Quercetum fagineae

En décrivant cette association de l'Akfadou, QUEZEL (1956) met l'accent sur la plus grande fréquence des espèces sylvatiques de " basse altitude " telles que Ruscus aculeatus, Rubia peregrina, Asparagus acutifolius, Carex longiseta, etc. et rattache implicitement l'association à la classe des Quercetea ilicis.

Pour l'auteur, l'association est caractérisée par diverses transgressives des peuplements "montagnards" et notamment Doronicum atlanticum, Potentilla micrantha, Myosotis alpestris, Scilla hispanica, etc.

Il semble qu'aujourd'hui, avec les progrès de nos connaissances en phytosociologie, le statut de cette association doit être modifié; le Rubo incanescens-Quercetum fagineae est en effet à intégrer aux Quercetea pubescentis et plus particulièrement à l'alliance Paeonio atlanticae-Cedrion atlanticae dont elle constitue, au moins sur le littoral algérien, le groupement le plus xérique.

Deux sous-associations peuvent être individualisées dans cet ensemble développé entre " 800 et 1400 m " .

- une sous-association ilicetosum aquifolii, riche en espèces recherchant un taux élevé d'humidité atmosphérique et édaphique donc localisées pour l'essentiel " au bord des sources ou au fond des ravins humides ". Au contact des Aulnaies, elle s'individualise par Ilex aquifolium, Athyrium filix foemina, Euphorbia amygdaloides, Dryopteris felix mas et Blechnum spicant.

- une sous-association cytisetosum triflori, représentant l'aspect le plus fréquent du groupement et se différenciant notamment par des espèces transgressives des Quercetea ilicis : Geranium purpureum, Cytisus triflorus, Phlomis bovei, Asplenium onopteris, Clematis flammula, etc.

Plus xérique, elle établit la transition avec les zénaies à Lysimachia cousiniana.

Dans son ensemble, l'association paraît s'accorder avec une ambiance humide ( à subhumide ) tempérée.

II<sub>212</sub> - Epimedio perralderiani -Quercetum fagineae

Cette association est pour QUEZEL (1956) "absolument unique en Afrique du nord ".

En effet, le simple examen du Tableau n°4 montre la richesse remarquable de ce type de zénaies.

Observée entre 1100 et 1600 m, elle admet, sur les djebels de Petite Kabylie

entre Bejaia et El Kol où elle se développe, pour caractéristiques Quercus afares, Epimedium perralderianum, Moehringia stellarioides, Acer campestre, Cyclamen atlanticum, Elymus europaeus, Podanthum trichocalycinum, Veronica serpyllifolia, Chelidonium majus, Inula conyza, Scolopendrium officinale, Danaa verticillata retenus par QUEZEL et auxquels nous adjoindrons Melica uniflora.

Trois sous-associations sont individualisables

- sorbetosum torminalis Quezel 1956 avec Sorbus torminalis, Viburnum lantana, Evonymus latifolius var. kabylicus, Platanthera montana et Cephalanthera xyphophyllum. D'après Quezel, cette sous-association est localisée, entre 1300 et 1600 m, sur les substrats calcaire de l'Adrar ou Mellal, le Babor et le Tababor.

- digitaletosum atlanticae Quezel 1956 avec Digitalis atlantica, Mercurialis perennis, Veronica montana et Sanicula europaea, qui, aspect optimal de l'association d'après l'auteur, se développe au-dessous de la précédente sur le plan altitudinal.

- smyrnetosum olusatrum Quezel 1956 se différenciant par Smyrniolum olusatrum et Smyrniolum rotundifolium; elle occupe les sommets du massif de Tamesguida et s'individualise par sa relative pauvreté en caractéristiques de l'association.

II<sub>22</sub> - Les groupements du Scutellarion columnae

Les relevés correspondant à cette alliance sont réunis dans le tableau n°5.

Deux associations ont pu être distinguées

- Ilico aquifolii-Quercetum fagineae

- Moehringio pentandrae-Quercetum fagineae

II<sub>221</sub> - Ilico aquifolii-Quercetum fagineae

Les trois premiers relevés du tableau n°5 correspondent à cette association. Très rare, ce type zénaie occupe les zones les plus froides et les plus humides du Djebel Bir et du Djebel Ghorra, au-dessus de 1000 m.

Il s'agit certainement d'un groupement parmi les plus riches en espèces rares de Kroumirie.

Outre les caractéristiques de l'alliance, on note les espèces suivantes qui caractérisent l'association: Circaea lutetiana, Festuca drymeja, Potentilla micrantha, Stellaria holostea, Ilex aquifolium, Doronicum atlanticum, Smyrniolum rotundifolium, Smyrniolum olusatrum, Lactuca muralis, Sanicula europaea et Ajuga reptans.

Toute proportion gardée, l'Ilico aquifolii-Quercetum fagineae est l'équivalent au sein du Scutellarion columnae de l'Epimedio-Quercetum fagineae au niveau du Paeonio-Cedrion atlanticae; remarquons également que certaines des espèces de cette alliance se retrouvent dans l'association kroumir.

Compte tenu de l'intérêt majeur, sur le plan biogéographique de ce syntaxon il conviendrait d'en parcourir en détail les zones les plus froides de la Kroumirie pour préciser sa répartition et son extension.

II<sub>222</sub> - Moehringio pentandrae-Quercetum fagineae

Il s'agit d'une association développée le plus souvent au-dessus de 700-800 m d'altitude.

Son cortège floristique montre un net appauvrissement par rapport à l'association précédente.

Les espèces suivantes servent à caractériser et à différencier ce syntaxon: Urginea maritima, Asphodelus microcarpus, Pulicaria odora, Cardamine hirsuta, Moehringia pentandra, Agrimonia eupatoria et Rubus incanescens.

Manifestement il s'agit d'une association très marquée par la pression humaine et la fréquentation du troupeau. On notera, à ce titre, l'absence quasi totale d'arbres (mis à part Quercus faginea) à son niveau et l'abondance d'Urginea maritima, Asphodelus microcarpus et Cardamine hirsuta.

Deux sous-associations sont distinguées.

- brunelletosum vulgaris correspondant à une ambiance plus humide et plus froide; les espèces différentielles en sont Brunella vulgaris, Myosotis collina, Tamus

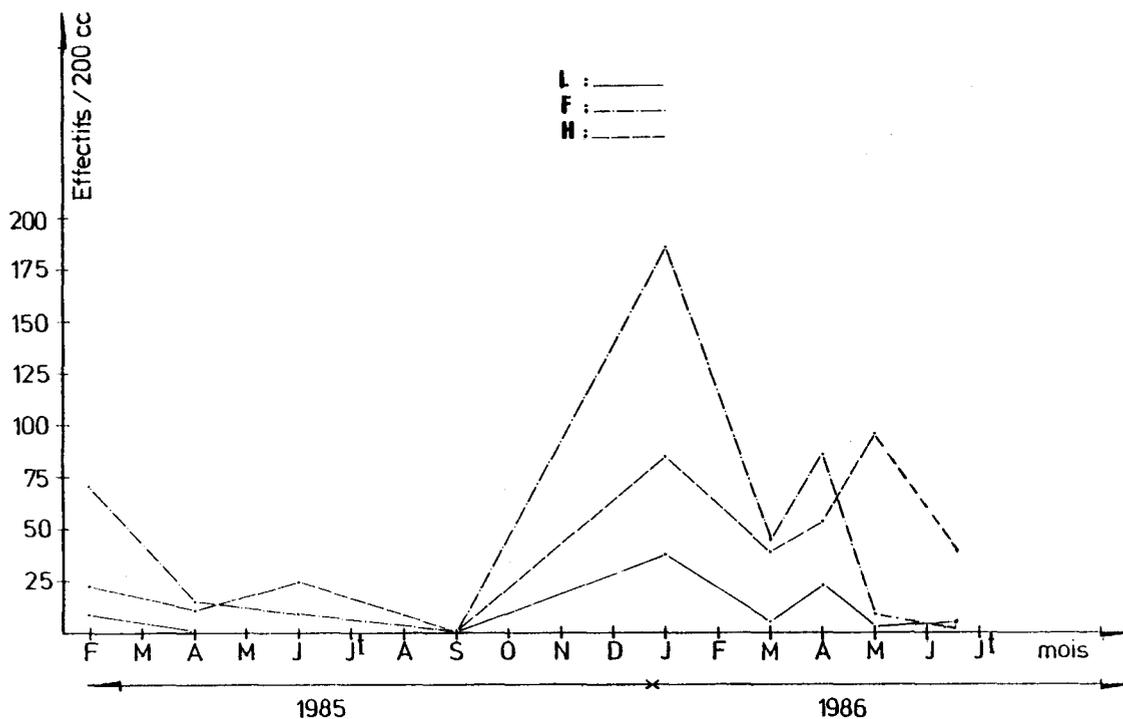


Fig. 2 - Répartition mensuelle moyenne (sur six répétitions par mois) d'*Onychiurus zschokkei* dans les trois couches de la litière de chêne vert.

Pour tous les mois de l'année, les effectifs sont plus bas dans la couche L avec un pic en janvier et un autre plus petit en avril 1986.

En 1985, d'avril à septembre, aucun *Onychiurus* n'a été trouvé dans les prélèvements.

A partir de septembre, les effectifs augmentent dans les trois couches, avec des pics maxima en janvier, la couche F abritant plus d'*Onychiurus*.

Le fait le plus intéressant concerne les inversions observées en juin 1985 et mai 1986, où le maximum de population se situe dans la couche H.

Une remarque concerne l'âge moyen des individus récoltés. En effet, dans tous les prélèvements, sauf ceux de juin 85 et mai 1986, les individus sont de grande taille, adultes. Par contre, dans ceux de la fin du printemps, 80 à 90 % d'entre deux sont des jeunes.

L'évolution temporelle de la profondeur moyenne (M) et son écart (S) ont été calculés selon la technique de USHER (1970) :

$$M = \frac{\sum_{i=1}^K d_i n_i}{N}$$

K = nombre de couches de l'échantillon (ici 3)

N = nombre d'individus dans l'échantillon

$n_i$  ( $i = 1, 2, 3$ ) = nombre d'individus dans la couche considérée

$d_i$  = centre de la couche à une profondeur donnée (ici  $d_1 = 0,75$  cm,  $d_2 = 2,6$  cm,  $d_3 = 5,5$  cm)

$$S = \sqrt{\frac{1}{N} \left( \sum_{i=1}^K n_i d_i^2 - \frac{\left( \sum_{i=1}^K n_i d_i \right)^2}{N} \right)}$$

La profondeur moyenne (fig. 3) varie pendant l'année. Elle est maximum en été (juin et juillet). C'est en janvier et février que l'espèce est la plus près de la surface (tableau I). L'écart est extrêmement grand, les valeurs les plus basses se situant en février et en juin qui correspondent aux valeurs de la profondeur moyenne la plus faible (février) et la plus élevée (juin 1986).

communis, Ranunculus spicatus, Cynosurus elegans et Asphodelus cerasifer ( relevés 4 à 12 )

- les autres relevés se distinguent par un appauvrissement très net au niveau floristique et par une thermophilie et une xérophilie relativement plus marquées comme en témoigne la présence d'espèces plus fréquentes des Quercetea ilicis et la plus grande rareté des Quercetea pubescentis y compris les caractéristiques d'ordre et d'alliance. Cette sous-association s'individualise notamment par Daphne gnidium, Melica pyramidalis et localement même Myrtus communis, Ceratonia siliqua et Rubia peregrina subsp. longifolia, établissant ainsi la transition vers le Phillyreo mediae-Quercetum fagineae thermoméditerranéen.

Il est indéniable que cet aspect de l'association correspond à une dégradation plus poussée du tapis végétal en relation avec la forte concentration des populations observée en Kroumirie.

### III - CONCLUSION

A l'issue de ce travail et en restant toujours dans le strict cadre phytosociologique, quelques remarques s'imposent.

- L'alliance tunisienne Scutellarion columnae est le dernier écho vers l'est de l'ordre Querco-Cedretalia atlanticae qui montre son extension maximum au Maroc, bien que l'association algérienne Epimedio perralderiani-Quercetum fagineae en soit le représentant le plus remarquable sur le plan floristique.

- Le Chêne zéen organise des structures de végétation climaciques tant au niveau de la classe des Quercetea ilicis que de celle des Quercetea pubescentis; il ne saurait donc être caractéristique de l'une ou de l'autre de ces classes ou des unités subordonnées.

- Il existe un gradient thermique décroissant très net depuis les zénaies de l'Epimedio perralderiana-Quercetum fagineae à celles du Phillyreo mediae-Quercetum fagineae; il se traduit à la fois par une régression des caractéristiques des Quercetea pubescentis et une augmentation de celles des Quercetea ilicis.

Notons à ce propos que certaines des espèces qui, au Maroc, ont été incluses dans la liste des caractéristiques des unités de cette classe, semblent montrer, en Algérie littorale et en Kroumirie, un développement optimal dans les zénaies d'altitude; nous pensons notamment à Balansea glaberrima et dans une moindre mesure à Phlomis samia subsp. bovei.

- D'autres espèces, au statut pratiquement certain en Europe, posent problème en Afrique du nord; il s'agit en particulier de Brachypodium silvaticum qui s'observe depuis les ensembles les plus thermophiles jusqu'aux formations les plus alticoles. Il serait certainement intéressant d'étudier de telles espèces sur le plan systématique.

<i>Quercus faginea</i>	+	4.4	4.2	4.4	3.3	5.2	3.2	4.2	3.3	5.5
<u>Caractéristiques et différentielles d'association</u>										
<i>Phillyrea media</i>	2.2	1.2	2.2	.	1.1	1.2	1.1	5.3	2.2	1.1
<i>Viburnum tinus</i>	.	1.1	2.1	2.2	1.1	2.2	1.1	+	1.2	.
<i>Acanthus mollis</i>	+	1.1	1.1	.	1.1	+	.	.	.	+
<i>Laurus nobilis</i>	.	.	.	1.2	2.1	.	+	1.1	1.1	.
<u>Caractéristiques de l'alliance Oleo-Quercion rotundifolio-suberis</u>										
<i>Rubia peregrina</i> ssp. <i>longifolia</i>	1.1	+	2.1	1.1	2.1	1.2	1.1	1.1	+	.
<i>Ruscus hypophyllum</i>	1.1	3.4	2.2	2.2	.	2.1	+	.	1.1	+
<i>Arisarum vulgare</i> var. <i>subexsertum</i>	.	.	+	1.1	1.1	+	.	2.1	1.1	+
<i>Smilax aspera</i> ssp. <i>mauritanica</i>	3.1	.	.	2.1	+	+	+	+	1.1	.
<i>Olea europea</i> var. <i>sylvestris</i>	+3	+	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Myrtus communis</i>	.	.	.	.	.	+	+	1.2	.	.
<i>Clematis cirrhosa</i>	.	.	.	.	1.1	.	.	1.1	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Caractéristiques de l'ordre des Quercetalia ilicis</u>										
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i> ssp. <i>onopteris</i>	.	+	+	1.1	1.1	+	.	2.2	2.1	+
<i>Carex longiseta</i>	+	+	+	+	+	.	.	1.1	.	.
<i>Cytisus triflorus</i>	.	.	+	.	+	.	.	+	+	.
<i>Melica pyramidalis</i>	+	+	.	.	.	1.1	.	.	.	.
<i>Galium ellipticum</i>	.	.	.	.	.	1.1	+	+	.	.
<i>Moehringia pentandra</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1	+
<i>Pulicaria odora</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.
<i>Ruscus aculeatus</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<u>Caractéristiques de la classe des Quercetea ilicis</u>										
<i>Asparagus acutifolius</i>	+	+	+	1.1	+	+	+	+	.	.
<i>Clematis flamula</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	1.1	+
<i>Smilax aspera</i>	.	1.1	1.2	1.1	.	.	1.1	.	.	+
<i>Geranium purpureum</i>	.	+	.	1.1	.	.	+	1.1	.	+
<i>Rhamnus alaternus</i>	.	.	+	.	1.1	.	.	1.1	.	.
<i>Arbutus unedo</i>	.	.	+	.	.	.	1.1	+	2.1	.
<i>Pistacia lentiscus</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Quercus coccifera</i>	2.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ephedra fragilis</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lonicera implexa</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Jasminum fruticans</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Phillyrea angustifolia</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<u>Différentielles de la sous-association oranaise</u>										
<i>Aristolochia baetica</i>	+	1.1	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Chamaerops humilis</i>	1.1	2.1	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ampelodesmos mauritanica</i>	.	1.1	3.2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Tetraclinis articulata</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Compagnes</u>										
<i>Tamus communis</i>	+	+	+	.	+	+	+	+	1.1	1.1
<i>Brachypodium silvaticum</i>	.	+	+	+	+	.	2.2	1.1	.	.
<i>Rubus ulmifolius</i>	.	1.3	+	.	.	.	2.1	+	.	.
<i>Cyclamen africanum</i>	.	.	1.1	1.1	2.1	.	+	.	1.1	+
<i>Ficaria verna</i>	.	.	.	2.1	2.2	.	+	1.1	1.2	+
<i>Crataegus monogyna</i>	.	+	1.1	.	.	+	1.1	.	+	.
<i>Prunus avium</i>	.	.	.	1.1	.	1.1	.	1.1	+	+
<i>Hedera helix</i>	.	.	.	+	1.3	+	.	.	3.1	1.1
<i>Cynosurus elegans</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.
<i>Calamintha vulgaris</i>	.	.	.	.	+	.	.	1.1	+	1.1
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	2.1	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Erica arborea</i>	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Luzula forsteri</i>	.	.	.	.	1.1	.	+	1.1	.	.
<i>Sedum cepaea</i>	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.
<i>Cardamine hirsuta</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1	+
<i>Fumaria capreolata</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+

TABLEAU N° 1

PHILLYREO MEDIAE-QUERCETUM FAGINEAE nov. ass.

Numeros des Relevés	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Quercus faginea</i>	2	3.4	5	3.4	4.5	.	4	5.4	5.4	5.5	5.4	5.4	2.2	4.4	4.4	1.2
<u>Caractéristiques d'association</u>																
<i>Vinca media</i>	2.3	2.3	2.3	2.3	1	+	1	2.2	2.2	3.2	4.2	3.1	2.1	.	.	.
<i>Lysimachia cousiniana</i>	.	+	.	+	+	1	+	+	+	+	1.1	+	.	.	.	.
<u>Caractéristiques de l'Alliance Quercion suberis et de l'Ordre Quercetalia ilicis</u>																
<i>Cytisus triflorus</i>	.	+	+	1	.	.	1	1.1	1.1	+	1.1	1.1	2.1	.	.	1.2
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	+	+	1	+	+	+	+	.	1.1	.	.	+	+	+	.	.
<i>Galium ellipticum</i>	.	.	1	.	+	1	+	.	+	+	1.1	1.1	+	.	.	2.1
<i>Carex longiseta</i>	+	.	1	.	+	+	+	.	+	1.1	1.1	+	1.1	.	.	1.1
<i>Pulicaria odora</i>	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	2.1	1.1
<i>Ruscus aculeatus</i>	+	+	.	.	.	+	.	1.1	1.1	1.1	+	.	1.1	.	.	.
<i>Moerhingia pentandra</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1.1	+	.	.	+	1.1	.
<i>Viola dehnardtii</i>	+	.	.	.	.	+	1	+	1.1	+	+	.	.	.	.	.
<i>Ruscus hypophyllum</i>	1	+	+	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
<i>Viburnum tinus</i>	1.2	1.2	2	1	1.2	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Phillyrea media</i>	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	2.1
<i>Melica pyramidalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	+	.	.	.
<i>Arisarum vulgare</i> var. subxsertum	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Quercus suber</i>	.	.	.	.	.	4	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubia peregrina</i> ssp. longifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.
<i>Olea europea</i> var silvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.3	.	.	.	.	.	.
<i>Aristolochia baetica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Myrtus communis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<u>Caractéristiques de la classe Quercetea ilicis:</u>																
<i>Smilax aspera</i> var. genuina	+	+	1	+	.	+	1	.	+	+	1.1	.	1.1	2.1	1.1	.
<i>Rubia peregrina</i> ssp. peregrina	+	.	+	+	1	1	.	+	1.2	1.1	2.1	.	+	.	.	.
<i>Geranium purpureum</i>	+	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	2.1	.	.
<i>Asparagus acutifolius</i>	+	1	1	+	+	+	+	+	.	.	1.1	+	.	.	.	.
<i>Clematis cirrhosa</i>	+	+	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Clematis flammula</i>	.	.	1	+	.	.	.	1.1	+	.	.	.	.	1.1	1.1	.
<i>Daphne gnidium</i>	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	.	.
<i>Arbutus unedo</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	1.2	+	.	1.1	.	.	.	.
<i>Rhamnus alaternus</i>	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.
<i>Lonicera inflexa</i>	.	.	.	.	.	+	.	1.1	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Phillyrea angustifolia</i>	1	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lonicera etrusca</i>	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	1.1	.	.	.	+
<i>Jasminum fruticans</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<u>Especies transgressives des Querco-Fagea</u>																
<i>Aspidium aculeatum</i>	+	1	1	1	1	+	.	.	+	.	+	.	+	1.1	.	.
<i>Tamus communis</i>	+	.	+	+	.	.	.	+	.	2.1	.	+	.	2.1	+	.
<i>Prunus avium</i>	+	1	+	.	.	.	.	+	1.1	.	.	+	.	.	.	.
<i>Calamintha clinopodium</i>	.	+	.	+	.	.	1	+	1.1	1.1	.	+	.	.	2.1	.
<i>Hedera helix</i>	2	2	5	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Asperula loevigata</i>	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Brunella vulgaris</i>	+	+	.	.	.	.	1	.	1.2	+	.	.	.	.	.	+
<i>Acer opalus</i>	+	1	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Solidago virga-aurea</i>	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Crataegus monogyna</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.
<i>Sanicula europaea</i>	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Geum urbanum</i> var. mauritanicum	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus spicatus</i>	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1.1	.	.	.	.
<i>Viola riviniana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	2.1
<i>Acer campestre</i>	+	.	+	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Campanula trachelium</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex silvatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.
<i>Scolopendrium officinale</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cystopteris fragilis</i>	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lamium flexuosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Ilex aquifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Athyrium filix-foemina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.
<i>Castanea sativa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3.2
<u>Compagnes:</u>																
<i>Cyclamen africanum</i>	.	+	+	+	+	+	1	+	.	+	+	+	1.1	1.1	+	.
<i>Bellis silvestris</i>	1.2	1	+	+	.	.	1	+	+	.	+	.	1.1	1.1	+	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1	+	1	.	+	.	1	1.2	1.1	.	+	.	1.1	.	.	.
<i>Ficaria verna</i>	+	+	+	1	.	.	.	1.1	.	1.3	+	+	2.2	+	+	.
<i>Selaginella denticulata</i>	+	2	1	1	1	+	1	.	2.2	.	.	+	.	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	+	1	.	1	1.3	+	+	.	.	+	+	.	3.2
<i>Cynosurus elegans</i>	.	+	.	.	.	.	.	.	1.1	+	1.1	+	1.1	.	.	1.1

<i>Erica arborea</i>	.	.	.	.	+	.	1	.	+	.	+	2.2	+	.	.	1.2
<i>Rubus ulmifolius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.2	.	+	+	+	+	+
<i>Galium tunetanum</i>	+	1	1	1	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Luzula forsteri</i>	.	+	.	.	+	1	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	+
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+
<i>Arum italicum</i>	+	+	.	1	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1	+	1.1	.	.
<i>Asplenium trichomanes</i>	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Scilla aristidis</i>	+	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Narcissus tazetta</i>	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Acanthus mollis</i>	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

TABLEAU N° 2 -LYSIMACHIO COUSINIANAE-QUERCETUM FAGINEAE Quezel 1956.

numero du relevé	1	2	3	4	5	6	7
Quercus faginea	3	2.3	3	3.4	4.5	4.4	4
<u>Caractéristiques d'association et de l'Alliance Paeonio atlanticae-Cedron atlanticae</u>							
Rubus incanescens	1	1.2	1	1.2	3	1.2	1
Potentilla micrantha	1	+		1	+	+	+
Myosotis alpestris ssp. silvatica	1	+	1				
Veronica montana	+	+	+				
Vicia atlantica	+	+			1		
Heraclium atlanticum	+						
Saxifraga atlantica					+		
<u>Caractéristiques de l'ordre Querco-Cedretalia</u>							
Doronicum atlanticum		+		+	+		+
Primula vulgaris var atlantica	+	+	1				
Scilla hispanica var. algeriensis	1			1			2.3
Geranium atlanticum				+			+
Geum urbanum var mauritanicum				+	+		
Campanula trachelium				+			
<u>Caractéristiques de la classe Quercetea pubescentis et de la surclasse Querco-Fagea</u>							
Aspidium aculeatum	1.2	1	1	1	1	1	+
Lamium flexuosum	+		+	+	+	1	2
Ranunculus spicatus	+	1		+	+	+	
Acer opalus	1		1	2		1	
Hedera helix		3	2	1			+
Ilex aquifolium	+	2	4.5				
Athyrium filix femina	1	1	1.2				
Cystopteris fragilis	+			+		+	
Taxus baccata	1.2	1					
Sanicula europea		1.2	+				
Asperula loevigata	+						+
Alliaria officinalis		+		+			
Brunella vulgaris			+	1			
Prunus avium				+		+	
Calamintha clinopodium				+		+	
Tamus communis				+		+	
Solidago virga-aurea				+		1	
Agrimonia eupatoria				+			+
Euphorbia amygdaloides	+						
Dryopteris filix mas			1				
Blechnum spicant			1				
Orobanchus niger				+			
Arum italicum						+	
Crataegus monogyna							+
<u>Caractéristiques de la classe Quercetea ilicis</u>							
Galium ellipticum	1	+	+	1	1	1	+
Ruscus aculeatus	+	+	+	+			1
Viola dehnhardtii	+		+	+		+	
Geranium purpureum				+	+	+	+
Cytisus triflorus				1	2	1	2.3
Phlomis samia ssp.bovei				+		+	+
Asparagus acutifolius	+				+	+	
Asplenium adiantum nigrum ssp.onopteris				+	+	+	
Clematis flammula				+		+	+
Ruscus hypophyllum	+	1					
Smilax aspera var.genuina							
Pulicaria odora				+	+		
Carex longisetata				+			1
Arisarum vulgare var.subexsertum					+		+
Rubia peregrina ssp. peregrina				+	+	+	
Laurus nobilis		+					
Balansea glaberrima				1			
Aristolochia longa				+			
Lonicera implexa				+			
Moehringia pentandra				+			
Rhamnus alaternus							+
Clematis cirrhosa							+
Phillyrea media							+
Melica pyramidalis							+
<u>Compagnes:</u>							
Scilla aristidis	+	+		1	1		+
Ficaria verna		1	1	1	1		2
Brachypodium sylvaticum		+		+	1	1	1
Pteridium aquilinum				+	1	1	
Narcissus tazetta				1.2	+		+
Bellis silvestris				+	+		+
Ranunculus macrophyllus		+					+
Eryngium tricuspdatum				+		+	

Suite du tableau à la page suivante.

Coronilla atlantica	.	.	.	1	.	.	1
Dactylis glomerata	.	.	.	+	.	.	+
Festuca ovina	.	.	.	+	.	.	+
Luzula forsteri	.	.	.	.	+	1	.
Selaginella denticulata	.	.	.	.	.	+	+
Ranunculus flabellatus	1	.	.	.	.	.	.
Festuca coerulescens	+	.	.	.	.	.	.
Plagius fontanesii	.	.	.	+	.	.	.
Smyrnium olusatrum	.	.	.	+	.	.	.
Anthoxanthum odoratum	.	.	.	1	.	.	.
Arabis albida	.	.	.	+	.	.	.
Teucrium atratum	.	.	.	+	.	.	.
Bromus benekini	.	.	.	.	+	.	.
Umbilicus rupestris	.	.	.	.	+	.	.
Erica multiflora	.	.	.	.	+	.	.
Asphodelus microcarpus	.	.	.	.	+	.	.
Carex halleriana	.	.	.	.	.	.	+
Fedia caput.bovis	.	.	.	.	.	.	+
Prunus insitiata	.	.	.	.	.	.	+
Simethis bicolor	.	.	.	.	.	.	+

Tableau N°3 : RUBO INCANESCENTIS - QUERCETUM FAGINEAE Quezel 1956 em.



Hedera helix	.	.	.	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex remota	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Corydalis solida var.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
bracteosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Epipactis latifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.
Scilla hispanica var.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
algeriensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Agropyrum marginatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
var kabylicum	.	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ilex aquifolium	.	.	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cedrus atlantica	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Melissa officinalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Caracteristiques de la classe des Quercetea ilicis

Galium ellipticum	1.2	l	+	l	l	l	+	l	+	+	l	.	+	l	.	+	.	.	+
Cytisus triflorus	.	.	+	+	2	l	.	l	+	2.3	.	+	l	l	2	2	l	3	.
Asplenium adianthum-nigrum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
subsp. onopteris	l	+	l	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1.2	+	.	.	.	+
Phlomis bovei	.	+	+	.	l	+	l	.	.	.	.	.	.	l	.	.	.	l	.
Geranium purpureum	+	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	l	.	+	.
Balansea glaberrima	+	l	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	l	.	.	l	+	l	l
Viola dehnardtii	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Moerhingia pentandra	+	+	.	.	l	.	.	.	l	+	.	.	l	.	.	.	.	.	.
Carex longiseta	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	l	.	.	.	+
Pulicaria odora	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	l	.	.	.	.	+
Lonicera etrusca	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Arisarum vulgare	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
ssp. subexsertum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	l	.	+

Compagnes:

Ficaria verna	.	.	.	l	.	+	l	l	+	l	l	.	.	.	+	+	2	l	2.3	1.2
Luzula forsteri	.	.	+	.	l	l	.	+	+	+	.	.	.	.	+	+	2.3	1.2	.	+
Galium tunetanum	l	l	l	.	.	+	l	.	.	+	+	+	l	.	.	.	l	l	.	.
Scilla aristidis	+	l	l	.	.	.	.	.	l	l	.	.	l	l	l	l	l	l	l	l
Cyclamen africanum	+	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	+
Brachypodium sylvaticum	.	+	l	.	.	.	.	+	.	+	.	l	.	l	.	.	+	l	+	+
Umbilicus rupestris	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Anthoxanthum odoratum	.	.	.	.	.	+	.	l	l	.	.	.	.	l	.	.	+	+	l	.
Bellis silvestris	l	.	.	l	.	.	.	.	.	.	.	l	.	.	.	+	.	+	+	+
Dactylis glomerata	+	l	.	.	.	+	l	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Tulipa clusiana	l	.	.	.	.	.	.	.	+	+	l	.	.	.	.	.	+	+	l	.
Narcissus tazetta	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	l	.	l	.	.	1.2
Plagium fontanesii	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Asplenium trichomanes	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	l	+	.	+	.	.
Arabis albida	.	.	+	.	+	.	.	l	.	.	.	+	l	.	.	.	.	.	.	.
Petasites fragans	+	.	.	.	.	+	l	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Teucrium atratum	l	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gagea foliosa	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Anthriscus silvestris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Poa bulbosa	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bromus benekini	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Silene chouletii	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Festuca ovina	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Deschampsia flexuosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	l	+	.
Linaria heterophylla	.	.	.	.	.	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	l
Geranium lucidum	.	.	+	l	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Seriola loevigata	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fedia cornu-copiae	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Veronica arvensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Arabis turrata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex halleriana	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

TABLEAU N° 4 / EPIMEDIO PERALDEERIANI - QUERCETUM FAGINEAE  
QUEZEL 1956

N° des relevés : 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

	4.5	5.2	4.4	3.3	4.2	5.4	5.5	5.3	4.4	4.4	4.3	5.4	3.1	2.2	4.1	3.2	3.3	2.2	2.2	
Quercus faginea																				
Caractéristiques et différentielles de l'alliance Scutellarion columnae.																				
Myosotis collina	+	1.1	1.1	1.1	+	.	+	1.1	2.1	+	+	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.
Achillea ligustica	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Galium cf. elongatum	+	.	.	1.1	1.1	2.1	+	+	.	1.1	+	+	.	+	.	1.1	.	+	+	
Lapsana communis	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Scutellaria columnae	1.1	+	.	1.1	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sedum cepaea	+	.	+	+	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alchemilla arvensis	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Caractéristiques de l'association Ilico aquifolii-Quercetum fagineae.																				
Circaea lutetiana	+	2.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Festuca drymeja	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Potentilla micrantha	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stellaria holostea	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Platanthera bifolia	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ilex aquifolium	.	+.2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Doronicum atlanticum	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Smyrniun rotundifolium	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Smyrniun olusatrum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lactuca muralis	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sanicula europaea	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ajuga reptans	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Caractéristiques et différentielles de l'association Moehringio pentandrae-Quercetum fagineae																				
Urginea maritima	.	.	+	1.2	1.1	+	1.1	+	1.1	1.1	1.1	.	2.1	2.2	+	+	+	1.1	1.1	
Asphodelus microcarpus	.	.	.	+	+	+	1.1	1.1	+	1.1	1.1	+	1.1	2.1	1.1	+	1.1	+	.	
Pulicaria odora	.	+	.	.	+	1.1	+	+	.	.	+	1.1	+	+	.	+	1.1	1.1	+	
Cardamine hirsuta	+	.	.	+	+	1.1	.	+	1.2	+	+	.	1.1	.	.	.	.	+	+	
Moehringia pentandra	.	.	+	+	+	1.1	.	+	+	+	+	+	+	.	1.1	1.1	.	.	.	
Agrimonia eupatoria	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	
Rubus incanescens	.	.	.	.	.	.	+	1.1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

Tableau N°5- ILICO AQUIFOLII-QUERCETUM FAGINEAE nov. ass.  
 et MOEHRINGIO PENTANDRAE - QUERCETUM FAGINEAE ass. nov.  
 Première partie

Caractéristiques de l'ordre Quercu-Cedretalia et de la classe Quercetea pubescentis

Brunella vulgaris	1.1	1.1	1.1	1.1	+	1.1	+	1.1	+	1.1	1.1	1.1	2.1	+	+	.	1.1	.	.	.	
Calamintha clinopodium	.	+	+	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	1.1	1.1	+	+
Tamus communis	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Viola riviniana	+	+	+	+	.	.	.	+	1.1	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Ranunculus spicatus	+	+	.	.	.	1.1	1.1	.	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Alliaria officinalis	2.2	1.1	.	+	.	.	.	.	+	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Crataegus monogyna	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Polypodium vulgare	+	+	.	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	+	.	.	.	.	.
Hedera helix	+	1.1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.2	.	.	.	.
Lamium flexuosum	1.1	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
Geranium atlanticum	1.1	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Orobanchis niger	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Prunus avium	.	1.1	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1
Aspidium aculeatum	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Athyrium filix femina	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Geum urbanum var. mauritanicum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex silvatica	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Caractéristiques de la classe des Quercetea ilicis

Cytisus triflorus	2.1	+	+	1.1	2.1	.	1.1	+	+	1.1	.	.	.	+	+	.	1.1	.	.	1.1	
Galium ellipticum	1.1	1.1	+	+	.	1.1	1.1	1.1	1.1	+	+	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	1.1
Melica pyramidalis	+	.	+	+	.	.	.	.	.	+	+	1.1	+	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	.	.	1.1
Geranium purpureum	+	+	.	+	+	+	.	.	+	+	1.1	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+
Asplenium adiantum-nigrum ssp.onopteris	+	.	.	+	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	+	.
Arisarum vulgare var. subexsertum	+	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Phillyrea media	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Daphne gnidium	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Carex longiseta	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Myrtus communis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Ceratonia siliqua	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Rubia peregrina ssp. longifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Smilax aspera var. mauritanica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+

Tableau N° 5 Suite.....

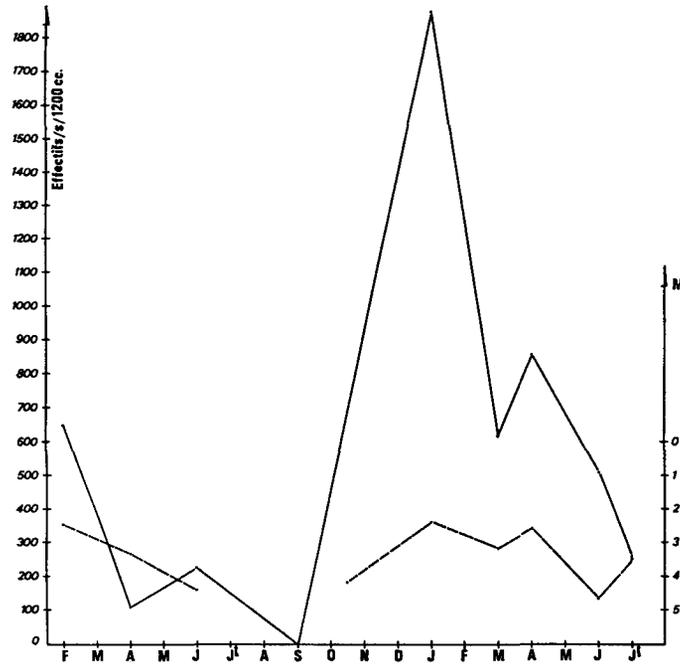


Fig. 3 - Variations mensuelles des effectifs d'*Onychiurus zohokkei* dans les six stations, pour les trois couches et profondeur moyenne (M) de l'espèce.

Date du prélèvement	N	M	S
Fev. 85	653	3,0	0,50
Avril 85	113	3,9	2,0
Juin 85	220	4,9	1,45
Sept 85	0	-	-
Janv. 86	1833	3,1	2,3
Mars 86	613	3,75	2,2
Avril 86	841	3,2	2,5
Juin 86	508	5,2	0,45
Juil. 86	267	4,0	2,9

Tableau 1 - Nombre d'individus collectés (N), profondeur moyenne (M) et variation de la profondeur (S).

## DISCUSSION

La migration des collemboles dans les couches profondes du sol, lorsque la teneur en eau diminue, est un phénomène bien connu que ce soit en région tempérée ou en région désertique. Elle est significativement corrélée aux conditions hydriques environnantes. Plus spécialement, en ce qui concerne une autre espèce du genre *Onychiurus*, *O. subtenuis* (Folsom), HASSALL & al. (1986) ont montré que les migrations étaient aussi influencées par la présence des micro-organismes se développant sur les feuilles de peuplier.

A la Gardiole de Rians, la teneur en eau pourtant favorable en hiver dans la couche L, ne permet pas un développement maximum de la population. En effet, cette couche superficielle et semi-mobile est sujette à des fluctuations marquées du point de vue de la température et de l'humidité.

Compagnes

Ficaria verna	+	1.1	1.1	2.1	2.1	1.1	+	1.1	+	1.1	2.1	2.2	1.1	.	1.1	1.2	1.2	+
Cynosurus elegans	1.1	1.1	+	+	+	1.1	.	1.1	+	1.1	2.1	1.1	.	.	.	.	.	+
Erica arborea	+	+	+	+	1.1	1.1	1.2	+	+	.	.	.	+	.	1.1	.	.	1.1
Bellis silvestris	+	+	+	.	+	+	.	1.1	+	1.1	+	+	.	.	.	.	.	+
Brachypodium silvaticum	2.2	1.1	1.2	+	1.1	+	.	.	1.1	.	1.2	+	+	1.2	.	.	1.2	.
Cyclamen africanum	+	+	.	+	+	.	.	.	+	+	.	.	+	.	1.1	.	.	+
Fumaria capreolata	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+
Hyoseris radiata	+	+	1.1	.	1.1	+	+	.	+	.	.	1.1	+	.	.	.	.	.
Luzula forsteri	+	1.1	.	1.2	+	.	.	1.2	.	+	1.1	.	+	.	1.1	.	.	1.1
Theligonum cynocrambe	2.2	1.1	.	+	.	+	.	+	1.1	1.1	.	1.1	+	.	+	+	.	.
Specularia falcata	+	.	.	+	.	+	.	.	1.1	.	+	1.1	.	+	+	1.1	.	.
Rubus ulmifolius	1.1	+	1.1	.	.	1.1	.	.	+	.	+	.	1.1	1.1	.	.	.	1.1
Veronica hederæfolia	+	.	.	+	.	+	1.1	.	+	.	+	+	.	.	.	1.1	.	.
Campanula rapunculus	+	+	.	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Biscutella didyma	+	+	+	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+
Asphodelus cerasifer	+2	+	.	1.1	+	1.1	.	2.1	1.1	1.2	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex glauca	.	1.2	.	.	.	.	+	1.1	1.1	.	.	.	+	.	.	.	+	+
Cynosurus cristatus	.	.	.	+	+	+	.	.	.	1.1	.	1.1	.	.	.	.	.	+
Galium aparine	.	.	.	+	1.1	.	1.1	.	+	.	.	.	+	.	1.1	.	.	.
Pteridium aquilinum	1.1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1.1	.	.	.
Umbilicus rupestris	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Teucrium atratum	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Allium triquetrum	+	+	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium bocconeii	.	.	.	.	1.1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex olbiensis	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Convolvulus sepium	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
Gymnogramme leptophylla	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.
Galium tunetanum	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1
Cistus salviaefolius	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.
Narcissus tazetta	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Geranium lanuginosum	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
Chelidonium majus	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

TABLEAU N° 5 - ILICO AQUIFOLIUM-QUERCETUM FAGINEAE nov. ass.  
ed MOHRINGIO PENTANDRAE -QUERCETUM FAGINEAE nov.as.

LOCALISATION DES RELEVÉSTableau n°1

- 1 - Djebel Murdjadjo ( Oranie - Algérie )
- 2 - Ain el Far ( Oranie - Algérie )
- 3 - - id -
- 4 - Gorges de Taza ( Algérie )
- 5 - - id -
- 6 - Oued au nord-est de Chetaibi ( Massif de l'Edough - Algérie )
- 7 - Forêt de Meurdjah ( Atlas tellien - Algérie )
- 8 - Oued Zéen ( Kroumirie - Tunisie )
- 9 - Oued Ma ( Kroumirie - Tunisie )
- 10 - Oued Daraoui ( Kroumirie - Tunisie )

Tableau n°2

- 1 - Gorges de Taza ( Algérie - P.QUEZEL )
- 2 - - id -
- 3 - Adrar ou Mellal ( Algérie - P.QUEZEL )
- 4 - Gorges de Taza ( Algérie - P.QUEZEL )
- 5 - Oued Taza ( Algérie - P.QUEZEL )
- 6 - Cap Aokas ( Algérie - P.QUEZEL )
- 7 - Forêt de Guerrouch ( Algérie - P.QUEZEL )
- 8 - Forêt de Guerrouch ( Algérie )
- 9 - Monts de Tlemcen ( Algérie )
- 10 - Forêt de Meurdjah ( Atlas tellien - Algérie )
- 11 - Monts de Tlemcen ( Algérie )
- 12 - Maison forestière du Massif de l'Edough ( Algérie )
- 13 - Djebel Nador ( Monts de Tlemcen - Algérie )
- 14 - Mahibeus ( Kroumirie - Tunisie )
- 15 - Tabarka ( Kroumirie - Tunisie )
- 16 - Massif de l'Edough ( Algérie )

Tableau n°3

- 1 - Agoulmin Aberkan
- 2 - Forêt de l'Akfadou - Fontaine aux Houx
- 3 - - id -
- 4 - Forêt de l'Akfadou - Djebel Toukra
- 5 - Forêt de l'Akfadou - Maison forestière
- 6 - Forêt de Beni Gohrhi
- 7 - Forêt de Beni Gohrhi - Tagma

Tous les relevés ont été effectués par P.QUEZEL en Algérie.

Tableau n°4

- 1 - Forêt du Babor - Oirki
- 2 - Forêt du Babor - Maden
- 3 - - id -
- 4 - Forêt de Kefrida
- 5 - Forêt du Babor - Maden
- 6 - Forêt de Kefrida
- 7 - Adrar ou Mellal
- 8 - Forêt de Kefrida
- 9 - Forêt de Goubia
- 10 - El Ma el Bared
- 11 - Forêt de Kefrida
- 12 - - id -
- 13 - Forêt de Goubia
- 14 - Forêt de Kefrida
- 15 - Forêt de Goubia
- 16 - Forêt de Sidi Mimoun
- 17 - - id -
- 18 - Forêt de Tamesguida
- 19 - - id -

Tous les relevés ont été effectués par P.QUEZEL en Algérie

Tableau n°5

- 1 - Djebel Ghorra ( SCHOENENBERGER )
- 2 - Djebel Ghorra
- 3 - Djebel Bir
- 4 - Feidja
- 5 - - id -
- 6 - - id -
- 7 - Mouadjen
- 8 - Dar Fatma
- 9 - Zana
- 10 - Djebel Bir
- 11 - Zana
- 12 - Mouadjen
- 13 - Mahibeus
- 14 - Roumi
- 15 - - id -

- 16 - Tabarka
- 17 - Oued Zéen
- 18 - Roumi
- 19 - Mahibeus

Tous les relevés ont été effectués en Kroumirie ( Tunisie )

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S., 1981 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc - *Phytocoenologia*, 9 (3): 311-412
- BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P., 1974 - Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des *Quercetea ilicis* et des *Quercetea pubescentis* - *Colloque international C.N.R.S. n°235*, Montpellier : 481-497
- BRAUN-BLANQUET J., 1953 - Irradiations européennes de la végétation en Kroumirie. *Vegetatio*, 4 (3): 182-194
- DEBAZAC E.F., GUINOCHE M. et MOLINIER R., 1952 - Note sur les groupements climaciques de la Kroumirie orientale - *Eull. Soc. Bot. France, 79e Session extraordinaire* : 1-11
- DEBAZAC E.F., 1958 - La végétation forestière de la Kroumirie - *Ann. Ecole Nat. des Eaux et Forêts*, 16 (2): 1-133
- HOENISCH U., MESTROVIC S., SCHOENENBERGER A. et SHRODER P., 1970 - Le Chêne zéen (*Quercus faginea*) en Kroumirie ( Tunisie du Nord ) - *Variété scientifique*, 6: 1-31
- LOISEL R., 1971 - Séries de végétation propres en Provence aux massifs des Maures et de l'Estérel ( ripisilves exclues ) - *Eull. Soc. Bot. France*, 118 ( 3/4 ): 203-236
- LOISEL R., 1976 - La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français - *Thèse Doctorat d'état* - Marseille. 384 pages + annexes
- MAIRE R., 1926 - Notice de la Carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. Alger. 48 pages
- QUEZEL P., 1956 - Contribution à l'étude des forêts de Chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mém. Soc. Hist. Nat. A.fr. du Nord*, 1 : 1-57
- RIVAS-MARTINEZ S. et RIVAS-GODAY S., 1974 - Schéma syntaxonomique de la classe des *Quercetea ilicis* dans la Péninsule Ibérique - *Colloque international C.N.R. S. n° 235*, Montpellier:431-435
- SCHMID R., 1950 - Zur Vegetation Analyse Numidischer Eichenwalder. *Bei. Geobotanische. Rubel*. Zurich
- TIMBAL J., 1971 - Relation des suberaies tunisiennes avec ses groupements avoisinants. 19 pages. ENGREF Nancy
- TOUBAL BOUMAZZA O., 1986 - Phyto-écologie, biogéographie et Dynamique des principaux groupements végétaux du Massif de l'Edough ( Algérie nord-occidentale ). Cartographie au 1/25 000. *Thèse 3e Cycle* - Grenoble. 106 pages + 1 carte
- SCHOENENBERGER A., FLORET J. et SOLER, 1967 - Carte phytoécologique de la Tunisie Septentrionale - Feuille de Tabarka - 1/200 000 - *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr. Tunisie*, 40 (3): 1-223

**Evolutions comparées des architectures et structures  
des peuplements mélangés à chêne vert et chêne  
pubescent en forêt domaniale de la Gardiole de  
Rians (Var).**

**F. MIGLIORETTI\***

*RESUME* - Les fonctions de réponse du Chêne vert (*Quercus ilex* L.) et du Chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) ont été étudiées en diverses situations pures et mélangées en Forêt domaniale de la Gardiole de Rians.

Il est démontré que ces deux essences en peuplements mélangés ont des stratégies de compétition interspécifique différente :

- le Chêne blanc présente une plus grande densité de cépées mais émet en moyenne moins de brins que le Chêne vert, ce qui favorise leur croissance en diamètre et en hauteur,

- le Chêne vert émet des brins en quantité moindre qu'en peuplement pur mais leur croissance n'en est pas pour autant facilitée ; la compétition interspécifique favorise le Chêne blanc qui cependant est moins performant dans son développement en hauteur que dans les Chênaies pubescentes pures où l'architecture des peuplements s'organise très précocement sur sols profonds.

*SUMMARY* - The responses of holly and durmast oaks (*Quercus ilex* L. and *Quercus pubescens* Willd.) have been studied on various situations either mixed forest or unmixed, in domanial forest of Gardiole de Rians (Var).

These two species in mixed forest have different strategies of interspecific competition :  
- the durmast oak shows a biggest density of coppice clumps but produces less shoots than the holly oak, what promotes their diameter and height growth,

- the holly oak produces not so much shoots than in unmixed forest but their growth, at last, is not facilitated.

The interspecific competition is favourable to durmast oak which have a less height growth with regard to mixed forest. The architecture appears early in favourable conditions.

*MOTS CLES* : *Quercus ilex*, *Quercus pubescens*, compétition interspécifique, architecture, croissance, cépées, brins.

*KEY WORDS* : *Quercus ilex*, *Quercus pubescens*, interspecific competition, architecture, growth, coppice clumps, shoots.

INTRODUCTION

Cette étude porte sur le massif forestier domanial de la Gardiole de Rians qui, préalablement à son acquisition par l'Etat en 1937, était géré en système de taillis pour la production de bois de carbonisation (charbonnette) et d'écorce à tan.

Cette forêt est constituée suivant les stations de peuplements purs de Chêne vert, de Chêne pubescent et de peuplements mélangés.

L'objet de cet article est d'étudier les fonctions de réponse à la concurrence interspécifique des deux essences majeures *Quercus ilex* et *Quercus pubescens* dans les stations où elles croissent ensemble par rapport aux stratégies d'adaptation aux conditions de milieu observées en peuplements purs.

Divers aspects ont été abordés :

- évolution de la densité en cépées et en brins
- croissance en diamètre et hauteur des brins
- fonctions de réponse des cépées dans le temps
- caractérisation des structures des peuplements.

\* Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne, Université d'Aix-Marseille III, Centre de Saint-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 4, U.A. C.N.R.S. 1152.

Ces quatre thèmes bien que traités séparément sont en fait étroitement liés.

Le choix du massif domanial de la Gardiole de Rians a été déterminé essentiellement par le fait que cette forêt a fait l'objet de la part de l'O.N.F d'un plan parcellaire situant les différents peuplements présents ainsi que l'âge présumé de leur dernière exploitation.

De plus, ce site a fait et fait toujours l'objet de plusieurs recherches interdisciplinaires successivement engagées dans le cadre de contrats D.G.R.S.T (gestion des ressources naturelles renouvelables) et PIREN-C.N.R.S (Ecologie des forêts sclérophylles).

## METHODOLOGIE

L'échantillon regroupe dix-huit placettes dont sept en taillis pur de Chêne vert, huit en Chênaie pubescente pure et trois en peuplements mélangés. Ce choix a été discriminé par échantillonnage stratifié (MIGLIORETTI, 1983) en fonction des conditions écologiques (substrat, pente, exposition) et floristiques (prise en compte de la diversité spécifique des principaux types de Chênaies) (figure n° 1).

Sur ces placettes l'inventaire dendrométrique s'est appuyé sur :

- la densité des cépées et des brins par cépée; tous les brins vivants ou morts ont été recensés,

- la mesure de la hauteur et de la circonférence des brins ayant au moins 8 centimètres de circonférence à 1m30 de haut. Cette démarche a été adoptée après un premier test sur une placette témoin afin de pouvoir réduire la collecte des données et d'éviter des mesures inutiles. Cela est particulièrement nécessaire dans les taillis sclérophylles (MIGLIORETTI, 1983) dans lesquels le nombre de brins présents est toujours très élevé et ce d'autant plus lorsque les conditions stationnelles sont peu propices à la sélection naturelle des brins. Les brins qui ont fait l'objet de mesures dendrométriques ont été regroupés sous le terme de brins mesurés. Les mesures ont été effectuées à l'aide d'une perche télescopique pour les hauteurs et d'un mètre de couturière pour les circonférences afin de mieux intégrer la forme irrégulière des brins, surtout pour le sclérophylle.

- la mesure de la hauteur atteinte par la cépée est effectuée en positionnant la perche télescopique au centre de celle-ci. Cette donnée a été collectée pour les deux essences considérées mais aussi pour les autres ligneux présents.

De surcroît, sur chaque placette, une cépée moyenne, dont le choix a été déterminé à partir des données de l'inventaire dendrométrique, a été sélectionnée et tous ses brins ont été coupés. Une rondelle basale a été prélevée sur chaque brin constitutif de la cépée afin de pouvoir déterminer leur âge qui est obtenu par simple comptage des cernes annuels après séchage et ponçage des rondelles. La lecture a été réalisée à la binoculaire selon trois axes, lorsque cela était possible, afin d'obtenir la plus grande certitude.

## RESULTATS

### 1 - Evolution de la densité et de la croissance en diamètre des brins

L'étude de la densité des peuplements organisés par les deux essences en situation pure a fait l'objet de divers travaux. Pour le Chêne vert on rappellera les travaux de MIGLIORETTI (1983) et de BARBERO et MIGLIORETTI (1984); pour le Chêne pubescent une publication a été réalisée (MIGLIORETTI, 1987). Nous présenterons cependant ci-après les principaux résultats en vue de bien appréhender les stratégies développées par ces essences en peuplement mélangé comparativement à celles observées en taillis pur.

#### A - Taillis pur de Chêne vert

Les peuplements purs de Chêne vert présentent toujours une densité en brins et en cépées élevée. Toutefois la densité de brins diminue avec l'âge du taillis mais le facteur station (caractéristiques écologiques) est très important au point de prendre parfois le pas sur le facteur âge. En effet, la densité varie fortement entre placettes de même âge (tableau N°1) suivant la topographie, l'exposition.

La sélection naturelle des brins ou "dépressage" c'est-à-dire leur élimination au cours du temps se fait toujours plus rapidement là où les conditions édapho-hydriques sont meilleures. Les facteurs temps et station interagissent aussi sur la croissance en diamètre et hauteur des brins.

Par ailleurs, dans les taillis sclérophylles, une certaine hétérogénéité apparaît parmi les brins vivants bien que la distribution soit continue et deux catégories peuvent être distinguées : des brins dominants (brins mesurés) et des brins dominés. L'importance des brins dominants augmente soit avec l'âge, soit avec les conditions stationnelles. Cette particularité illustre bien les relations croissance en diamètre/âge et croissance en diamètre/station; les circonférences moyennes sont alors meilleures. Les mêmes conclusions peuvent être appliquées aux hauteurs.

#### B - Taillis de Chêne pubescent pur

Dans ces formations la densité en brins et en cépée est là encore influencée par les facteurs âge et conditions stationnelles.

Toutefois il convient de noter qu'il ne se dégage pas ici et de façon marquée des brins dominants et des brins dominés. Le plus souvent en effet le pourcentage de brins mesurés (brins dominants) varie entre 88% et 100% (tableau N°2). Ce phénomène résulte sans nul doute d'une sélection naturelle beaucoup plus rapide dans ces peuplements. Cette caractéristique aura un impact direct d'une part sur la configuration des cépées de Chêne pubescent qui présentent peu de brins comparativement aux cépées sclérophylles, et d'autre part sur la croissance en diamètre et en hauteur moyenne des brins. Cela se traduit d'ailleurs par une proportion plus grande de brins mesurés par cépée, et par une circonférence et une hauteur moyenne plus élevées.

#### C - Chênaie mélangée

Il s'agit ici de comparer d'une part le Chêne vert au Chêne blanc, et d'autre part chacune de ces deux essences par rapport aux peuplements qu'elles organisent à l'état pur.

##### a) Comparaison Chêne vert/Chêne pubescent (Tableau N°2)

Les cépées de Chêne vert sont soit moins nombreuses que celles de Chêne pubescent, soit en effectif égal. Par contre les brins de Chêne vert sont mieux représentés que ceux de Chêne blanc. Toutefois le nombre de brins mesurés est plus important chez le sclérophylle, mais le pourcentage de ces brins (nombre de mesurés/nombre total) pour une essence donnée est nettement plus grand pour le Chêne pubescent. Cela indique que la croissance en diamètre des brins de Chêne pubescent est meilleure que celle des brins de Chêne vert, ce qui est confirmé par des circonférences moyennes plus élevées pour le Chêne pubescent.

La stratégie d'occupation spatiale des deux essences en situation mélangée se fait de façon totalement différente : le Chêne blanc colonise l'espace par ses cépées, et le Chêne vert par ses brins.

La croissance meilleure pour le Chêne blanc est due à un dépressage plus marqué que pour le Chêne vert (1 à 1,5 brins par cépée pour le Chêne pubescent; 3 à 5,5 brins par cépée pour le sclérophylle). Cependant les brins mesurés (brins dominants) de ces deux essences occupent équitablement le territoire.

##### b) Comparaison Chêne vert en situation mélangée par rapport au taillis sclérophylle pur (Tableau N°1 et 2)

La densité en cépées, brins et brins mesurés en situation mélangée est moins importante qu'en peuplement pur. Ce résultat peut se concevoir dans la mesure où en peuplement mélangé le Chêne vert se trouve nécessairement dans des conditions édaphiques (sols profonds) favorables à un dépressage. Toutefois cette sélection naturelle plus rapide n'a pas les répercussions attendues sur la croissance des brins. En effet, le taux de brins mesurés est moins important qu'en formation pure si l'on compare des stations de même âge. Le Chêne vert souffre manifestement de la compétition interspécifique avec le Chêne blanc tant au niveau de sa croissance en diamètre que de sa croissance en hauteur.

##### c) Comparaison Chêne pubescent en situation mélangée par rapport au taillis pur (Tableau N°1 et 2)

Peu de modifications s'observent en ce qui concerne les densités. De la même manière les pourcentages de brins mesurés ainsi que l'organisation en brins des cépées ne sont guère modifiés. Toutefois le paramètre le plus assujéti à la concurrence semble être la hauteur. Ainsi les hauteurs moyennes des brins et des cépées sont inférieures à celles observées en peuplement pur (tableau). Le Chêne blanc est donc moins affecté que le Chêne vert par la concurrence interspécifique.

## 2 - Fonctions de réponse des cépées

La détermination des cernes annuels a été rendue difficile soit en raison de la coalescence entre certains cernes, soit du fait de l'existence de cernes doubles. Les difficultés sont surtout apparues pour le Chêne vert; par contre, la distinction des cernes est plus facile pour le Chêne pubescent.

### A - La cépée sclérophylle

En taillis sclérophylle une très grande hétérogénéité d'âge apparaît et les écarts observés pour les brins d'une même cépée peuvent aller dans certains cas jusqu'à près de quarante ans, ce qui est très important (Tableau N°3).

Cette constatation implique donc que :

- une cépée de Chêne vert émet après une coupe des brins par périodicités et ce durant un laps de temps important. Il convient de noter à ce propos que c'est dans la placette la plus âgée (60-65 ans) étudiée que l'on observe le plus grand écart.

- dans les stations où les potentialités sont faibles et par conséquent là où le dépressage est le moins marqué et où le nombre de brins de faible diamètre est plus important, on observe la plus grande disparité dans les âges des brins.

Ces caractéristiques spécifiques aux cépées sclérophylles permettent de s'interroger sur la notion d'équienneté. Peut-on en effet considérer équienne un peuplement où il y a une telle variabilité des âges.

En taillis mélangé du fait d'une sélection un peu meilleure en raison de conditions stationnelles plus propices, les écarts observés sont moins importants (11 ans pour les placettes étudiées).

### B - La cépée caducifoliée

Dans les taillis à Chêne pubescent pur ou en mélange, le dépressage s'effectuant plus précocement, les brins d'une même cépée ont des âges comparables. Cette constatation peut laisser supposer que les cépées de Chêne blanc sont organisées très tôt et, à la différence des cépées sclérophylles, n'émettent pas de brins durant plusieurs années. La sélection naturelle ne laisse en place que les brins les mieux venus et probablement les plus vieux ce qui tend, par là même, à homogénéiser l'âge des brins.

## 3 - Mise en place des architectures

La répartition des hauteurs des cépées selon un histogramme de fréquence a été réalisée au sein de chaque peuplement en y reportant également les autres ligneux hauts présents sur les placettes retenues (figure n° 2 a,b,c,d,e,f)

L'observation de ces histogrammes amène plusieurs remarques :

- les peuplements purs de Chêne vert n'ont pas une stratification très marquée. En effet la répartition des brins se fait uniformément et de façon graduelle. Le Chêne vert occupe donc toutes les strates de végétation et dans la strate arborescente un autre sclérophylle lui est souvent associé : Phillyrea media

- les formations de Chêne blanc pur montrent par contre une répartition plurimodale de leurs cépées ce qui indique qu'il y a mise en place d'une stratification. La strate arborescente majeure est constituée par le Chêne blanc, la strate arborescente mineure est composée surtout par les Erables, Filaires, Sorbiers, Cornouillers. Ces mêmes essences se retrouvent souvent aussi dans la strate arbustive avec quelques fois le Chêne vert

- en peuplement mélangé on retrouve une distribution plurimodale des cépées de Chêne blanc. Pour le Chêne vert, les cépées se répartissent de façon unimodale dans la station la plus jeune (25-30 ans) mais plurimodale dès 35 ans ce qui traduit une ébauche de stratification. En fait le Chêne vert souffre de la concurrence du Chêne blanc. Cette compétition a une répercussion directe sur la stratification verticale du peuplement avec dans la strate arborescente une dominance du Chêne blanc et de quelques très rares représentants du Chêne vert; par contre la strate arbustive est composée essentiellement par le Chêne blanc et par quelques autres ligneux tels que l'Erable et le Filaire.

#### IV - CONCLUSIONS

L'étude des fonctions de réponse du Chêne vert et du Chêne pubescent en situation mélangée a permis de montrer que ces deux essences réagissent de façon différente à la concurrence interspécifique :

- le Chêne blanc présente une plus grande densité de cépées alors que le Chêne vert compense la faiblesse numérique de celles-ci par l'émission d'un plus grand nombre de brins,
- la croissance en diamètre et hauteur des brins est meilleure pour le Chêne blanc et consécutive à un dépressement plus précoce.

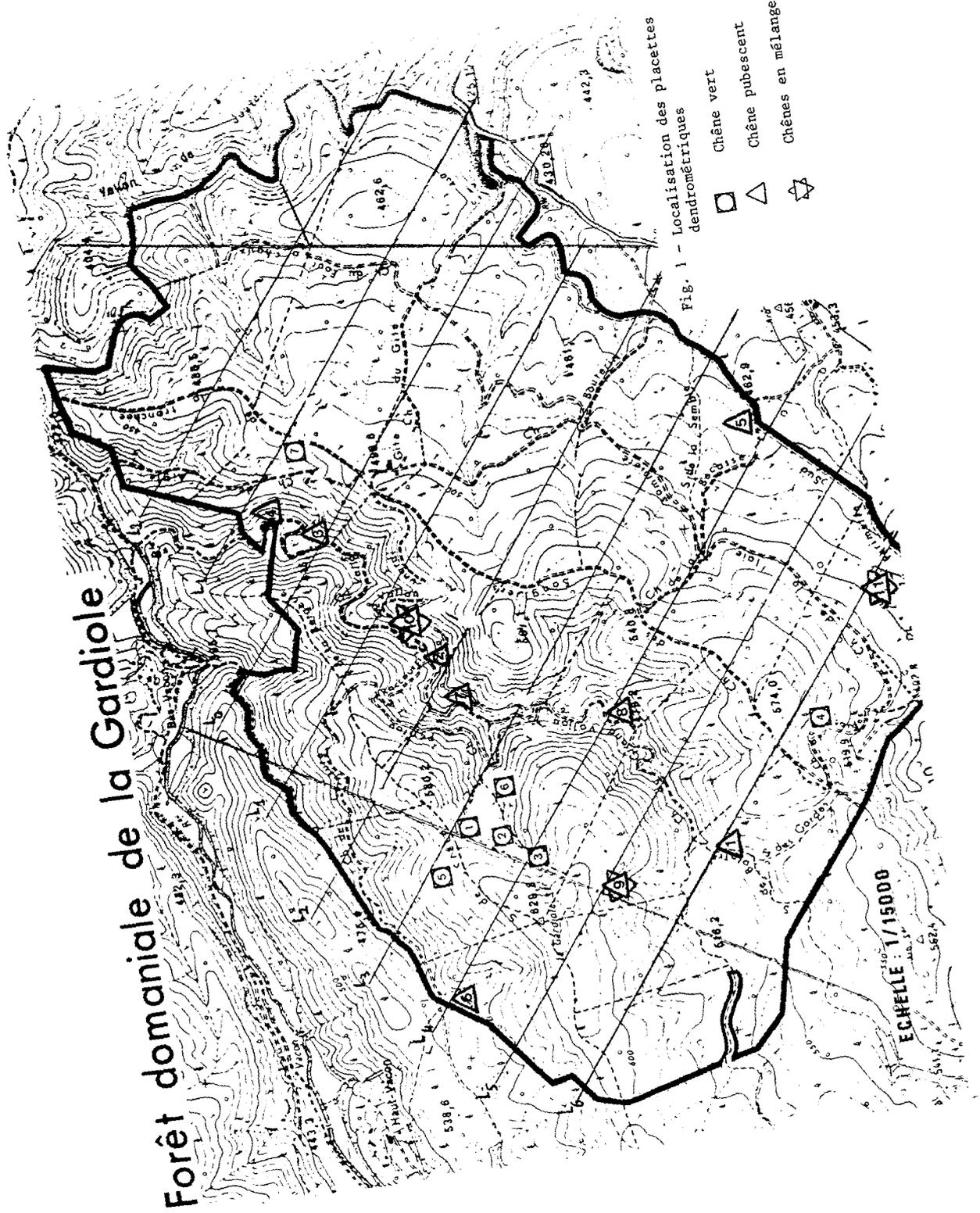
En peuplements mélangés toujours, la densité en brins et en cépées pour le Chêne vert est moins importante qu'en peuplements purs; leur croissance n'en est pas néanmoins facilitée en raison de la compétition interspécifique.

Le Chêne pubescent par contre semble moins affecté; la seule modification significative observée est une perte de croissance en hauteur.

Le Chêne blanc présente une organisation architecturale nette tout comme en situation pure. Par contre le Chêne vert montre une répartition graduelle des hauteurs de ses brins dans les placettes les plus jeunes en situation mélangée, ce qui est une caractéristique observée aussi dans les taillis sclérophylles purs. Par contre dans les placettes plus âgées une ébauche de stratification se met en place avec quelques brins dans la strate arborescente majeure du peuplement mélangé et une majorité de brins dans la strate arborescente mineure.

#### Bibliographie

- BARBERO M., MIGLIORETTI F. (1984). 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). *Ecologia Mediterranea*, X (fasc. 1-2), p. 205-230.
- BARBERO M., MIGLIORETTI F. (1987). Etude comparative de la densité et de l'architecture des peuplements de taillis de Chêne vert et de Chêne pubescent en situation pure et mixte. *Société d'Ecologie* (fasc. 3), à paraître.
- FERNANDEZ R. (1978). Les peuplements de Chêne pubescent des Hautes Garrigues du Montpelliérais. Etude dendrométrique et écologique. *Ing. ENITEF, C.N.R.S.-C.E.P.E.*, Montpellier, 41 p. + annexes.
- MARSTEAU C. (1979) - Structure, dynamique et mise en valeur forestière d'une zone à Chêne pubescent. *Mémoire Ing. ENITEF, Station de Sylviculture Forestière Méditerranéenne*, 92 p. + annexes.
- MIGLIORETTI F. (1983) - Phytoécologie des peuplements à *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. en Gardiole de Rians (Var). Approche méthodologique pour évaluer la phytomasse des taillis de Chêne vert. *Thèse 3ème cycle*, Saint Jérôme, Marseille, 77 p. + annexes.
- MIGLIORETTI F. (1987) - Contribution à l'étude de la production des taillis de Chêne vert en forêt de la Gardiole de Rians (Var). *Annales des Sc. Forestières*, n° 2, à paraître.
- MOUNET J.P. (1978). Production de quelques écosystèmes à Chêne pubescent. Evaluation de la biomasse des Chênes pubescents. *Thèse de spécialité*, Saint-Jérôme, Marseille, p. 1-151 + annexes.



Peu d'organismes adaptés aux conditions tamponnées du sol profond peuvent y rester en permanence. Les détritux végétaux y sont soumis à une lente décomposition sous l'effet de l'action conjuguée de la microflore et des animaux habitant la surface du sol. Toutefois, cet horizon donne une bonne protection aux couches inférieures en ce qui concerne la température et l'hygrométrie. C'est donc dans les couches profondes, et essentiellement dans la couche F, qu'*Onychiurus zschokkei* trouve les conditions favorables à son développement optimal.

La présence d'effectifs plus nombreux dans la couche H, au début de la saison sèche, peut être interprétée comme le résultat d'une migration d'un certain nombre d'individus qui y ont déposé des oeufs qui éclosent rapidement - d'où le très grand nombre de jeunes.

La répartition spatiotemporelle d'*Onychiurus zschokkei* rend donc compte de l'influence combinée des facteurs climatiques extrêmement contraignants de la région méditerranéenne et des facteurs biotiques - disponibilité des nutriments, en particulier.

#### Bibliographie

- HASSALL M., VISSER S. & PARKINSON D. (1986). Vertical migration of *Onychiurus subtenuis* (collembola) in relation to rainfall and microbial activity. *Pedobiologia*, 29, 175-182.
- LAGERLOF J. & ANDREN O. (1985). Succession and activity of microarthropods and enchytraeids during barley straw decomposition. *Pedobiologia*, 28, 343-357.
- POINSOT N. (1971). Ethologie de quelques espèces de collemboles Isotomides de Provence. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 44, 33-53.
- POINSOT-BALAGUER N. & TABONE E. (1985). Etude d'un écosystème forestier méditerranéen. 1. Composition et structure des peuplements microarthropodiens du sol dans une forêt mixte (chênes verts-chênes blancs) de la région provençale. *Bull. Soc. Ecol.*, 16, 149-160.
- POINSOT-BALAGUER N. & TABONE E. (1986). Etude d'un écosystème forestier méditerranéen. 2. Composition et structure du peuplement de collemboles dans une forêt mixte (chênes verts-chênes blancs) de la région provençale. *Bull. Soc. Ecol.*, 17, 87-95.
- USHER M.B. (1970). Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Collembola. *Pedobiologia*, 10, 224-236.

Placettes	VII	I	II	III	VI	IV	V
Age	5-10	25-30	25-30	25-30	25-30	40-45	60-65
Essence	Q.I	Q.I	Q.I	Q.I	Q.I	Q.I	Q.I
Densité : nombre par hectare de							
Cépées	7837	4400	3239	2428	2053	3733	2600
Brins vivants (V)	62432	32300	16197	8142	7767	15600	7700
Brins mesurés (m)	20540*	12600	11549	6571	6160	9333	6900
Brins morts (M)	53513	13166	16338	10714	10178	14933	200
Brins totaux (V+M)	115945	45466	32535	18856	17945	30533	7900
Taux de : (%)							
Brins mesurés (m/V)	32.9*	39	71.3	80.7	79.3	59.8	89.6
Brins morts (M/V)	85.7	40.7	100.8	131.5	131	95.7	2.6
Nombre moyen par cèpée de :							
Brins vivants	7.9	7.3	5	3.3	3.8	4.2	2.9
Brins mesurés	2.1*	2.8	3.5	2.7	3	2.8	2.6
C moy (cm)	*	13	16	19.8	19.3	15.6	22.7
$\bar{H}$	2.20	3.60	4.80	5.10	5.20	3.80	4.40
$\bar{H}_{cp}$	2.30	3.70	5.30	5.40	5.70	3.70	4.50

\* mesures des brins réalisées à 0m10 car peu d'entre eux atteignaient 1m30

TABLEAU N°1 Caractéristiques dendrométriques des placettes en Chênaie verte pure

Q.I. = Quercus ilex - C moy = Circonférence moyenne à 1,30 m (en cm) -  $\bar{H}$  = Hauteur moyenne (en m)  
 $\bar{H}_{cp}$  = Hauteur moyenne de la cèpée (en m)

Placettes	1	2	3	5	4	6	8	7	9	10	11
Age	25-30	35	30-35	40-45	50-55	60-65	65	80-85	30-35	30-35	40-45
Essence	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P	Q.P / Q.I	Q.P / Q.I	Q.P / Q.I
Densité : nombre par hectare de											
Cépées	3333	2059	2000	2020	1908	2469	1274	2275	1913 / 2261	2649 / 1722	4074 / 1852
Brins vivants (V)	8070	3529	2444	6768	3414	2592	1961	2155	3130 / 6856	4106 / 9669	3950 / 5308
Brins mesurés (m)	7719	3529	2444	5959	3414	2592	1765	2155	3130 / 2609	3973 / 3844	3333 / 3086
Brins morts (M)	1403	1029	1111	1212	301	987	784	239	521 / 348	927 / 2914	494 / 1841
Brins totaux (V+M)	9473	4558	3555	7980	3715	3579	2545	2394	3651 / 7304	5033 / 12583	4444 / 7149
Taux de : (%)											
Brins mesurés (m/V)	95.6	100	100	88	100	100	90	100	100 / 37.5	96.8 / 39.7	84.3 / 58
Brins morts (M/V)	17.4	29.1	45.4	17.9	8.8	38	40	11	16.6 / 5	22.5 / 30	12.5 / 34.7
Cépées d'une essence/autre									46/54	61/39	69/31
Brins d'une essence/autre									31.4/68.6	30/70	42.7/57.3
Brins mesurés d'une essence/autre									54.5/45.5	50.8/49.2	52/48
Nombre moyen par cèpée de :											
Brins vivants	2.4	1.7	1.2	3.3	1.8	1	1.5	0.9	1.6 / 3	1.5 / 5.6	1 / 2.8
Brins mesurés	2.3	1.7	1.2	3	1.8	1	1.5	0.9	1.5 / 1.1	1.5 / 2.2	0.8 / 1.7
C moy (cm)	19.8	25.4	27	20.5	30	26.4	30.5	42.4	24.3 / 10.6	20.5 / 14.7	23.6 / 20.4
$\bar{H}$	5.60	6.60	7.20	4.10	8.70	5.35	7.50	10.90	5.20 / 3.25	5.00 / 3.90	4.80 / 3.65
$\bar{H}_{cp}$	6.25	6.70	7.20	4.10	9.15	4.10	7.50	10.90	5.55 / 3.45	5.20 / 4.00	4.80 / 4.05

TABLEAU N°2 Caractéristiques dendrométriques des placettes en Chênaie pubescente pure ( placettes 1 à 8 ) et en Chênaie mélangée ( placettes 9 à 11 ).

Q.I. = Quercus ilex - Q.P. = Quercus pubescens - C moy = Circonférence moyenne à 1,30 m ( en cm ) -  $\bar{H}$  = Hauteur moyenne des brins ( en m ) -  $\bar{H}_{cp}$  = Hauteur moyenne des cèpées ( en m )

Q.I. Placette n°1 : 28,28,28,27,27,20,16,15,11  
 Q.I. Placette n°2 : 29,28,20,20,18  
 Q.I. Placette n°3 : 36, illisible (1)  
 Q.I. Placette n°4 : 44,41,32,20  
 Q.I. Placette n°5 : 65,57,31, illisible (1)  
 Q.I. Placette n°6 : 30,29,28,16  
 Q.I. Placette n°7 : 12,11,6, illisibles (5)

Q.P. Placette n°1 : 26,25  
 Q.P. Placette n°2 : 34,34  
 Q.P. Placette n°3 : 36  
 Q.P. Placette n°4 : 52  
 Q.P. Placette n°5 : 43,42,42  
 Q.P. Placette n°6 : 63  
 Q.P. Placette n°7 : 83  
 Q.P. Placette n°8 : 65

Q.Im Placette n°9 : 31,30,29  
 Q.Im Placette n°10 : 33,30,24, illisible (1)  
 Q.Im Placette n°11 : 45,42,35

Q.Pm Placette n°9 : 28,28,27  
 Q.Pm Placette n°10 : 35,34  
 Q.Pm Placette n°11 : 43

TABLEAU N°3 - Age des brins de la c p e abattue par placette ( en ann es )

Q.I. = Quercus ilex en peuplement pur  
 Q.P. = Quercus pubescens en peuplement pur  
 Q.Im = Quercus ilex en peuplement m lang   
 Q.Pm = Quercus pubescens en peuplement m lang 

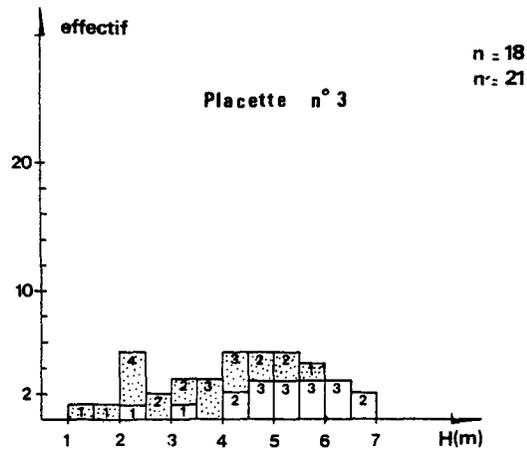
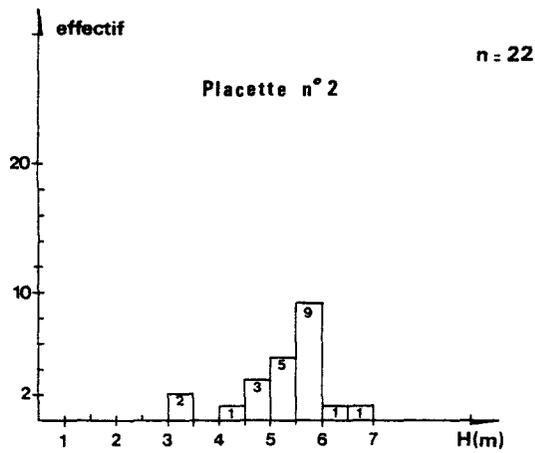
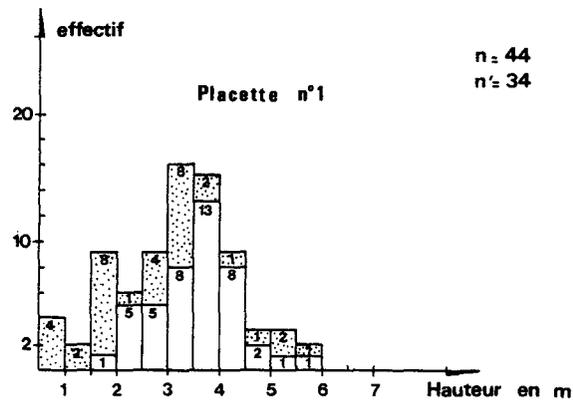


Fig. 2a - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement pur

- Quercus ilex ( n )
- ▨ Autres ligneux ( n' )

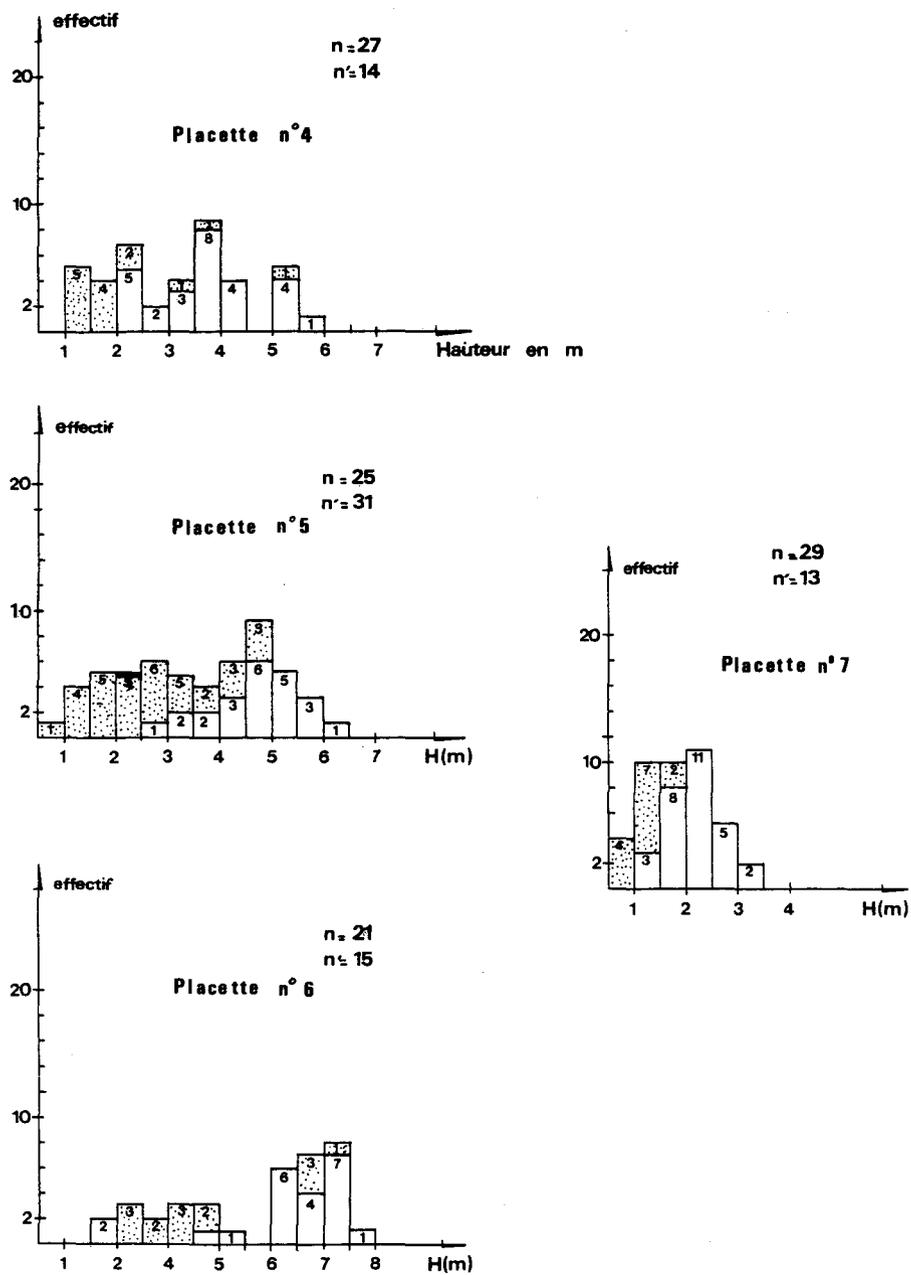


Fig. 2b - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement pur

- Quercus ilex ( n )
- ▨ Autres ligneux ( n' )

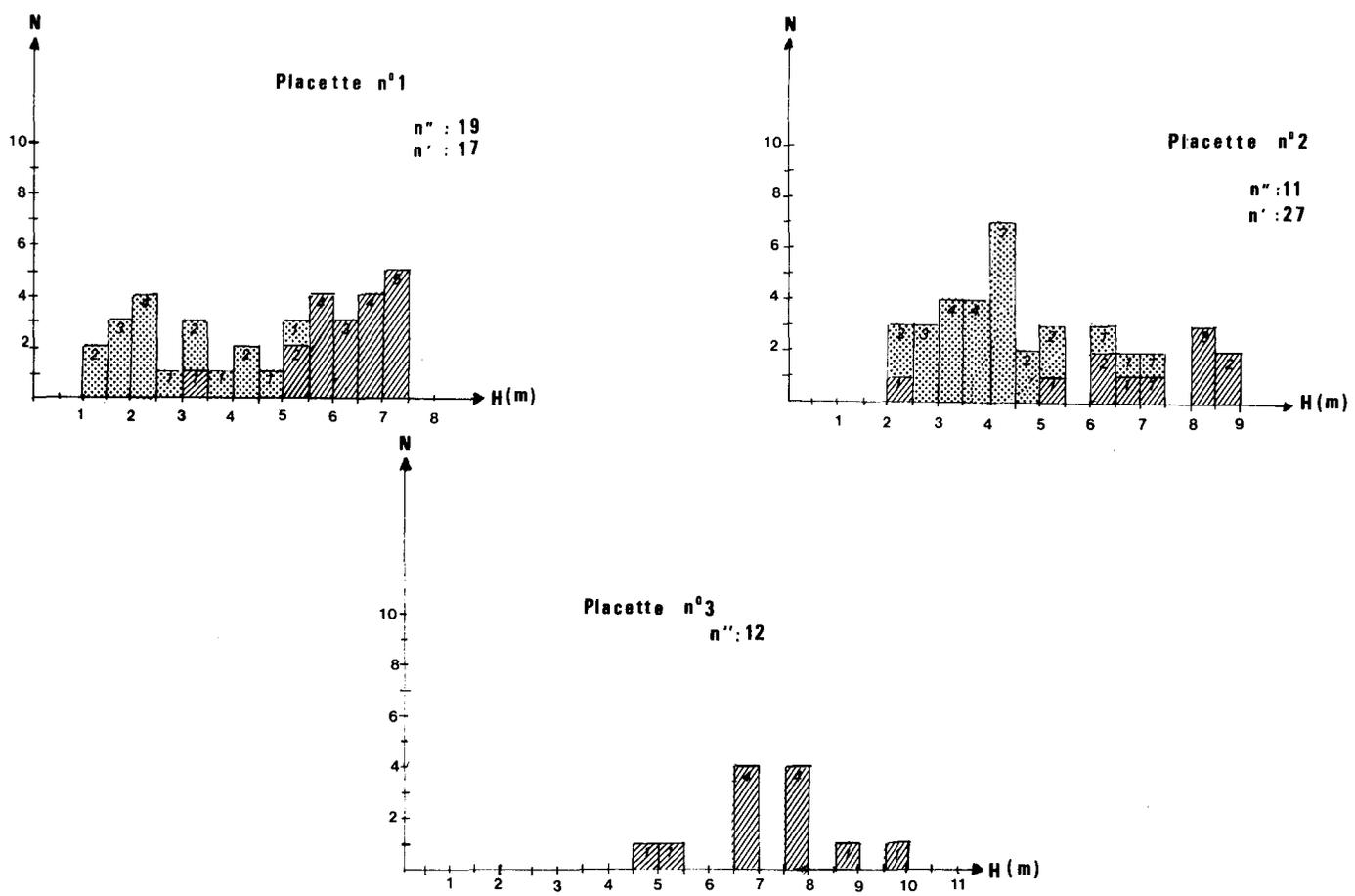


Fig. 2c - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement pur

- ▨ Quercus pubescens ( n'' )
- ▤ Autres ligneux ( n' )

N effectif



## Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches-du-Rhône)

P. CERDAN ★  
L. BOREL ★★  
J. PALLUEL ★★  
G. DELYE ★

*RESUME* - Les graines récoltées par *Messor barbarus* et par *Messor sanctus* sont prélevées dans les greniers ou enlevées aux ouvrières le long des colonnes de récolte puis déterminées. Les ouvrières ne semblent pas avoir de préférences : les graines les plus abondantes sont celles des espèces dont la fréquence dans la steppe est la plus élevée. Elles sont généralement récoltées dès leur maturation et rapidement consommées. Les fourmis étudiées font très peu de réserves : en hiver, les nids ne contiennent que quelques grammes de graines.

*SUMMARY* - The seeds harvested by *Messor barbarus* and *Messor sanctus* are sampled from granaries or taken from foraging workers and determined. The seeds of the plants which have a high frequency in the steppe are the most abundant : workers do not select. The seeds are harvested mature and quickly eaten. During winter, the ants studied have minute supply in their nests.

*MOTS CLES* : Fourmis moissonneuses - *Messor* - graines - Crau.

*KEY WORDS* : Harvester ants - *Messor* - seeds - Crau.

### INTRODUCTION

Le "coussou" de Crau, malgré son faciès de steppe rase à végétation clairsemée est un milieu riche. Sa flore comprend 113 espèces de phanérogames (BOURRELLY et al., 1983). Son peuplement entomologique est varié : CHEMSEDDINE (1983) y recense sous les pierres 149 espèces d'araignées, de myriapodes et d'insectes. Ce peuplement est dominé quantitativement par les fourmis, avec 22 espèces qui occupent 26.000 nids par hectare dans le centre de la plaine (CERDAN, 1984). La plupart des espèces sont omnivores, 2 sont strictement granivores : *Messor barbarus* (L) et *Messor sanctus* Forel. Ces dernières occupent 38 à 48 nids par hectare. Le fort effectif de leurs sociétés et la grande taille des ouvrières leur confèrent une biomasse importante : elles consomment de 10 à 20 pour cent de la production de graines du "coussou" (DELYE, 1983 ; CERDAN, 1984).

Nous avons entrepris une étude qualitative des récoltes de ces deux espèces pour tenter de préciser leur impact sur la végétation et mettre éventuellement en évidence des différences de choix et d'utilisation des graines.

### METHODES

Les graines récoltées par les *Messor* ont été prélevées dans les greniers et les colonnes de récolte.

Les prélèvements dans les greniers sont faits en soulevant les pierres qui couvrent les chambres les plus superficielles du nid. Une partie seulement des graines est enlevée afin de

★ Laboratoire de Zoologie-Biotaxonomie, Université de Provence, 13331 Marseille cédex 3.

★★ Laboratoire de Phytosociologie et Cartographie végétale, Université de Provence, 13331 Marseille cédex 3.

perturber le moins possible la société ; nous prenons soin cependant d'échantillonner toutes les espèces présentes. Les pierres sont remises soigneusement en place. Ces prélèvements ont été faits de la fin de Mars à la fin de Septembre. En hiver, les fourmis transportent les graines dans les chambres profondes du nid ; lors des fouilles complètes des nids, destinées à l'étude de leur architecture et à la capture de tous les individus de la société, tout ce que contiennent les greniers est prélevé (en Janvier, Février et Mars).

105 prélèvements ont été ainsi réalisés en 1983, 1984 et 1985 ; les graines ont été déterminées par L. BOREL et J. LOUIS-PALLUEL grâce à une collection de référence (granothèque) constituée au Laboratoire de Phytosociologie.

L'observation des colonnes de récolte permet de constater que les ouvrières ramènent au nid, en plus des graines mûres, des fragments d'appareil végétatif ou des graines vertes qui sont rarement retrouvés dans les greniers. Ces échantillons ont également, dans la mesure du possible, été déterminés.

Nous avons observé, pendant toute la période d'activité des fourmis, les techniques de prélèvement des graines : section des épis ou de fragments d'inflorescences, cueillette des fruits immatures, ainsi que la façon dont sont transportées ces récoltes.

Dans cette étude, les deux espèces ne sont pas séparées, bien que nous ayons déjà pu mettre en évidence quelques différences dans les rythmes de récolte et dans les méthodes de prélèvement sur les plantes.

## RESULTATS

60 espèces végétales, sur les 113 du "coussou" ont été identifiées. Dans le tableau I, les 28 espèces trouvées au moins cinq fois dans les greniers sont classées par ordre de fréquence décroissante des observations (troisième colonne). Dans la quatrième colonne est donné l'ordre de fréquence des espèces dans l'ensemble du "coussou" déterminé par BOURRELLY et al. (1983). Dans le tableau II sont données les dates auxquelles ces 28 espèces ont été observées dans les greniers (petits cercles) et la période de maturation et de dissémination des graines d'après BOURRELLY et al. (1983) (barre horizontale).

## DISCUSSION

### 1 - Espèces récoltées

Plus de la moitié (60 sur 113) des espèces du "coussou" ont été reconnues dans les récoltes des fourmis et une dizaine n'ont pas encore pu être déterminées.

Chaque grenier contient 3 à 11 espèces (6,5 en moyenne) ; les graines sont le plus souvent triées par les ouvrières et rangées en amas monospécifiques.

Le tableau I montre que les espèces les plus récoltées ont, pour la plupart, une fréquence élevée dans le "coussou". Les 12 espèces trouvées plus de 20 fois dans les greniers se répartissent en 5 familles seulement (19 familles de phanérogames peuplent la steppe) ; Graminées : 8 espèces ; Labiées : 3 espèces ; Cistiniées : 1 espèce ; Papilionacées : 1 espèce ; Euphorbiacées : 1 espèce.

Parmi les Graminées, les 3 espèces les plus fréquentes dans le "coussou", *Brachypodium ramosum*, chamaephyte, *Vulpia sciuroides*, thérophyte, et *Dactylis glomerata*, hémicryptophyte, sont très exploitées ; cette dernière espèce est présente dans plus de la moitié des prélèvements, et souvent très abondante. *Anthoxanthum odoratum* a une fréquence médiocre dans l'ensemble du "coussou" mais est localement plus abondante dans les stations d'étude.

Parmi les Labiées, *Thymus vulgaris* et *Sideritis romana* sont très fréquentes. *Lavandula latifolia* est très abondante dans une de nos stations et forme encore de beaux peuplements dans la seconde ; sa fréquence est faible pour l'ensemble du "coussou" car elle ne vit pas dans les régions

méridionales trop arides.

*Fumana procumbens* a aussi une fréquence assez faible dans l'ensemble du "coussou" mais est commune dans nos deux stations.

Cette étude devra donc être affinée par l'étude des phytocénoses sur les surfaces exploitées par les sociétés dont les récoltes sont prélevées. Nous pourrions ainsi mettre en évidence chez nos deux espèces moissonneuses, d'éventuelles préférences ou au contraire confirmer la relation entre l'abondance des espèces dans les greniers et leur disponibilité à proximité des nids.

Les *Messor* sont des moissonneuses opportunistes : elles exploitent les espèces les plus abondantes, avec, semble-t-il, une préférence pour celles dont la récolte est particulièrement rentable du fait de la grande taille des graines ou de leur groupement dans un fruit ou un épi transportable. Les gros fruits de *Daucus carota* sont très appréciés : ils sont transportés par les ouvrières major, principalement celles de *Messor barbarus*. Les épis de Graminées sont transportés entiers quand leur taille est faible : *Anthoxanthum odoratum*, *Aegilops ovata*. Les ouvrières détachent des épillets quand les épis sont trop volumineux. Diverses capsules sont ramenées entières : *Fumana procumbens* avec 12 graines, *Linum strictum* avec 10 graines (la production de cette espèce est très irrégulière : en 1985, le lin n'a presque pas fleuri et n'a été trouvé qu'une fois dans un grenier ; en 1983 et 1984, 15 greniers sur 70 contenaient ses graines).

L'effort de prospection peut être fortement réduit par la maturation simultanée des graines sur un même plant qui est alors envahi par de très nombreuses ouvrières. Le thym et la lavande sont dans ce cas : les *Messor* escaladent les inflorescences pour cueillir les calices persistants qui contiennent chacun 4 fruits.

Les récoltes sont rapidement décortiquées dans le nid : les débris, sépales, axes et glumes sont rejetés autour de certains des orifices du nid, formant des amas bien repérables à la fin de l'été.

Nous avons souvent observé des ouvrières cueillant et transportant des graines immatures : elles sont sans doute immédiatement consommées, car on les retrouve rarement dans les greniers. *Alyssum maritimum*, lors de ses deux floraisons, *Erodium cicutarium* au début du printemps, sont ainsi très exploitées. *Bellis sylvestris* fleurit en automne : en 1983 et en 1984, de nombreuses ouvrières de *Messor sanctus* dépouillaient ses capitules de tous leurs fruits. En 1985, la floraison a été retardée par la sécheresse puis par le froid précoce : aucun fruit n'était encore formé quand les fourmis ont cessé leurs récoltes. Quand les deux premières espèces sont exploitées après la maturation des graines, celles-ci sont conservées dans les greniers. Ce n'est jamais le cas de *Bellis* dont les fruits ne murissent que tardivement, alors que les *Messor* ne récoltent plus.

Des organes végétatifs plus ou moins desséchés sont souvent récoltés ; nous avons observé au printemps, le transport de jeunes plants entiers de *Poa bulbosa* : les renflements de la base des feuilles sont peut-être consommés.

Certaines familles, bien représentées dans le "coussou", sont peu récoltées. Il ne nous est pas encore possible de savoir si c'est par manque d'attractivité ou à cause de la difficulté de leur récolte et de leur transport. Parmi les Composées, qui comptent 22 espèces dont plusieurs très fréquentes, seule *Reichardia picroides* a été trouvée plus de 10 fois dans les greniers (le cas de *Bellis sylvestris* vient d'être exposé). Si les fruits pourvus d'aigrettes sont rapidement dispersés par le vent, leur récolte sur les capitules, avant complète maturité, semble toujours possible.

Parmi les Papilionacées (13 espèces), deux trèfles seulement (*Trifolium stellatum* et *T. campestre*) sont régulièrement exploités. *T. subterraneum*, l'espèce la plus fréquente, en enterrant ses fruits, les soustrait aux fourmis moissonneuses. F. BERNARD (1968) affirme que les *Messor* de France et d'Afrique du Nord ont une préférence marquée pour les Légumineuses. En Crau, même si, parmi les espèces encore indéterminées, 3 ou 4 sont des Légumineuses qu'il faudra ajouter à notre inventaire, cette famille reste peu récoltée par les fourmis.

La Dipsacée *Scabiosa columbaria* est une des espèces les plus fréquentes du "coussou" (8ème rang) : nous ne l'avons trouvé qu'une seule fois dans un grenier et nous n'avons jamais observé d'ouvrières s'attaquant à ses capitules.

## 2 - Maturation des graines et récolte

Le tableau II montre, pour de nombreuses espèces, une bonne correspondance entre

l'époque de maturation et de dissémination des graines et leur présence dans les greniers : *Vulpia sciurooides*, *Thymus vulgaris*, *Brachypodium ramosum*, *Linum strictum* par exemple. Ces graines doivent être consommées rapidement. En élevage, les *Messor* préfèrent nettement les graines fraîchement récoltées à celles qui ont été conservées dans les greniers.

Quelques espèces comme *Dactylis glomerata* se trouvent presque toute l'année dans les greniers, alors que la maturation des graines a lieu entre le 15 Mai et le 15 Juin. Les fruits mûrs restent sur les épis pendant plusieurs mois : ceux que l'on trouve en hiver dans les greniers ont peut-être été récoltés vers la fin de la période d'activité. Les graines de *Lavandula latifolia* mûres au début de l'automne, se trouvent toute l'année dans les greniers de *Messor barbarus* (moins régulièrement dans ceux de *Messor sanctus*) : quelques unes sont récoltées au printemps au pied des touffes qui les protègent et où elles germent difficilement. Nous n'avons jamais vu, en cette saison, les ouvrières escalader les épis qui portent encore quelques graines.

Certaines espèces sont consommées rapidement et leur présence dans les greniers coïncide avec leur maturation ; d'autres sont conservées longtemps et parfois rejetées intactes au printemps, lors du nettoyage des greniers. Les raisons de ce choix nous échappent.

### 3 - Importance des récoltes

L'étude de sociétés élevées au laboratoire et les observations faites sur le terrain nous ont permis d'estimer la consommation annuelle de graines (dépouillées de leurs enveloppes) à moins de 100 grammes pour une société de *Messor sanctus* (3500 ouvrières, biomasse fraîche de 17 grammes en Juillet) et à environ 300 grammes pour une société de *Messor barbarus* (8000 ouvrières, biomasse fraîche de 57 grammes) (DELYE, 1983 ; CERDAN, 1984). Compte tenu du gaspillage (des graines partiellement consommées sont rejetées ou abandonnées dans certaines galeries du nid où elles moisissent), les fourmis moissonneuses doivent récolter 20 à 30 kilogrammes de graines avec leurs enveloppes par hectare : DEVAUX (1982) a pu estimer que la production de la Crau est comprise entre 200 et 400 kilogrammes de graines par hectare.

Le couvain, pendant sa croissance, est le principal consommateur dans la société, et sa présence stimule fortement l'activité de récolte des ouvrières.

A partir d'Avril, les larves qui ont hiverné reprennent leur développement : les ouvrières qui disposent de très peu de réserves doivent s'approvisionner à l'extérieur. Les températures encore basses ne permettent que quelques heures de sorties au milieu du jour ; les graines sont peu abondantes et sont consommées au fur et à mesure de leur récolte.

A la fin de Mai, les conditions thermiques permettent un gros effort de récolte : les colonnes atteignent 10 à 15 mètres de long, parcourues par des milliers d'ouvrières. De nombreux végétaux mûrissent alors leurs graines et quelques réserves sont accumulées dans les greniers.

En Juillet, le couvain atteint sa biomasse maximum : les récolteuses sont très actives et les graines mûres abondantes, mais les stocks restent modestes. De très nombreuses ouvrières sont immobilisées dans le nid, occupées à broyer et à imprégner de salive les graines fraîchement récoltées qui nourrissent les larves.

En automne, les larves cessent progressivement de croître et de se nourrir. La consommation de la société diminue, mais l'activité de récolte aussi, et les greniers restent peu garnis.

Les ouvrières de *Messor sanctus* sortent tant que la température le permet, parfois jusqu'au 15 Décembre. Elles cueillent alors des graines vertes d'*Alyssum* et de *Bellis* qui sont rapidement consommées. En hiver les nids contiennent peu de réserves : 5 grammes en moyenne (3 nids fouillés).

Les ouvrières de *Messor barbarus* s'arrêtent de récolter beaucoup plus tôt mais restent actives dans le nid : elles doivent consommer alors les quelques réserves accumulées à la fin de l'été car en hiver les nids sont presque vides : 0,5 grammes en moyenne (3 nids fouillés).

Larves et ouvrières ne se nourrissent pas en hiver, mais il est généralement admis que les réserves de graines sont utilisées au printemps, quand la société reprend son activité : les graines sont rares dans la nature et les températures encore basses ne permettent pas une grande activité de récolte.

On est très loin, en Crau, de l'hectolitre de graines que, d'après BERNARD (1968), les *Messor* nord-africains accumuleraient dans leurs greniers, ou des réserves des *Pogonomyrmex* nord-

américains : d'après LUDWIG et WHITFORD (1981), ces fourmis peuvent accumuler tant de graines lors d'une année favorable, qu'elles auront l'année suivante une très faible activité de récolte, même si la production végétale est de nouveau abondante. Ces espèces, habitant des régions plus ou moins désertiques où la production végétale est très irrégulière d'une année à l'autre, sont adaptées à récolter toutes les graines disponibles. Dans le "coussou", la production varie peu d'une année à l'autre, elle est répartie sur toute la période d'activité des fourmis moissonneuses qui peuvent se ravitailler assez régulièrement ; au printemps elles peuvent trouver des graines mûries à la fin de l'automne précédent car il n'y a pas de rongeurs granivores et la densité d'oiseaux est très faible (CHEYLAN, 1975).

Pourtant, en élevage, *Messor barbarus* emmagasine à peu près tout ce qui lui est proposé et dans la nature il suffit de déposer quelques caryopses de Graminées à proximité d'un nid peu actif pour provoquer une sortie massive des récolteuses.

*Messor sanctus*, en élevage, fait un tri parmi les graines qui lui sont proposées et n'en introduit que de petites quantités dans ses greniers. Dans la nature, elle réagit moins spectaculairement que son congénère à un dépôt de caryopses.

#### 4 - Dissémination des graines

Nous avons peu d'observations dans ce domaine. Il n'existe pas en Crau de "jardins de fourmis" comparables à ceux que WHEELER (1960) a pu observer aux Etats Unis autour des nids des *Pogonomyrmex*.

*Alyssum maritimum* est assez fréquente près des nids de *Messor*, mais les modifications de la texture du sol sont peut-être, autant que le rejet des graines, la cause de cette répartition : cette espèce est également abondante dans les déblais des canaux et au bord des pistes.

Après les pluies d'automne, de nombreuses graines germent dans les monceaux de détritiques accumulés à l'entrée des nids, mais elles ont du mal à pousser leurs racines jusqu'au sol et bien peu de plantules survivent. Au printemps, les nids sont souvent repérables au tapis vert des germinations qui les entoure ; la survie des plantules ne semble guère meilleure qu'à l'automne.

Sur une espèce au moins, les fourmis paraissent avoir une action favorable. Il est très difficile d'obtenir la germination des graines de *Lavandula latifolia* prélevées sur les épis ou au pied des touffes. On observe souvent des germinations près des nids de *Messor* et L. BOREL a pu vérifier que des graines prélevées dans les greniers germent en grand nombre. Nous ignorons l'origine de cette fertilité et nous avons encore trop peu étudié cet aspect des relations entre plantes et fourmis pour en tirer des conclusions.

Les fourmis moissonneuses prélèvent une part non négligeable de la production végétale globale du "coussou". Nos premiers résultats ne rendent pas compte de cette action à petite échelle : si, entre les surfaces prospectées par les ouvrières, la production n'est pas utilisée, à proximité des nids, elle peut être totalement prélevée. Certains pieds de lavande, par exemple, sont chaque année dépouillés de tous leurs fruits. Il nous faudra évaluer la production de chaque espèce végétale dans l'aire de récolte d'une société, et la comparer aux récoltes des ouvrières pour avoir une idée précise de l'action des *Messor* sur la flore.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BARONI URBANI C. (1980). L'écologie des fourmis : problèmes et perspectives. C.R. section française U.I.E.I.S. Lausanne, Septembre 1979, 1-15.
- BERNARD F. (1968). Les fourmis (*Hymenoptera Formicidae*) d'Europe occidentale et septentrionale. Masson et Cie, Paris, 411 p.
- BERNARD F. (1971). Comportement de la fourmi *Messor barbarus* (L.) pour la récolte des graines de *Trifolium stellatum* ., *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 62, 15-20.
- BERNSTEIN R.A. (1975). Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56, 213-219.
- BERNSTEIN R.A. (1979). Schedules of foraging activity in species of ants. *Journ. Animal Ecol.*, 48, 921-930.

- BIGOT L., CHEMSEDDINE M., DELYE G., (1983). Contribution à la connaissance de la structure et de la dynamique de la communauté des Arthropodes terrestres de la plaine désertifiée (ou coussou) de la Crau (Bouches du Rhône). *Biol. Ecol. Méditer.*, 10, 119-144.
- BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.P., LOUIS-PALLUEL J., ARCHILOQUE A. (1983). Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de la Crau. *Biol. Ecol. Méditer.*, 10, 55-82.
- BRIAN M.V. édit. (1978). Production ecology of ants and termites. *International Biological Programme. 13.* Cambridge University Press, 409 p.
- BRIESE D.T., MACAULEY B.J. (1981). Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Australian Journ. of Ecol.*, 6, 1-19.
- BRIESE D.T. (1982). Partitioning of resources amongst seed harvesters in an ant community in semi-arid Australia. *Australian Journ. of Ecol.*, 7, 299-307.
- BROWN J.H., DAVIDSON D.W. (1977). Competition between seed bearing rodents and ants in desert ecosystems. *Science*, 196, 880-882.
- BROWN J.H., REICHMAN O.J., DAVIDSON D.W. (1979). Granivory in desert ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10, 201-227.
- BYRON P.A., BYRON E.R., BERNSTEIN R.A. (1980). Evidence of competition between two species of desert ants. *Insectes sociaux*, 27, 351-360.
- CERDAN P. (1984). Contribution à l'étude de *Messor barbarus* (L.) et *Messor sanctus* (Forel) en Crau. D.E.A. Ecologie méditerranéenne, Univ. de Provence.
- CHEMSEDDINE M. (1982). Contribution à l'écologie de la Crau (Bouches du Rhône). Structure et fonctionnement du peuplement des Arthropodes terrestres du coussou. Thèse Univ. Aix-Marseille III., 165 p.
- CHEYLAN G. (1975). Esquisse écologique d'une zone semi-aride : la Crau (Bouches du Rhône). *Alauda*, 13, 23-54.
- CAROLL C.R., JANZEN D.H. (1973). Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 231-259.
- DAVIDSON D.W. (1977). Species diversity and community organisation in desert seed eating ants. *Ecology*, 58, 711-724.
- DAVIDSON D.W. (1977). Foraging ecology and community organisation in desert seed eating ants. *Ecology*, 58, 725-737.
- DELAGE B. (1968). Recherches sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain : Ecologie et Biologie. *Bull. Biol. C.II*, 315-367.
- DELAGE B. (1968). Recherches sur les fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain : Ethologie, Physiologie de l'alimentation. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 10, 197-266.
- DELYE G. (1984). Les fourmis du "désert" de Crau : Essai d'évaluation de la biomasse et de la consommation des espèces granivores. *Actes coll. Insectes Soc. I (S.F.U.I.E.I.S.)*, Presses Univ. Paris XII, 167-170.
- DEVAUX J.P. (1982). Etude des relations trophiques végétation-insectes-oiseaux de la plaine de la Crau (Bouches du Rhône) dans des parcours à moutons, en zone semi aride. Rapport M.E.R. Contrat 1411/81 - 411.
- DE VITA M. (1979). Mechanisms of interference and foraging among colonies of the harvester ant *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave desert. *Ecology*, 60, 729-737.
- GOLLEY F.B., GENTRY J.B. (1964). Bioenergetics of the southern harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Ecology*, 45, 217-225.
- GRAETZ R.D. (1981). Plant-animal interactions, in Arid land Ecosystems, 2, 85-103. *International Biological Programme. 17.* Cambridge University Press.
- HEITHANS E.R. (1981). Seed predation by rodents on three ant dispersed plants. *Ecology*, 62, 136-145.
- JANZEN D.H. (1971). Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 2, 465-492.
- LUDWIG J.A., WHITFORD W.G. (1981). Short term water and energy flow in arid ecosystems. in Arid land Ecosystems, 2, 271-299. *International Biological Programme. 17.* Cambridge Univ. Press.
- MARES M.A., ROSENZWEIG M.L. (1978). Granivory in North and South american deserts : rodents, birds and ants. *Ecology*, 59, 235-241.
- ROGERS L., LAVIGNE R., MILLER J.L. (1972). Bioenergetics of the western harvester ant in a short grass plain ecosystem. *Environ. Entomol.*, 1, 763-768.
- TEVIS L. (1958). Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* and some desert ephemerals. *Ecology*, 39, 695-704.
- WHEELER W.M. (1960). Ants, their structure development and behavior. Columbia Univ. Press N.Y., 663 p.
- WIGHT J.R., NICHOLS J.T. (1966). Effects of harvester ants on production of a salt bush community. *Journ. of range management*, 19, 68-71.

TABLEAU I

Espèces	Familles	Nombre d'Observations	Ordre de fréquence
<i>Vulpia sciuroides</i>	Graminée	64	3
<i>Dactylis glomerata</i>	Graminée	52	2
<i>Fumana procumbens</i>	Cistinée	37	70
<i>Thymus vulgaris</i>	Labiée	36	10
<i>Andropogon ischaemum</i>	Graminée	32	21
<i>Brachypodium ramosum</i>	Graminée	31	1
<i>Aira cupaniana</i>	Graminée	31	30
<i>Sideritis romana</i>	Labiée	30	9
<i>Lavandula latifolia</i>	Labiée	27	47
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Graminée	26	60
<i>Euphorbia exigua</i>	Euphorbiacée	21	11
<i>Trifolium stellatum</i>	Papilionacée	21	28
<i>Festuca ovina</i>	Graminée	19	39
<i>Galium parisiense</i>	Rubiacee	19	29
<i>Aegilops ovata</i>	Graminée	18	6
<i>Linum strictum</i>	Linée	16	5
<i>Reichardia picroides</i>	Composée	14	13
<i>Daucus carota</i>	Ombellifère	13	35
<i>Avena barbata</i>	Graminée	11	45
<i>Erodium cicutarium</i>	Géraniacée	10	16
<i>Alyssum maritimum</i>	Crucifère	10	36
<i>Euphorbia cyparissias</i>	Euphorbiacée	10	37
<i>Andryala integrifolia</i>	Composée	9	26
<i>Crepis foetida</i>	Composée	9	80
<i>Euphorbia seguieriana</i>	Euphorbiacée	9	82
<i>Stypa capillata</i>	Graminée	8	34
<i>Crucianella angustifolia</i>	Rubiacee	6	non classée
<i>Veronica arvensis</i>	Scrofulariacée	5	75

Tab. 1 - Comparaison entre le nombre d'observations des graines dans les greniers de *Messor* (105 prélèvements) et l'ordre de fréquence de l'espèce dans le coussou d'après BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.P., LOUIS-PALLUEL J. et ARCHILOQUE A. (1983).

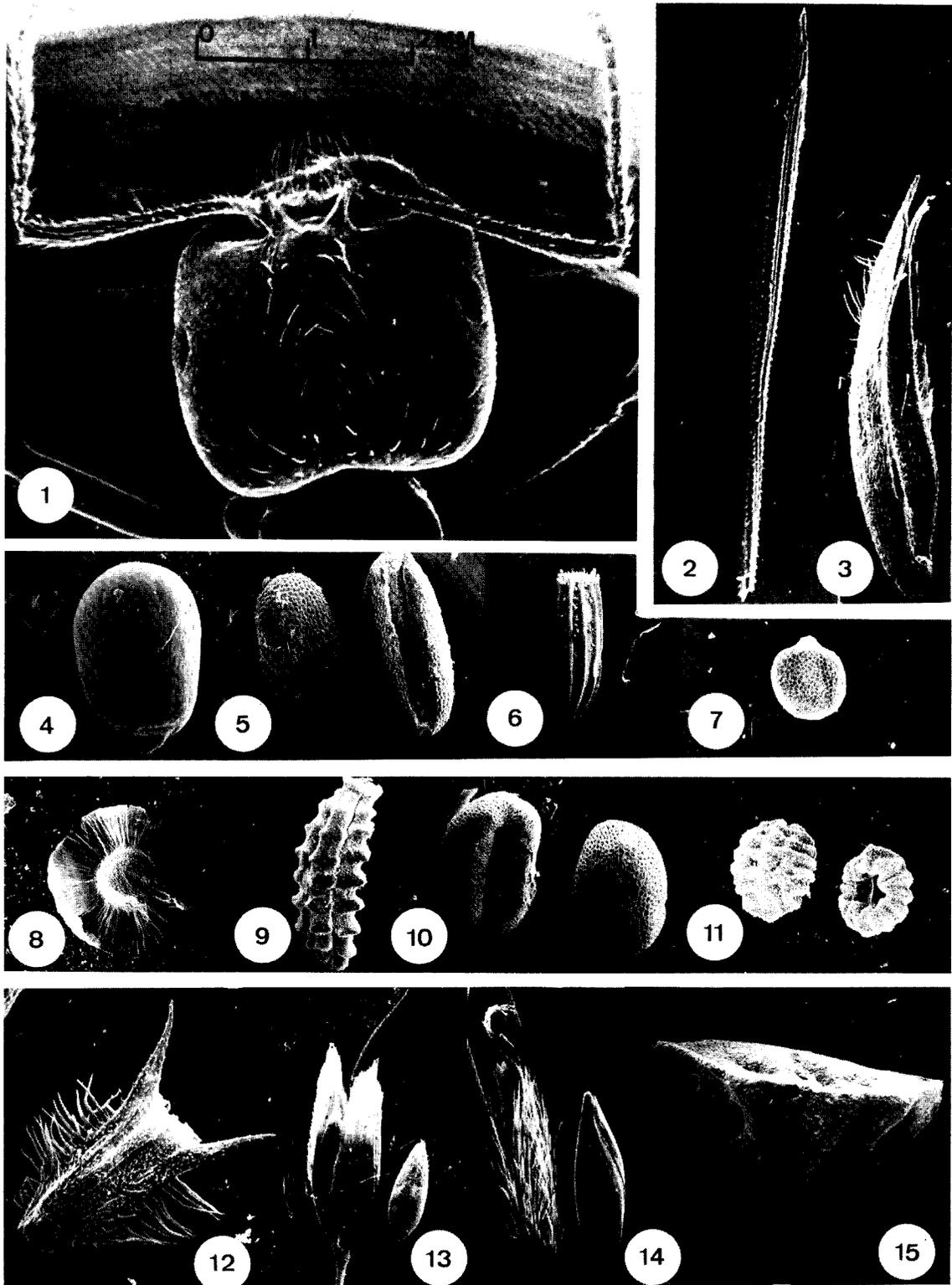


Fig. 1 - La fourmi *Messor barbarus* et quelques unes des graines qu'elle récolte. (l'échelle est valable pour toutes les photographies).

- 1) Tête d'ouvrière major ; 2) *Crepis foetida* ; 3) *Dactylis glomerata* ; 4) *Lavandula latifolia* ;  
 5) *Crucianella angustifolia* ; 6) *Andryala integrifolia* ; 7) *Thymus vulgaris* ; 8) *Spargula pentandra* ;  
 9) *Reichardia picnoides* ; 10) *Plantago lagopus* ; 11) *Asterolinum stellatum* ; 12) *Phleum nodosum* ;  
 13) *Aira cupaniana* ; 14) *Anthoxantum odoratum* ; 15) *Asphodelus fistulosus*.

Photographies au M.E.B. par R. NOTONIER.

TABLEAU II

ESPECES	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
<i>Vulpia sciuroides</i>				o	⊕	⊕	⊕	⊕		o		
<i>Dactylis glomerata</i>	o	o		⊕	⊕	⊕	o	o		o		
<i>Fumana procumbens</i>	o	⊕	⊕	o	o	⊕	⊕	⊕				
<i>Thymus vulgaris</i>				o		⊕	⊕	⊕				
<i>Andropogon ischaemum</i>	o	o		⊕	⊕	⊕				o		
<i>Brachypodium ramosum</i>	o	o		o	⊕	⊕	⊕	o				
<i>Aira cupaniana</i>				o	o	o	o	o				
<i>Sideritis romana</i>	o	⊕		⊕	o	o	o	o		o		
<i>Lavandula latifolia</i>	o	⊕	o	⊕	⊕	o	o	o	⊕			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	o	⊕		o	o	o	⊕	⊕				
<i>Euphorbia exigua</i>				o	o	o	⊕	o				
<i>Trifolium stellatum</i>	o	o		o	o	o	o					
<i>Festuca ovina</i>					⊕	o	o	o				
<i>Galium parisiense</i>				o	o	o	o	o	⊕			
<i>Aegilops ovata</i>	o	o			o	o	o	o				
<i>Linum strictum</i>				o	o	o	o	o		o		
<i>Reichardia picroides</i>			o	o	o	o	o	o		o		
<i>Daucus carota</i>				o	o	o	o					
<i>Avena barbata</i>					o	o		o				
<i>Erodium cicutarium</i>				o	o	⊕	o	o				
<i>Alyssum maritimum</i>	o	⊕		o	o	o				o		
<i>Euphorbia cyparissias</i>	o	o	o	o	o	o						
<i>Andryala integrifolia</i>	o	o				o	o	o				
<i>Crepis foetida</i>					o	o	o	o				
<i>Euphorbia seguieriana</i>	o	o			o	o						
<i>Stypa capillata</i>				o	o	o						
<i>Crucianella angustifolia</i>				o	o	o	o		o			
<i>Veronica arvensis</i>					o	o	o					

Tab. II - Présence mensuelle des graines dans les nids (o, présents ; ⊕, abondant) et période de maturation des graines sur les plantes (barre horizontale), d'après BOURRELLY M., BOREL L., DEVAUX J.P., LOUIS-PALLUEL J. et ARCHILOQUE A. (1983).



Contribution à l'étude du régime alimentaire  
d'*Omocestus ventralis* Zetterstedt, 1821  
(Orthoptera-Acrididae) dans les conditions naturelles.

B. CHARA\*  
L. BIGOT\*\*\*  
R. LOISEL\*\*

*RESUME* - La détermination des contenus des fèces au microscope photonique à contraste de phases, par comparaison à une épidermothèque de référence, a permis aux auteurs de préciser, pour les imagos d'*Omocestus ventralis*, dans la région de Montpellier (Hérault), le régime alimentaire (graminivore), les espèces végétales consommées pendant la période d'étude (12 sur 15 disponibles dans le biotope) et la chronoséquence des préférences alimentaires de cet acridien.

La reconnaissance des fragments d'épidermes contenus dans les egesta des *Omocestus* a été facilitée par la réalisation d'une clé de détermination des espèces végétales établie à partir des épidermes.

*SUMMARY* - In order to study the natural diet of the Acrididae, the authors determined the contents of faeces by comparison with a reference collection of epiderms by using light microscope. This method enabled them to define the diet (graminivorous) of the adults of *Omocestus ventralis* in the Montpellier region, the various species they have eaten during the study period (12 species out of 15 available in the biotope) and the chronosequence of their alimentary preferences.

The authors worked out a key for the vegetal species set from the epiderms. Both made the identification of pieces of epiderms from egesta of *Omocestus* easier.

*MOTS CLES* : Acridien, *Omocestus ventralis*, Fèces, Epiderme.

## INTRODUCTION

" La nourriture est un facteur écologique important dont la qualité et l'accessibilité jouent un rôle en modifiant divers paramètres des populations tels que la fécondité, la longévité, la vitesse de développement et le taux de natalité " (Dajoz R., 1982).

L'alimentation intervient également dans la distribution spatiale et temporelle des insectes phytophages en général et des acridiens en particulier. En effet, un acridien ne peut s'installer dans un biotope donné que si celui-ci lui offre la possibilité de s'alimenter pour se maintenir et se reproduire.

Ce travail se propose de contribuer à l'étude du régime et des préférences alimentaires d'*Omocestus ventralis* dans les conditions naturelles. Le choix de cet acridien se justifie par le fait qu'il n'existe jusqu'à maintenant que des données se basant sur de observations ponctuelles et imprécises.

## 1 - CADRE DE L'ETUDE

Le lieu de prélèvement est une prairie de trois hectares environs, située à Sainte-Croix de Quintillargues (région de Montpellier, sud de la France), qui sert de lieu d'alimentation à un troupeau de bovins d'une cinquantaine de têtes. Cette pâture est traversée en son milieu et dans le sens de sa longueur par un fossé d'orientation Est-Ouest, constituant un milieu mésohygrotrophe où pullulent les *Omocestus*. Le recouvrement herbeux moyen atteint 80%, tandis que la hauteur moyenne de la végétation ne dépasse pas 20 cm; l'effet du surpâturage est donc déterminant.

La station d'étude, se situe, d'après le climagramme pluviométrique d'Emberger (Sauvage

\*Institut National de la Protection des Végétaux, BP 80 El-Harrach, Alger-ALGERIE

\*\*Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne. Fac. St-Jérôme, rue Henri-Poincaré  
13397 MARSEILLE CEDEX 13

\*\*\*Laboratoire d'Ecologie animale. Fac. St-Jérôme, rue Henri-Poincaré 13397 MARSEILLE CEDEX 13

Ch., 1963 ), dans la variante fraîche du sub-humide méditerranéen. L'analyse des moyennes mensuelles des températures et des précipitations laisse apparaître:

- une distribution irrégulière des pluies tout au long de l'année,
- une courte période de sécheresse centrée sur le mois de juillet,
- un hiver frais.

## 2 - METHODE ET PROTOCOLE

L'étude de l'alimentation des animaux herbivores dans les conditions naturelles fait généralement appel à deux méthodes principales:

- observer le phytophage dans son milieu naturel et noter les espèces végétales consommées à chaque repas; cette méthode, si elle a l'avantage de ne pas perturber le comportement alimentaire de l'animal, est par contre longue et fastidieuse ( Gangwere S.K., 1961 );
- analyser les contenus digestifs; comparativement à la précédente, cette méthode procure des informations aussi précises ( détermination des plantes consommées après prise de nourriture ) et elle est moins lourde d'application.

L'examen des contenus digestifs a été utilisé sur les oiseaux ( Bigot L., 1966; Birkan M. 1970 ) et sur les insectes ( Isely F.B. & Alexander G., 1949; Hummelen P. & Gillon Y., 1968; Mestre J., 1981; Lourau M., 1983; Chiffaud J. & Gillon Y., 1984 ), entre autres.

De cette méthode dérive l'analyse des contenus des fèces que nous avons utilisée à la suite de Gueguen A. & al ( 1975 ), Launois-Luong M.H. ( 1975 ), Gueguen A. ( 1976 ), Benhalima T. ( 1983 ) et Leclerc B. ( 1985 ). Cette variante de l'examen des contenus digestifs présente l'avantage de ne pas sacrifier les animaux, ce qui peut être un inconvénient lorsque l'étude de l'alimentation est associée à une étude de démographie de population ( Gueguen A., 1976 ), ou qu'elle concerne une espèce rare.

La détermination des végétaux consommés se fait en comparant les débris d'épidermes contenus dans les fèces à une épidermothèque de référence. Celle-ci est préparée à partir des plantes qui se trouvent dans la niche trophique de l'insecte. Concernant les techniques de préparation des épidermes et leurs caractéristiques, qui permettent la reconnaissance des fragments de plantes, nous renvoyons le lecteur à Prat H. ( 1932-1935-1960 ) et Guyot M. ( 1966 ); quant à la préparation des fèces, Launois-Luong M.H. ( 1975 ) en donne toutes les précisions. Pour faciliter la reconnaissance, une clé de détermination des plantes a été établie à partir des épidermes ( cf annexe 1 ).

L'étude s'est intéressée uniquement aux imagos d'*Omocestus ventralis*, les prélèvements de fèces ont été faits courant Mai (période qui coïncide avec l'accomplissement de la vie imaginale de cet acridien, au cours de la première génération ). Les sauterelles sont capturées au filet à raison de dix femelles et dix mâles par semaine, elles sont isolées dans des piluliers pendant vingt-quatre heures, temps suffisant pour qu'elles vident leur tube digestif.

L'examen des egesta des individus d'*Omocestus ventralis*, nous a permis de nous rendre compte dès le début que cet acridien ne consomme que les graminées. Partant de cette constatation, nous avons relevé toutes les espèces de graminées avec l'abondance relative de chacune, en utilisant la méthode phytosociologique classique.

## 3 - RESULTATS

Le tableau ci-après réunit les quinze espèces de graminée présentes sur le biotope, affectées de leur coefficient d'abondance relative.

Tableau N° 1

Espèces végétales	Abondance relative
- <i>Agropyrum campestre</i> God. & Gr.	3
- <i>Alopecurus bulbosus</i> L.	+
- <i>Bromus erectus</i> Huds.	2
- <i>Bromus madritensis</i> L.	+
- <i>Bromus mollis</i> L.	2

- <i>Bromus rubens</i>	L.	2
- <i>Cynodon dactylon</i>	Rich.	2
- <i>Dactylis glomerata</i>	L.	+
- <i>Festuca ovina</i>	L.	3
- <i>Koeleria setacea</i>	Pers.	1
- <i>Koeleria villosa</i>	Pers.	2
- <i>Lolium perenne</i>	L.	2
- <i>Poa annua</i>	L.	+
- <i>Poa trivialis</i>	L.	2
- <i>Vulpia ciliata</i>	L.	2

La correspondance entre l'indice d'abondance relative et le pourcentage de recouvrement s'exprime selon la progression suivante:

- +	> 1%
- 1	1% à 5%
- 2	5% à 10%
- 3	10% à 25%

### 3.1 - SPECTRE ALIMENTAIRE

L'analyse des egesta, récupérés en quatre prélèvements (8-16-24-30 Mai), montre que 92,6% des fèces sont constituées de fragments d'épidermes de graminées et 7,4% de dicotylédones; *Omocestus ventralis* est donc bien un acridien graminivore; ce que Chopard L. (1951) a avancé sans pour autant le prouver. Sur les quinze graminées présentes dans le biotope, *Omocestus ventralis* a utilisé douze d'entre elles au moins une fois durant la période d'étude.

Le tableau N° 2, montre les espèces pâturées par chacun des sexes.

Tableau N° 2

Espèces pâturées	Sexes	
	Femelles	Mâles
- <i>Agropyrum campestre</i> God.& Gr.	+	+
- <i>Alopecurus bulbosus</i> L.	+	+
- <i>Bromus erectus</i> Huds.	+	+
- <i>Bromus mollis</i> L.	+	+
- <i>Cynodon dactylon</i> Rich.	+	+
- <i>Dactylis glomerata</i> L.	+	+
- <i>Festuca ovina</i> L.	+	+
- <i>Koeleria setacea</i> Pers.	+	-
- <i>Koeleria villosa</i> Pers.	-	+
- <i>Poa annua</i> L.	-	+
- <i>Poa trivialis</i> L.	-	+
- <i>Vulpia ciliata</i> Link.	+	-

Le nombre d'espèces végétales consommées varie dans le temps, il a été de: 8 - 9 - 7 - 4 respectivement les 8 - 16 - 24 et 30 Mai.

### 3.2 - DIFFÉRENCES ENTRE LES SEXES

L'examen du tableau N° 2, fait ressortir que les femelles utilisent neuf plantes sur les quinze disponibles dans le biotope contre dix pour les mâles, ce qui représente respectivement un taux d'exploitation de la niche trophique de 75% et 83,33%. Il apparaît également que *Vulpia ciliata* et *Koeleria setacea* ne sont pas ingérées par les mâles; le phénomène inverse s'observe pour *Koeleria villosa*, *Poa annua* et *Poa trivialis*.

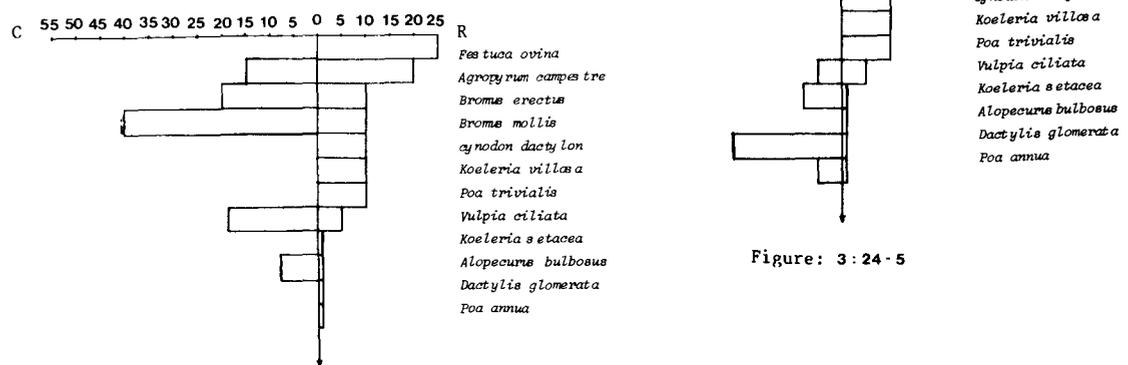
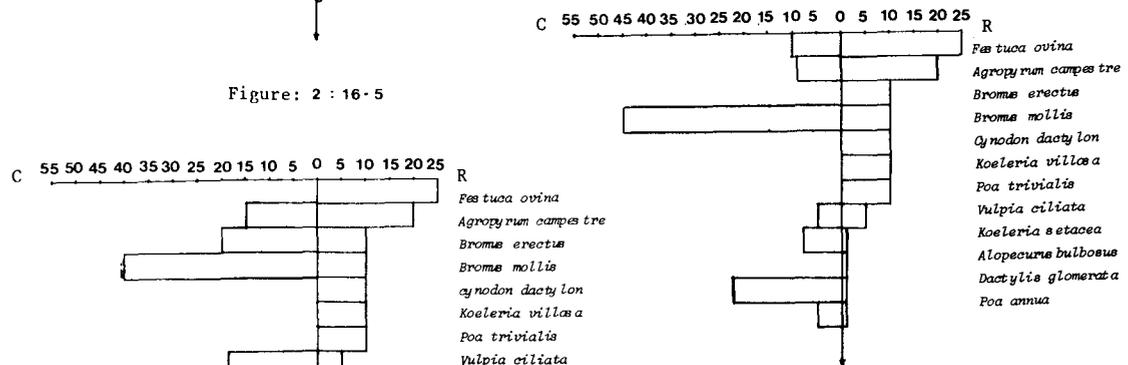
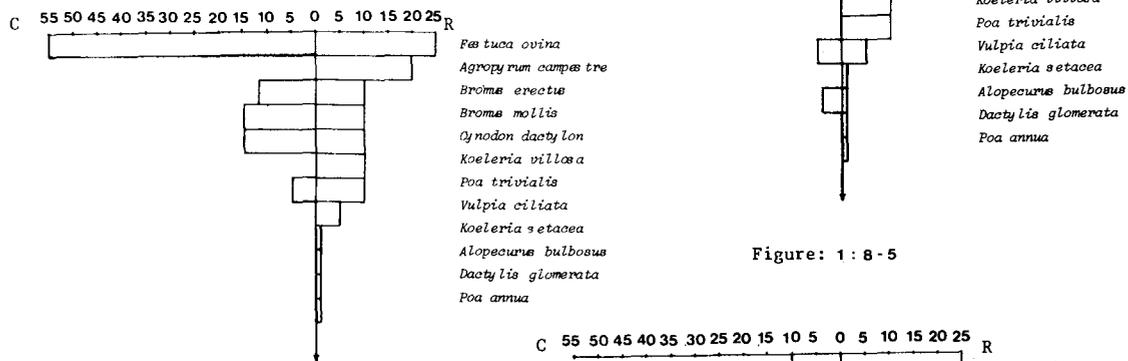
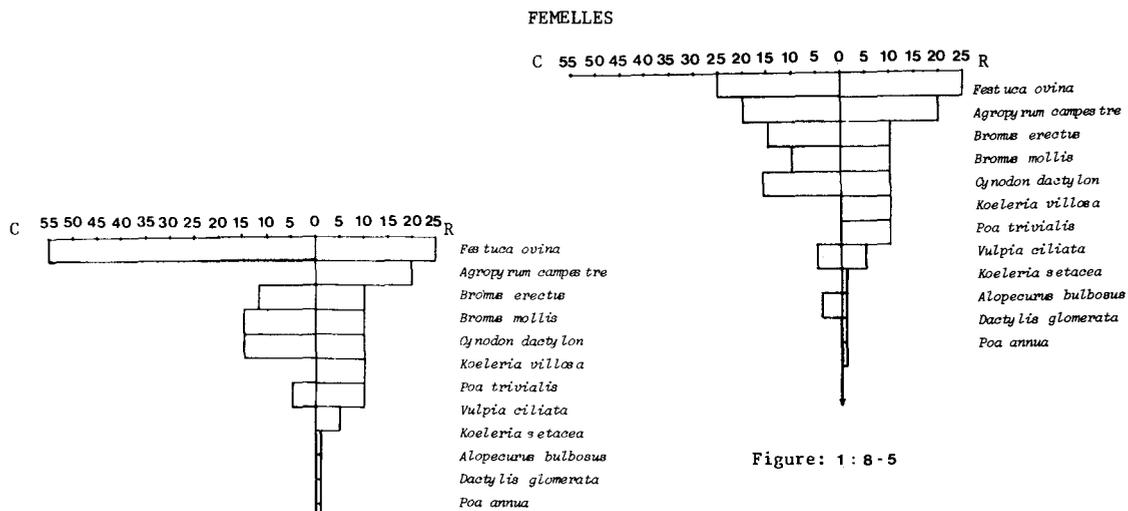
Au vue de ces données, nous pouvons conclure que les mâles et les femelles d'*Omocestus ventralis* ont un spectre alimentaire très voisin, les différences notées pouvant s'expliquer par le nombre relativement réduit d'individus examinés (quarante individus par sexe).

### 3,3 - PRÉFÉRENCES ALIMENTAIRES

Le nombre d'espèces végétales consommées par *Omocestus ventralis* comparé à celui disponible dans la niche trophique, fait apparaître que trois espèces (soit 20%) n'ont pas été ingérées par les individus des deux sexes. Cette utilisation des ressources trophiques varie également dans le temps et en fonction des sexes; les mâles ont utilisé 33,33% - 46,66% - 20% et 13,33% des espèces respectivement le 8 - 16 - 24 et 30 Mai tandis que les taux d'utilisation des ressources trophiques des femelles ont été de 46,33% - 33,33% - 53,33% et 33,33% pour les mêmes dates.

L'analyse des figures n°1 à 8, fait également ressortir que le niveau de consommation des différentes espèces végétales n'est pas proportionnel à leur recouvrement sur le terrain; en effet, des espèces à très faible recouvrement (*Dactylis glomerata*, *Poa annua* et *Alopecurus bulbosus*) sont parfois surpâturées par les individus des deux sexes ou par l'un des sexes. Ce phénomène s'observe aussi chez les espèces à recouvrements équivalents; *Festuca ovina*, *Bromus mollis* et *Bromus erectus* rentrent dans cette catégorie, à l'inverse de *Koeleria villosa*, *Poa trivialis*, *Cynodon dactylon* et *Agropyrum campestre* qui sont sous exploitées. Il faut noter que le surpâturage d'une espèce végétale donnée n'est pas régulier; il intervient à certaines périodes de la vie imaginaire de l'acridien.

Figures 1 à 8 : Evolution du pourcentage de consommation ( C ) de chaque espèce végétale comparée à leur pourcentage de recouvrement ( R ) sur le terrain.



## MALES

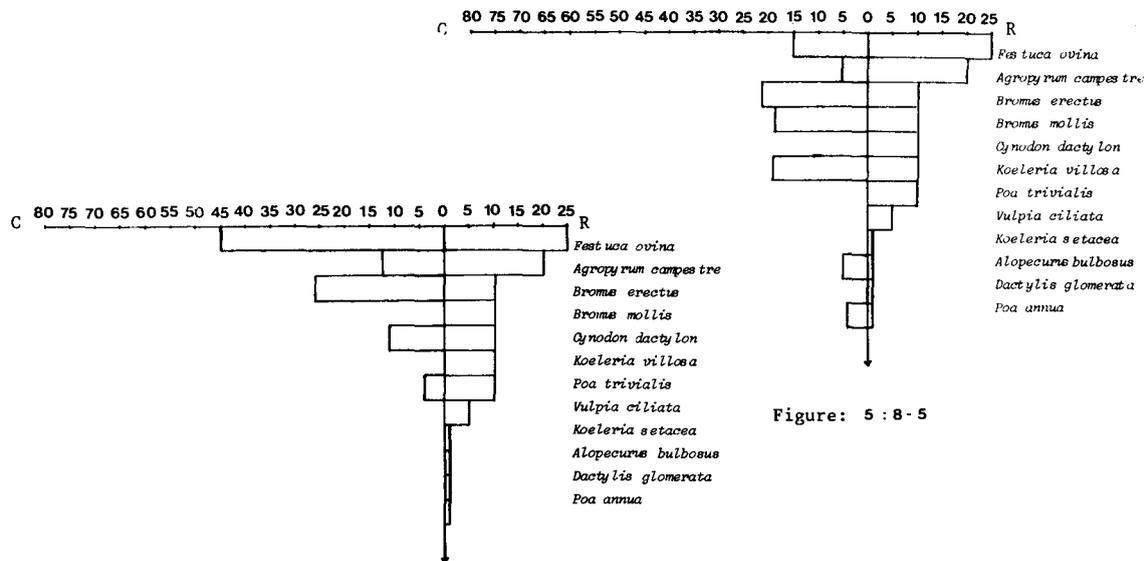


Figure: 6:16-5

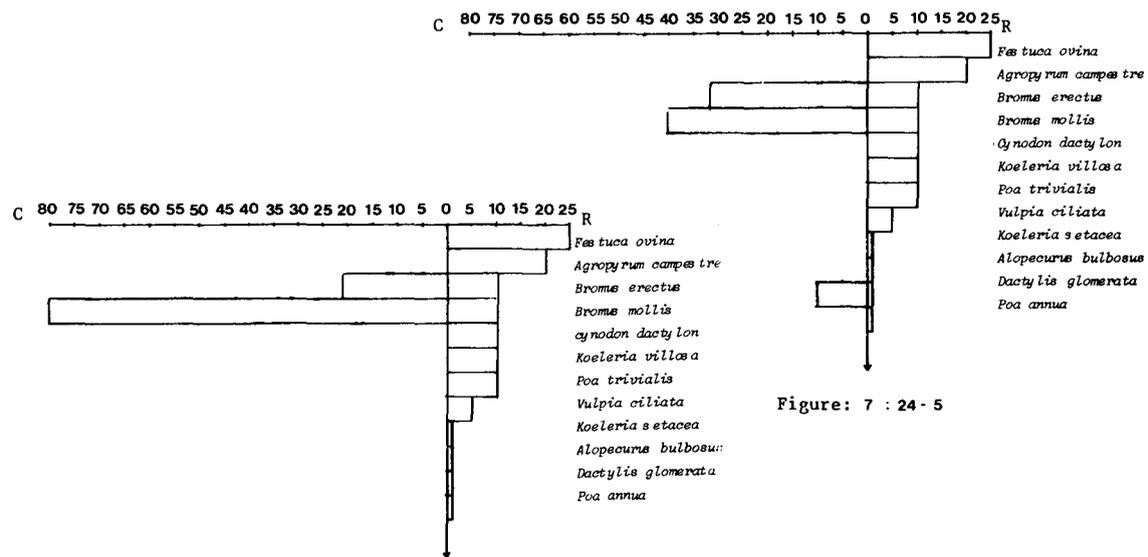


Figure: 8:30-5

Ces constatations nous amènent à conclure qu'*Omocestus ventralis* fait un choix parmi les espèces végétales qui se trouvent dans sa niche trophique. Le niveau d'exploitation des plantes, dans le temps, diffère selon les sexes; en effet, à la même date, une plante peut être sur-exploitée par les femelles et moins pâturée par les mâles ou inversement.

## 3,4 - ESTIMATION COMPARÉE DE LA CONSOMMATION

Le nombre moyen de fèces produit par chaque individu d'*Omocestus ventralis* après sa cap-

ture, est de huit pour les femelles et sept pour les mâles. Le poids moyen d'un egesta est de 0,22 mg de matière sèche chez les mâles et 0,58 mg chez les femelles, soit une production moyenne de matière sèche respective de 1,54 mg et 5,72 mg. Si on considère que le coefficient d'utilisation digestif (C.U.D) est équivalent chez les deux sexes, on peut conclure que la femelle prélève 3,06 fois plus de biomasse végétale fraîche que le mâle.

### 3.5 - DISCUSSION

Les résultats que nous venons d'exposer, précisent, à notre connaissance, pour la première fois le régime, le spectre et les préférences alimentaires d'*Omocestus ventralis*.

Comme Mestre J. (1984), pour les imagos d'*Omocestus ventralis*, nous n'avons pas observé de différences entre les spectres alimentaires des deux sexes. Par contre Launois-Luong M.H. (1975), note une légère différence chez *Locusta migratoria capito* Sauss. à Madagascar; l'auteur pense que celle-ci est due au fait que les femelles se déplacent plus que les mâles au moment de la ponte disposant ainsi d'un cortège floristique plus large par rapport au lieu de prélèvement.

Le spectre alimentaire d'*Omocestus ventralis* représente 80% des espèces végétales de la niche trophique; cette large exploitation des ressources par cet insecte peut expliquer en partie sa colonisation des biotopes riches en graminées (Luquet Chr., 1978).

La variation du spectre et des préférences alimentaires dans le temps peut être liée à la variation de l'appétence des différentes espèces végétales en liaison avec leur phénologie spécifique, aux modifications éventuelles des goûts de l'acridien au fur et à mesure que sa physiologie évolue, à sa mobilité dans le milieu en fonction de l'âge; cette dynamique du comportement alimentaire d'*Omocestus ventralis* est comparable à ce qui se passe chez d'autres acridiens, *Locusta migratoria capito* (Launois-Luong M.H., 1975) et *Docioctaurus maroccanus* Thumb. (Benhalima T., 1983) entre autres.

Contrairement à *Machaeridia bilineata* Stål (Mestre J., 1984), *Omocestus ventralis* ne consomme pas les espèces végétales en fonction de leur recouvrement sur le terrain, mais exprime des préférences alimentaires pour satisfaire ses besoins trophiques.

### CONCLUSION

Les résultats obtenus viennent une fois encore souligner tout l'intérêt de la méthode d'analyse des fèces pour établir les spectres alimentaires des phytophages, et des acridiens en particulier: elle permet en effet à la fois une approche qualitative mais aussi semi-quantitative du problème.

Chez *Omocestus ventralis*, on retiendra que s'il n'est pas possible, au niveau des spectres alimentaires, d'établir une différence manifeste entre les sexes, les femelles se distinguent franchement des mâles par la quantité de biomasse végétale ingérée.

Il serait particulièrement intéressant de poursuivre ce type d'analyse au niveau des stades larvaires afin de déterminer les changements éventuels de régime alimentaire au cours de la vie éphémère des individus.

### BIBLIOGRAPHIE

- BENHALIMA T., (1983). Etude expérimentale de la niche trophique de *Docioctaurus maroccanus* (Thunberg, 1815) en phase solitaire au Maroc.  
Thèse de Docteur Ingénieur, Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay.
- BIGOT L. (1966). Le comportement alimentaire et les biotopes d'alimentation de la Pie (*Pica pica* L.) en Camargue.  
*Terre et Vie* N° 3: 295-315.
- BIRKAN M. (1970). Le régime alimentaire de la Perdrix grise d'après les contenus des jabots et des estomacs- Mise au point bibliographique.  
*Ann. Zool. Ecol. Anim.*, Vol. 2, n°1: 121-153?
- CHIFFAUD J. & GILLON Y. (1984). Relations entre niche trophique et habitat chez un peuplement de Grillons, en mosaïque forêt-savane (Lamto, Côte d'Ivoire).  
*Acta Oecologica, Oecol. Génér.*, Vol. 5, n°1: 53-62.

- CHOPARD L. (1951). Faune de France : Orthopteroïdes.  
Paul Lechevalier, Paris; 359p.
- DAJOZ R. (1982). Précis d'écologie.  
Gauthier villars: 503p.
- GANGWERE S.K. (1961). A monograph on food in *Orthoptera*.  
*Trans. Ann. Ent. Soc.* 87: 67-230.
- GUEGUEN A., CHEROUVRIER A. & LEFEUVRE J.C. (1975). Essai de détermination du régime alimentaire d'animaux herbivores à l'aide des phytolithes siliceux des graminées et des cypéracées. Application à l'étude du régime alimentaire des acridiens.  
*C.R. Acad. Sci. Paris*, 281: 929-932.
- GUEGUEN A. (1976). Recherches écologiques sur les Orthoptères des zones d'incultures de basse altitude. Cas de *Chrysochraon dispar* Germ.  
Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. de Rennes, 176p.
- GUYOT M. (1966). Les stomates des Ombellifères  
*Bull. Soc. Bot. France*, 113 (5-6) : 244-273.
- HUMMELEN P. & GILLON Y. (1968). Etude de la nourriture des acridiens de la savane de Lamto en Côte d'Ivoire.  
*Ann. Univ. Abidjan série E*, 1(2) : 199-206.
- ISELY F.B. & ALEXANDER G. (1949). Analysis of insect food habits by crop examination.  
*Science*, 109 : 115-116.
- LAUNOIS-LUONG M.H. (1975). L'alimentation du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. en phase solitaire à Madagascar. Régime et effets.  
Thèse de Doctorat d'Etat Es-Sciences Naturelles, Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay.
- LECLERC B. (1985). Utilisation du maquis Corse par des caprins et des ovins. Comparaison du régime alimentaire des ovins et des caprins.  
*Acta Oecologica, Oecol. Appli.*, Vol? 6, n°4 : 303-314.
- LOUREAU M. (1983). Le régime alimentaire de *Abax ater* Vill. (Coleoptera, Carabidae).  
*Acta Oecologica, Oecol. Génér.*, Vol.4; n°3 : 253-262.
- LUQUET G. Ch. (1978). Ecologie des acridiens du Mont-Ventoux (Vaucluse). Observations biogéographiques, phénologiques et éthologiques.  
Thèse de Doctorat de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI : 396p.
- MESTRE J. (1981). Reproduction et alimentation d'une espèce univoltine d'*Acrididae*, *Machaeridia bilineata* Stål, 1873 en Côte d'Ivoire.  
Thèse de Doctorat de 3<sup>ème</sup> cycle, Univ. Paris-Sud, centre d'Orsay.
- MESTRE J. (1984). Régime alimentaire et consommation des adultes de *Machaeridia bilineata* (Orthoptere, *Acrididae*) en fonction de la couverture graminéenne d'une savane (Lamto, Côte d'Ivoire).  
*Acta Oecologica, Oecol. Génér.* Vol. 5, n°1 : 63-70.
- PRAT H. (1932). L'épiderme des graminées : Etude anatomique et systématique.  
*Ann. Sci. Nat., Série 10* : 319p.
- PRAT H. (1935). Sur l'étude microscopique des épidermes des végétaux.  
*Bull. Soc. Française de microscopie*, Vol. 4, n°3 : 86-104.
- PRAT H. (1960). Vers une classification naturelle des graminées  
*Bull. Soc. Bot. France*, 107 (1.2.) : 32-79.
- SAUVAGE Ch. (1963). Etages bioclimatiques- Atlas du Maroc Secteur II.  
*Physique du Globe et Météorologie- Notice explicative* : 44p.

## ANNEXE 1 : CLE DE DETERMINATION DES GRAMINEES DU BIOTOPE A PARTIR DES EPIDERMES

1	- Parois des cellules longues rectilignes	
2	- Cellules exodermiques absentes	<i>Lolium perenne</i> L.
2	- Cellules exodermiques présentes	
3	- Epiderme muni de poils unicellulaires longs	
4	- Poils, entre les nervures, à la base des cellules longues	<i>Bromus rubens</i> L.
4	- Poils entre et sur les nervures	<i>Bromus mollis</i> L.
3	- Epiderme muni d'aiguillons	
4	- Une rangée de stomates entre les nervures	<i>Dactylis glomerata</i> L.
4	- Plusieurs rangées de stomates entre les nervures	<i>Koeleria setacea</i> Pers.
1	- Parois des cellules longues engrenées	
2	- Présence de papilles sur les cellules longues	
3	- Présence d'une seule papille	<i>Cynodon dactylon</i> Rich.
3	- Présence de plusieurs papilles	<i>Vulpia ciliata</i> Link.
2	- Absence de papilles sur les cellules longues	
3	- Cellules siliceuses uniquement sur les nervures	<i>Alopecurus bulbosus</i> L.
3	- Cellules siliceuses entre et sur les nervures	
4	- Phytolithes, entre les nervures, sous forme de croissant	<i>Poa trivialis</i> L.
4	- Autres formes de phytolithes entre les nervures	
5	- Phytolithes, entre les nervures, sphériques	<i>Koeleria villosa</i> Pers.
5	- Phytolithes, entre les nervures, elliptiques ou rectangulaires	
6	- Phytolithes elliptiques	
7	- Phytolithes, sur les nervures, rectangulaires	<i>Bromus madritensis</i> L.
7	- Phytolithes, sur les nervures, elliptiques	
8	- Deux rangées de phytolithes sur les nervures	<i>Poa annua</i> L.
8	- Plus de deux rangées de phytolithes sur les nervures	<i>Festuca ovina</i> L.
6	- Phytolithes entre les nervures rectangulaires	
7	- Phytolithes sphériques sur les nervures	<i>Bromus erectus</i> L.
7	- Phytolithes rectangulaires sur les nervures	<i>Agropyrum campestre</i> God. & Gr.

**L'influence des facteurs écologiques sur l'épaisseur  
des cernes du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.)  
Carrière) au Maroc.**

**C. TILL\***

*RESUME* - Cet article étudie les relations qui existent entre la croissance en diamètre du Cèdre de l'Atlas au Maroc et les facteurs écologiques. Il donne donc des renseignements sur l'écologie de cette essence forestière et sur son aptitude à fournir des informations d'ordre paléoclimatique. Parmi les facteurs écologiques envisagés, le climat, l'altitude et le substrat influencent le plus les variations spatiales et temporelles de l'épaisseur des cernes.

*SUMMARY* - This paper analyzes the relations between tree-ring growth of *Cedrus atlantica* in Morocco and the principal ecological factors: climate, topography and substratum. It gives information about the ecology of this forest species and about its ability to provide paleoclimatic information. Among the ecological factors considered, the climate, the altitude and the substratum are the most important factors which influence the spatial and temporal variations of tree-ring growth.

*MOTS CLES*: *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière, dendrochronologie, dendroclimatologie, écologie, cerne de croissance, fonction de réponse, Maroc, bassin méditerranéen.

**INTRODUCTION**

De nombreux travaux écologiques et forestiers ont été consacrés au Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière) au Maroc (MAIRE, 1924; EMBERGER, 1939; BOUDY, 1950; PUJOS, 1966; LEPOUTRE, 1963; LEPOUTRE & PUJOS, 1964; M'HIRIT, 1982; TILL, 1985).

Le Cèdre de l'Atlas au Maroc occupe un grand nombre de milieux dans les étages bioclimatiques semi-aride supérieur à perhumide du Rif et des Atlas entre 1300 et 2600 m (EMBERGER, 1939; QUEZEL, 1979; PEYRE, 1979; ACHHAL & al., 1980; BENABID, 1982; M'HIRIT, 1982).

Au point de vue des étages de végétation, le Cèdre participe aux étages montagnard méditerranéen et oroméditerranéen principalement, mais il peut s'observer dans le méditerranéen supérieur et dans le supraméditerranéen. (ACHHAL & al., 1980; BENABID, 1982).

Là où l'altitude le permet, le Cèdre ne forme en aucun point la limite supérieure de la forêt. Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) remplace toujours le Cèdre à sa limite supérieure. Le contact Cèdre-Genévrier ne s'observe toutefois que dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas; il ne s'observe jamais dans le Rif où, en raison de l'altitude réduite, la cédraie constitue la limite supérieure des arbres. A sa base la cédraie est limitée, suivant les régions, par le Genévrier rouge (*Juniperus phoenicea* L.), le Pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.), le Sapin endémique du Maroc (*Abies maroccana* (Trab.) Emb. et M.) et différentes espèces de Chênes (*Quercus rotundifolia* Lam., *Quercus*

-----  
\*Chargé de Recherches au Fonds National belge de la Recherche Scientifique.  
Université Catholique de Louvain - Faculté des Sciences.  
Laboratoire de Palynologie et de Dendrochronologie.  
Place Croix-du-Sud, 4, B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

*suber* L., *Quercus coccifera* L., *Quercus faginea* Lam., *Quercus pyrenaica* Willd.). Paradoxalement dans la partie occidentale du Haut Atlas oriental, le Genévrier thurifère mélangé au Genévrier rouge constitue la limite inférieure de la cédraie (EMBERGER, 1936). Ce fait s'explique par la dynamique nuageuse qui règne dans cette région. Les nuages qui viennent de l'océan Atlantique s'engouffrent dans la vallée de la Moulouya par le seuil de l'oued el Abid et viennent heurter les flancs nord du Jbel Masker et du Jbel Ayachi, coupant ainsi en deux l'étage du Genévrier thurifère à la faveur du Cèdre.

Le Cèdre se rencontre sur des substrats variés : basalte, dolérite, marno-calcaire, marno-schiste, calcaire, calci-magnésien et grès (PUJOS, 1966).

D'après plusieurs auteurs (QUEZEL, 1979; ACHHAL & al., 1980; M'HIRIT, 1982), le Cèdre possède son optimum climatique aux étages climatiques subhumides et humides, variante très froide. Au point de vue des étages de végétation et donc sur un plan altitudinal, son optimum correspond à l'étage montagnard méditerranéen (ACHHAL & al., 1980; M'HIRIT, 1982).

Cet article présente les principaux résultats d'une étude dendrochronologique effectuée sur le Cèdre de l'Atlas au Maroc (TILL, 1985). Cette étude s'inscrit dans le contexte des problèmes climatiques qui frappent les régions situées en bordure des déserts, le Maroc en particulier. Son but était d'obtenir des renseignements sur l'autoécologie du Cèdre de l'Atlas au Maroc et sur son aptitude à fournir des informations d'ordre paléoclimatique. Dans cet article, l'accent est mis sur l'étude des relations qui existent entre l'épaisseur des cernes et le climat à l'aide du concept de fonction de réponse (FRITTS & al., 1971; FRITTS, 1976; FRITTS, 1982; GUIOT, 1981; GUIOT & al., 1982a, 1982b, 1982c). L'influence des facteurs topographiques et du substrat sur l'épaisseur des cernes est analysée à l'aide des paramètres dendrochronologiques usuels.

## I - LES DONNÉES DENDROCHRONOLOGIQUES

C'est dans les différents milieux de la cédraie marocaine qu'ont été récoltées les données dendrochronologiques nécessaires à l'étude. Quarante cédraies ont été sélectionnées sur base des facteurs limitants (FRITTS, 1976; TILL, 1985) pour étudier l'influence des facteurs écologiques sur l'épaisseur des cernes. Les cédraies étudiées correspondent au profil général des 150 000 ha de forêts naturelles de Cèdres subsistant au Maroc et la dimension exceptionnelle de l'échantillon a été décidée afin d'attribuer une valeur suffisamment générale à nos résultats.

Les analyses dendrochronologiques ont été réalisées sur des carottes prélevées à l'aide d'un foret de Pressler à 1.50 m du sol, perpendiculairement à l'axe du tronc des arbres et parallèlement aux courbes de niveaux.

Le matériel a été récolté par les Professeurs A.V. MUNAUT (Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve) et L. MATHIEU (Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat de Gembloux) aidés d'une équipe de 3 à 4 sondeurs. L'échantillonnage s'est déroulé au mois d'octobre des années 1974 à 1979 c'est-à-dire après que le cerne de l'année courante ait été complètement formé. Nous avons participé à la campagne d'échantillonnage de 1979.

Dans chaque cédraie, 10 à 20 Cèdres ont été sondés suivant la disponibilité en matériel ligneux et 2 à 4 carottes par arbre ont été extraites. D'après MUNAUT (1978) 10 à 20 arbres par cédraie et 2 carottes par arbre constituent un minimum pour détecter les anomalies et les variations de croissance intra- et interindividuelles. Nous avons souvent pu nous rendre compte lors de l'analyse du matériel de la nécessité de prélever un grand nombre de carottes par cédraie. Le rejet d'échantillons est en effet important dans certaines cédraies. Au total, sur 2132 carottes analysées, 776 ont dû être rejetées. L'analyse du matériel est brièvement décrite ci-après. Des informations supplémentaires peuvent être obtenues dans TILL (1985).

Après collage, ponçage et comptage, l'épaisseur des cernes a été mesurée au 0.01 mm près à l'aide de la machine d'Eklund. Les séries chronologiques de mesures ainsi obtenues pour chaque échantillon ont alors été représentées sous forme de courbes dendrochronologiques élémentaires où figurent en abscisse les années successives et en ordonnée, l'épaisseur des cernes correspondants exprimée suivant une échelle logarithmique. Les courbes dendrochronologiques élémentaires ont ensuite été synchronisées cédraie par cédraie afin de repérer les cernes formés la même année. Puis une distinction a été effectuée entre les arbres au stade jeune adulte et les arbres au stade vieil adulte

au niveau de chaque cédraie et les chronologies totales ont été calculées sur les épaisseurs des cernes en tenant compte de cette distinction.

La figure 1 illustre la définition que nous avons donnée au stade jeune adulte et au stade vieil adulte. La croissance d'un arbre pouvant être représentée par une courbe exponentielle négative, le stade jeune adulte est la période durant laquelle la croissance de l'arbre décroît rapidement; le stade vieil adulte est la période durant laquelle la croissance décroît lentement.

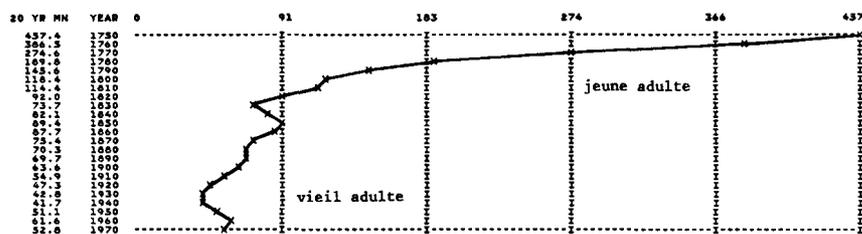


Fig. 1 - Maroc, *Cedrus atlantica*. La tendance au vieillissement de la croissance des cernes représentée par des moyennes de 20 ans (20 YRMN) centrées sur le début de chaque décennie (YEAR). Le programme RAW DATA qui nous a permis de représenter cette tendance provient du Tree-Ring Laboratory de l'Université d'Arizona à Tucson (USA). La fonction exponentielle négative qui ajuste la courbe dessinée a pour équation :  $y(t) = 518 e^{-0.035t} + 56$  (xx signifie exposant).

A partir des courbes de croissance des échantillons présentant des séries de cernes complètes depuis le centre des arbres, jusqu'à l'écorce, nous avons estimé que chez le Cèdre de l'Atlas au Maroc, le stade de croissance jeune adulte dure au maximum 120 ans. Les résultats présentés dans cet article ne concernent que les arbres au stade vieil adulte. Les arbres qui n'avaient pas dépassé le stade jeune adulte étaient trop peu nombreux pour entrer dans l'analyse de l'influence des facteurs écologiques sur l'épaisseur des cernes.

Une chronologie totale groupe tous les échantillons synchronisés d'une cédraie. Il existe différentes méthodes de calcul des chronologies totales. Ces méthodes sont résumées dans TILL (1985). Les chronologies totales ont été calculées pour la présente étude en faisant année par année la moyenne des épaisseurs brutes des cernes correspondants (TILL, 1984).

Les chronologies totales calculées pour le Cèdre de l'Atlas au Maroc couvrent ensemble la période 1016-1979 au maximum. Seule la période 1941-1970 couverte par les données météorologiques a été utilisée pour étudier l'influence des facteurs écologiques sur l'épaisseur des cernes.

## II - L'INFLUENCE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES

### 1 - Le climat

#### 1.1. - Le concept de fonction de réponse

Ce concept a été introduit et développé par FRITTS (1976). Il s'exprime par une équation qui traduit les relations entre la croissance annuelle des arbres et le climat dans le domaine du temps. Sa formule générale est

$$cr(t) = f ( cl(t), cr(t-n) )$$

où  $cr(t)$  désigne l'épaisseur du cerne au temps  $t$ ,  $cl(t)$  désigne le climat au temps  $t$  et  $cr(t-n)$  désigne l'épaisseur du cerne au temps  $t-n$  ( $n = 1, 2, \dots, m$ ).

Il existe différents modèles statistiques pour calculer les fonctions de réponse (FRITTS & al., 1971; GUIOT, 1981; GUIOT & al., 1982a, 1982b, 1982c). Ces modèles sont des combinaisons différentes de plusieurs techniques statistiques à savoir, l'analyse régressive, l'analyse autorégressive, l'analyse factorielle et l'analyse spectrale.

Le calcul des fonctions de réponse suppose l'existence d'un réseau suffisamment dense d'observations météorologiques fiables et continues dans le temps.

Le climat au temps  $t$  est représenté par des variables climatiques mensuelles choisies en fonction de critères biologiques et statistiques. Il s'agit généralement des précipitations et des températures moyennes d'un certain nombre de mois précédant la fin de la croissance. Par exemple, dans le sud-ouest américain, LAMARCHE (1974) et FRITTS (1976) utilisent les mois de juin de l'année précédant la saison de croissance juin ( $t-1$ ) à juillet de l'année de croissance juillet ( $t-1$ ); dans la région subarctique, JACOBY & COOK (1981) utilisent les mois d'avril ( $t-1$ ) à septembre ( $t$ ); dans la région méditerranéenne MUNAUT & al. (1978), GUIOT & al (1982a, 1982b, 1982c), TESSIER (1984) et GUIBAL (1984) utilisent les mois d'octobre ( $t-1$ ) à septembre ( $t$ ). Des paramètres climatiques synthétiques tels que l'évapotranspiration (GUIOT, 1981; TESSIER, 1984) et les degrés-jours (JACOBY & COOK, 1981) sont parfois utilisés.

Le terme  $cr(t-n)$  traduit le problème de la persistance présent dans les séries dendrochronologiques. La persistance est une autocorrélation positive d'ordre 1, 2, ...,  $m$ . Ce problème est discuté dans TILL (1985). Il existe deux manières de tenir compte de ce problème dans le calcul des fonctions de réponse :

- en considérant les épaisseurs des cernes des années précédentes comme des régresseurs (FRITTS, 1976);
- en supprimant la persistance par régression simple de l'épaisseur des cernes au temps  $t$  sur l'épaisseur des cernes au temps  $t-1, t-2, \dots, t-m$  (GUIOT & al., 1982b) ou par modélisation ARMA des séries de cernes (GUIOT & al., 1982c). La fonction de réponse est ensuite calculée sur les résidus de régression.

L'équation générale de la fonction de réponse ne comprend pas le terme  $cl(t-n)$  car le climat des années précédentes n'influence pas directement la formation du cerne de l'année  $t$  ( $cr(t)$ ). Il intervient indirectement via les phénomènes de croissance des années précédentes (FRITTS, 1976). Aussi l'introduction du terme  $cl(t-n)$  en même temps que les termes de persistance ( $cr(t-n)$ ), qui représentent l'ensemble des processus passés de la croissance des cernes intervenant dans la formation du cerne au temps  $t$  ( $cr(t)$ ), reviendrait à introduire de la redondance et poserait des problèmes d'ordre statistique (GUIOT, 1981).

De nombreuses recherches ont été consacrées à l'élaboration, au perfectionnement des modèles statistiques et à l'obtention de fonctions de réponse de plus en plus significatives sur le plan statistique. Malheureusement peu de place a été réservée à l'explication et à la modélisation biologique des fonctions de réponse obtenues, lesquelles sont de ce fait demeurées empiriques. Seuls quelques modèles biologiques ont été développés par FRITTS (1976) pour des conifères vivant dans les milieux arides du sud-ouest américain.

La rareté des modèles biologiques est en réalité due au manque de données et de résultats répétitifs et au manque de recherches écophysologiques menées en conditions naturelles. L'explication et la modélisation biologiques requièrent l'existence d'un grand nombre de fonctions de réponse et des recherches écophysologiques à réaliser sur le terrain.

## 1.2 - La fonction de réponse générale du Cèdre au Maroc

### 1.2.1 - Quelques considérations méthodologiques

La fonction de réponse générale du Cèdre au Maroc a été obtenue en synthétisant les fonctions de réponse stationnelles calculées pour chaque cédraie.

Pour calculer les fonctions de réponse stationnelles, nous avons choisi parmi les différents modèles statistiques existants le modèle régressif orthogonalisé de GUIOT & al. (1982b).

Les fonctions de réponse stationnelles ont été calculées sur les épaisseurs brutes des cernes et non sur les valeurs indicielles comme il est classiquement réalisé (FRITTS, 1976; GUIOT & al., 1982a, 1982b). Une étude critique (TILL, 1984) a en effet montré que des résultats cohérents pouvaient être obtenus sans transformer les épaisseurs brutes des cernes en indices. Pour chaque cédraie, deux fonctions de réponse ont été calculées, l'une basée sur les épaisseurs des cernes non corrigées de la persistance et l'autre basée sur les épaisseurs des cernes corrigées de la persistance.

Les régresseurs sont les précipitations mensuelles et les températures moyennes mensuelles d'octobre ( $t-1$ ) à septembre ( $t$ ) soit 24 variables sélectionnées sur base de la période de croissance du Cèdre.

Les données de précipitations et de températures proviennent des postes météorologiques de Tétouan, d'Ifrane, d'Azrou et d'Arhjala. Ces postes ont été retenus parce qu'ils sont situés dans l'aire du Cèdre ou à proximité de celle-ci et parce qu'ils sont soumis à un régime climatique représentatif de celui des cédraies étudiées. Ces postes présentent en outre des séries de données communes et définies sur au moins trente années d'observations. Les données de Tétouan ont été retenues pour calculer les fonctions de réponse des cédraies du Rif sur la période 1941-1970. Dans le climagramme d'Emberger, Tétouan se classe dans l'étage pluviothermique humide, variante chaude (TILL, 1985). Les données de précipitations du poste d'Ifrane et les données de températures du poste d'Azrou ont été utilisées pour calculer les fonctions de réponse des cédraies du Moyen Atlas central et du Moyen Atlas plissé sur la période 1940-1969. Ifrane se classe dans l'étage pluviothermique perhumide, variante froide; Azrou se classe dans l'étage pluviothermique subhumide, variante fraîche (TILL, 1985). Enfin, les données de précipitations du poste d'Arhjala et les données de températures du poste d'Azrou ont été choisies pour calculer les fonctions de réponse des cédraies du Haut Atlas sur la période 1940-1969. Nous n'avons pu classer Arhjala dans le climagramme d'Emberger car nous ne possédons pas les données de températures pour ce poste.

La qualité statistique des fonctions de réponse stationnelles a été évaluée à l'aide du coefficient de détermination  $R^2$ . Les coefficients de détermination  $R^2$  des fonctions de réponse calculées sur les épaisseurs de cernes non corrigées de la persistance se distribuent entre 0.38 et 0.91 autour d'une moyenne de 0.68 (écart-type = 0.14); les valeurs de Fisher à 11 et 17 d.l. correspondantes varient de 0.40 à 6.24. Les fonctions de réponse calculées sur les épaisseurs de cernes corrigées de la persistance possèdent un  $R^2$  variant de 0.00 à 0.91 autour d'une moyenne de 0.68 (écart-type = 0.20); les valeurs de Fisher à 11 et 17 d.l. correspondantes sont comprises entre 0.00 et 6.24. Dans l'ensemble, les coefficients de détermination ne sont pas hautement significatifs. Une trentaine de pourcents seulement d'entre eux sont significativement différents de zéro au niveau 0.10. La qualité statistique modérée des fonctions de réponse peut résulter de la non prise en considération d'une ou de plusieurs variables qui influencent l'épaisseur des cernes ou de l'existence d'une relation non linéaire entre l'épaisseur des cernes et le climat. Par ailleurs, les fonctions de réponse calculées sur les séries de cernes corrigées de la persistance ne sont pas plus significatives que celles calculées sur les séries de cernes non corrigées de la persistance.

Si peu de coefficients de détermination sont significatifs au niveau 0.10, en revanche beaucoup de coefficients de régression le sont (figure 2). Des signaux climatiques existent dans presque toutes les cédraies étudiées. Par ailleurs les coefficients de régression significatifs relatifs à une même variable sont de signe constant d'une fonction de réponse stationnelle à l'autre. De ce fait nous avons conclu qu'il était raisonnable de déterminer la fonction de réponse générale du Cèdre au Maroc. Elle a d'abord été déterminée sur base de l'ensemble des fonctions de réponse stationnelles non corrigées de la persistance (figure 2), ensuite sur base des fonctions de réponse stationnelles corrigées de la persistance et puis uniquement sur base des fonctions de réponse stationnelles non corrigées de la persistance dont les coefficients de détermination étaient significatifs au niveau 0.10 au moins. Les trois fonctions de réponse générales sont cohérentes et montrent les principales variables climatiques qui influencent l'épaisseur des cernes du Cèdre au Maroc.

Différentes méthodes de synthèse des fonctions de réponse stationnelles ont été appliquées pour obtenir la fonction de réponse générale du Cèdre (TILL, 1985). Ces méthodes ont conduit aux mêmes résultats que nous présentons dans cet article par la figure 2 basée sur la fréquence pondérée des coefficients de régression significativement positifs et négatifs qui se rapportent aux différentes variables climatiques; la pondération dépend du degré de signification des coefficients de régression : pour chaque variable climatique, nous avons affecté des poids  $\pm 1$ ,  $\pm 2$  et  $\pm 3$  les coefficients de régression respectivement significatifs au niveau 0.10, 0.05 et 0.01 et nous les avons sommé. Le signe + ou - dépend du signe du coefficient de régression de chaque variable climatique. Cette méthode de synthèse est inspirée de celle utilisée par GRAY & PILCHER (1983).

### 1.2.2 - Les résultats

La figure 2 traduit d'une manière générale l'influence positive des précipitations sur l'épaisseur des cernes. Cette influence est très rarement négative. L'influence des précipitations

est la plus importante durant les mois d'automne et d'hiver qui précèdent la période de formation du cerne.

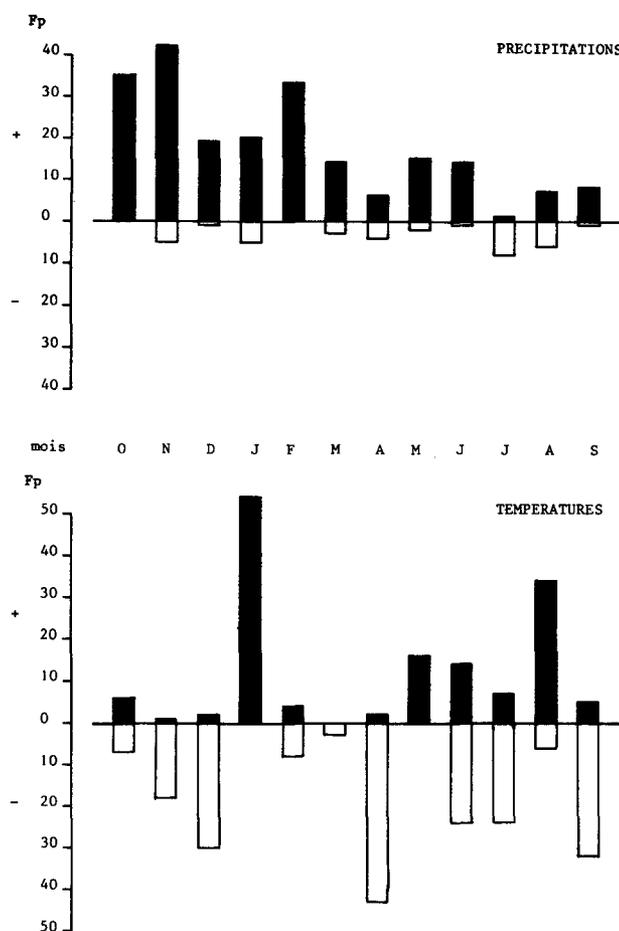


Fig. 2 - La fonction réponse générale de *Cedrus atlantica* dans les forêts naturelles du Maroc basée sur la fréquence pondérée (Fp) des coefficients de régression significatifs au niveau 0.10 au moins et relatifs aux 24 variables climatiques (précipitations et températures moyennes mensuelles d'octobre (t-1) à septembre (t)).  
 + indique l'influence positive des variables climatiques sur la croissance des cernes.  
 - indique l'influence négative des variables climatiques sur la croissance des cernes.

L'influence des températures, tantôt positive tantôt négative, est plus complexe. L'influence des températures est la plus importante durant les mois de janvier, d'avril, d'août et de septembre. Les températures de janvier (t) ont une influence positive. Les températures d'avril (t) et de septembre (t) exercent généralement une influence négative, parfois positive. Les températures du mois d'août interviennent en général de manière positive, parfois de manière négative.

Les variables climatiques d'influence locale sont celles qui ne se marquent que dans un nombre restreint et épars de cédraies.

Compte tenu de la situation méditerranéenne du Cèdre et de sa position altitudinale entre 1250 et 2600 m au Maroc, l'influence des facteurs climatiques sur l'épaisseur des cernes doit être discutée en termes de bilan hydrique et en termes d'adaptation aux températures comme pour tous les arbres qui vivent en montagne.

Durant les mois d'automne et d'hiver qui précèdent la croissance, l'influence positive des précipitations est à mettre en relation d'une part, avec la reconstitution des réserves en eau du sol utilisées ultérieurement pendant la période de croissance et d'autre part, avec la régénération et la croissance de certains organes dont dépend la croissance en diamètre. Nous pensons aux bourgeons,

aux primordiums foliaires et aux racines dont la formation chez le Cèdre pourrait être décalée par rapport à la croissance du système aérien (RIEDECKER, 1978).

Le rôle direct des hautes températures de janvier s'expliquerait par une stimulation des diverses fonctions de l'arbre : la photosynthèse, la production de matières nutritives, la formation des primordiums foliaires favorisant ainsi une levée ultérieure de la dormance plus précoce des différents organes aériens et du cambium et la production des régulateurs hormonaux de croissance. C'est d'ailleurs en janvier que l'influence des températures sur l'épaisseur des cernes est la plus importante.

L'effet inverse des températures d'avril doit être attribué à l'évapotranspiration intense et au stress hydrique qu'elle entraîne au moment de la réactivation cambiale, de la division des cellules cambiales et de leur élargissement. L'eau a en effet une action directe sur la croissance du cerne en provoquant une turgescence complète de la cellule en voie de formation. Un manque d'eau pour l'arbre au début de la saison de végétation entraîne une réduction du rythme des divisions et des dimensions cellulaires et donc de la croissance en diamètre (KOZLOWSKI, 1971).

Le rôle direct des températures du mois d'août est surprenant étant donné le rôle inverse des températures de juin, juillet et septembre. Le rôle direct des températures d'août s'expliquerait :

- soit par l'apparition de brouillards favorables au Cèdre (PEYRE, 1979);
- soit par un besoin thermique momentané des arbres pour satisfaire les processus de croissance de la fin de la saison de végétation et la photosynthèse; le Cèdre a en effet la possibilité de maintenir une photosynthèse importante jusqu'à des niveaux de grande sécheresse, contrairement à d'autres essences méditerranéennes (AUSSENAC & VALETTE, 1982; AUSSENAC & FINKELSTEIN, 1983);
- soit par une action physiologique complexe réglant les processus de formation des cônes. Ce phénomène biologique exigeant d'importantes quantités de matières photosynthétisées serait inhibé par des températures trop élevées en août favorisant ainsi les processus de la croissance radiale. Non utilisées pour la fructification, les matières photosynthétisées seraient disponibles pour la formation du bois favorisant ainsi la croissance en diamètre. Les recherches de TOTH (1978) dans les cédraies du sud de la France montrent que la production des cônes dépend des conditions climatiques qui règnent au moment de la pollinisation et de la fécondation. De la pluie et des températures froides (12 à 15°C) favorisent cette production. TOTH (1978) explique que les cônes grossissent d'avril à septembre. Il est alors permis de supposer que s'il fait chaud en août, la croissance des cônes est entravée au profit de la croissance radiale.

En septembre c'est-à-dire à la fin de la saison de croissance comme en avril d'ailleurs, ce sont les températures qui constituent le principal facteur limitant. Il est lié au problème de l'évapotranspiration dont résulte le stress hydrique défavorable aux dernières divisions cellulaires et aux derniers processus de croissance.

Pour discuter de manière approfondie l'influence des différents facteurs climatiques sur la croissance des cernes du Cèdre de l'Atlas au Maroc, il est indispensable de réaliser dans les cédraies marocaines des recherches écophysiological et phénologiques telles que les ont réalisées FRITTS (1969) pour des conifères vivant dans les White Mountains de la Californie et TRANQUILLINI (1979) pour les conifères alpins. Ces recherches porteront sur la phénologie des différents phénomènes de croissance (activité cambiale, croissance en hauteur, croissance en diamètre, croissance racinaire, croissance du feuillage, fructification, photosynthèse, respiration, transpiration, etc..) et sur les relations qui existent entre ces phénomènes entre eux et les différents facteurs du milieu. Seules de telles recherches menées en conditions naturelles dans les cédraies marocaines nous autoriseront à élaborer un modèle biologique précis des relations cernes-climat susceptible de démontrer la valeur biologique des fonctions de réponse. Dans l'état actuel des connaissances sur les phénomènes de la croissance du Cèdre en conditions naturelles, il est prématuré et hasardeux d'expliquer avec plus de précision l'influence des différents facteurs climatiques sur l'épaisseur des cernes.

## 2 - La topographie et le substrat

L'influence de la topographie et du substrat sur l'épaisseur des cernes du Cèdre de l'Atlas au Maroc se démontre en représentant les différents paramètres dendrochronologiques en fonction de l'altitude, de l'exposition, de la pente et de la nature lithologique du substrat. Cette représen-

tation est réalisée à la figure 3 sous forme d'histogrammes basés sur la moyenne des différents paramètres dendrochronologiques en chaque point de définition des variables du milieu. En abscisse figurent les paramètres dendrochronologiques et en ordonnée, sont représentées les différentes variables écologiques.

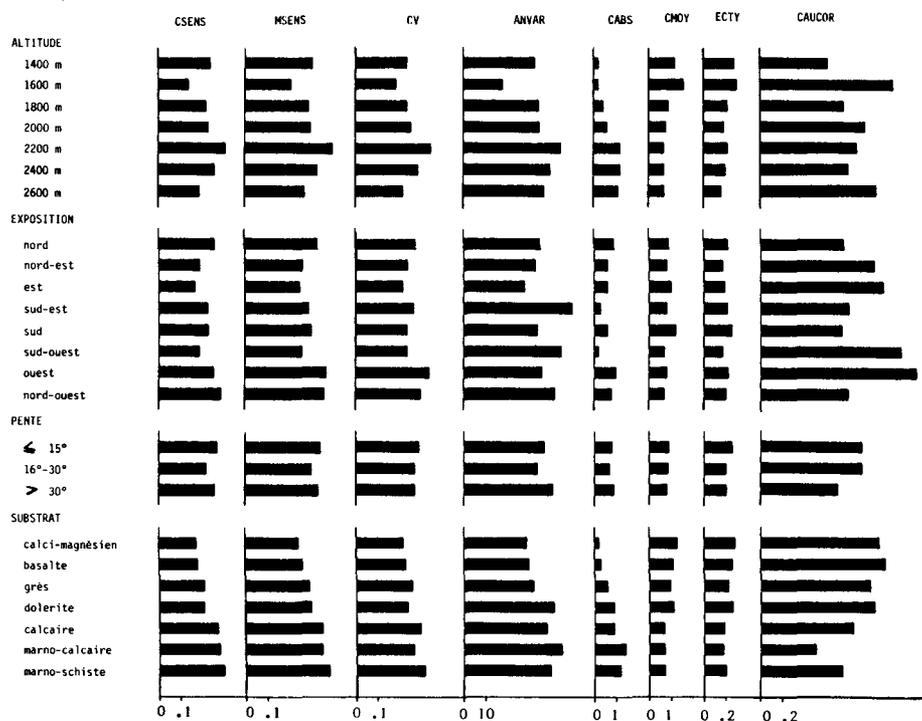


Fig. 3 - Maroc, *Cedrus atlantica*. Les variations des paramètres dendrochronologiques en fonction de la topographie et du substrat.  
 csens = coefficient de sensibilité moyenne, msens = moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire, cv = coefficient de variation, anvar = pourcentage de la variance due aux années, cabs = pourcentage de cernes absents, cmoy = cerne moyen, ecty = déviation standard, caucor = coefficient d'autocorrélation d'ordre 1.

Les paramètres dendrochronologiques mis en oeuvre sont les paramètres classiquement utilisés en dendrochronologie. Il s'agit du coefficient de sensibilité<sup>1</sup> moyenne, de la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire, du coefficient de variation, du pourcentage de la variance due aux années, du pourcentage de cernes absents, du cerne moyen, de la déviation standard et du coefficient d'autocorrélation d'ordre 1. Ces paramètres sont clairement définis dans FRITTS (1976), dans LEFEBURE (1980) et dans TILL (1985). Excepté le pourcentage de cernes absents déterminé sur la longueur totale des chronologies, les paramètres dendrochronologiques ont été calculés sur la période 1941-1970; c'est la période de calcul des fonctions de réponse.

Les classes définies pour chaque variable écologique ne sont pas strictement homogènes étant donné l'hétérogénéité statistique à l'intérieur des classes considérées (chaque classe ne comprend pas le même nombre de cédraies) et la diversité des milieux occupés par la cédraie. Cette dernière remarque rappelle le problème de la relation qui existe entre les différents facteurs écologiques. Il est néanmoins possible de dégager des résultats cohérents.

<sup>1</sup> "sensibilité" : terme anglais difficilement traduisible en français et qui désigne en Dendrochronologie, la variabilité interannuelle des cernes (FRITTS, 1976). Nous préférons ce terme à celui de sensibilité car il est couramment utilisé en Dendrochronologie et possède l'avantage d'être compris par tous les dendrochronologues.

## 2.1 - L'altitude

Le coefficient de sensibilité moyenne et la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire augmentent avec l'altitude jusqu'à 2200 m où ces paramètres montrent un maximum et diminuent ensuite. Il en est de même pour le coefficient de variation, le pourcentage de la variance due aux années et le pourcentage de cernes absents. Le cerne moyen et la déviation standard décroissent au fur et à mesure que l'altitude augmente. Il n'existe pas de relation entre le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 et l'altitude. Les coefficients de corrélation de Spearman et de Pearson calculés entre l'altitude et les différents paramètres dendrochronologiques, mesurés au niveau des quarante cédraines étudiées, sont détaillés au tableau 1.

Tableau 1 - Maroc, *Cedrus atlantica*. Les coefficients de corrélation de Spearman (r-Spearman) et de Pearson (r-Pearson) calculés entre l'altitude et les paramètres dendrochronologiques. Les valeurs entre parenthèses sont les niveaux de signification des coefficients de corrélation. Légende des paramètres dendrochronologiques : voir figure 3.

	<u>r-Spearman</u>	<u>r-Pearson</u>
	altitude	altitude
csens	0.42 (0.0010)	0.35 (0.0058)
msens	0.42 (0.0009)	0.35 (0.0062)
cv	0.37 (0.0041)	0.31 (0.0150)
anvar	0.46 (0.0002)	0.44 (0.0004)
cabs	0.58 (0.0001)	0.53 (0.0001)
cmoy	-0.49 (0.0001)	-0.53 (0.0001)
ecty	-0.22 (0.0937)	-0.31 (0.0168)
caucor	-0.09 (0.4928)	-0.09 (0.4764)

Tous les coefficients de corrélation sont hautement significatifs sauf ceux qui concernent la déviation standard et le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1. Le coefficient de sensibilité moyenne, la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire, le coefficient de variation, le pourcentage de la variance due aux années et le pourcentage de cernes absents sont corrélés positivement avec l'altitude; le cerne moyen et la déviation standard sont corrélés négativement avec l'altitude; le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 n'est pas corrélé avec l'altitude.

Les résultats qui concernent les variations de l'épaisseur des cernes en fonction de l'altitude pourraient être rapprochés de ceux de TRANQUILLINI (1979) dans les Alpes. La diminution du cerne moyen avec l'altitude croissante pourrait être reliée au raccourcissement de la période de croissance résultant d'un retard de l'activité cambiale et des différents stades de la formation du cerne. Ce retard serait lié à la diminution de la température avec l'altitude. Lorsque la température est plus froide, les matières photosynthétisées ont tendance à être transformées en sucre et en amidon plutôt qu'en cellulose et ceci limite la croissance en diamètre (TRANQUILLINI, 1979). Cette explication doit évidemment être confirmée par des études écophysologiques et phénologiques sur le Cèdre.

## 2.2 - L'exposition

Les relations qui existent entre l'exposition et les paramètres dendrochronologiques sont peu cohérentes. Le coefficient de sensibilité moyenne et la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire sont les plus élevés aux expositions nord, nord-ouest et ouest. C'est également à ces expositions que le coefficient de variation et le pourcentage de cernes absents sont les plus importants. Par contre, le pourcentage de la variance due aux années est plus élevé au sud-est, au sud-ouest et au nord-ouest. Le cerne moyen et la déviation standard sont les plus élevés au sud. Le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 est le plus élevé au sud-ouest et à l'ouest. Eu égard à la localisation préférentielle du Cèdre aux expositions nord et nord-ouest, nous nous attendions à ce que le coefficient de sensibilité moyenne, la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire, le coefficient de variation, le pourcentage de la variance due aux années et le pourcentage de cernes absents soient minimaux à ces expositions et que le cerne moyen, la déviation standard et le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 soient maximaux. La figure 3 montre le contraire.

### 2.3 - La pente

Il n'existe pas d'influence très marquée de la pente sur la croissance en diamètre. Le coefficient de sensibilité moyenne et la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire sont les plus petits pour les arbres croissant sur les pentes moyennes et les plus grands pour les arbres croissant sur les pentes faibles et fortes. Le coefficient de variation n'accuse que de faibles différences d'une valeur de pente à l'autre et a tendance à diminuer au fur et à mesure que la pente augmente. Le pourcentage de la variance due aux années et le pourcentage de cernes absents accusent la même allure que les coefficients de sensibilité. Comme le coefficient de variation, le cerne moyen et la déviation standard varient peu en fonction de la pente et ont tendance à diminuer au fur et à mesure que celle-ci augmente. Le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 est le plus faible dans les cédraies croissant sur des pentes fortes et le plus élevé dans les cédraies croissant sur des pentes moyennes et faibles.

### 2.4 - Le substrat

Le coefficient de sensibilité moyenne, la moyenne des coefficients de sensibilité élémentaire, le coefficient de variation, le pourcentage de la variance due aux années et le pourcentage de cernes absents sont les plus faibles sur les substrats qui possèdent le pouvoir de rétention en eau le plus grand c'est-à-dire sur les substrats calci-magnésiens, basaltiques, gréseux et doléritiques. Ils sont les plus élevés sur les substrats calcaires et marneux (marno-calcaires et marno-schisteux).

En revanche, le cerne moyen, la déviation standard et le coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 sont les plus faibles sur les substrats calcaires, marno-calcaires et marno-schisteux; ils sont les plus élevés sur calci-magnésien, sur basalte, sur grès et sur dolérite.

C'est au niveau des substrats que l'autocorrélation se compare le mieux avec la sensibilité : ces deux caractéristiques dendrochronologiques s'y opposent.

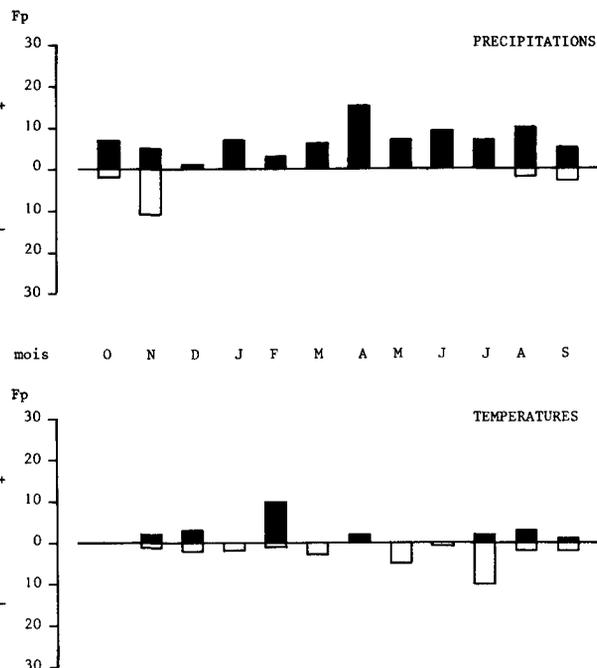
Selon PUJOS (1966) les substrats marneux et calcaires sont défavorables à la cédraie. L'auteur souligne au contraire la préférence du Cèdre pour les substrats dolomitiques, basaltiques, doléritiques et gréseux. Ces substrats confèrent plus de légèreté au sol et sont plus favorables à la rétention en eau; c'est pourquoi ils conviennent davantage au Cèdre qui, rappelons-le, est une essence des bioclimats humides et subhumides réclamant beaucoup d'eau. Les substrats marneux sont lourds et très humides mais se dessèchent rapidement; les substrats calcaires sont peu favorables à la rétention en eau. Il n'est donc pas étonnant que la sensibilité du Cèdre soit la plus faible sur les substrats dolomitiques, basaltiques, doléritiques et gréseux, la plus élevée sur les substrats calcaires et marneux.

## III - COMPARAISON ENTRE LES CEDRAIES NATURELLES DU MAROC ET LES PLANTATIONS DE CÈDRES DANS LE SUD-EST DE LA FRANCE

Nos résultats obtenus sur quarante cédraies naturelles au Maroc ont été comparés à ceux obtenus par GUIBAL (1984) sur neuf plantations de Cèdres de l'Atlas dans le sud-est de la France.

En ce qui concerne l'influence du climat, nous avons comparé la fonction de réponse générale du Cèdre au Maroc (figure 2) et la fonction de réponse générale du Cèdre planté dans le sud-est de la France (figure 4). La figure 4 a été dessinée selon notre méthode (voir paragraphe II.1.2.1) d'après les données de GUIBAL (1984). Les deux fonctions de réponse se ressemblent par la relation qui existe entre l'épaisseur des cernes et les précipitations d'une part; par la relation qui existe entre l'épaisseur des cernes et les températures d'hiver et entre l'épaisseur des cernes et les températures qui règnent au début de la saison de croissance d'autre part. La fonction de réponse du Cèdre au Maroc s'individualise par l'influence prépondérante des précipitations d'automne et d'hiver et par l'influence positive des températures du mois d'août. La fonction de réponse du Cèdre dans le sud-est de la France, s'individualise par l'influence prépondérante des précipitations d'été et par l'influence négative des précipitations de novembre. Il existe par ailleurs un décalage d'un mois très net dans l'influence des températures d'hiver et du printemps. Au Maroc l'effet des températures d'hiver se manifeste en janvier et celui des températures du printemps survient en avril. Dans le sud-est de la

France, l'effet des températures d'hiver se manifeste en février et celui des températures du printemps en mai. Ce décalage est probablement lié à la situation latitudinale des deux ensembles de cédraies.



**Fig. 4** - La fonction réponse générale de *Cedrus atlantica* dans les plantations du sud-est de la France d'après GUIBAL (1984). Elle a été obtenue par la même méthode de synthèse utilisée pour représenter la fonction réponse générale du Cèdre de l'Atlas au Maroc (figure 2). Fp désigne la fréquence pondérée des coefficients de régression significatifs au niveau 0.10 au moins et relatifs aux 24 variables climatiques (précipitations et températures moyennes mensuelles d'octobre (t-1) à septembre (t)).  
 + indique l'influence positive des variables climatiques sur la croissance des cernes.  
 - indique l'influence négative des variables climatiques sur la croissance des cernes.

En ce qui concerne l'influence de la topographie et du substrat, nous avons comparé les paramètres dendrochronologiques calculés pour le Cèdre de l'Atlas au Maroc et le Cèdre de l'Atlas les plantations du sud-est de la France. Pour les plantations de Cèdres dans le sud-est de la France, âgées d'une centaine d'années, la sensibilité est la plus élevée (csens = 0.35 en moyenne) pour les arbres qui poussent dans les stations chaudes et relativement sèches de basse altitude (250 m), sur calcaire et sur grès. Dans ces conditions les arbres possèdent également un pourcentage élevé de la variance due aux années et une croissance annuelle faible.

Dans des conditions plus froides et plus humides, à 700 m d'altitude et sur calcaire, la sensibilité diminue (csens = 0.22). Il en est de même pour le pourcentage de la variance due aux années. L'épaisseur des cernes augmente.

Les arbres qui grandissent à moyenne et à haute altitude (de 700 à 1100 m) sur substrat cristallin et dans des conditions climatiques froides en bordure de la région méditerranéenne, sont caractérisés par une sensibilité faible (csens = 0.16 en moyenne), un pourcentage de la variance due à la chronologie faible et une forte croissance annuelle.

Les variations de la sensibilité du Cèdre au Maroc se font dans le même sens que celles du Cèdre dans le sud-est de la France en ce qui concerne le facteur humidité. En ce qui concerne l'altitude, il semble que la sensibilité du Cèdre possède deux maximums, l'un à 250 m et l'autre à 2200 m et un minimum à 1600 m. L'étude d'un plus grand nombre de cédraies de basse altitude confirmera ou infirmera ce résultat.

#### IV - SYNTHÈSE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES INFLUENÇANT L'ÉPAISSEUR DES CERNES DU CÈDRE AU MAROC

La carte de la figure 5 représentant les variations spatiales du coefficient de sensibilité moyenne synthétise l'influence des facteurs écologiques (climat, topographie, substrat) sur l'épaisseur des cernes du Cèdre de l'Atlas au Maroc.

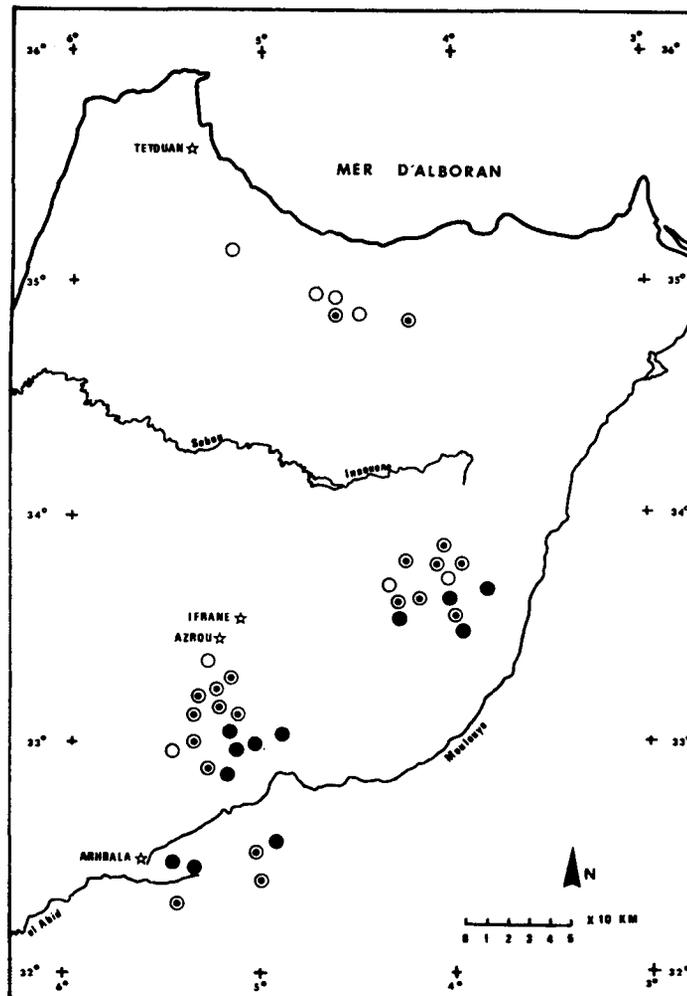


Fig. 5 - Maroc, *Cedrus atlantica*. Les variations spatiales du coefficient de sensibilité moyenne (csens).

Légende des symboles :

○ 0.00 ≤ csens ≤ 0.15

⊙ 0.16 ≤ csens ≤ 0.29

● = csens

☆ Ville avec poste météorologique    ~~~~~ Oued

Référence : Carte générale du Maroc. Division du Cadastre et de la Cartographie, 1972.

Nous avons choisi de représenter le coefficient de sensibilité moyenne car c'est ce coefficient qui caractérise le mieux la croissance des cernes et que les autres paramètres dendrochronologiques lui sont bien reliés à l'exception de la déviation standard et du coefficient d'autocorrélation d'ordre 1 (TILL, 1985).

Trois groupes de cédraies se distinguent d'après les valeurs du coefficient de sensibilité moyenne comprises entre 0.08 et 0.44 :

- le premier groupe comprend les cédraies où le coefficient de sensibilité moyenne est inférieur ou égal à 0.15;

- le deuxième groupe comprend les cédraies où le coefficient de sensibilité moyenne est compris entre 0.16 et 0.29;
- le troisième groupe comprend les cédraies où le coefficient de sensibilité moyenne est supérieur ou égal à 0.30.

Les limites de groupes correspondent aux plus grands écarts du coefficient de sensibilité moyenne.

Nous qualifions de complacentes<sup>1</sup> les cédraies du premier groupe et de sensibles les cédraies du troisième groupe. Les cédraies du deuxième groupe sont de sensibilité intermédiaire. Ce terme doit être réservé aux cédraies non synchronisées pour lesquelles il manque beaucoup de cernes. Ces cédraies ont été éliminées au moment de la synchronisation.

Les groupes sont de continentalité et d'altitude croissantes. Ils correspondent par ailleurs à des substrats différents. Le groupe le moins sensible comprend la majorité des cédraies croissant sur des substrats calci-magnésiens, basaltiques et gréseux. Le groupe le plus sensible comprend la majorité des cédraies poussant sur des substrats calcaires et marneux (marno-calcaires et marno-schistes). Ils comprennent tous des cédraies d'exposition diverse et de pente variable. La croissance en diamètre des Cèdres n'est donc pas liée à une seule variable écologique mais à une combinaison de variables qui sont le macroclimat, l'altitude et la nature du substrat. Il existe bien entendu des nuances locales de cette dépendance.

#### CONCLUSION

L'existence de relations entre l'épaisseur des cernes et le climat d'une part, les paramètres dendrochronologiques, l'altitude et le substrat d'autre part, démontre l'influence prépondérante du bilan hydrique et du bilan thermique sur l'épaisseur des cernes du Cèdre de l'Atlas au Maroc.

D'après les paramètres dendrochronologiques, sa croissance est la moins limitée dans les régions humides et fraîches du Rif et sur la bordure occidentale du Moyen Atlas entre 1500 et 1700 m d'altitude ainsi que sur les substrats calci-magnésiens. Le Cèdre montre dans ces conditions, une croissance maximale, un nombre réduit de cernes absents et une sensibilité minimale. Les paramètres dendrochronologiques suggèrent en outre que le Cèdre n'est pas totalement indifférent à la nature du substrat comme il est classiquement admis. Si la cédraie vit sur des substrats variés, sa sensibilité à l'égard des facteurs climatiques fluctuants dépend de la nature du substrat; celle-ci est la plus importante sur les substrats marneux et la plus faible sur les substrats calci-magnésiens.

Les fonctions de réponse confirment en outre la situation optimale du Cèdre au Maroc dans les étages bioclimatiques subhumide et humide, variante très froide et dans l'étage de végétation montagnard méditerranéen. Cette conclusion est attestée par la réponse du Cèdre aux précipitations d'automne et d'hiver ainsi qu'aux températures de janvier, d'avril et de septembre. L'effet inverse des températures d'avril et de septembre peut expliquer la diminution du pouvoir de concurrence du Cèdre à basse altitude tandis que ce même effet serait joué à haute altitude par les froids hivernaux. Le problème des seuils climatiques critiques n'a pas été abordé faute de postes météorologiques installés au sein même des cédraies.

La comparaison des fonctions de réponse du Cèdre de l'Atlas au Maroc et du Cèdre de l'Atlas dans les reboisements du sud-est de la France reflète quant à elle toutes les potentialités d'adaptation de l'espèce. Cette conclusion rappelle d'ailleurs le problème de l'évolution climatique au Maroc puisqu'il y a 1000 ans, le Cèdre a dû s'installer dans des conditions plus chaudes en hiver et/ou plus humides durant la période de végétation. Les conditions climatiques actuelles entravent la régénération naturelle du Cèdre dans les vieilles forêts du Moyen Atlas et du Haut Atlas (LEPOUTRE & PUJOS, 1964).

<sup>1</sup> "complacent" : terme anglais difficilement traduisible en français et qui désigne en Dendrochronologie, l'absence de variabilité entre cernes successifs, indiquant que la croissance d'un arbre est peu affectée par les variations climatiques (d'après FRITTS, 1976).

Les relations dégagées dans cette étude entre les cernes et le climat démontrent en outre l'aptitude du Cèdre à fournir des informations d'ordre paléoclimatique. L'existence de signaux climatiques dans presque toutes les cédraies étudiées démontrent la possibilité de procéder à des reconstitutions climatiques pour le Rif et les Atlas. En outre, l'importance des pluies automnales et hivernales sur l'épaisseur des cernes du Cèdre constitue un fait de bonne augure quant à l'emploi de cette espèce pour effectuer des reconstitutions climatiques de précipitations, utiles dans un modèle prospectif concernant la production céréalière. Celle-ci dépend en effet des mêmes périodes de précipitations.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions les Autorités marocaines qui ont accueilli favorablement nos recherches et qui ont facilité les missions dendrochronologiques sur le terrain.

Nous adressons aussi nos remerciements au Fonds National de la Recherche Scientifique, à l'Institut pour l'Encouragement de la Recherche Scientifique appliquée à l'Industrie et à l'Agriculture ainsi qu'à la Fondation Belge de la Vocation pour le financement de nos travaux.

Nous tenons également à remercier le Professeur A.V. MUNAUT pour les conseils éclairés qu'il nous a prodigués tout au long de cette étude.

Enfin, nous remercions le Dr. F. SERRE-BACHET et le Dr. L. TESSIER pour leurs pertinentes remarques lors de la rédaction de cet article.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ACHHAL A., AKABLI O., BARBERO M., BENABID A., M'HIRIT O., PEYRE C., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S. (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecologia Mediterranea*, 5, 211-249.
- AUSSENAC G., FINKELSTEIN D. (1983). Influence de la sécheresse sur la croissance et la photosynthèse du Cèdre. *Ann. Sci. Forest.*, 40, 67-77.
- AUSSENAC G., VALETTE J.C. (1982). Comportement hydrique estival de *Cedrus atlantica* Manetti, *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. et de divers pins dans le Mont Ventoux. *Ann. Sci. Forest.*, 39, 41-62.
- BENABID A. (1982). Bref aperçu sur la zonation altitudinale de la végétation climacique du Maroc. *Ecologia Mediterranea*, 8, 301-315.
- BOUDY P. (1950). Economie forestière nord-africaine. Monographies et traitements des essences forestières. Larose, Paris, 2, 878 p.
- EMBERGER L. (1936). Remarques critiques sur les étages de végétation dans les montagnes marocaines. *Bull. Soc. Bot. Suisse*, 46, 614-631, in Emberger L. (1971), 80-94.
- EMBERGER L. (1939). Aperçu général sur la végétation au Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1 : 1 500 000. *Veroff. Geobot. Inst. Rübel Zürich*, 14, 41-157 & *Mém. H.S. Soc. Sci. Nat. Maroc*, in Emberger L. (1971), 102-157.
- EMBERGER L. (1971). Travaux de botanique et d'écologie. Masson, Paris, 520 p.
- FRITTS H.C. (1969). Bristlecone pine in the White Mountains of California. Growth and ringwidth characteristics. *Papers of the laboratory of tree-ring research, University of Arizona Press*, 4, 1-44.
- FRITTS H.C. (1976). Tree rings and climate. Academic Press, London, 567 p.
- FRITTS H.C. (1982). The climate-growth response. Climate from tree-rings. Hughes M.K., Kelly P.M., Pilcher J.R. & LaMarche V.C., Cambridge University Press, Cambridge, 33-37.
- FRITTS H.C., BLASING T.J., HAYDEN B.P., KUTZBACH J.E. (1971). Multivariate techniques for specifying tree growth and climate relationships and for reconstructing anomalies in paleoclimate. *J. Appl. Meteor.*, 10, 845-864.
- GRAY B.M., PILCHER J.R. (1983). Testing the significance of summary response functions. *Tree Ring Bull.*, 43, 31-38.

- GUIBAL F. (1984). Contribution dendroclimatologique à la connaissance de la croissance du Cèdre de l'Atlas dans les reboisements du sud-est de la France. Thèse 3<sup>è</sup> cycle, Université d'Aix-Marseille, 123 p.
- GUIOT J. (1981). Analyse mathématique de données géophysiques. Applications à la dendroclimatologie. Thèse de doctorat, Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 170 p.
- GUIOT J., BERGER A.L., MUNAUT A.V. (1982a). Response functions. Climate from tree-rings, Hughes M.K., Kelly P.M., Pilcher J.R. & LaMarche V.C., Cambridge University Press, Cambridge, 38-45.
- GUIOT J., BERGER A.L., MUNAUT A.V., TILL C. (1982b). Some new mathematical procedures in Dendroclimatology, with examples from Switzerland and Morocco. *Tree Ring Bull.*, 42, 33-48.
- GUIOT J., TESSIER L., SERRE-BACHET F. (1982c). Application de la modélisation ARMA en Dendroclimatologie. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 294, 133-136.
- JACOBY G.C., COOK E.R. (1981). Past temperature variations inferred from a 400-yr tree-ring chronology from Yukon territory, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 13, 409-418.
- KOZLOWKI T.T. (1971). Growth and development of trees. Volume II. Cambial growth, root growth and reproductive growth. Academic Press, New York, 514 p.
- LAMARCHE V.C. (1974). Paleoclimatic inferences from long tree-rings records. *Sciences*, 183, 1043-1048.
- LEFEBURE L. (1980). Modèle de la tendance en dendroclimatologie. Mémoire Sciences Mathématique, Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 71 p.
- LEPOUTRE B. (1963). Recherches sur les conditions édaphiques de la régénération des cédraies marocaines. *Ann. Rech. Forest. Maroc*, 6, 211 p.
- LEPOUTRE B., PUJOS A. (1964). Facteurs climatiques déterminant les conditions de germination et d'installation des plantules de Cèdres. *Ann. Res. Forest. Maroc*, 7, 23-54.
- MAIRE R. (1924). Etudes sur la végétation et la flore du Grand Atlas marocain. *Mém. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 4, 1-220.
- M'HIRIT O. (1982). Etude écologique et forestière des cédraies du Rif marocain. Essai sur une approche multidimensionnelle de la phytoécologie et de la productivité du Cèdre (*Cedrus atlantica* Manetti). Thèse Etat, Université d'Aix-Marseille, 436 + 117 p.
- MUNAUT A.V. (1978). La Dendrochronologie. Une synthèse de ses méthodes et applications. *Lejeunia*, 91, 1-47.
- MUNAUT A.V., BERGER A.L., GUIOT J., MATHIEU L. (1978). Dendroclimatological studies on cedars in Morocco. Evolution des Atmosphères Planétaires et Climatologie de la Terre. Centre National d'Etudes Spatiales, Nice, 343-379.
- PEYRE C. (1979). Recherches sur l'étagement de la végétation dans le massif du Bou Iblane (Moyen Atlas oriental, Maroc). Thèse 3<sup>è</sup> cycle, Université d'Aix-Marseille, 146 p.
- PUJOS A. (1966). Les milieux de la cédraie marocaine. Etude d'une classification des cédraies du Moyen Atlas et du Rif en fonction des facteurs du sol et du climat et de la régénération naturelle actuelle dans ces peuplements. *Ann. Rech. Forest. Maroc.*, 8, 1-283.
- QUEZEL P. (1979). La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *Forêt Méditerranéenne*, 1, 7-18.
- RIEDACKER A. (1978). Régénération et croissance de la partie souterraine et aérienne de Cèdres placés sous climat constant. *Ann. Sci. Forest.*, 35, 117-138.
- TESSIER L. (1984). Dendroclimatologie et écologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le sud-est de la France. Thèse d'Etat, Université d'Aix-Marseille, 275 p.
- TILL C. (1984). A synthesis of response functions from eight Cedar forests located in Northern Africa. *Dendrochronologia*, 2, 73-82.
- TILL C. (1985). Recherches dendrochronologiques sur le Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière) au Maroc. Thèse de doctorat, Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, XVII + 231 p.
- TOTH J. (1978). Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le sud de la France. Thèse docteur-ingénieur, Université d'Aix-Marseille, 136 p.
- TRANQUILLINI W. (1979). Physiological Ecology of the Alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Ecological Studies 31, Springer Verlag, Berlin, 137 p.



## Les structures, à grande échelle, de la végétation et du milieu en limite subhumide/semi-aride en Oranie (Algérie).

S. AIME ★  
S. LARDON ★  
Kh. REMAOUN ★★

*RESUME - En utilisant une méthode d'analyse non paramétrique et une méthode d'analyse multivariée sur les résultats de l'analyse floristique de deux transects linéaires, nous mettons en évidence d'une part la composition floristique et l'écologie de quelques groupements végétaux, d'autre part le passage d'une dispersion monospécifique de type régulier à une dispersion agrégative en fonction d'une aridification croissante des conditions de milieu.*

*SUMMARY - By utilization of a non parametric analysis method and a multi-variate analysis method on the floristic analysis of two linear transects, we set obviousness the floristic composition and ecology of some vegetal groups, and we observe the passage from a regular monospecific dispersion to an agregative dispersion, according to the passage from relative mesophile conditions to more arid conditions.*

*MOTS CLES : Analyse non paramétrique, analyse multi-variée, écologie, dispersion, structure de la végétation.*

### INTRODUCTION

Ce travail a pour objectif de préciser les relations espèces végétales-milieu afin de permettre la caractérisation des zones sensibles à la désertification. Des études antérieures (AIME et al, 1983) montrent l'existence de corrélations étroites entre la composition floristique des communautés végétales et certaines caractéristiques du milieu. Mais il semble nécessaire de compléter ces données par une approche spatiale, à grande échelle, de la structure des communautés végétales (GOUNOT, 1966). Nous proposons d'utiliser une méthode d'analyse non paramétrique (CHESSEL, 1978) qui permet la description et la comparaison des modalités de la dispersion de chaque espèce, ainsi qu'une méthode d'analyse multi-variée qui prend en compte les relations interspécifiques de la communauté végétale (ESTEVE, 1978). Les résultats obtenus par ces deux méthodes sont interprétés et comparés en fonction du contexte édaphique et micro-climatique des stations étudiées.

### I - MÉTHODOLOGIE

La méthodologie utilisée concerne deux problèmes complémentaires, d'une part les méthodes d'échantillonnage et d'acquisition des données, d'autre part les méthodes de traitement de l'information recueillie

#### 1 - Acquisition des données

Nous utilisons un échantillonnage systématique sur transect : surfaces élémentaires contiguës successives de 1 m sur 1 m, réparties sur une ligne d'une longueur minimale de 60 m. La surface élémentaire de 1 m<sup>2</sup> est suffisamment petite pour appréhender la dispersion des espèces, tandis que la

Avec la collaboration de AINAD-TABET L. ★, HADJAJ-AOUL S. ★, BEGHDAI A.

★Institut de Biologie, ★★Institut de géographie, Université d'Oran, B.P. 16, Es Senia, Oran, Algérie

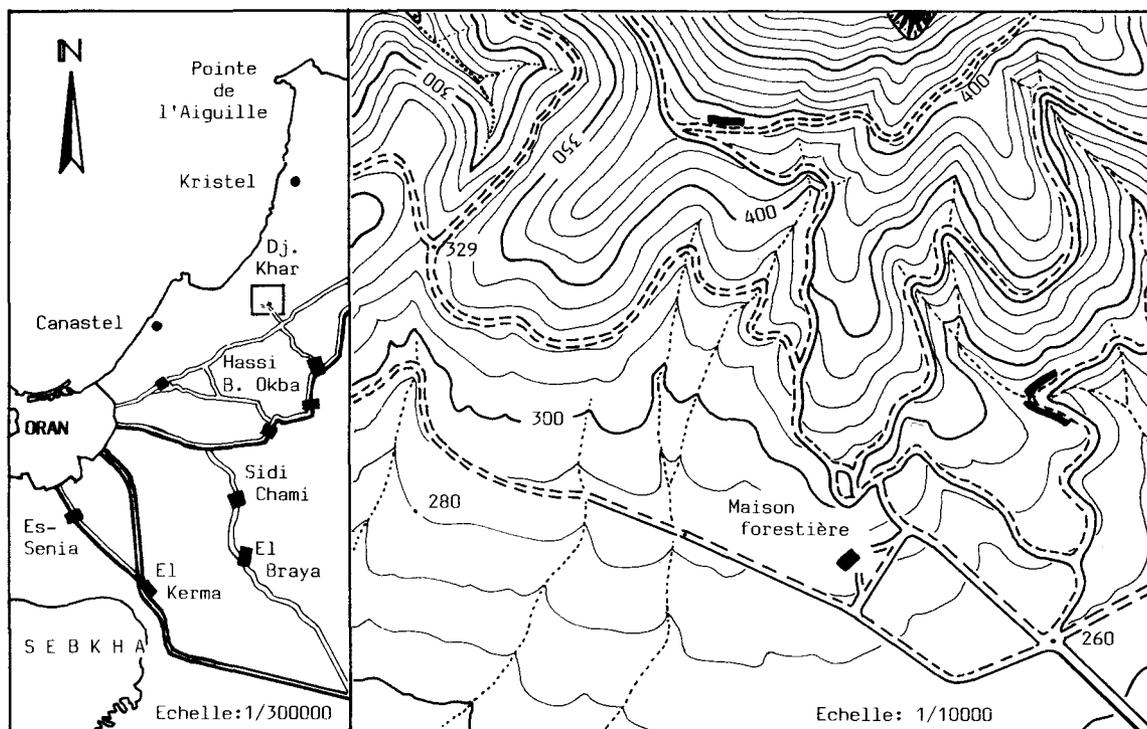


Fig. 1 - Carte de situation des transects étudiés

surface minimum de  $60 \text{ m}^2$  s'est révélée suffisante, dans les communautés végétales étudiées, pour observer les espèces caractéristiques.

Deux transects ont été réalisés sur le versant sud du djebel Khar, à 15 km à l'est d'Oran (fig. 1). L'un, à 400 m d'altitude, se développe sur 60 m en exposition sud, avec une pente de 20 %, dans une zone de différenciation édaphique peu marquée et présentant une communauté végétale de physiologie homogène. L'autre, situé à une altitude de 270 m, avec une pente de 30 %, s'étend au total sur une longueur de 122 m et prend en compte deux limites (fig. 2) :

une limite microclimatique qui sépare un versant exposé au nord sur une distance de 65 m, d'un versant exposé au sud sur les 57 m suivants;

une limite édaphique qui sépare un sol calcaire sur les 19 premières placettes d'un sol totalement décarbonaté et même lessivé qui occupe les placettes suivantes (Tableau I).

Nous dressons la liste floristique de chaque placette, avec le taux de recouvrement de chacune des espèces rencontrées. Parallèlement, des observations qualitatives sont réalisées sur les caractéristiques principales des formations superficielles.

I 400 m	0	10	20	30	40	60	Djebel KHAR 15 Km à l'est d'Oran versant sud						
	sous-sol carbonaté		décarbonaté										
Exposition sud													
II 270 m	0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120
	calcaire			décarbonaté									
Exposition nord							Exposition sud						

Fig. 2 - Schéma des conditions de milieu des deux transects.

Horizons		Altitude m	Hcl	pH	Calc tot. %	Mat. org. %	Granulométrie %			
							A.	L.	S.	
Transect 1 (sous sol décarbonaté)	600	A	-	7,2	10,4	2,0	10,3	21,8	67,0	
		B	-	6,6	10,9	1,9	45,4	10,0	43,9	
Transect 2	non calcaire Exp. sud	280	A	-	7,5	11,4	1,1	27,7	24,7	47,3
			B	-	7,2	12,2	0,1	56,6	15,9	27,1
	non calcaire Exp. nord	270	A	-	7,1	11,5	1,4	12,2	25,7	61,7
			B	-	6,9	10,7	0,9	22,3	31,2	45,7
calcaire	275	A	+	8,0	22,4	12,6	13,2	34,2	52,2	

Tableau I - Analyse des sols (d'après HADJAJ, 1980).

## 2 - Traitement des données

Les données floristiques sont présentées sous la forme d'un tableau, avec en ligne les relevés (les placettes) disposés dans l'ordre du transect, et en colonne les espèces, dont la présence est matérialisée dans chaque placette par une note d'abondance (0 à 6). Ce tableau est soumis à une analyse factorielle des correspondances qui permet la détermination des zones floristiquement homogènes.

Le premier facteur de l'analyse recherche la corrélation maximale qui existe entre les espèces et les relevés et définit une proximité : elle rapproche les relevés qui ont la même composition floristique et les espèces qui sont présentes dans les mêmes placettes. Elle permet également de déterminer d'autres classements (facteurs), indépendants entre eux et qui mettent en évidence d'autres regroupements. Ces facteurs de l'analyse apparaissent souvent corrélés avec des facteurs du milieu responsables de ces regroupements, et permettent ainsi la mise en évidence et l'interprétation de liaisons écologiques.

Pour les espèces qui présentent un taux de recouvrement moyen suffisant (supérieur à 10%) nous utilisons des indices non paramétriques pour caractériser le mode de dispersion spatiale des individus. Afin de cerner l'échelle privilégiée de la structure, nous effectuons des regroupements de parcelles contiguës et nous définissons ainsi, à partir des mêmes données de départ, des blocs de taille croissante. Les indices calculés permettent de définir :

soit une hétérogénéité globale qui représente la variabilité qui existe entre le contenu des différents blocs;

soit une hétérogénéité locale, qui représente la variabilité qui existe entre le contenu des différentes placettes d'un même bloc;

soit une hétérogénéité à échelle donnée, qui est représentée par la variabilité qui existe entre les contenus de deux blocs voisins.

L'examen des valeurs des différents indices permet de caractériser divers types de dispersion : des dispersions simples (aléatoire, régulière, en agrégats, en plaque, en gradient) et des dispersions complexes (combinaisons de deux ou plusieurs structures simples). Chacun de ces types de dispersion peut recevoir une interprétation biologique. Les résultats de ces deux méthodes sont ensuite confrontés aux caractéristiques du milieu dont la valeur discriminante a été reconnue.

## II - RÉSULTATS

Les résultats obtenus par l'application de ces deux méthodes concernent d'une part la mise en évidence des groupements floristiques, d'autre part l'étude des structures spatiales monospécifiques.

### 1 - Mise en évidence des groupements floristiques

La figure n° 3, relative au premier transect, montre que malgré l'homogénéité apparente de la communauté végétale, l'analyse factorielle permet l'individualisation de deux faciès :

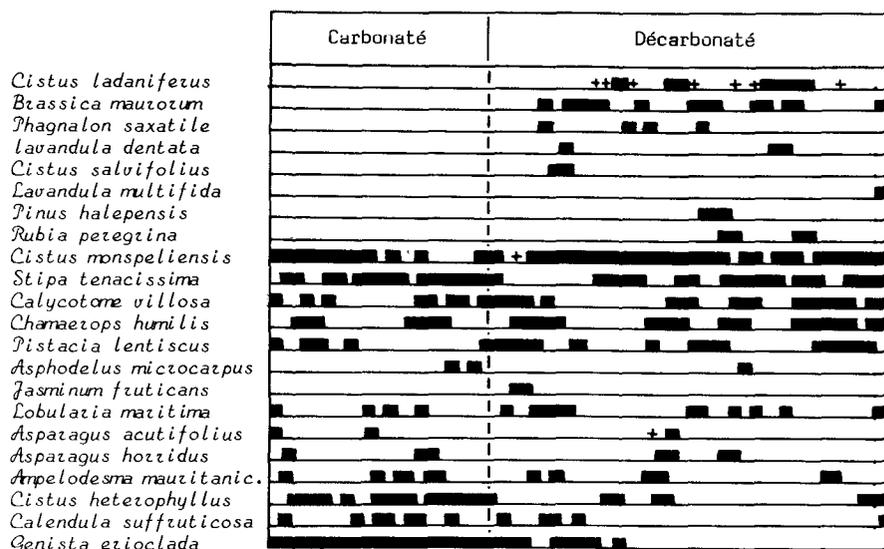


Fig. 3 - Corrélation entre la présence / absence des espèces et les conditions de milieu du premier transect.

un faciès correspondant à un sous-sol carbonaté avec une relative abondance de *Cistus heterophyllus* et de *Genista erioclada* qui s'oppose à un faciès plus décarbonaté caractérisé par la présence de *Cistus ladaniferus*, seule espèce strictement calcifuge rencontrée en exposition sud à cette altitude.

Il semble cependant que le faciès décarbonaté présente un autre déterminisme édaphique : la faible rétention hydrique en surface d'un sol lessivé sablonneux (67 % de sables) et très caillouteux. *Brassica maurorum*, *Phagnalon saxatile*, *Lavandula dentata*, *Cistus salvifolius* et *Lavandula multifida* peuvent en être données comme caractéristiques.

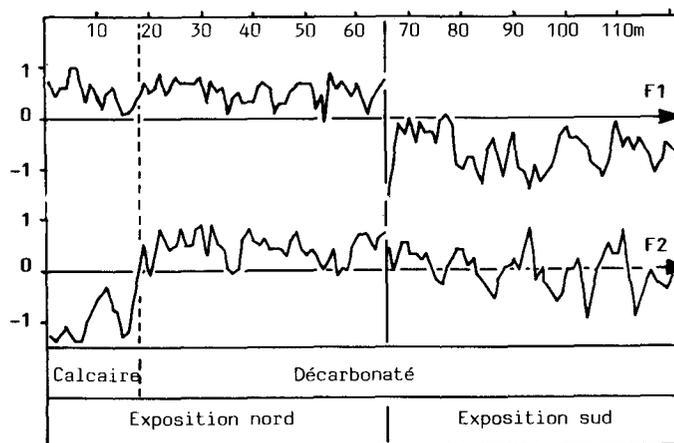


Fig. 4 - Graphe des valeurs des facteurs 1 et 2 pour les placettes du transect n° 2 et corrélation avec les conditions de milieu.

La figure n° 4, relative au deuxième transect, montre que l'analyse individualise sur son premier facteur la limite entre l'exposition nord et l'exposition sud, tandis que le deuxième facteur permet la reconnaissance de la limite édaphique. D'autre part, ce graphe qui représente les variations du contenu floristique des placettes montre que la végétation est beaucoup plus homogène en exposition nord (amplitude de variation de l'ordre de l'unité) que sur l'exposition sud (amplitude de variation de l'ordre de 1,5).

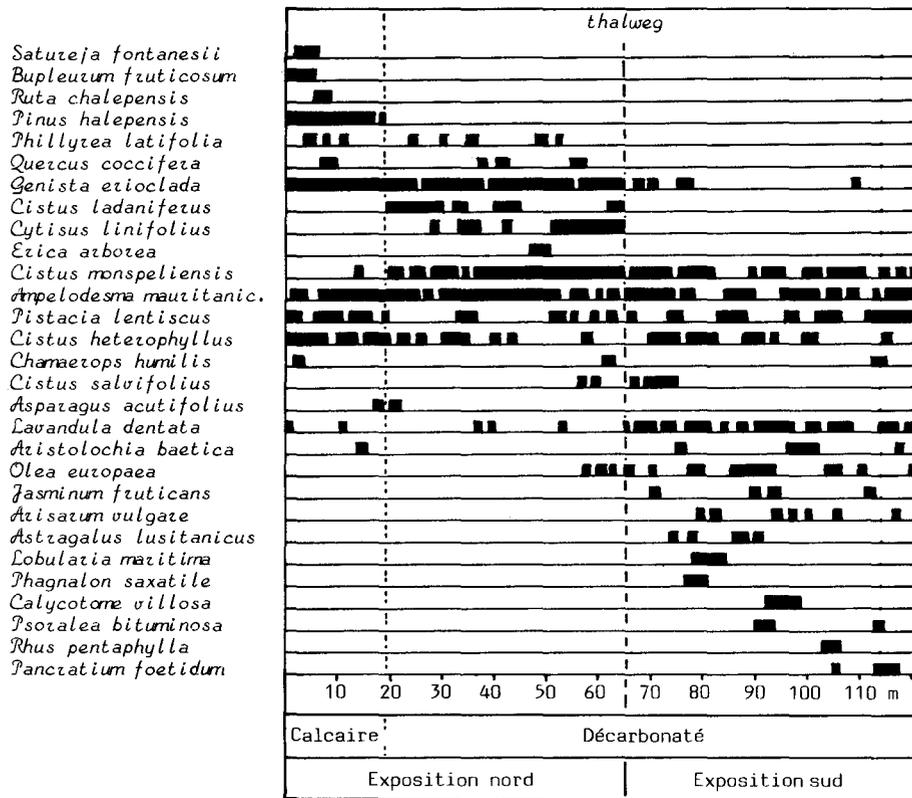


Fig. 5 - Corrélation entre la présence / absence des espèces et les conditions de milieu du deuxième transect.

La figure n° 5, qui montre la répartition des espèces sur le deuxième transect, met en évidence l'existence d'un cortège floristique spécifique à l'exposition sud, s'opposant à un groupe d'espèces occupant l'exposition nord. Ce dernier groupe est lui-même différencié en un faciès calcicole et un faciès calcifuge.

La figure n° 6 montre la composition floristique des groupements individualisés :

Un groupement (A) caractérisé par quatre espèces strictement calcifuges (*Lavandula stoechas*, *Cistus ladaniferus*, *Erica arborea*, *Cytisus linifolius*) correspond à un maquis de la série du chêne-liège.

Un groupement (C) caractérisé par la présence de quatre espèces calcicoles (*Ruta chalepensis*, *Bupleurum fruticosum*, *Satureja fontanesii*, *Globularia alypum*) se rencontre sur le sol carbonaté.

Un groupement (D) regroupe des espèces thermo-xérophiles (*Psoralea bituminosa*, *Olea europaea*, *Rhus pentaphylla*, *Lavandula dentata*, *Astragalus lusitanicus*, *Jasminum fruticans*, *Calycotome villosa*, *Aristolochia baetica*). Ces deux derniers groupements semblent correspondre à la série du thuya (*Tetraclinis articulata*).

Le groupe (B) rassemble les espèces caractéristiques de l'exposition fraîche, indépendantes de la nature du substrat (*Genista erioclada*, *Quercus coccifera*, *Phillyrea latifolia*, *Rosmarinus officinalis*).

Le groupe central (E) correspond aux espèces indifférentes aux variations de milieu prises en compte, qui sont présentes tout au long du transect (*Phagnalon saxatile*, *Cistus monspeliensis*, *Ampelodesma mauritanicum*, *Cistus heterophyllus*, *Chamaerops humilis*, *Pistacia lentiscus*).

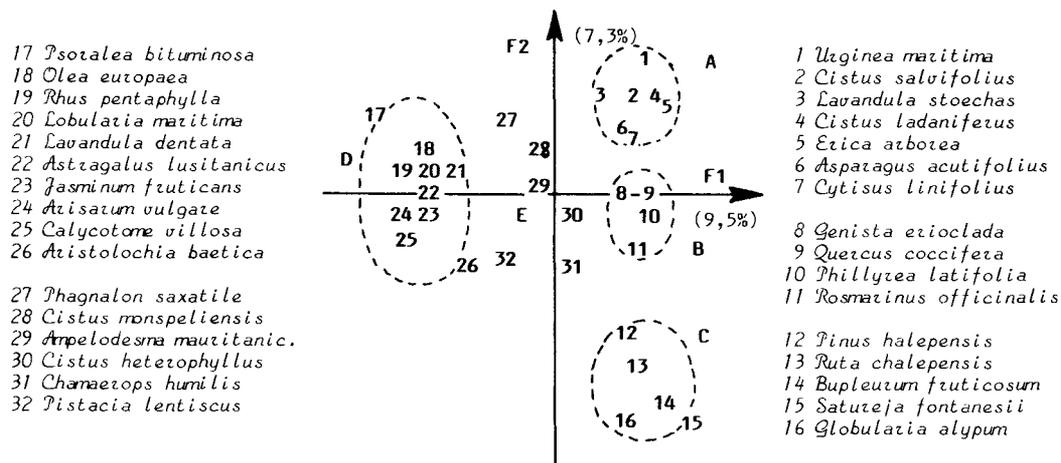


Fig. 6 - Projection des espèces dans le plan factoriel 1 / 2 pour le deuxième transect.

## 2 - Les structures spatiales monospécifiques

La figure n° 7 présente les modalités de la dispersion des espèces les plus fréquentes sur le premier transect :

*Chamaerops humilis* montre une dispersion en agrégats symétriques de quatre mètres de diamètre environ. Ce type de répartition peut être mis en relation avec la multiplication végétative par rejets latéraux que cette espèce présente lorsqu'elle est soumise à des incendies fréquents.

*Pistacia lentiscus* se rencontre également en agrégats symétriques de même taille du fait du port buissonnant des individus, port qui provient également ici de nombreux rejets de souche après incendie.

*Cistus heterophyllus* et *Stipa tenacissima* présentent des agrégats de taille variable, avec une variation de densité : ces espèces, de petite taille, se régénèrent par graines autour des semenciers (*Cistus heterophyllus*) ou bien forment des touffes de taille réduite (*Stipa tenacissima*); elles occupent les vides entre les espèces arbustives.

*Cistus monspeliensis* se présente, pour les mêmes raisons que le ciste précédent, une répartition aléatoire avec variation de densité.

*Genista erioclada* montre une dispersion régulière, mais avec un gradient de densité dont l'interprétation semble impossible avec les seules données de milieu recueillies. De par la proximité du premier transect d'une ligne de crête fortement ventée, il semble que le gradient de répartition observé corresponde à un gradient de fréquence et d'intensité du vent, cette espèce formant souvent des peuplements presque purs sur les crêtes les plus ventées.

La figure n° 8 présente les modalités de la dispersion des espèces les plus fréquentes rencontrées au niveau du deuxième transect :

*Pistacia lentiscus* est présent tout au long du transect sous forme d'agrégats dont la densité est fortement réduite au niveau du secteur décarbonaté de l'exposition nord. Ceci, semble-t-il, à la suite d'une concurrence avec les espèces calcifuges oligotrophes mieux adaptées.

*Ampelodesma mauritanicum* présente deux types de dispersion selon les conditions d'exposition : une répartition régulière en exposition fraîche et des agrégats en exposition chaude.

*Cistus monspeliensis* est éliminé du secteur carbonaté, il présente une structure régulière avec variation de densité en exposition nord et une dispersion en agrégats avec variation de densité sur le flanc sud.

*Cistus heterophyllus* présente une répartition aléatoire en exposition nord, mais semble fortement concurrencé lorsque la profondeur du sol augmente. En exposition sud, il montre une structure en agrégats avec un léger gradient.

*Olea europaea* est surtout présent en exposition sud, sous forme d'agrégats, structure due au port buissonnant des rejets sur d'anciennes souches plusieurs fois incendiées.

*Lavandula dentata*, présente surtout en exposition sud, y montre une répartition aléatoire avec des vides ("trous").

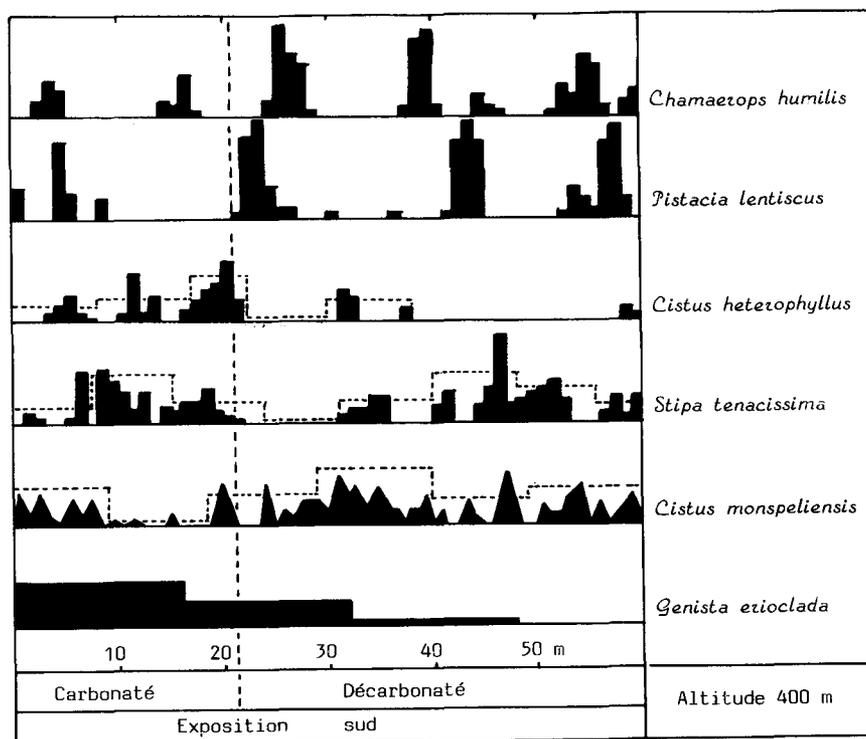
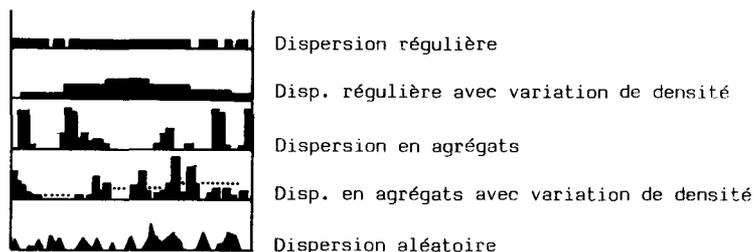


Fig. 7 - Corrélation entre la dispersion des espèces et les conditions de milieu pour le premier transect.



Légende commune aux figures 7 et 8.

*Genista erioclada*, très peu fréquent en exposition sud, se trouve en exposition nord sous une dispersion de type régulier.

*Cistus ladaniferus*, présent en exposition nord dans le secteur décarbonaté, semble spécifique d'un sol peu profond (40 cm) : il y montre une structure régulière avec variation de densité.

*Cytisus linifolius*, également calcifuge strict, se présente sous forme d'agrégats avec un gradient de densité qui semble corrélé avec la profondeur du sol (supérieure à 1 m).

#### CONCLUSION

La comparaison des deux transects montre l'existence d'une compensation de facteurs relative au bilan ombro-thermique, qui s'établit entre l'exposition et l'altitude. C'est ainsi que *Genista erioclada*, *Cistus ladaniferus*, *Rubia peregrina* et *Asparagus acutifolius*, présents surtout en exposition nord à 270 m d'altitude, se rencontrent aussi en exposition sud à 400 m d'altitude.

Il faut également remarquer que certaines espèces, présentes dans plusieurs types de milieu, n'y montrent pas les mêmes modalités de dispersion :

*Cistus monspeliensis* présente toujours une variation de densité, mais la structure est de type régulier en exposition nord (optimum écologique), de type aléatoire en exposition sud à 400 m d'altitude

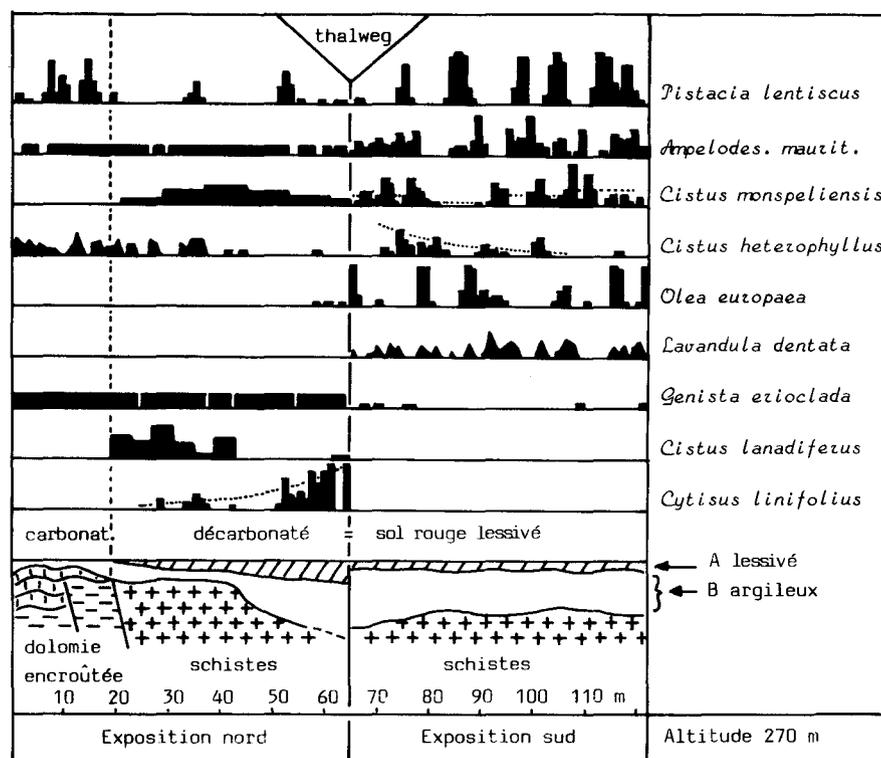


Fig. 8 - Corrélation entre la dispersion des espèces et les conditions de milieu pour le deuxième transect.

(légèrement défavorable), et en agrégats en exposition sud à 270 m d'altitude (défavorable).

*Ampelodesma mauritanicum* présente une structure régulière en exposition nord et une structure en agrégats en exposition sud à 270 m d'altitude (la dispersion de cette espèce n'a pas été définie dans le premier transect car sa fréquence y est trop faible).

*Cistus heterophyllus* montre une dispersion de type aléatoire en exposition nord, et en agrégats avec variation de densité dans les deux expositions sud.

Au niveau spécifique, ces résultats confirment les caractéristiques du comportement écologique d'un certain nombre d'espèces, d'autre part ils mettent en évidence les modalités de la dispersion des espèces les plus fréquentes en fonction des structures des conditions de milieu. Bien que ces deux transects forment un échantillon trop restreint pour pouvoir proposer des solutions définitives, ils permettent cependant de distinguer les tendances suivantes :

La dispersion régulière se rencontre pour quatre espèces caractéristiques du milieu le plus stable et le moins dégradé (exposition nord, subhumide, du deuxième transect). Cette modalité de dispersion semble donc indiquer un relatif équilibre des milieux où elle domine, tandis qu'elle indiquerait un certain optimum écologique pour les espèces correspondantes.

Parallèlement, les dispersions aléatoires et en agrégats semblent se rencontrer surtout au niveau des milieux plutôt arides et plus ou moins dégradés : la dispersion aléatoire se rapprocherait de la dispersion régulière avec une signification d'optimum écologique des espèces, mais avec une certaine dégradation de la végétation et du milieu. C'est le cas par exemple de *Lavandula dentata* en exposition sud à 270 m d'altitude, de *Cistus heterophyllus* dans le secteur carbonaté du deuxième transect, et de *Cistus monspeliensis* dans le premier transect.

La dispersion en agrégats semble présenter une double signification : d'une part pour les grandes espèces buissonnantes, pour lesquelles elle exprime une dispersion régulière de plus grande échelle que celle qui a été prise en compte par la maille unitaire des transects effectués. Pour ces espèces (*Pistacia lentiscus*, *Chamaerops humilis*, *Olea europaea*) la régularité de leurs agrégats indique leur adaptation optimale aux conditions globales du milieu.

D'autre part, pour les espèces plus petites, cette dispersion en agrégats semble indiquer à la fois (et peut-être de manière corrélative) une péjoration des conditions de milieu pour les

endroits où elle domine, et un éloignement relatif de l'optimum écologique pour les espèces qui présentent ce type de dispersion. Cela semble être le cas pour *Ampelodesma mauritanicum*, *Cistus monspeliensis* et *Cistus heterophyllus* dans le deuxième transect. Ce pourrait être le cas de *Cistus heterophyllus* et de *stipa tenacissima* dans le premier transect.

Au niveau interspécifique, les résultats que nous obtenons montrent d'une part l'existence de groupements végétaux de composition floristique bien définie, mais aussi l'aspect structural homogène et régulier de ces groupements en exposition nord (bioclimat subhumide), opposé à l'aspect structural hétérogène et variable des groupements en exposition sud (bioclimat semi-aride).

Au niveau écologique, il semble que le passage de conditions relativement mésophiles à des conditions plus arides s'accompagne d'un changement dans les modalités de la répartition spatiale des individus de certaines espèces dominantes (passage d'une structure régulière ou aléatoire à une structure agrégative) qui sont à mettre en relation avec une augmentation de la fragilité du couvert végétal, d'un appauvrissement quantitatif et qualitatif du sol ainsi qu'avec une dynamique érosive accentuée.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AIME S. (1983). Recherches phyto-écologiques en Oranie. Premiers résultats.  
*Mém. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, nouvelle série, 13, 17-32.*
- CHESSEL D. (1978). Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce.  
*Biométrie et écologie, 1, 45-135.*
- ESTEVE J. (1978). Les méthodes d'ordination : éléments pour une discussion.  
*Biométrie et écologie, 1, 223-250.*
- GOUNOT M. (1966). Méthodes d'étude quantitative de la végétation.  
Edit. Masson, Paris, 314 p.



## Structural aspects of secondary succession to grasslands in dehesa ecosystems.

A. PUERTO★  
M. RICO★★

**RESUME** - Pour la réalisation du travail, on part de la vérification d'une série successionale, en considérant le temps écoulé depuis la dernière culture de céréale jusqu'au développement d'un pâturage semi-aride (Centre-Ouest espagnol). Après avoir vérifié que les résultats sont valables, on observe à partir de l'enchaînement par séquences des différents groupes d'âges, les variations structurales qui ont lieu pendant le processus.

Dans ces variations il y a des aspects d'interprétation facile (la structure biologique) et d'autres aspects à discussion plus complexe (la structure spatiale). De ce fait, pour une compréhension plus effective de ces derniers, l'application des formules d'hétérogénéité et des résultats obtenus, doit être complétée par une longue expérience dans les écosystèmes traités, car au contraire l'interprétation serait incomplète ou ambiguë.

Dans le déroulement du travail on considère les niveaux suivants: unités d'échantillonnage, communautés, groupes de communautés et paires de groupes successifs. Après avoir vérifié quelques aspects suffisamment constatés dans la bibliographie (le rythme décroissant de la succession; la difficulté pour l'installation de nouvelles espèces dans les derniers stades, due à la compétition) on peut établir que la structure biologique dépend surtout de l'équitabilité; la richesse intervient beaucoup moins. La structure spatiale, représentée au début de la succession par une distribution homogène (microstructure) dont le degré est d'autant plus fin au fur et à mesure que la pression de l'élevage est plus forte, et avec également une dominance élevée, vers la fin du processus.

Entre les deux extrêmes, l'adoucissement des conditions du milieu permet l'observation de groupements plus ou moins monospécifiques, distribués sous forme de "rodas" (taches) dont l'amplitude progresse avec le temps jusqu'à ce que l'effet du pâturage devienne évident. Ces "rodas" faute d'un facteur d'uniformisation (tropeaux) présentent une composition spécifique différente dans des communautés du même âge, ce qui fait augmenter l'hétérogénéité entre les communautés, tandis que l'hétérogénéité de la communauté elle-même dépend du degré de développement atteint par les "rodas" et décroît lorsqu'un ou plusieurs d'entre eux dominent nettement sur les autres.

**MOTS CLES:** Succession secondaire, structure, diversité, hétérogénéité, discontinuité, pâturages semi-arides.

**SUMMARY** - The basis of the present study was the verification of the existence of a successional series in which the time elapsed from the last cultivation of cereal until the development of the stabilized semi-arid grassland (central western Spain) was considered. On finding acceptable results, with the sequential disposition of the different age groups, the structural variations taking place during the process were examined.

These variations comprise aspects of simple interpretation (biological structure) and others which are harder to discuss (spatial structure). In fact, for an effective understanding of the latter, the applications of expressions of heterogeneity and the results of such applications should be completed with broad experience concerning the ecosystems in question; if not, interpretation proves to be either incomplete or ambiguous.

On developing the study, the following levels were taken into account: sampling units, communities, groups of communities and successive pairs of groups. Apart from the verification of certain aspects well established in the literature (decreasing rhythm in succession; difficulty in the establishment of new species during the later stages, owing to competition), biological structure may also be said to depend above all on equitability, while species richness plays a minor role. Spatial distribution passes from a random distribution with high dominance, at the beginning of succession, to a homogeneous distribution (microstructure) which becomes increasingly finer as the influence of livestock increases; this also exhibits high degrees of dominance and occurs at the end of the successional process.

Between both extremes, the relaxing of environmental conditions points to more or less monospecific groups, distributed in patches whose size increases with time until the effect of grazing becomes patent; owing to the absence of a uniformizing effect (livestock), such patches differ in species composition between communities of the same age, which in turn increases intercommunity heterogeneity, whereas intracommunity heterogeneity depends on the degree of development attained by the patches and decreases when one or more of them clearly predominates over the rest.

★Departamento de Ecología. Universidad de Salamanca. 37008 Salamanca. Spain.

★★Centro de Edafología y Biología Aplicada (C.S.I.C.). 37008. Salamanca. Spain.

KEY WORDS: *Secondary succession, structure, diversity, heterogeneity, discontinuity, semi-arid grasslands.*

#### INTRODUCTION

The study of succession involves the consideration of sequences across time. Normally, if the duration of the process is fairly long the synchronic sampling technique is employed (LE FLOC'H *et al.*, 1972; DRURY and NISBET, 1973). Its main advantage compared with diachronic sampling (see literature reviewed by BOTTCHNER, 1974), apart from the broadness of the interval considered, lies in the elimination of certain perturbations, such as those related to climatic variations. These are difficult to evaluate when few controls are available. The greatest drawback lies in achieving a minimum of homogeneity in the prevailing environmental conditions, or at least in those that have the most pronounced effect on the vegetation (OLSON, 1958; WILLIAMS *et al.*, 1969; BRATTON, 1976). Nevertheless, a certain degree of uncertainty will always remain and will be more or less marked according to the methods employed (EGLER, 1954; BOURNERIAS, 1959; BARRY, 1960; MARGALEF, 1968).

The multiplicity of factors leading to the diversification of some semiarid grasslands has received considerable attention (THOMPSON, 1943; QUARTERMAN, 1957; BAZZAZ, 1963, 1968, 1975; GONZALEZ-BERNALDEZ *et al.*, 1976; LUIS, 1976; FERNANDEZ-HAEGER, 1977; RUIZ *et al.*, 1979; LEVASSOR *et al.*, 1981; RICO, 1981). This allows one to approach the minimum degree of homogeneity referred to necessary to infer temporal series from different spatial positions. In spite of this, however, the initial stages always prove to be similar because certain starting out conditions are imposed (in this case cereal cultivation). However, in the final stages, since the relationships between the vegetation and the environmental variables become clearer, deviations usually begin to appear, regardless of the care taken in posing the problem (PUERTO, 1977; PUERTO *et al.*, 1979; DIAZ-PINEDA *et al.*, 1981). Diversification, at least theoretically, must be gradual since the new species that are incorporated (increasingly more generalist) persist within the framework permitted by their ecological tolerance (ITOW, 1963; WHITTAKER, 1965, 1969, 1972; NAITO, 1967; HARPER, 1969; WHITTAKER *et al.*, 1973), though this fact is difficult to appreciate when using joint multifactorial analyses (with all the samples).

Evidently floristic relay (both qualitative and quantitative) is related to structural changes. For the initial stages, the most common trend is for randomness (MARGALEF, 1974) together with the seed pool in the soil (EGLER, 1954; GUYOT *et al.*, 1960; MAJOR and PYOTT, 1966; DONELAN and THOMPSON, 1980; TRABAUD, 1980), to predominate. In spite of being a partially random process, convergence is due both to similar soil characteristics and to the more pronounced faculties of some species in their processes of propagation (JONES, 1968). As time progresses, the probabilities of each species appearing increase, such that environmental factors and competition increasingly affect the establishment or rejection of the new elements.

During succession, therefore, variations will take place in biological structure, considering this as the number of species and the distribution of individuals (or any other value of importance) in them (NOBLE and SLATYER, 1980). However, regarding the influence of environment, which has been alluded to above, will also give rise to a spatial structure which is expected to increase in organization (PIELOU, 1966), though it should not be forgotten that this spatial structure is subject to the influence of grazing, which may endow it with peculiar characteristics.

The aim of the present work was to study the changes taking place in the biological and spatial structures. The work does not overlook the fact that such changes are partially linked to the rhythm of development (only partially, because structural evaluations do not take into account species composition), which is expected to be attenuated towards the later stages, as suggested by current theory (PUERTO, 1977; DIAZ-PINEDA *et al.*, 1981).

## MATERIAL AND METHODS

Samplings were performed across a large part of the province of Salamanca (Spain). This area is devoted to extensive cattle rearing on clearfelled woods ("dehesa"), with *Quercus rotundifolia* Lam. as the dominant tree species. In order to avoid the effect of geomorphology, which is of great importance in the distribution of vegetation, because of the generalized deficit of water and soil nutrients in semiarid zones (GOMEZ-GUTIERREZ *et al.*, 1978; GONZALEZ-BERNALDEZ, 1981; PUERTO *et al.*, 1983 a), sampling was limited to half hillside plots and to gentle slopes. However, owing the extension of the area, certain soil and climatic differences became apparent in each previously established age group; in spite of this, both the soils (distric cambisols over granites or slates) and climate (whose variations are not very pronounced) play a secondary role in species composition compared with geomorphology.

At each of the 47 communities considered sampling was carried out using eight square units of 50 x 50 cm, arranged randomly, observing the density of the species present (228 total). For the species growing in clusters, stoloniferous, etc, the criterion of VILLALOBOS (1983) was followed, defining each differentiable unit ("macollas"), and those which are able to exist independently of the mother plant (stoloniferous) as separate individuals.

Structural observations were based on the calculation of diversity according to the well-known SHANNON and WEAVER (1963) index ( $H'$ ); the richness component was taken as the number of species ( $S$ ), and equitability was taken as the relationship described by PIELOU (1975) between the diversity obtained and maximum diversity ( $J' = H'/\log_2 S$ ).

The following expression of heterogeneity was also employed:

$$h = H'_{1,2,\dots,n} - ((H'_1 + H'_2 + \dots + H'_n)/n)$$

MARGALEF (1956, 1957, 1972) considers this expression to be relative with respect to the distance separating two samples or the time elapsed between samplings. When the changes are temporal, since they are only carried out in one direction, this author proposes an index of relative discontinuity as being more suitable:

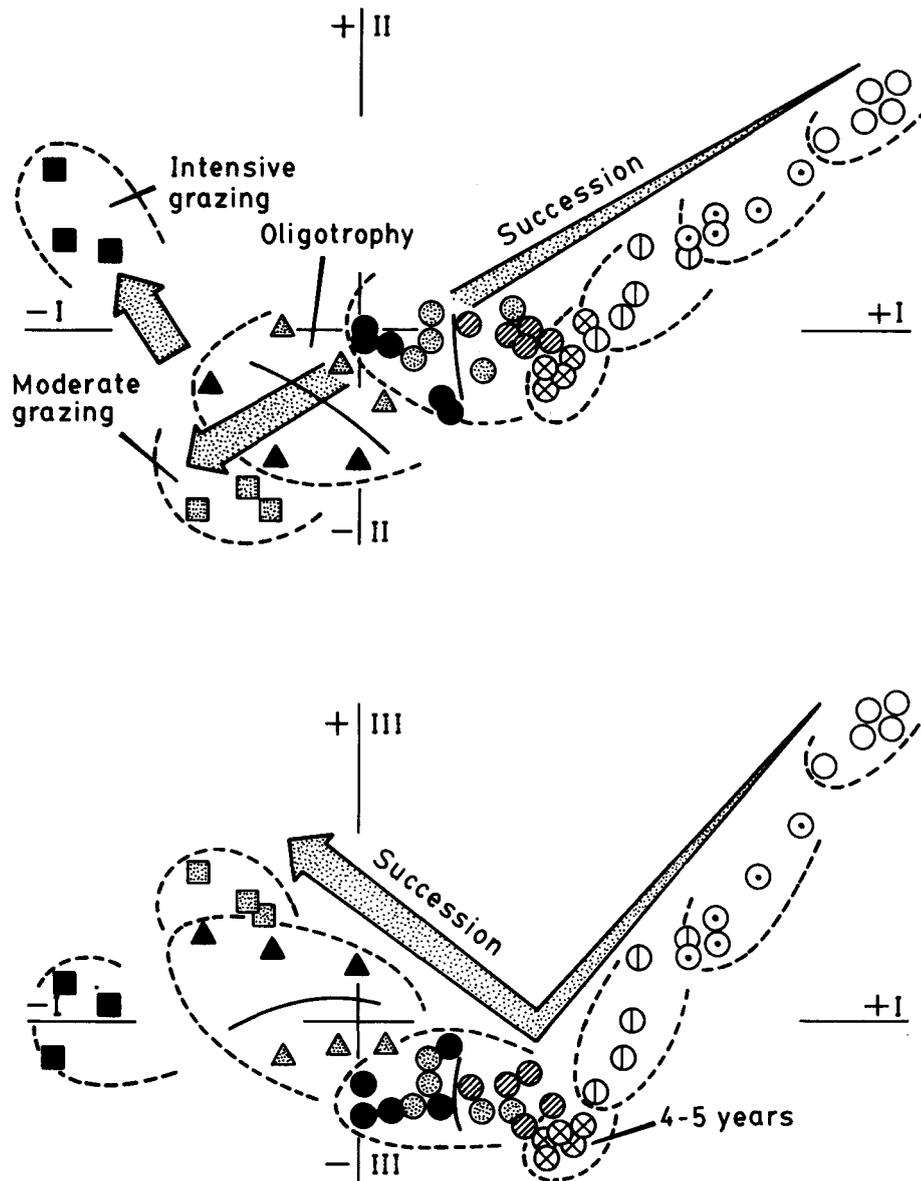
$$d = (H'_2 t_2 - H'_1 t_1) / (t_2 - t_1)$$

The transitions: sampling units-community, communities-group of communities, and groups of communities-pair of groups, permit one to indicate certain peculiarities related to the succession process.

## RESULTS AND DISCUSSION

The distribution of communities on the planes defined by axes I-II and I-III of the correspondance analysis (CORDIER, 1965; BENZECRI, 1970; GIL, 1978) is shown in figure 1. The successional trend shown by the first axis (18.8% of absorption) is quite clear; the plots are ordered according to the number of years since abandonment of cultivation. Excepting the last two divisions, each of which has six representatives, each age group considered is composed of five samples. In the 18-25 year age group (triangles) it was possible to observe an oligotrophic variant on the terrain; this was also detected by analysis. The variant is not patent outside the successional sequence but rather as a delay in development. This is due to the fact that the differences in its species composition are more quantitative than qualitative, the different species appearing with values of low density and very similar between each other (PUERTO, 1977; GARCIA-RODRIGUEZ, 1985).

In the case of the last group (squares), the trend was linear towards moderate grazing ("vallicares"; Al. *Agrostidion castellanæ* Riv. God. 1957). Intensive grazing ("majadales"; As. *Poo-Tricholietum subterranei* Riv. God. & Riv. Mart. 1963) involves a somewhat discontinuous deviation, shown up by axis II (13.6% of absorption). The reason for such discontinuity (or absence of intermediate situations) is because the plots were located near stables and hence their differentiation is very ancient (PUERTO *et al.*, 1985, 1986). Confirmed cultivation could only be assured in one of them, though under normal conditions a figure ranging between 25-30 years could be given for the definitive implan-



**Figure 1.** Ordering of communities by correspondence analysis: open circles, 0 years; with central dot, 1 year; with vertical bar, 2-3 years; with cross, 4-5 years; with diagonal stripes, 6-8 years; dotted, 9-11 years; black circles, 12-17 years; triangles, 18-25 years; squares, more than 25 years.

tation of grassland (PUERTO, 1977). The greater influence of the environmental variables (in this case the intensity of grazing) on the final stages, a circumstance mentioned in the introduction, is thus corroborated.

The remaining axes point to certain rather peculiar aspects. An example is axis III (11.3% or absorption) which shows an abrupt change around 4-5 years, with a strong predominance of *Taeniatherum caput-medusae* (L.) Nevski (PUERTO *et al.*, 1983 b). This change is reflected in the disappearance of the species accompanying cultivation, giving way to a period of certain relaxation in species composition which finishes when the progressive effect of grazing becomes patent.

Having confirmed the existence of a successional sequence (GUILLERM, 1978), it is possible to examine the structure linked to it (TRAMER, 1975; DENSLOW, 1980). Figure 2 shows the simplest features; in each column the mean and extreme values are shown. The lowest diversity (diversity = H') corresponds to the beginning and the end of the succession, though in the second case certain distinctions should be made (PUERTO and GOMEZ-GUTIERREZ, 1977; PUERTO *et al.*, 1981). Accordingly, at 18-25 years, the mean is high (white column), though the conditions of oligotrophy (O) and eutrophy (E) are clearly differentiated. After a period of 25 years the same may be said of the "vallicares" (V) and the "majadales" (M). In the latter, heavy grazing leads to very low diversity (WEAVER, 1954; ELLISON, 1960; WASER and PRICE, 1981) and to changes in species composition (NAVEH and KINSKY, 1975; NAVEH and WHITTAKER, 1979); this biological structure is reached directly (SM) or passes through the "vallicares" stage (SV and S'M). Additionally, the decrease taking place at 4-5 years (strong re-ly of species) and the later relaxation between 6-17 years (new structuring of the community) should be noted.

In eutrophic conditions, the increase in the richness component (S) until stabilization at 12-17 years indicates a constant appearance of new species, with a later maintenance phase which is only interrupted in cases of heavy grazing when the best adapted species occupy the majority of available space. This leads to the disappearance of some species due to the process of competition. In this sense, MARGALEF (1974) has stated that the components of diversity are not completely independent since extreme dominance prevents high richness values. Equitability (J') varies parallelly to diversity, though in the case of the "majadales" (M) compared with the "vallicares" (V) the influence of the decrease in the number of species can be noted (S'M sequence). Thus, regarding the general biological structure succession to grasslands may be characterized by the predominance of the equitability component throughout the process, the richness component partially contributing from 12-17 years onwards (effect of grazing). According to such considerations, four well-defined intervals can be postulated:

a.- An increase in diversity due to the species persisting after cultivation and the new ones that are incorporated (up to 2-3 years).

b.- An abrupt change, with pronounced variations in the constituent species, which continue to increase (4-5 years).

c.- A period of relaxation, with a new reorganization of the community; the number of species increases but a certain decrease in diversity and in equitability from the maximum value, which is reached at the start of this interval, may be noted.

d.- The effect of grazing becomes noticeable (LAUNCHBAUGH, 1955; ELLISON, 1960). The number of species remains constant or decreases; diversity and equitability are appreciably reduced (from 12-17 years until the end of succession).

As will be detailed below, these intervals, wholly or partly, also influence many spatial characters; these will be dealt with briefly before establishing possible implications and conclusions.

Heterogeneity allows one to appreciate the spatial structure from different points of view, attending to the sampling levels considered (fig. 3). The interest of heterogeneity between units is only partial since it depends on their size (PUERTO *et al.*, 1979 thus refer to it as "operative"). The variations in heterogeneity between units generally follow the same directions as general diversity but with shifts in the maxima towards more advanced ages. However, it may be seen that at 6-8 years the spatial differences at this level are low (lack of spatial structure of the community; mixing conditions). The community begins to be spatially structured at around 9-11 years; that is, after the maximum in biological structure is reached. Possibly, at the beginning small random differential patches are formed. As these patches become bigger, a gradual decrease in intracommunity heterogeneity

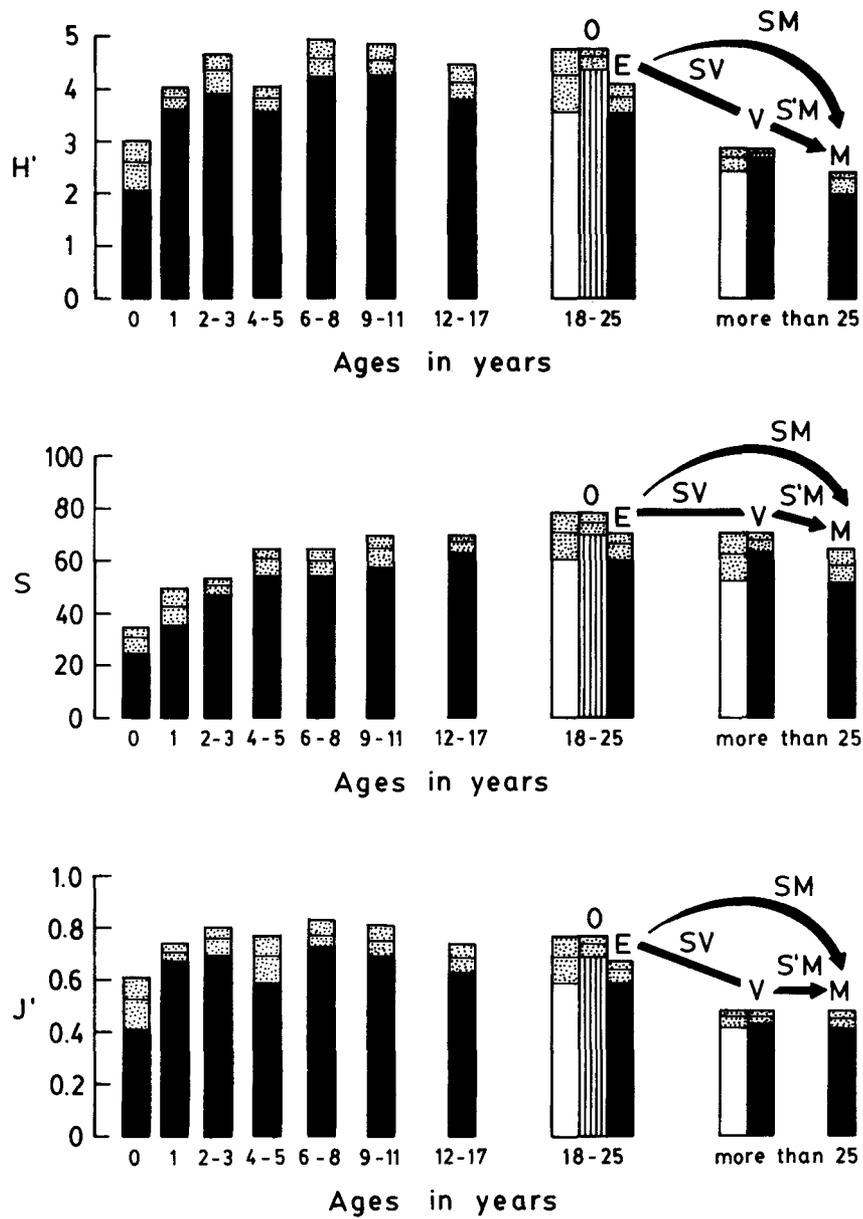


Figure 2. Variations, at community level, of diversity and its components: richness and equitability.

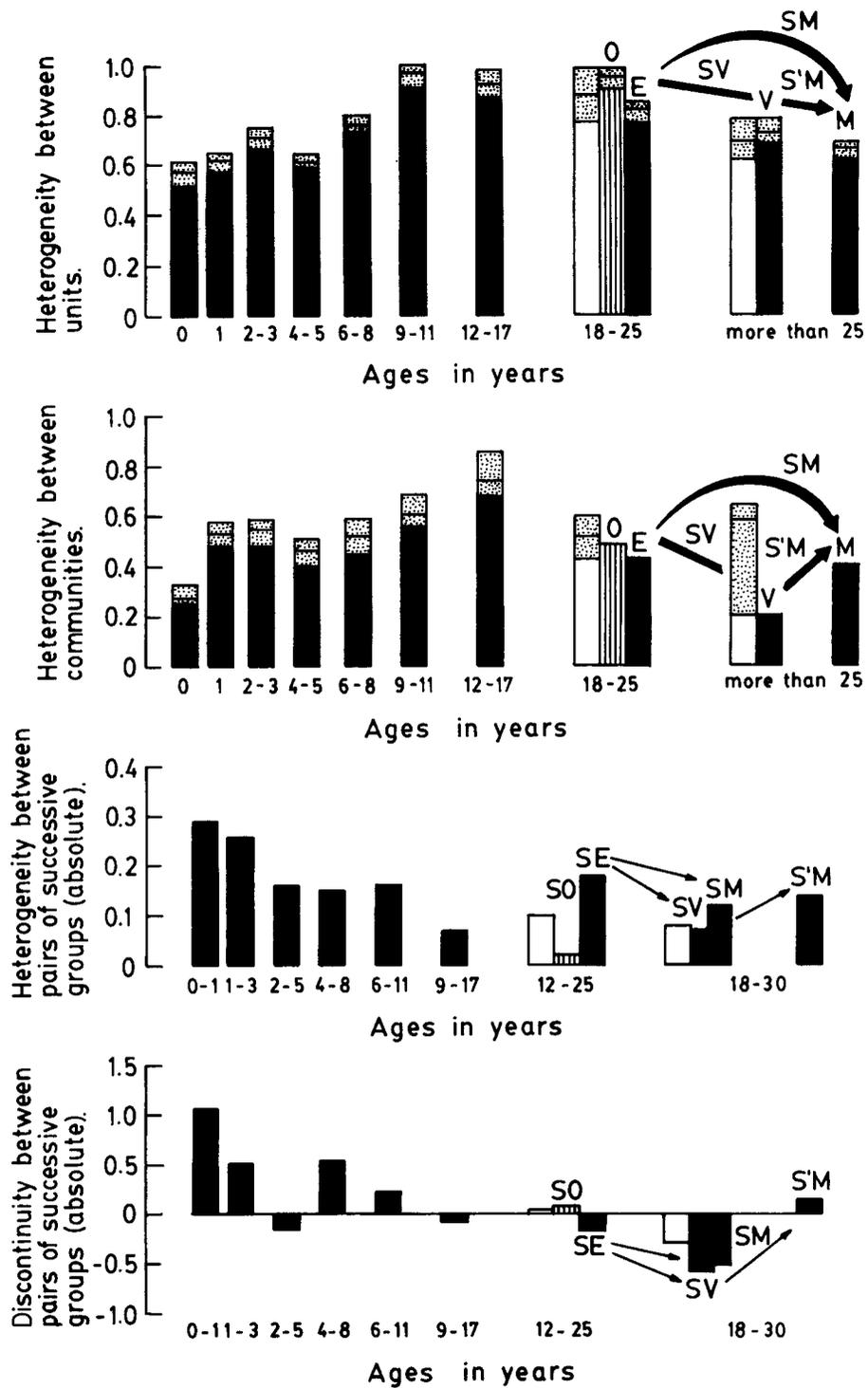


Figure 3. Differences between the elements composing the various levels considered.

ty takes place which, under grazing pressure, reaches a highly uniform state. In this state, according to direct observation, a fine reticulum can be seen which develops as a function of the dominant species or species.

Intercommunity heterogeneity was calculated from the differences between the diversity of all possible sets of three communities, within each group, and the mean of the diversity of the communities composing them. This was done so that the results would be comparable for the different groupings taken into account. The maximum appears at 12-17 years (somewhat later than the previous case), which tends to confirm the existence of large patches, though of different composition, for the distinct communities studied; the decrease which then takes place marks the convergence in species composition of such patches due to grazing. The "majadales" (M) exhibit a greater dependence on local factors (rapid dilution from the core) and on the livestock present (a high but variable load); this is perhaps the reason for its fluctuating position in many ordering analyses (LUIS, 1976; RICO, 1981).

Heterogeneity between groups of communities is limited to those succeeding each other in time. A decrease takes place up to 9-17 years after which higher levels are seen, which would point to an acceleration of the process towards the end (greater rhythm) except, as is logical, for stagnation (SO). Discontinuity can be interpreted in a similar fashion, taking into account that the negative values are produced as a consequence of the transition to a state of greater dominance. These negative values thus appear during the step to 4-5 years (dominance of *T. caput-medusae*), when 12-17 years are reached (reticulum in large patches), and in the initiation of the stabilized grasslands. In this sense, it is very significant that the SO sequence is positive (oligotrophy; lack of dominance) whereas the SE sequence is negative (eutrophy; situation of dominance).

A more accurate representation can be obtained by making it relative with respect to the number of years comprising each interval. In these conditions (figure 4) heterogeneity shows a much faster decrease in developmental rhythm while the final increase (SE) is attenuated. The same is true of discontinuity, though the above comments are still valid. The rhythm of variation of the richness component also tends to decrease, indicating the increasing role of competition in preventing the appearance of new species; this principle is accepted as being valid for most successions (FORRESTER, 1968, 1971; ODUM, 1969, 1971; PATTEN, 1971; GUTIERREZ and FEY, 1975, 1980).

#### FINAL COMMENTS AND CONCLUSIONS

The process of succession to grasslands is characterized by a gradual decrease in the rhythm of species variation, both quantitative and qualitative, though a slight increase towards the end is possible. The start of the process is strongly influenced by human activities, which are strongly simplifying (cereal cultivation) and the end by human-livestock interactions, leading to the disclimax of the grasslands which is also strongly simplified compared with the natural vegetation. Both forms of simplification lead to a biological structural convergence. This is characterized by the low values of diversity ( $H'$ ) which are particularly dependent on the equitability component ( $J'$ ) but depend to a much lesser extent on the richness component ( $S$ ). This latter increases from the initial stages (with a high degree of randomness in their constitution) until it stabilizes near the end (comprising species adapted to grazing); if adaptation to grazing is forced (high livestock load), the number of species decreases somewhat since most of the available space is occupied by the species or species most resistant to the pressure imposed.

Regarding spatial structural characters, the intermediate stages (6-17 years) are the most suitable for attaining a general understanding of such parameters. This is so because during those stages a certain relaxation occurs since the community must reorganize itself after a long period of a great abundance of *T. caput-medusae* (which marks an abrupt floristic relay with respect to cultivation) and at the same time the progressive (and accumulative) effect of grazing has still not become effective. This state of relaxation begins with a random spatial distribution of the species (beginning of a new organization, as happens after cultivation). The next step consists in some species forming patches of different composition, with none of the species dominating in all cases since it is necessary to add a certain randomness in their development to the reproductive or multiplying

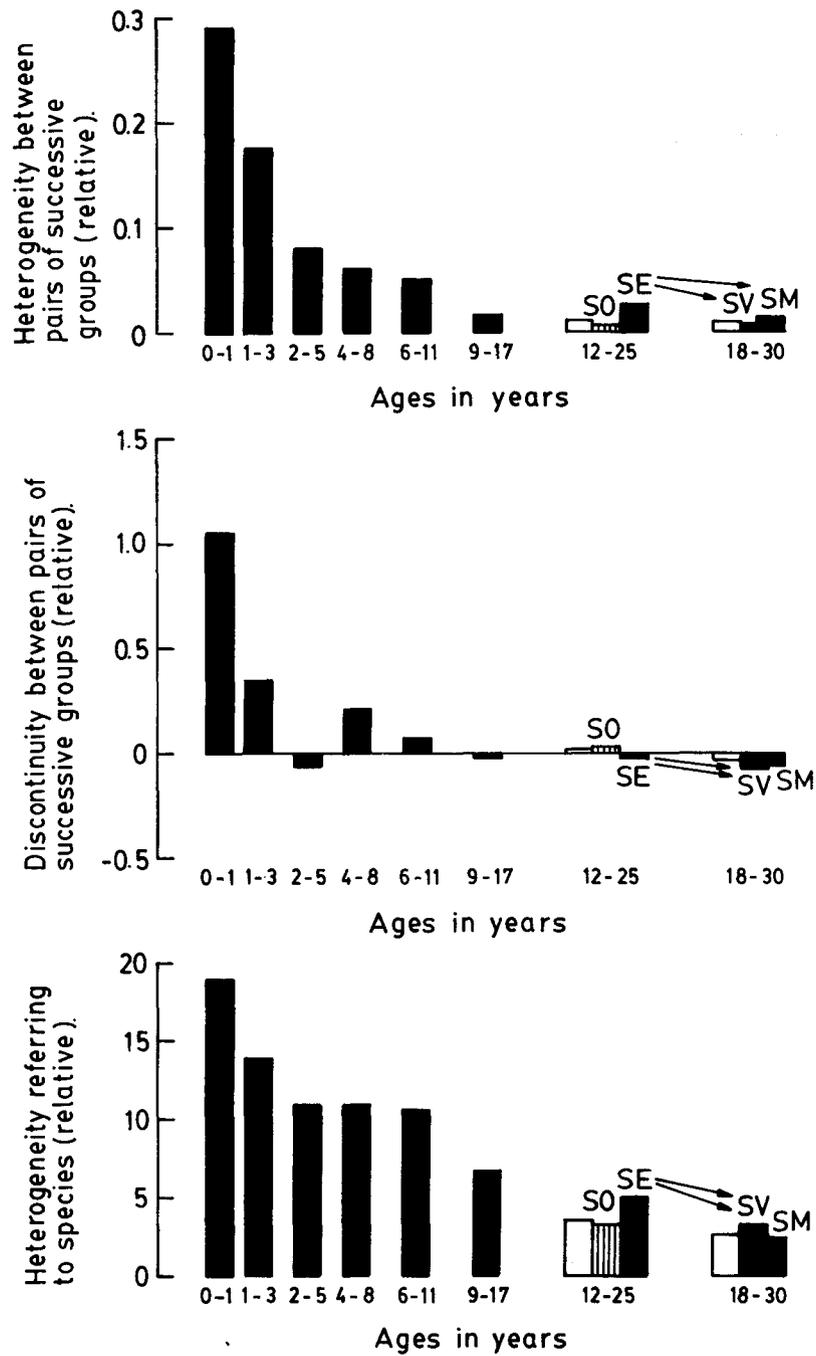
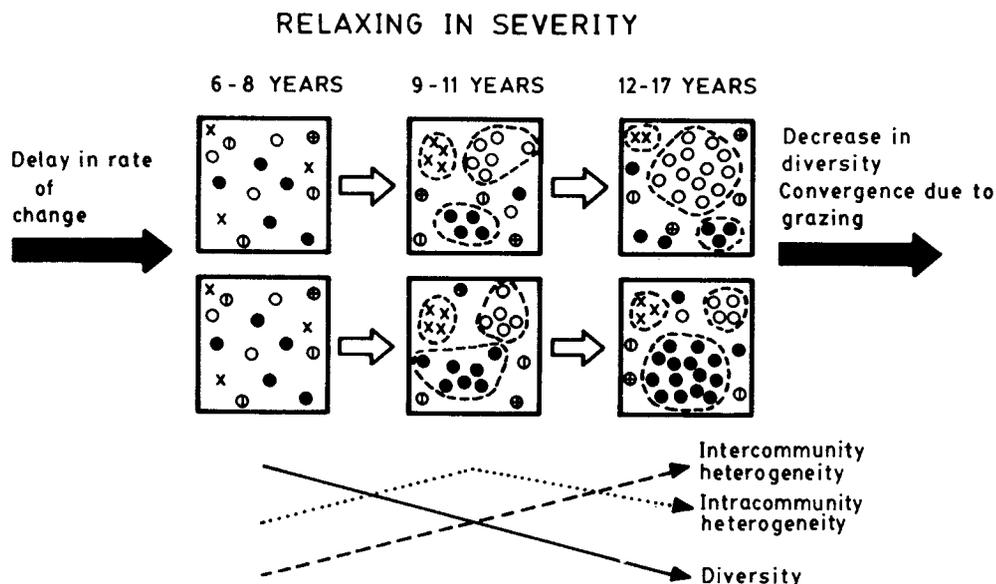


Figure 4. Relative rate of change or succession rhythm.



**Figure 5.** Scheme showing the variations observed in the central period of succession, least affected by human and livestock activity.

characteristics. This randomness is partly due to the previous stage and partly due to the fact that no external forces favoring one or another species are operating. This, in turn, implies an increase in both intracommunity and intercommunity heterogeneity; diversity can remain constant if the patches are numerous and not very broad (for the simplest biological structure, the presence of isolated individuals or grouped individuals is the same as long as the proportions remain constant). However the normal situation is that diversity will decrease when the number of individuals of a given species increases preferentially (a certain dominance). The evolution of these incipient patches leads to a more pronounced development of one or some of them as a function of the prevailing environmental conditions or of the very growth capacity of the population. Intercommunity heterogeneity increases, whereas intracommunity heterogeneity and diversity obviously decrease.

From 17 years onwards, when the effect of the livestock becomes patent, the differential patches of the distinct communities evolve as a function of grazing pressure. This pressure produces the convergence of the communities since as it favours the best adapted species it proves to be a uniformizing factor (a very fine microstructure is created which is apparent from observation but not from the large sampling units employed). The broad patches referred to above, of somewhat random formation (dependence of one state on the previous one), become disorganized upon introducing a factor (livestock) respect to which at least some of them do not have adaptive advantages. At the same time, diversity decreases since the dominance of the species adapted to grazing becomes evident; the same happens with intercommunity and intracommunity heterogeneity.

All these aspects, including the abrupt changes shown by the negative values of discontinuity, are implicit in the presentation and discussion of the results. With a view to shortening the conclusions as far as possible (whose detailing was obligatory), figure 5 shows some of them schematically. From this figure a large part of the structural aspects which take place during the successional sequence studied can be inferred. It is thus possible to obtain an overall vision substituting the text, although it is evidently much less precise.

#### REFERENCES

- BARRY J.P. (1960).- Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes. *Année Biol.*, 36, 311-540.

- BAZZAZ F.A. (1963).- *Secondary succession on abandoned fields in Southern Illinois*. Ph. D. Thesis. Univ. Illinois. Urbana.
- BAZZAZ F.A. (1968).- Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, Southern Illinois. *Ecology*, 49, 924-936.
- BAZZAZ F.A. (1975).- Plant species diversity in old field successional systems in Southern Illinois. *Ecology*, 56, 485-488.
- BENZECRI J.P. (1970).- *L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances*. Dunod. Paris.
- BOTCHNER H. (1974).- Bibliographie zum problem der Sukzessionsforschung mit Hilfe von Dauerquadraten und der Vegetationskartierung. *Excerpta Bot., B, Sociol.*, 14, 35-36.
- BOURNERIAS M. (1959).- *Le peuplement végétal des espaces nus*. Mem. Bull. Soc. Bot. Fr.
- BRATTON S.P. (1976).- Resource division in an understory herb community: Responses to temporal and microtopographic gradients. *Am. Nat.*, 110, 679-693.
- CORDIER B. (1965).- *L'analyse factorielle des correspondances*. Thèse 3e Cycle. Rennes.
- DENSLow J.S. (1980).- Patterns of plant species diversity during succession under different disturbances regimes. *Oecologia*, 46, 18-21.
- DIAZ-PINEDA F., NICOLAS J.P., POU A., FERNANDEZ-GALIANO E. (1981).- Ecological succession in oligotrophic pastures of central Spain. *Vegetatio*, 44, 165-176.
- DONELAN M., THOMPSON K. (1980).- Distribution of buried viable seeds along successional series. *Biol. Conserv.*, 17, 297-311.
- DRURY W.H., NISBET I.T.C. (1973).- Succession. *J. Arnold Arboret.*, 54, 331-369.
- EGLER F.E. (1954).- Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. *Vegetatio*, 4, 412-417.
- ELLISON L. (1960).- Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Bot. Rev.*, 26, 1-78.
- FERNANDEZ-HAEGER J. (1977).- *Relaciones entre la vegetación y geomorfología en Sierra Morena*. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla.
- FORRESTER J.W. (1968).- *Principles of systems*. Wright Allen Press. Cambridge.
- FORRESTER J.W. (1971).- *World dynamics*. Wright Allen Press. Cambridge.
- GARCIA-RODRIGUEZ J.A. (1985).- *La Sierra de Béjar: Impacto antropozooógeno en la modelación territorial. Dinámica de las comunidades fruticosas*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- GIL A. (1978).- *Métodos de análisis multivariante en ecología. Aplicaciones a una comunidad herbácea heterogénea*. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla.
- GOMEZ-GUTIERREZ J.M., LUIS E., PUERTO A. (1978).- El sistema de vaguada como unidad de estudio en pastizales. *Rev. Pastos*, 8, 219-236.
- GONZALEZ-BERNALDEZ F. (1981).- *Ecología y paisaje*. H. Blume Ediciones. Madrid.
- GONZALEZ-BERNALDEZ F. et al. (1976).- *Estudios ecológicos en Sierra Morena*. I.C.O.N.A. Monogr. 8. Madrid.
- GUILLERM J.L. (1978).- *Sur les états de transition dans les phytocénoses post-culturales*. Thèse d'Etat. USTL. Montpellier.
- GUTIERREZ L.T., FEY W.R. (1975).- Feedback dynamics analysis of secondary successional transients in ecosystems. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 72, 2733-2737.
- GUTIERREZ L.T., FEY W.R. (1980).- *Ecosystem succession. A general hypothesis and a test model of a grassland*. The M.I.T. Press. Cambridge.
- GUYOT L., BECKER Y., LEVEQUE L., BARRALIS G., GRANDJOUAN G. (1960).- Sur la présence dans les terres cultivées et incultes de semences dormantes des espèces adventices. *Bull. Serv. Carte Phytogéog.*, 5, 197-254.
- HARPER J.L. (1969).- The role of predation in vegetational diversity. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 178-196.
- ITOW S. (1963).- Grassland vegetation in uplands of western Honshu, Japan. II. Succession and grazing indicators. *Japan J. Bot.*, 18, 133-167.
- JONES R.M. (1968).- Seed production of species in the Highveld secondary succession. *J. Ecol.*, 56, 661-666.

- LAUNCHBAUGH J.L. (1955).- Vegetational changes in the San Antonio prairie associated with grazing, retirement from grazing and abandonment from cultivation. *Ecol. Monogr.*, 25, 39-57.
- LE FLOC'H E., LONG G., POISSONET J., GODRON M. (1972).- Cartographie de la végétation et de son écologie. In: *Atlas Régional du Languedoc-Roussillon*. Berger-Levrault éd. Paris.
- LEVASSOR C., DIAZ-PINEDA F., GONZALEZ-BERNALDEZ F. (1981).- Tipología de pastizales en relación con el relieve: La Sierra del Castillo (Madrid). *Rev. Pastos*, 11, 45-68.
- LUIS E. (1976).- *Ecosistemas de pastizal: Estudio de la vegetación mediante técnicas de análisis factorial. Crecimiento primario*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- MAJOR J., PYOTT T. (1966).- Buried, viable seeds in two California bunchgrass sites and their bearing on the definition of a Flora. *Vegetatio*, 13, 253-282.
- MARGALEF R. (1956).- Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.*, 3, 99-106
- MARGALEF R. (1957).- La teoría de la información en ecología. *Memoria de la Real Academia de Ciencias y Artes de Barcelona*, 32, 373-436.
- MARGALEF R. (1968).- *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press.
- MARGALEF R. (1972).- El ecosistema. En "*Ecología Marina*". Fund. La Salle. Ed. Dossat.
- MARGALEF R. (1974). *Ecología*. Omega. Barcelona.
- NAITO T. (1967).- Influence of exposure and inclination upon vegetation. *Ecol. Rev.*, 17, 47-56.
- NAVEH Z., KINSKY J. (1975).- The effect of climate and management on species diversity of Tabor oak savanna pastures. *Proc. 6th. Sci. Conf. Isr. Ecol. Soc.*, 284-296.
- NAVEH Z., WHITTAKER R.H. (1979).- Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio*, 41, 171-190.
- NOBLE I.R., SLATYER R.O. (1980).- The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43, 5-22.
- ODUM E.P. (1969).- The strategy of ecosystem development. *Science*, 164, 262-270.
- ODUM E.P. (1971).- *Fundamentals of Ecology*. Saunders. Philadelphia.
- OLSON J.S. (1958).- Rates of succession and soil changes on Southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.*, 119, 125-170.
- PATTEN B.C. (1971).- *A linear state space model in grassland*. Research report. Univ. of Georgia. Athens.
- PIELOU E.C. (1966).- Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. Theoret. Biol.*, 10, 370-383.
- PIELOU E.C. (1975).- *Ecological diversity*. Wiley Interscience. London.
- PUERTO A. (1977).- *Sucesión secundaria en ecosistemas de pastizal*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- PUERTO A., GOMEZ-GUTIERREZ J.M. (1977).- Variaciones de la diversidad durante la sucesión secundaria a pastizales. *Anu. Cent. Edafol. Biol. Apl. Salamanca*, 3, 79-89.
- PUERTO A., ESCUDERO A., GOMEZ-GUTIERREZ J.M. (1979).- Aplicación de los espectros de diversidad al estudio de la heterogeneidad en comunidades de pastizal. *An. Edafol. Agrobiol.*, 38, 957-966.
- PUERTO A., RICO M., ALONSO H. (1981).- Los pastizales semiáridos: Un difícil equilibrio entre explotación y sucesión. *An. Edafol. Agrobiol.*, 39, 1333-1350.
- PUERTO A., RICO M., GOMEZ-GUTIERREZ J.M. (1983 a).- Pautas repetitivas en los pastizales salmantinos: La vaguada como unidad sintética y paisajística. *Salamanca. Rev. Prov. Est.*, 7, 119-144.
- PUERTO A., RICO M., GOMEZ-GUTIERREZ J.M., REDONDO B. (1983 b).- Iniciación a la autoecología de *Taleniatherum caput-medusae* (L.) Nevski en pastizales de la provincia de Salamanca. *Anu. Cent. Edafol. Biol. Apl. Salamanca*, 10, 203-215.
- PUERTO A., RICO M., GARCIA-RODRIGUEZ J.A., GOMEZ-GUTIERREZ J.M. (1985).- Tipificación y producción de comunidades de pastizal intensamente pastoreadas en la provincia de Salamanca (España). *An. Edafol. Agrobiol.*, 44, 249-264.
- PUERTO A., GARCIA-RODRIGUEZ J.A., GOMEZ-GUTIERREZ J.M., SALDAÑA A. (1986).- Los majadales salmantinos. Un enfoque ecológico acerca del potencial de su primer nivel trófico. *Salamanca. Rev. Prov. Est.*, 19, 469-512.

- QUARTERMAN E. (1957).- Early plant succession on abandoned cropland in The Central Basin of Tennessee. *Ecology*, 38, 300-309.
- RICO M. (1981).- *Variabilidad, estructura y composición de pastizales salmantinos*. Tesis Doctoral. Univ. Salamanca.
- RUIZ M., NICOLAS J.P., DIAZ-PINEDA F., GONZALEZ-BERNALDEZ F. (1979).- Estructura y variabilidad de pastizales semiáridos en áreas graníticas. *Rev. Pastos*, 9, 41-57.
- SHANNON C.E., WEAVER W. (1963).- *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois press. Urbana.
- THOMSON J.W. (1943).- Plant succession on abandoned fields in the Central Wisconsin and plain area. *Bull. Torrey Bot. Club*, 70, 34-41.
- TRABAUD L. (1980).- *Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc*. Thèse. Montpellier.
- TRAMER E.J. (1975).- The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology*, 56, 905-914.
- VILLALOBOS P. (1983).- *Problemas derivados del muestreo en comunidades vegetales terrestres y de agua dulce. La conveniencia del uso de un parámetro determinado*. Tesis de Licenciatura. Univ. Salamanca.
- WEAVER J.E. (1954).- A seventeen-year study of plant succession in prairie. *Am. J. Bot.*, 41, 31-38.
- WHITTAKER R.H. (1965).- Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260.
- WHITTAKER R.H. (1969).- Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven Symp. Biol.*, 22, 178-195.
- WHITTAKER R.H. (1972).- Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.
- WHITTAKER R.H., LEVIN S.I., ROOT R. (1973).- Niche, habitat and ecotope. *Am. Nat.*, 107, 321-338.
- WILLIAMS W.T., LANCE G.N., WEBB L.J., TRACEY J.G., DALE M.B. (1969).- Studies in the numerical analysis of complex rain forests communities. III. The analysis of successional data. *J. Ecol.*, 57, 515-535.



## Comportement des blés dans les climats méditerranéens.

C. BALDY \*

*RESUME* - Cet article présente les effets des climats méditerranéens sur la croissance, le développement et le rendement agronomique des Blés.

Après avoir étudié les particularités des différentes régions climatiques du Bassin méditerranéen, et des autres régions du monde qui ont des climats semblables, on analyse les effets des différents types de précipitations, des températures et des autres paramètres du climat (dont l'évaporation) sur le développement des Blés, et en particulier de déficits hydriques prononcés survenant pendant les phases critiques du développement. On propose en conclusion quelques voies d'amélioration des rendements du Blé.

*SUMMARY* - Behaviour of the wheats in mediterranean climates.

This paper presents the climatic effects of mediterranean climates on growth, development and agronomic yields of Wheats.

After a review of the different areas enjoying a mediterranean climate, presenting those by climatograms and a map, we study the effects of the different kinds of rains, of the temperatures, and other climatic factors (including evapotranspiration) on the development of the Wheats. We analyze particularly the effects of strong soil water deficits on yields. We conclude studying some possibilities to improve the yields in the mediterranean conditions of climate.

*MOTS-CLES* - Blé, phénologie, déficit hydrique, gelée, températures élevées, bioclimats, Méditerranée

### I - INTRODUCTION

Si la culture du Blé paraît avoir débuté dans le croissant fertile (1), il y a plusieurs millénaires, les zones de forte production se situent actuellement en dehors de l'aire méditerranéenne ; à l'intérieur de celle-ci, on constate de très grandes différences de comportement et de productivité du Blé. Une littérature abondante traite du sujet : citons parmi d'autres AZZI (1954), AURIAU (1963, 1978), BALDY (1974), GRIGNAC (1965), OMM (1974)...

L'analyse des facteurs pédo-climatiques influençant le développement du Blé en climats méditerranéens permet d'expliquer la plupart de ces différences de comportement, et leurs mécanismes (SARNO, 1978 ; UNESCO-FAO, 1963, 1970). On passera rapidement en revue les effets des principaux facteurs du climat sur les Blés, pour étudier en conclusion quelles solutions permettent de pallier la situation actuelle.

---

(1) On appelle ainsi la zone du proche orient allant de la Syrie au Nord de l'Iraq.

-----  
\* Station de Bioclimatologie, Domaine Saint-Paul, B.P. 91, F-84140 - MONTFAVET.

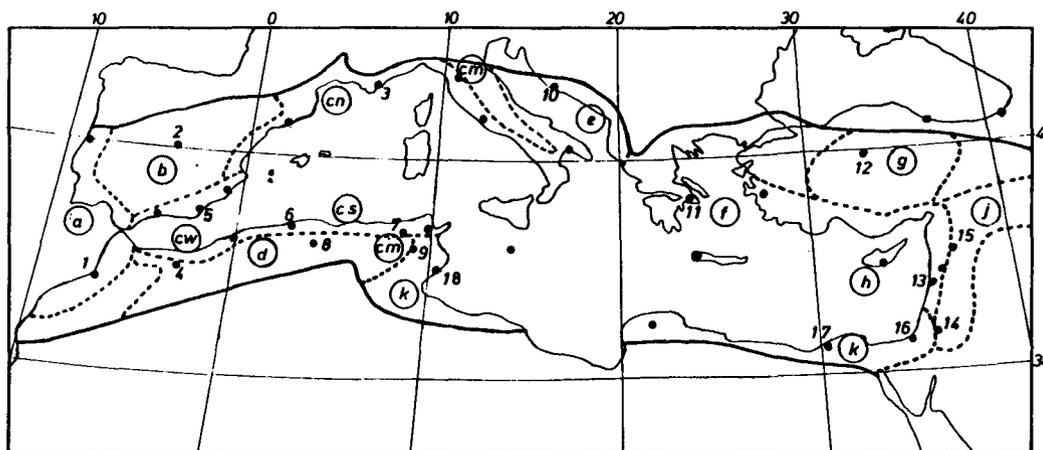
## II. - LES LIMITES DU DOMAINE MEDITERRANEEN

Les climats de type méditerranéen se rencontrent sur la façade occidentale des continents, entre 30° et 45° de latitudes nord et sud, aux limites entre les systèmes météorologiques dépressionnaires développés aux latitudes moyennes et les zones de hautes pressions subtropicales. Un courant froid existe toujours à ce niveau dans l'Océan voisin (courants des Canaries, de Benguela, ou de Humboldt, par exemple). L'effet de la Mer Méditerranée s'ajoute à cette situation générale, et explique le développement exceptionnel du climat homonyme à son entour.

### 1 - Dans le domaine méditerranéen sensu-stricto

L'anticyclone des Açores forme en été un véritable bouclier qui protège la région contre les perturbations d'ouest. Seules des perturbations de relief, ou des orages thermiques locaux peuvent se produire alors. On verra le rôle important qu'ils jouent dans le développement du Blé. Si la situation est assez aisée à décrire dans le bassin méditerranéen occidental, il n'en va pas de même en Méditerranée orientale, car d'autres influences, comme celle de l'anticyclone de Sibérie, se font sentir.

La carte 1 et les figures 1 schématisent les principales zones climatiques à partir de diagrammes ombro-thermiques types, qu'on passera rapidement en revue :



Carte 1 - Limites des climats du Blé autour de la Mer Méditerranée

a : Les franges atlantiques, du sud du Portugal au Maroc, sont quasi-méditerranéennes : l'influence atlantique se fait sentir à plus de deux cents km à l'est des côtes et adoucit le climat ; la pluie peut tomber presque tous les mois de l'année, avec un minimum estival marqué (Rabat).

b : Les Hautes plaines et montagnes d'Espagne et du Maroc ont un climat rude et contrasté, mais encore marqué par la proximité de l'Atlantique. Des effets de foehn sur les versants orientaux s'ajoutent aux vents de sud-est (sirocco) pour créer des conditions difficiles pour le Blé (Ocaña).

c : Les littoraux de la Méditerranée occidentale ont d'assez grandes affinités entre eux :

cn : dans leur partie nord, de Valence à Pise environ, l'influence du climat de l'Europe occidentale se fait sentir (Draguignan).

cw : dans le sud-ouest, Costa del Sol, Maroc Oriental et Oranie subissent fortement l'effet desséchant des reliefs andalou et marocain (Mostaganem). Almeria est même sub-désertique.

cs : dans l'est et le sud-est, les littoraux italiens (tyrrénien, et adriatique à partir de Bologne), nord-tunisien, constantinois et algérois, Corse, Sardaigne et Sicile, jouissent d'un régime pluviométrique à minimum estival un peu atténué, mais de ciels souvent couverts en hiver, qui limitent notablement l'ensoleillement (Alger).

cm : On peut y rattacher les massifs montagneux d'Italie du sud, et les montagnes côtières d'Algérie (Kabylie...) et de Tunisie, qui en constituent une variante plus froide et plus arrosée (Aïn Draham).

d : Les Hautes plaines algériennes et tunisiennes sont sous la triple influence de l'Atlas tellien (qui limite les précipitations hivernales), du Sahara et de l'Atlas saharien, (qui font que les masses d'air saharien sec subissent souvent, en outre, un effet de foehn), et de l'altitude (Setif, Maktar).

e : Le climat dinarique n'a qu'un minimum pluvial relatif en été ; il est étroitement limité au littoral (Dubrovnik).

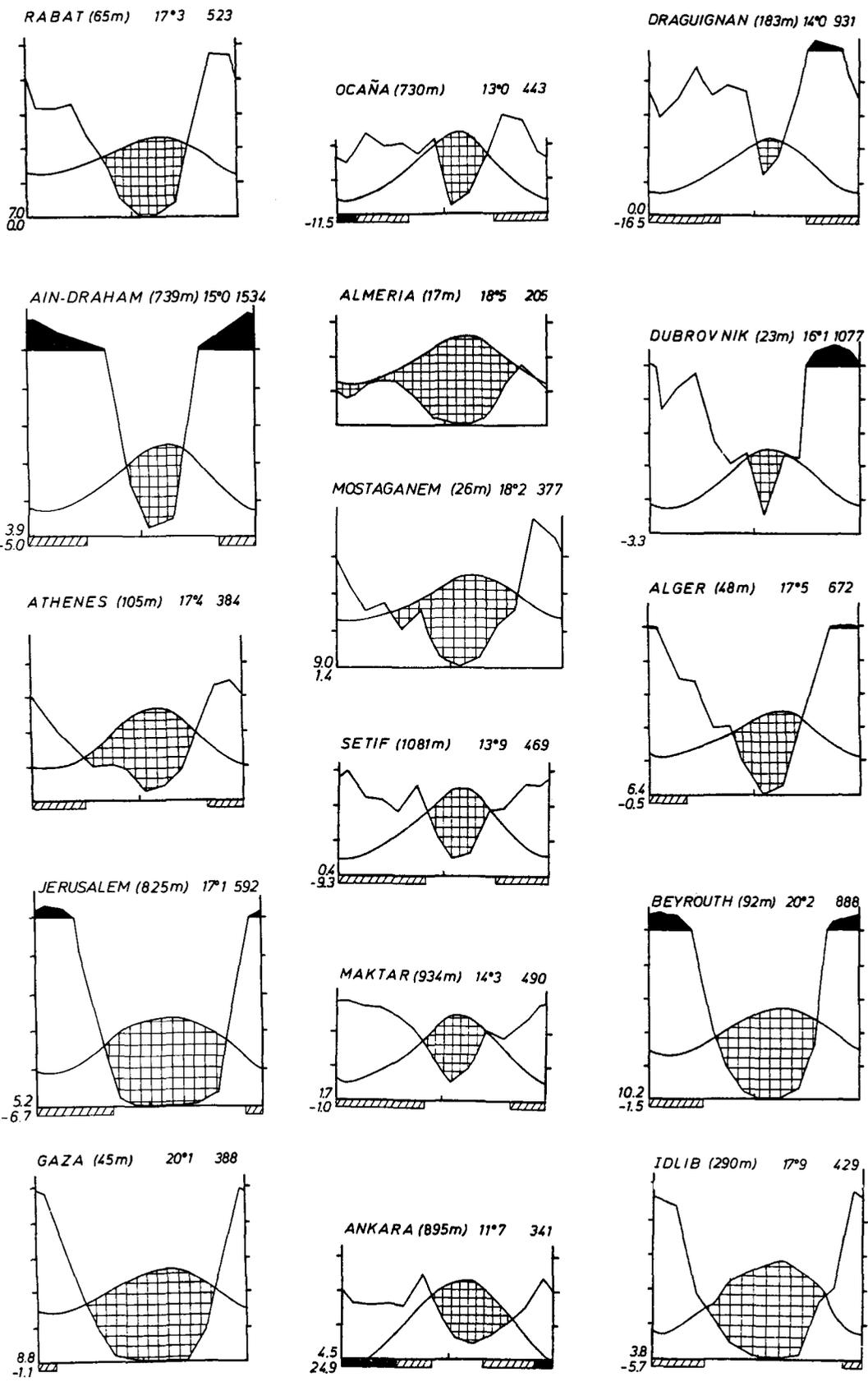
f : Les climats des Mers Ionienne et Egée sont fortement influencés par le morcellement des terres émergées et, en Macédoine et en Thrace surtout, par l'anticyclone russe (Athènes).

g : Le climat anatolien présente des affinités méditerranéennes, mais les régimes des pluies et des températures sont fortement influencés par le climat des plaines russes, et par l'altitude (Ankara).

h : Les littoraux et la Méditerranée orientale d'Izmir à Gaza, y compris la Crète et Chypre, ont un climat très doux (Beyrouth) modifié par l'altitude sur les versants regardant la mer : des chaînes de montagnes le limitent vers l'intérieur (Jérusalem). On note l'absence totale de pluies d'été.

j : A l'est de la Méditerranée, le "Croissant fertile" varie du climat méditerranéen continental à été sec, au climat prédésertique. Il est très contrasté, et marqué à la fois par des effets de foehn et par la remontée de masses d'air désertique (Khamsin) ; les pluies se réduisent très rapidement, des piedmonts orientaux du Taurus ou de l'anti-Liban vers le sud-est ; il est caractéristique de la zone de culture du Blé la plus anciennement attestée (LIGNON et AURIAU, 1957) (Idlib).

k : Les climats de la Méditerranée du sud-est sont pré-désertiques, à l'exception d'îlots comme le Djebel elAkhdar ; les pluies du semestre estival décroissent d'ouest en est (Gaza, Alexandrie et Sfax).



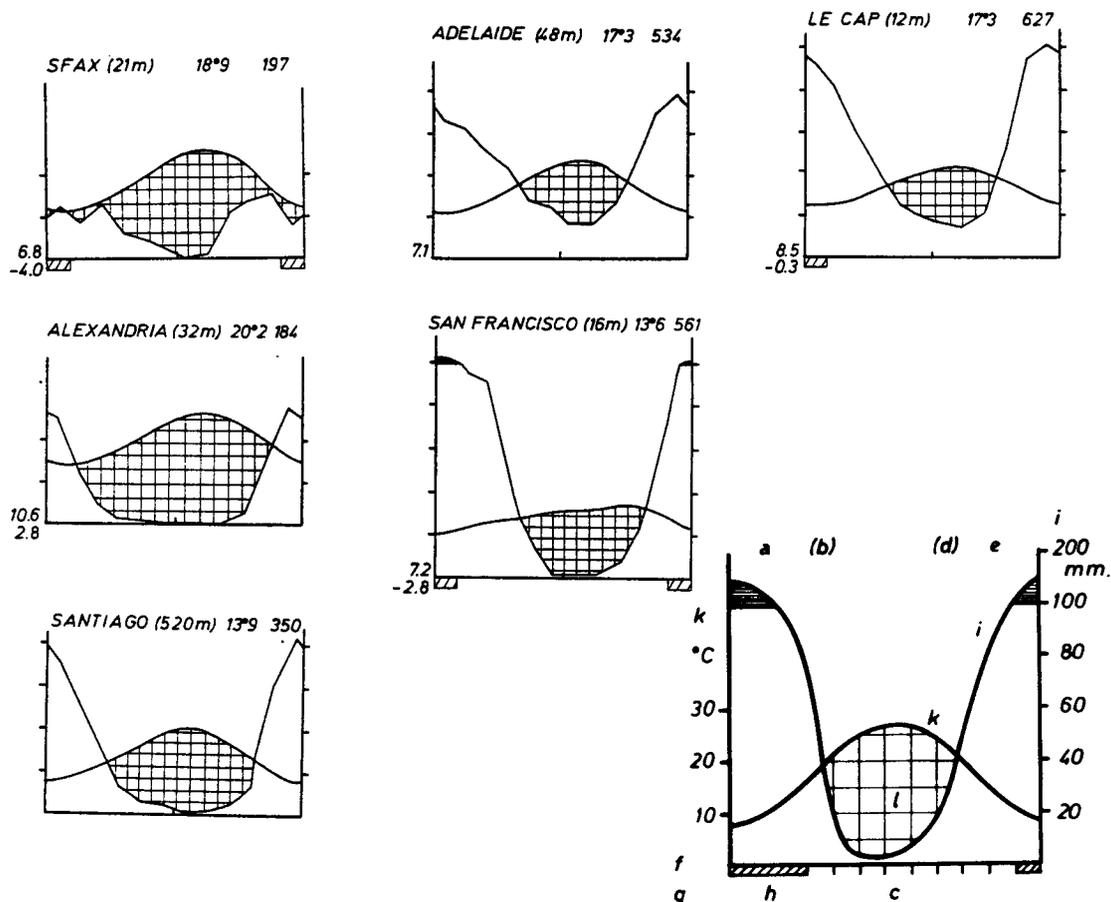


Figure 1 - Diagrammes ombrothermiques des climats méditerranéens. Le diagramme présente la station (a), son altitude (b), les mois (c), la température (d) et la pluie (e) moy. annuelles ; les température minimale (f) et minimale absolue (g), le nombre de mois gélifs (h), les courbes de pluies et températures (i,k), et les mois secs (l).

## 2 - Des climats de type méditerranéen existent sur les bordures occidentales des autres continents.

a : La province du Cap a une frange méditerranéenne, liée à l'existence du courant de Benguela. Elle va de Port-Elizabeth, à l'est, à 30°S à l'ouest, où on passe à un climat de type Mauritanien (Le Cap).

b : Les climats méditerranéens chiliens forment une bande étroite, enserrée entre le Pacifique et les Andes ; les reliefs côtiers sont souvent couverts de brouillard (Neblina) dûs au Courant de Humboldt. En 10 degrés de latitude du sud au nord, la Plaine centrale passe du climat continuellement humide de Valdivia, à celui, désertique, de La Serena. Leur douceur générale est interrompue inopinément par des remontées d'air antarctique ou par des masses d'air sec (foehn) descendant des Andes. D'ouest en est, des bandes étroites, liées à l'altitude, résument tous les climats méditerranéens (Santiago).

c : Les climats californiens présentent un gradient analogue, de la Basse Californie à l'Orégon : des chaînes côtières limitent l'influence maritime, et provoquent des formations nuageuses ; à l'Est des Rocheuses, le climat devient un peu comparable à celui du Croissant fertile (San Francisco).

d : Le sud de l'Australie a deux zones à affinités méditerranéennes, en Australie occidentale, et au Queensland (Adelaïde).

L'analyse du comportement des Blés à partir des sous-ensembles ainsi définis permet d'expliquer la plupart des déboires subis lors d'introductions de variétés ou cultivars d'une zone à l'autre. On s'intéressera surtout ici à la Méditerranée sensu-stricto.

### III - LES ELEMENTS DU CLIMAT ET LEURS EFFETS

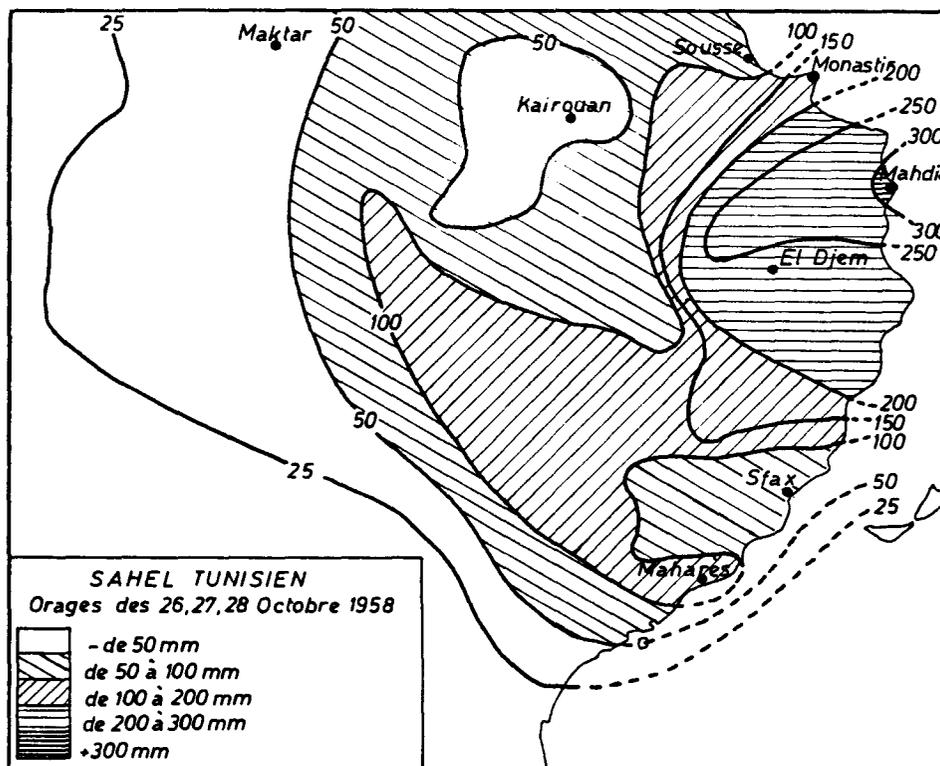
#### 1 - Les précipitations

a : En Méditerranée occidentale, des précipitations peuvent se produire toute l'année ; mais, selon les années et les sous-régions, les pluies d'automne, d'hiver ou de printemps, seront dominantes : elles peuvent débuter dès septembre, ce qui facilite la préparation des terres. Quand les pluies de printemps seront insuffisantes, elles pénaliseront d'autant plus le Blé que le climat sera plus aride et venté. Une partie importante des pluies d'automne et de printemps tombent sous forme d'orages, souvent violents. Leur efficacité pour les céréales dépend essentiellement des techniques culturales appliquées (terrasses, banquettes).

b : La Méditerranée orientale se caractérise par un été absolument sec, des pluies de printemps statistiquement plus importantes qu'à l'ouest, et un maximum hivernal très marqué. Les pluies d'automne sont souvent faibles, voire absentes. Dans l'ensemble, cette situation est favorable aux céréales, et explique qu'à pluviosité équivalente. Les rendements de cv. adaptés soient meilleurs et plus réguliers qu'en Méditerranée occidentale, au moins au dessus d'une limite qui se situe entre 250 et 350 mm de pluies médianes annuelles, selon la sévérité des températures hivernales, et selon l'évapotranspiration potentielle existant pendant les périodes critiques ; on reverra ceci plus loin.

Les pluies méditerranéennes sont irrégulières, en quantité comme en qualité ; certaines zones sont régulièrement plus arrosées que d'autres, pourtant voisines ; ces caractères, bien connus des populations, ressortent mal des statistiques générales. Elles ont des origines diverses, qu'il est important de bien distinguer.

En hiver, on a surtout des pluies de type océanique dues à des perturbations d'ouest de grandes dimensions ; elles sont généralement de faible intensité instantanée, mais de longue durée. L'importance relative de ce type de pluies décroît plus vite que la pluie totale dans les zones climatiques plus arides. Il s'agit de nuages stratiformes, d'épaisseur assez faible. On note une réduction des précipitations en haute altitude ; cependant, la pluviosité augmente aux altitudes moyennes, sur des massifs au vent, comme l'Atlas marocain, ou le Mont Liban.



Carte 2 - Développement d'un orage d'automne sur le Sahel de Tunisie

Au printemps et à l'automne, mais aussi en hiver en régions à climat aride, la plupart des pluies tombent sous forme d'orages provenant de nuages cumuliformes, à grand développement vertical, mais intéressant de faibles surfaces ; on note couramment plus de 60 mm/h en 5 minutes ; ces pluies, de courte durée en général, sont liées aux déplacements des fronts. Carte 2 : Développement d'un orage sur le Sahel de Tunisie).

Certaines situations topoclimatiques favorisent le développement fréquent d'orages de relief, en fin de journée, souvent accompagnés de grêle : tel est le cas de la cuvette de Kasserine, au pied de Djebel Chambi, en Tunisie Centrale. Ils jouent un rôle important dans le développement des Blés ; mais les rendements varieront considérablement sur peu de distance, en raison de cette variabilité spatiale.

Les orages provoquent souvent des érosions considérables à l'automne, sur les sols nus labourés, et leur efficacité pour la culture dépend dans une large mesure des pratiques de conservation des eaux et des sols (C.E.S.) appliquées, car la capacité instantanée d'infiltration des sols est presque toujours insuffisante. La situation est généralement moins préoccupante au printemps, mais des ruissellements importants peuvent provoquer des inondations, si plusieurs orages sont concentrés sur un même bassin versant. Les vents violents qui les accompagnent peuvent provoquer le bris ou la verse des tiges de Blé après la floraison.

Une analyse fréquentielle des pluies classées par types serait très importante à connaître. Elle est rarement faite, car les statistiques climatiques rendent mal compte de ce paramètre pourtant essentiel. Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les pluies d'automne et de printemps. On observe par contre une grande similitude entre les répartitions fréquentielles d'un mois (ou d'un trimestre) donné pour des stations situées dans une même zone climatique. Il est aussi difficile de reconstituer des pluies unitaires qu'aisé d'estimer la fréquence des situations pluviométriques en un point précis.

Les précipitations automnales et printanières ont souvent une répartition bimodale : le mois considéré sera sec et pluvieux, et la moyenne n'aura aucun sens... La figure 2 illustre cet effet pour Maktar (Tunisie centrale). Les écarts entre déciles extrêmes sont souvent considérables : ils peuvent dépasser 1 à 10 en zone semi-aride, mais vont rarement à plus de 1 à 4 en zone humide pour un mois donné (sauf en été). En conséquence, la culture du Blé sera d'autant plus aléatoire que le climat sera moins pluvieux.

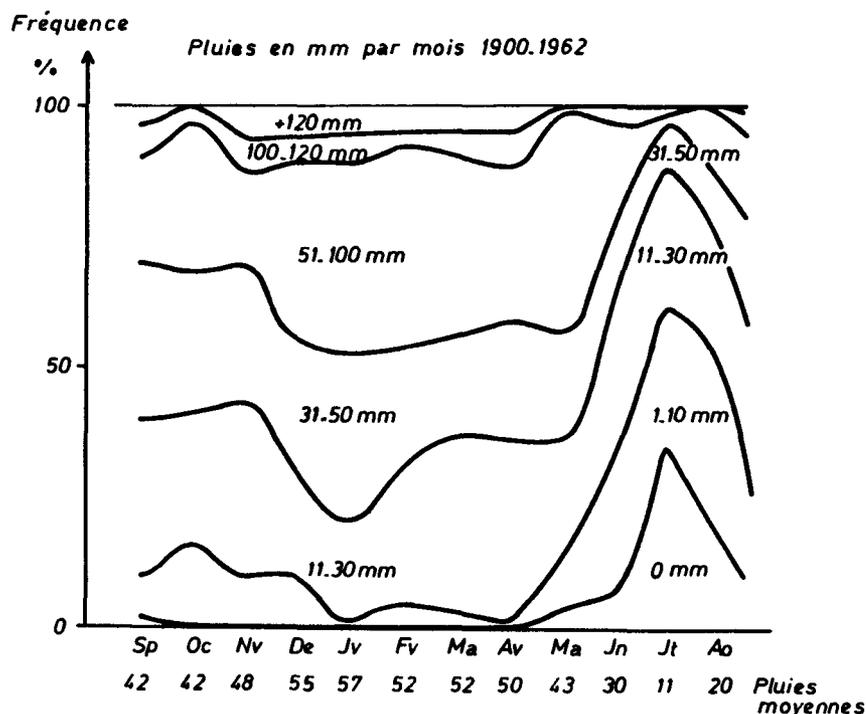


Figure 2 - Fréquence des pluies mensuelles à Maktar (Tunisie), et pluies moyennes de chaque mois

Quatre zones de cultures des blés peuvent être distinguées en se basant sur la pluviosité :

a : Les régions très pluvieuses reçoivent plus de 800 mm/an en moyenne ; l'excès des pluies d'hiver provoque l'engorgement des sols, s'ils sont mal drainés : le rendement du Blé sera d'autant plus affaibli que les pluies seront plus faibles au printemps (comparer Draguignan, Dubrovnik et Beyrouth).

b : Les régions pluvieuses se situent entre 500 et 750 mm environ : si les pluies de printemps sont satisfaisantes, la situation est favorable, car les besoins en eau sont bien assurés pour des cultivars adaptés ; si les pluies d'automne sont trop faibles, les semis sont effectués trop tard, et les blés expriment difficilement leur potentiel de rendement : le type de sol joue alors un rôle important (comparer Alger, Rabat, San Francisco ou Adelaïde).

c : Les régions à pluviosité limitée se situent entre 350 et 500 mm de moyenne : les médianes y sont souvent inférieures de 20 % et plus aux moyennes, et les particularités locales prennent une grande importance, en particulier l'altitude et la continentalité: les pluies sont inférieures aux besoins en eau ; le choix de techniques et de successions culturales, mais aussi de cultivars adaptés, deviennent essentiels : comparer Sétif, Ocaña et Gaza.

d : Les zones à faible pluviosité (moins de 300 mm) ne peuvent produire des céréales qu'à l'aide de techniques permettant l'accumulation des pluies sur une partie des surfaces (EL AMAMI, 1984). Les effets de certains éléments "secondaires" du climat peuvent devenir prédominants : brumes ou rosées, hivers très doux permettant l'emploi de variétés à cycles très courts...

Les zonations générales sont souvent mises en défaut par des effets locaux, parfois difficiles à connaître, car les données météorologiques les plus accessibles proviennent de stations d'aérodromes (donc de plaines) ou de villes (aux microclimats très modifiés par l'homme). Quand l'analyse est possible, on montre qu'à quelques km de distance, des écarts de près de 20 % peuvent exister, entre un piémont orienté vers les vents pluvieux, et un aérodrome en fond de vallée : pour une pluie médiane passant de 300 à 400 mm, on ira d'une céréaliculture marginale, à une zone de production intéressante ! Ces effets locaux peuvent se produire avec de faibles dénivellations : cent mètres peuvent parfois suffire.

Mais il faut manipuler avec précaution les séries pluviométriques : quand elles ne portent pas sur les mêmes années, il est aisé d'en tirer des conclusions erronées...

## 2 - Les effets des températures sur les blés

Les températures varient considérablement autour du bassin méditerranéen, en fonction de la latitude, de l'éloignement à la mer (l'effet de continentalité est très marqué), et de l'altitude.

a - Les diagrammes ombrothermiques des figures 1 illustrent ces variations : on peut comparer, par exemple, Rabat et Maktar. Les masses d'air d'origine atlantique tempèrent fortement le climat de la Méditerranée occidentale en hiver ; elles sont souvent supplantées par de l'air sibérien en Méditerranée orientale, hormis une étroite bande littorale protégée. Dès le mois de mars, des masses d'air saharien (Sirocco, ou Khamsin), chaud et sec, viennent perturber la situation : on verra leurs effets sur l'évapotranspiration.

b - Comme pour les pluies, les températures ne sont souvent connues que par leurs moyennes, et non par leurs fréquences de retour jour par jour. On prendra ici l'exemple (figure 3) de Montpellier en janvier : on observe deux pics de fréquences, qui traduisent l'existence de deux types de temps.

c - L'effet de l'altitude est modifié par celui de la situation locale : sur la figure 4, on a séparé les effets dus à la latitude de ceux dus à la continentalité en Tunisie centrale.

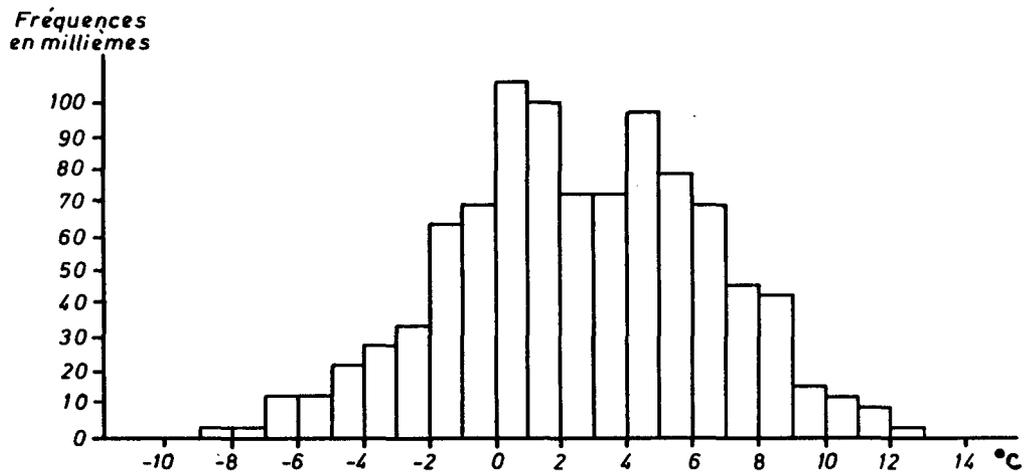


Figure 3 - Fréquences des températures minimales de janvier à Montpellier

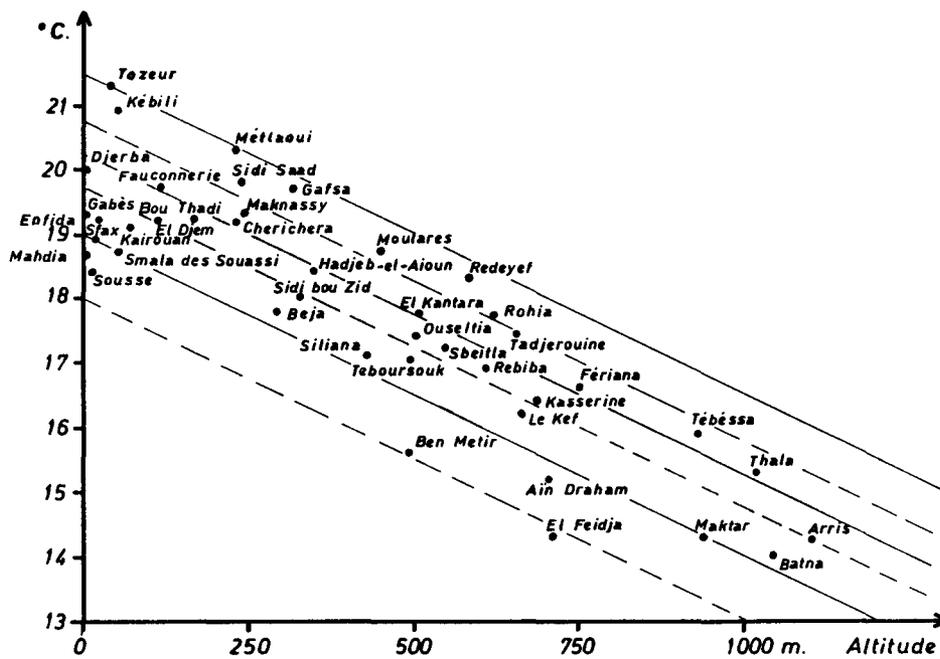


Figure 4 - Gradient de températures en fonction de l'altitude, de la latitude, et de situations locales, pour les moyennes annuelles en Tunisie centrale et quelques stations en Tunisie orientale

d - Les gelées hivernales affectent rarement les blés en régions à climats méditerranéens, sauf au-dessus de mille mètres, les années où le froid survient sans enneigement des sols : la plupart de ces blés ont une assez faible résistance au froid. Les parties endommagées sont généralement remplacées par des talles plus tardives : l'inconvénient majeur sera un certain retard du développement de certains cultivars. Le résultat final dépendra de l'abondance des pluies de printemps.

Par ciel clair et air sec, dans les zones continentales, les écarts de température nocturne entre la surface des feuilles et l'air peuvent dépasser 6 à 7°, et causer des dégâts, alors que les températures sous abri ne paraissent pas extrêmes. Elles peuvent agir dès la formation des épillets : des étages absents sur le rachis en témoignent.

e - Des gelées de printemps peuvent détruire tout ou partie des épis à la floraison, au moins pour des cultivars trop précoces, en altitude. On note alors de très fortes amplitudes thermiques nyctémérales. Les dégâts sont très fortement corrélés à des déficits hydriques, on le reverra.

f - Les fortes températures agissent aussi sur le développement des blés :

. En cas de semis précoce, la levée peut être trop rapide, et un déséquilibre se crée entre parties aériennes (croissance trop rapide du coléoptyle) et souterraines (développement insuffisant des racines séminales, qui ne parviennent pas à assurer l'alimentation en eau des plantules), comme l'avait déjà montré GESLIN (1944). Mais les températures à 10 cm dans le sol sont rarement relevées, plus rarement encore exploitées, et on connaît mal, en fait, la réaction de chaque cultivar.

. Pendant la montaison, de fortes chaleurs sont peu à craindre. Certaines années, cependant, les températures peuvent être beaucoup plus élevées, et le rythme de développement des blés de type printemps en sera fortement affecté.

. Après la floraison, les fortes températures ont un effet défavorable sur le développement du grain : de nombreux travaux ont montré que des températures supérieures à 30° à la surface des épis, ont des effets négatifs sur le stockage des assimilats et la qualité des grains : c'est le phénomène de l'**échaudage**.

g - **En conclusion**, une résistance suffisante au froid hivernal, pendant le tallage et le début de la montaison, puis une floraison relativement tardive et une maturation rapide, constituent des atouts importants pour obtenir un rendement régulier des blés en climats méditerranéens semi-arides, particulièrement en altitude.

### 3 - L'évapotranspiration des blés en climats méditerranéens

L'évapotranspiration potentielle représente un paramètre climatique universellement utilisé, là où l'ensemble des données nécessaires (durée d'insolation, vitesse moyenne du vent, et déficit de pression de vapeur de l'air) sont disponibles (F.A.O., 1977).

Sa variation est considérable, de mois en mois, mais aussi entre années, pour un mois (et plus encore une journée !) donnés. On présente ici l'exemple d'Avignon (figure 5), pour sept ans, entre avril et juillet, c'est-à-dire pendant la période critique d'alimentation en eau du Blé dans cette région.

Dès qu'on passe en climat plus aride, le déficit moyen croît : l'alimentation en eau du Blé à Sétif est insuffisante dès la floraison, deux ans sur trois en moyenne (BALDY, 1974). Si, cependant, une accumulation des eaux pluviales hivernales peut être réalisée au moyen de systèmes de C.E.S., comme c'était traditionnellement le cas des meskat du Sahel de Sousse en Tunisie (figure 6) (ELAMAMI, 1984), et si la variété est bien adaptée aux conditions climatiques locales, elle pourra fournir une production intéressante, sauf les années d'extrême sécheresse.

On verra plus loin comment moduler les valeurs fournies par le calcul de l'E.T.P. pour approcher les besoins en eau réels des blés.

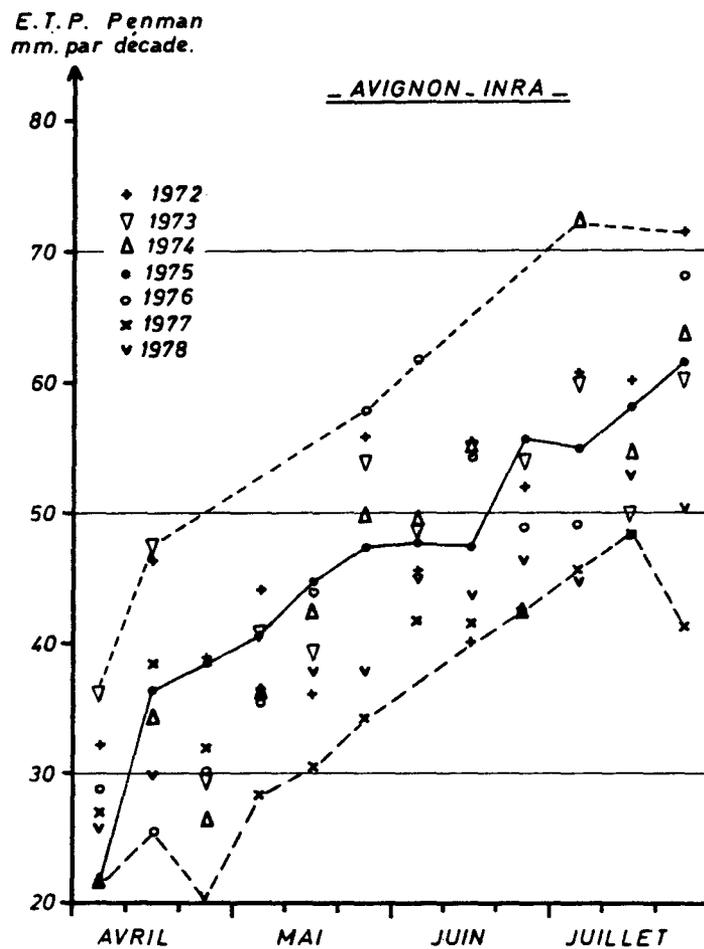


Figure 5 - Variabilité des évapotranspirations potentielles à Avignon

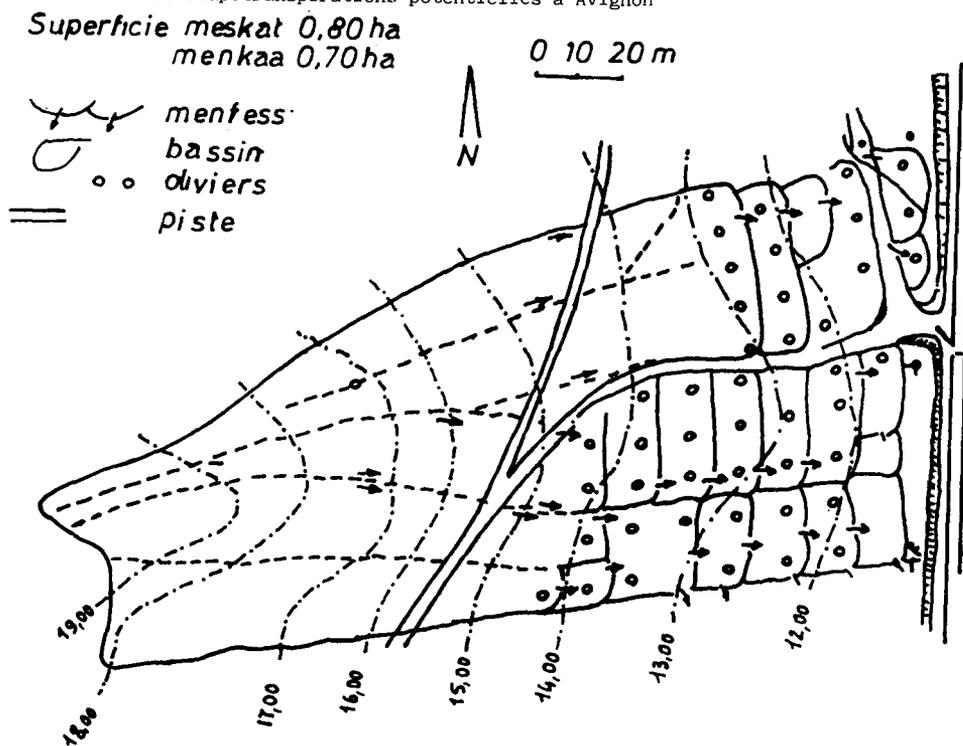


Figure 6 - Les meskat dans la région de Sousse (Tunisie)

4 - Les autres paramètres du climat

La durée d'insolation (ou mieux l'énergie solaire reçue), la vitesse du vent et l'humidité relative de l'air constituent d'autres paramètres à prendre en compte, indépendamment de leur utilisation dans le calcul de l'évapotranspiration potentielle.

a : Le rayonnement solaire est assez rarement mesuré, et plus rarement encore depuis assez longtemps pour qu'on puisse calculer des valeurs normales. On a pu constater cependant des différences importantes entre stations : à titre d'exemple, on donne à la figure 7 les valeurs d'Avignon (43° N), Tunis (36° N) et Ksara, au Liban (34° N). Avignon, à 100 km de la mer, est fortement influencé par le mistral, Tunis voit son énergie solaire réduite par la proximité de la mer, et Ksara, à près de 1000 m d'altitude, subit un fort effet de foehn, dû à sa position à l'est du Mont Liban, et une réduction légère de l'énergie en raison de sa position de vallée.

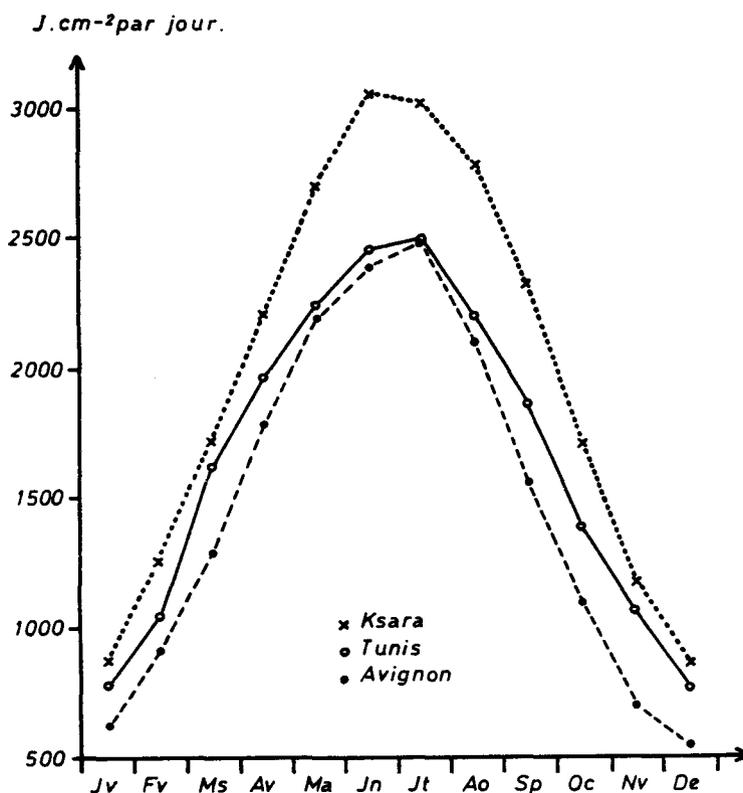


Figure 7 - Rayonnement solaire de trois stations méditerranéennes

La durée d'insolation est beaucoup mieux connue ; on peut passer statistiquement de l'une à l'autre. On a porté sur les figures 8 quelques stations bien différenciées : Izmir, Amman, Jérusalem et Athènes fournissent une comparaison dans la Méditerranée orientale ; en confrontant ces figures aux diagrammes ombrothermiques, on observera la relation étroite existant entre la pluie et la durée d'insolation en hiver. En été, Athènes atteint des valeurs voisines de la durée théorique du jour. La comparaison de Nîmes et d'Alexandrie met en évidence l'effet de la latitude (mais aussi de la pluviosité). Dans certains cas, des blés peuvent avoir des phases de leur développement limitées par des ennuagements durables qui réduisent considérablement l'énergie solaire incidente.

On rappellera simplement que, si les blés de type hiver et alternatifs sont photopériodiquement sensibles, les blés printemps strict ne le sont pas : leur cycle est déterminé par la somme de température accumulée depuis le semis. Les blés cultivés traditionnellement étaient

toujours alternatifs, et leur floraison assez tardive leur permettait d'échapper aux gelées les plus fréquentes ; des introductions de cultivars de type printemps strict ont montré les dangers de floraisons précoces, induites par des températures hivernales aléatoirement élevées.

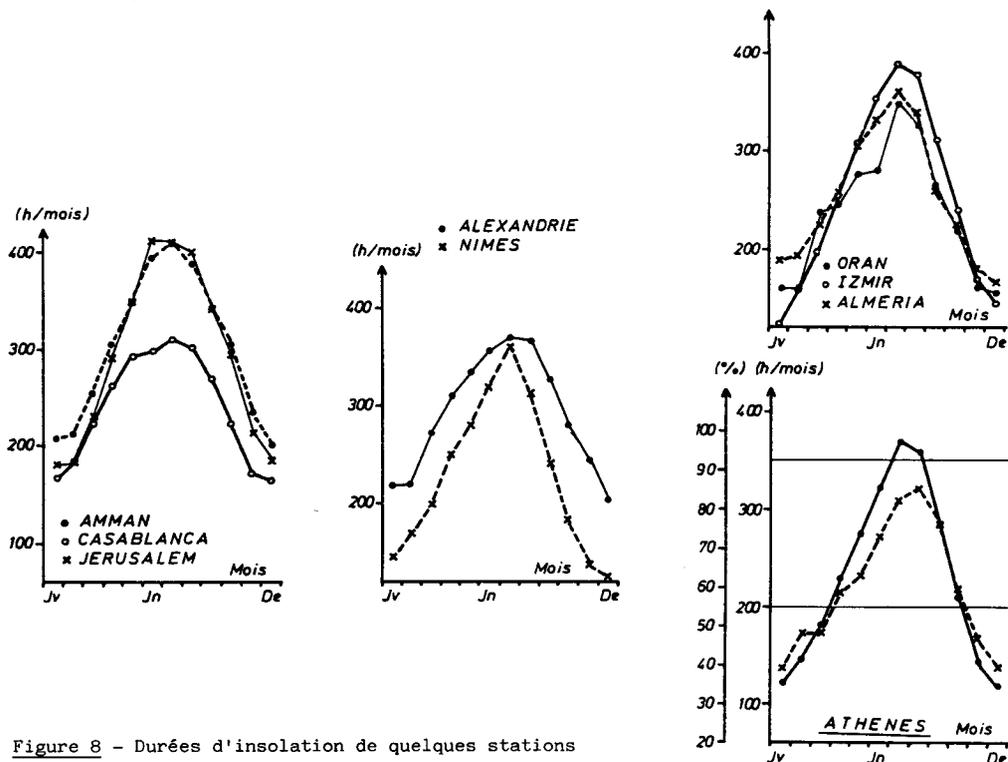


Figure 8 - Durées d'insolation de quelques stations

b : L'importance des effets des vents varie énormément selon les zones ; là où ils sont froids et violents (Mistral, Bora,...) ou chauds et très secs (Sirocco, Khamsin, ...), il agiront fortement sur le développement des blés, en augmentant l'évapotranspiration des cultures ; ils n'auront généralement pas d'effet de verse, mais pourront favoriser la transmission de maladies cryptogamiques, voire des vols d'insectes (sauterelles, ...). Les siroccos pourront aggraver le déficit hydrique pendant la maturation, et provoquer un échaudage des grains. Des effets de foehn auront le même inconvénient.

Par contre, les vents d'ouest, ou les brises locales, auront peu d'effets nocifs en général ; ils provoqueront parfois une aggravation de situations microclimatiques favorables aux maladies cryptogamiques.

En ce qui concerne les céréales, l'implantation de brise-vent ne se justifiera que dans des cas assez rares : des vents très violents, froids et secs comme le Mistral ou la Bora peuvent parfois les endommager ; mais une protection ne se justifiera que si l'irrigation peut être envisagée : la perte de rendement due à la place occupée par les brise-vent dans des céréales n'est pas toujours compensée par l'augmentation du rendement due à la protection, si un déficit hydrique important apparaît dès la floraison.

c : L'humidité relative de l'air est extrêmement variable dans le Bassin méditerranéen : elle peut être très élevée de l'automne à la fin du printemps en situations littorales, ou sur les versants montagneux tournés vers la mer ; dans ces conditions, les blés souffriront souvent d'attaques fongiques (rouilles, oïdium, ...). Des masses d'air sec (Mistral, Sirocco) peuvent cependant y survenir, plus ou moins fréquemment, et assécher l'air jusqu'au littoral.

Dans les zones intérieures, l'air sec est le plus fréquent ; il s'accompagne normalement de grandes amplitudes thermiques. Ses effets sur le développement des blés sera considérable, dès que l'alimentation en eau par le sol s'avèrera déficiente. L'état sanitaire y sera généralement bon, sauf si des insectes (sauterelles, punaises, cécydomies, ...) se développent, ou migrent sur les blés.

#### IV - LES CONSEQUENCES POUR LE DEVELOPPEMENT DU BLE

En régions à climats méditerranéens, les blés sont cultivés le plus souvent de la fin de l'automne à la fin du printemps : selon la date du début des pluies, les semis sont effectués de la mi-octobre à la mi-décembre, les récoltes s'échelonnent de la fin avril (en Egypte et en Iraq), à la mi-juillet, (en France ou dans le nord de l'Italie), selon la latitude et l'aridité de la région.

Les semis sont effectués le plus tôt possible, dès le début des pluies d'automne, quand une quantité suffisante de pluie utile est tombée : celle-ci varie, selon le sol et le niveau de risque accepté par les agriculteurs, de 20 à 50 mm (c'est-à-dire une pluie totale de 30 à 70 mm, ou même plus, s'il s'agit d'orages...).

Si aucune pluie d'automne n'est survenue, il faut semer en sec avant la fin décembre, pour profiter de toutes les pluies qui pourront encore survenir. Mais ceci est difficile à réaliser par des agriculteurs dépourvus de moyens de traction assez puissants. La date de levée conditionne en effet le rendement : si elle est trop tardive, du fait d'un temps trop froid, elle entraîne une absence presque totale de tallage ; si elle est trop précoce, par contre, dans des sols trop chauds, elle aboutira à des peuplements irréguliers, on l'a vu à propos des températures.

L'alimentation en eau des blés est normalement assurée durant l'hiver et une partie du printemps, quand le sol permet un stockage correct des pluies. On a déjà souligné l'importance de la mise en place de méthodes de conservation de l'eau dans le sol (terrasses, banquettes...).

L'évapotranspiration réelle des blés varie beaucoup au cours de leur développement : voisine de l'évaporation du sol nu à la levée, elle reste assez limitée pendant la phase de tallage, jusqu'au début de la montaison, où elle dépasse 0,5 ETP, pour atteindre ETP à la floraison (voire dépasser légèrement cette valeur pendant quelques jours) (Figure 9).

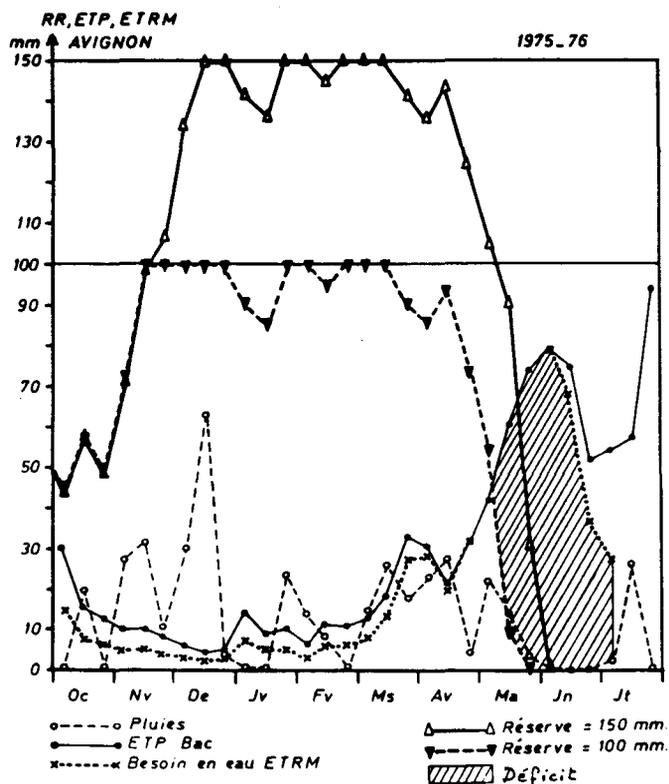


Figure 9 - Evapotranspirations et pluies à Avignon, et alimentation en eau du Blé

Après la floraison, les blés méditerranéens ont souvent besoin d'une alimentation en eau surabondante, qui leur permettra de compenser, grâce à une forte transpiration, les fortes températures maximales atteintes par l'air. Le blé peut ainsi maintenir au niveau de l'épi une température inférieure à celle qui produit l'échaudage des grains (et qui dépend dans une assez large mesure du génotype utilisé) (BALLOT, 1962 ; GURNADE et MALET, 1981).

Malheureusement, l'alimentation des sols par la pluie durant cette période est généralement très insuffisante, et on note une réduction, souvent très forte, du rendement (qualitatif et quantitatif), par rapport au potentiel existant à la floraison.

Des gelées tardives peuvent provoquer, elles aussi, des dégâts importants, dans les zones d'altitude à climat continental, on l'a déjà signalé.

Tout ce qui précède souligne l'importance d'irrigations de complément des blés, chaque fois que la chose est possible (BALDY, 1984, 1985, 1986). De nombreux auteurs ont démontré qu'avec de faibles volumes d'eau, apportés au semis, et surtout au voisinage de la floraison, les rendements des blés méditerranéens sont parfaitement comparables à ceux des régions favorables d'Europe de l'Ouest.

## V - CONCLUSION

Les conditions climatiques méditerranéennes limitent sérieusement le potentiel de production du blé. Ceci peut paraître étonnant pour qui sait que cette culture paraît avoir le Croissant fertile pour origine. Outre une évolution quasi certaine des conditions climatiques au cours des six derniers millénaires (liée à celle du Sahara), il faut bien distinguer la capacité de produire des grains chaque année, et l'aptitude à donner un rendement élevé.

Ce paradoxe n'est qu'apparent : les maïs les plus productifs se rencontrent actuellement en climats tempérés, alors que cette céréale est d'origine tropicale. Chez le Blé, la sélection a conduit à un développement important de la plante (augmentations des surfaces des feuilles, et du potentiel de stockage des épis, notamment).

Le Blé, naturellement résistant à la sécheresse, a été affaibli par sa mise en culture intensive, qui a conduit à des génotypes très spécialisés ; en outre, la plupart des travaux de sélection ont été conduits dans des climats non méditerranéens. Les progrès sont considérables depuis quelques années en matières de résistances à la sécheresse aux fortes températures, et aux maladies (BLUM et EBERCON, 1980).

L'origine proche-orientale du Blé explique sa meilleure adaptation au régime pluvial à maximums hivernal et printanier qu'au régime (finalement beaucoup plus irrégulier) de la Méditerranée occidentale. Le développement progressif des différentes talles dans le temps lui permet d'échapper généralement tant aux dégâts de froid hivernal qu'à des coups de chaleur printaniers ; mais ce, au détriment du rendement commercial : on est sûr d'avoir quelques épis, non un rendement en grain abondant.

On a vu les nombreux écueils qui menacent un Blé au cours de son développement : sécheresse automnale, puis gelées, suivies de coups de chaleur accompagnés à nouveau de sécheresse des parties aériennes s'avèrent insuffisants, la récolte peut être annihilée. La recherche de variétés économes en eau, c'est à dire dont l'évapotranspiration maximale (ETM) sera la plus faible possible, est essentielle.

En climats méditerranéens, quelques semaines défavorables, voire quelques jours trop froids, trop chauds ou trop secs, suffisent à annihiler une récolte prometteuse, au début de la montaison, pendant la formation des épis, puis durant le remplissage des grains. Le développement de l'irrigation de complément constitue vraiment la clé de voute de l'amélioration de la production.

### Bibliographie

- AURIAU Ph. (1978). Sélection pour le rendement en fonction du climat chez le Blé.  
*Ann. I.N.A. Elharrach 8(2)* : 5-14.
- AURIAU Ph. (1963). Etude comparée du développement reproductif de quatre variétés de Blé dur.  
*Thèse Dr ès Sc. ; Ann. INRA. Tunisie Vol. 36.* 153 p.
- AZZI G. (1954). Ecologie agricole. *Baillièrè Paris Ed.* 429 p.
- BALDY Ch. (1973). Etude de peuplements de Blé tendre. *Thèse Dr ing. Orsay INRA Ed.* 180 p.
- BALDY Ch. (1974). Etude fréquentielle du climat, son influence sur la production des principales zones céréalières d'Algérie. *Caisse centrale de Coop. écon. Paris Ed.* 152 p.
- BALDY Ch. (1984). Utilisation efficace de l'eau par la végétation en climats méditerranéens.  
*Bull. Soc. Bot. Fr. 131 (2,3,4) (actual. botan.)* 491-499.
- BALDY Ch. (1985). Contribution à l'étude des applications de la bioclimatologie végétale à l'agrométéorologie des zones arides et semi-arides.  
*Thèse Dr ès Sciences. Aix-Marseille III.* 225 p.
- BALDY Ch. (1986). L'agrométéorologie et le développement agricole des régions arides et semi-arides.  
*INRA Ed. Coll. Agrométéorologie* 120 p.
- BALLOT X. (1962). Contribution à l'étude de la maturation du grain chez différents génotypes de Triticum en fonction du climat et des méthodes culturales.  
*Mémoire Ing. A & M. Paris, Ronéo.*
- BLUM A., EBERCON Ms A. (1981). Cell membrane stability as a measurement of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Sci. 21(1)* : 43-47.
- EL AMAMI S. (1984). Les aménagements hydrauliques traditionnels en Tunisie.  
*C.R.G.R. Tunis. Ed.* 69 p.
- F.A.O. (1977). Crop water requirements. *Bull. Irrig. Drain. n° 24. FAO Rome* : 120 p.
- GESLIN H. (1944). Etude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat.  
*Thèse Dr ès Sc., Paris. INRA Ed.* 116 p.
- GRIGNAC P. (1965). Contribution à l'étude de Triticum durum Desf.  
*Thèse Dr ès Sc., Toulouse, INRA Ed.* 152 p.
- GURNADE J.C., MALET Ph. (1981). Macrophysiologie de la maturation du blé d'hiver en conditions naturelles. *Agron. 1(3-4)* : 235-242 ; 255-260.
- O.M.M./W.M.O. (1974). Agrometeorology of the wheat crop. *WMO n° 396.* 400 p.
- SARNO R. (1978). Dry farming techniques for optimizing wheat production in mediterranean areas.  
*Ist. agron. Palermo 9* : 91-114.
- UNESCO (1961). Histoire de l'utilisation des terres des régions arides. n° 17. 427 p.
- UNESCO/FAO (1963). Carte bioclimatique de la région méditerranéenne.  
*Rech. Zone aride n° 21* 49 p + Cartes.
- UNESCO/FAO (1970). Carte de la végétation de la région méditerranéenne.  
*Rech. Zone aride n° 30* 30 p + Cartes.

## Pastizales nanoterofíticos mediterraneos: Thero-Brachypodion y Sedo Ctenopsion. II.

J. IZCO ★  
A. MOLINA★★  
F. FERNANDEZ- GONZALEZ ★★★

**RESUME** - Après quelques précisions sur le nom et l'autorité de Thero-Brachypodion on fournise deux tableaux qui appartient aux nouvelles associations *Brachypapio dichotomae-Callipeltetum cucullaris* (Secteur Manchego) et *Bupleuro baldense-Arenarietum ciliaris* (Secteur Celtibérico-alcarreño). De même façon, on fait quelques commentaires nomenclaturels sur le Sedo-Ctenopsion, et on propose l'association *Ctenopsio gypsophilae-Linarietum amethysteae* et une subassociation de la *Chaenorrhino-Campanuletum fastigiatae*.

**SUMMARY** - After some notes about the Thero-Brachypodion's noun and authority we publish two new associations: *Brachypapio dichotomae-Callipeltetum cucullaris* (Manchego sector) and *Bupleuro baldense-Arenarietum ciliaris* (Celtibérico-alcarreño sector). In the same way, we comment some nomenclatural aspects of Sedo-Ctenopsion and we describe the new association *Ctenopsio gypsophilae-Linarietum amethysteae* and furnish new data about *Chaenorrhino-Campanuletum fastigiatae*.

**MOTS CLES:** Paturages, Phytosociologie, végétation méditerranéenne, *Tuberarietea guttatae*.

### INTRODUCCION

Desde la aportación sintaxonómica anterior sobre este tipo de pastizales (IZCO, 1974) se han hecho algunas nuevas propuestas y consideraciones en el marco ibérico de la alianza *Thero-Brachypodion*, y ninguna en el seno de la *Sedo-Ctenopsion*. Así, cabe destacar los nuevos sintaxones: *Echinario capitatae-Wagenheimietum limae*, para los afloramientos granodioríticos toledanos (VELASCO, 1983); *Erophila spathulatae-Hormungietum petraeae*, del sector Murciano (provincia Murciano-Almeriense) y localidades limítrofes del subsector Manchego-Murciano (sector Manchego) (ALCARAZ, 1984); *Minuartio hybridae-Saxifragetum tridactylites*, de los afloramientos calcáreos del sector Orensano-Sanabriense y de los sectores Picoeuropeo y Ubiñense (provincia Carpetano-Ibérico-Leonesa y Orocantábrica respectivamente) (DIAZ & PENAS, 1984) y *Saxifrago-Hormungietum* subsp. *airetosum caryophylleae* (IZCO & GUITIAN, ined.). Al margen de esto sólo reseñar las propuestas de FERNANDEZ-LOPEZ (1979), para las sierras del Suroeste de Jaén, que conceptualmente se encuentran muy alejadas de lo que en la actualidad se incluye en la alianza *Thero-Brachypodion*.

En todo caso, la mayor parte de estas aportaciones son periféricas a la provincia Castellano-Maestrazgo-Manchega. Ahora, como resultado de las investigaciones realizadas sobre este tipo de pastizales en dicha provincia, proponemos en este trabajo dos nuevas asociaciones en el seno del *Thero-Brachypodion*: *Brachypapio dichotomae-Callipeltetum cucullaris* y *Bupleuro baldensis-Arenarietum ciliaris*, y una para los *Sedo-Ctenopsion*: *Ctenopsio gypsophilae-Linarietum methysteae*, así como una nueva subasociación de *Chaenorrhino-Campanuletum*. Se incluyen también algunos comentarios nomenclaturales a propósito de las dos alianzas comentadas.

★Dpto. Botánica y Botánica Ecológica, Facultad de Farmacia. Santiago de Compostela (La Coruña), España.  
★★Dpto. Botánica, Facultad de Biología. Universidad Complutense. 28040 Madrid. España.  
★★★Dpto. Botánica. Facultad de Farmacia. Universidad Complutense. 28040 Madrid. España.

## I - PASTIZALES CALCIFILIOS

1 - Alianza Thero-Brachypodium Br.-Bl. 1925 em. Izco 1974

En el campo de la nomenclatura sintaxonómica mantenemos el nombre *Thero-Brachypodium*. De acuerdo con el Código de Nomenclatura Fitosociológica (BARKMAN & al., 1976) es correcto y no es justificable su sustitución por *Trachynion distachyae* (cf. RIVAS-MARTINEZ, 1978).

En concordancia con los artículos 3f y 12 de dicho Código el prefijo *thero* no invalida el nombre, por haber sido publicado antes del 1 del 1 del 79.

Si la justificación para el cambio (*nomen mutatum*) tiene como argumento la independencia del género *Trachynia* y el uso del binomen *Trachynia distachya* en vez de *Brachypodium distachyon*, no es aceptable el cambio por incumplimiento de las previsiones formales del artículo 45. La opinión de SMITH (1980) tampoco favorece, de ahora en adelante, el uso generalizado del binomen *Trachynia distachya* en la bibliografía botánica.

El concepto general de la alianza fue modificado por IZCO (1974) al excluir las comunidades y componentes vivaces anteriormente incluidos en la misma, y dar una lista de especies características y asociaciones subordinadas. Más tarde IZCO (1976) (\*) se reafirma en esa línea y el mismo criterio mantiene RIVAS-MARTINEZ (1978) en su revisión sintética de pastizales terofíticos europeos.

A - As. Brachypodio dichotomae-Callipeltetum cucullaris Izco, Molina & Fernández nova (holotypus: invt. 2; tabla I)

Estructura y fisonomía - La nueva asociación se compone, de forma casi absoluta, de nanoterófitos fugaces de escasísima biomasa y muy baja densidad, como se deduce de los índices de recubrimiento reseñados en la tabla, incluso sobre áreas óptimas de un metro cuadrado o menos. Entre ellos abundan los tipos erguidos, monocaules o con ligera ramificación y los gramínoideos, aunque dado su tamaño y densidad no se puede hablar de fisonomía propia.

Corología y Ecología - Se asienta siempre sobre sustratos básicos carbonatados, sin horizontes orgánicos, desarrollándose prácticamente sobre el sustrato mineral. A ello contribuye la frecuente pendiente, las condiciones climáticas y las características de los matorrales entre los que se localiza. En este sentido, parece que rehuye las repisas y oquedades de las rocas calizas donde es tan frecuente la *Saxifrago-Hornungietum*, pero también donde la cobertura muscinal y de *Poa bulbosa*, alcanza valores importantes que pueden llegar a ser excluyentes.

En contraposición con la ya citada *Saxifrago-Hornungietum*, la comunidad aparece en estadios más cálidos, bien en exposiciones más meridionales y levantinas, o bien topográficamente favorecidas. Ello resulta evidente, por ejemplo, en el mosaico que forma con los matorrales de *Cisto clusii-Rosmarinetum officinalis* en la comarca de Ruidera. En localidades no tan térmicas, ya en el borde septentrional de su área conocida (Perales de Tajuña, Morata de Tajuña (Madrid)), se inserta en ambientes especialmente favorecidos y térmicos poblados por *Rhamno-Cocciferetum* subas. *ephedretosum fragilis*, *Arrhenathero-Stipetum tenacissimae* y *Cheilanthes-Asplenietum petrarchae*, cuyo origen y significación local ya ha sido expuesto por uno de nosotros (IZCO, 1970, 1984), mientras que en otras exposiciones, o en las rasas, se instala *Saxifrago-Hornungietum*.

Bioclimáticamente se comporta como un sintaxon netamente mesomediterráneo que se sitúa en las series de los encinares y sabinars manchegos referibles respectivamente a *Bupleuro rigidi-Querceto rotundifoliae* sigmetum y a *Junipereto phoeniceo-thuriferae* sigmentum.

Aparte la procedencia de nuestros inventarios la asociación es también frecuente en la comarca toledana de La Sagra (LAORGA, com. per.), siendo muy probable que se localice también entre Alarcón y Contreras.

A la vista de su área de distribución (mapa 1), se puede considerar como una asociación típicamente manchega, bien representada en los subsectores Manchego-Sagrense y Manchego-Guadianés.

Su existencia en el subsector Manchego-Xucrense o, más al sur, en el Manchego-Murciano,

\* La fecha correcta de la citación de este trabajo es 1976, como se deduce del depósito legal, que figura en la última página del texto que recoge las intervenciones del coloquio, y no son admisibles ni 1974 -fecha de la celebración (4-8 de Junio)- ni 1975, que figura en la portadilla.

Tabla I.- BRACHYAPIO DICHOTOMAE-CALLIPELTETUM CUCULLARIS

subas. callipeltetosum cucullaris  
subas. jasionetosum blepharodontis

(Thero-Brachypodion distachyi; Brachypodietalia distachyi; Tuberarietea guttatae)

Nº de orden	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Altitud, en Dm	85	85	70	70	70	70	75	75	75	75	85	85
Cobertura, en %	15	10	35	20	15	20	15	20	15	20	10	10
Area, en m <sup>2</sup>	1	0,5	0,5	0,25	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	1	0,5
Nº de especies	11	15	18	12	14	13	19	17	20	18	8	14

**Características de as. y alianza**

Callipeltis cucullaris	1.1	1.1	1.1	2.2	1.1	2.2	1.1	2.2	1.1	2.2	2.1	.
Campanula erinus	.	1.1	1.1	+	1.1	+	.	+	.	+	+	2.1
Brachypodium dichotomum	2.1	1.1	.	.	.	.	2.2	1.1	2.2	1.1	1.1	.
Minuartia campestris	.	.	1.1	.	+	+2	.	.	.	.	.	2.1
Hornungia petraea	.	.	.	.	+	+	.	1.1	.	1.1	.	.
Omphalodes linifolia	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Linaria glauca	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+

**Diferenciales de subasociación**

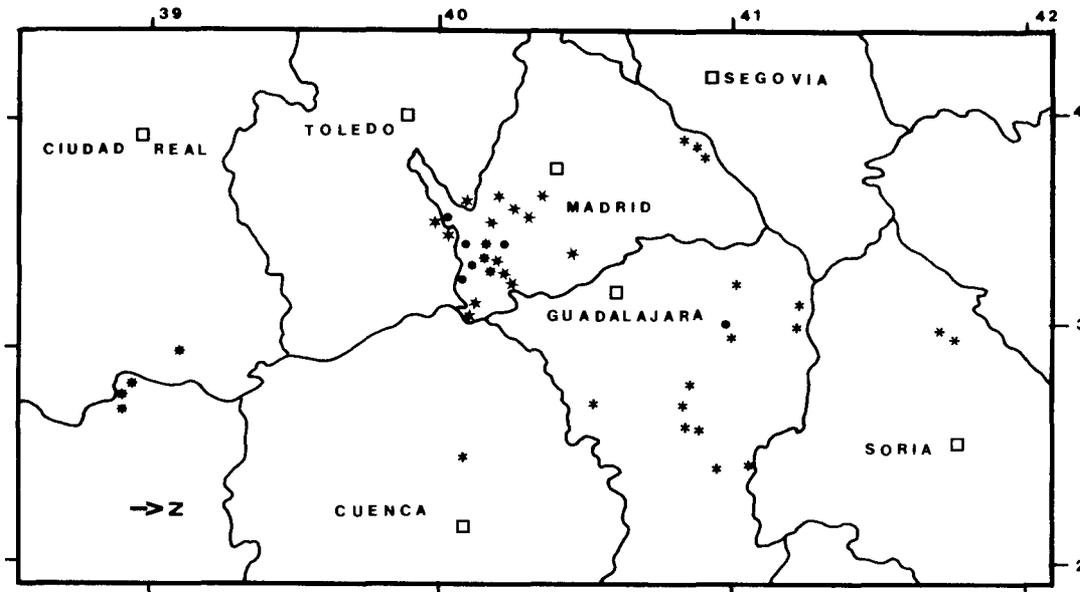
Jasione blepharodon	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	1.1
---------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	-----	-----

**Características de orden y clase**

Asterolinum linum-stellatum	+	1.1	.	1.1	1.1	1.1	1.1	2.1	1.1	1.1	+	1.1
Galium parisiense	+	+	+	1.1	2.1	.	1.1	2.1	+	2.1	.	2.1
Rumex buceph. subsp. hispanicus	+2	+	.	+	+	+	1.1	+	1.1	+	.	+
Helianthemum salicifolium	.	.	.	+	1.1	+	1.1	+	+	+	+	.
Euphorbia exigua	+	+	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+
Clypeola jonthlaspi	.	+	2.2	.	.	.	+	+	+	+	.	.
Vulpia unilateralis	+	1.1	.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	.
Echinaria capitata	.	.	.	+2	.	2.1	1.1	1.1	1.1	1.1	.	.
Centranthus calcitrapa	.	.	2.2	.	.	.	1.1	1.1	1.1	1.1	.	.
Rochelia retorta	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.
Hippocrepis ciliata	.	+	1.1	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Filago pyramidata	.	.	+	.	.	.	1.1	.	1.1	.	+	.
Bombycilaena discolor	.	+	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.
Desmazeria rigida	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	1.1
Plantago afra	.	.	.	1.1	1.1	+	.	.	.	.	.	.
Minuartia hybrida subsp. hybrida	.	+	1.1	.	.	+	.	.	.	.	.	.
Brachypodium distachyon	.	.	1.1	.	.	.	+	.	+	.	.	.
Leontodon taraxacoides subsp. longirostris	.	.	.	1.1	+	1.2	.	.	.	.	.	.
Valerianella discoidea	.	.	.	.	.	.	1.1	.	1.1	.	.	.
Wangenheimia lima	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+

**Compañeras**

Medicago minima	.	.	1.1	.	.	.	1.1	+	1.1	+	.	.
Geranium pusillum	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.
Bromus rubens	.	.	2.3	.	.	.	.	+	.	+	.	.
Limonium echioides	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sedum micranthum	1.1	1.1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Trifolium striatum	.	.	.	.	+2	1.2	.	.	.	.	.	.



Mapa 1.- Localización de los inventarios de las tablas: *Brachypodio-Callipeltetum cucullaris* (\*), *Bupleuro-Arenarietum ciliaris* (\*), *Ctenopsio-Linarietum amethysteae* (▲), *Chaenorrhino-Campanuletum fastigiatae* (●).

no parece probable, habida cuenta de la distribución de su especie directriz, *Callipeltis cucullaris*, de la que no conocemos referencias en estos territorios concretos (PERIS, 1983; ALCARAZ, 1984). Precisamente ALCARAZ (1984: 256) establece para estos sectores una nueva asociación: *Erophilo spathulatae-Hornungietum petraeae*, en cuya tabla no figuran las principales características de nuestra nueva asociación.

Resulta difícil individualizar la *Erophilo spathulatae-Hornungietum petraeae* de la *Saxifrago-Hornungietum* (*Arabis auriculata* y *Erophila verna* subsp. *spathulata* se incorporan con facilidad a esta segunda asociación en sus óptimos ecológicos, corológicos y sucesionales). Después de la correspondencia de uno de nosotros con el autor de la nueva propuesta se concluye que la independencia de la *Erophilo-Hornungietum* pasa por la presencia y valor de *Cerastium gracile* subsp. *gayanum*, un mejor conocimiento de su ecología y corología, así como por la integración de la comunidad en una vía serial de la *Bupleuro-Querceto rotundifoliae* sigmetum diferente de la de la *Saxifrago-Hornungietum*. Aspectos todavía no dilucidados del todo.

Sintaxonomía - Por su composición florística (tabla I) (\*) la comunidad cae en el ámbito de la *Thero-Brachypodion*, independizándose bien del resto de las asociaciones descritas de esta alianza (cf. IZCO, 1974; tabla 2). Frente a su vecina *Saxifrago-Hornungietum*, la nueva asociación se diferencia, sobre todo, por la presencia de *Callipeltis cucullaris* -especie de origen irano-turánico y mediterráneo -

\* **Procedencia de los inventarios** (tabla I)

- 1: ALBACETE: Lagunas de Ruidera cerca de la cueva de Montesinos. Sustrato móvil calizo. Vegetación contacto: *Juniperetum phoeniceo-thuriferae* y *Cisto clusii-Rosmarinetum*.
- 2: Id. anterior.
- 3: MADRID: Morata de Tajuña, El Alto. Vegetación contacto: *Rhamno-Quercetum cocciferae* y *Arrhenathero-Stipetum*. Además: *Bupleurum semicompositum*; *Arenaria serpyllifolia*; *Linaria simplex*; *Petrorhagia nanteuillii* y *Poa bulbosa*.
- 4: MADRID: Perales de Tajuña. Cinglos calizos con suelo de cascajillo móvil. Además: *Sideritis montana* y *Anagallis monelli*.
- 5: Id. anterior. Además: *Crucianella angustifolia*.
- 6: Id. anterior.
- 7: CIUDAD REAL: Lagunas de Ruidera, La Colgada. Roquedos calizos con suelo arcillo-limoso cubierto de cascajillo. Vegetación contacto: *Cisto clusii-Rosmarinetum*.
- 8: Id. anterior.
- 9: Id. anterior. Además: *Sherardia arvensis*.
- 10: Id. anterior. Además: *Erodium cicutarium*.
- 11: ALBACETE: Cueva de Montesinos, pastizal sobre pendiente pedregosa, roca magnésicola con *Toninia coerulesco-nigricans*.
- 12: ALBACETE: Argamasilla de Alba, sustrato de cascajillo calizo-magnésicola. Vegetación contacto: *Arrhenathero-Stipetum* y *Rhamno-Quercetum cocciferae*. Además: *Arabis parvula*; *Velezia rigida*; *Minuartia montana*; *Silene gallica*.

neo-esteparia de significación meridional (BOLOS, 1973)- acompañada de *Brachyapium dichotomum* y *Rochelia disperma* subsp. *retorta*. En sentido contrario, y por lo que sabemos, faltan en ella *Saxifraga tri-dactylites*, *Mercurialis hueti*, *Trifolium scabrum*, *Poa bulbosa*, etc.

Es posible asimilar a esta asociación los pastizales del mosaico con espartales y jabunales de Aranjuez que llevan *Rochelia disperma* subsp. *retorta*, *Omphalodes linifolia* y *Brachyapium dichotomum*; de alguna manera estos pastizales están más o menos reflejados en los inventarios complejos de la asociación "*Ephedra nebrodensis* y *Centaurea hyssopifolia*" y "*Vella pseudocytisus* y *Centaurea hyssopifolia*" (RIVAS GODAY & al., 1957). También pueden referirse a esta asociación alguno de los inventarios de VELAYOS (1983) que figuran en la tabla de *Thero-Brachypodion*, concretamente los números 1 al 4.

Aunque *Callipeltis cucullaris* aparece en la tabla de *Teucrio botrys-Nepetetum braun-blancqueti* de la Serreta Negra de Fraga (BOLOS, 1973), el resto de la composición florística difiere enormemente de la que se aprecia en nuestra tabla; por demás se asocia a matorrales diferentes (*Jasmino-Buxetum*) en una serie previsiblemente mesomediterránea, a 300 m s.m.

El nombre *Brachyapio dichotomae-Callipeltetum cucullaris* ya ha sido citado como *nomen nudum* en la bibliografía (RIVAS-MARTINEZ, 1978); ahora se aportan 12 inventarios reunidos en la tabla I, con diferente riqueza florística (8 a 20 especies, con una media de 15).

Se distinguen en ella (tabla I) dos subasociaciones: la típica *callipeltetosum cucullaris* (invt. 1 al 10), en la que aún se puede diferenciar una variante de *Leontodon taraxacoides* subsp. *longirostris*, *Plantago afra* y *Trifolium striatum*, de zonas pastoreadas; y *jasionetosum blepharodontis* (invt. 11 y 12, neotipus invt. 11) diferenciada por *Jasione blepharodon* y relacionada con sustratos de tipo magnesícola o silici-básicola, cuya descomposición da lugar a suelos más arenosos o sueltos. A esta ambivalencia y textura responde análogamente la presencia de *Jasione blepharodon* en Aranjuez, en los afloramientos de lentejones silíceos y en los derrubios de cantos procedentes de las gravas que recubren los cerros próximos a Ontígola y en los desvíos de Aranjuez a Mora, por la carretera N-400.

B - *As. Bupleuro baldensis-Arenarietum ciliaris* Izco, Molina & Fernández nova (holotypus: inv. 9, tabla II)

Estructura y fisonomía - La nueva asociación está formada por pastizales abiertos de nanoterófitos efímeros, frecuentemente monocaules y con hojas arrosetadas, que apenas sobrepasan los 10 cm de altura, y de escasa densidad y biomasa.

Como en otras comunidades de *Thero-Brachypodion*, la cobertura es normalmente baja (15 a 30%) y solamente se eleva cuando el suelo comienza a evolucionar, a enriquecerse en materia orgánica y estabilizarse.

El número de componentes varía extraordinariamente, la media de la tabla ronda los 15 taxones, pero hay inventarios (cf. tabla II) que no llegan a la decena, y aún son frecuentes individuos de asociación ricos en *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris*, pero carentes de otros elementos de la asociación sin que se aprecien razones para ello. Por contra, otros inventarios sobrepasan la veintena de componentes -el invt. 14 tiene 31-, riqueza que no es achacable a la presencia de compañeras impropias. Paralelamente a la estabilización del suelo y evolución de la comunidad, que se manifiesta por el enriquecimiento florístico, se aprecia una incorporación de briófitos, tal y como ocurre en otros pastizales análogos. La estabilización también se refleja por la entrada de *Poa ligulata* o *Festuca hystrix*.

A pesar de las duras condiciones ambientales, con bajas temperaturas tardías, la asociación semilla ya a finales de mayo y se agosta a mediados de junio.

Corología y Ecología - La mayoría de las localidades de la comunidad sobrepasan los 1000 metros de altitud, con un techo conocido de 1300 en la rasa de Somolinos a Campisábalos (Guadalajara).

Aparte de su fidelidad a los sustratos calcáreos, más o menos sueltos o margosos, y variables en su proporción de cascajillo (siempre de menos de 5 cm de diámetro), destaca su correlación con los fenómenos de crioturbación del suelo. Cuando la comunidad ocupa suelos relativamente profundos y frescos los fenómenos de crioturbación son más evidentes y notorios. En el páramo de Alcolea los abombamientos de tierra esponjada alcanzan 5-10 cm de altura y 25-40 cm de diámetro; en ellos *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris* forma poblaciones densas, casi monoespecíficas, con individuos muy robustos provistos de una potente raíz pivotante.

Se trata de una comunidad de marcado carácter supramediterráneo (ombroclimas seco a subhú



**Compositas**

Alyssum alyssoides	.	+	.	.	.	+	1.1	.	+	.	1.1	.	1.1	1.1	.	+	+	+	1.1	+	
Sedum micranthum	.	.	.	+.2	+.2	.	.	.	+.2	+.2	+.2	.	.	+.2	+	+	1.2	.	+	.	
Medicago minima	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	1.1	+	.	.	.	+	+	
Bromus squarrosus	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1.1	+	
Silene conica	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	1.1	.	
Trigonella monspeliaca	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	
Veronica cf. praecox	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1.1	.	.	.	.	1.1	.	+	
Androsace maxima	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1.1	1.1	.	.	.	
Poa ligulata	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+.2	.	+.2	1.2	1.2	.	.	.	.	.	.	
Scandix australis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+.2	.	.	+	
Conopodium ramosum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Crupina vulgaris	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Micropyrum tenellum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2.2	+

**Procedencia de los inventarios**

- 1: GUADALAJARA: Sotodosos. Vegetación contacto: Lino-Genistetum pumilae.
- 2: CUENCA: Dehesa de Carrascosa de la Sierra. Vegetación contacto: Cf. Cirsio-Onobrychidetum. Vegetación potencial: Cephalanthero-Quercetum fagineae. Líquenes: Cornicularia stepae; Sphaerothallia fruticulosa; Cladonia subrangiformis. Además: Taeniantherum caput-medusae.
- 3: GUADALAJARA: Canredondo. Vegetación contacto: Lino-Genistetum pumilae. Líquenes: Sphaerothallia fruticulosa; Parmelia vagans; Cladonia subrangiformis y Cornicularia stepae.
- 4: Id.: Cifuentes. Vegetación contacto: Lino-Salvietum subas. arctostaphylletosum. Vegetación potencial: Junipero-thuriferae-Quercetum rotundifoliae.
- 5: Id. anterior. Además: Odontites viscosa.
- 6: GUADALAJARA: Casa Quejigo. Vegetación contacto: Lino-Salvietum subas. arctostaphylletosum.
- 7: Id.: Berniches-Virgen del Collado. Además: Velezia rigida.
- 8: Id.: Cogolludo-Veguillas.
- 9: Id.: Canredondo. Id. inventario 3.
- 10: GUADALAJARA: Tamajón. Vegetación potencial: Juniperetum hemisphaerico-thuriferae. Además: Agrostis nebulosa, Omphalodes linifolia; Bromus hordeaceus; Trifolium angustifolium; T. lappaceum y Sedum lagascae.
- 11: MADRID: Valle del Paular, Monasterio del Paular. Cerro margoso calizo oligoceno. Vegetación potencial: Cephalanthero-Quercetum fagineae.
- 12: Id.: Valle del Paular, Alameda del Valle. Cerro margoso calizo oligoceno. Vegetación potencial: Cephalanthero-Quercetum fagineae. Además: Euphorbia falcata, Festuca hyxtris.
- 13: Id.: Pinilla del Valle. Litosuelo calizo. Vegetación potencial: Cephalanthero-Quercetum fagineae.
- 14: Id. anterior. Además: Saxifraga carpetana; Cerastium dentatum; Parentucellia latifolia, Sherardia arvensis; Veronica arvensis.
- 15: GUADALAJARA: Aguilar de Anguita-Alcolea del Pinar. Suelo calcáreo, mineral, crioturbado. Vegetación contacto: Lino-Genistetum pumilae. Vegetación potencial: Cephalanthero-Quercetum fagineae. Además: Buffonia tenuifolia; Medicago rigidula.
- 16: GUADALAJARA: Somolinos, Sierra de las Cabras. Pastizal anual sobre suelo calcáreo, sin materia orgánica. Vegetación potencial: Junipero thuriferae-Quercetum rotundifoliae. Vegetación contacto: Saturejo-Erinacetum y Poo-Festucetum hystericis.
- 17: Id. anterior: Repisa sobre magnetitas, suelo con cobertura muscinal y crioturbado, abundan los guijarros de hasta 5 cm de diámetro. Además: Galium verticillatum.
- 18: Id.: Rasa entre Somolinos y Campisábalos, sustrato calcáreo, sin materia orgánica. Vegetación contacto: Lino-Genistetum pumilae en mosaico con Poo-Festucetum hystericis. Además: Thlaspi perfoliatum.
- 19: SORIA: Cuestas de la Galiana, Hoz del río Lobos. Vegetación potencial: Juniperetum hemisphaerico-thuriferae.
- 20: Id.: Casarejos. Vegetación potencial: Juniperetum hemisphaerico-thuriferae.

(Sólo se han indicado los índices superiores a 1.1)

medo), que por el momento sólo conocemos del sector Celtibérico-Alcarreño y de ciertos isleños calcáreos enclavados en los distritos Ayllonense (Tamajón) y Paularense (Pinilla del Valle), del sector Guadarrámico (mapa 1). Es previsible su existencia en otros territorios supramediterráneos continentalizados de las provincias Castellano-Maestrazgo-Manchega y Aragonesa a tenor de la distribución de *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris*: celtibérico-alcarreña, castellano-duriense, maestracense, castellano-cantábrica y riojano-estellesa, con débiles irradiaciones cantabro-euskaldunas y orocantábricas (cf. MONTSERRAT I MARTI, 1984).

Dinamismo - Se desarrolla en los claros más erosionados de ciertos matorrales calcícolas supramediterráneos de la alianza *Sideritido incanae-Salvion lavandulifoliae: Lino appressi-Genistetum pumilae* y versiones supramediterráneas de *Lino-Salvietum lavandulifoliae*. Frecuentemente forma mosaico con los pastizales vivaces psicroxerófilos de *Festuco-Poion ligulatae*, que a su vez conviven con las comunidades liquénicas vagantes de los *Sphaerothallio-Xantoparmelion vagantis* (CRESPO & BARRENO, 1979).

La *Bupleuro-Arenarietum* forma parte de diversas series supramediterráneas basófilas: *Juniperito thuriferae-Querceto rotundifoliae* sigmetum, *Junipereto haemisphaerico-thuriferae* sigmentum y *Cephalanthero longifoliae-Querceto fagineae* sigmentum.

Sintaxonomía - Se trata de la vicariante supramediterránea de *Saxifrago tridactylites-Hormungietum petraeae*, de la que se independiza por la presencia de *Arenaria obtusiflora* subsp. *ciliaris* y *Bupleurum baldense*, y la ausencia o rareza de ciertos terófitos con mayores apetencias térmicas, como *Clypeola jonthlaspi*, *Arabis parvula*, *Campanula erinus*, *Euphorbia sulcata*, *Bombycilaena discolor*, etc. En este sentido, tal vez deba considerarse que al menos los inventarios montanos de *Minuartio hybridae-Saxifragetum tridactylites*, recientemente publicados por DIAZ & PENAS (1984), tengan sus mayores relaciones con *Bupleuro-Arenarietum*, antes que con *Saxifrago-Hormungietum*.

Los biotipos herbáceos, teneros, que componen la asociación no resisten el pisoteo del ganado. Aunque la actividad pastoral sea posterior al período vegetativo, la asociación tampoco es compatible con el pastoreo porque los animales compactan el suelo con su paso reiterado y rompen la estructura esponjosa del suelo crioturbado. Luego, el enriquecimiento edáfico en materia orgánica, derivado del pastoreo o de la evolución del suelo, provoca la entrada de elementos subnitrófilos o vivaces empraizantes que marcan el tránsito hacia otros sintaxones (*Thaenianthero-Aegilopion*, *Festuco-Brometea*, *Poetea bulbosae*, etc.).

Por el momento y con la información disponible no parece oportuno diferenciar ninguna subasociación.

## II - PASTIZALES GIPSOFILOS

### 1 - Alianza Sedo gypsicolae-Ctenopsion gypsophilae Rivas-Martínez & Izco in Izco 1974

Sinónimos - *Crucianellion patulae* n.n. (RIVAS GODAY & BORJA, 1959). *Vulpion gypsophilae* n.n. (RIVAS GODAY & BORJA, 1959). *Sedo-Vulpion gypsophilae* Rivas Goday & Rivas-Martínez n.n. (RIVAS GODAY & RIVAS-MARTINEZ, 1963; BARBERO & LOISEL, 1971). *Sedo-Ctenopsion* n.n. (RIVAS-MARTINEZ & COSTA, 1970; IZCO, 1973; RIVAS GODAY & RIVAS-MARTINEZ, 1976).

De acuerdo con IZCO (1986) la citación correcta de la autoría de la alianza es la que figura en el encabezamiento.

A - As. Ctenopsio gypsophilae-Linarietum amethysteae Izco, Molina & Fernández nova (holotypus: invt. 5, tabla III).

Estructura y fisonomía - Pastizal fundamentalmente compuesto por nanoterófitos, que no sobrepasan los 10-15 cm de altura, y fugaz presencia, reducida al período abril-junio.

En comparación con el resto de comunidades afines del territorio, bien sobre calizas bien sobre yesos o margas, es, con mucho, la más rica y la más densa. Ninguna como ella llega al 100% de cobertura con una media próxima al 90% en la tabla III. Ello es debido a su mayor riqueza florística; prácticamente todos los inventarios sobrepasan las 25 especies, siendo la media próxima a 30.

La alta cobertura está también condicionada por la presencia de biotipos arrosietados o postrados (*Erodium pulverulentum*, *E. cicutarium*, *Sherardia arvensis*, *Leontodon taraxacoides* subsp. *longi*

rostris, *Medicago minima*, etc.), más la encespigante *Poa bulbosa*. Por otro lado, taxones presentes también en comunidades afines son más frecuentes y tienen aquí índices de abundancia-dominancia más altos. Compárense con otras tablas de este mismo trabajo los índices de *Vulpia unilateralis*, *Helianthemum salicifolium*, *Cerastium pumilum*, *Galium parisiense*, etc.

Corología y Ecología - De momento sólo conocemos la asociación de las comarcas del Sur y Sureste de la provincia de Madrid y territorios toledanos contiguos, todos ellos integrados en el sector Manchego, subsector Manchego-Sagrense (mapa 1). Para precisar una mejor distribución de la asociación es necesario prospectar las comarcas manchegas de ambientes térmicos y sustratos arcillosos; además es fundamental determinar el areal de la *Linaria* del grupo *amethystea*.

Se trata de una comunidad de ombroclimas mesomediterráneos secos. Los datos climáticos de Aranjuez o Alcalá de Henares pueden ser representativos, salvo en las heladas que conciernen a los fenómenos de inversión en los fondos de valle.

Sus preferencias edáficas van hacia los sustratos ricos en arcillas plásticas (margas), capaces de compactarse fuertemente. La existencia de sulfatos en el suelo es evidente, aunque sólo sea por la presencia de *Sedum gypsicola*, *Ctenopsis gypsophila* y *Erodium pulverulentum*, pero la comunidad rehuye los sustratos claramente yesíferos más o menos cristalinos o las yermas de costra que tan bien le van a *Chaenorrhino-Campanuletum*. La mayor tolerancia a los yesos grises vindobonienses va ligada a factores topográficos y subsidiariamente edáficos: pies de cinglos y laderas con suelos enriquecidos en elementos finos y la existencia de un ligero horizonte orgánico superior que ya permite hablar de xero-rendsinas con humus mull.

La evolución que representa este horizonte orgánico, junto a una ligera nitrificación debida al pastoreo o a la acumulación de nitratos en los bajos de las laderas, puede ser la causa de la riqueza florística comentada anteriormente.

Dinamismo - No se trata precisamente de una asociación pionera; por su origen, previsiblemente pastoral, fisonomía y composición, se trata de una comunidad con una cierta evolución, de una etapa previa a un majadal yesífero de *Poetalia bulbosae* todavía inédito. Como indicadores de esta tendencia tenemos *Poa bulbosa*, *Parentucellia latifolia*, *Astragalus stella* y *Ranunculus paludosus*. IZCO (1973) ya hace referencia a la transformación de pastizales de *Sedo-Ctenopsion* en majadales de *Poetalia* por causas del pastoreo.

Abunda la asociación junto a espartales (*Arrhenathero-Stipetum tenacissimae*), ontinares (*Artemisio-Frankenietum reuteri*), jabunales (*Gypsophilo-Centauretum hyssopifoliae*) y retamares basófilos (*Genisto scorpii-Retametum*), todas ellas comunidades mesomediterráneas de la serie del *Bupleuro rigidum-Querceto rotundifoliae* sigmetum.

Sintaxonomía - Por la atenuada influencia yesífera faltan en la asociación algunas características gipsófilas, al tiempo que se incrementa el número de taxones cuyo óptimo se encuentra en los *Thero-Brachypodion*, tales como *Hornungia petraea*, *Saxifraga tridactylites*, *Campanula erinus*, *Vulpia unilateralis*, etc. En análogo sentido actúa el pastoreo y la nitrificación que aportan plantas de los *Brometalia rubenti-tectori* o de los majadales de *Astragalo-Poion bulbosae*, las cuales desdibujan la adscripción de la asociación. Aún así, la constancia de la linaria particular y la presencia de *Ctenopsis gypsophila*, *Erodium pulverulentum* y *Sedum gypsicola*, junto con las afinidades ecológicas ya comentadas, nos inclina a englobar la asociación en los *Sedo-Ctenopsion*, dentro de los que ya se había hecho referencia a esta asociación bajo el nombre "*Linario-Ctenopsietum gypsophila* Izco inéd." (RIVAS-MARTINEZ, 1978: 66).

En su composición florística existen, al menos, dos problemas taxonómicos concernientes a *Erodium grex cicutarium* y *Linaria amethystea*.

Con los inventarios de la tabla III, además de la subasociación típica (subas. *linarietosum*, invt. 1-8) se discrimina bien otra subasociación: *sherardietosum arvensis* (invs. 9-19; holotypus: invt. 18). Esta última viene diferenciada por *Sherardia arvensis*, *Geranium pusillum*, *Echinaria capitata* y *Adonis microcarpa*, y responde a una mayor nitrificación y suelos algo más profundos y frescos o menos soleados.



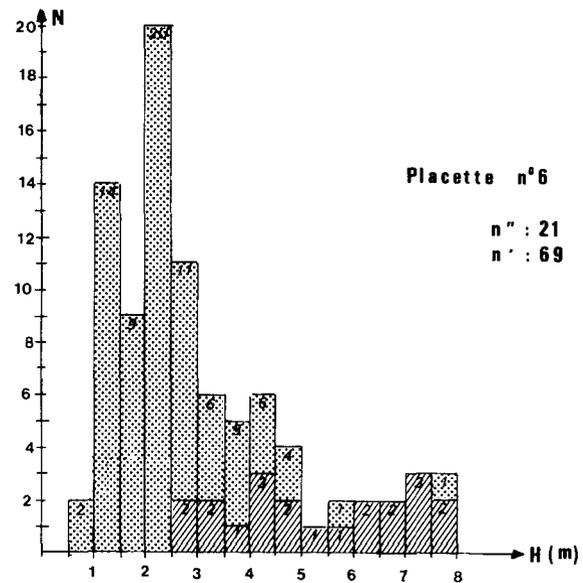
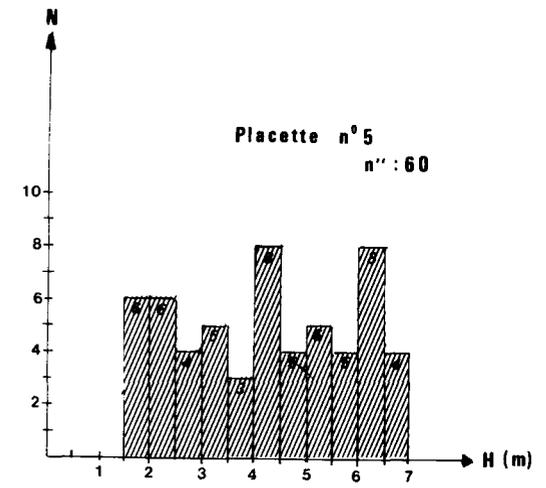
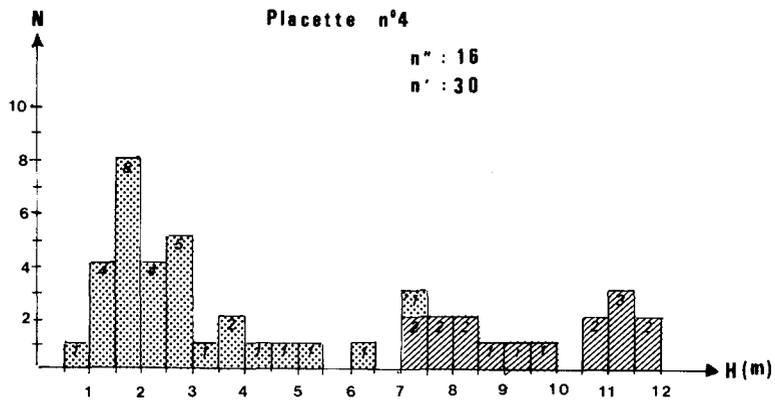


Fig. 2d - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement pur

 Quercus pubescens ( n'' )  
 Autres ligneux ( n' )  
 N effectif

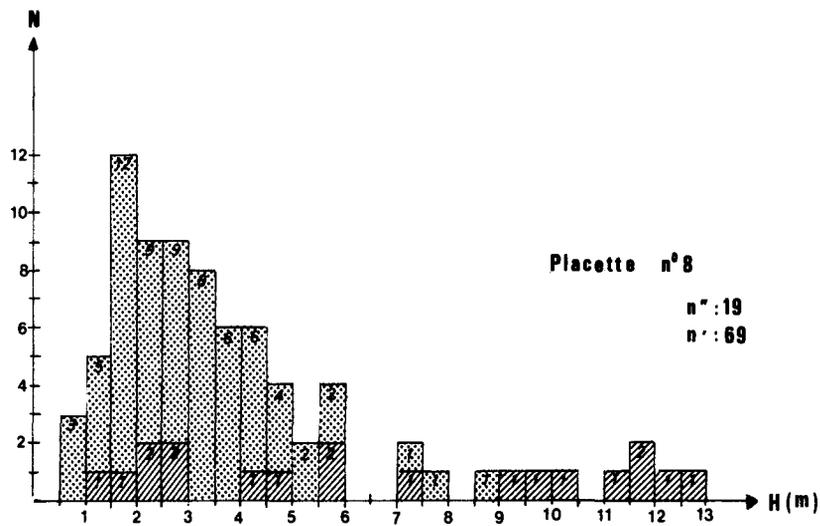
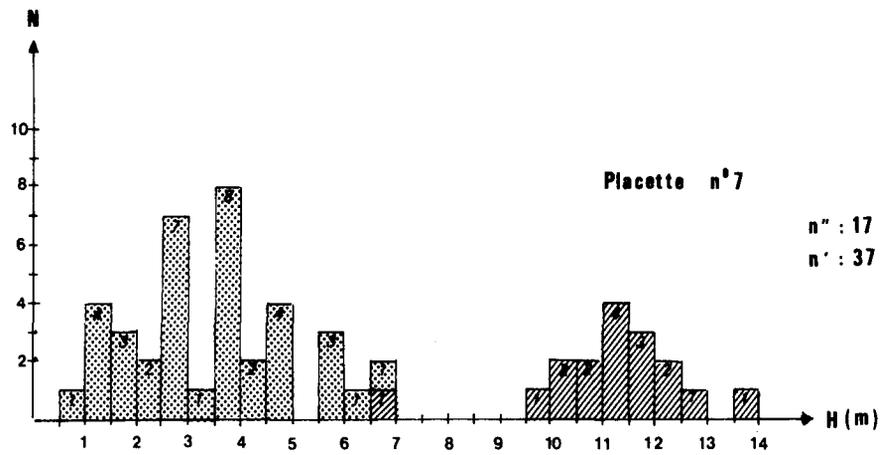


Fig. 2e - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement pur

 Quercus pubescens (n'')  
 Autres ligneux (n')  
 N effectif

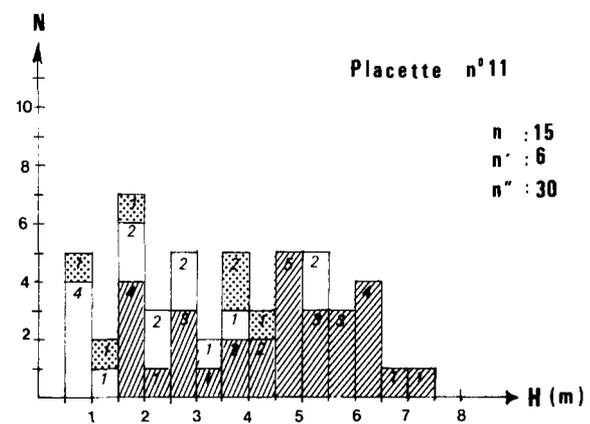
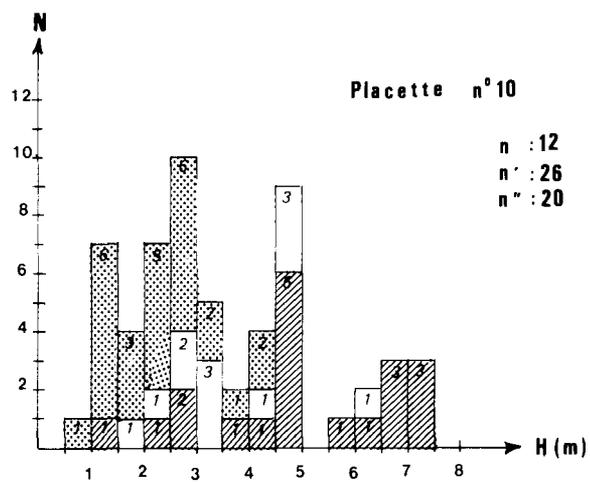
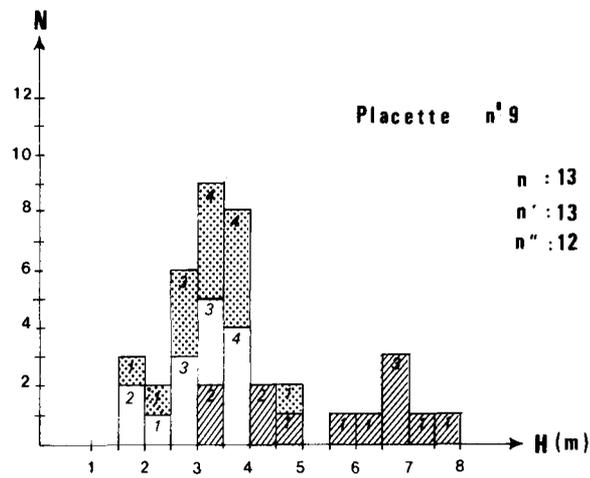


Fig. 2f - Répartition des hauteurs moyennes des cèpées en peuplement mélangé

- Quercus ilex ( n )
- Quercus pubescens ( n'' )
- Autres ligneux ( n' )

N effectif



**Remarques sur l'article de H. STRAKA :**

"L'histoire tardi-et postglaciare de la végétation de l'Eifel volcanique (Allemagne de l'Ouest)

*Ecologia Mediterranea*, XI/i, p. 100-105, 1985.

**E. JUVIGNE\***

Dans les années 1950, STRAKA a publié des diagrammes polliniques de Maars de l'Eifel Occidental. Dans chacun d'eux, il a repéré une retombée volcanique sableuse qu'il a appelée "Tuffsand". Les "âges polliniques" attribués par STRAKA à ces Tuffsand dans les différents Maars varient de l'Alleröd au Préboréal inclus.

En identifiant les Tuffsand des différents Maars comme le résultat d'une retombée volcanique unique issue du Laacher See pendant l'Alleröd, JUNGERIUS et al. (1968) ont mis en cause la façon dont STRAKA avait interprété ses diagrammes polliniques. En matière d'identification des Tuffsand comme un seul Laacher See Tuff (LST), je me suis rallié à la thèse de JUNGERIUS et al. (JUVIGNE, 1980) et, plus récemment, NEGENDANK (1984) ainsi que BOOGARD et SCHMINCKE (1985) nous ont rejoints dans cette même interprétation.

A plusieurs reprises depuis 1968, dans des colloques et articles, STRAKA a défendu ses interprétations originales sans aucun amendement, en s'insurgeant contre tous les résultats contradictoires et plus particulièrement contre l'argument téphrostratigraphique. L'article en cause en est la dernière manifestation connue. Il appelle plusieurs remarques.

1. STRAKA fait une discrimination difficile à comprendre entre les auteurs qui défendent l'identité Tuffsand/LST dans l'Eifel occidentale. En effet, à le lire, seuls JUVIGNE et JUNGERIUS et al. se sont trompés en cette matière. Pourtant, au moment où STRAKA écrivait son texte, il savait parfaitement que deux de ses concitoyens défendaient une thèse identique.

STRAKA cite une publication de USINGER (1984) parue dans le fascicule 65 du *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*: "Gewidmet Herrn Professor Dr. Dr. h. c. Herbert STRAKA ...". Or, USINGER y écrit : "Herkunft vom Laacher See wäre auch für den Tuff im Meerfelder Maar anzunehmen." (p. 63). On est en droit d'attendre que STRAKA rejette aussi une telle supposition.

Dans ce même fascicule se trouve un article de NEGENDANK (1984) qui démontre la présence du LST dans les Maars de l'Eifel occidentale. On pourrait penser qu'au moment où STRAKA rédigeait son texte, il disposait du manuscrit d'USINGER, son collaborateur, et non du fascicule 65. Dans ce cas, il faut savoir que STRAKA participait à Trier le 12 février 1983 au Colloque au cours duquel NEGENDANK a présenté ses résultats. Or, dans la mesure où STRAKA sait faire état de conversations privées (voir plus loin) pour la défense de ses interprétations, on comprend mal qu'il choisisse d'ignorer des communications officielles.

2. L'un des points forts de l'argumentation de STRAKA dans la question de l'identification des tephra est l'autorité de Frechen sur le volcanisme eifelien. Il faut savoir que c'est dans le contexte de la réaction de STRAKA à la thèse de JUNGERIUS et al. (*op. cit.*) que FRECHEN a trouvé entre les Tuffsand des différences subtiles (in ERLLENKEUSER et al., 1972). En cette matière, BOOGARD et SCHMINCKE (1985) viennent de proposer une tout autre interprétation des observations de FRECHEN. En y ajoutant des observations personnelles, ces mêmes auteurs confirment que les Tuffsand des Maars sont bien un LST unique daté de 11000 B.P.; ils ajoutent même : "This would imply, however, a reinterpretation of the late Quaternary stratigraphy and pollen record in the West Eifel area." Pour autant que le rang

\*Université de Liège, Labo. de Géomorphologie et de Géologie du Quaternaire, Place du XX Août, 7 ; 40000-Liège, Belgique.

de "spécialiste du Laacher See ..." attribué à FRECHEN par STRAKA (p. 101, 1.17) soit une garantie d'infaillibilité, je me permets d'y opposer celle de SCHMINCKE dont les ouvrages en matière de volcanisme ont une renommée mondiale.

3. STRAKA rejette une nouvelle fois les résultats de datations  $^{14}\text{C}$  gênantes pour sa thèse (p. 102). Leurs auteurs (ERLENKEUSER et WILLKOMM, 1971) ne s'en sont jamais défendus, ayant complaisamment invoqué (in ERLENKEUSER et al., 1972) une hypothétique contamination des tourbes par du  $\text{CO}_2$  d'origine magmatique. Pourtant, l'analyse statistique de leurs résultats par la méthode de LONG et RIPPETEAU (1974) montre :

- que les 6 échantillons de 10 cm d'épaisseur prélevés immédiatement sur les Tuffsand (KI-304.01, KI-305.01, KI-306.01, KI-307.01, KI-311.01 et KI-312.01) donnent un âge moyen de  $10859 \pm 61$  ans B.P. et aucune des valeurs individuelles n'est rejetée par le critère de Chauvenet.
- que les 5 échantillons de 10 cm d'épaisseur prélevés immédiatement sous les Tuffsand (KI-304.02, KI-305.02, KI-306.02, KI-311.02 et KI-312.02) donnent un âge moyen de  $11634 \pm 87$  ans B.P. et aucune des valeurs individuelles n'est rejetée par le critère de Chauvenet.

Pour maintenir sa stratigraphie, STRAKA doit rejeter plus des 3/4 des âges radiométriques au niveau de 1 sigma avec des écarts atteignant 3450 ans.

En conséquence, les âges radiométriques d'ERLENKEUSER et WILLKOMM sont en accord parfait avec les conclusions téphrostratigraphiques défendues par JUNGERIUS et al., JUVIGNE, NEGENDANK et BOOGARD et SCHMINCKE. Ces âges incitent donc aussi à rediscuter les interprétations de STRAKA.

4. FRECHEN n'a rejeté (p. 101, 1.12) dans aucune communication officielle ma thèse sur la présence de loess (plutôt que de tuf volcanique poussiéreux : "Tuffstaub") sous la gyttja dans quelques Maars. Je considère comme sans valeur le fait que STRAKA fasse état de propos privés dépouillés de toute argumentation scientifique.
5. Contrairement à ce qu'écrit STRAKA (p.101, 114), mes conclusions sur la nature loessique de remplissages minéraux de Maars n'est nullement en opposition avec son interprétation des successions pionnières. J'ai d'ailleurs écrit : "Nous voudrions aussi insister sur le fait que la mise en évidence d'une composante loessique dans les sédiments du Hinkelsmaar et du Hitsche (JUVIGNE, 1980) ainsi que du Strohnner Maarchen ne compromet pas la notion de "Pioniervegetation". En effet, les dépôts loessiques peuvent se faire dans un environnement désertique et être colonisés lors des phases d'amélioration par une "Pioniervegetation"." (JUVIGNE, 1982).

En conclusion, il apparaît que tous les chercheurs belges, neerlandais ou allemands qui ont travaillé dans les Maars de l'Eifel occidentale en dehors de toute collaboration avec STRAKA défendent la présence d'un LST unique correspondant aux divers Tuffsand de STRAKA. Cette thèse commune est compatible avec les interprétations que donne STRAKA de six de ses diagrammes mais incompatible avec celles de cinq autres. Ces dernières sont à la base d'un litige vieux de 18 ans.

#### REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOOGARD v.d. P., SCHMINCKE H.U. (1985). Laacher See Tephra : A widespread isochronous late Quaternary tephra layer in central and northern Europe. *Geol. Soc. Am. Bull.*, 96, 1554-1571.
- ERLENKEUSER H., WILLKOMM H. (1971). University of Kiel radiocarbon measurements. *Radiocarbon*, 13/2, 325-339.
- ERLENKEUSER H., FRECHEN J., STRAKA H., WILLKOMM H. (1972). Das Alter einiger Eifelmaare nach neuen petrologischen, pollenanalytischen und Radiokarbon-Untersuchungen. *Decheniana*, 125/1-2, 113-129.
- FRECHEN J., STRAKA H. (1950). Die pollenanalytische Datierung der letzten vulkanischen Tätigkeit im Gebiet einiger Eifelmaare. *Naturwissenschaften*, 37/8, 184-185.
- JUNGERIUS P., RIEZEBOS P., SLOTBOOM R. (1968). The age of Eifel Maars as shown by the presence of Laacher See ash of Alleröd age. *Geol. en Mijn.*, 47/3, 199-205.
- JUVIGNE E. (1980). Révision de l'âge des volcans de l'Eifel occidentale. *Z. Geomorph. N.F.*, 24/3, 345-355.

- JUVIGNE E. (1982). A propos de l'âge de Maars et volcans de l'Eifel occidental. *Z. Geomorph. N.F.*, 26/2, 243-250.
- LONG A., RIPPETEAU B. (1974). Testing contemporaneity and averaging radiocarbon dates. *American Antiquity*, 39/2, 205-215.
- NEGENDANK J. (1984). Die Untersuchung der Schwerminerale der Seesedimente des Meerfelder Maares und des "Laacher Bimsstoffes" in den Sedimenten des Meerfelder Maares, des Hinkelsmaares und der Hitsche. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 65, 41-47.
- STRAKA H. Pour la liste des publications et la synthèse des travaux de STRAKA sur les Maars de l'Eifel occidental, voir :
- STRAKA H. (1975). Die spätquartäre Vegetationsgeschichte der Vulkaneifel. *Beiträge zur Landespflege in Rheinland-Pfalz*, Beiheft 3, 163 p.
- USINGER H. (1984). Pollenanalytische Untersuchungen zum Alter des Meerfelder Maares und zur Vegetationsentwicklung in der Westeifel während des ausklingenden Eiszeit. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 65, 49-66.

### **Réponse de H. STRAKA**

H. STRAKA, ayant pris connaissance du texte ci-dessus, renonce à faire une réponse et recommande la lecture très attentive de l'article de E. JUVIGNE, la lecture de H. STRAKA "Einige Bemerkungen zum Artikel von E. JUVIGNE : Révision de l'âge des volcans de l'Eifel occidentale *Zeit. Geomorph.* 24:345-355 (1980)" (*dieser Zeitschrift* 26,2 : 253-254) et d'attendre le travail que prépare sur le sujet J. FRECHEN.

## Analyses d'ouvrages

J. BLONDEL - Biogéographie évolutive. 218 p. et un index. MASSON, Collection d'écologie 20.

"Il n'est pas un biologiste aujourd'hui qui n'ait, tôt ou tard, à se référer à l'évolution pour interpréter les résultats de son analyse." Cette phrase en exergue situe bien l'orientation générale de cet ouvrage qui "associant dans une même démarche les processus historiques et géologiques aux processus écologiques et génétiques" vise principalement non pas à expliquer la biogéographie par ce qui est acquis quant au déroulement de l'évolution mais à éclaircir ce qui fait encore question quant aux mécanismes de l'évolution par les données de la biogéographie la plus pérenne.

Six chapitres presque parfaitement équilibrés se partagent l'ouvrage. Le premier expose les concepts, les méthodes et les champs d'application de la biogéographie évolutive. La prééminence des problèmes d'échelle s'y impose.

Le deuxième chapitre est consacré à la biogéographie historique. Principalement centré sur l'histoire paléobiologique de la région méditerranéenne, il met bien en valeur le rôle majeur des événements quaternaires dans la détermination des diversités et des distributions actuelles.

Le troisième chapitre envisage l'écologie des peuplements au niveau de leur caractérisation puis de leur structure et des coactions spécifiques. Il conduit à l'idée que compétition et production constituent deux forces évolutives interactives, donc indissociables dans la compréhension des peuplements.

Dans le quatrième chapitre, intitulé biogéographie régionale, les paramètres de la permanente dynamique spatiotemporelle des populations sont analysés, tout particulièrement les perturbations spontanées et la dispersion. Le problème du potentiel d'évolution qu'a représenté le bouleversement des grands biomes de l'hémisphère boréal sous l'impact humain habite ces pages fortement marquées aussi par une saisissante présentation de la formidable forêt "primaire" de Bialowieza et des particularités de son peuplement d'oiseaux.

Le cinquième chapitre traite de biogéographie insulaire et du syndrome d'insularité. C'est peut être le plus excitant : le procès de la théorie des équilibres dynamiques de Mac Arthur et Wilson y est soigneusement mené avec l'exigente retenue que s'impose l'Auteur qui y brûle ce qu'il adorait naguère.

Enfin, dans le sixième chapitre, intitulé "les stratégies adaptatives", une démonstration rigoureuse des imperfections de la théorie de la niche, comme de la relativité de l'opposition formelle des stratégies démographiques r-K, conduit l'Auteur à des vues audacieuses sur la notion de stratégie adaptative qui veut intégrer au plan de la génétique des populations, l'ensemble des "traits d'histoire naturelle" qui gravitent autour de la démographie.

L'un des attraits principaux de cet ouvrage réside dans l'utilisation presque exclusive qu'y fait J. BLONDEL d'études de cas personnellement maîtrisés et soigneusement présentés, alors que sa manifeste connaissance d'une vaste littérature biogéographique aurait pu le faire céder au vertige de l'énumération d'exemples succinctement présentés.

Il convainc le lecteur que la "biogéographie évolutive" ne relève pas d'une théorie nouvelle mais d'une attitude d'esprit : les théories comme les modèles, ne valent que par le dynamisme qu'elles insufflent au progrès de la recherche sur l'évolution.

Sa lecture -qui exige une attention soutenue dont une excellente illustration assure régulièrement la relaxation- s'impose pour tout écologiste particulièrement pour tout écologiste du monde méditerranéen et pour tout biologiste préoccupé d'évolution... c'est à dire pour tout biologiste.

Armand PONS

S. JOVET-AST - Les Riccia de la région méditerranéenne. Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie, 1986, tome 7, supplément au fascicule 3 : 287-431, 3 fig, 6 cartes, 57 pl. de fig. + 8 pl. phot.

Après une courte introduction, qui fait ressentir au lecteur la nécessité d'une mise au point moderne sur les Riccia du monde méditerranéen, les limites de cette région sont définies clairement et un bref rappel des types bioclimatiques méditerranéens selon EMBERGER est donné.

Le second chapitre est consacré à la place du genre Riccia dans l'embranchement des bryophytes, à sa typification, ainsi qu'au cycle biologique de ces hépatiques, avec entre autres une intéressante description de la germination de la spore et du développement du protonéma.

Le troisième chapitre comporte, outre la définition illustrée des termes d'anatomie, un résumé des données, encore bien fragmentaires, sur la chimie des Riccia. On y trouve aussi un condensé des connaissances relatives au caryotype des Riccia (description d'une technique simple pour l'étude du caryotype, à partir de matériel d'herbier vieux de plusieurs années, dimensions et morphologie des chromosomes), chez lesquels  $n$  est égal à 8 ou à un multiple de 8.

Au quatrième chapitre sont successivement passés en revue la biologie et les adaptations écophysiologiques (anhydrobiose, reviviscence) des Riccia aux principaux facteurs limitants (échauffement de l'air et du substrat, écarts thermiques, sécheresse, radiations solaires, salinité des sols), leur rôle dans les milieux méditerranéens (apport de matière organique, régulation des échanges hydriques à l'interface sol-atmosphère, protection des sols contre l'érosion) et leur écologie (physico-chimie du substrat, microclimats, biotopes favorables aux Riccia). Le chapitre s'achève par une étude très objective des 6 grands types d'aires ; comme pour les autres bryophytes, les espèces ayant une vaste distribution dans le monde sont nombreuses (38,7 % du total = 31) alors que seulement quatre d'entre elles (12,9 %) peuvent être considérées comme strictement méditerranéennes.

La cinquième partie, intitulée "taxonomie et systématique des Riccia méditerranéens" constitue pour les bryologues la pièce maîtresse et novatrice de l'ouvrage.

Fort de l'expérience, S. JOVET-AST a sélectionné avec soin les "bons" caractères permettant de distinguer les espèces, dont l'identification à l'aide des flores existantes n'était pas facile. Après les deux clés aux sous-genres et aux sections (Ricciella), une clé établie d'après les caractères du thalle et des spores permet de distinguer 23 espèces du sous-genre Riccia.

Pour les 8 Ricciella, trois clés différentes sont proposées : 1) à partir des caractères du thalle et des spores ; 2) d'après ceux du thalle ; 3) d'après les spores et la position des capsules dans le thalle. Une dernière clé permet enfin de séparer les espèces qui peuvent être confondues.

En ce qui concerne le gamétophyte, les caractères utilisés portent non seulement sur la structure (présence ou absence d'ailes, de bourrelets, d'écailles, forme de la section des lobes), mais également sur la coloration du thalle et des écailles qui constituent de bons éléments diagnostiques. Tous les taxons sont ensuite décrits minutieusement ; la synonymie est donnée ; lorsque cela a été possible, le type a été examiné.

L'étude d'innombrables récoltes d'origines géographiques diverses a permis de définir un "modèle" moyen, mais aussi d'introduire des remarques sur la variabilité intraspécifique. Chaque description est enfin complétée par des données sur la distribution (monde et région méditerranéenne) et l'écologie (substrats, limites de pH, types climatiques, hauteurs de pluie, limites altitudinales, formations végétales) des espèces.

Une illustration abondante et d'excellente qualité (nombreux dessins et magnifiques photographies de spores au MEB) est disponible pour chaque taxon.

Cet ouvrage de haute qualité scientifique devrait figurer dans la bibliothèque de tout bryologue, puisqu'il représente un progrès considérable dans la connaissance et la compréhension du genre Riccia. Il s'adresse aussi aux écologistes travaillant dans les pays du pourtour de la Méditerranée et s'intéressant notamment aux zones à climat semi-aride ou aride, où l'importance des Riccia dans les écosystèmes ne peut être ignorée.

J.P. HEBRARD

— IMPRESSION C.R.D.P. • 31, Bd D'ATHENES 13001 MARSEILLE —

— Dépôt légal imprimeur : 2ème trimestre 1987 —

## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les articles proposés doivent être envoyés, 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 20 pages dactylographiées à titre gracieux. Les pages supplémentaires seront aux frais des auteurs.

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
Tomes IX (1) (2) (3/4) - X (1/2) (3/4) . . . . .	70 F

### Participation aux frais d'expédition :

France : 10 F — Etranger : 30 F

Achats groupés (trois volumes et plus) : Remise de 30 %

Collection ECOLOGIA (tomes I à VIII inclus) . . . . . 350 F

(tomes I à XI inclus) . . . . . 650 F + frais d'envoi

### Abonnement pour 1987 (frais d'expédition inclus) :

France : 330 F — Etranger : 380 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  
Centre St-Jérôme, CCP n° 9404.68 M MARSEILLE

## SOMMAIRE

M. POLLS. — Sobre un metodo de construccion de comunidades corologicas en zoogeografia, basado en datos cualitativos de las areas de las especies . . . . .	1
N. POINSOT-BALAGUER, N. SADAKA. — Distribution saisonnière et verticale d'une population d' <i>Onychiurus zschokkei</i> Handschin (collembole) dans une litière d'une forêt de chêne vert ( <i>Quercus ilex</i> Linné) de la région méditerranéenne française . . . . .	9
P. CERDAN, L. BOREL, J. LOUIS-PALLUEL et G. DELYE. — Les fourmis moissonneuses et la végétation de la Crau (Bouches-du-Rhône) . . . . .	15
B. CHARA, L. BIGOT et R. LOISEL. — Contribution à l'étude du régime alimentaire d' <i>Omocestus ventralis</i> Zetterstedt, 1821 ( <i>Orthoptera - Acrididae</i> ) dans les conditions naturelles . . . . .	25
C. TILL. — L'influence des facteurs écologiques sur l'épaisseur des cernes du Cèdre de l'Atlas ( <i>Cedrus atlantica</i> (End.) Carrière) au Maroc . . . . .	33
S. AIME, S. LARDON et Kh. REMAOUN. — Les structures, à grande échelle, de la végétation et du milieu en limite subhumide/semi-aride en Oranie (Algérie) . . . . .	49
A. PUERTO et M. RICO. — Structural aspects of secondary succession to grasslands in dehesa ecosystems . . . . .	59
C. BALDY. — Comportement des blés dans les climats méditerranéens . . . . .	72
J. IZCO, A. MOLINA, F. FERNANDEZ-GONZALES. — Pastizales nanoterofiticos mediterraneos : <i>Thero-Brachypodium</i> y <i>Sedo-Ctenopsis</i> . II . . . . .	89
P. QUEZEL et M. BARBERO. — Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des <i>Quercetea ilicis</i> au Maroc . . . . .	105
S. AIME, G. BONIN, A. CHAABANE, R. LOISEL et H. SAOUDI. — Notes phytosociologiques nord-africaines : contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien . . . . .	113
F. MIGLIORETTI. — Evolutions comparées des architectures et structures des peuplements mélangés à chêne vert et chêne pubescent en forêt domaniale de la Gardiole de Rians (Var) . . . . .	133
E. JUVIGNE. — Remarques sur l'article de H. STRAKA . . . . .	149
Analyses d'ouvrages . . . . .	152



CRDP MARSEILLE

CENTRE NATIONAL DE DOCUMENTATION PÉDAGOGIQUE

CENTRE RÉGIONAL DE DOCUMENTATION PÉDAGOGIQUE

Service d'impression — 31, boulevard d'Athènes 13232 Marseille Cedex 01