

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XIII 1987

Fascicule 3

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. Växibiologiska 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

Etude expérimentale des conditions de la germination, in vitro, des semences de Jasminum fruticans L.

Y. MAIRONE*
A. GESLOT*

RESUME - Les graines de *Jasminum fruticans* L. germent, *in vitro*, entre 11° et 25°C avec un pourcentage maximum à 22°C.

Les téguments séminaux gênent fortement la germination. Après leur suppression, les embryons germent entre 8° et 37°C (100% entre 15° et 33°C). Il existe donc une température optimale de germination en l'absence d'obstacles nettement plus élevée que celle en présence d'obstacles.

Les téguments séminaux ralentissent la vitesse d'imbibition de l'embryon mais limitent sans doute aussi son oxygénation. La lumière continue favorise toujours légèrement la germination des embryons dénudés. Il en est de même pour les graines mais uniquement pour les températures supra-optimales.

SUMMARY - Seeds of *Jasminum fruticans* L. germinate, *in vitro*, between 11° and 25°C with a maximum percentage (100% at 22°C).

The teguments greatly hinder germination. If removed, the embryos germinate between 8° and 37°C (100% between 15° and 33°C). Consequently, the optimal temperature of germination for the exuvia- ted seeds is clearly higher than the optimal temperature for the coated ones.

The teguments reduce the imbibition rate of the embryos but can also limit their oxygenation. We besides demonstrate that light slightly improves the germination of naked embryos. Light does the same on seeds but only at the supra-optimal temperatures.

MOTS CLEFS : *Jasminum*, germination, microbouturage.

INTRODUCTION

J. fruticans L. participe largement, en région méditerranéenne, aux groupements de la chênaie verte (LOISEL, 1976). Nous nous sommes posés la question de savoir si cette espèce arbustive particulièrement rustique, pourrait être utilisée - à la place de *J. officinale* L. - comme porte-greffe du "Jasmin d'Espagne" (*J. grandiflorum* L.), très apprécié pour la parfumerie dans la région de Grasse.

Cette étude est actuellement en cours de réalisation au laboratoire (Y.M.), elle implique, au préalable, que soient précisés les modes possibles de multiplication de cet arbrisseau indigène.

La multiplication végétative des jasmins est traditionnellement pratiquée par bouturage ou marcottage. Par contre leur multiplication par graine - et singulièrement celle de *J. fruticans* - est peu connue (PUECH, 1986). Tel est, précisément l'objet de la présente étude.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

I - MATÉRIEL

Les semences de *J. fruticans* proviennent de fruits récoltés, au hasard, entre octobre 1986 et mars 1987 sur des individus poussant au sein de groupements naturels dans l'enceinte de la fa-

* Laboratoire de Morphogenèse végétale, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Université d'Aix-Marseille III, Avenue Escadrille Normandie Niémen. 13397 Marseille Cedex 13.

Etude réalisée avec la collaboration technique de Madame Janine BERNARD.

culté des Sciences de St-Jérôme.

Les premiers fruits mûrissent au cours du mois d'octobre; les derniers, fin décembre. Ils restent en place sur le pied-mère et se dessèchent progressivement ainsi que les rameaux qui les portent. La dissémination est assurée, principalement par les oiseaux qui sont friands de ces baies noires aux reflets pourprés (PUECH, 1986).

Dans le cadre de ce travail, les fruits ont été cueillis, par nos soins, mis à sécher quelques jours à l'air libre puis dépulvés manuellement afin de ne conserver que les graines.

II - MÉTHODES

1 - Décontamination des semences et ensemencement

En vue de l'étude de leur germination *in vitro*, il était indispensable de désinfecter les graines. Celles-ci ont donc été plongées pendant 10 minutes dans deux bains successifs d'alcool à 70° puis de Mercryl laurylé (solution du commerce). Elles ont été ensuite soigneusement rincées à trois reprises (10 minutes) dans de l'eau distillée stérile. Cette méthode, mise au point après de nombreux essais, assure un pourcentage de décontamination variant entre 95 et 100%

Les embryons sont volumineux et exalbuminés. Après extraction à partir des graines décontaminées, ils sont déposés individuellement dans des tubes en pyrex (200x24 mm) contenant 20 ml d'eau gélosée stérile (6 g.l⁻¹ d'agar-agar) et obturés par un tampon de coton cardé. Ces tubes sont regroupés par paniers de 24, constituant une série expérimentale. Bien entendu, toutes les opérations précédentes se déroulent en conditions aseptiques, sous une hotte à flux laminaire.

2 - Conditions de culture

Les paniers contenant les tubes ensemencés sont placés dans des enceintes où règnent différentes températures situées entre 5° et 42°C + ou - 2°C. Toutes ces enceintes sont éclairées, en permanence, en lumière blanche (fournie par des tubes MAZDAFLUOR, blanc brillant de luxe). L'obscurité est réalisée en enveloppant les paniers avec un film de matière plastique noire. Les paniers destinés aux tests en lumière continue sont, eux, recouverts de matière plastique transparente afin que les conditions hygrométriques soient identiques dans les deux situations. Dans le cas des expériences effectuées à l'obscurité, les pointages ont toujours été réalisés dans une chambre noire, sous lumière verte - sans influence sur la germination (CÔME, 1970) - fournie par une lampe équipée d'un filtre WRATTEN gélatine vert, réf. 74 KODAK.

3 - Appréciation et expression des divers résultats expérimentaux

Il est important ici de préciser à quel moment débute la germination de manière visible : pour la graine, nous avons admis, comme ISTANBOULI (1976) chez l'olivier et AISSA (1981) chez le chêne vert, que la germination avait débuté dès que la pointe de la radicule perce le tégument.

En ce qui concerne l'embryon, nous suivrons l'opinion de CÔME (1970) et ISTANBOULI (l.c.), qui considèrent que la germination est commencée lorsque la radicule pointe dans la gélose, manifestant nettement son géotropisme positif.

Les données recueillies - tous les jours en début d'expérience, tous les deux jours ensuite - ont permis la construction de deux grands types de courbes :

A - Courbes dites "de germination" (CÔME, l.c.) (Fig. 1 à 4).

Pour chaque température testée, ces courbes expriment l'évolution du pourcentage cumulé de graines germées en fonction du temps. Elles permettent aussi de mettre en évidence d'autres paramètres (temps de latence, temps moyen de germination, capacité de germination, etc...).

B - Courbes de HARRINGTON (Fig. 5)

Afin de pouvoir comparer de nombreux tests de germination entre eux, nous représenterons, sur un même graphique, chacun des tests sous la forme d'un point. La position de chaque point se calcule par la formule de HARRINGTON (1962). Adaptée à la situation où les taux de germination sont très différents (DOUAY, 1980), la formule devient:

$$x = \frac{N1.T1 + N2.T2 + \dots + Nn.Tn}{Ng \times \frac{Ng}{Nt}} \quad \text{où}$$

N1 = Nombre de semences germées au temps T1

N2 = " " " " T2

Ng = Nombre d'individus ayant germé au total

Nt = Nombre d'individus mis à germer en début d'expérience.

RÉSULTATS

I - CARACTÉRISTIQUES DE LA GERMINATION DES SEMENCES SOUS DIFFÉRENTES CONDITIONS THERMIQUES, À LA LUMIÈRE : MISE EN ÉVIDENCE DES TEMPÉRATURES CARDINALES.

1 - La graine entière

Les courbes de la figure 1 illustrent les résultats des essais effectués entre 5°C et 33°C, sous lumière blanche continue.

La température optimale apparaît située à 22°C. A cette température, la capacité de germination des semences entières est maximale (100%) ainsi que la vitesse de germination. Conjointement, le temps de latence est plus faible (7 jours). De part et d'autre de cette condition thermique optimale, les capacités de germination décroissent et tendent à s'annuler entre 25° et 33° pour les températures maximales et entre 5° et 11°C pour les minimales.

2 - Les embryons dénudés

Sur la figure 2, sont représentées les courbes de germination des embryons nus cultivés aux mêmes températures que les graines entières, toujours sous lumière blanche continue.

Entre 15° et 37°C, les capacités germinatives de ces embryons sont de 100% mais la vitesse maximale de germination est observée à 33°C.

Au-delà de 37°C et jusqu'à 42°C, la germination des embryons est, semble-t-il, encore possible : à cette dernière température la radicule pointe et se recourbe normalement mais, très rapidement, les cotylédons brunissent et le matériel dépérit.

Au niveau des températures inférieures, les phénomènes germinatifs cessent entre 8° et 5°C.

II - INFLUENCE DE LA LUMIÈRE SUR LA GERMINATION DES SEMENCES.

Tous les tests de germination précédents ont été reconduits à l'obscurité (cf. Fig. 3 et 4).

La comparaison des résultats obtenus dans les deux situations met en évidence une amélioration des capacités germinatives des embryons dénudés, à la lumière, aux températures les plus basses (8° et 11°C) ainsi qu'une diminution générale des temps de latence à toutes températures.

Ces effets légèrement favorisants sont également perceptibles sur les courbes d'HARRINGTON (Fig. 5).

Les graines aussi sont sensibles à la lumière mais de façon plus nuancée que les embryons : aux températures les plus basses et jusqu'aux températures optimales (21° - 22°C), la lumière exerce une action plutôt dépressive. Par contre, aux températures supra-optimales, elle favorise légèrement le déroulement des phénomènes de la germination. Ces manifestations sont clairement exprimées sur les courbes synthétiques d'HARRINGTON (Fig. 5). Nous sommes donc en présence d'un phénomène de photoblastie que des tests complémentaires devraient confirmer et tenter d'expliquer. Il reste également à comprendre pourquoi les embryons présentent aussi une réaction photoblastique, réaction qui, dans le cas général, exige l'intégrité des enveloppes séminales (CÔME, 1970).

III - RECHERCHE DE LA NATURE DE L'INHIBITION TÉGUMENTAIRE

On peut, tout naturellement, penser à une gêne qu'exerceraient les enveloppes lors de l'imbibition des embryons. En effet, les graines de *J. fruticans* renferment peu d'eau : des essais de déshydratation ménagée dans une étuve à 30°C ont montré qu'au moment du semis, elles n'en contiennent en moyenne, que 3,5% par rapport à leur poids. Il est donc indispensable qu'elles se réhydratent pour pouvoir germer.

L'analyse des courbes comparatives d'imbibition des graines entières et des embryons dénudés montre que ces derniers sont complètement saturés en 4h 30mn alors qu'il faut près de 8 heures pour que les graines absorbent la même quantité d'eau.

Mais ces différences, pour importantes qu'elles soient, sont encore trop faibles pour ex-

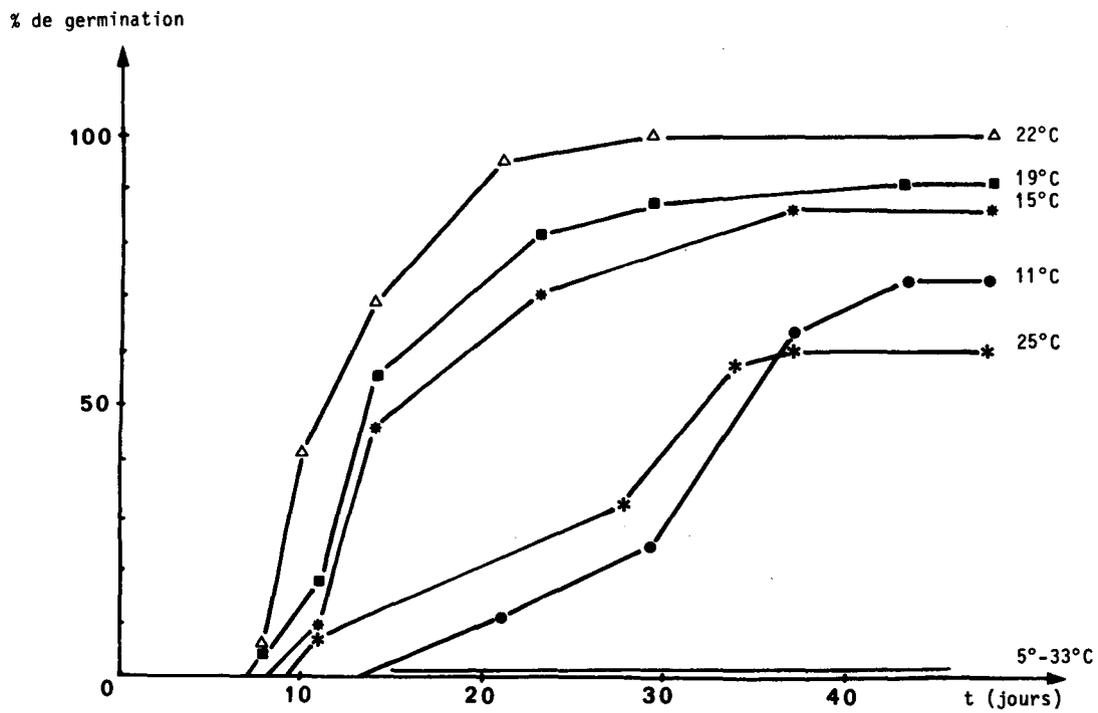


Fig. 1.- Evolution des taux de germination cumulés des semences entières de *J. fruticans*, en fonction du temps (en jours), sous différentes conditions thermiques et à la lumière continue.

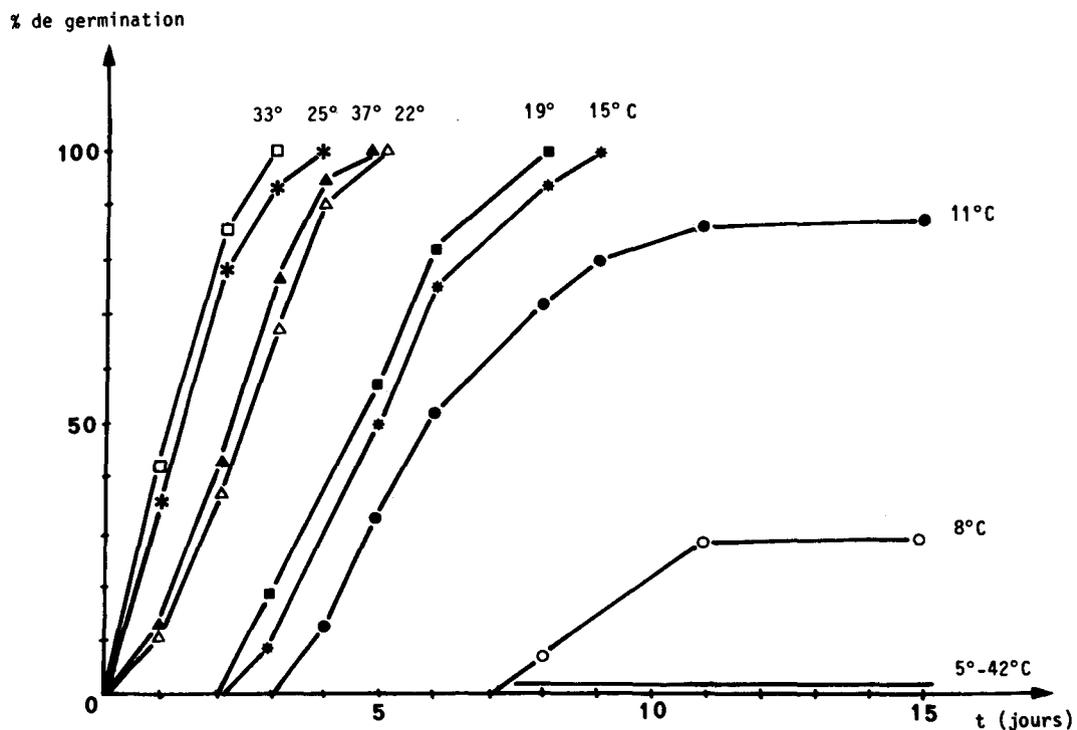


Fig. 2.- Evolution des taux de germination cumulés des embryons dénudés de *J. fruticans*, en fonction du temps (en jours), sous différentes conditions thermiques et sous lumière blanche continue.

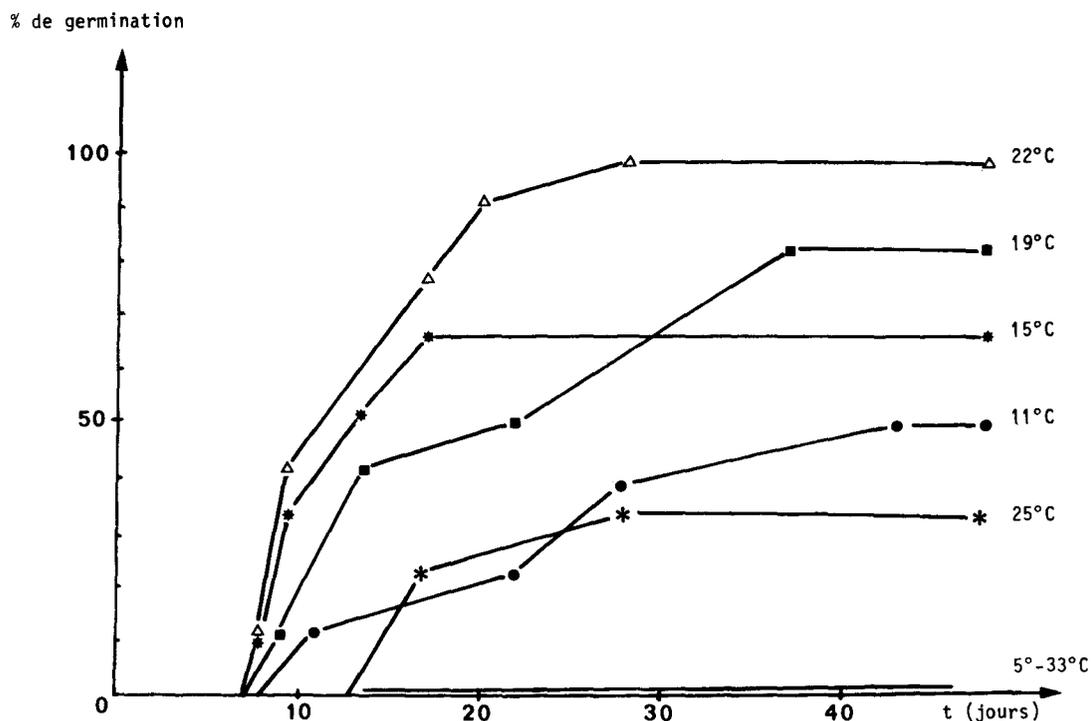


Fig. 3.- Evolution des taux de germination cumulés des semences entières de *J. fruticans*, en fonction du temps (en jours), sous différentes conditions thermiques et à l'obscurité.

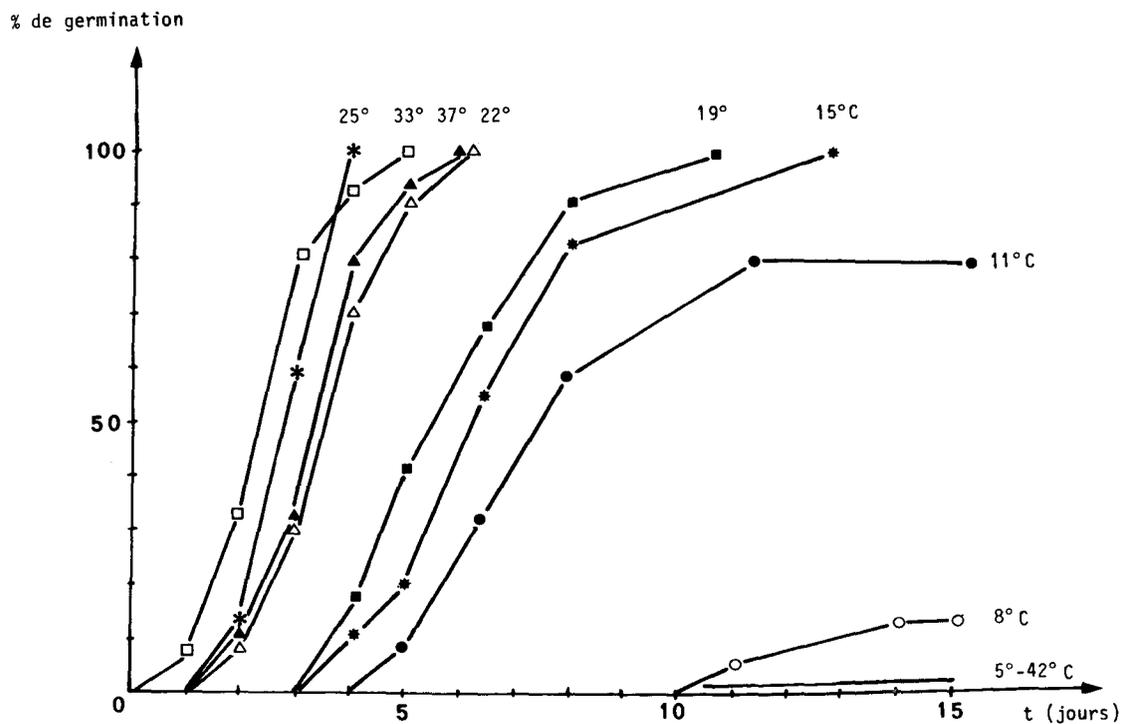


Fig. 4.- Evolution des taux de germination des embryons dénudés de *J. fruticans*, en fonction du temps (en jours), sous différentes conditions thermiques et à l'obscurité.

plier, à elles seules, l'important retard de la germination des graines par rapport à celle des embryons. Les téguments interviennent, on l'a vu, en retardant la pénétration de l'eau mais ils ne la limitent pas. Par contre, il est très possible, qu'à l'état imbibé, ces téguments limitent sévèrement l'oxygénation des embryons qu'ils enveloppent. Cette hypothèse s'accorde bien avec le fait que la gêne est d'autant plus forte que la température de germination augmente et qu'elle devient même totale aux alentours de 25°C (Fig. 1). En effet, il a été montré (CÔME, l.c.) que, d'une part, la solubilité de l'oxygène dans l'eau imprégnant les téguments diminue quand la température s'élève et que d'autre part, une élévation de température entraîne une augmentation de l'intensité du métabolisme séminal et donc des besoins accrus de l'embryon en oxygène dissous. Des expériences d'immersion des semences sous différentes hauteurs d'eau devrait permettre de vérifier la validité de cette hypothèse.

Quoi qu'il en soit, il est évident qu'il existe ici - comme chez l'olivier et divers chênes (ISTANBOULI, 1976; DOUAY, 1980; AÏSSA, 1981; LEVERT, 1982; YSARD, 1987) - deux températures optimales de germination, l'une en présence d'obstacles, l'autre - plus élevée et se rapprochant davantage de la température optimale de croissance - en leur absence.

IV - EXISTE-T-IL UNE DORMANCE EMBRYONNAIRE ?

Déposés sur de l'eau gélosée, à la lumière, entre 15° et 37°C, tous les embryons germent. Et cela, d'autant plus rapidement que la température augmente. Aux mêmes températures, à l'obscurité, donc dans une situation plus difficile, une légère dormance intrinsèque apparaît : en effet, si à 25°C, l'ensemble du lot d'embryons germe normalement, à 33°C, la germination est certes un peu plus précoce mais 20% du lot manifeste une gêne qui ira s'amplifiant jusqu'à 37°C (Fig. 2 et 4). A cette dernière température, l'ensemble de la population germe toujours à 100% mais plus lentement et après un jour de latence supplémentaire. Il existe donc une légère dormance embryonnaire qu'il conviendrait d'étudier en effectuant des explorations complémentaires à des températures très précises.

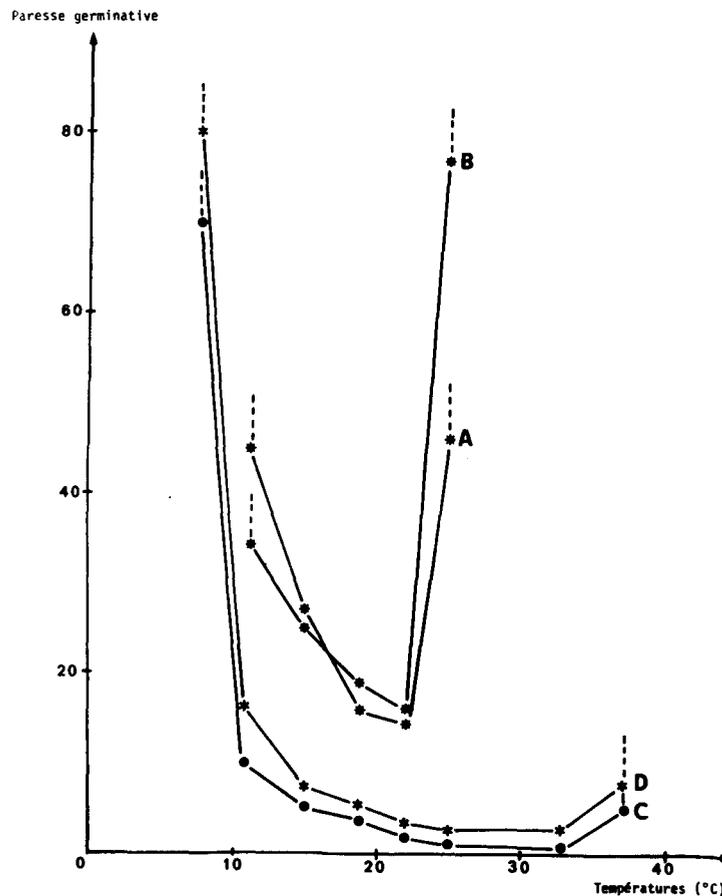


Fig. 5.- Variation de la paresse germinative des semences entières de *J. fruticans* sous lumière blanche (courbe A) et à l'obscurité (courbe B) et des embryons dénudés sous lumière blanche (courbe C) et à l'obscurité (courbe D), à différentes conditions thermiques.

DISCUSSION

A l'occasion de travaux sur la production de diaspores et leurs potentialités de germination chez quelques espèces du sud-est de la France, PUECH (1986) signale l'existence de deux types de baies chez *J. fruticans* : les plus volumineuses contiennent deux graines hémisphériques et sont mûres dès la fin de l'automne (octobre - novembre), les autres ne contiennent qu'une seule graine, plus petite, aux faces bombées et mûrissent plus tardivement (janvier). Ces deux types de fruits se rencontrent souvent sur un même rameau fructifère.

Nous avons, effectivement, observé quelquefois cette particularité de la fructification du *J. fruticans*. Mais, pour cette première approche, il ne nous a pas paru utile de traiter séparément les deux types de graines dans nos tests, tant les différences qui les séparent sont fluctuantes et quelquefois mal aisées à percevoir.

Quoi qu'il en soit, nos résultats expérimentaux diffèrent de ceux obtenus par PUECH (l.c.). Selon cet auteur, en effet :

* à 24-25°C, aucune graine ne germe à l'obscurité. Dans nos propres tests et dans les mêmes conditions, 33% germent.

* à 20-22°C, à la lumière, les graines jumelles (issues de gros fruits) germent mieux que les graines solitaires. Les taux maximaux, pour les premières s'échelonnent entre 40% et 77% pour les récoltes d'automne et entre 80% et 100% pour les fruits d'hiver. Mais la germination s'étale sur 3 à 8 mois. Aux mêmes températures, en 30 jours, la totalité des graines que nous avons testées avait germé. Or parmi celles-ci, compte tenu du mode d'échantillonnage, il y avait forcément des graines solitaires.

* toujours selon PUECH, les petites graines sont aptes à la germination dès l'automne et avec un pourcentage supérieur à celui des prélèvements hivernaux (80% contre 46%, obtenus en 5 à 7 mois, à 20-22°C et à la lumière). Dans les expériences correspondantes que nous avons menées, les petites graines ne manifestent pas ce comportement particulier.

La disparité entre les résultats de PUECH et les nôtres est donc importante. En première analyse, elle ne peut se comprendre, sinon s'expliquer, que par les différences de conditions expérimentales sous lesquelles se sont déroulées les études respectives.

En effet, pour ses tests de germination, PUECH utilise conjointement des graines décortiquées et des fruits entiers non rincés. Pour notre part, nous avons toujours soigneusement décontaminé les graines. Il n'est pas interdit de penser que les bains successifs de désinfectants suivis de plusieurs rinçages à l'eau distillée aient eu une influence favorisante sur le déclenchement des processus germinatifs. Il est cependant difficile de l'affirmer, tant les conditions expérimentales auxquelles ont été, ensuite, soumises les semences sont dissemblables.

Elles diffèrent en particulier, par :

- la nature des récipients et des milieux de culture, boîtes de Pétri contenant du coton et du papier filtre humidifié, d'une part, tubes fermés par un tampon de coton cardé contenant de l'eau gélosée et placés sous un film plastique, d'autre part.
- la nature de la lumière : lumière du jour ou lumière blanche artificielle.
- la durée d'éclairement : rythme nyctéméral naturel d'une part, lumière ou obscurité continues, de l'autre.

Ceci précisé, il reste à vérifier si les deux types de graines précédemment définis présentent des comportements germinatifs réellement différents. Cette question mérite d'être reprise dans des conditions expérimentales bien définies.

Sur le plan pratique, la transposition en grandeur réelle de nos meilleurs résultats expérimentaux a été tentée : des semis de près de 200 graines ont ainsi été effectués en terrine contenant de la terre de jardin, à la lumière du jour, sous serre et à une température de 18-22°C. Les semences ont germé dans leur quasi-totalité : il semble donc aisé d'obtenir, par cette voie, une multiplication rapide (mais non conforme) de *J. fruticans*. Encore faudra-t-il préciser pendant combien de temps les graines conservent leur potentialité germinative.

BIBLIOGRAPHIE

- AÏSSA D. (1981). Etude expérimentale de la germination du chêne vert (*Quercus ilex* L.).
Thèse de 3^o cycle. Aix-Marseille III.
- CÔME D. (1970). Les obstacles à la germination. *Masson et cie. Paris.*
- DOUAY F. (1980). Etude expérimentale de la germination et plus particulièrement de l'activation des semences de l'olivier (*Olea europaea* L.). *Thèse de Doctorat ès Sciences. Aix-Marseille III.*
- HARRINGTON J.-F. (1962). The effect of temperature on the germination of several kinds of vegetable seeds. *XVI th Intern. Hort. Cong. (Bruxelles). 2:435-441.*
- ISTANBOULI A. (1976). Etude expérimentale sur la nature des périodes de repos des semences et des bourgeons de l'olivier (*Olea europaea* L.). *Thèse de Doctorat ès Sciences. Aix-Marseille III.*
- LEVERT J. (1982). Contribution à l'étude de la physiologie de la germination du chêne pédonculé (*Quercus robur* L.). *Thèse de 3^o cycle. Clermont-Ferrand II.*
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le sud-est continental français. *Thèse de Doctorat ès Sciences. Aix-Marseille III.*
- PUECH S. (1986). Production des diaspores et potentialités de germination chez quelques espèces à fruits charnus, ornithochores, dans le sud de la France. *Ecologia Mediterranea XII, 1-2: 103-123.*
- YSARD A. (1987). Etude expérimentale de la germination de deux chênes méditerranéens: le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) et le chêne kermès (*Quercus coccifera* L.).
Thèse de 3^o cycle. Aix-Marseille III.

Nitrogen concentrations in the leaves of different mediterranean woody species.

A. ESCUDERO*
 J.J. MANZANO*
 J.M. DEL ARCO*

RESUME - Une étude comparative de la concentration foliaire de l'azote a été réalisée chez plusieurs espèces ligneuses méditerranéennes. Les concentrations son inférieures dans les espèces à longévité foliaire majeure. Ces espèces sont, donc, à ce niveau, plus efficaces pour l'utilisation des éléments minéraux puisqu'elles sont capables de maintenir une biomasse foliaire majeure avec une quantité d'éléments minéraux immobilisés plus petite. De plus, les espèces arbustives des sous-bois présentent également des concentrations foliaires d'azote plus faibles, ce qui est dû à leur position subordonnée dans l'écosystème.

SUMMARY - A comparative study was conducted on the leaf nitrogen contents of different Mediterranean woody species. The concentrations of this nutrient were found to be smaller in the species whose leaves have the greatest longevity. From this point of view, these species are therefore more efficient in nutrient use since they are able to maintain a greater leaf biomass with lesser quantities of immobilized nutrients. Moreover the species of the understorey also maintain lower concentrations of leaf nitrogen due to the subordinate position they occupy in the ecosystem.

KEY - WORDS: Foliar analysis, nitrogen, nutrient use, Mediterranean woody species.

INTRODUCTION

Foliar analysis is one of the procedures normally used for the characterization of the nutritional status of plants, particularly when studying woody species (GUHA and MITCHELL, 1966; MILLER and MILLER, 1976). This method often yields clearer information than soil analyses owing to the difficulty inherent to relating the data provided by these latter methods to the availability of plant nutrients (SPECHT and MOLL, 1983). In fact, foliar analysis is not able to clearly describe the nutritional status of plants either, above all when performing interspecific comparisons which include the existence of different strategies for nutrient use (CHAPIN, 1980). However, the utility of the data supplied by this method is evident. On one hand, it permits one to correctly estimate the budget of transference and retention of nutrients in ecosystems (REMEZOV, 1959; DENAEYER - DE SMET, 1969); on the other, it may be considered as a measurement of the efficiency of plant species in nutrient use since in the long run it represents the inverse of the quantity of dry matter produced per gram of nutrient (CHAPIN, 1980). Finally, in the case of nitrogen, leaf concentrations of this nutrient show a positive correlation with photosynthetic efficiency (MATTSON, 1980). It may thus be concluded that foliar analysis is a method of undoubtable value in the study of nutrient economy in phytocoenosis.

As is the case of many other parameters, this aspect of the nutrient cycle remains to be fully elucidated in Mediterranean ecosystems. These formations have been overlooked compared with the endeavours made in other latitudes concerning the quantification of nutrient and energy transfers in forest ecosystems. Naturally, this is regrettable for gaining insight not only into Mediterranean ecosystems but also into the general dynamics of nutrients in all woody formations. Mediterranean vegetation offers several types of adaptations (evergreenness, sclerophylly, vernal and summer

 *Department of Ecology, University of Salamanca, 37008 Salamanca (Spain)

abscission, etc.) (MOONEY, 1981) which make this region very interesting because, regardless of the origin of such adaptations, "a posteriori" they have a profound effect on the overall properties of the nutrient cycle.

To compensate for this missing information, in the present work we studied the concentrations of nitrogen in the leaves of several different woody species from the Central - Western part of the Iberian Peninsula over a complete annual cycle. Often, nitrogen is the main limiting element in forest ecosystems; accordingly it is usually affected by intense retranslocation into the plant. For this reason, apart from the above-mentioned direct relationship with photosynthetic efficiency, and other processes essential for the plant, we chose this element in a first approach to the study of nutrient economy of these species.

STUDY AREA AND METHODS

The species selected for experimental work were the following: *Quercus suber* L., *Q. faginea* Lam., *Q. rotundifolia* Lam., *Q. pyrenaica* Willd., *Pinus pinea* L., *P. halepensis* Miller, *P. pinaster* Aiton, *P. nigra* Arnold, *P. sylvestris* L., *Ulmus minor* Miller, *Acer monspessulanum* L., *Fraxinus angustifolia* Vahl., *Prunus spinosa* L., *Pyrus bourgaeana* Decne, *Crataegus monogyna* Jacq., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertner, *Frangula alnus* Miller, *Salix atrocinera* Brot. and *Salix x secaliana* Pau et Vicioso. They include evergreen species with prolonged leaf longevity, evergreen species with short leaf longevity and marcescent and deciduous species. These different habits profoundly affect nutrient relationships in plants (CHABOT and HICKS, 1982). The set of species selected, therefore, allows one to compare these contrasting habits and to elucidate the way they affect leaf nitrogen levels.

All the species studied were distributed over seven sites situated between latitudes 41° 50' N and 40° 35' N and longitudes between 5° 20' W and 6° 25' W. The plots were selected in view of their high species diversity, which permitted comparisons among species with minor environmental variations. Altitudes range between approximately 700 and 880 m a.s.l. Some climatic differences exist between the plots, which have mean annual rainfalls between 430 and 650 mm and mean annual temperatures between 12.2 °C and 13.4 °C. Fig. 1 shows the climatic diagrams representative of two contrasting groups of plots. The first (at the left) is typical of areas populated by mixtures of *Quercus rotundifolia*, *Pinus pinea*, *P. halepensis*, *P. pinaster*, *P. nigra*, *P. sylvestris*, *Pyrus bourgaeana* and *Crataegus monogyna* (plots 1 and 2). The second is typical of mixtures of *Quercus suber*, *Q. faginea*, *Q. rotundifolia*, *Q. pyrenaica*, *Ulmus minor*, *Acer monspessulanum*, *Fraxinus angustifolia*, *Prunus spinosa*, *Pyrus bourgaeana*, *Crataegus monogyna*, *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus*, *Salix atrocinera* and *Salix x secaliana* (plots 3, 4, 5, 6 and 7). The main differences between the two diagrams lie in the lengths of the dry season and in the winter excess of rainfall. These differences, together with certain variations in soil composition, permit the existence of species with different requirements. Moreover in plots 3 and 6 a certain spatial heterogeneity exists owing to the presence of streams which cause gradients in soil humidity and depth. Some of the species were present at more than one site. *Quercus rotundifolia* is present at six of the sites, pointing to its marked capability for survival under extreme conditions. *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus* and *Salix* spp. are limited to the more humid zones on streambanks. *Pinus* spp. occupy more xeric and oligotrophic zones. Finally, *Pyrus bourgaeana* and *Crataegus monogyna* are also able to inhabit zones of very different climatic characteristics but always as understory species.

Leaf samples were taken monthly over a whole year with a view to following the seasonal variation in nutrient contents. This precaution is essential in any foliar analysis program since the variations in contents that the leaves continually undergo during their development make it necessary to use sufficiently representative means (GUHA and MITCHELL, 1966). In all cases leaves from a high number of trees were taken and pooled in order to obtain an estimate of mean concentrations in each plot. In the case of evergreen species, the leaves corresponding to different age classes were separated. Finally, nitrogen concentrations were determined by the Kjeldahl method.

Leaf nitrogen concentrations in each of the species were calculated as the means of the monthly values during the periods of time when concentrations are most stable. This implies excluding

the initial and final periods of leaf development, during which intense changes in nitrogen concentrations occur (Fig. 2). According to our data, in the case of the deciduous species, this period of more or less stable concentrations ranges between August and October; accordingly, these months were selected for calculation of the representative means of each species. For the evergreen species, a mean concentration for each of the age classes was also calculated.

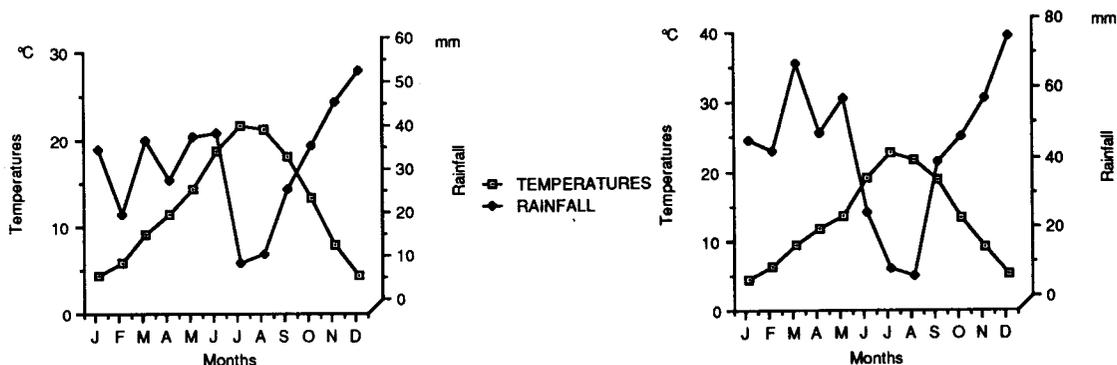


Fig. 1 - Climatic diagrams representative of two contrasting groups of plots.

Moreover, on plots 1, 2, 3 and 5 leaf litter fall was also controlled over one year using four litter traps for each plot (ESCUDERO and DEL ARCO, 1987). Annual leaf litter production was multiplied by mean leaf longevity for each species to calculate leaf biomass values.

RESULTS AND DISCUSSION

Table 1 shows the mean nitrogen concentrations together with their coefficients of variation throughout the period selected (see above) for the leaves of different species. The first peculiarity is the difference between the deciduous and evergreen species; this undoubtedly reflects the different adaptive strategies adopted by each. On calculating the means for the different sets of species, it is seen that the mean concentration of nitrogen in the leaves of up to one year old of conifer species is approximately 1.10 %. For evergreen hardwoods, the figure is 1.45 %. Finally, in the deciduous species, the mean concentration rises to 1.74 %. Moreover, among the evergreen species, those with the shortest leaf longevity also usually show the highest nitrogen concentrations.

Accordingly, the inverse relationship between leaf longevity and nitrogen concentrations seems to be clear. This same correlation has been pointed out by GRAY (1983) and DAY and MCGINTY (1975). It can also be noted among the species occupying the same plot (Table 1), such that it is evidently not due to differences in soil fertility but most likely to dilution phenomena, in turn due to the greater amount of leaf biomass generally shown by evergreen species (Table 2). If it is accepted that nutrient concentrations inversely represent the efficiency of their use for the synthesis of organic matter (CHAPIN, 1980), one must conclude that the evergreen species are more efficient in the sense of them clearly being able to maintain a greater leaf biomass with respect to their nutrient mass. The same conclusions may be drawn when considering the maximum annual concentrations as a measure of the efficiency of production of leaf mass per unit of nitrogen invested, according to the criteria of KOST and BOERNER (1985). Evergreen species are more common on more infertile soils (MONK, 1966) such that from this point of view, the species best adapted to poor soils maintain a greater efficiency in the use of nitrogen.

The low concentration of leaf nitrogen in the species with high leaf longevity must undoubtedly contribute to reducing their photosynthetic capacity (MOONEY, 1981). These species counteract such a limitation by maintaining a greater leaf biomass. Table 2 shows the leaf biomasses for some of the species studied by us, ordered by plots. Such biomasses are nearly always higher, within each plot, in the species with greatest leaf longevity because these species accumulate the leaf

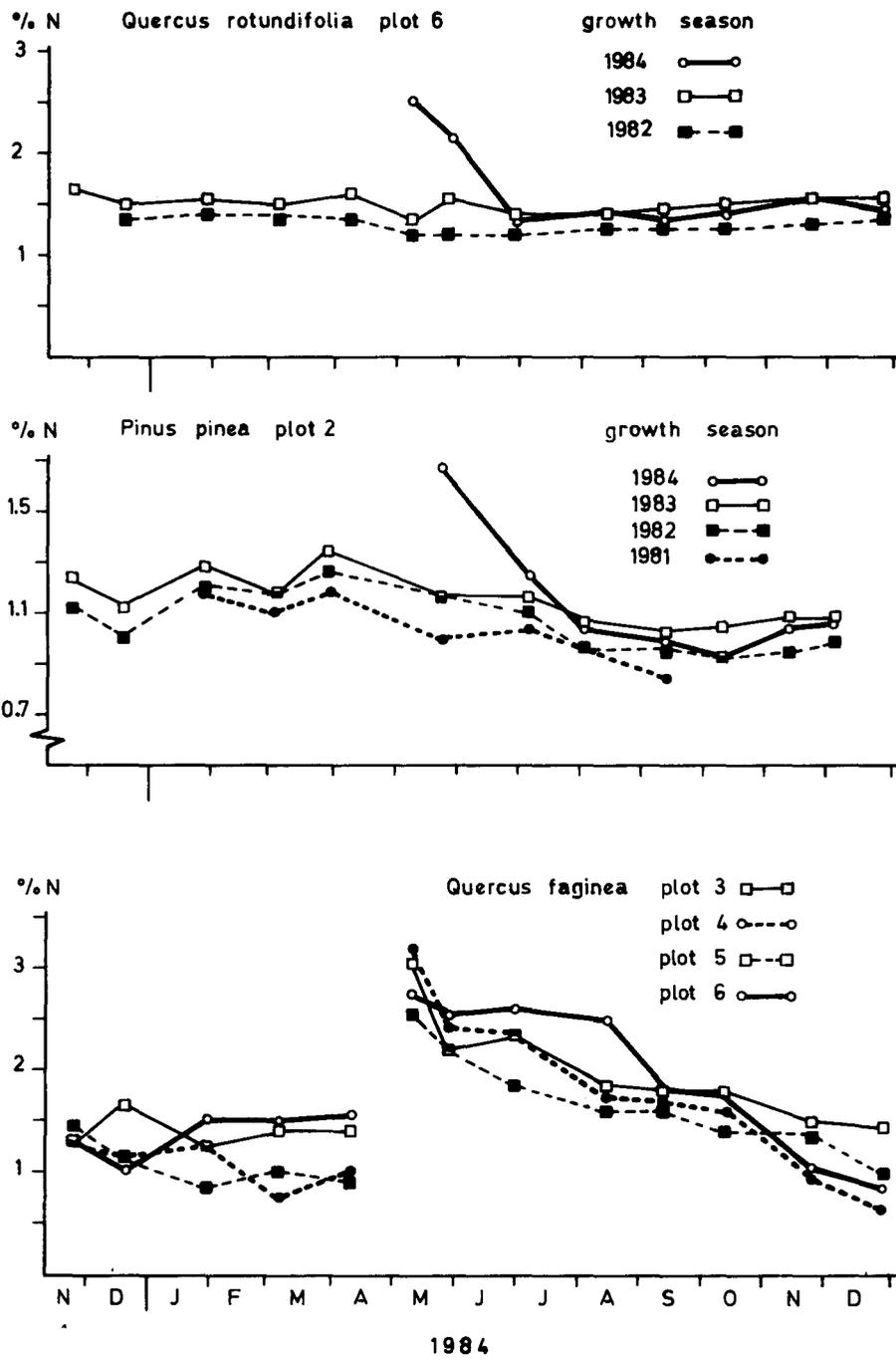


Fig. 2 - Seasonal patterns of nitrogen concentration in leaves of different woody species.

SPECIES	PLOT	AGE CLASSES (YEARS)	N CONTENT (%)	COEFFICIENT OF VARIATION (%)
<i>Pinus pinaster</i>	1	up to 1	0.81	6.33
"	1	1-2	0.77	11.64
"	1	2-3	0.76	11.46
"	1	3-4	0.71	9.44
"	1	4-5	0.70	12.99
"	1	5-6	0.64	10.21
"	2	up to 1	0.94	13.87
"	2	1-2	0.83	15.33
"	2	2-3	0.74	17.58
"	2	3-4	0.71	20.38
"	2	4-5	0.66	36.99
<i>Pinus pinea</i>	1	up to 1	1.23	15.46
"	1	1-2	1.11	13.
"	1	2-3	0.98	12.12
"	1	3-4	0.92	11.72
"	2	up to 1	1.16	8.36
"	2	1-2	1.07	11.25
"	2	2-3	1.03	11.44
"	2	3-4	0.75	-
<i>Pinus halepensis</i>	1	up to 1	1.21	5.58
"	1	1-2	1.07	8.28
"	1	2-3	0.97	7.55
"	1	3-4	0.86	5.46
"	1	4-5	0.81	6.07
<i>Pinus nigra</i>	2	up to 1	0.97	6.72
"	2	1-2	0.90	6.21
"	2	2-3	0.86	7.63
"	2	3-4	0.85	7.58
<i>Pinus sylvestris</i>	2	up to 1	1.24	4.89
"	2	1-2	1.17	5.69
"	2	2-3	1.11	5.57
"	2	3-4	1.12	4.09
<i>Quercus rotundifolia</i>	1	up to 1	1.36	6.21
"	1	1-2	1.31	7.52
"	2	up to 1	1.44	5.25
"	2	1-2	1.11	5.75
"	3	up to 1	1.58	4.71
"	3	1-2	1.43	7.09
"	3	2-3	1.31	3.05
"	4	up to 1	1.38	5.96
"	4	1-2	1.12	9.77
"	5	up to 1	1.48	3.70
"	5	1-2	1.24	5.22
"	5	2-3	1.02	7.74
"	6	up to 1	1.51	5.27
"	6	1-2	1.30	6.14
"	6	2-3	1.22	13.39
<i>Quercus suber</i>	3	up to 1	1.37	17.37
"	5	up to 1	1.51	10.43
"	5	1-2	1.30	7.36
<i>Crataegus monogyna</i>	2		1.38	11.39
"	3		1.32	11.34
"	5		1.45	3.25
<i>Pyrus bourgaeana</i>	2		1.45	15.09
"	5		1.29	17.92
<i>Prunus spinosa</i>	3		1.46	-
<i>Acer monspessulanum</i>	3		1.30	22.69
<i>Quercus faginea</i>	3		1.81	1.91
"	4		1.67	4.90
"	5		1.53	6.05
"	6		1.86	7.25
<i>Quercus pyrenaica</i>	3		1.93	11.73
"	4		2.01	12.15
"	5		2.04	14.47
"	6		1.81	4.99
<i>Ulmus minor</i>	5		1.74	12.91
"	7		2.31	9.95
<i>Fraxinus angustifolia</i>	3		1.98	30.77
"	6		1.65	16.89
<i>Salix x secaliana</i>	3		1.88	3.84
<i>Salix atrocinerea</i>	6		1.97	8.36
<i>Frangula alnus</i>	3		1.95	4.94
<i>Alnus glutinosa</i>	3		2.33	8.96

Table 1 - Average foliar nitrogen concentration (% dry weight) of the species studied.

productions of several years. In this way, a lower photosynthetic rate is compensated by a greater volume of photosynthetic tissue. This is yet another advantage associated with greater leaf longevity that perhaps has been overlooked in the hypotheses advanced up until now to account for patterns of leaf life span (see CHABOT and HICKS, 1982).

Another outstanding characteristic is the generalized lower concentration range in the understorey species (Table 1). In particular, *Crataegus monogyna*, *Pyrus bourgaeana*, *Prunus spinosa* and *Acer monspessulanum*, which occur commonly as understorey species, maintain much lower leaf nitrogen concentrations than those of other deciduous species and are comparable and even lower than those of the evergreen hardwoods. This peculiarity can also be seen in the results reported by DAY and MCGINTY (1975), although the same is not true in most of the species described by SPECHT and MOLL (1983). This characteristic of the understorey species is probably due to the subordinate position that they occupy in the ecosystem which obliges them to adapt to the poor conditions created by the strong competition with the dominant species.

SPECIES	PLOT	LEAF BIOMASS (kg/ha)	LEAF LONGEVITY (years)
<i>Quercus rotundifolia</i>	1	7874	2
<i>Pinus pinea</i>	1	2985	2.5
<i>Pinus halepensis</i>	1	3758	3
<i>Quercus rotundifolia</i>	2	3278	2
<i>Pinus pinea</i>	2	3800	2.5
<i>Pinus pinaster</i>	2	5916	3
<i>Crataegus monogyna</i>	2	1020	1
<i>Pyrus bourgaeana</i>	2	1940	1
<i>Quercus rotundifolia</i>	3	8994	2
<i>Quercus suber</i>	3	9169	1.5
<i>Quercus pyrenaica</i>	3	4483	1
<i>Quercus faginea</i>	3	3424	1
<i>Fraxinus angustifolia</i>	3	2808	1
<i>Acer monspessulanum</i>	3	1601	1
<i>Prunus spinosa</i>	3	957	1
<i>Quercus rotundifolia</i>	5	6644	2
<i>Quercus suber</i>	5	7934	1.5
<i>Quercus pyrenaica</i>	5	2262	1
<i>Quercus faginea</i>	5	1497	1
<i>Crataegus monogyna</i>	5	345	1
<i>Pyrus bourgaeana</i>	5	931	1

Table 2 Leaf biomasses (kg/ha) and mean leaf longevity (years) of different woody species.

The low concentrations of leaf nitrogen in the understorey species must also reduce their photosynthetic rate. Nevertheless, since the intensity of light in their habitat is also likely to be suboptimum, the lack of appropriate protein contents would in fact probably not constitute a limiting factor.

Finally, among the deciduous species, those inhabiting sites closest to streamsides might also be distinguished from the rest. Among the riparian species, are *Alnus glutinosa*, *Frangula alnus* and *Salix* spp.; *Quercus pyrenaica*, *Q. faginea* and *Ulmus minor*, by contrast, appear in more xeric sites, while *Fraxinus angustifolia* frequently appears in an intermediate position. In fact, in spite of the evident difference in fertility of the habitats of each group of species, no important differences can be seen between them in terms of leaf nitrogen levels. Only the alder, because of its symbiotic nitrogen-fixing capacity, maintains leaf concentrations of this nutrient that are clearly higher than in the rest of the species. Undoubtedly, in this case the lack of variation in nitrogen concentrations

SPECIES	COARSE SAND (%)		FINE SAND (%)		SILT (%)	CLAY (%)	
<i>Pinus pinea</i>	20.9		53.2		7.2	17.1	
<i>Pinus pinaster</i>	20.6		55.5		7.0	15.1	
<i>Quercus rotundifolia</i>	23.7		47.7		7.5	17.9	

SPECIES	pH	O.M. (%)	N (%)**	C/N	Ca (mg/100g)*	K (mg/100g)*	P (mg/100g)*
<i>Pinus pinea</i>	5.38	1.28	0.044	16.72	64.4	9.63	0.36
<i>Pinus pinaster</i>	5.27	1.34	0.044	17.26	55.8	5.92	0.38
<i>Quercus rotundifolia</i>	5.21	2.37	0.088	15.66	68.4	10.07	0.45

* Available

** Total

Table 3 - Physical and chemical properties of the soil from plot 2.

as a function of the characteristics of the habitat is due to the different strategies employed by each group of species. *Quercus* spp., pertaining to highly oligotrophic sites, maintain all the characteristics of the slow-growing species of infertile soils (CHAPIN, 1980), with their capacity for luxury consumption of nutrients to thus maintain relatively high leaf levels. Conversely, the riparian species respond to the high availability of nitrogen of their environment with an enhancement of growth, which helps to dilute the concentrations of this element. Almost certainly, this must be the main reason why *Fraxinus angustifolia* maintains such a low level of leaf nitrogen on one of the plots where this species was studied.

Regarding comparisons with the data of other authors, these are always hindered by the variability in the sampling methods employed and by the strong effects that such methods, particularly the sampling dates, have on the results obtained. With respect to the figures offered by SPECHT and MOLL (1983), our own would be situated between those corresponding to moderately-weakly leached soils (between mesotrophic and eutrophic). This finding is to a certain extent surprising in view of the extraordinary poverty of the soils of the zones studied by us (see for example the data for plot 2 in Table 3), which would be better classified as belonging to the strongly-leached group of soils (oligotrophic). This highlights yet again the difficulty of correctly interpreting the data provided by soil analyses in terms of the nutritional status of plant species.

REFERENCES

- CHABOT B F., HICKS D. J. (1982). The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13, 229-259.
- CHAPIN F. S. (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11, 233-260.
- DAY F. P., MCGINTY D. T. (1975). Mineral cycling strategies of two evergreen tree species on a southern Appalachian watershed. In: *Mineral cycling in southeastern ecosystems* (F. G. Howell, J. B. Gentry and M. H. Smith, eds.), ERDA Symposium series, 736-743.
- DENAËYER-DE SMET S. (1969). Teneurs en éléments biogènes des tapis végétaux dans les forêts caducifoliées d'Europe. In: *Productivité des écosystèmes forestiers*, Unesco, 515-524.
- ESCUADERO A., DEL ARCO J. M. (1987). Ecological significance of the phenology of leaf abscission. *Oikos*, 49, 11-14.
- GRAY J. T. (1983). Nutrient use by evergreen and deciduous shrubs in southern California. I. Community nutrient cycling and nutrient-use efficiency. *J. Ecol.*, 71, 21-41.
- GUHA M. M., MITCHELL R. L. (1966). The trace and major element composition of the leaves of some deciduous trees. II. Seasonal changes. *Pl. Soil*, 24, 90-112.
- KOST J. A., BOERNER R. E. J. (1985). Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia*, 66, 602-606.
- MATTSON W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11, 119-161.
- MILLER H. G., MILLER J. D. (1976). Analysis of needle fall as a means of assessing nitrogen status in pine. *Forestry*, 49, 57-61.
- MONK C. D. (1966). An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47, 504-505.
- MOONEY M. A. (1981). Primary production in Mediterranean-climate regions. In: *Mediterranean-type shrublands* (F. di Castri, D. W. Goodall and R. L. Specht, eds.), Elsevier, 249-256.
- REMEZOV N. P. (1959). Methods of studying the biological cycle of elements in forests. *Soviet Soil Sci.*, 1, 71-79.
- SPECHT R. L., MOLL E. J. (1983). Mediterranean-type heathlands and sclerophyllous shrublands of the world: an overview. In: *Mediterranean-type ecosystems: the role of nutrients* (F. J. Kruger, D. T. Mitchell and J. U. M. Jarvis, eds.). Springer-Verlag, 41-65.

Light intensity effects on dynamic growth of kermes oak (*Quercus coccifera* L.).

Z. KOUKOURA★

SUMMARY - Kermes oak (*Quercus coccifera* L.) is a sclerophyllous evergreen shrub of the Mediterranean region. In Greece, it grows either alone or in a mixture with other sclerophyllous species in shrublands or as an understory in the *Pinus brutia* forests.

The effect of light intensity on growth and productivity of Kermes oak plant at two phenological stages were investigated under two different light regimes: as an understory species in a *P. brutia* forest and in adjacent open shrublands.

Leaf area (LA), twig length (L), leaf weight (W), total dry matter production and total non-structural carbohydrate content (TNC) were measured both at the flash-growth stage and at the end of the growing season, both in shaded and sun plants.

The specific leaf weight (SLW), relative growth rate (RGR) and the unit leaf ratio (ULR) were also estimated.

Shaded plants had higher growth, LA (8,5% and 27%) and L (44% and 29%) respectively at the flash-growth stage and at the end of the growing season, but lower dry matter production as compared with the open-grown plants.

The SLW and RGR had the same growth rate in the sun- and shade-grown plants, while the ULR was found to have lower values under low light intensities. This is an indication that the lower dry matter production in the shaded plants as compared to the sun plants was probably due to the higher respiration loss of the former than of the latter plants. This is supported by the lower content in T.N.C. found in shaded plants as compared to the sun plants.

Key words: *Q. coccifera*, specific leaf weight, relative growth rate, unit leaf ratio.

RESUME - Les effets du rayonnement solaire sur la croissance de *Q. coccifera* en conditions naturelles ont été étudiés.

La surface foliaire (LA), la longueur des tiges (L), le poids des feuilles (W), la production totale en matière sèche, le poids spécifique des feuilles (SLW), le taux de croissance de la biomasse (RGR), le taux de croissance de la biomasse totale par unité de surface foliaire (ULR) et la teneur en hydrates de carbone non structuraux (TNC) ont été estimés chez *Quercus coccifera* au sein de deux stations différentes: le sous-bois de *Pinus brutia* et l'extérieur du bois.

Les résultats observés suggèrent que les valeurs de RGR et de LW sont du même ordre dans les deux stations. C'est l'indication qu'une production de matière sèche plus faible chez les plantes du sous-bois par rapport à celle des plantes situées à l'extérieur du bois, serait due à une plus forte respiration, ainsi que l'indique la valeur de TNC.

INTRODUCTION

The response of plants to various light intensities is a characteristic that determines the distribution and abundance of different species and ecotypes (LARCHER, 1980). Also, light intensity affects the plant's morphogenesis and productivity. DOWNS and HELLMERS (1975) reported that plant development and dry matter production were correlated with the intensity and duration of light.

Shaded plants, as compared to those grown in full sunlight, often have a lower fresh weight/leaf area ratio and average level of dry matter production (BOARDMAN, 1977). For example, shaded seedling of *Betula alleghaniensis* grew more in height and leaf area, while those in sunlight attained more dry weight (GORDON, 1969). On the other hand, leaf area is important in determining the percentage of solar radiation intercepted, which influences plant growth and final yield (WATSON, 1956; SINCLAIR, 1984). DUNCAN and HESKETH (1968) and KAPLAN and KOLLER (1977) have also found that leaf area has a more significant influence on the dry matter production than on CO₂ exchange rates.

Kermes oak (*Quercus coccifera*) is a sclerophyllous evergreen shrub of the Mediterranean region that covers about 1.8 million ha (Le HOUEROU, 1973). In Greece, this shrub grows either in the

★Laboratory of Range Science (236). Univ. of Thessaloniki - 54006 THESSALONIKI Greece.

open or in a mixture with other sclerophyllous species in shrublands or as an understory in the *Pinus brutia* and *Pinus halepensis* forests. In these two environments a differentiation is observed in both and productivity of the shrub.

The purpose of the present study was to investigate the effect of light intensity on the morphogenesis and productivity of Kermes oak grown in the understory of a *P. brutia* forest versus those grown in the open with full sunlight.

MATERIALS AND METHODS

The research was carried out in Macedonia, Greece, in an oak shrubland partially forested with *P. brutia* (40° 45'N latitude and 22° 58'E longitude). The site is 650 m above sea level and has a subhumid Mediterranean climate with 630 mm annual rainfall and 13° mean annual air temperature. The climatic factors during the study period are shown on Table 1.

Table 1. Climatic factors of the experimental area during the study period.

Climatic factors	April			May			June			July			August		
	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.	Max.
Temperature (°C)	6	10	13	12	18	20	16	22	26	15	22	26	16	22	27
Relative humidity (%)		72			59			57			56			62	
Rainfall (mm)		62			81			29			81			51	
Potential evapotranspiration (mm/day)		3			7			9			10			7	
Y E A R 1983															
Temperature (°C)	9	15	19	14	18	22	14	19	22	18	23	26	17	21	25
Relative humidity (%)		57			58			64			59			59	
Rainfall (mm)		21			53			115			167			76	
Potential evapotranspiration (mm/day)		6			7			6			9			8	

Nine Kermes oak shrubs of the same morphological appearance were selected. Five of the nine shrubs were in the understory of the forest (shaded plants) and the rest in the adjacent open area (sun plants). The shaded shrubs were exposed to variable light intensities because of the interception of solar radiation by the tree canopy, while the sun shrubs were fully exposed to sunlight.

The mean daily photosynthetically active radiation arriving at all four sides (north, south, east and west) of the crown was measured during the growing season. Measurements were made with a selenic photocell three times per day. The first measurement was taken at zenith, and the other two, three hours before and after zenith. Plant growth was measured by placing a 35X35 cm quadrat on each of the four sides of every shrub, and cutting all new twigs inside the quadrat. Sampling was made at the flush-growth stage (middle of May) and the end of the growing season (middle of July). In the laboratory, the following parameters were measured in randomly selected subsamples within each biomass sample containing leaf and shoot: the total leaf area (L_A) per 35X35 cm quadrat in dm^2 with a leaf area meter; the leaf and shoot weight and the mean of shoot length (L) measured after oven-drying at 105°C. The specific leaf weight (S L W) estimated with the formula $S L W = \frac{L_w}{L_A} \text{ g.dm}^{-2}$ where L_w = leaf dry weight, and L_A = leaf area of the same leaves. In addition, the relative growth rate (R G R) and the unit leaf ratio (U L R) were estimated with the formulas $R G R = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt}$ and $U L R = \frac{dw}{dt} \cdot \frac{1}{L_A}$

(EVANS, 1972) from samples which were taken from the quadrat 35X35 cm every fifteen days during the growing season. Samples of the total dry matter production were taken in the same way at the end of the growing season and dried at 105°C. The total nonstructural carbohydrate content (T.N.C) was estimated using the method suggested by DALE SMITH et al. (1964).

The relationship between light intensity and L, LA, S.L.W., and R.G.R. were tested with regression analysis (Nie et al. 1975). The means of the T.N.C. and total dry matter production were compared with the t-test (STEEL and TORRIE, 1960) at the 0.05 level of significance.

RESULTS AND DISCUSSION

The leaf area (LA), twig length (L) and weight of leaf (W) were found to differ significantly between sun and shaded plants of Kermes oak, both at the flush-growth stage and at the end of the growing season (Table 2). In shaded plants, the mean leaf area was 8.5% and 27% higher than in the sun plants at the two measurement stages. The mean twig length also differed by 44% and 29% respectively.

Table 2. Growth characteristics of Kermes oak at two growth stages, in sun and shaded plants.

	Leaf Area (LA) (dm ² /quadrat)		Twig Length (cm)		Leaf dry weight (g)	
	Flush stage	End of growing season	Flush stage	End of growing season	Flush stage	End of growing season
Sun Plants	0,887 ^a	1,64 ^a	1,76 ^a	4,30 ^a	0,027 ^a	0,034 ^a
Shaded Plants	0,970 ^b	2,12 ^b	3,13 ^b	6,09 ^b	0,022 ^b	0,026 ^b

* Means in the same column followed by similar letter are not significantly different at the 0,05 level.

Table 3. Total dry matter production of Kermes oak in sun and shaded plants.

Parameters	Sun Plants	Shaded Plants
Total	3018,7 ^a	1576,6 ^b

*Means in the same row followed by similar letter are not significantly different at the 0.05 level.

vely. However, the mean weight of the leaf was 18% and 23% lower in the shaded plants than in the sun plants for the two sampling dates.

The total dry matter production at the end of the growing season was 47,7% higher in the sun plants than in the shaded plants (Table 3).

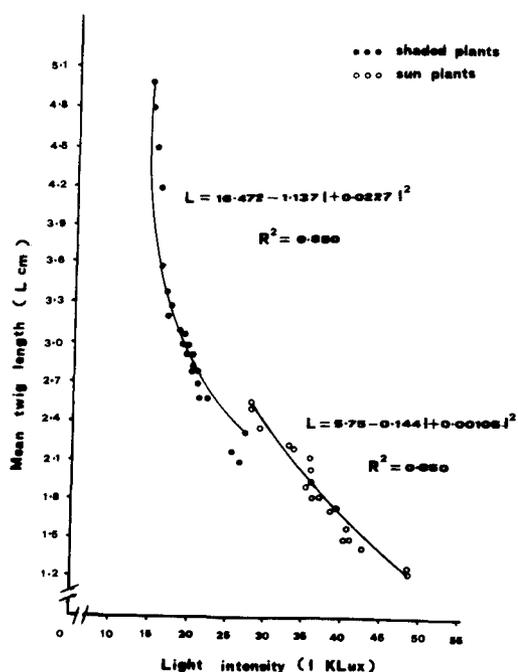


Fig. 1. Relation between mean twig length (L cm) of *Q. coccifera* and the light intensity of solar radiation (I KLux) under low intensity (shaded plants) and high intensity (sun plants). Measurements were taken at the flush growth stage

These results agree with the findings of other investigators (PACKMAN and WILLIS, 1977; LARCHER 1980). However, they do not agree with the results reported by MOHT and WEHRUNG (1960), who found that high light intensities often inhibit growth especially of the shoots. Kozłowski (1971) also claimed that the influence of solar radiation on the cell growth and the plant metabolism had a direct negative result on the growth of the leaves and the size of the shoot.

At the flush-growth stage a sharp decrease of L was observed following the increase of the light intensity, both in the sun and shaded plants (Fig. 1). At the end of the growing season, however, while the sharp decrease of L in the shaded plants continued, in the sun plants the reduction was much more gradual (Fig. 2). A similar course was followed by LA (Fig. 3). Nevertheless, the regression lines of the shade and the sun plants were parallel at the flush growth stage of the season, indicating that the latter were adapted to a higher light intensity than the former.

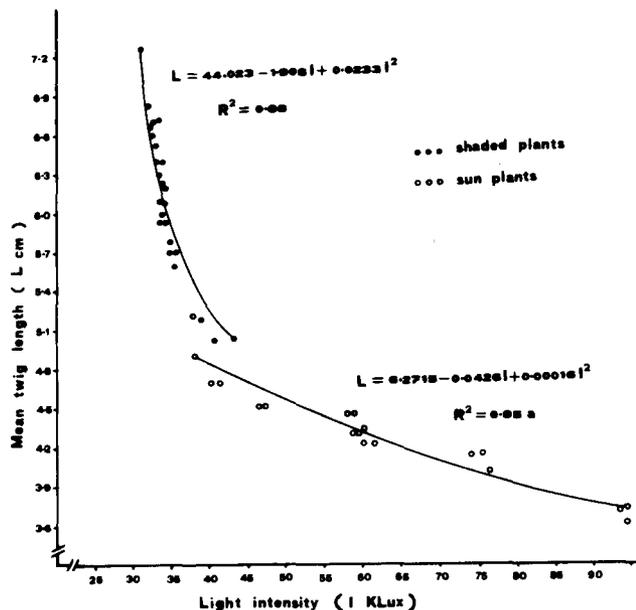


Fig. 2. Relation between mean twig length (L cm) of *Q. coccifera* and the light intensity of solar radiation (I KLux) under low intensity (shaded plants) and high intensity (sun plants). Measurements were taken at the end of the growing season.

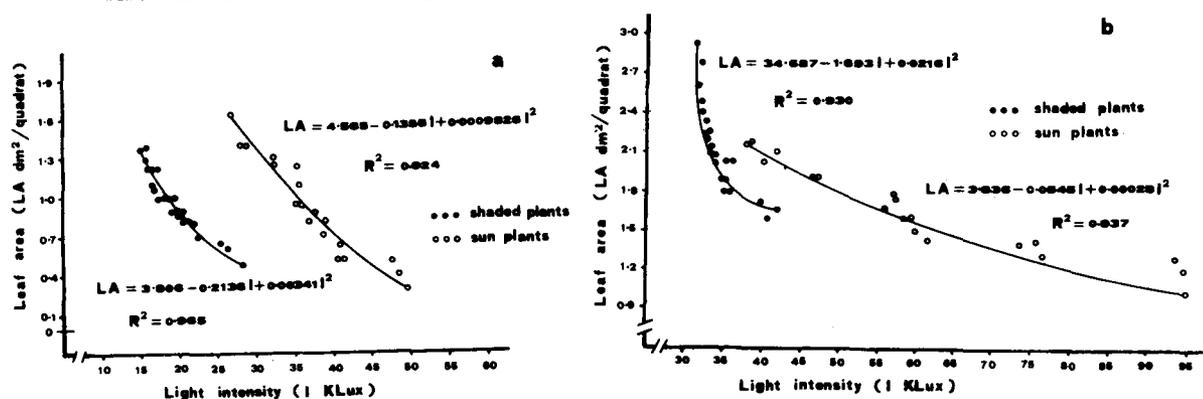


Fig. 3. Relation between leaf area (LA dm²/quadrat) of *Q. coccifera* and the light intensity of solar radiation (I KLux) under low intensity (shaded plants) and high intensity (sun plants). Measurements were taken at the flush growth stage (a) and in the end of the growing season (b).

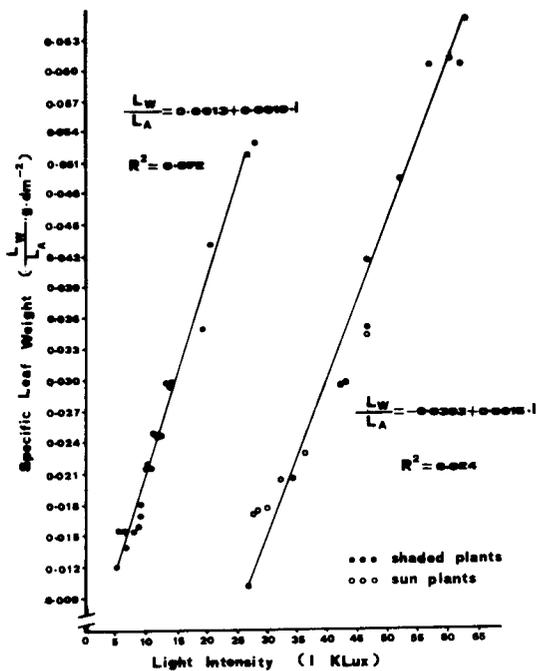


Fig. 4 - Relation between the specific leaf weight ($L_w/L_A \text{ g. dm}^{-2}$) of *Q. coccifera* and the light intensity of solar radiation under low intensity (shaded plants) and high light intensity (sun plants). Measurements were taken at the flush growth stage.

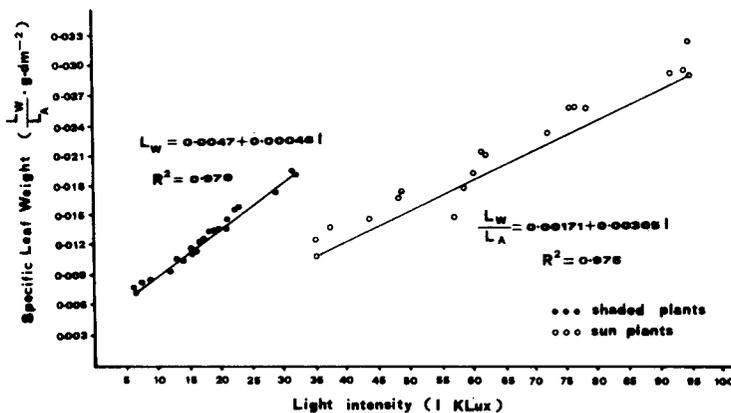


Fig. 5 - Relation between the specific leaf weight ($L_w/L_A \text{ g. dm}^{-2}$) of *Q. coccifera* and the light intensity of solar radiation under low intensity (shaded plants) and high light intensity (sun plants). Measurements were taken at the end of growing season.

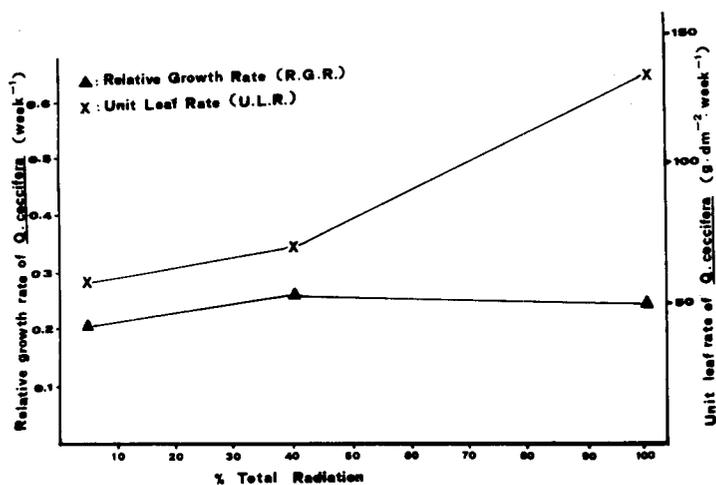


Fig. 6. Relation between Relative Growth Rate of *Q. coccifera* and Unit Rate of *Q. coccifera* and the relative solar radiation.

As far as S.L.W. is concerned, figures 4 and 5 showed that its change with the light intensity, in both treatments was about the same and the two lines were almost parallel with a higher S.L.W. in the sun plants observed. It becomes clear, therefore, that plant morphogenesis was influenced by the various light intensities received during the growing season. Besides the radian flux density, it appears that the light quality under the forest affects the various growth parameters. The shaded plants perceive light quality through the phytochrome system which subsequently mitigates the morphological reaction (FITTER and HAY 1983, LARCHER 1980). However, the same change of S.L.W., both in the sun and in the shaded plants, does not explain the higher values of the total dry matter production attained by the former (Table 3). This can be explained by the change in R.G.R. and U.L.R. in relation to light intensity. Figure 6 shows that both remain uninfluenced by the light intensity. Consequently, differences in the total dry matter production between the sun and shaded plants must be looked for at the photosynthetic level. According to EVANS (1972) the U.L.R. expresses the photosynthetic equilibrium of the plant, since

$$\text{U.L.R.} = \frac{\text{Photosynthesis} + \text{Metabolism} \pm \text{Mineral uptake} - \text{Respiration}}{\text{Leaf area}}$$

Based on this formula we may suppose that the lower values of the U.L.R. might be the result of the higher respiration cost per unit leaf area of the plants. Figure 6 shows that the lower values of the U.L.R. were observed on the lower light intensities. Therefore, the shaded plants must consume more energy than the sun plants. This conclusion is also supported by the lower content in T.N.C. found in shaded plants as compared to the sun plants (Table 4). BLAIR (1981) reports that the T.N.C. are the primary source of energy available to plants for maintaining vigor for survival and for new tissue production.

Table 4. Total non-structural carbohydrates content (T.N.C.) of Kermes oak at two growth stages, in sun and shaded plants (mg/g dry matter).

	Flush stages of growth	End of growing season
Sun	140,6* _a	121,5 _a
Shaded Plants	121,0 _b	109,9 _b

*Means in the same column following by similar letter are not significantly different at the 0,05 level.

We conclude that low light intensity influenced the morphogenesis of Kermes oak by causing a significantly higher growth of LA and L as compared to the high light intensity.

Furthermore, low light intensity does not result in a higher total dry matter production via a higher respiration loss of plants growing in a shaded rather than in a sunny environment.

BIBLIOGRAPHY

- BLAIR, B.M., 1981. Growth and nonstructural carbohydrate content of southern browse species as influenced by light intensity. *Journal Range Management*. 35, 756-760.
- BOARDMAN, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology* 28, 355-377. Division of plant industry, CSIRO, Canberra City, A.C.T. 2601, Australia.
- DALE SMITH, PAULSEN, G.M., and RAGUSE, C.S., 1964. Extraction of total available carbohydrate from grass and legume tissue. *Plant Physiology* 39, 960-962.
- DOWNS, R.J., and HELIMERS, H., 1975. Environment and the experimental control of plant growth. *Academic Press*. 42-72.
- DUNCAN, W.G., and HESKETH, J.D., 1968. Net photosynthetic rates, relative leaf growth rates and leaf numbers of 22 races of maize grown at eight temperatures. *Crop Science*, 8, 670-674.
- EVANS, G.C., 1972. The quantitative study of plant growth. Blackwell Scientific Publications Oxford, 358-498.

- FITTER, A.H., and HAY, R.K.M., 1983. Environmental physiology of plants. *Academic Press*. 38-43.
- GORDON, J.C., 1969. Effect of shade on photosynthesis and dry weight distribution in yellow birch (*Betula alleghaniensis* Britton) seedlings. *Ecology*, 50 (5), 924-927.
- KAPLAN, S.L., and KOLLOER, H.R., 1977. Leaf area and CO₂ exchange rate as determinants of vegetative growth in soybean plants. *Crop. Science*, 17, 35-38.
- KOZLOWSKI, T.T., 1971. Growth and development of trees: Vol. 1. Seed germination, ontogeny and shoot growth. *Academic Press* N.Y. 292-314.
- LARCHER, W., 1980. Physiological plant ecology. Springer Verlag-Berlin, Heidelberg, N.Y. 11-18.
- LE HOUEROU, N.H., 1973. Fire and vegetation in the mediterranean basin. Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference No. 13, Tallahassee, FL. 237-277.
- MOHR, H., and WEHRUNG, M., 1960. Die Steuerung des Myokotylwachstums bei den Keimlingen von *Lactuca sativa* durch sichtbare Strahlung. *Planta*, 55, 438-450.
- NIE, N.H., HULL, C.H., JENKINS, J.G., STEINBRENNER, K., BENT, D.H., 1975. Statistical package for the social sciences (S.P.S.S.) 2nd Ed. McGraw-Hill Book Co., N.Y., 293-300, 320-367.
- PACHKAM, J.R., and WILLIS, A.J., 1977. The effects of shading on *oxalis acetosella*. *Journal of Ecology*, 65, 619-642.
- SINCLAIR, T.R., 1984. Leaf area development in field-grown soybeans, *Agronomy Journal*, 76, 141-146.
- STEEL, R.G.D., and TORRIE, J.H., 1960. Principles and procedures of statistics. McGraw-Hill, N.Y. 67-87.
- WATSON, D.J., 1956. Leaf growth in relation to crop yield 178-191. In F.L. Milthorpe (ed). The growth of leaves. Butterworths, London.

**Identification of *Pseudotsuga menziesii*
provenance using biochemical characteristics.**

D. MITSOPOULOS*
K. PANETSOS*

Key Word Index: *Pseudotsuga menziesii*, provenance, monoterpenes, identification.

SYMMARY - Experimental plantations of *Pseudotsuga menziesii* were established in Greece in 1962 with seeds introduced from W. Germany without precise records of their original geographic source. Today the species, after 24 years of testing, exhibits excellent growth and adaptability. It was therefore considered necessary to identify the unknown provenance. To accomplish this, biochemical analysis of monoterpenes from cortical oleoresin was carried out by gas-liquid chromatography.

The identification was based on the comparison of the results obtained with the corresponding analyses made by other investigators throughout the natural range of *Pseudotsuga menziesii* in the U.S.A. and Canada. This comparison showed the geographic region of the unknown provenance to be located within latitude 42°-45° N and longitude 121°-122° W.

The application of biochemical methods for the identification of unknown sources proved to be effective and should be considered as a useful technique in Forest Genetics and breeding programmes.

INTRODUCTION

Introduction and testing of exotic species, as a method of forest-tree improvement, has a history of a few decades only. In Greece most introductions so far attempted, were casual, isolated from a general plan and with no application of scientifically accepted methods (PANETSOS 1970,1979).

The first effort to introduce and to test exotics in Greece, following a methodology which included replications in site and space, was made in 1962 (BASSIOTIS and MOULALIS 1973). *Pseudotsuga menziesii* (Mibr.) Franco was one of the six species (native and exotics) which were planted in two sites, one in the University forest of Cholomonta (Chalkidiki) and the other in the corresponding forest of Pertouli (Pindos).

The origin of the seed of Douglas fir is, however, unknown apart from fact being that it was introduced from West Germany. The performance of the species has been closely monitored and has so far, exhibited good adaptability and excellent growth (BASSIOTIS and MOULALIS 1973, PANETSOS et al. 1980, 1985). These results combined with those obtained by other investigators (BIROT et al. 1980, CIANCIO et al. 1981, 1982), show that *Pseudotsuga menziesii* is a successful exotic species in the Mediterranean area, and could be important for afforestation in Greece.

The objective of this investigation is to identify the origin of the unknown provenance

*Laboratory of Forest Genetics
Department of Forestry and Natural Environment
Aristotelian University of Thessaloniki
54006 Thessaloniki - GREECE

growing in our experimental plantations. Such identification, besides its value from the point of view of the methodology applied, would make it possible to obtain seeds from the appropriate range of its natural distribution for further plantations in Greece, turning to account 24 years of testing.

MATERIALS AND METHODS

In order to judge the origin of trees from a single unknown source there must be variation over the species range of known pattern.

Botanists have often remarked the existence of considerable diversity of morphological characters in *Pseudotsuga*, and many attempts have been made to subdivide the species into different varieties, or even to reclassify these as separate species (HERMANN, R.K. and CHING, K.K. 1973). However, most authorities agree to the division of the species into two varieties; the *coastal* (var. *menziesii*) and the *Rocky mountain* or *inland variety* (var. *glauca*) (Beissn) Franco. In the United States these two varieties have separate ranges, but in British Columbia they overlap (see map 1) resulting in the occurrence of intermediate forms. In addition RUDLOFF (1972, 1973) and ZAVARIN et al. (1973), in a literature review, state that proposals have been made to split *Pseudotsuga menziesii* into as many as ten separate species or varieties, and that the separation into a few, more or less well defined varieties has gained a general acceptance, but only the *coastal* and *interior* forms can be satisfactorily distinguished by morphological characters.

Apparently, morphological traits are insufficient to distinguish further varieties in the species. These limitations can be overcome by the employment of biochemical characters. Likelihood analysis of monoterpenes composition, has been shown to be a useful tool for ranking possible geographic origin of Douglas fir plantations (RUDLOFF 1973, 1975, and ZAVARIN et al. 1973, 1975).

The terpene composition or "profile" of conifer resins shows features which are strongly inherited, stable under different environmental conditions and linked to geographical origin (HANOVER 1986 a,b,c, 1971, SQUILLACE and FISHER 1966, HILTON 1968, FRANKLIN and SNYDER 1971, THORIN and NOMMICK 1974, SQUILLACE 1976).

For the identification of our unknown origin's provenance, analysis of monoterpenes from cortical oleoresin was made, by gas-liquid chromatography. Sampling and storage was performed according to the procedures described by ZAVARIN et al. (1973). Samples were obtained and analysed from seventy (trees) growing in the two experimental plantations, Chalkidiki (Lat. 40° 25' N, Long. 23° 33' E, Alt. 350m.) and Pertouli (Lat. 39° 33' N, Long. 23° 20' E, Alt. 1250m.).

ZAVARIN and SNAJBERK (1973, 1975) and SNAJBERK and ZAVARIN (1976) carried out similar analyses of more than 30 provenances from the entire range of the species. The results of these three studies are the comparative data for the identification of the unknown source planted in Greece.

RESULTS AND DISCUSSION

Nine monoterpenes were found to be present in cortical oleoresin, namely: α -pinene, camphene, β -pinene, 3-carene, sabinene, myrcene, limonene, β -phellandrene and terpinolene (Fig. 1).

Means (M), standard deviations (S.D.) and number of items within a set (N) of the major monoterpenes are summarized in Table 1.

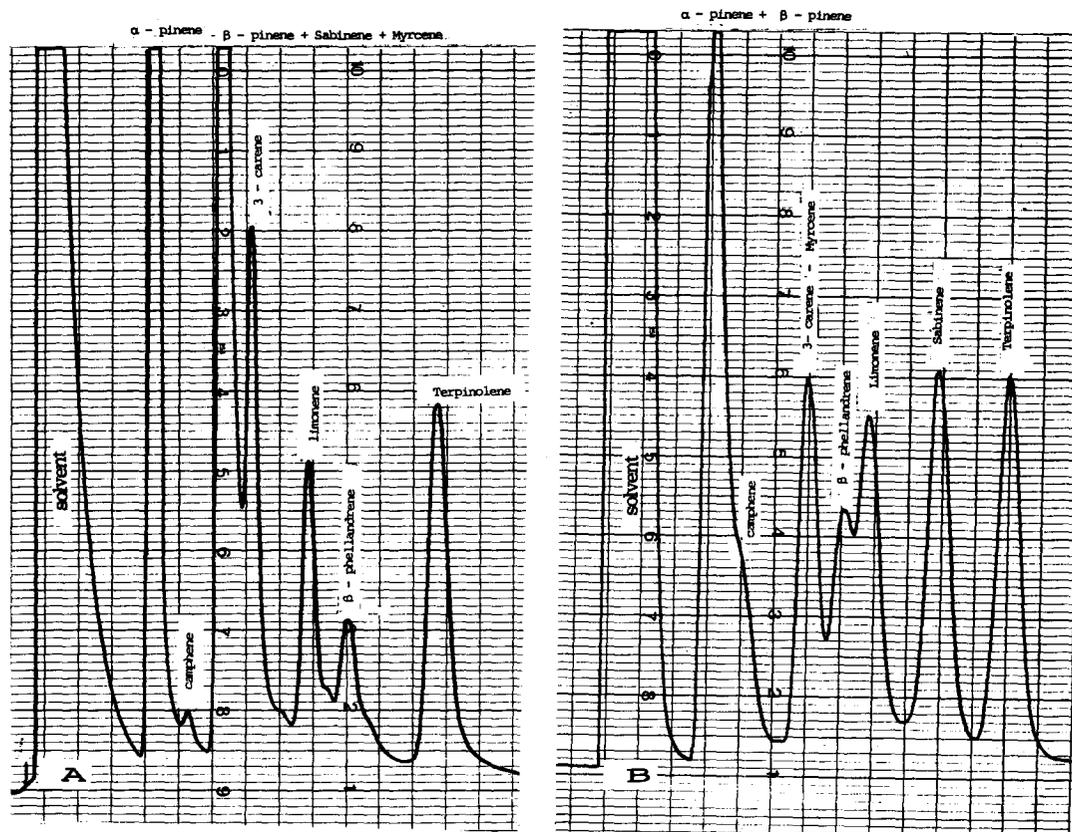


Fig. 1 - Gas chromatograms of the cortical oleoresin
 A - 5% CARBOWAX 20M (610 X 0,32cm) column
 at 120° C.
 B - 5% DEGS (215 X 0,32cm) column at 90° C.

Figure 2 illustrates bar-histograms for five of the evaluated monoterpenes (α -pinene, β -pinene, sabinene, myrcene, limonene and terpinolene) of the unknown provenance as compared to the corresponding analyses made by ZAVARIN and SNAJBERK (1973, 1975) from which they distinguished six distinct chemical races of this species (Map 1). According to the above mentioned investigators, monoterpene sabinene has proved to be the best marker distinguishing *coastal* from *inland* race. The chemical races 1,2,3,5 and 6 are characterized by low levels of sabinene (traces to 0,2-0,6%) while chemical race 4 averages 31,2% for the same monoterpene. Test for normality of the unknown source data distribution indicated that only limonene deviated from Gaussian distribution. ZAVARIN and SNAJBERK (1973, 1975) had found this true for the pure Sierra Nevada race and pure coastal material. Thus the normality of distribution revealed by most of the terpene data allowed us to use parametric statistics in further work. Comparison of chemical races 1,2,3,5 and 6 with the data obtained from the unknown provenance (t-test) showed significant differences for four of five monoterpenes, while chemical race 4 (*coastal*) showed no differences to the unknown provenance for four of the five monoterpenes (Fig. 2):

Thus, *Pseudotsuga menziesii*, growing in our experimental plantations does not differ in monoterpene composition (quantitatively) for four of the corresponding monoterpenes of the chemical race 4 (see map 1). The difference found in sabinene is significant but its quantity (15%) in the unknown source, is still significantly higher than that of the other chemical races of that species (see Table 1, Fig. 2)

After these findings it was concluded that the origin of the unknown source under investigation is the coastal region 4 of the natural distribution of *Pseudotsuga menziesii*, which is loca-

Table 1

Means (M), standard deviation (S.D.) and number of items within a set (N) for the pure chemical races (data from ZAVARIN and SNAJBERK 1975) of *Pseudotsuga menziesii* and for the unknown race.

Race	Statistic	α -pinene	β -pinene	Sabinene	Limonene	Terpinolene
1. Sierra Nevada	M	52,4	25,5	0,3	7,7	0,3
	S.D.	12,4	9,8	0,3	4,8	0,7
	N	46,0	46,0	46,0	46,0	46,0
2. Southern Inland	M	45,5	3,5	0,1	31,6	1,0
	S.D.	10,2	2,7	0,4	10,3	1,1
	N	48,0	48,0	48,0	48,0	48,0
3. Northern Inland	M	65,5	6,3	0,2	12,0	3,7
	S.D.	12,6	4,2	0,3	7,5	2,3
	N	37,0	37,0	37,0	37,0	37,0
4. Coastal (Oregon)	M	19,1	9,2	31,2	1,8	13,8
	S.D.	8,0	6,0	7,2	1,4	3,1
	N	44,0	44,0	44,0	44,0	44,0
5. Sierra Nevada (California coast)	M	48,6	30,5	0,2	5,1	1,2
	S.D.	11,7	11,1	0,2	4,2	2,0
	N	37,0	37,0	37,0	37,0	37,0
6. Sierra Nevada (Lompoc, Calif.)	M	49,9	41,4	0,6	1,0	tr
	S.D.	12,1	11,5	0,2	0,7	-
	N	10,0	10,0	10,0	10,0	10,0
Unknown race	M	21,8	5,0	15,0	9,2	15,9
	S.D.	5,3	2,5	3,1	3,8	3,0
	N	70,0	70,0	70,0	70,0	70,0

ted within latitude 42° - 45° N and longitude 120° - 140° W. (Map 1). However, the identification of the exact location within region 4, needed more data from intensive sampling.

ZAVARIN and SNAJBERK (1975) have sampled and analysed 13 provenances originating from the general area 4. The results obtained, showed that provenances close to Washington and California borders (50,52) and one (25) from central Oregon (see Map 2), contained significantly lower sabinene percentages than the rest, sampled from coastal locations. The above investigators attributed the differences in sabinene levels found within region 4, either to gene flow from east-to-west i.e. from Sierra Nevada to northern inland race, or to the intergradation of the coastal and Sierra Nevada races.

After this additional information concerning sabinene variation within region 4 it can be stated that the unknown source of *Pseudotsuga menziesii* in which sabinene was estimated to be 15% of the total monoterpenes, i.e. intermediate between pure coastal (31,2%) and inland (0,3%), must have originated from the transitional zone of coastal to inland races; more precisely within latitude 42° - 45° N and longitude 121° - 122° W (dotted rectangle in Map 2).

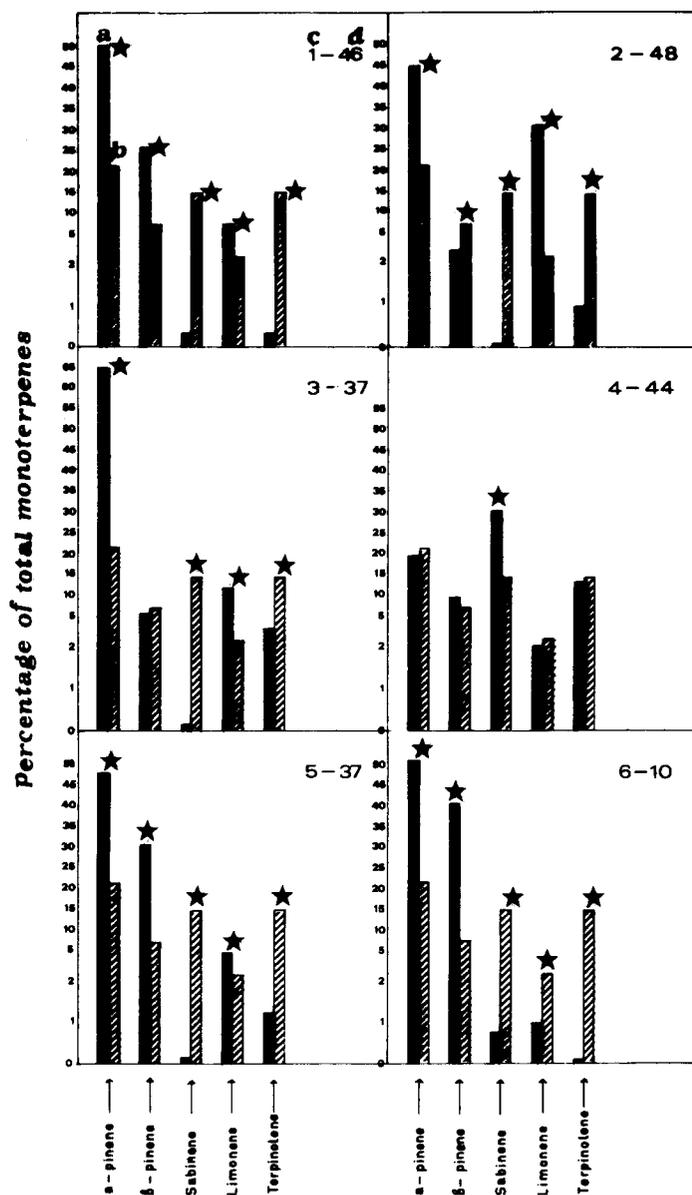
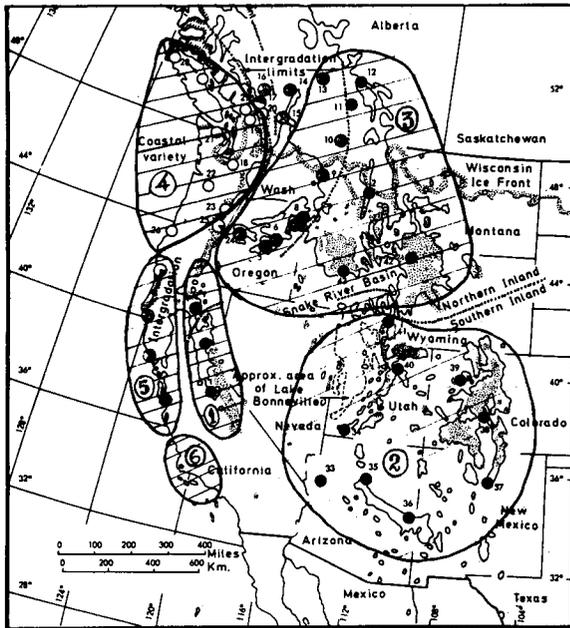


Fig. 2 - Bar histograms showing the mean cortical oleoresin compositions of the six *Pseudotsuga menziesii* races (ZAVARRIN and SNAJBERK 1975) compared with that of unknown source. a: Known races, b: Unknown source, c: Number corresponding to known races. Sample size of known races=70 *t-test; significant at 0,01 level.

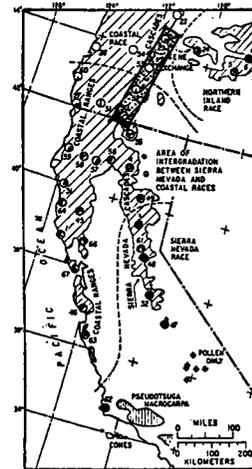
It appears that the methodology which was applied, proved to be effective for the identification of unknown sources of *Pseudotsuga menziesii*. This identification can greatly contribute to the exploitation of experimental plantations established from unknown sources.

Moreover, the methodology can be used to verify the origin, of newly introduced provenances, since there is always a risk of false identification, especially when commercial firms are involved.

Apart from the particular case which has been investigated and presented, the use of biochemical methods for identification of plant material is highly desirable and important. Its efficiency, however, relies on the extent of available data for references (SEAL 1977). In Greece, and elsewhere, extensive areas have been afforested in the past and even today, by planting with material of unknown origin, sometimes successfully but usually with doubtful results. The creation, therefore, of biochemical data banks, for the most important forest species is considered essential and feasible.



Map 1 - Range of *Pseudotsuga menziesii*. Circles represent location sampled. White circles. Coastal variety Black circles. Interior variety circles. Intermediate Curved lines indicate separation of the chemical races (ZAVARIN and SNAJBERK 1973).



Map 2 - Range of *Pseudotsuga menziesii* in Oregon and California (ZAVARIN and SNAJBERK 1975). The dotted rectangle surrounds the identified geographic area of the unknown seed-source

REFERENCES

- BASSIOTIS K., MOULALIS D. (1973). Erste ergebnisse aus der Prüfung ausländischer Waldbaumarten in der Lehrwäldern Pertouli and Holomon. Land- and Forestwissenschaftliche Fakultät. *Aristoteles Universität Thessaloniki, Griechenland.*
- BIROT Y., LANARES R. (1980). Douglas-fir provenance experiment 1965. *I.N.R.A. Stat. Amélior. Arbr. Ardon., France.*
- CIANCIO OR., MERCURIO R., NOCENTINI S. (1981-1982). Le specie forestali esotiche nella selvicoltura Italiana. *Annali Istituto Sperimentale Selvicoltura. Vol. XII/XIII, Arezzo.*
- FRANKLIN E., SNYDER E. (1971). Variation and inheritance of monoterpene composition in longleaf pine. *For. Sci., 17, 178-179.*
- HANOVER J. (1966a). Environmental variation in the monoterpenes of *Pinus monticola* Dougl. *Phytochemistry 5: 713-717.*
- HANOVER J. (1966b). Genetics of terpenes. I. Gene control of monoterpenes levels in *Pinus monticola* Dougl. *Heredity, 21, 73-84.*
- HANOVER J. (1966c). Inheritance of 3-carene concentration in *Pinus monticola*. *For. Sci. 12: 477-450.*
- HANOVER J. (1971). Genetic variances and interrelationships of monoterpenes concentration in *Pinus monticola* Dougl. *Heredity, 27, 237-245.*
- HERMANN R. CHING K. (1973). Paleohistory of the Genus *Pseudotsuga* and Biosystematics of Douglas-fir. *IUFRO S2.02-05. Working Party on Douglas-fir Provenances, Göttingen, Sept. 3-5.*
- HILTON R. (1968). Genetic variation and interrelationship of cortical monoterpenes foliar mineral elements, and growth characteristics of eastern white pine. Ph. D. Diss., *Mich. State Uni.*
- PANETSOS K. (1970). Provenance test of *Eucalyptus camaldulensis* Dehn. in Greece. *F.O. - SCM/FR - 70/2/1.*

- PANETSOS K. (1979). Genetics and Forest Tree Improvement. *Aristotelian University of Thessaloniki, Thessaloniki.*
- PANETSOS K., MOULALIS D., MITSOPOULOS D. (1980). Results of exotic and native species trials at University Forests of Pertouli and Cholomonta. *Lab. Forest Genetics and Plant Breeding, University of Thessaloniki.*
- PANETSOS K., SKALTSOYANNIS A., MOULALIS D., MITSOPOULOS D. (1985). Results of exotic and native Forest species trials at the University Forests. *Lab. Forest Genetics and Plant Breeding, University of Thessaloniki.*
- SEALS D. (1977). Chairman's Report. *EEC Symposium on Forest Tree Biochemistry, Brussels 25-27 January 1977.* Commission of the European Communities.
- SNAJBERK A., ZAVARIN E., (1976). Mono- and Sequi-Terpenoid Differentiation of *Pseudotsuga* of the United States and Canada. *Biochem. System. Ecol.*, 4, 159-163.
- SQUILLACE A., FISHER G. (1966). Evidences of the inheritance of turpentine composition in slash pine. In: Joint Proc. 2nd Genetic Workshop, Soc. Amer. Foresters and 7th Lake States Forest Tree Improve. Conf. 1965. *North Central Forest Exp. Sta., USDA For. Serv. Res. Pap. NC-6, 53-60.*
- SQUILLACE A. (1976). Analyses of monoterpenes of conifers by gas-liquid chromatography. In: MIKSCH, J.P., ed. *Modern methods in forest genetics.* Springer Verlag, N.Y., 120-157.
- THORIN J., NOMMIK H. (1974). Monoterpenes composition of cortical oleoresin from different clones of *Pinus sylvestris*. *Phytochemistry, (Oxf)* 13 (9), 1879-1882.
- VON RUDLOFF E. (1972). Chemosystematic studies in the genus *Pseudotsuga* I. Leaf oil analysis of the coastal and Rocky Mountain varieties of Douglas-fir. *Canadian J. Bot.*, Vol. 50, 5.
- VON RUDLOFF E. (1973). Geographical variation in the Terpene Composition of the Leaf oil of Douglas-fir. *Pure App. Chem.*, Vol. 2.
- VON RUDLOFF E. (1975). Volatile Leaf oil Analysis in Chemosystematic Studies of North American Conifers. *Biochem. Syst. Ecol.*, 2, 151-167.
- ZAVARIN E., SNAJBERK K. (1973). Geographic Variability of Monoterpenes from Cortex of *Pseudotsuga menziesii*. *Pure App. Chem. Vol.*, 34, (1973).
- ZAVARIN E., SNAJBERK K. (1976). Geographic Differentiation of Cortical Monoterpenoides of *Pseudotsuga macrocarpa*. *Biochem. Syst. Ecol.*, 4, 93-96.

Ibérique (Bernáldez & Pineda, 1980; Vacher et al., 1985). La structure assez simple de ces écosystèmes où participent des thérophytes qui, au début de l'été terminent leur cycle biologique annuel commencé à l'automne précédent grâce à l'existence d'une importante réserve de graines dans le sol, facilite les études sur la succession (Peco et al., 1983a,b; Pineda et al., 1986). Ainsi donc, on a prêté attention aux changements de structure biocénotique et à l'organisation spatiale, comme aux réponses des communautés à des perturbations traditionnelles et expérimentales.

Cet article s'insère dans la même ligne de recherche; on y considère la colonisation d'un espace expérimentalement perturbé, ce qui constitue un processus de "cicatrisation" ou reconstruction de la composition et de la structure biocénotique primitive (Margalef, 1974). Comme point de départ, on estime que cette reconstruction dépend de l'âge de l'écosystème originel (temps écoulé depuis la perturbation précédente) et de la position géomorphologique qu'il occupe le long des pentes. Dans le premier cas, puisqu'il s'agit d'une perturbation non catastrophique, tel un labour expérimental du terrain en automne, il est fort possible que la récupération de la structure initiale dépende surtout de la quantité et du type d'information disponible pour coloniser l'espace "vide" (graines enterrées, voisinage d'un écosystème non perturbé). Quant à la position géomorphologique, on sait que le cadre de référence physique conditionne de manière décisive les possibilités d'évolution d'un écosystème depuis les premières étapes de la succession jusqu'à sa maturité. La géomorphologie peut très bien synthétiser la plupart des variations des facteurs du milieu (Troeh, 1964; Pou, 1979; Ruiz & Pou, 1986; Pineda et al., 1981a). En simplifiant l'influence de la géomorphologie, on s'aperçoit par exemple que les zones hautes de la pente, caractérisées par l'érosion et l'exportation d'eau et de matériaux constituent des systèmes qui rajeunissent sans cesse, probablement avec une capacité moindre pour construire un système complexe que dans les zones basses, plus humides et plus riches en éléments trophiques, où la succession peut progresser avec une vitesse et avec des caractéristiques différentes des zones hautes (De Pablo et al., 1982; Peco et al., 1983a,b; Casado et al., 1985; Gómez-Sal et al., 1986).

Un autre aspect a pu être brièvement abordé dans ce travail: les changements qui peuvent être dus à des fluctuations météorologiques se superposant à la succession et qui ont été enregistrés dans les campagnes annuelles initiées après la perturbation infligée au pâturage en question. Ces fluctuations peuvent conditionner de manière différentielle l'évolution après un même type de perturbation suivant l'âge et la position géomorphologique de l'écosystème perturbé (Peco et al., 1983a,b).

MATERIEL ET METHODES

L'expérience a été menée dans une "dehesa" (Humbert, 1980) située à une quinzaine de kilomètres au Nord de Madrid (Espagne), en terrain sableux siliceux du Miocène (Vadour, 1969). On y pratique encore actuellement un labourage itinérant pour contrôler les plantes ligneuses non désirées, tout en conservant des chênes-verts (*Quercus rotundifolia* Lam.) judicieusement espacés pour favoriser le développement du pâturage et fournir ainsi la nourriture aux herbivores et aux animaux cynégétiques.

Nous avons choisi quatre pentes voisines, en soulane, semblables à tout point de vue, sauf pour l'époque où a été effectué le dernier labourage, respectivement 1, 3, 7 et 40 ans, ce qui nous donne quatre étapes distinctes de la succession; de haut en bas de chaque pente, en 1981 à l'automne, nous avons labouré avec une charrue à disques une bande de 80 m de long et 20 m de large. Juxtaposée à celle-ci, nous avons délimité une bande témoin de même dimension, de telle

sorte qu'il nous a été possible de disposer de 2 sous-systèmes, un nouvellement labouré, et l'autre représentant une des étapes de la succession énumérées plus haut.

Pour étudier la récupération du système perturbé, en prenant comme référence l'évolution propre du sous-système intact, nous avons réalisé des échantillonnages 3 ans de suite. Pour ce faire, nous avons délimité deux transects permanents, en haut et en bas de chacune des quatre pentes; en effet ce sont des zones respectivement d'exportation et accumulation de matériaux, qui possèdent un plus grand dynamisme successional, contrairement à la zone intermédiaire, de transport, qui montre à peine de changement structural en cours de succession (De Pablo et al., 1982). Chaque transect était composé d'une file de 128 carrés élémentaires contigus d'échantillonnage de 8x8 cm, c'est à dire 64 de chaque côté de la frontière séparant les 2 sous-systèmes, et perpendiculaires à celle-ci. Pour chaque carré nous avons noté le recouvrement exprimé en % de sa superficie d'un total de 137 espèces de plantes aux printemps 1982, 1983 et 1984. Le premier printemps peut être considéré comme normal pour la climatologie de cette zone d'étude (P= 376 mm; T= 15,5°C), le second a été comme le reste de l'année, une des plus sèches des 6 dernières décennies (P= 272 mm; T= 14,6°C) et le troisième l'un des plus humides (P= 479 mm; T= 14,7°C).

Dans l'expérience décrite ici, il s'agit de l'analyse de la composition floristique des systèmes observés, sans autre référence à l'organisation spatiale des communautés que celle relative à la succession. On a utilisé plusieurs types de traitements numériques: analyse de la variance bidirectionnelle, AVB (Jenrich et al., 1983), analyse en composantes principales, ACP (Harmann, 1967) et analyse canonique discriminante, ACD (Jenrich & Sampson, 1983).

Avec le premier traitement, nous voulions reconnaître les différences dans la composition floristique du pâturage déterminées par le changement successional -les divers âges du pâturage- et par la position dans l'espace où a lieu ce changement -partie haute et basse de la pente en terrain perturbé ou non-. Cette analyse n'a pas été réalisée pour apprécier des différences significatives dans la variabilité des abondances de chacune des espèces annotées dans l'échantillonnage -ce qui aurait donné des résultats peu synthétiques- sinon pour connaître la variation de la composition floristique globale. Pour synthétiser l'information relative à la distribution de toutes les espèces dans les diverses situations considérées, on a effectué une ACP préliminaire des données recueillies dans tous les carrés d'échantillonnage. Les coordonnées de ces derniers sur le premier axe de l'analyse ont constitué les nouvelles données pour élaborer un tableau à double entrée: âge de la succession x situation spatiale, et son analyse de variance. Le même procédé a été répété pour les trois campagnes.

On a utilisé l'ACD pour identifier les groupes d'espèces qui jouent un rôle dans la colonisation de l'espace perturbé, et l'évolution de celle-ci durant les trois années où l'on a suivi chacune de ces situations. Cette analyse est complémentaire de la précédente et sert à distinguer dans les systèmes perturbés ou non pour chaque campagne d'échantillonnage, l'influence à la fois de l'environnement -position géomorphologique- et de l'étape successionale dans la récupération du pâturage.

RESULTAT ET DISCUSSION

1- Secteurs perturbés et intacts, et géomorphologie

Pour les trois campagnes d'échantillonnage on peut observer une plus grande variabilité successionale dans la composition floristique des secteurs intacts. Les coordonnées moyennes des carrés d'échantillonnage du premier axe de l'ACP oscillent entre des valeurs extrêmes plus

élevées -positives ou négatives- que celles des secteurs perturbés qui ont une marge de variabilité notablement plus étroite et plus proche du centre de l'axe (Figure 1).

Pour le campagne de 1982, l'extrémité positive de ce premier axe indique des communautés plus mûres avec les hautes contributions des espèces, *Helianthemum salicifolium*, *Plantago afra* et *Poa bulbosa*. L'extrémité négative, propre de situations très immatures, est caractérisée par *Galium parisiense* et *Taeniatherum caput-medusae*. Sur le centre de l'axe se situent les carrés d'échantillonnage des secteurs récemment labourés, qui se distinguent par les fortes abondances de *Anchusa undulata*, *Senecio gallicus* et *Arabidopsis thaliana*.

Pour la seconde campagne (1983) les espèces *Geranium molle*, *Medicago minima* et *Plantago lagopus* caractérisent l'extrémité positive (maturité), et *Trifolium arvense*, *Centaurea melitensis* et *Logfia minima* la négative (étapes moins mûres). Les espèces *Urtica urens*, *Heliotropium europaeum* et *Arenaria leptoclados* abondent dans les carrés qui ont des coordonnées proches du centre de l'axe (secteurs labourés en 1981).

Finalement, en 1984, quand la variabilité des parcelles labourées est devenue plus grande, la maturité est représentée par *Helianthemum salicifolium*, *Plantago afra* et *Polycarpon tetraphyllum* à l'extrémité négative de l'axe, et les étapes initiales et intermédiaires par *Crepis capillaris*, *Hypochoeris glabra* et *Vulpia spp.*, vers l'extrémité positive.

Les résultats de l'AVB effectuée pour la double classification des données en âges successionnels et positions spatiales se trouvent sur le Tableau 1. Le "test" F indique que les

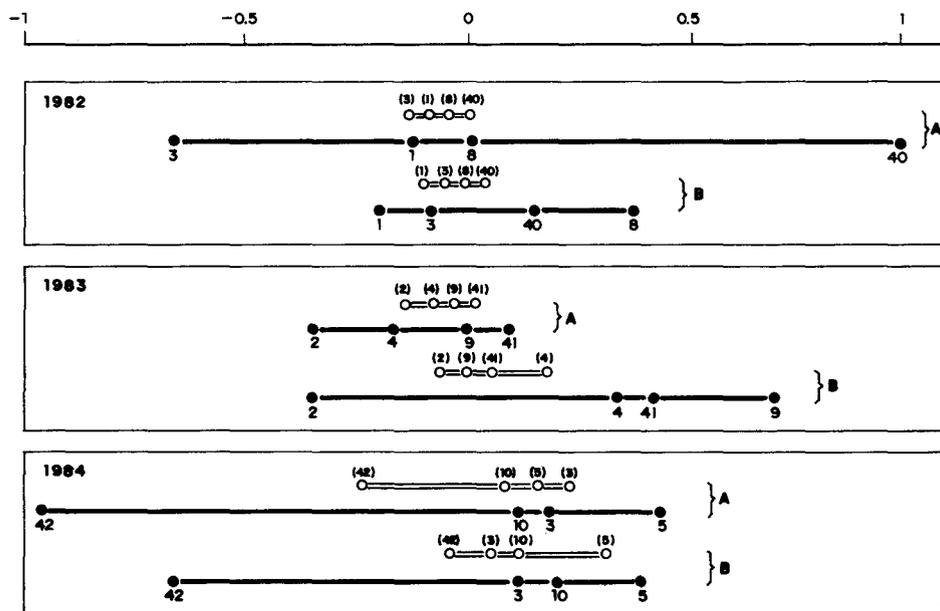


Fig. 1 - Coordonnées moyennes sur le premier axe des trois ACP réalisés avec les données d'abondance de 105 espèces relevées dans 1.024 carrés d'échantillonnage, répartis à part égale dans les zones hautes (A) et dans les zones basses (B) de quatre pentes voisines ayant plusieurs âges successionnels (numéro inscrit sur les coordonnées). La moitié des carrés d'échantillonnage ont été placés en terrain nouvellement labouré (cercles, entre parenthèse l'âge du pâturage correspondant) et l'autre moitié en terrains intacts (points). Les coordonnées moyennes ont été calculées pour des groupes de 64 carrés d'échantillonnage, classés suivant leur appartenance à l'un des quatre âges successionnels considérés, zone haute ou basse de la pente et terrain intact ou perturbé. Les ACP ont été réalisées séparément avec les données des 3 campagnes.

Les coordonnées des différentes analyses ne sont pas comparables (3 cadres) mais il est évident que la variabilité détectée dans la composition floristique des terrains intacts est toujours nettement plus grande que celle des labourés qui présentent une marge de variation étroite et proche du centre de l'axe. A son tour cette variabilité devient progressivement plus grande (très semblable à celle des secteurs intacts) pour les 3 années successives.

a)	1982				1983				1984						
	Position dans l'espace				Position dans l'espace				Position dans l'espace						
	Zone haute		Zone basse		Zone haute		Zone basse		Zone haute		Zone basse				
	In-tact	La-bouré	In-tact	La-bouré	In-tact	La-bouré	In-tact	La-bouré	In-tact	La-bouré	In-tact	La-bouré			
Age	1	-0.13	-0.07	-0.15	-0.07	2	-0.35	-0.19	-0.37	-0.09	3	0.13	0.20	0.03	-0.01
succes-	3	-0.65	-0.10	-0.09	-0.05	4	-0.19	-0.09	0.34	0.16	5	0.47	0.10	0.36	0.31
sionnel	8	0.00	-0.04	0.33	-0.03	9	-0.02	-0.05	0.64	-0.03	10	0.08	0.07	0.07	0.05
(années)	40	0.98	0.00	0.13	-0.02	41	0.05	-0.03	0.38	0.02	42	-1.05	-0.41	-0.72	-0.08
b)		Somme des carrés	Degrés de liberté	F		Somme des carrés	Degrés de liberté	F		Somme des carrés	Degrés de liberté	F			
Années		2.27	3	57.08**		1.43	3	13.76**		4.07	3	247.5**			
Positions		0.16	3	4.12*		1.37	3	12.66**		0.37	3	22.5**			
Interaction		3.93	9	32.91**		1.27	9	3.91*		2.37	9	48.0**			

Tableau 1 - AVB de 16 groupes composés de 64 carrés d'échantillonnage classés selon leur âge successional et leur position spatiale. En a) se trouvent les coordonnées moyennes de chaque groupe sur le premier ax d'une ACP réalisée avec les données de recouvrement dans les carrés de 105 espèces. Les analyses ont été réalisées séparément avec les données des campagnes d'échantillonnage de 1982, 1983 et 1984.

En b) les niveaux de signification $p \leq 0.05$ et $p \leq 0.01$ sont indiqués respectivement par 1 ou 2 astérisques.

situations observées durant les trois campagnes d'échantillonnage sont significativement distinctes à en juger par la différente composition floristique des secteurs perturbés et intacts pour les diverses étapes de la succession, et les zones de la pente.

Sur la Figure 2a,b, on a représenté graphiquement les différences entre les zones hautes et basses des pentes, selon les coordonnées moyennes des carrés correspondant relevées sur le gradient de variation floristique recueilli par le premier axe. Dans la série successione

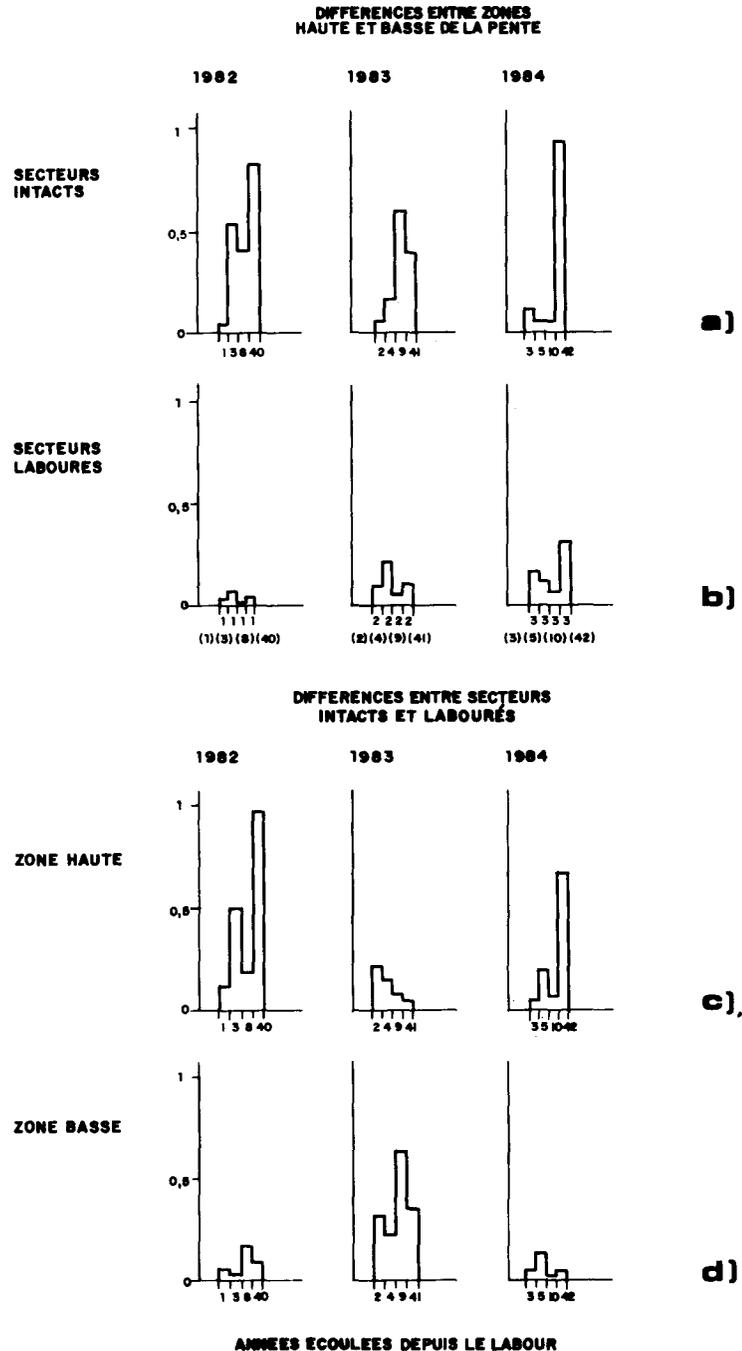


Fig. 2 - En ordonnées on représente les différences de valeur des coordonnées moyennes sur le premier axe d'une ACP des carrés d'échantillonnage classés selon la position occupée sur les pentes (a et b) et selon qu'il s'agisse de secteurs intacts ou perturbés (c et d). En abscisse on représente l'âge successione des pentes. Dans le cas de secteurs nouvellement labourés (b) on indique entre parenthèses les âges des pentes où ont été délimités ces secteurs. Toutes les différences représentées au moyen de barres sont significatives au moins pour $p \leq 0.05$. Voir aussi le Tableau 1.

question, les différences sont très notables dans les secteurs intacts et tendent à être plus importantes dans les étapes avancées de la succession que dans les initiales (Figure 2a). Dans les secteurs perturbés on n'apprécie guère de différences entre zones hautes et basses dans la première campagne mais elles augmentent par la suite, quoique bien moins appréciables dans les secteurs intacts (Fig. 2b). Les changements dans la composition floristique des deux zones des pentes se manifestent donc très mal au début de la succession, et deviennent de plus en plus marquées au cours de la succession. Ceci indique probablement la fonctionnalité progressive du système exportation-accumulation. Les résultats sont corroborés par les expériences préliminaires faites dans ce même type d'écosystème (Pineda et al., 1981a,b; Casado et al., 1985).

Quant à la colonisation des secteurs labourés depuis peu, on a représenté sur la Figure 2c,d la disparité entre les deux sous-systèmes en haut et au bas des pentes. Dans le bas on ne peut apprécier aucune tendance que l'on puisse mettre en relation clairement avec la succession (Fig. 2d). On observe des différences globales -pour les quatre étapes de la succession étudiées- seulement l'année 1983 par rapport aux années antérieure et postérieure. Elles se retrouvent dans les zones hautes, mais en sens contraire (Figure 2c): en 1983 les différences sont globalement petites dans les zones hautes et en 1982 et 1984 plus grandes. De plus, ces deux dernières années elles semblent augmenter avec la succession, tandis qu'en 1983, elles tendent à diminuer.

Tenant aussi en compte les résultats obtenus dans des expériences précédentes (Peco et al., 1983a, b) il est probable que ces différences interannuelles -qui se manifestent de manière opposée dans les zones hautes (plus sèches) et les zones basses (plus humides)- sont en rapport avec la variation météorologique qui a eu lieu durant les trois ans. L'année considérée normale (1982) et l'humide (1984), le contraste entre les secteurs originaux et les labourés des zones hautes tend à être plus importantes dans un pâturage plus mûr. Dans une année plus sèche (1983) cette tendance se manifeste en sens contraire, c'est à dire que, en accord avec les expériences citées, la sécheresse semble induire une espèce de "retardement" dans la succession et par conséquent une plus grande similitude entre les 2 sous-systèmes. Il est curieux de constater que plus est mûr le système perturbé, moindre est le contraste intact-perturbé (Figure 2c, 1983). Dans la partie humide des pentes c'est l'année la plus sèche où ces dissemblances sont les plus évidentes (Fig. 2d).

Du point de vue du procédé analytique employé, les différences enregistrées sont sujettes à une certaine distorsion dans la métrique de l'axe ou composante principale calculée. Les distances mesurées entre les observations sont légèrement rétrécies aux bouts de l'axe (Kessell & Whittaker, 1976). Néanmoins, malgré cela, le comportement distinct des secteurs originaux vis à vis des perturbés est mis en évidence par les résultats que l'on commente. Ces secteurs labourés occupent des positions centrales sur l'axe pour chacun des trois calculs effectués, tandis que les intacts se répartissent le long de l'axe. Donc, si le calcul d'une matrice de covariance et non de corrélation, précédant l'ACP, pouvait compenser l'inconvénient de la distorsion (Van Groenewoud, 1965), les différences entre les deux types de secteurs demeurent, en tout cas, encore plus accentuées que ce que nous voyons ici. Pour cela, les résultats obtenus peuvent être considérés interprétables et valables pour les objectifs de l'expérience.

2- Récupération de la composition floristique

Sur la Figure 3 se trouvent les résultats de l'ACD effectuée pour chaque campagne d'échantillonnage pour les deux sous-systèmes, indépendamment de l'âge de ces derniers, ou de leur position géomorphologique (voir Appendice).

Au printemps qui suit le labour expérimental tous les échantillons des deux secteurs se trouvent clairement séparés par la fonction canonique calculée. Leurs différences s'atté-

nuent considérablement au printemps de la seconde année, et les échantillons en viennent à se superposer la troisième. En même temps, le pourcentage des espèces qui permettent de discriminer la situation perturbée de l'autre se réduit jusqu'à 29% en 1982, 19% en 1983 et 6% en 1984, de telle façon que le comportement différentiel des espèces s'atténue rapidement. Le terrain est à peine labouré que *Brassica barneileri*, *Vulpia spp.* et *Asteriscus aquaticus* le colonisent avec de faibles abondances. Après trois ans la totalité des espèces discriminantes apparaissent de chaque côté de la frontière de perturbation, bien que leurs abondances relatives permettent encore de différencier clairement une situation de l'autre (Tableau 2).

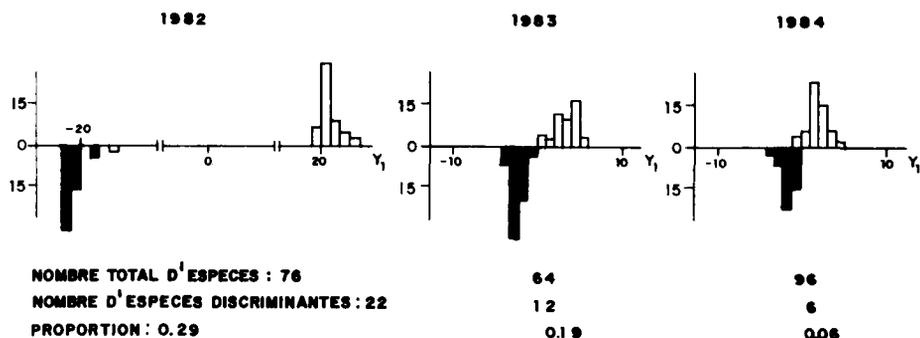


Fig. 3 - Histogrammes de distribution des carrés d'échantillonnage selon leurs coordonnées suivant la fonction canonique discriminante (abscisses) de secteurs récemment labourés (rectangles noirs) et non perturbés (rectangles blancs que l'on a représentés à l'envers pour faciliter la compréhension de l'histogramme). Cette fonction fut calculée pour chacune des trois campagnes annuelles d'échantillonnage. Les variables (espèces) qui apparaissent dans la fonction sont présentées sur le Tableau 2. Voir aussi l'Appendice.

La récupération de la composition floristique des secteurs labourés semble donc être assez rapide en termes qualitatifs, bien que l'abondance différentielle des espèces indiquent des situations encore distinctes à 3 ans. Au bout de ce temps-là il existe une "récupération floristique, mais non biocénotique", de manière que, les mêmes espèces se trouvant déjà dans les deux systèmes, la structure de leurs communautés puisse toutefois refléter une plus ou moins grande maturité dans le pâturage. La succession reflète donc un changement de caractère structural -biocénotique-, où la reconstruction de l'écosystème d'origine a lieu probablement à une vitesse plus lente que le simple processus de colonisation.

L'évolution des secteurs labourés en prenant comme référence celle des témoins pour les campagnes successives d'échantillonnage, est recueillie sur la Figure 4, où on présente les résultats d'une autre analyse canonique réalisée pour les trois campagnes d'échantillonnage simultanément. Disposant maintenant de six groupes à discriminer à la fois, le nombre d'équations canoniques obtenu est de cinq. Sur la figure, on a représenté les deux principales (Fig. 4a). La première d'entre elles tend à séparer les deux premières campagnes de la dernière, que ce soit pour l'un ou l'autre sous-système. Les espèces de plus grand pouvoir discriminant représentant cette tendance sont *Erodium cicutarium* et *Trifolium cernuum*, plus abondantes dans les premières campagnes, et *Crassula tillaea*, *Linaria arvensis* et *Geranium molle* plus abondantes dans la dernière.

La seconde équation permet de discriminer entre eux les secteurs labourés et intact. Sous la forme d'un histogramme chacune des trois campagnes est représentée séparément sur la Figure 4b, en ce qui concerne la première fonction canonique. Cette représentation nous aide à observer, ce qui n'était pas apparent sur la Figure 4a, qu'au cours de ces trois ans la similitude floristique entre les deux sous-systèmes est de plus en plus grande, selon ce que l'on déduit de la coïncidence progressive des deux types d'histogrammes.

Sur la Figure 4a on peut observer aussi des différences notables dans la dispersion

	1982					1983					1984			
	Intact	Labouré	t	F		Intact	Labouré	t	F		Intact	Labouré	t	F
VULPIA	84.4	37.5	4.97**	128.62	HYPOCHOERIS	65.6	21.9	4.10***	24.03	VULPIA	93.8	84.4	2.97**	2.22**
LOG. MINIMA	78.1	3.1	4.37***	1806.61	LOG. MINIMA	62.5	40.6	3.65***	42.11	ANDRYALA	87.5	71.9	0.50	1.75***
BRASSICA	56.3	12.5	3.96***	117.66	BISERRULA	50.0	18.8	2.86**	18.41	LOG. MINIMA	87.5	62.5	3.41**	2.34**
HERNIARIA	53.1	0	5.17***	0	TAENIATHERUM	31.3	21.9	2.05*	20.07	TR. SUFFOCATUM	53.1	40.6	2.41*	5.60
V. UNILATERALIS	34.4	0	3.50***	0	EVAX	28.1	9.4	1.63	4.56**	V. UNILATERALIS	46.9	18.8	2.87**	29.24
CENTAUREA	34.4	0	3.05**	0	POA	21.9	3.1	2.10*	1486.77	CAPSELLA	21.9	12.5	1.42	4.57
LOPHOCHLOA	34.4	0	3.33**	0	CAPSELLA	21.9	3.1	2.20*	418.95					
CAPSELLA	25.0	3.1	2.90**	454.05	CENTRANTHUS	6.3	0	1.44	0					
ASTERISCUS	25.0	15.6	1.83	12.08*	ANCHUSA	6.3	0	1.28	0					
CISTUS	21.9	0	2.55*	0	PL. CORONOPUS	6.3	0	1.44	0					
APHANES	18.8	0	2.44*	0	PL. LOEFLINGII	3.1	0	1.00	0					
MYOSOTIS	15.6	0	2.10*	0	EUPHORBIA	0	3.1	1.00	0					
NEATOSTEMA	15.6	0	2.27*	0										
CAMPANULA	12.5	0	1.55	0										
PL. AFRA	12.5	3.1	2.02*	1038.28										
TR. RETUSUM	9.4	0	1.97	0										
TR. CERNUUM	6.3	0	1.44	0										
ASTEROLINON	6.3	0	1.44	0										
LOG. GALLICA	3.1	0	1.00	0										
CORYNEPHORUS	3.1	0	1.00	0										
SEDUM	3.1	0	1.00	0										
QUERCUS (germination)	3.1	0	1.24	0										

Tableau 2 - Abondances (% de fréquence) des espèces de plus grande valeur discriminante détectées dans les analyses canoniques représentées sur la Figure 3. Valeur de t et F et signification pour t , *: $p \leq 0.05$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.001$ et F , * $p \leq 0.001$; **: $p \leq 0.01$; ***: $p \leq 0.05$.

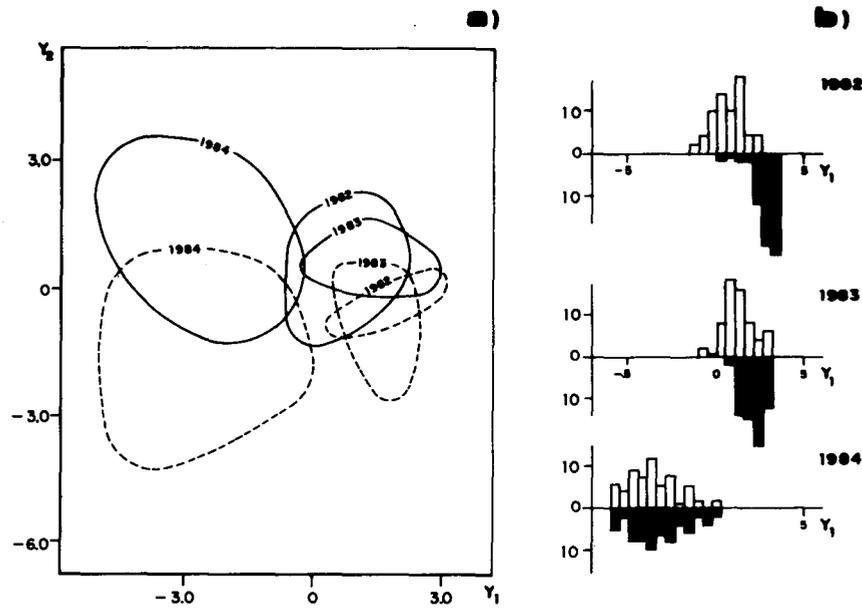


Fig. 4 - a) Représentation graphique de la distribution des carrés d'échantillonnage dans le plan défini par les deux premières équations d'une ACD. Les carrés ont été classés en six groupes selon leur appartenance à des secteurs perturbés (ligne pointillée) ou intacts (ligne continue) pour chacune des trois campagnes annuelles. b) Histogrammes de la distribution des carrés selon leurs coordonnées dans la première équation canonique. On a représenté séparément chacune des campagnes pour faciliter la lecture. Les carrés de terrain labourés sont représentés par des aires noires et les intacts par des aires blanches (inversés pour faciliter la vision du recouvrement progressif de l'un à l'autre type de carrés). Voir aussi l'Appendice.

interne de chacun des groupes discriminés. De même la différence dans la surface qui figure chacun de ces groupes semblent le dénoncer. Comme mesure de l'hétérogénéité interne des zones étudiées on a calculé les valeurs moyennes des distances euclidiennes (Sokal, 1961; Sokal & Rohlf, 1969) entre toutes les observations appartenant à un même groupe (Tableau 3). Sur les secteurs perturbés cette hétérogénéité tend à augmenter nettement avec le temps mais non dans les intacts où elle présente une valeur minimale en 1983.

a) Secteurs intacts	1982	1.65 (0.04)
	1983	1.29 (0.13)
	1984	2.70 (0.06)
b) Secteurs labourés	1982	0.69 (0.13)
	1983	1.33 (0.04)
	1984	2.33 (0.05)

Tableau 3 - Valeurs moyennes des distances euclidiennes entre tous les carrés d'échantillonnage appartenant à chaque groupe délimité dans la Figure 4a. Entre parenthèse, se trouve l'erreur standard.

L'hétérogénéité est intimement en rapport avec la succession (Margalef, 1974; De Pablo et al., 1982; Peco, 1983a,b). Dans les parcelles nouvellement labourées, le passage du temps suppose une nette tendance directionnelle de changement et par conséquent un processus de succession. Dans les parcelles témoins, où nous avons englobé des terrains d'âge successionnels dis-

tincts, la tendance n'est pas aussi marquée. Probablement les caractéristiques météorologiques entre les trois années étudiées n'ont pas la même influence dans chaque étape de succession. Il se pourrait que, face aux changements météorologiques, la composition floristique oscille avec une beaucoup plus grande élasticité dans des écosystèmes plus mûrs que dans les plus jeunes, comme les labourés vraisemblablement plus rigides dans leur réponse à de telles variations. Cette idée nous ramène à d'autres résultats similaires (Pineda et al., 1986) et aux observations d'autres auteurs

3- Position géomorphologique et âge successional du système perturbé

La Figure 5 permet de différencier la composition en espèces des pâturages expérimentalement labourés en haut et en bas de la pente, indépendamment de l'âge successional des pentes. Pour réaliser l'ACD correspondant à la figure, on a classifié les observations en quatre groupes: labouré, originel, zone haute et zone basse.

Au printemps suivant le labour des secteurs perturbés en zone haute et basse se ressemblent mais non les secteurs originels (Fig. 5a). Les espèces *Crassula tillaea*, *Centaurea mellitensis* et *Vulpia unilateralis* sont très abondantes dans les zones hautes des secteurs originels et permettent de distinguer ces endroits des secteurs restants. *Heliotropium europaeum*, *Senecio gallicus* et *Arabidopsis thaliana* sont des espèces caractéristiques des secteurs labourés, quel que soit leur emplacement. A la seconde campagne d'échantillonnage, quand les secteurs originels se séparent moins bien, la composition floristique de chaque secteur ressemble plus à celle de son témoin dans les deux zones de la pente. En même temps, la coïncidence entre les labourés est moindre (Fig. 5b). En 1984 la ségrégation entre ceux-ci paraît plus marquée et la ressemblance entre les 2 sous-systèmes se maintient mieux dans les zones basses que dans les hautes.

Le labour produit donc une homogénéisation des caractéristiques de la pente, en haut et en bas; l'influence érosion-accumulation disparaît, mais elle se maintient par contre dans la partie de la pente non labourée (Fig. 5a). Les différences commencent à apparaître dans les années successives (Fig. 5b,c), au fur et à mesure que le système pente-talweg semble devenir fonctionnel. Les résultats concordent avec d'autres commentés précédemment comme avec ceux obtenus dans des expériences préliminaires (Pineda et al., 1981a, Peco, 1983b). En même temps ces résultats suggèrent que la récupération du pâturage perturbé semble évoluer plus rapidement dans les zones basses, où il y a une plus forte humidité que dans les hautes. Dans ces dernières la récupération semble plus irrégulière. L'humidité, associée soit au substrat soit à l'année météorologique, semble un facteur de cicatrisation important sans lequel la succession progresse autrement -en années sèches ou en zones élevées (Fig. 2c,d et Fig. 5)-.

Sur la Figure 6, on donne les résultats de nouvelles ACD réalisées pour huit groupes de carrés classifiés suivant l'âge successional des pentes et l'état intact ou perturbé du terrain. Durant les trois années postérieures au labour chaque secteur labouré tend à se rapprocher successivement de son homologue intact. La première année la distribution des espèces *Anchusa undulata*, *Arabidopsis thaliana* et *Aphanes microcarpa* incluses sur les équations canoniques calculées (voir Appendice), permet de bien différencier les secteurs récemment labourés -et le pâturage d'un an- de ceux labourés il y a 3, 8 ou 40 ans (Fig. 6a). Ces secteurs apparaissent densément agglomérés sur la partie positive de la première équation canonique, en face de ceux plus âgés, qui apparaissent dispersés sur la partie négative de la seconde équation. Ce nuage initial se désagrège avec le temps jusqu'à ce que chaque groupe occupe des positions chaque fois plus proches de leurs secteurs homologues intacts (Fig. 6b,c).

Bien que les quatre secteurs récemment labourés aient chaque année un âge successional identique, leurs comportements sont dûs à l'âge de l'écosystème dont ils sont issus (parenthèse sur la figure), de manière qu'il existe clairement une récupération différentielle qui reflète une certaine histéresis (Levassor et al., 1984) ou héritage dans le retour à ses caracté-

CONCLUSION

Dans cet article, on a étudié l'évolution dans le temps d'un écosystème simple perturbé par un labour et les changements de sa composition floristique. Cette évolution est conditionnée par l'âge successional de l'écosystème original et son cadre géotique -simplifié en termes géomorphologiques-. Pour une meilleure approche on devrait faire néanmoins une série plus longue d'observations, qui permette de suivre la fluctuation météorologique et son influence dans la composition de la pelouse qui s'installe après la perturbation. La météorologie n'affectera probablement pas de la même manière un écosystème jeune et un mûr (Drury & Nisbet, 1973; Pineda et al., 1986). De même il est important de connaître la série successionale historique qui peut compliquer encore plus la détection de régularités dans la succession (Henry & Swann, 1974).

De l'expérience ici réalisée, on déduit que la récupération de la composition floristique est relativement rapide quant à l'aspect qualitatif de la succession (participation de listes d'espèces dans la colonisation), bien qu'au bout d'une période de contrôle de 3 ans, la structure biocénotique (proportion et abondance d'espèces) montre qu'il reste encore de nettes différences entre les systèmes intacts et perturbés.

Les zones haute et basse des pentes représentent des écosystèmes distincts où la succession progress. avec une vitesse et des caractéristiques particulières, ce qu'on retrouve dans d'autres travaux cités plus haut. Ce cadre de référence physique représente un facteur fondamental dans la récupération du pâturage, bien que dans un espace restreint. Les conditionnements microclimatiques déterminés par la plus grande ou la moindre humidité édaphique peuvent constituer aussi un facteur clé déterminant.

Il semble que la succession dans un pâturage de thérophytes constitue foncièrement un mécanisme d'engrenage de pièces -les espèces de l'écosystème- avec une séquence de mise en place -la série successionale- qui toutefois reflète la disponibilité de ces pièces, de telle façon qu'il peut y avoir des sauts dans la série dépendant de la réserve de pièces -graines- ou du voisinage d'un autre écosystème qui les lui exporte, ayant celui-ci un âge successional déterminé. L'organisation de la structure de ce système constitue un processus dont l'étude n'a pas été développée ici, mais pour laquelle nous disposons déjà de résultats qui complètent ceux qui sont présentés dans ce travail (Pineda et al., 1981b; De Pablo et al., 1982; Sterling et al., 1983; Casado et al., 1986; Gómez-Sal et al., 1986).

BIBLIOGRAPHIE

- AUSTIN M.P. (1977). Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. *Vegetatio*, 35, 165-175.
- AUSTIN M.P. (1980). Exploratory analysis of grassland dynamics, an example of a lawn succession. *Vegetatio*, 43 87-94.
- AUSTIN M.P. (1981). Permanent quadrats: An interface for theory and practice. In: *Vegetation dynamics in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formations*. P. Poissonet et al. Eds. Junk, The Hague: 1-10.
- BARCLAY-ESTRUP P., GIMINGHAM C.H. (1969). The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the Calluna cycle. *J.Ecol.*, 57, 737-757.

- CASADO M.A. et al. (1985). Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession.
Vegetatio, 64, 75-86.
- DRURY W.H., NISBET I.C.T. (1973). Succession.
The Arnold Journal, 54(3), 331-368.
- GOMEZ-SAL A. et al. (1986). Successional changes in the morphology and ecological responses of plant communities in a grazed pasture ecosystem.
Vegetatio, 67, 33-44.
- GONZALEZ-BERNALDEZ F., PINEDA F.D. (1980). Bases para la tipificación integrada de pastos de dehesa.
Pastos, 10(1), 20-43.
- GLENN-LEWIN D.C. (1986). On the notions of direction and convergence during succession.
In: *Biogeography and Ecology of the Lake Islands*. J. Down-hower (ed). In press.
- HARMANN H.H. (1967). *Modern Factor Analysis*. 2nd. ed.
Univ. Chicago Press. Chicago.
- HENRY J.D., SWANN J.M.A. (1974). An intriguing investigation of the past dynamics of a New Hampshire forest. Highlights the importance of natural disturbances.
Ecology, 55, 772-783.
- HUMBERT H. (1980). *Le Monte dans les chaines subbétiques centrales (Espagne du Sud)*.
Publ. Dep. Géogr. Univ. Paris-Sorbonne, 10. Paris.
- INTECOL (1983). *Bulletin of the Internat. Assoc. for Ecology*, 9, 49 pp.
- JENRICH R., SAMPSON P. (1983). Stepwise discriminant analysis.
In: *BMDP Statistical Software*. W.J. Dixon (ed.). Univ. California Press. Berkeley.
- JENRICH R. et al. (1983). Analysis of variance and covariance including repeated measures.
In: *BMDP Statistical Software*. W.J. Dixon (ed.). Univ. California Press. Berkeley.
- KESSEL S.R., WHITTAKER R.H. (1976). Comparisons of three ordination techniques.
Vegetatio, 32, 21-29.
- LEVASSOR C. (1986). *Banco de semillas en un pasto mediterráneo sometido a perturbaciones periódicas: implicaciones en la sucesión ecológica*. Tesis Doctoral en realización.
Univ. Autónoma, Madrid.
- LEVASSOR C. et al. (1981). Tipología de pastizales en relación con el relieve: la Sierra del Castillo (Madrid).
Pastos, 11(3), 45-68.
- MARGALEF R. (1974). *Ecología*.
Omega. Barcelona.
- MCARTHUR R. (1955). Fluctuations of annual populations and measure of community stability.
Ecology, 26, 533-536.
- ODUM E.P. (1962). Relationships between structure and function in the ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, 12, 108-119.
- ODUM E.P. (1969). The strategy of ecosystem development.
Science, 164, 262-270.
- DE PABLO C.L. et al. (1982). Space-time variability in mediterranean pastures through the analysis of diversity parameters.
Vegetatio, 50, 113-125.
- PARK C.C. (1980). *Ecology and environmental management. A geographical perspective*. Butter-Worths, London.
- PECO B. et al. (1983a). Influences météorologique et géomorphologique sur la succession de pâturages de thérophytes méditerranéennes.
Ecol. Medit., 9(1), 63-76.

- PECO B. et al. (1983b). Diversité et structure spatiale des pâturages méditerranéens en cours de succession.
Ecol. Médit., 9(3-4), 223-234.
- PINEDA F.D. et al. (1981a). Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain.
Vegetatio, 44, 165-175.
- PINEDA F.D. et al. (1981b). Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la péninsule ibérique.
Vegetatio, 47, 267-277.
- PINEDA F.D. et al. (1986). Temporal changes in therophytic communities across the boundary of disturbed-intact ecosystems.
Vegetatio, 71, 333-339.
- POU A. (1974). *Geomorfología y distribución de la vegetación en una zona de la Sierra Morena de Córdoba (España)*. Tesis Doctoral. Univ. Autónoma. Madrid.
- RIVAS MARTINEZ S. et al. (1981). Comunidades de pastizal del monte de El Pardo (Madrid).
Studia Oecologica, 1(2), 59-90.
- RUIZ M., POU A. (1986). Un nuevo método para el estudio de las relaciones entre vegetación y geomorfología.
Anal. Edaf. y Agrobiol., en prensa.
- SOKAL R.R. (1961). Distance as a measure of taxonomic similarity.
Sistem. Zool., 10, 70-79.
- SOKAL R.R., ROHLF F.J. (1969). *Biometry*.
Freeman, San Francisco.
- STERLING A. et al. (1983). Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grasslands.
Oikos, 42, 334-342.
- TROEH F.R. (1964). Landform parameters correlated to soil drainage.
Soil Sci. Soci. Proc., 808-812.
- TUTIN T.G. et al. (eds) (1964-80). *Flora europaea*.
Cambridge at the University Press.
- VACHER J. et al. (1985). L'organisation de l'espace dans la Sierra Norte de Séville (Sierra Morena) et les problèmes actuels des dehesas.
Rev. Géogr. des Pyrénées et Sud-Ouest, 56(2), 179-201.
- VADOUR J. (1969). Données nouvelles et hypothèses sur le quaternaire de la région de Madrid.
Recherches Méditerranéennes 8. *Rev. Géograph. Pays Méditerranéennes*.
- VAN GROENEWOUD H. (1965). Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forest by various biometric and other methods.
Ber. Geobot. Inst. Rubel, 36.
- WHITE P.S., PICKETT S.T.A. (1985). Natural disturbance and patch dynamics: An introduction.
In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. S.T.A. Pickett & P.S. White (eds). Acad. Press. Orlando, 3-13.

APPENDICE

1. Equations canoniques discriminantes calculées pour les analyses réalisées (voir Figures 3 à 6).

Figure 3

$$\begin{aligned}
 1982: Y &= -20.85 + 9.45 \text{ Herniaria} + 0.42 \text{ Vulpia} + 4.45 \text{ V. unilateralis} + 6.93 \text{ Aphanes} + 5.03 \text{ Centaurea} \\
 &+ 0.51 \text{ Brassica} + 5.10 \text{ Lophochloa} + 18.38 \text{ Cistus} + 26.31 \text{ Log. gallica} - 0.50 \text{ Log. minima} - 15.28 \\
 &\text{Tr. retusum} - 3.60 \text{ Quercus} - 4.68 \text{ Myosotis} - 4.29 \text{ Corynephorus} + 7.50 \text{ Tr. cernuum} - 1.97 \text{ Campanula} \\
 &+ 1.10 \text{ Pl. afra} - 1.56 \text{ Sedum} + 14.51 \text{ Asterolinon} - 4.67 \text{ Neostema} + 0.35 \text{ Capsella} - 0.16 \text{ Asteriscus} \\
 1983: Y &= -3.29 + 0.23 \text{ Hypochoeris} + 0.29 \text{ Log. minima} + 0.24 \text{ P. bulbosa} + 0.19 \text{ Biserrula} + 0.38 \text{ Capsella} \\
 &+ 3.50 \text{ Centranthus} + 1.75 \text{ Anchusa} + 0.46 \text{ Evax} + 0.08 \text{ Taeniatherum} + 1.28 \text{ Pl. loeflingii} - 2.79 \\
 &\text{Euphorbia} + 0.81 \text{ Pl. coronopus} \\
 1984: Y &= -2.62 + 0.10 \text{ Log. minima} + 0.25 \text{ Capsella} + 0.07 \text{ Tr. suffocatum} + 0.17 \text{ V. unilateralis} + 0.04 \text{ Vulpia} \\
 &- 0.06 \text{ Andryala}
 \end{aligned}$$

Figure 4

$$\begin{aligned}
 Y_1 &= 0.15 - 0.20 \text{ Crassula} - 0.07 \text{ Vulpia} - 0.13 \text{ V. unilateralis} - 0.13 \text{ Aphanes} - 0.17 \text{ G. molle} + 0.09 \\
 &\text{Erodium} - 0.12 \text{ Arabidopsis} + 0.01 \text{ Tr. cernuum} - 1.26 \text{ L. arvensis} \\
 Y_2 &= 0.22 - 0.30 \text{ Crassula} - 0.07 \text{ Vulpia} - 0.05 \text{ Sisymbrium} - 0.21 \text{ V. unilateralis} - 0.11 \text{ Aphanes} - 0.09 \\
 &\text{Arabidopsis} - 0.14 \text{ Tr. cernuum} - 0.08 \text{ Asteriscus} + 0.16 \text{ Pl. afra} - 1.41 \text{ L. arvensis} + 0.06 \text{ Tr. suffocatum}
 \end{aligned}$$

Figure 5

$$\begin{aligned}
 1982: Y_1 &= -1.50 + 0.21 \text{ Anchusa} + 0.48 \text{ Arabidopsis} - 0.56 \text{ Arenaria} + 0.37 \text{ Br. tectorum} + 1.02 \text{ Centaurea} \\
 &+ 0.94 \text{ Cistus} + 3.94 \text{ Crassula} - 0.26 \text{ G. molle} - 0.14 \text{ Heliotropium} - 0.11 \text{ Log. minima} + 0.80 \text{ Pl. afra} \\
 &- 1.49 \text{ S. gallicus} + 0.33 \text{ Taeniatherum} + 1.25 \text{ V. unilateralis} \\
 Y_2 &= 3.10 - 0.21 \text{ Andryala} + 0.50 \text{ Arabidopsis} - 0.30 \text{ Arenaria} - 0.18 \text{ Brassica} - 1.01 \text{ Cistus} - 1.88 \text{ Crassula} \\
 &- 0.67 \text{ G. molle} - 0.13 \text{ Heliotropium} - 0.12 \text{ Log. minima} - 0.17 \text{ Pl. afra} + 0.14 \text{ S. gallicus} \\
 &- 0.10 \text{ Sisymbrium} - 0.13 \text{ Vulpia} - 0.21 \text{ V. unilateralis} \\
 1983: Y_1 &= 0.43 - 0.20 \text{ Anchusa} + 1.88 \text{ Centranthus} + 0.51 \text{ Evax} - 0.31 \text{ Heliotropium} - 0.22 \text{ Log. minima} + 0.27 \\
 &\text{P. bulbosa} - 0.13 \text{ Sisymbrium} + 0.22 \text{ Taeniatherum} + 0.97 \text{ V. unilateralis} - 0.90 \text{ Pl. loeflingii} \\
 Y_2 &= -2.16 + 1.66 \text{ Anchusa} + 0.31 \text{ Biserrula} + 0.10 \text{ Brassica} + 1.89 \text{ Centranthus} + 0.28 \text{ Evax} + 0.39 \text{ Log. minima} \\
 &+ 0.26 \text{ P. bulbosa} - 0.45 \text{ Tr. cernuum} + 0.12 \text{ Vulpia} + 1.95 \text{ Pl. loeflingii} \\
 1984: Y_1 &= -2.00 + 0.12 \text{ Br. tectorum} + 0.55 \text{ Corynephorus} + 0.39 \text{ Evax} + 0.24 \text{ Filago} + 0.82 \text{ Holcus} + 0.77 \text{ Pl. coronopus} \\
 &+ 3.10 \text{ Scandix} + 0.13 \text{ Tr. suffocatum} + 0.19 \text{ V. unilateralis} - 0.39 \text{ Teesdalia} \\
 Y_2 &= -3.08 + 0.10 \text{ Biserrula} + 0.22 \text{ Capsella} + 0.37 \text{ Corynephorus} - 0.15 \text{ Evax} + 0.13 \text{ Filago} + 0.46 \text{ Heliotropium} \\
 &+ 0.13 \text{ Log. minima} + 1.33 \text{ Pl. coronopus} + 0.83 \text{ Scandix} + 0.13 \text{ Urtica} + 0.15 \text{ V. unilateralis} + 0.14 \text{ Teesdalia}
 \end{aligned}$$

Figure 6

$$\begin{aligned}
 1982: Y_1 &= 2.68 + 0.39 \text{ Arabidopsis} - 0.31 \text{ Vulpia} - 0.92 \text{ Pl. afra} - 0.40 \text{ Br. tectorum} - 0.31 \text{ Biserrula} - 0.21 \\
 &\text{Heliotropium} - 0.27 \text{ Crepis} - 0.95 \text{ Geranium} - 0.28 \text{ Tr. arvense} - 0.24 \text{ Log. minima} - 0.28 \text{ Spergularia} \\
 &- 0.51 \text{ Filago} + 0.66 \text{ Anchusa} - 0.24 \text{ Andryala} + 0.44 \text{ Aphanes} - 1.67 \text{ Evax} - 0.28 \text{ Hordeum} + 0.24 \\
 &\text{Holcus} - 1.51 \text{ Echium} \\
 Y_2 &= -0.20 + 0.23 \text{ Vulpia} + 0.46 \text{ Pl. afra} - 0.82 \text{ Br. tectorum} - 0.18 \text{ Biserrula} - 0.19 \text{ Heliotropium} \\
 &+ 0.58 \text{ Crepis} - 0.88 \text{ G. molle} + 0.39 \text{ Tr. arvense} + 0.16 \text{ Log. minima} - 0.43 \text{ Spergularia} + 0.25 \text{ Centaurea} \\
 &+ 0.15 \text{ Andryala} + 0.47 \text{ Aphanes} + 0.61 \text{ Cistus} - 3.05 \text{ Evax} - 0.77 \text{ Hordeum} + 0.73 \text{ Holcus} - 4.20 \\
 &\text{Echium} \\
 1983: Y_1 &= -0.18 + 0.38 \text{ Log. minima} - 0.14 \text{ Vulpia} - 0.31 \text{ P. bulbosa} - 0.37 \text{ Taeniatherum} + 0.36 \text{ Centaurea} \\
 &+ 0.19 \text{ Sisymbrium} + 0.12 \text{ Spergularia} + 0.20 \text{ Br. tectorum} - 1.48 \text{ Pl. loeflingii} + 0.45 \text{ Tr. arvense} \\
 &+ 0.24 \text{ Tr. cernuum} - 0.13 \text{ Heliotropium} - 0.21 \text{ Br. hordeaceus} \\
 Y_2 &= -0.98 - 0.28 \text{ Asteriscus} + 0.14 \text{ Log. minima} - 0.10 \text{ P. bulbosa} + 0.45 \text{ Taeniatherum} + 0.25 \text{ Brassica} \\
 &+ 0.11 \text{ Spergularia} + 0.15 \text{ Br. tectorum} + 0.29 \text{ Hordeum} - 1.75 \text{ Pl. loeflingii} - 0.34 \text{ Tr. cernuum} \\
 &- 0.11 \text{ Heliotropium} + 0.29 \text{ Br. hordeaceus} \\
 1984: Y_1 &= 0.37 - 0.18 \text{ Asteriscus} - 0.21 \text{ Tr. suffocatum} + 0.11 \text{ Vulpia} + 0.45 \text{ Log. minima} + 0.44 \text{ Arabidopsis} \\
 &+ 1.1 \text{ Holcus} + 0.50 \text{ Br. hordeaceus} - 0.13 \text{ Biserrula} - 0.32 \text{ Evax} - 0.35 \text{ Heliotropium} - 0.21 \text{ Leontodon} \\
 &- 0.16 \text{ V. unilateralis} - 0.50 \text{ Pl. coronopus} + 0.60 \text{ Asterolinon} + 0.14 \text{ Hypochoeris} + 0.19 \text{ S. gallicus} \\
 &+ 0.22 \text{ Crepis} \\
 Y_2 &= 0.51 - 0.20 \text{ Asteriscus} - 0.12 \text{ Tr. suffocatum} + 0.29 \text{ Arabidopsis} - 0.77 \text{ Holcus} - 0.33 \text{ Br. hordeaceus} \\
 &- 0.14 \text{ Biserrula} + 0.12 \text{ Tr. cernuum} - 0.23 \text{ Heliotropium} + 0.14 \text{ Tr. arvense} - 0.18 \text{ Leontodon} \\
 &+ 0.17 \text{ Br. tectorum} - 0.14 \text{ Aphanes} - 0.13 \text{ V. unilateralis} - 0.18 \text{ Pl. coronopus} - 0.84 \text{ Asterolinon} \\
 &+ 0.85 \text{ S. gallicus} - 0.14 \text{ Crepis}
 \end{aligned}$$

2. Liste d'espèces relevées dans les échantillonnages utilisant la nomenclature de Flora Europaea (1964-80).

Anagallis arvensis L.	ANAGALLIS
Anchusa undulata L.	ANCHUSA
Andryala integrifolia L.	ANDRYALA
Anthemis arvensis L.	ANTHEMIS
Anthriscus caucalis Bieb.	ANTHRISCUS
Anthyllis lotoides L.	ANTHYLLIS
Aphanes microcarpa (Boiss. & Reuter) Rothm.	APHANES
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh	ARABIDOPSIS
Arenaria leptoclados (Reichemb) Guss	ARENARIA
Asteriscus aquaticus (L.) Less	ASTERISCUS
Asterolinon linum-stellatum (L.) Duby	ASTEROLINON
Biserrula pelecinus L.	BISERRULA
Blitum virgatum L.	BLITUM
Brassica barrelieri (L.) Janka	BRASSICA
Bromus hordeaceus L.	BR. HORDEACEUS
Bromus madritensis L.	BR. MADRITENSIS
Bromus rubens L.	BR. RUBENS
Bromus tectorum L.	BR. TECTORUM
Campanula erinus L.	CAMP. ERINUS
Campanula lusitanica L.	CAMP. LUSITAN.
Capsella rubella Reuter	CAPSELLA
Cardamine hirsuta L.	CARDAMINE
Carduus pycnocephalus L.	CARDUUS
Centaurea melitensis L.	CENTAUREA
Centranthus calcitrapae (L.) Dufresne	CENTRANTHUS
Cerastium glomeratum Thuill.	C. GLOMERATUM
Cerastium semidecandrum L.	C. SEMIDECAND.
Chondrilla juncea L.	CHONDRILLA
Cistus ladanifer L.	CISTUS
Conyza canadensis (L.) Cronq.	CONYZA
Corynephorus fasciculatus Boiss. & Reuter	CORYNEPHORUS
Crassula tillaea Lester-Garland	CRASSULA
Crepis capillaris (L.) Wallr.	CR. CAPILLARIS
Echium vulgare L.	ECHIUM
Erodium cicutarium (L.) L'Her	ERODIUM
Euphorbia exigua L.	EUPHORBIA
Evax carpetana Lange	EVAX
Filago pyramidata L.	FILAGO
Galium parisiense L.	GAL. PARIENSE
Geranium molle L.	G. MOLLE
Helianthemum salicifolium (L.) Miller	HELIANTHEMUM
Heliotropium europaeum L.	HELIOTROP IUM
Herniaria hirsuta L.	HERNIARIA
Holcus setiglumis Boiss. & Reuter	HOLCUS
Hordeum murinum L.	HORDEUM
Hypochoeris glabra L.	HYPOCHOERIS
Jasione montana L.	JASIONE
Lamium amplexicaule L.	LAMIUM
Lathyrus angulatus L.	LATHYRUS
Leontodon taraxacoides (Vill.) Mérat	LEONTODON
Linaria arvensis (L.) Desf.	L. ARVENSIS
Linaria diffusa Hoffmanns & Link	L. DIFFUSA
Logfia gallica (L.) Cosson & Germ.	LOG. GALLICA
Logfia minima (Sm.) Dumort	LOG. MINIMA
Lolium rigidum Gaudin	LOLIUM
Lophocloa cristata (L.) Hyl.	LOPHOCHLOA
Malva hispanica L.	MALVA
Medicago minima (L.) Bartal.	MEDICAGO
Micropyrum tenellum (L.) Link	MYCROPYRUM
Myosotis spp.	MYOSOTIS
Neatostema apulum (L.) I.M. Johnston	NEATOSTEMA
Ortegia hispanica L.	ORTEGIA
Papaver hybridum L.	PAP. HYBRIDUM
Papaver somniferum L.	PAP. SOMNIFERUM
Plantago afra L.	PL. AFRA
Plantago coronopus L.	PL. CORONOPUS
Plantago lagopus L.	PL. LAGOPUS

<i>Plantago lanceolata</i> L.	PL. LANCEOLATA
<i>Plantago loeflingii</i> L.	PL. LOEFLINGII
<i>Poa annua</i> L.	P. ANNUA
<i>Poa bulbosa</i> L.	P. BULBOSA
<i>Polycarpon tetraphyllum</i> (L.) L.	POLYCARPON
<i>Psilurus incurvus</i> (Gouan) Schinz & Thell	PSILURUS
<i>Pterocephalus diandrus</i> (Lag.) Lag.	PTEROCEPHALUS
<i>Quercus rotundifolia</i> Lam.	QUERCUS
<i>Ranunculus parviflorus</i> L.	RANUNCULUS
<i>Sagina apetala</i> Ard.	SAGINA
<i>Sanguisorba minor</i> Scop.	SANGUISORBA
<i>Scandix australis</i> L.	SCANDIX
<i>Scleranthus annuus</i> L.	SCLERANTHUS
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	SCOLYMUS
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	STELLARIA
<i>Sedum caespitosum</i> (Cav.) Doc.	SEDUM
<i>Senecio erucifolius</i> L.	S. ERUCIFOLIUS
<i>Senecio gallicus</i> Chaix	S. GALLICUS
<i>Sisymbrium runcinatum</i> Lag. ex Dc.	SISYMBRIUM
<i>Spergularia purpurea</i> (Pers.) G. Don fil.	SPERGULARIA
<i>Taeniatherum caput-medusae</i> (L.) Nevski	TENIATHERUM
<i>Teesdalia coronopifolia</i> (J.P. Berg.) Thell.	TEESDALIA
<i>Trifolium arvense</i> L.	TR. ARVENSE
<i>Trifolium campestre</i> Schreber	TR. AMPESTRE
<i>Trifolium cernuum</i> Brot.	TR. CERJUM
<i>Trifolium glomeratum</i> L.	TR. GLOMERATUM
<i>Trifolium retusum</i> L.	TR. RETUSUM
<i>Trifolium striatum</i> L.	TR. STRIATUM
<i>Trifolium suffocatum</i> L.	TR. SUFFOCATUM
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	TR. TOMENTOSUM
<i>Trigonella monspeliaca</i> L.	TRIGONELLA
<i>Tuberaria guttata</i> (L.) Fourr.	TUBERARIA
<i>Urtica urens</i> L.	URTICA
<i>Veronica arvensis</i> L.	VERONICA
<i>Vicia lathyroides</i> L.	V. LATHYROIDES
<i>Viola kitaibeliana</i> Schultes	VIOLA
<i>Vulpia</i> spp.	VULPIA
<i>Vulpia unilateralis</i> (L.) Stace	V. UNILATERALIS

Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de chêne zéen et d'une population de pin maritime du nord-ouest de la Tunisie.

A. ALOUI*
F. SERRE-BACHET**

*RESUME - Les méthodes propres à la dendroclimatologie sont d'abord utilisées pour analyser les variations annuelles de l'épaisseur des cernes sur six populations de chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd) et une population de pin maritime (*Pinus pinaster* Soland.) au Nord-Ouest de la Tunisie. La réponse de l'épaisseur des cernes à des paramètres climatiques mensuels simples (P et/ou T) ou synthétiques est ensuite recherchée pour chacune des populations. La comparaison des résultats souligne l'importance de l'altitude dans la réponse au climat du chêne zéen.*

*SUMMARY - The methodology of dendroclimatology is used to analyse the ring-width variations of six oak populations (*Quercus canariensis* Willd.) and one pine population (*Pinus pinaster* Soland) sampled following an altitudinal gradient in the northwestern part of Tunisia. The ring-width response to simple (P and/or T) or synthetic monthly climatic parameters is investigated for each of the seven populations. The results highlight the influence of altitude on the climatic response of oak.*

*MOTS CLES : Epaisseur du cerne - dendroclimatologie - altitude - *Pinus pinaster* Soland - *Quercus canariensis* Willd.*

INTRODUCTION

La production forestière en région méditerranéenne, à l'image de la production agricole, subit les aléas du climat méditerranéen. Les fluctuations annuelles de cette production peuvent être approchées par l'analyse de l'épaisseur des cernes selon les méthodes de la dendroclimatologie (FRITTS, 1976).

Dans la région forestière du Nord-Ouest de la Tunisie, les facteurs climatiques intervenant dans la croissance annuelle en épaisseur du chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd) et accessoirement du pin maritime (*Pinus pinaster* Soland) ont été étudiés à défaut d'avoir pu travailler sur des prélèvements de chêne liège (*Quercus suber* L.) réalisés mais impossibles à dater avec précision (ALOUI, 1982).

La présence de longs relevés météorologiques couvrant la période 1901-1975 dans les stations de Tabarka et d'Ain Draham a constitué un facteur favorable dans le choix des forêts avoisinantes (fig. 1).

*Institut sylvo-pastoral - TABARKA, Tunisie

**Laboratoire de Botanique historique et Palynologie. U.A. 1152 du C.N.R.S. Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme . 13397 MARSEILLE Cedex 13

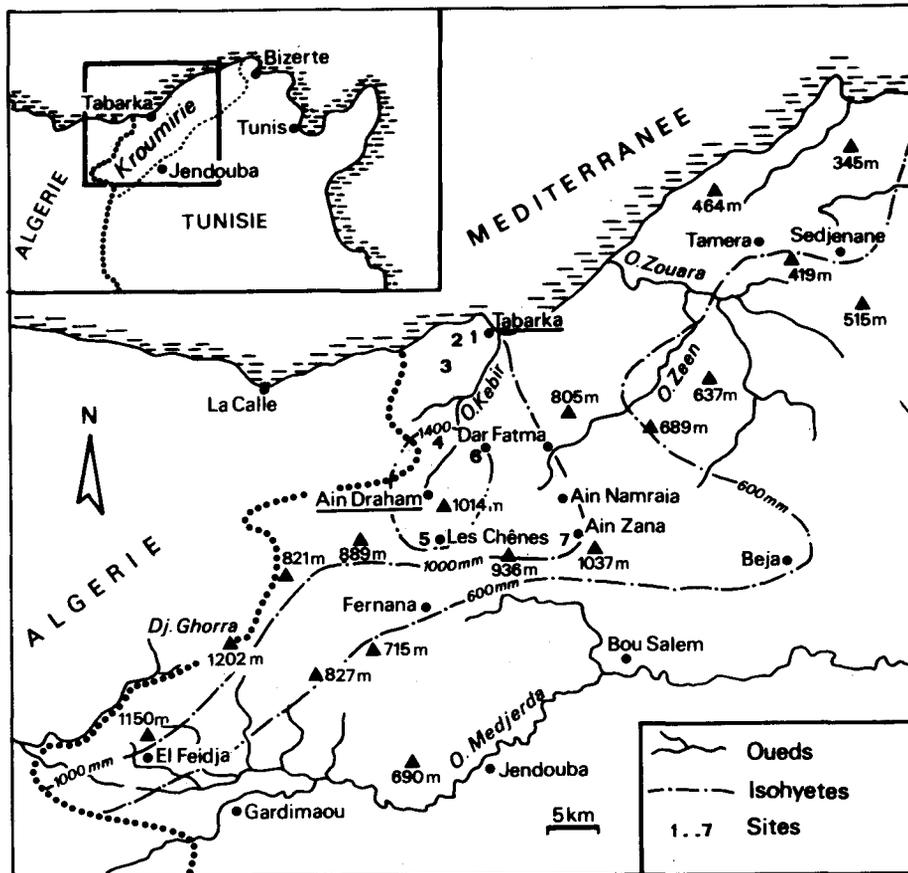


Fig. 1 : Hydrographie et répartition des précipitations en fonction du relief au Nord-Ouest de la Tunisie, d'après BORTOLI *et al.*, (1969). 1...7 : Sites de chêne zeen et de pin maritime échantillonnés. Ain Draham et Tabarka : Stations météorologiques utilisées dans l'analyse des relations cerne-climat.

Sites	1	2	3	4	5	6	7
Forêts	TABARKA (série IV)			AIN DRAHAM			
				Oued Dalma	El Mrj	Dar Fatma	Ain Zana
Espèce et nombre d'arbres sondés.	Pin maritime 10	Chêne zeen 5 à 3 niv.	Chêne zeen 14	Chêne zeen 10	Chêne zeen 10	Chêne zeen 19	Chêne zeen 10
Nature du peuplement	Pin maritime et chêne liège	Chêne liège et chêne zeen épars	Chêne liège et chêne zeen épars	Chêne zeen et chêne liège épars	Chêne zeen & qques chênes lièges épars	Chêne zeen et chêne liège épars	Chêne zeen chêne liège & chêne afares épars
Exposition	S-E	S	S	N-W	N & E	S-E	S-E
Etage de végét.	THERMOMEDITERRANEEN				MESOMEDIT.	SUPRAMEDITERRANEEN	
						horizon inf.	horizon sup.
Altitude.	250 m	250 m	220 m	350 m	730 m	650 m	950 m
Type de sol et substrat. cf. Dimanche & Mori, 1967.	Lessivé sur grès (versant)	Lessivé sur grès (têtes de ravins)	Lessivé sur grès (dépressions)	Lessivé (vallée)	Lessivé (versant)	Lessivé sur grès superf. (haut de versant)	

Tabl. I : Caractéristiques des sites échantillonnés.

I. LES FORETS ET LES SITES ETUDIES

Les forêts de Tabarka sont à base de chêne liège et de pin maritime mélangés ou à l'état pur; le chêne zéen que l'on y trouve n'apparaît que dans les ravins ou dans les vallées fraîches. Les forêts d'Ain Draham sont à base de chêne liège et de chêne zéen purs ou mélangés selon l'étagement altitudinal.

La région de Tabarka appartient à l'étage bioclimatique méditerranéen humide inférieur à hiver chaud tandis que celle d'Ain Draham, dans le même étage bioclimatique, se trouve dans son sous-étage supérieur et dans la variante à hiver tempéré (DIMANCHE et MORI, 1967; BORTOLI *et al.*, 1969).

Les apports moyens annuels d'eau (moyenne calculée sur la période 1901-75) sont beaucoup plus importants à Ain Draham (1559 mm) qu'à Tabarka (1025 mm), les températures, beaucoup plus basses dans la première région que dans la seconde. La période de sécheresse estivale débute plus tôt à Tabarka (mai ou juin) qu'à Ain Draham (juin ou juillet), devient fortement caractérisée dans les deux régions pendant les mois de juillet et août et se termine généralement un peu plus tard dans la première région que dans la deuxième, (fig. 2). La longueur de cette période est évidemment variable d'une année à l'autre selon les caractéristiques hydriques des mois qui la délimitent.

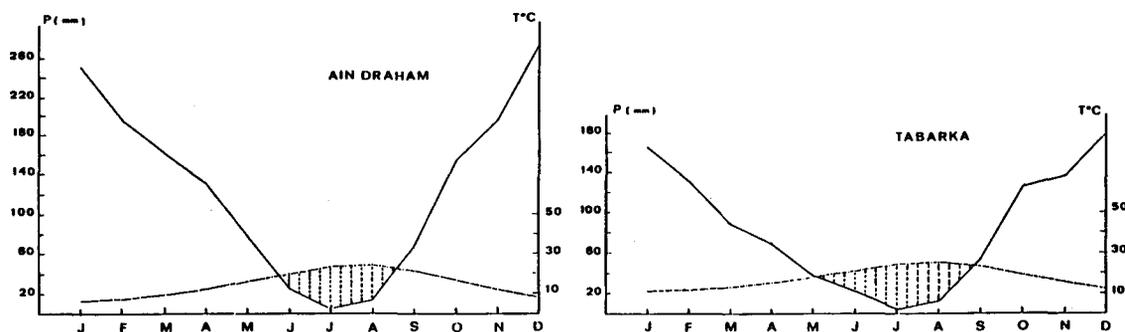


Fig. 2 : Diagramme ombrothermique (BAGNOULS et GAUSSEN, 1957) de Tabarka et d'Ain Draham; moyennes établies sur la période 1901-1975.

Les sites 1 à 7 où les prélèvements ont été effectués (fig. 1 et tabl. 1), bien que sous l'influence des mêmes facteurs macroclimatiques que les deux régions décrites, en diffèrent néanmoins par leurs facteurs microstationnels : altitude, distance par rapport à la mer régulateur thermique, exposition et profondeur du sol.

II. LE MATERIEL ET SA PREPARATION

Le matériel, composé de sections de troncs ou de carottes prélevées à la tarière de Pressler selon trois directions à 120° l'une de l'autre, a été préparé et interdaté selon les méthodes propres de la dendroclimatologie (DOUGLASS, 1928; SERRE, 1964; STOKES et SMILEY, 1968).

La simplicité de structure du cerne de chacune des deux espèces, les variations d'épaisseur des cernes successifs et la présence de cernes particulièrement épais ou minces ont facilité l'interdatation (SERRE, 1964).

Les mesures au 1/100 mm de l'épaisseur des cernes ont été effectuées sur le matériel interdaté. Pour chaque prélèvement et chaque population, ces mesures, transcrites sur cartes perforées et traitées sur l'ordinateur IBM 1130 de la Faculté, ont été soumises à l'analyse suivant trois types de programme.

Le premier type de programme appliqué aux seules épaisseurs des cernes dans le but d'analyser leurs variations a permis :

- de représenter les variations des épaisseurs brutes suivant des courbes semi-logarithmiques,
- de calculer les moyennes des épaisseurs,
- de calculer les sensibilités moyennes et plusieurs paramètres statistiques,
- d'effectuer une analyse complète de la variance.

Le second type de programme, appliqué simultanément aux données météorologiques et aux épaisseurs des cerne, a permis d'établir des "fonctions de réponse" visant à préciser les relations entre l'épaisseur du cerne annuel et les paramètres climatiques mensuels supposés intervenir lors de la formation de ce cerne (FRITTS, 1976; GUIOT, 1981).

Le troisième type de programme a été utilisé pour classer les sept populations différentes selon leurs réponses au couple précipitations mensuelles et température moyenne mensuelle.

L'analyse de la variance ainsi que les "fonctions de réponse" ont été effectuées sur les épaisseurs brutes annuelles transformées en indices. Ces indices représentent les rapports des épaisseurs brutes aux valeurs correspondantes de la courbe théorique (polynôme ou exponentielle négative) la mieux ajustée à chaque série de cerne étudiée (FRITTS, 1976). L'utilisation de ces indices permet d'éliminer la tendance due à l'âge et les variations individuelles d'épaisseurs, elle permet en conséquence la comparaison des cerne entre carottes, entre individus et entre populations, même d'espèces différentes (FRITTS, 1976).

III. ANALYSE DE LA VARIATION DE L'ÉPAISSEUR DES CERNES

3.1. Analyse des courbes semilogarithmiques

Une tendance générale à la diminution de l'épaisseur du cerne en rapport avec l'âge des arbres est observable sur la majorité des courbes. La figure 3 regroupe les courbes de synthèse par site. Cette diminution continue de l'épaisseur du cerne est généralement entrecoupée par des augmentations périodiques et soutenues de la croissance sur des durées variant entre 10 et 17 ans suivant l'intensité de l'intervention sylvicole qui a vraisemblablement été faite et qui a amélioré les conditions de croissance et selon la rapidité du rétablissement d'une nouvelle concurrence. Cette observation montre au passage que, par une sylviculture bien adaptée à l'essence et au milieu, un peuplement forestier peut être maintenu à un niveau de croissance maximal si l'intensité et la rotation des coupes d'éclaircie sont bien choisies.

3.2. Comparaison des épaisseurs moyennes

Pour chaque site, l'épaisseur moyenne des cerne a été calculée pour toute la longueur de la période disponible (variable d'un site à l'autre) et pour une période commune à la plupart d'entre eux (1938-1975). Les moyennes par site et par orientation pour chaque site ont pu ainsi être comparées.

Pour le site 2, la moyenne des épaisseurs des cerne a été calculée sur une période de 20 ans (1958-1977), au niveau de la souche, à 1 m et à 3 m du sol, afin d'analyser la variation de l'épaisseur des cerne le long du tronc.

3.2.1. Comparaison de la croissance annuelle moyenne entre sites

L'examen du tableau 2 montre que pour le chêne zéen (sites 3 à 7), les cerne moyens les plus minces sont produits dans les sites 6 et 7, les plus épais dans les sites 3 et 4, le site 5 étant intermédiaire

Tableau 2 : épaisseurs moyennes des cerne par site

Site	1	3	4	5	6	7
Épaisseur (1/100mm)	182	156	183	137	94	88
	pas de différence significative			pas de différence significative		

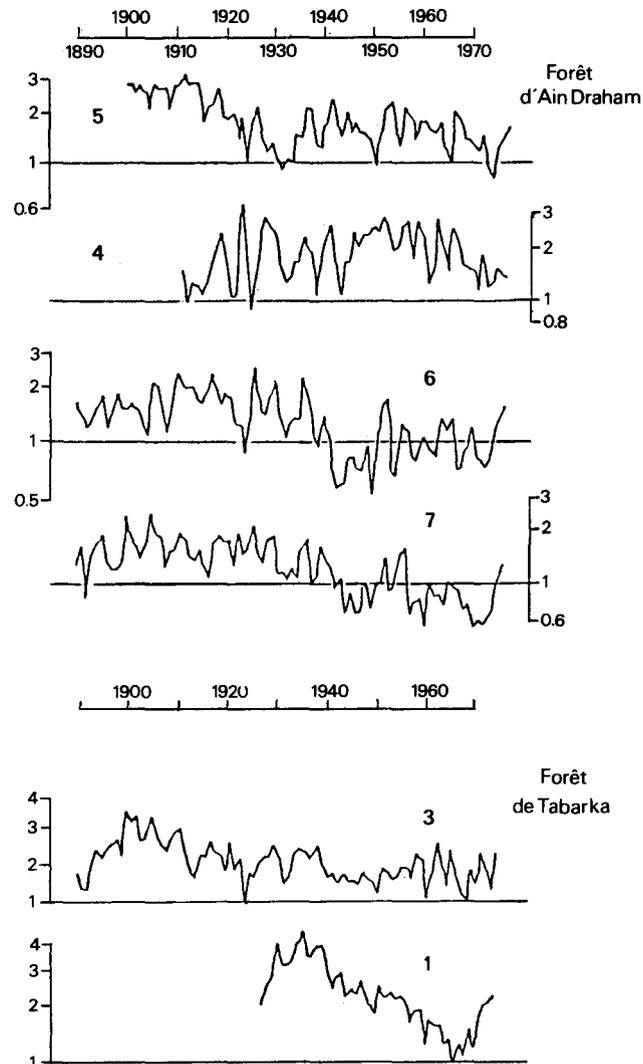


Fig. 3 : Courbes représentatives des fluctuations annuelles de l'épaisseur brute des cernes (échelle semi-logarithmique) pour les sites 1 et 3 à 7 échantillonnés.

Selon le test de Student et au niveau de signification 0,95, les moyennes des sites 6 et 7 sont différentes des moyennes des sites 3 et 4 tandis que la moyenne du site 5 ne diffère pas significativement de l'ensemble. Cette ségrégation en deux groupes à croissance moyenne différente paraît liée à l'altitude. Ni l'âge des arbres de ces groupes ni des différences édaphiques ne peuvent être invoquées. L'altitude intervient vraisemblablement sur la différence de la durée de la période végétative effective; la reprise de l'activité végétative à haute altitude se fait plus tardivement qu'à basse altitude et un ralentissement de cette dernière se produit à haute altitude en même temps qu'à basse altitude à la suite de l'annulation des réserves en eau du sol en juillet dans tous les sites.

Du point de vue technologique on peut s'attendre à ce que le bois de chêne de basse altitude soit plus dense que celui de haute altitude, étant donné que la différence d'épaisseur entre les cernes annuels résulte surtout d'une différence dans l'épaisseur du bois final. BOUDY (1950) et HOENISCH *et al.* (1970) ont relevé sur la même essence, en Kroumirie, des différences de densité de bois liées à l'altitude mais aussi au sol et à l'exposition.

La croissance en épaisseur du pin maritime (site 1) est du même ordre de grandeur que celle du chêne zéen du site 3 qui pousse dans les mêmes conditions de milieu et elle est identique à celle du chêne zéen du site 4.

3.2.2. Comparaison de la croissance annuelle moyenne entre orientations

Tableau 3 : épaisseur moyenne des cernes au 1/100 mm selon l'orientation des trois carottes prélevées par arbre

orientation	Nord	Sud-Ouest	Sud-Est
Site 1	173	212	160
3	148	162	159
4	175	188	186
5	146	140	125
6	99	81	103
7	73	98	93

Pour chaque site de chêne zéen, la croissance moyenne en épaisseur des trois orientations (N, S-O, S-E) suivant lesquelles les carottes ont été prélevées sur le tronc ne montre pas de différence significative. Dans le cas du site 1 (pin maritime), la moyenne sur l'orientation Sud-Ouest, est significativement différente de celle des deux autres orientations.

Des différences entre orientations peuvent être importantes dans le cas de terrains à forte pente en raison de bois de tension, à l'amont chez les feuillus, et du bois de compression, à l'aval chez les résineux. Pour les estimations de la production forestière sur terrain en pente, les mesures des diamètres ainsi que les prélèvements des carottes se font généralement à l'amont. Ces mesures et ces prélèvements peuvent biaiser l'estimation de la production soit en la sous-estimant dans le cas des résineux, soit en la surestimant dans les cas des feuillus. Cette erreur serait évitée si, au lieu d'effectuer des prélèvements sur une orientation particulière, on en faisait au moins deux sur le même individu.

3.2.3. Comparaison de la croissance annuelle moyenne entre niveaux différents du tronc

Cette comparaison a été effectuée sur cinq chênes du site 2 où les cernes ont été mesurés au niveau de la souche, à 1 m et à 3 m du sol. La période de comparaison est 1958-1977.

Le cerne moyen produit au niveau de la souche (3,57 mm) diffère du cerne moyen produit à 1 m (2,50 mm) et de celui produit à 3 m du sol (2,27 mm). Avec une signification égale à 95% on peut dire cependant qu'il n'y a de différence qu'entre le cerne moyen au niveau de la souche et celui à 3 m.

Cette décroissance nette du cerne du bas vers le sommet de l'arbre peut être liée à des décalages dans le démarrage et/ou l'arrêt de la réactivation cambiale le long du tronc, comme l'ont souligné plusieurs auteurs (FRITTS *et al.*, 1965; KOZLOWSKI, 1971; SKENE, 1972) ou à une différence dans la répartition des matières nutritives et des substances de croissance qui bénéficieraient aux niveaux les plus bas.

3.3. Comparaison des coefficients de sensibilité moyenne

Le coefficient de sensibilité moyenne qui exprime la différence relative moyenne de l'épaisseur des cernes successifs est une estimation de la sensibilité de l'arbre ou de l'ensemble des arbres considérés au climat (FRITTS, 1976); elle varie de 0, pour deux cernes successifs de même épaisseur, à 2 lorsque l'épaisseur de l'un d'entre eux est nulle (FRITTS, 1976, p.258).

Le Tableau 4 récapitule, pour chaque site, l'intervalle de variation des sensibilités moyennes par arbre (colonne 1), la moyenne des sensibilités moyennes individuelles (colonne 2) et la sensibilité moyenne globale (colonne 3).

La comparaison des éléments de la colonne 2 selon le test de Student (niveau de signification 0,95) distingue le site 1 relatif au pin maritime, avec la sensibilité moyenne par arbre la plus faible, les sites 3 à 5 et 7 avec une sensibilité moyenne par arbre supérieure à celle du site 1, le site 6, avec une sensibilité moyenne par arbre élevée par rapport à tous les autres sites.

Tableau 4 : Sensibilités moyennes (S.M.)

N° du site	Intervalle de variation de la S.M. par arbre	Moyenne des S.M. par arbre	S.M. de chaque série de synthèse
1	0,13 à 0,24	0,18	0.14
3	0,21 à 0,35	0,24	0.20
4	0,19 à 0,35	0,27	0.26
5	0,19 à 0,42	0,27	0.17
6	0,22 à 0,39	0,32	0.21
7	0,23 à 0,30	0,26	0.19

Cette répartition des sites permet d'avancer que le pin maritime, dans son aire écologique, est moins sensible aux variations des conditions climatiques annuelles que le chêne zéen qui lui est géographiquement proche et que l'altitude, pour le chêne zéen, ne joue pas un rôle prépondérant puisque se trouvent réunis dans un même groupe les sites 3 et 7 de basse et de haute altitude.

L'analyse des coefficients de sensibilité moyenne des séries de synthèse (Tabl. 4, colonne 3), coefficients toujours inférieurs à la moyenne des sensibilités moyennes individuelles, montre une nette ségrégation du Pin maritime et, parmi les sites de chêne, la singularité du site 5, apparemment moins homogène dans la relation au climat de ses individus que les autres sites. Cette singularité du site 5 provient vraisemblablement du choix de ses individus distribués selon deux secteurs exposés différemment (tableau 1) mais rassemblés en un seul site en raison de beaucoup d'autres points de ressemblances.

Les valeurs faibles de la sensibilité moyenne, par rapport aux valeurs obtenues dans les régions de l'ouest des Etats Unis d'Amérique : 0,30 à 0,60 (SCHULMAN, 1956) cadrent néanmoins avec les valeurs obtenues en région méditerranéenne sur d'autres espèces : 0,13 à 0,40 (BERGER *et al.*, 1979); CHALABI et SERRE-BACHET, 1981; TESSIER *et al.*, 1982; SERRE-BACHET, 1982).

Le long du tronc (cf. site 2) il apparaît que la moyenne des sensibilités moyennes individuelles au niveau de la souche (0,31) est significativement différente et plus élevée que celle calculée aux niveaux 1 m et 3 m du sol (0,27) mais la sensibilité moyenne des séries de synthèse est à peu près identique sur les trois niveaux, légèrement plus faible à 3 m (0,23) qu'à la souche et à 1 m du sol (0,25).

3.4. Comparaison des coefficients d'interdatation

Le coefficient d'interdatation est égal au rapport de la sensibilité moyenne calculée sur la série de synthèse d'un site et de la moyenne des sensibilités moyennes individuelles. Ce coefficient est élevé et se rapproche de 1 lorsque les individus d'un site présentent des variations de l'épaisseur de leurs cernes parfaitement synchrones; il est faible dans le cas contraire. Les résultats des calculs classent les sites de la façon suivante, du coefficient le plus élevé au coefficient le plus faible : site 4 : 0,96, site 3 : 0,83, site 1 : 0,77, site 7 : 0,73, site 6 : 0,65 et site 5 : 0,63.

Les séries des sites 6 et 5 sont les moins synchrones. Ceci traduit l'hétérogénéité du site 5 dont il a déjà été question plus haut et l'hétérogénéité microstationnelle du site 6 où certains individus poussent directement sur la roche mère gréseuse alors que les autres poussent sur un sol normal.

Les coefficients d'interdatation relatifs aux trois niveaux du tronc analysés pour le site 2 se classent comme suit : 0,96 au niveau 1 m, 0,88 au niveau 3 m et 0,80 au niveau de la souche. Les séries les plus synchrones correspondent au niveau 1m également distant des premières grosses branches et de la souche. L'étude des séries de cernes à ce niveau évite donc les variations parasites dues aux grosses branches ou aux racines de l'arbre.

3.5. Analyse de la variance

La méthode utilisée, appliquée à la dendroclimatologie, est décrite par FRITTS (1976) ou TESSIER (1978). A travers toutes les carottes d'un site, les différents facteurs de variation du cerne annuel sont exprimés par rapport à la variance totale. Sont ainsi évaluées :

- la part (N) de la variation attribuable au seul facteur annuel. Cette part, liée à la chronologie de synthèse exprime le degré de sensibilité aux facteurs climatiques;
- la part (NA) de la variation attribuable aux séries individuelles de cernes; cette part exprime l'importance des variations microstationnelles;
- la part (NC) de la variation propre aux séries de cernes relatives aux orientations sur lesquelles sont effectués les prélèvements;
- la part (NCA) de la variation attribuable à chacun des cernes mesurés qui exprime le degré d'irrégularité dans la couronne et dans la distribution des substances de croissance et des éléments nutritifs de l'arbre (FRITTS, 1976; CHALABI et SERRE-BACHET, 1981).

La période commune à presque tous les sites de chêne zéen et longue de 38 ans (1938-1975) a été choisie; le site 1 ayant des séries plus courtes que les autres a été analysé sur la période 1948-1975. Dans le site 2, deux analyses de la variance ont été effectuées sur la période 1958-1977 commune aux trois niveaux des troncs; la première, pour le niveau 1 m, a été comparée aussi à celle des autres sites, la seconde porte sur l'ensemble des trois niveaux.

Tableau 5 : Résultats de l'analyse de la variance en pourcent

Site	1	2	3	4	5	6	7
Sources de variation							
N	47	70	20	31	18	28	47
N A	12	7	31	27	43	46	7
N C	négligeable						
N A C	39	23	47	41	37	25	45

Le tableau 5 montre que la part (N) de la variation liée aux facteurs fluctuant annuellement (les facteurs climatiques) peut être très importante (sites 1, 2 et 7) et que, pour les chênes, elle est d'autant plus importante que les conditions de croissance de l'arbre se trouvent très limitées (sites 2 et 7). Des conditions de végétation meilleures (site 4) et des variations microstationnelles énormes (sites 3, 5 et 6) diminuent la part de la variation due au climat, laissant place à une variation individuelle (N A) importante. L'homogénéité des sites 1, 2 et 7 se traduit dans les faibles valeurs de NA. Dans tous les cas, et quel que soit le site, les variations annuelles liées aux orientations (N C) sont négligeables.

Les pourcentages de variance liée aux épaisseurs (NCA) sont élevés dans tous les sites traduisant d'assez grandes irrégularités de croissance chez tous les arbres.

L'analyse de la variance appliquée à l'ensemble des trois niveaux (G) de prélèvement sur les arbres du site 2 donne les résultats suivants :

$$N = 54\% ; NA = 10\% ; NG = 5\% ; NCA = 28\%$$

NC est négligeable, comme dans les analyses précédentes; une variation des séries de cernes par niveau, faible (NG = 5%) vient s'ajouter aux autres sources de variation. On constate que la variation de N tous niveaux confondus reste élevée bien qu'inférieure à la variation de N au niveau 1m (Tabl. 5).

IV. ANALYSE DES RELATIONS CERNE-CLIMAT

4.1. La méthode

La méthode utilisée est celle des régressions orthogonalisées préconisée par FRITTS *et al.* (1971) modifiée par GUIOT et BERGER (1980) et par GUIOT (1981). Les régresseurs de l'épaisseur des cernes des chronologies de synthèse pour chaque site sont généralement les composantes principales des données météorologiques mensuelles (P et T). Les résultats obtenus sont

conventionnellement appelés des fonctions de réponse (FRITTS *et al.*, 1971). La station météorologique de Tabarka pour les sites 1, 2 et 3 et d'Ain Draham pour les sites 4, 5, 6 et 7 ont fourni les données nécessaires. Les paramètres climatiques que nous avons utilisés comme régresseurs sont de deux types :

- des paramètres simples (précipitations mensuelles, moyenne mensuelle des températures moyennes, des températures minimales ou des températures maximales) utilisés seuls (12 régresseurs) ou en combinant les paramètres hydriques et thermiques (24 régresseurs),

- des paramètres synthétiques calculés pour chacun des mois et chacune des années de la période analysée : évapotranspiration potentielle (ETP), évapotranspiration réelle (ETR), déficits hydriques et indices mensuels d'aridité-humidité de GIACOBBE (1964-65), (12 régresseurs).

Les 12 mois d'octobre n-1 à septembre n de la période 1940-1975 des stations de Tabarka et d'Ain Draham ont été considérés.

Les résultats des fonctions de réponse sont récapitulés dans les figures 4 à 13 où

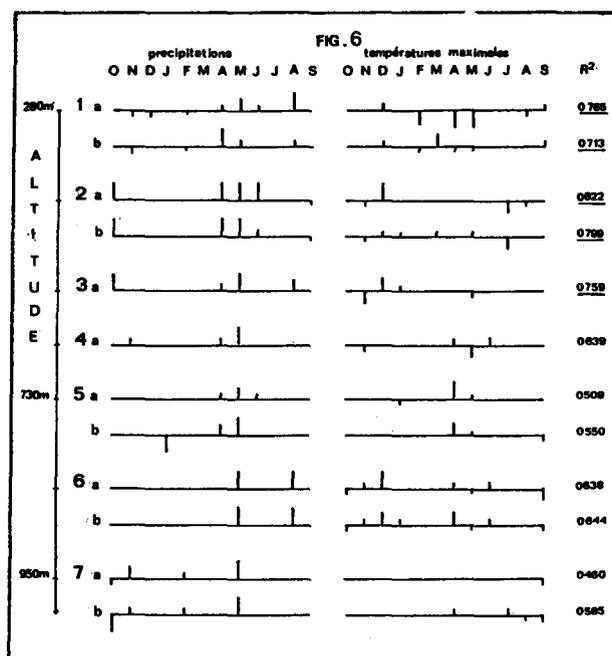
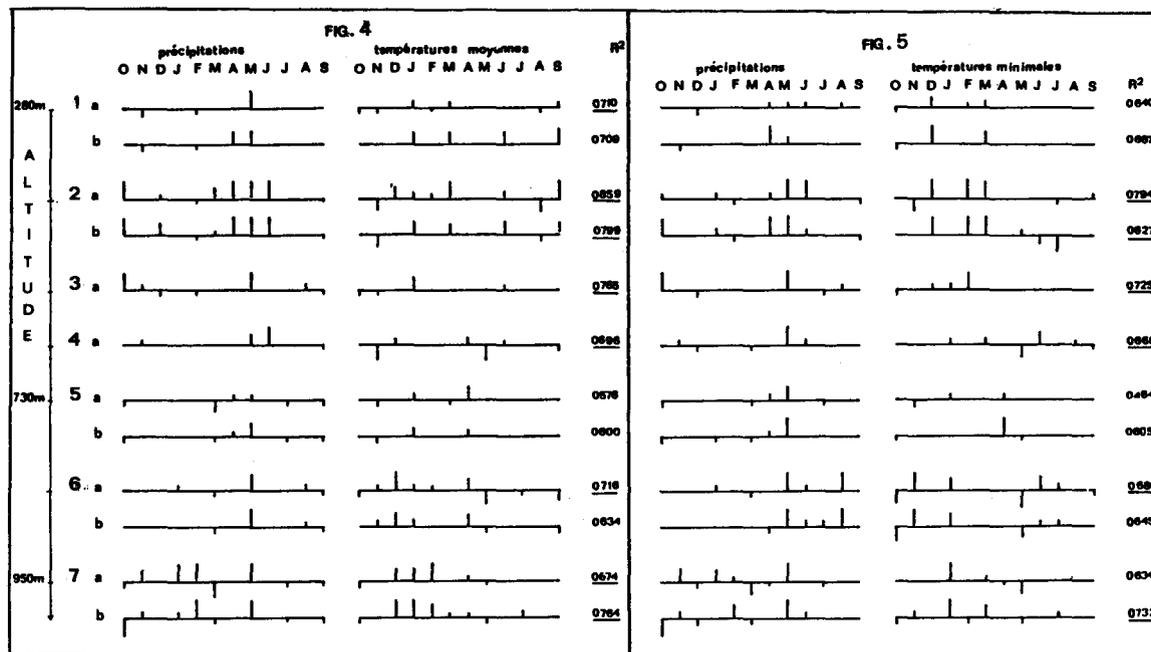


Fig. 4 à 6 : Résultat des fonctions de réponse établies à partir des paramètres climatiques simples (24 régresseurs).

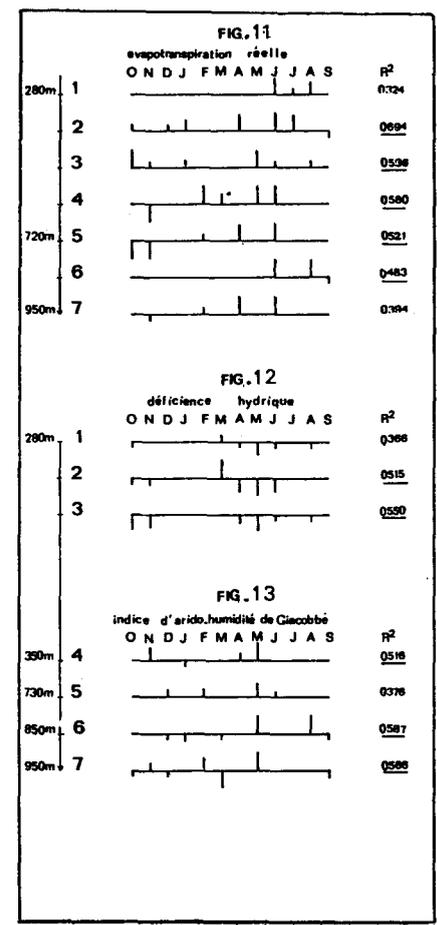
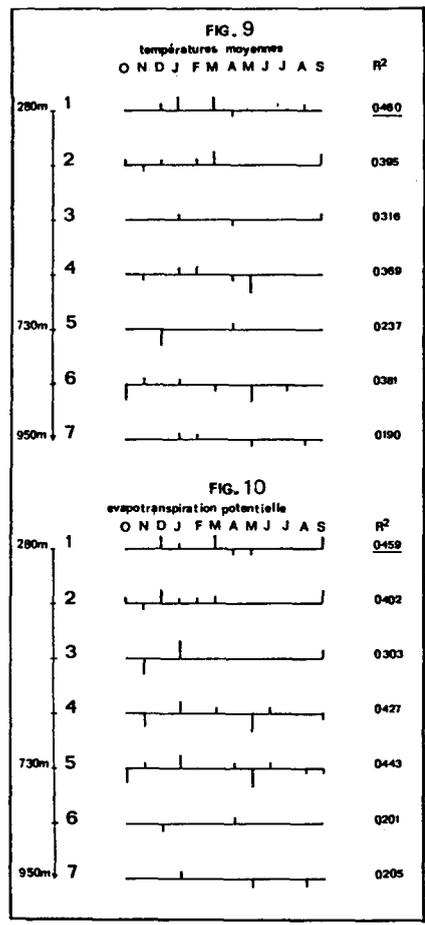
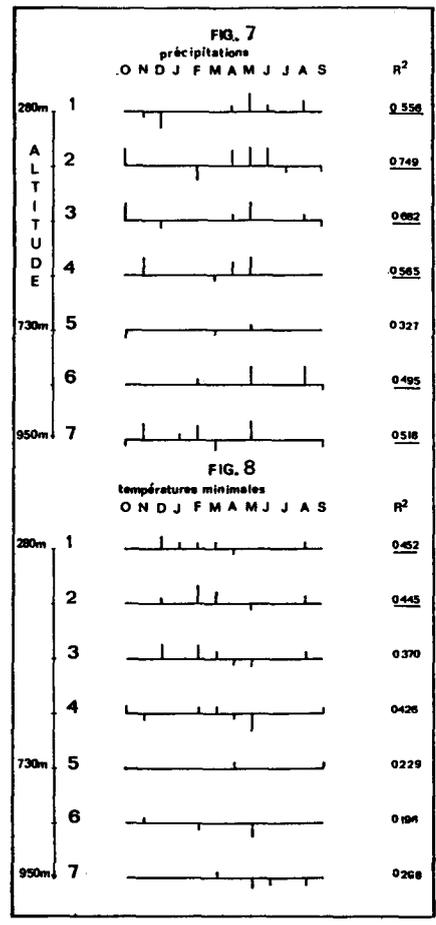


Fig. 7 à 13 : Résultat des fonctions de réponse établies à partir des paramètres climatiques simples et synthétiques (12 régresseurs).

les sites sont classés par ordre d'altitude. Pour chacun de ces sites sont données les fonctions de réponse sans (a) et avec (b) élimination de la persistance existant au niveau des cerne, cette élimination n'étant faite que lorsque les coefficients d'autocorrélation d'ordre 1 des cerne sont élevés pour la période analysée. Le coefficient de détermination R^2 de chaque fonction de réponse apparaît au regard de la présentation graphique (traits verticaux) des coefficients significatifs de la régression associés aux paramètres climatiques d'octobre $n-1$ à septembre n . La hauteur des traits est proportionnelle à leur signification (ici égale au moins à 0,95 pour les plus hauts, à 0,90 pour les moyens et à 0,70 pour les plus courts). Leur situation au-dessus ou au-dessous de la ligne horizontale qui relie les points correspondant aux 12 mois de la période analysée signifie respectivement une relation soit positive ou directe, soit négative ou inverse, du paramètre climatique mensuel avec l'épaisseur du cerne.

Les traits qui soulignent les coefficients de détermination R^2 indiquent que la fonction de réponse est globalement significative au niveau 0,95.

4.2. Interprétation des résultats

4.2.1. Comparaison des fonctions obtenues selon les paramètres utilisés

Sur l'ensemble des sites, la réponse des arbres aux trois paramètres thermiques combinés aux précipitations (fig. 4, 5 et 6) est généralement similaire au niveau des signes et de la signification des coefficients partiels de la régression alors qu'au niveau des significations statistiques globales on note la supériorité de la combinaison précipitations-températures moyennes sur les deux autres combinaisons.

Les fonctions de réponse calculées seulement avec les paramètres thermiques (températures moyennes minimales et moyennes, fig. 8 et 9) sont rarement significatives et n'expliquent qu'une part réduite de la variance totale.

Les fonctions de réponse calculées avec les seules précipitations (fig. 7) sont plus souvent significatives que celles calculées avec les paramètres thermiques seuls et expliquent un pourcentage relativement plus élevé de la variance totale que ces dernières.

Les fonctions de réponse les plus significatives et qui expliquent des pourcentages de variance assez élevés sont celles calculées avec la combinaison des paramètres hydriques et thermiques.

Enfin, les fonctions de réponse obtenues avec les paramètres synthétiques (fig. 10 à 13) montrent de meilleurs résultats que les fonctions de réponse obtenues avec les paramètres thermiques seuls. Ces résultats se rapprochent de ceux que l'on obtient avec les paramètres hydriques seuls mais restent dans l'ensemble moins bons que ceux que l'on obtient avec les paramètres hydriques et thermiques combinés.

La figure 14 résume l'action des paramètres hydriques sur le cerne annuel; elle tient compte de l'ensemble des résultats obtenus. Les chiffres 3, 2 et 1 remplacent respectivement les traits verticaux hauts, moyens et courts des figures 4 à 13; les relations directes ou positives sont représentées par le signe (+) tandis que les relations inverses ou négatives sont représentées par le signe (-).

4.2.2. Relations entre les précipitations et l'épaisseur du cerne (fig. 14)

4.2.2.1. Mois de décembre et janvier à basse altitude, décembre, janvier et février à moyenne et haute altitude.

Pendant ces mois, on n'enregistre que rarement des relations significatives entre la croissance et les précipitations. De plus, certaines de ces relations sont contradictoires d'une fonction de réponse à l'autre dans un même site ou dans des sites similaires. Les mêmes observations ont été faites par TESSIER *et al.* (1982) sur le chêne pubescent du sud de la France.

Pour le chêne zéen, cette période correspond à la pause végétative hivernale, plus longue à haute altitude qu'à basse altitude, elle coïncide avec la défeuillaison progressive de l'arbre de plus en plus précoce en fonction du froid lié à l'altitude. Les relations, positives ou négatives, entre les précipitations et le cerne annuel qui se dégagent pour cette espèce, faiblement significatives et instables, ne se prêtent pas à une interprétation cohérente.

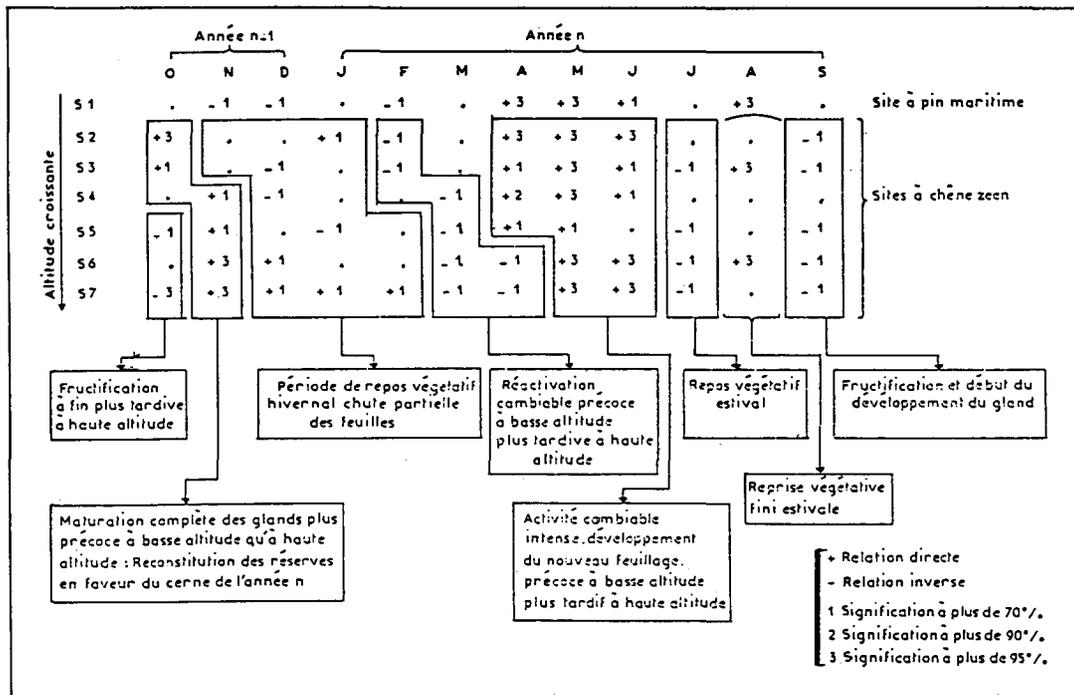


Fig. 14 : Relations entre les précipitations mensuelles et le cerne annuel du pin maritime et du chêne zéen; causes possibles de ces relations pour le chêne zéen.

Pour le pin maritime, selon POUPON (1970), la période décembre-janvier correspond à une période de repos végétatif. La relation inverse qui apparaît entre les précipitations de décembre et la croissance de l'année suivante peut-être expliquée en admettant que le repos végétatif n'est que partiel et que les précipitations interviennent sur la production de matières de réserve (production réduite en cas de fortes pluies conduisant à la formation d'un cerne mince l'année suivante ou l'inverse dans des conditions opposées).

4.2.2.2. Mois de février à basse altitude, mars à altitude moyenne et mars et avril à haute altitude.

Pendant ces mois on enregistre des relations inverses faiblement significatives entre les précipitations et le cerne annuel. La même observation a été faite sur le chêne pubescent du sud de la France (TESSIER *et al.*, 1982).

Le "glissement" du même phénomène de février sur mars et de mars sur avril, selon l'altitude, témoigne d'une sensibilisation aux précipitations qui suit un gradient altitudinal.

Beaucoup d'auteurs, travaillant sur des chênes ou des pins dans les pays tempérés, ont observé un début de réactivation du cambium ou des bourgeons au cours de l'un de ces mêmes mois (CIAMPI, 1951 ; LAVARENNE, 1965 *in* ZERIAIA, 1981; POUPON, 1970; SERRE, 1976; ZERIAIA, 1981). D'après ces observations, la période de réactivation cambiale du chêne zéen se situerait donc entre le mois de février et d'avril, l'intervention d'un certain seuil thermique conditionnant sa plus ou moins grande précocité. Sur un gradient d'altitude tel que celui que nous étudions, le type de réponse aux précipitations et son décalage altitudinal rendent compte du déclenchement de la réactivation cambiale.

La relation inverse qui apparaît au cours de la période de réactivation cambiale entre les précipitations et le cerne doit probablement son existence plus à l'effet de la nébulosité et des précipitations sur les températures (susceptibles de retarder la réactivation cambiale et donc d'écourter la période de formation du cerne si elles sont défavorables, susceptibles d'activer cette réactivation et d'allonger la période de formation du cerne si elles sont favorables) qu'à l'effet des précipitations elles-mêmes.

Le pin maritime du site 1 témoigne d'une relation de même type en février.

4.2.2.3. *Les mois d'avril, mai et juin à basse altitude, mai et juin à haute altitude*

Des relations directes très significatives sont enregistrées entre les précipitations de ces mois et la croissance annuelle en épaisseur du chêne zéen et du pin maritime.

Les précipitations du mois de mai sont en relation directe avec la croissance annuelle en épaisseur sur tous les sites sans exception; celles de juin souffrent quelques exceptions; les précipitations d'avril sont en relation directe avec le cerne des sites de basse altitude seulement. Dans les sites les plus secs, tel le site 2, les précipitations d'avril, mai et juin ont toutes la même importance.

Plusieurs auteurs ont relevé l'importance de la croissance au printemps et le rôle des précipitations pendant cette période (CIAMPI, 1951; POUPON, 1970; DEMOUNEM *et al.*, 1971 *in* ZERAIA, 1981; SERRE, 1976; ZERAIA, 1981).

Pour le chêne zéen, on sait que la feuillaison commence au début du printemps, qu'elle est précoce à basse altitude, tardive plus haut et que, comme pour toutes les essences, la phase de croissance rapide coïncide avec la mise en place du nouveau feuillage. D'après les résultats des fonctions de réponse, l'apport d'eau pendant cette période est primordial pour la formation de la majeure partie du cerne annuel, qui peut être contemporaine à cet apport ou différée par rapport à lui.

Sur la même période, le pin maritime ne diffère en rien du chêne zéen.

4.2.2.4. *Mois de juillet*

Pendant ce mois, on enregistre peu de liaisons entre les précipitations et le cerne annuel; quand elles existent, elles sont inverses et peu significatives. Des arrêts de l'activité cambiale ou végétative ont été observés à cette même période par plusieurs auteurs et sur des essences différentes (CIAMPI, 1951; GIERTYCH, 1964 *in* FRITTS, 1976; POUPON, 1970; SERRE, 1976).

On peut considérer que, pour le chêne zéen, se produit aussi un arrêt, ou du moins un ralentissement, de l'activité cambiale au cours de ce mois, provoqué par l'épuisement des réserves hydriques. Les quelques liaisons inverses qui apparaissent peuvent être mises en rapport avec la nature même des précipitations qui, importantes et brèves, peuvent entraîner des reprises d'activité sans lendemain, préjudiciables à la croissance ultérieure et qui, nulles ou faibles, ne modifient pas le cours normal des choses et sont en définitive favorables.

4.2.2.5. *Mois d'août*

Pendant ce mois, on observe surtout des relations directes entre les précipitations et le cerne annuel quelles que soient les fonctions de réponse considérées; peu sont néanmoins très significatives. Une éventuelle reprise fini-estivale de l'activité cambiale semble se situer au cours de ce mois, un apport d'eau est alors indispensable pour la mise en place et la lignification des dernières cellules formées.

Comme il a été montré sur le pin d'Alep (SERRE, 1976), des relations type "coup pour coup" sont observées durant cette période entre l'apport d'eau et la croissance en épaisseur.

Une relation directe, très significative, caractérise le pin maritime.

4.2.2.6. *Mois de septembre, octobre et novembre (n-1)*

Pendant le mois de septembre, des relations inverses cerne-précipitations apparaissent chez le seul chêne zéen.

Faisant suite à ces relations inverses, s'établissent au mois d'octobre et cette fois avec le cerne de l'année suivante, d'une part des relations inverses des précipitations sur les sites d'altitude élevée, d'autre part des relations directes sur les sites de basse altitude. Les relations directes se prolongent au mois de novembre sur les sites de haute altitude.

Le type de relation observé durant les trois mois et le décalage observé entre les sites de haute et de basse altitude semblent indiquer, pour le chêne zéen, le décalage d'un événement sensibilisateur qui pourrait être la fructification.

Le développement des glands, concentré sur une période courte entre septembre et novembre, utilise une grande quantité de matières nutritives, ce qui représente une perte de

potentiel pour toutes les autres manifestations de la croissance en cours ou à venir. La relation inverse avec le cerne en cours de formation qui caractérise les précipitations de septembre sur tous les sites du chêne zéen semble bien être due à un phénomène de ce type. On peut en effet supposer que l'intervention de pluies relativement abondantes après une période de sécheresse plus ou moins prononcée favorise la glandée aux dépens de la production de bois alors que moins de pluie aurait modéré cette glandée et laissé subsister des conditions propices à la continuation de l'élaboration du cerne au cours du mois.

La relation inverse des précipitations que l'on retrouve au mois d'octobre pour les sites de haute altitude, mais cette fois non plus avec le cerne en cours de formation mais avec le cerne à venir, semble aussi procéder du même phénomène, à condition de supposer que, dans ces sites, le développement du fruit se poursuit encore, intense, au cours de ce mois, alors que l'activité cambiale a pratiquement cessé. Dans ce cas, la fructification, favorisée ou non par les précipitations, détourne plus ou moins d'éléments nutritifs au détriment des réserves disponibles pour la formation du cerne de l'année suivante.

Les relations directes des précipitations d'octobre à basse altitude et de novembre à haute altitude avec l'épaisseur du cerne de l'année suivante indiquent d'une part que les précipitations n'interfèrent plus sur la fructification comme au cours des mois précédents, la maturation des glands étant terminée et, d'autre part, que la reconstitution d'une partie des stocks de matière de réserves utilisées pendant la fructification peut avoir lieu en même temps que la restauration des réserves en eau du sol, bénéfique en toute situation pour la croissance en épaisseur de l'année suivante.

Les relations complexes qui lient le cerne du chêne zéen aux pluies de septembre (n), octobre et novembre (n-1) se structurent donc sur le calendrier de la fructification de ce chêne à basse et à haute altitude.

A basse altitude, cette fructification commence tôt en septembre pour donner des fruits totalement mûrs dès le début d'octobre, à haute altitude, elle commence tard en septembre, pour ne donner des fruits totalement mûrs que fin octobre début novembre.

Pour le pin maritime, la relation négative observée en novembre, liée à la relation de décembre, a déjà été envisagée au paragraphe 4.2.2.1.

4.2.3. Relations entre les températures et l'épaisseur du cerne (fig.4 à 6).

Pour le chêne zéen, les relations montrées par les différentes fonctions de réponse peuvent se résumer de la façon suivante :

- relation inverses pour les mois d'octobre et de novembre (n-1) dans tous les sites;
- relations directes pour la période décembre (n-1) à mars (n) avec quelques variantes selon l'altitude et le type de température considérée : à basse altitude, relations effectivement directes de décembre à mars, à haute altitude, directes en décembre et janvier, directes ou inverse en février selon que l'on considère les températures moyennés ou les températures minimales, inverses ou directes en mars selon que l'on considère les températures moyennes ou minimales;
- relations directes en avril, inverse en mai à haute altitude;
- relations variables de juin à septembre selon l'altitude: directes aux mois de juin et septembre, inverses au mois d'août à basse altitude, inverses, rares et peu significatives de juin à septembre à haute altitude.

Pour le pin maritime, les mêmes types de relations que ceux distingués pour le chêne zéen de basse altitude existent avec l'exception de relations inverses au mois de février.

Les différentes périodes ainsi découpées par les fonctions de réponse recouvrent les trois grandes étapes du cycle annuel de croissance : repos végétatif et début de la reprise d'activité, saison de végétation, pause estivale et fructification. Un essai d'explication des relations cernes-températures peut être tenté dans le cadre de ces trois grandes étapes.

4.2.3.1. *Repos végétatif hivernal et début de la reprise végétative (décembre à avril)*

- A basse altitude, des températures élevées pendant la période de décembre-mars sont favorables à la formation d'un cerne épais probablement en avançant la reprise végétative à la fin de l'hiver et en allongeant par là-même la durée de la période de végétation proprement dite.

- A haute altitude, ces mêmes relations sont observées seulement pendant les mois de décembre et janvier. En février et en mars l'alternance de relations directes et inverses semble indiquer le rôle des températures, des températures minimales notamment, sur la levée de la dormance. Il est vraisemblable en effet que des températures élevées entraînent une levée de dormance trop précoce vis-à-vis de l'intervention de gelées susceptibles de perturber le fonctionnement cambial ultérieur et que des températures basses garantissent contre ce type de perturbations.

En avril, une fois la dormance levée, la relation directe des températures avec l'épaisseur du cerne exprime le rôle de ces températures sur l'activité cambiale alors établie.

Les mêmes types d'explication que ceux qui ont été avancés pour le chêne zéen de basse altitude peuvent être utilisés pour le pin maritime. L'explication du rôle inverse des températures de février qui caractérise cette espèce est similaire à celle qui est avancée pour le chêne zéen de haute altitude.

4.2.3.2. *Saison de végétation et pause estivale (mai à août)*

En général, pendant cette période qui correspond en grande partie à la saison sèche, les relations entre les facteurs thermiques et le cerne annuel sont rares et peu significatives à basse altitude où une grande partie du cerne annuel est déjà mise en place. A haute altitude, ces relations sont relativement plus fréquentes et plus significatives qu'à basse altitude, probablement en raison du décalage de la période de croissance et de son empiètement plus grand qu'à basse altitude sur la période sèche durant laquelle une proportion importante du cerne annuel doit encore se former.

A basse altitude, des relations directes entre les facteurs thermiques et la croissance sont observées au début de la saison sèche lorsque la quantité d'eau est encore suffisante pour que se maintienne une activité photosynthétique et cambiale.

Les relations inverses apparaissent avant la fin de la saison sèche (août) lorsque la sécheresse est à son paroxysme : plus les températures sont élevées, plus l'évaporation physique augmente, moins il y a d'élaboration de matière et de divisions cellulaires, et inversement.

A haute altitude, des relations inverses caractérisent le mois de mai et se maintiennent jusqu'en août. Les relations inverses entre les températures minimales en particulier et le cerne annuel sont les plus fréquentes et les plus significatives. A cette altitude, le rôle des températures sur l'économie de l'eau, et par conséquent sur le cerne, est d'autant plus important qu'une part, plus grande qu'à basse altitude, de l'activité cambiale doit se dérouler pendant les mois d'été et de sécheresse.

4.2.3.3. *Fructification*

A basse altitude où le facteur hydrique est limitant, la fructification intervient probablement dans la relation directe qui lie le cerne aux températures de septembre; on peut penser, en effet, que d'une part des températures élevées au cours de ce mois aggravent le déficit des réserves hydriques et, freinant ainsi la fructification, permettent la formation des dernières cellules du cerne annuel ou leur lignification et que, d'autre part, des températures basses aboutissent à un effet inverse.

A haute altitude, on voit se prolonger sur le mois de septembre l'influence inverse des températures d'été liées à l'économie de l'eau; la fructification, plus tardive qu'à basse altitude, ne peut être invoquée dans cette relation.

Dans tous les sites, les relations inverses observées entre les températures des mois d'octobre et de novembre et l'épaisseur du cerne à venir peuvent être reliées à la mise en réserve plus ou moins importante des matières nutritives.

4.3. Comparaison des résultats.

Une comparaison de l'ensemble des fonctions de réponse calculées pour le chêne zéen et pour le pin maritime a été effectuée dans une analyse en composante principale de matrice $m \times n$ dans laquelle m représente les 21 fonctions de réponse élaborées pour les 7 sites en utilisant les combinaisons : précipitations-températures moyennes, précipitations-températures minimales, et précipitations-températures maximales (numérotées respectivement 1, 2 et 3 en figure 14) et n représente les 24 coefficients mensuels des fonctions considérées.

Les coefficients mensuels ont été introduits dans le calcul selon la codification 0, +/- 1, (0, lorsque aucune signification ne se dégage, 1 lorsque la relation dégagee est significative à 95% et plus).

La figure 15 présente le plan défini par les deux premières composantes principales sur lequel sont projetés les points correspondant aux 21 fonctions de réponse des 7 sites, les points correspondant aux 24 paramètres climatiques ne sont pas représentés sur la figure.

Cette représentation graphique exprime les types d'affinités expliqués dans les analyses précédentes et les confirme. En effet, on observe nettement la ségrégation de deux groupes de fonctions de réponse s'opposant selon l'axe 2. Au dessous de l'axe 1 sont regroupées les fonctions de réponse relatives aux sites de basse altitude de la région de Tabarka et au dessus de cet axe sont regroupées les trois fonctions de réponse relatives aux sites de plus haute altitude de la région d'Ain Draham, le site 4, de basse altitude mais proche des reliefs d'Ain Draham se trouve en position intermédiaire.

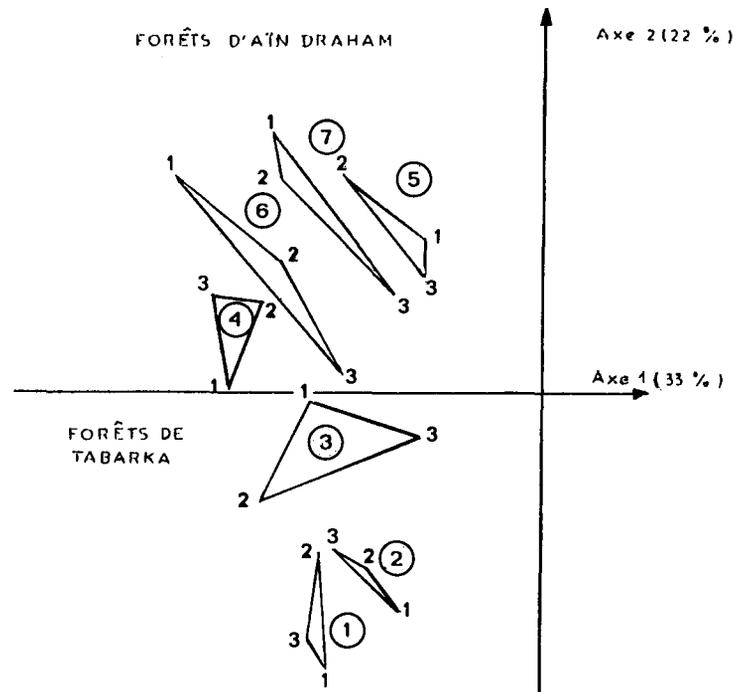


Fig. 15 : projection dans le plan des composantes principales 1 et 2 des 21 fonctions de réponse établies pour les forêts de Tabarka et d'Ain Draham (sites 1 à 7). Les chiffres 1, 2 et 3 représentent respectivement les fonctions de réponses calculées successivement avec les couples P-TMOY, P-TMIN et P-TMAX pour chaque site.

La réponse aux paramètres climatiques du pin maritime du site 1 est comparable à la réponse à ces mêmes paramètres du chêne zéen des sites 2 et 3 tout proches. Au vu de ce résultat, la proximité géographique des sites semble jouer un rôle plus important que la nature même des taxons dans la réponse au climat. Cependant, dans le même type de classification hiérarchique effectué en France entre des fonctions de réponse du chêne pubescent et de quatre espèces différentes de pins, dont le pin maritime, provenant d'un même site (SERRE-BACHET, 1982), seule la

réponse du pin maritime, éloignée de celle de ses congénères, se rapproche de celle du chêne pubescent. La similitude de la réaction du pin maritime avec celle des deux espèces de chêne apparaît donc de fait plus comme une particularité de cette espèce au sein du genre *Pinus* que comme l'expression d'une contrainte absolue du climat sur des taxons de sites géographiques proches.

CONCLUSIONS

L'objectif de cette étude, qui a été réalisée dans le cadre d'une thèse de docteur ingénieur (ALOUÏ, 1982), était de rechercher les facteurs qui interviennent dans la croissance en épaisseur des chênes du nord-ouest de la Tunisie. Les forêts de Tabarka et d'Ain Draham ont été choisies.

Le chêne liège (*Quercus suber* L.) n'ayant pu être retenu à cause des difficultés rencontrées lors du repérage de ses cernes, l'étude s'est donc limitée au chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.) que nous avons échantillonné sur six sites et au pin maritime (*Pinus pinaster* Soland.), échantillonné sur un site proche de l'un des sites de chêne. Sept sites, au total, étagés entre 250 et 950 m d'altitude ont donc été analysés.

L'analyse de la croissance annuelle en épaisseur et des causes possibles de sa variation a été conduite en utilisant la plupart des méthodes propres à la dendroclimatologie.

L'analyse des courbes de croissance montre l'effet de l'âge sur la croissance en épaisseur et l'effet des coupes d'éclaircie.

La comparaison des épaisseurs moyennes des cernes révèle la supériorité de la croissance moyenne des arbres à basse altitude sur la croissance des arbres à plus haute altitude.

Les différences dans les épaisseurs moyennes mesurées selon différentes orientations sondées par arbre se révèlent suffisamment importantes pour amener à recommander d'en tenir compte lors de l'estimation de la production forestière.

D'après les coefficients de sensibilité moyenne qui rendent compte de la variabilité interannuelle des épaisseurs de cerne, le pin maritime est moins sensible que le chêne zéen dans son ensemble. La sensibilité moyenne la plus élevée chez le chêne zéen caractérise les arbres des sites placés dans des conditions édaphiques et/ou climatiques a priori difficiles.

Les coefficients d'interdatation, calculés à partir des coefficients de sensibilité moyenne, comparés entre sites, montrent la supériorité de ces coefficients dans les sites les plus homogènes du point de vue des conditions microstationnelles. Leur comparaison entre niveaux différents d'un tronc montre la supériorité de ces coefficients au niveau 1 m.

L'analyse de la variance souligne l'importance des facteurs annuels dans la variation du cerne quand les conditions de végétation sont à priori difficiles; l'hétérogénéité de l'échantillonnage dans un site amoindrit l'importance de ce facteur. Le niveau de l'arbre selon lequel les sondages sont pratiqués intervient pour une part relativement élevée dans la variance totale des épaisseurs ce qui justifie bien le souci de réaliser les prélèvements à une même hauteur sur les différents arbres.

L'analyse régressive confrontant l'épaisseur du cerne annuel aux paramètres climatiques mensuels simples (températures et précipitations) ou synthétiques (ETP, ETR, déficiences hydriques, indices de Giacobbe) montre la liaison du cerne avec certains de ces paramètres. Le cerne annuel est dans tous les cas plus lié aux paramètres hydriques et aux paramètres synthétiques, à l'exception de l'ETP, qu'aux paramètres thermiques mais cette liaison reste inférieure à celle que l'on observe entre le cerne annuel et les paramètres hydriques et thermiques simplement associés.

L'épaisseur du cerne est surtout liée, de façon directe, au bilan hydrique de la période où se situe l'activité cambiale proprement dite, mais les conditions climatiques qui interviennent au cours de la période de réactivation cambiale, de la fructification et de la constitution des matières de réserve influencent aussi l'élaboration du cerne annuel et son épaisseur finale. Les relations inverses qui peuvent apparaître avec les températures de l'été sont liées au rôle de ces températures sur l'économie de l'eau.

L'analyse met aussi en évidence le rôle de l'altitude. Les différences dans le moment, la nature et l'intensité d'intervention des paramètres climatiques d'un site à l'autre sont en effet liées au décalage du cycle biologique avec l'altitude.

Enfin, dans un même secteur géographique, la réponse au climat du pin maritime est comparable à celle du chêne zéen. Cette similitude de réponse assez inattendue de deux taxons aussi distincts, retrouvée en France entre pin maritime mélangé à d'autres espèces de pins et au chêne pubescent, souligne plus l'originalité de la réponse au climat du pin maritime dans le genre *Pinus* que l'effet d'une même contrainte du climat sur des taxons distincts.

REFERENCES

- ALOUÏ A. (1982). Recherches dendroclimatologiques en Kroumirie (Tunisie). Thèse Dr. Ingénieur, Université Aix-Marseille III, 109 p., 3 cartes, 50 fig., 12 tabl. h.t.
- BAGNOULS F. et GAUSSEN H. (1957). Les climats biologiques et leur classification. *Ann. Géogr.*, 66, 193-220.
- BERGER A.L., GUIOT J., MATHIEU L., MUNAUT A.V. (1979). Tree-rings and climate in Morocco. *Tree-Ring Bull.*, 39, 61-75.
- BORTOLI L., GOUNOT M. et JACQUINET J.C. (1969). Climatologie et bioclimatologie de la Tunisie septentrionale. *Ann. Inst. Rech. Agron. Tunisie*, 42, 1, 1-235.
- BOUDY P. (1950). Economie forestière nord-africaine. T. II. Monographie et traitement des essences forestières. Ed. Larose, Paris, 525p.
- CHALABI M.N. et SERRE-BACHET F. (1981). Analyse dendroclimatologique de deux stations syriennes de *Quercus cerris ssp. pseudocerris*. *Ecol. Médit.*, 7, 1, 3-21.
- CIAMPI C. (1951). Evoluzione della cerchie legnosa in *Quercus suber* L. *Nuovo Gior. Bot. Ital. n.s.*, 58, 293-304.
- DIMANCHE P., MORI A. (1967). Carte phytoécologique de la Tunisie septentrionale, échelle 1/200.000. Notice détaillée. *Ann. Inst. Rech. Agron. Tunisie*, 40, 1, 23-27 et 54-65.
- DOUGLASS A.E. (1928). Climatic cycles and tree-growth. vol.II. A study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. *Cargenie Institution of Washington pub.*, 166 p.
- FRITTS H.C. (1976). Tree-rings and climate. Academic Press; 567 p.
- 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. Meteorol.* 10, 5, 845-864.
- FRITTS H.C., SMITH D.G., BUDELSKY C.A., CARDIS J.W. (1965). The variability of ring characteristics within trees as shown by a reanalysis of four Ponderosa Pine. *Tree-Ring Bull.*, 27, 1-2, 3-17.
- GIACOBBE A. (1964-65). La mesure du bioclimat méditerranéen. *Naturalia Monspeliensia, sér. Bot.*, 16, 43-69.
- GUIOT J. (1981). Analyse mathématique de données géophysiques. Applications à la dendroclimatologie. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Catholique de Louvain. Vol.1, 170 p., vol. 2, Annexes.
- GUIOT J. and BERGER A.L. (1980). Regression after extracting principal components and persistence in dendroclimatology. Université Catholique de Louvain, Institut d'Astronomie et de Géophysique Georges Lemaître. Contribution n°22, 14 p.
- HOENISCH U., MESTROVIC S., SCHOENENBERGER A., SCHRODER P. (1970). Le chêne zéen (*Quercus faginea*) en Kroumirie (Tunisie du Nord). I.N.R.F. Déc. 1970, Variété scientifique n°6, 31 p.
- KOZLOWSKI (1971). Growth and development of trees. I. Seed germination, ontogeny and shoot growth. Academic Press, New-York.
- POUPON H. (1970). Sur la croissance de quelques espèces de pin dans ses rapports avec le climat du nord de la Tunisie. Thèse 3ème cycle. Université de Paris, Orsay, 129 p.
- QUEZEL P. (1974). Les forêts du pourtour méditerranéen. *Notes techniques M.A.B.2*, U.N.E.S.C.O., Paris, 9-34.
- QUEZEL P. (1976). Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. *Notes techniques M.A.B.2*, U.N.E.S.C.O., Paris, 9-33.
- SCHULMAN E. (1956). Dendroclimatic change in semi arid America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 142 p.
- SERRE F. (1964). Une nouvelle méthode d'interdatation des anneaux ligneux. C.R. Acad. Sc. Paris, 259, 3603-3606.

- SERRE F. (1976). Les rapports de la croissance et du climat chez le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill). I et II. *Oecol. Plant.*, 11, 2, 143-171 et 11, 3, 201-224.
- SERRE-BACHET F. (1982). Analyse dendroclimatologique comparée de quatre espèces de pins et du chêne pubescent dans la région de la Gardiole près Rians (Var, France). *Ecol. Médit.*, 8, 3, 167-183.
- SKENE D.S. (1972). The kinetics of tracheid development in *Tsuga canadensis* Carr. and its relation to tree vigour. *Ann. Bot.*, 36, 179-187.
- STOKES M.A. et SMILEY T.L. (1968). An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, 73p.
- TESSIER L. (1978). Contribution dendroclimatologique à l'étude du peuplement forestier des environs des Chalets de l'Orgère (Savoie). Thèse spécialité, Université d'Aix-Marseille III, 129 p.
- TESSIER L., PONS A. et SERRE-BACHET F. (1982). Analyse dendroclimatologique comparée de quelques populations de chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) de la Drôme et du Var. *Ecol. Médit.*, 8, 4, 117-130.
- ZERIAIA L. (1981). Essai d'interprétation comparative des données écologiques, phénologiques et de production subéro-ligneuses dans les forêts de chêne liège de Provence cristalline (France méridionale) et d'Algérie. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Vol.1: 367 p., Vol. 2: annexes.

La dynamique des eaux souterraines des dunes de Camargue.

P. HEURTEAUX*

RESUME - Les dunes marines de Camargue sont fossiles (vestiges d'un vaste cordon holocène) ou actuelles. Les eaux souterraines y sont généralement proches de la surface du sol. Leur dynamique est commandée par le jeu des pressions régnant au sein de trois aquifères superposés interdépendants. Le biseau salé marin supporte la "nappe des sansouïres", souvent sursalée, qui sert de nappe porteuse à une lentille d'eau douce alimentée par les pluies. Près du littoral, cette organisation est perturbée par les intrusions marines directes lors des coups de mer.

Le stock d'eau douce est toujours peu important. Son épuisement est plus ou moins précoce dans le temps (antagonisme précipitations-évapotranspiration) et dans l'espace (situation par rapport au cœur de la dune). Les dunes sont marquées par une très forte xéricité estivale à laquelle doit s'adapter une végétation pérenne spécialisée.

SUMMARY - The coastal dunes of the Rhône delta (Camargue - France) are made up of relics of an extensive, former (Recent) littoral sand bar, and those that are being formed currently. The dunes are fairly modest formations of fine sand with groundwaters generally closed to the surface. The groundwater dynamics are controlled by the interplay of water pressure in three superimposed and interdependent aquifers. At the bottom, there is seawater beneath a reservoir of more saline water. Above, there is a lens of freshwater supplied by rainfall. Near the shore, this hydraulic organisation may be disrupted by seepage of seawater during storms.

The stock of freshwater in the dunes is never very important. Its amount and presence depend upon the balance of precipitation and evapotranspiration and the extent of the dunes. During Summer, before the onset of Autumn rains, the amount of freshwater is considerably reduced and may dry up completely, while the total water potential in the zone of soil aeration attains high absolute values. In Summer therefore, non-halophytic shrubs and trees (eg. *Juniperus phoenicea*, *Pinus pinea* and *Pinus halepensis*) must adapt to severe drought conditions brought on by lack of water or an excess of salt.

MOTS CLES - Camargue, dunes marines, hydrologie dunaire, xéricité

I. LES DUNES DE CAMARGUE: génèse, description, localisation.

En Camargue, les dunes sont appelées "montilles". Ce sont de modestes accumulations éoliennes de sables fins fluviatiles ou marins. Les plus hautes culminent à 7 mètres à Beauduc et 13 mètres à l'Espiguette, mais la plupart restent inférieures à 5 mètres. Certaines sont boisées, d'autres non (Fig. 1).

Les dunes fluviatiles, disséminées à l'intérieur de la Grande Camargue, domaine du Chêne vert et surtout du Chêne pubescent, sont citées pour mémoire. Pour la plupart, elles ont été (ou seront) sacrifiées aux intérêts humains. Seule une parcelle de 5 ha, vestige des montilles de la Commanderie près du Sambuc, récemment acquise par la Fondation Tour du Valat dans un but de protection, est assurée de la pérennité.

*CNRS - Laboratoire d'hydrobiologie. Université de Provence 13331 MARSEILLE cedex 3

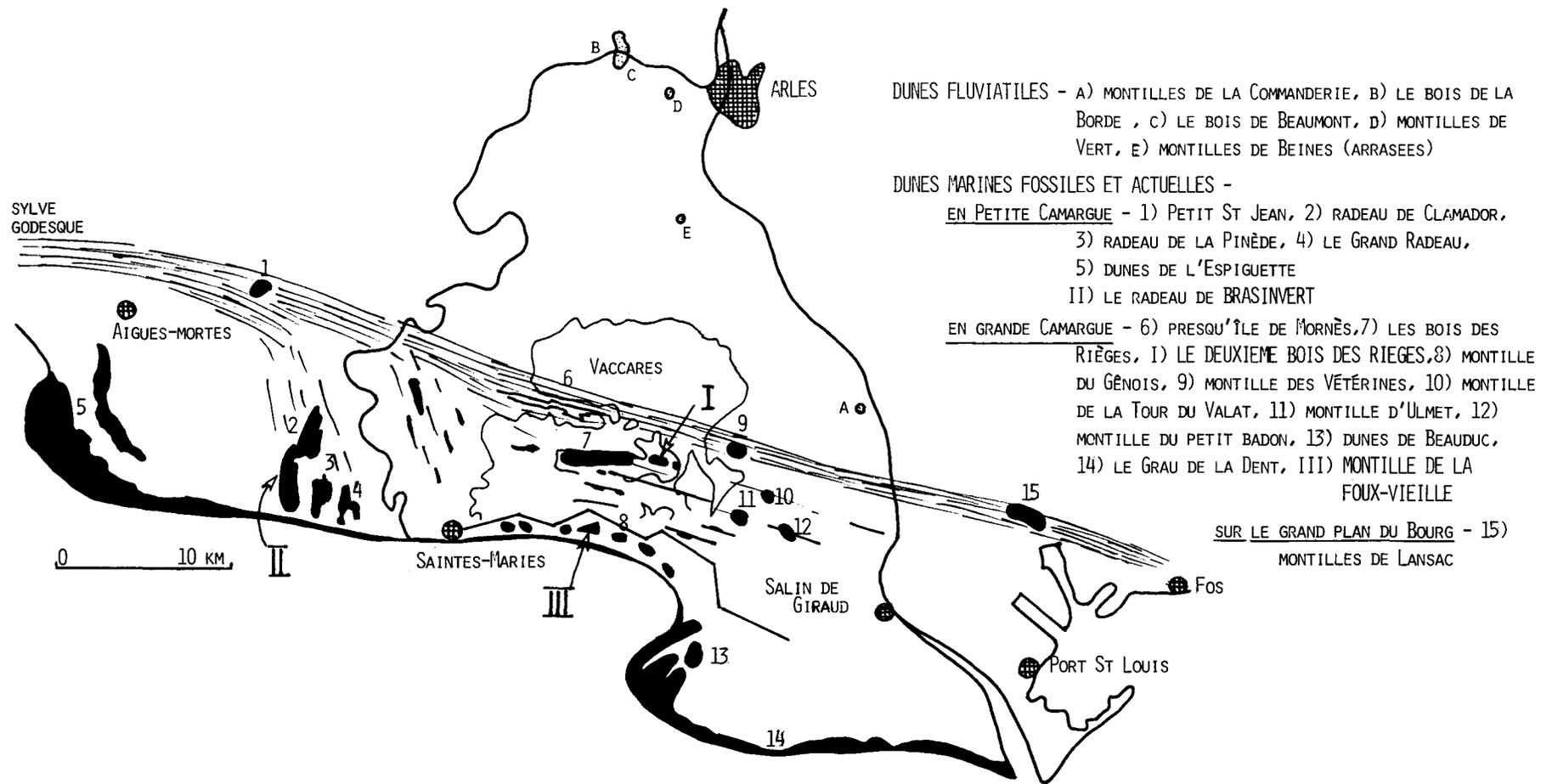


FIGURE 1 - LOCALISATION DES FORMATIONS DUNAIRES DE CAMARGUE
 EN HACHURES, LE TRACÉ DU CORDON DUNAIRE LITTORAL HOLOCÈNE

Les dunes marines sont fossiles ou actuelles. Les dunes fossiles sont les vestiges du puissant cordon holocène édifié il y a quelque 7000 ans et qui s'étendait de la région d'Aigues-Mortes jusqu'à Lansac dans le golfe de Fos. Elles sont stabilisées au sein d'un environnement très halomorphe d'étangs ("baisses") et de terrains amphibies ("sansouires") résultant de la phase finale du remblaiement holocène. A l'ouest, la Sylve godesque porte des bosquets de Pins pignons qui témoignent de ce qu'était la forêt royale languedocienne (Sylveréal). Les nivellements agricoles n'en ont épargné que quelques lambeaux comme la pinède du Petit Saint Jean et, en bordure du Petit Rhône, quelques-unes des digitations nord-sud nées d'un remaniement fluvio-éolien du matériau arraché au cordon dunaire par des débordements latéraux du fleuve. En Grande Camargue, le cordon holocène est matérialisé par la presqu'île de Mornès où il est arrasé, les montilles des Vétérines, du Petit Badon, d'Ulmet et surtout par les montilles des Rièges, au coeur de la Réserve nationale, célèbres par leur junipéraie de Genévriers de Phoenicie. A l'est du Grand Rhône, les montilles de Lansac sont très compromises par les aménagements industrialo-portuaires de Fos-sur-Mer.

Les dunes marines actuelles bordant le littoral camarguais sont des dunes vives constamment remaniées par le vent ou la mer évoluant dans un contexte paysager laguno-marin. Elles occupent deux types de côtes, les unes en voie d'engraissement, les autres en voie de régression.

Les zones en voie d'engraissement constituent les pointes de Beauduc et de l'Espiguette. L'avancée des dunes en mer y est spectaculaire. A l'arrière du front de mer, elles portent de magnifiques pinèdes.

Presque partout ailleurs, le littoral camarguais régresse et les dunes sont menacées par le recul de la côte et l'élévation du niveau marin qui aggrave l'effet destructeur des tempêtes. Elles sont soumises à une forte érosion et semblent reculer en même temps que la côte, gagnant progressivement sur le fond argileux des lagunes qui les bordent au nord. En maints endroits, on retrouve ce fond argileux à l'avant de l'actuel système dunaire. Au Grau de la Dent, il est entaillé par la mer; au droit de la Réserve nationale, des sondages le révèlent à quelques dizaines de mètres en avant de la Montille de la Foux Vieille, enfouie sous 40 à 50 cm de sable. Les dunes des côtes en voie d'érosion subissent une influence marine trop forte, notamment des embruns, pour que la forêt puisse s'y installer. On n'y rencontre que des arbres isolés, surtout des Tamaris (Tamarix gallica) et quelques rares genévriers de Phoenicie très souffreteux. Lorsque la forêt préexistait au recul du trait de côte, elle dépérit et ce dépérissement gagne progressivement l'intérieur des terres au fur et à mesure que l'influence saline s'y fait de plus en plus forte (dunes littorales de Petite Camargue).

II. LES MECANISMES DE LA DYNAMIQUE SPATIALE ET TEMPORELLE DES EAUX SOUTERRAINES DES DUNES DE CANARGUE

1. Schéma hydrodynamique directeur

Les dunes marines, fossiles et actuelles, ont en commun leur fragmentation en petits massifs émergeant d'un paysage plat et fortement halomorphe. Leur fonctionnement hydraulique présente de grandes similitudes. Les unes et les autres se comportent comme des îlots perméables où le rôle de la mer est tenu par une nappe aquifère salée à faible profondeur.

Dans tous les cas, la dynamique des eaux souterraines des dunes de Camargue est conditionnée par le jeu de trois aquifères superposés et largement interdépendants. A la base du système, il y a le coïn salé marin dont la profondeur est fonction de la distance à la mer et au sein

duquel la charge varie dans le même sens que le niveau de la mer. Ces variations de charge s'amortissent avec l'éloignement de la mer, elles se traduisent par un déplacement vertical vers le haut ou vers le bas de l'interface du coin salé et des aquifères qu'il supporte. Sur le coin salé, s'appuie une nappe généralement plus salée que la mer par remise en solution des sels enfouis à l'Holocène. Cette nappe est présente sous les dunes aussi bien que sous les terrains et étangs environnants où elle reste très proche de la surface du sol même au coeur de l'été. Nous l'appelons "nappe des sansouires". Son niveau est sous la dépendance du niveau des eaux de surface (étangs, baisses, mer) et du bilan net des précipitations et de l'évaporation. Sous les dunes, elle est surmontée par une nappe lenticulaire d'eau douce alimentée par les pluies et dans certains cas particuliers par des eaux d'irrigation. Dans le cas général, l'épaisseur de la lentille d'eau douce dépend donc de l'antagonisme précipitation-évaporation, mais sa profondeur sous la dune dépend également du niveau de la nappe des sansouires qui agit comme nappe porteuse.

La dynamique des eaux souterraines des dunes est donc commandée par les variations de charge au sein des trois aquifères superposés, elles-mêmes commandées par l'antagonisme des précipitations et de l'évapotranspiration et par les variations des niveaux de la mer et des étangs de l'environnement dunaire. Mais ce schéma directeur peut subir des perturbations liées à la plus ou moins grande proximité de la mer et à des discontinuités texturales du profil des massifs dunaires.

Près du littoral, à l'action des aquifères peut se surajouter une intervention directe de la mer qui, lors des tempêtes, vient battre le pied, voire le flanc des dunes et dont les eaux d'infiltration s'insinuent dans les aquifères en place.

Les pointements dunaires peuvent être l'émergence d'appareils puissants homogènes sur une grande épaisseur. Ils peuvent également témoigner de modestes accumulations de sables éoliens sur des sables fins ou des limons et argiles lagunaires. Il peut donc y avoir ou non continuité texturale sur toute l'épaisseur des trois aquifères, se traduisant par une transmission continue ou discontinue des pressions au sein de ces trois aquifères.

2. Sites étudiés, méthodes utilisées

Ces différentes situations ont été étudiées sur trois sites localisés en chiffres romains sur la figure 1.

- le deuxième Bois des Rièges (I)
- le nord du Radeau de Brasinvert (II)
- la montille de la Foux Vieille (III).

Les deux premiers sites concernent des dunes fossiles homogènes sur tout le profil prospecté. Le troisième concerne une dune vive du littoral de la Réserve nationale, donc soumise à l'action directe de la mer et présentant une discontinuité texturale.

Dans les trois cas, l'investigation scientifique suit un protocole expérimental identique:

- recherche des caractéristiques physiques et hydrauliques des sables dunaires (granulométrie, conductivité hydraulique)
- suivi de l'évolution saisonnière de l'eau du sol (profils hydriques et salins par la méthode gravimétrique)
- suivi piézométrique et piézographique de l'évolution saisonnière des nappes sous les dunes et

les terrains limitrophes

-prospection verticale des eaux souterraines des dunes à l'aide de sondes en tuyaux d'orgue, pour mesurer la salinité à différentes profondeurs:

- .prospection tous les 10 cm de -1 m à -3,10 m sous les Rièges
- .prospection tous les 10 cm de -1 m à -3,60 m, puis à -3,80 m, 4 m et 4,50 m sous Brasinvert
- .prospection tous les 25 cm de -3,15 m à -4,15 m sous la Foux Vieille (substratum argileux à -4,25 m).

Le Bois des Rièges (Figures 2)

Le Bois des Rièges est le joyau de la Réserve nationale de Camargue, non seulement par son aspect insolite, sauvage et semble-t-il immuable, mais aussi parce que c'est la seule forêt de Genévriers de Phoenicie (ou Genévrier rouge) de France, avec des arbres de 6 à 8 m de haut, dont certains plus que centenaires, ont des troncs de 30 à 40 cm de diamètre.

Ce bois s'est installé sur des pointements du cordon dunaire holocène qui émergent des sansouires des Rièges en un chapelet de 7 massifs allongés et étroits s'égrenant d'est en ouest sur 8 km. Ces massifs ont un contour rectiligne au nord et sinueux au sud où des digitations orientées dans le sens du mistral témoignent d'un remaniement éolien

Le deuxième Bois, sur le Petit Riège, a quelque 700 m de long sur 100 m de large en moyenne. Il culmine à 4 mètres mais son altitude moyenne est voisine de 1 mètre. La station expérimentale est à la cote +1,10 mètre NGF dans la partie médiane de la dune. Les sansouires environnantes sont basses (0,0 à -0,2 m) et inondées l'hiver. Elles bordent au nord un appendice de l'étang de Monro (la "Baisse du deuxième Bois"), et au sud, l'étang du Lion. La nappe des sansouires est très salée (80 à 100 g.l-1 ST), elle est sous la dépendance étroite des plans d'eau libre.

Le radeau de Brasinvert (Fig. 3)

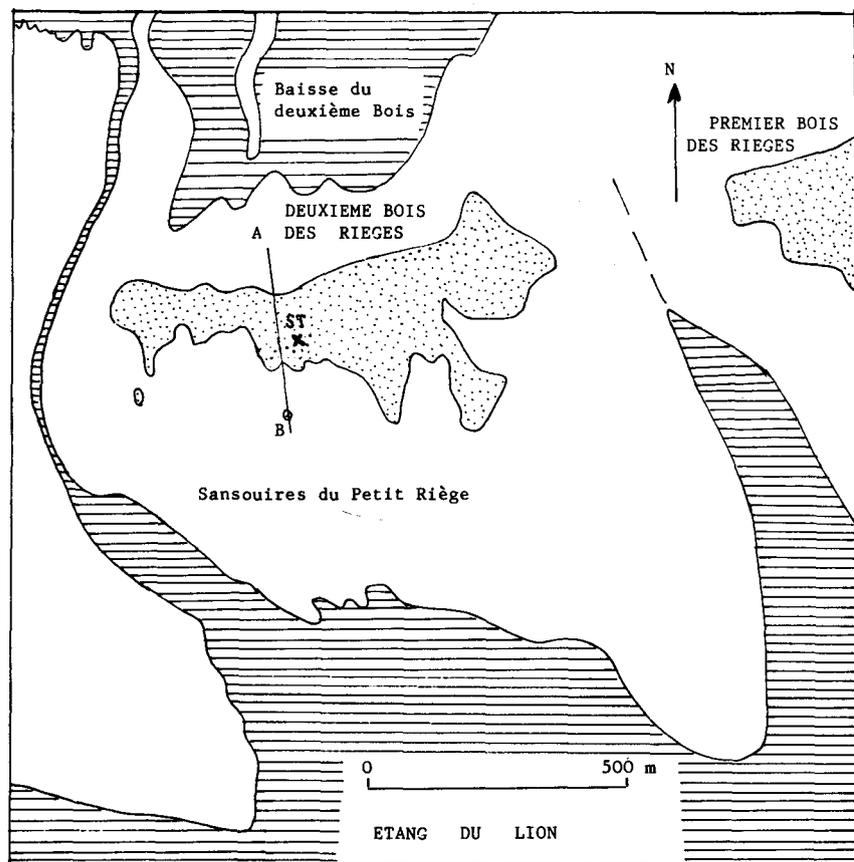
En Petite Camargue, le radeau de Brasinvert, long d'environ 3 km et large de 500 m, appartient à ce complexe dunaire orienté nord-sud, perpendiculairement au rivage, résultant d'un remaniement fluvio-éolien du cordon holocène. C'est un ensemble de bandes sableuses étroites reposant sur un substratum lagunaire, lui-même sableux, dont la nappe aquifère est très salée. Les montilles, dont les plus hautes culminent à 5 m, sont ainsi environnées de zones déprimées très halomorphes l'été et inondées l'hiver (baisses)

Le complexe dunaire littoral de Petite Camargue porte une forêt de Pins pignons en voie de dépérissement depuis une vingtaine d'années du fait d'une salinisation accrue du biotope liée au recul de la côte. Le processus de dépérissement s'est considérablement accéléré depuis la tempête de novembre 1982.

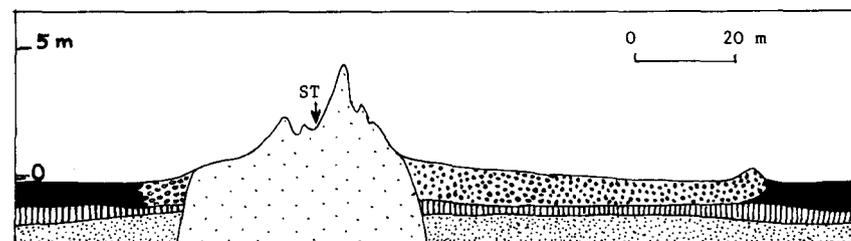
Le Station expérimentale de Brasinvert est située au nord-est du radeau, à peu près à la même latitude que celle des Rièges. Les eaux souterraines y sont étudiées suivant un profil en travers de 200 m. Les sondes en tuyaux d'orgue pour la prospection verticale de la nappe sont à la cote +1,7 m

La Montille de la Foux Vieille (Fig. 4)

Au droit de la Réserve nationale de Camargue, un cordon dunaire sépare l'arrière-



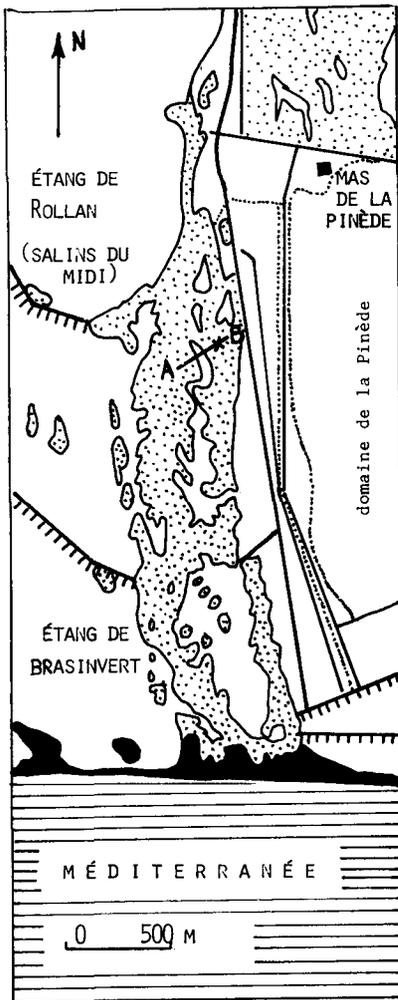
A - LE DEUXIEME BOIS DES RIEGES VU EN PLAN
ST = STATION EXPERIMENTALE



- Sables dunaires holocènes
- Sables marins
- remaniement éolien des sables dunaires au sud du Bois
- remaniement colluvial des sables dunaires au nord du Bois
- Limons sableux coquilliers laguno-marins
- Limons argileux lagunaires

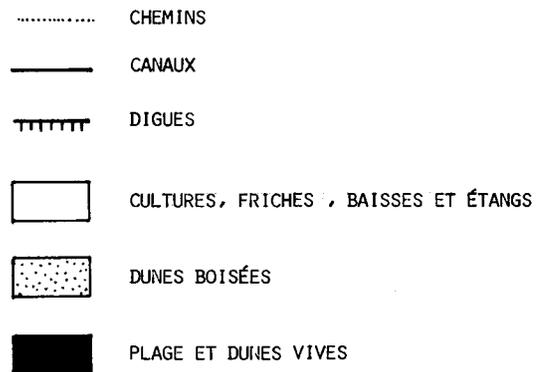
B - COUPE NS A TRAVERS LE DEUXIEME BOIS DES RIEGES A LA HAUTEUR
DU TRANSECT AB DU PLAN A CI-CONTRE.

FIGURE 2: LE DEUXIEME BOIS DES RIEGES

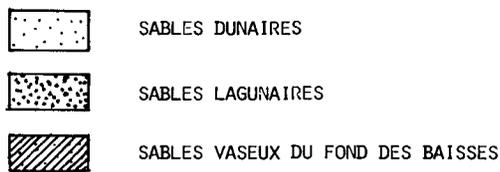
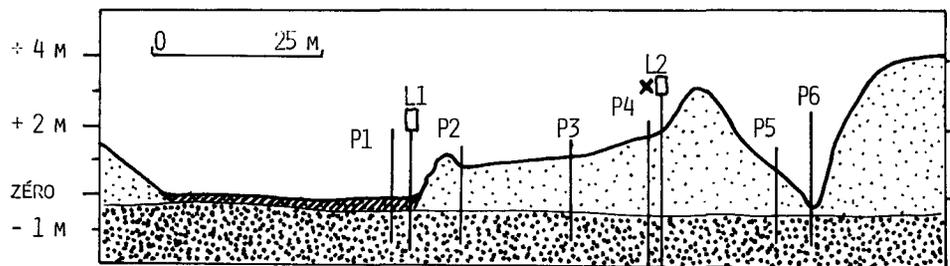


LE RADEAU DE BRASINVERT VU EN PLAN

AU NORD, LE TRANSECT ÉTUDIÉ A-B ET LA STATION EXPÉRIMENTALE (X)



COUPE SUIVANT LE TRANSECT A-B



P1, P2, P3, P4, P5, P6 PIÉZOMÈTRES L1, L2 LIMNIGRAPHES
SONDES EN TUYAUX D'ORGUE À L'EMPLACEMENT DE P4 (X)

FIGURE 3 - LE RADEAU DE BRASINVERT

plage d'un système de lagunes. La largeur de l'arrière-plage diminue d'est (700 m) en ouest (200 m). Les lagunes (Etangs du Tampan et des Batayolles) ont de 500 à 800 m de large. Le cordon dunaire a été morcelé en un chapelet de massifs plus ou moins importants par les passes assurant l'intercommunication mer-lagunes. La Montille (ou Radeau) de la Foux Vieille est un de ces massifs au sud de l'étang des Batayolles et à quelque 600 m de la mer. Elle a environ 500 m de long et une largeur moyenne d'une centaine de mètres. Elle culmine à 4 m dans sa partie ouest. Cet amoncellement de sables fins, au relief tourmenté et sans cesse remanié, repose sur une assise argileuse d'une cinquantaine de centimètres d'épaisseur qui témoigne de l'ensablement éolien progressif de la rive sud des Batayolles

La station expérimentale a été installée près de l'extrême ouest de la Montille. Le transect étudié recoupe, sur le tiers sud, les parties les plus hautes de la dune, puis sur le flanc nord, une zone au relief moins accidenté, descendant régulièrement vers une dépression marquée par l'empreinte du sel et séparée de l'étang des Batayolles par un cordon d'un mètre de haut, formé d'un mélange de sable et de débris de coquilles de cardium (*Ceratodesma edule*). La batterie de sondes en tuyaux d'orgue est à la cote +3,5 m NGF. Le fond de la dépression est légèrement sous le zéro.

3. Dynamique des eaux souterraines et cycle de l'eau douce sous les dunes

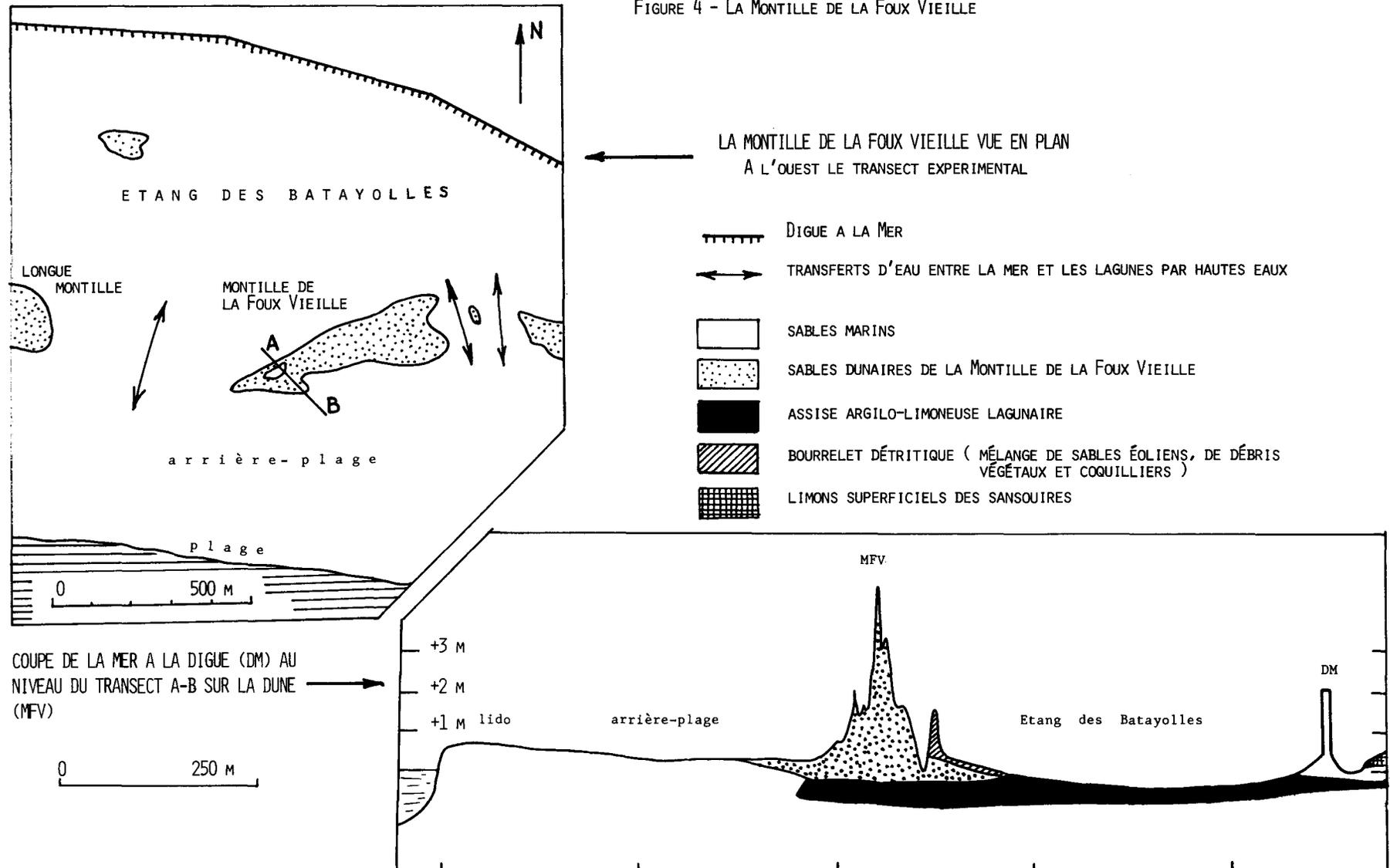
La répétitivité temporelle des périodes sèches (P<E, de Mai-Juin à fin Septembre) et des périodes humides (P>E d'octobre à Avril-Mai), ainsi que des hautes et basses mers, induisent une dynamique saisonnière alternative des eaux souterraines des dunes que l'on peut expliquer de la façon suivante en différenciant (1) les dunes en continuité texturale avec le substratum (Rièges, Brasinvert), (2) les dunes à discontinuité texturale (La Foux Vieille).

3.1 Cas des dunes des Rièges et de Brasinvert

A la fin de la période sèche, les eaux de surface et les eaux souterraines atteignent leur plus bas niveau. Sous les dunes, la réserve d'eau douce a été complètement consommée par la végétation ou bien il n'en subsiste que très peu de chose sous les parties centrales les plus hautes. Les eaux vadoses (c'est-à-dire l'eau capillaire de la zone d'aération du sol) sont maintenues en profondeur, isolées de la surface par une couche de sable très sec qui les met à l'abri de l'évaporation physique. L'épaisseur de cette couche de sable sec dépend bien sûr de la hauteur de la dune, et varie de quelques décimètres à plus d'un mètre (Fig. 5). Sous les sansouires voisines, bien qu'à son niveau le plus bas, la surface piézométrique de la nappe reste proche de la surface du sol. Souvent la frange capillaire affleure et le taux d'humidité reste élevé, voire à la capacité au champ, sur toute l'épaisseur de la zone d'aération du sol. L'évaporation intense favorise l'ascension capillaire des solutions salines du sol et le dépôt de sels près de la surface, voire à la surface même du sol.

L'approvisionnement des dunes en eau douce dépend du bilan net des précipitations et de l'évaporation. Il est donc évident que les années humides lui sont favorables et inversement. Mais les années humides sont également globalement favorables au maintien de hauts niveaux tant en ce qui concerne les eaux de surface que les eaux souterraines. La nappe porteuse restant alors relativement haute, la lentille d'eau douce reste également à un cote relativement haute. Or, les conifères des dunes (pins, genévriers) ont un appareil racinaire actif peu profond mais largement étalé à l'horizontale. Ils profiteront donc de cette situation allant jusqu'à épuiser totalement la réserve d'eau douce restée accessible jusqu'à la dernière goutte. Inversement, en année sèche, la lentille d'eau

FIGURE 4 - LA MONTILLE DE LA FOUX VIEILLE



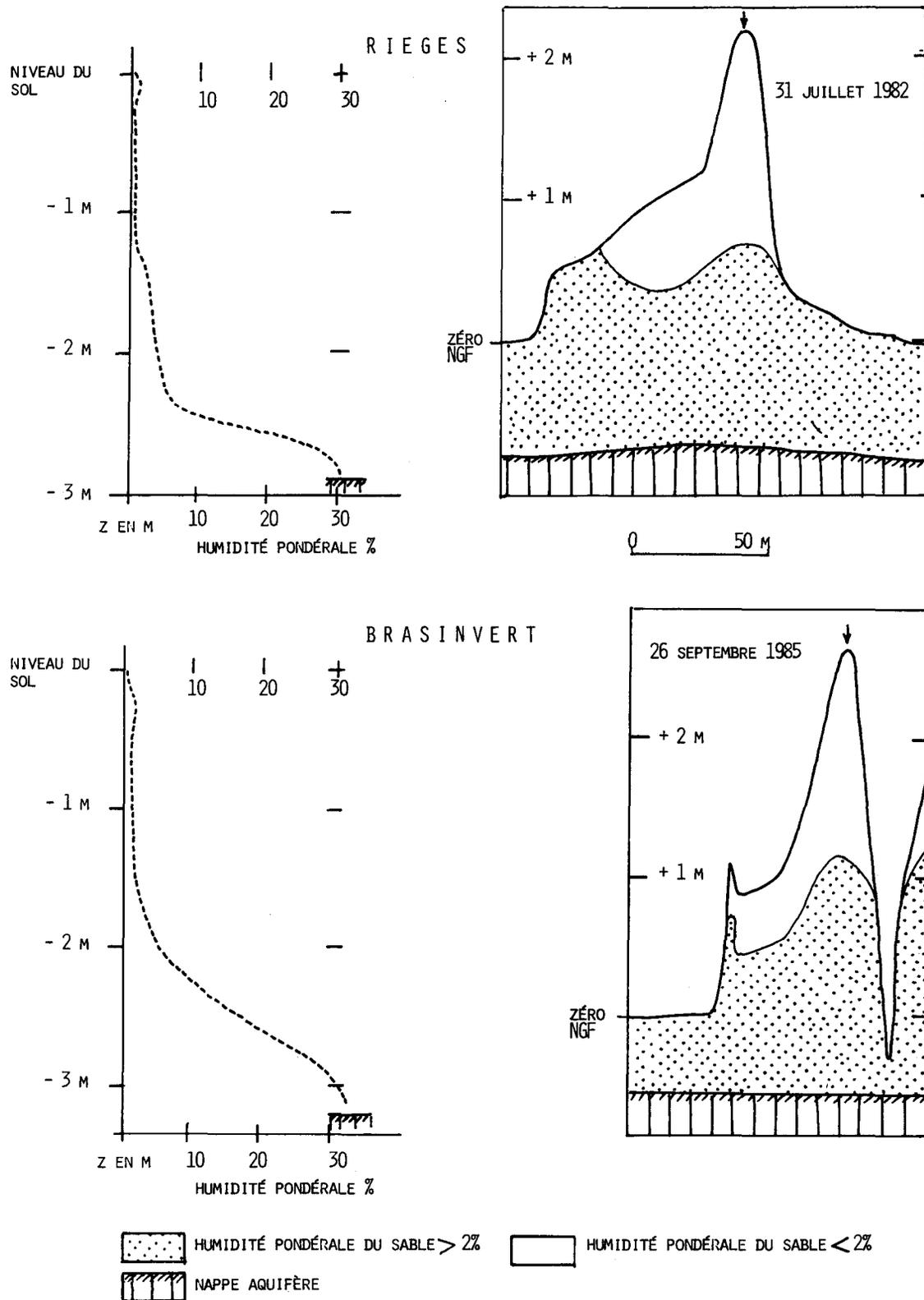


FIGURE 5 - HUMIDITÉ PONDÉRALE DU SOL PENDANT L'ÉTÉ SOUS LES DUNES DU DEUXIÈME BOIS DES RIÈGES ET DU RADEAU DE BRASINVERT

À GAUCHE LES PROFILS HYDRIQUES VERTICAUX AUX EMPLACEMENTS DÉSIGNÉS PAR UNE FLÈCHE SUR LES COUPES DE TERRAIN LE LONG DES TRANSECTS EXPÉRIMENTAUX (À DROITE)

douce est peu alimentée. Au coeur de l'été, ce qu'il en reste suit la nappe porteuse dans sa descente et atteint une cote basse pour laquelle les eaux vadoses qui en sont issues restent hors de portée de l'appareil racinaire actif des arbres qui alors entrent en dormance. Un reliquat d'eau douce se maintient tout l'été faisant écran à la contamination saline des eaux vadoses par la nappe porteuse (Fig. 6). A moins, bien sûr, qu'un événement extérieur ne fasse monter la nappe porteuse et, avec elle, ce reliquat d'eau douce, le rendant à nouveau accessible à la végétation. Cet événement extérieur peut être une tempête d'équinoxe sans pluie (action sur le coin salé) ou une remise en eau artificielle d'un plan d'eau dont dépend la nappe porteuse.

Puis arrive la période humide. Les premières pluies d'automne n'ont pas la même action sous les dunes et sous les sansouires voisines. Sous les sansouires, elles tombent sur un sol où la porosité capillaire est pratiquement saturée. Elles viennent donc grossir la nappe après avoir remis en solution les sels déposés en surface pendant l'été. Par contre, sous les dunes, les pluies doivent saturer la porosité capillaire d'une tranche de sol plus ou moins épaisse et plus ou moins humide, avant de grossir la nappe. Il se crée ainsi une différence de charge au sein de la nappe des sansouires entre les zones périphériques et les dunes sous lesquelles la surface piézométrique prend une forme concave vers le haut (Fig. 7-2). Cette différence de charge a tendance à se combler par réajustement hydrostatique, si bien que le niveau piézométrique sous les dunes peut s'élever avant que les pluies n'agissent directement sur la nappe, c'est-à-dire avant que la porosité capillaire ne soit saturée sur tout le profil de la zone d'aération du sol (Fig. 7-3 et 4). La saturation de cette porosité capillaire nécessite d'autant moins d'eau que la dune est moins haute, l'aquifère doux se reconstitue donc plus tôt sous les parties basses des dunes que sous les parties hautes, sous les zones de bordure que sous les zones centrales. Au moment des fortes pluies, l'aquifère doux, inégalement alimenté dans l'espace, est en déséquilibre hydrostatique, des intumescences d'eau douce s'accumulent en bordure de la dune ou sous les zones déprimées, puis s'écoulent latéralement par gravité (Fig. 7-5). Une partie de l'eau douce s'écoule vers l'extérieur de la dune et échappe au stockage, mais la plus grande partie s'écoule vers le centre, aidée en cela par la concavité de la nappe porteuse. Ainsi, au coeur des massifs sableux, la lame d'eau douce peut atteindre une épaisseur plus importante que ne le laissaient prévoir la hauteur des pluies. Lorsque le système est en équilibre hydrostatique, l'aquifère doux prend la forme d'une lentille biconvexe conformément au schéma classique des nappes d'eau douce sous les îles sableuses avec toutefois une différence importante (Fig. 7-6). Dans le cas de nos dunes l'interface eau douce - eau salée est diffus. Il s'agit plutôt entre les deux types d'eau, d'une zone de transition le plus souvent plus épaisse que la lentille d'eau elle-même, ce qui exclut pratiquement l'utilisation de la loi de Ghyssberg-Herzberg pour déduire en un point donné l'épaisseur de la réserve d'eau douce à partir de la surcharge de son niveau piézométrique par rapport à celui de la nappe porteuse. L'existence de cette zone de transition est liée à l'effet de piston alternatif saisonnier des nappes porteuse et portée, suivant la charge relative des aquifères. Une même tranche de sol est occupée soit par de l'eau salée, soit par de l'eau douce. Au cours du passage d'un type d'eau à l'autre, il y a tendance au mélange par dispersion d'une phase dans l'autre, et passage progressif de l'eau douce à l'eau salée (Fig. 8).

3.2 Cas du radeau de la Foux Vieille

On retrouve ici la superposition des trois aquifères, mais la dynamique de l'ensemble

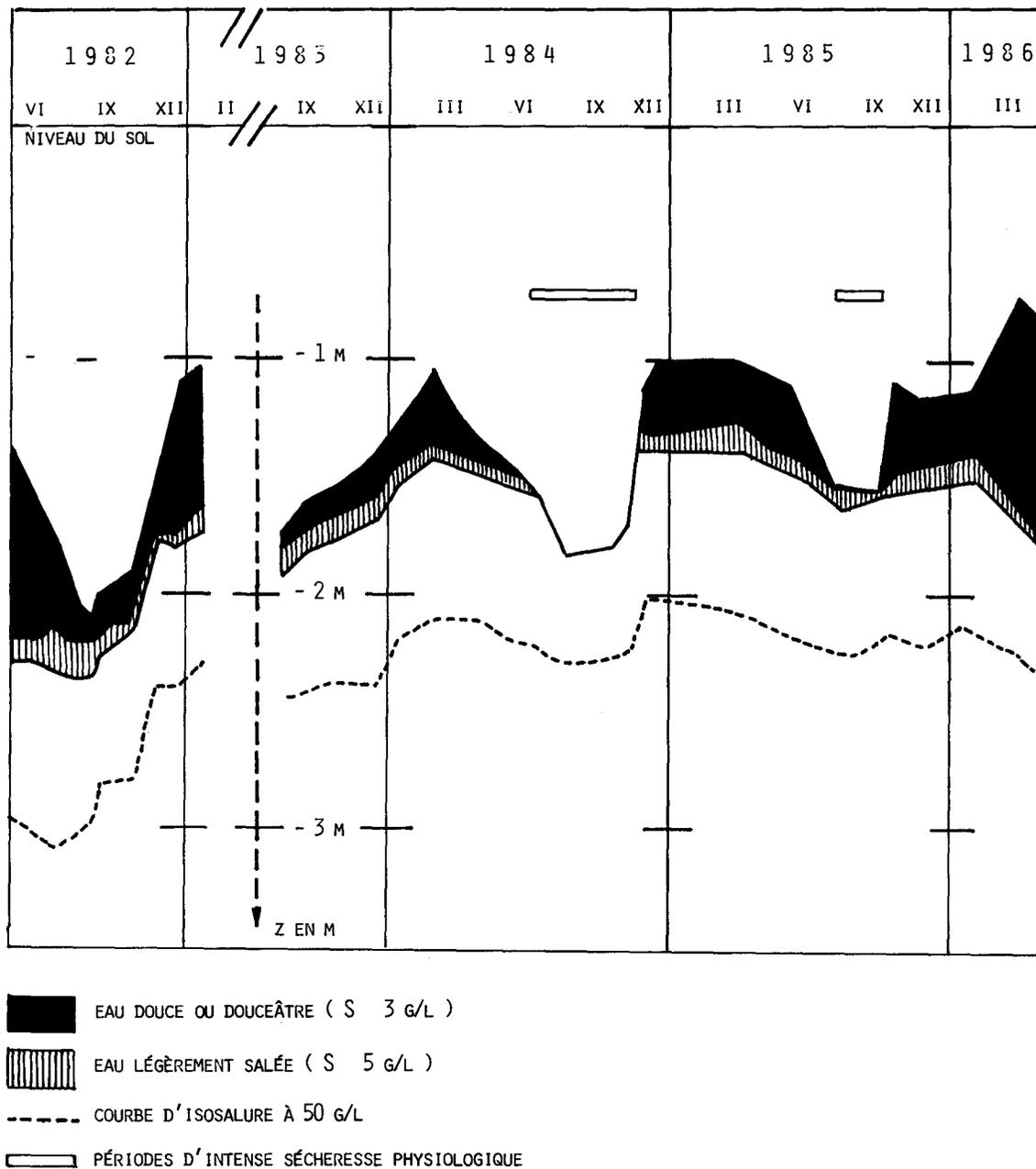


FIGURE 6 - ÉVOLUTION TEMPORELLE DU NIVEAU ET DE LA SALINITÉ DES EAUX SOUTERRAINES SOUS LA STATION EXPÉRIMENTALE DU DEUXIÈME BOIS DES RIÈGES

LE SEUIL DE 5 g/L MARQUE LA LIMITE DE RÉSISTANCE DES GLYCOPHYTES PEU SENSIBLES AU SEL. LES GLYCOPHYTES SENSIBLES NE SEMBLANT PAS POUVOIR TIRER PARTI D'UNE EAU DONT LA SALINITÉ TOTALE DÉPASSE 3 g/L

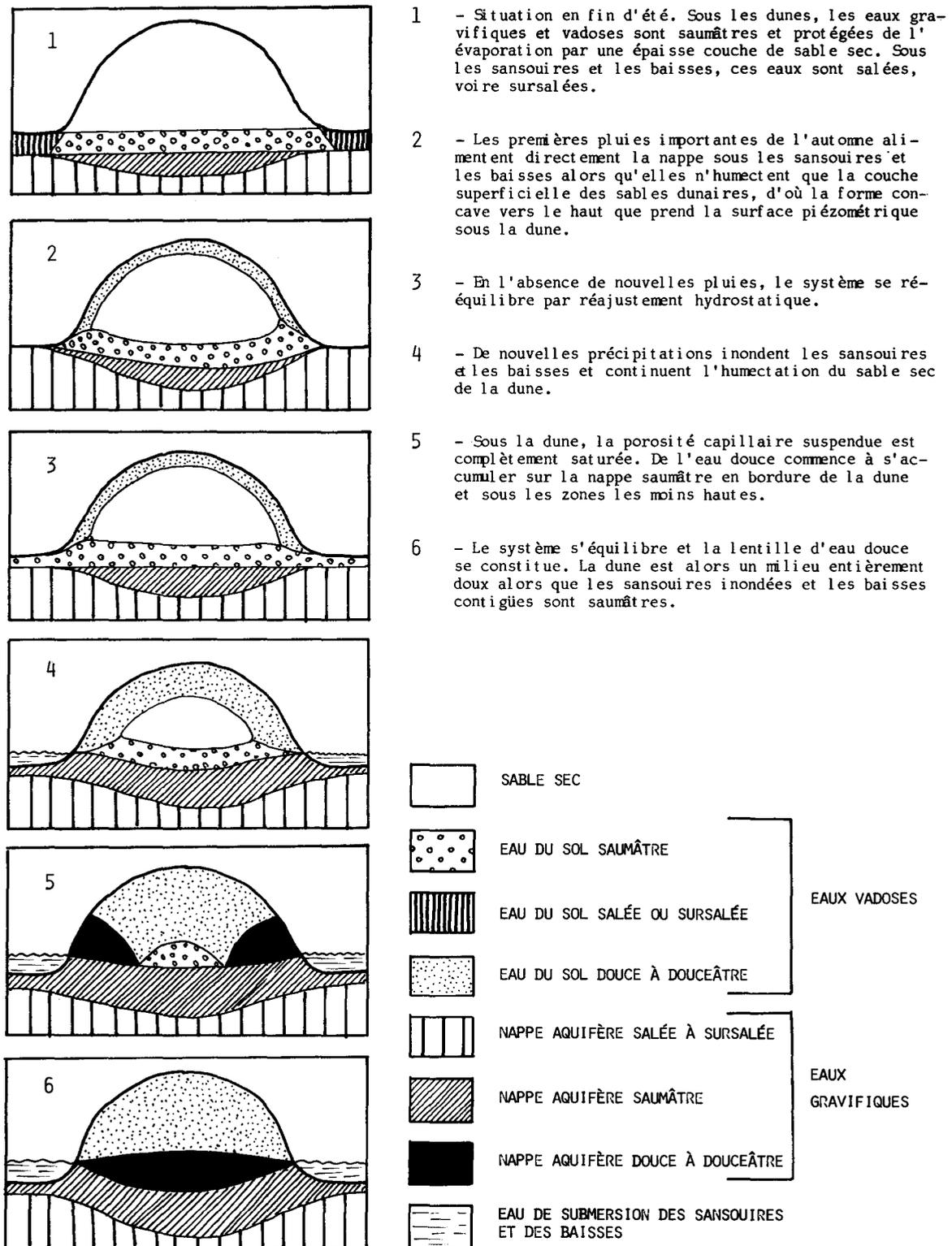
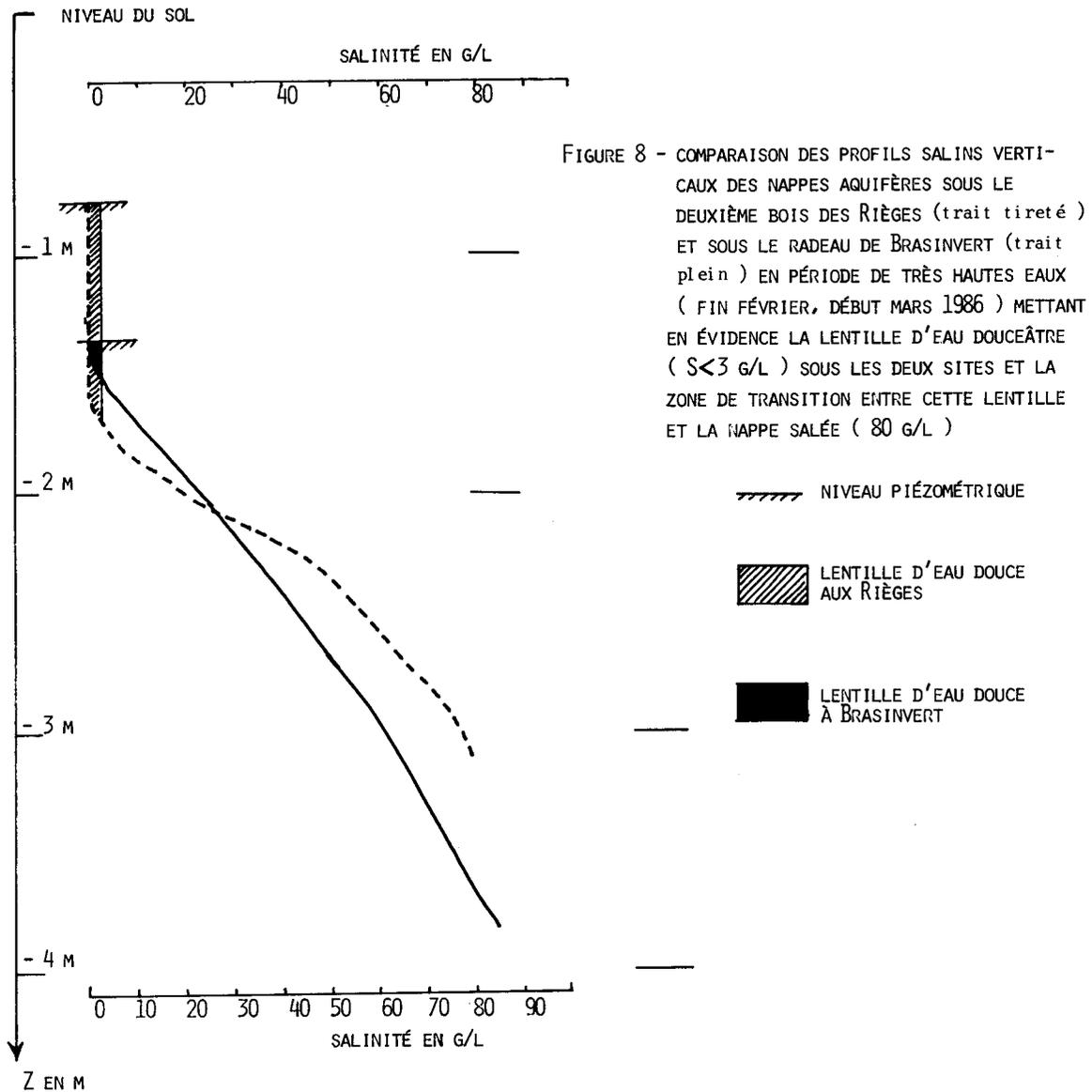


FIGURE 7 - DYNAMIQUE DES EAUX SOUTERRAINES DES DUNES DE CAMARGUE SANS DISCONTINUITÉ TEXTURALE VERTICALE (DU TYPE RIÈGES OU BRASINVERT) PENDANT LA PÉRIODE PLUVIEUSE DE L'ANNÉE. RECONSTITUTION DES RÉSERVES D'EAU DOUCE



est profondément modifié du fait de la proximité de la mer et de la discontinuité texturale.

En été, le coin salé marin reste peu profond et maintient l'ensemble des eaux souterraines à un haut niveau relatif. Sous l'arrière-plage, l'évaporation intense concentre considérablement l'aquifère superficiel qui peut titrer 100 à 130 g.l-1. La mer n'envahit qu'exceptionnellement et temporairement l'arrière-plage alors que l'étang des Batayolles est en voie d'assèchement. La dynamique de l'eau sous la dune est le plus souvent de type lent et tranquille. Le coin salé y plonge sous le niveau argileux et est surmonté par un aquifère sursalé issu des lagunes et des sansouires situées au nord (salinité tournant autour de 60 à 80 g.l-1). Sur l'assise argileuse un aquifère légèrement saumâtre (5 à 6 g.l-1) est en voie d'épuisement. Les eaux vadoses, également saumâtres, sont surmontées d'une épaisse couche de sable sec.

Les hautes mers de l'équinoxe d'automne envahissent bien souvent l'arrière-plage et les lagunes avant le retour des pluies. Elles arrivent ainsi au pied des dunes et le coin salé, maintenant au-dessus de l'assise argileuse, pénètre sous la lisière des dunes, s'y mélange éventuel-

lement aux eaux en place. La surface piézométrique sous-dunaire prend alors une forme concave vers le haut (ex. du 10 octobre 1985, Fig. 9-1). C'est l'amorce d'une dynamique de type rapide mais encore ordonnée.

Lorsque les pluies deviennent importantes, elles reconstituent la réserve d'eau douce sous les dunes. Elles commencent par saturer la porosité capillaire suspendue et éventuellement à dessaler les eaux vadoses. Puis, leur excédent alimente une lentille d'eau douce. Les eaux de pluie contribuent également à l'emplin des lagunes et à la mise en charge des eaux souterraines sous l'assise argileuse. Les eaux souterraines filtrent par drainance à travers cette couche peu perméable et repoussent la lentille d'eau douce vers le haut. La dispersion eau douce - eau salée engendre une zone aqueuse de transition à salinité décroissante vers le haut, et dont l'épaisseur et la salinité à la base sont fonction de l'importance de la drainance, donc du temps écoulé et de la charge de l'aquifère sous-jacent (Fig.10). La pression exercée de bas en haut sur la lentille d'eau explique l'exagération de sa convexité vers le haut par rapport à son épaisseur (exemple du 3.01.86, Fig. 9-2).

Comme dans le cas des Rièges et de Brasinvert, l'alimentation pluviale de la lentille d'eau douce est plus ou moins précoce et plus ou moins importante suivant les pluies et l'épaisseur de la couche de sable à saturer. Au moment des fortes pluies, il se crée un déséquilibre temporaire de la surface piézométrique. Sous les parties basses des dunes se forment des intumescences qui ont tendance à se résorber par écoulement gravitaire latéral vers l'extérieur ou l'intérieur du massif dunaire (Fig. 9-4).

Lorsqu'une tempête élève le niveau marin de plusieurs décimètres, voire de plus d'un mètre (+1,35 m début novembre 1982), en quelques heures, la dynamique de l'eau de la dune passe du type ordonné au régime chaotique. De toutes parts, la mer monte à l'assaut du massif sableux, elle l'érode, s'y infiltre, provoquant simultanément le soulèvement des eaux en place par effet de coin au-dessus de l'assise argileuse et leur submersion dans les zones où le niveau moyen de la mer reste assez longtemps au-dessus du niveau des eaux sous-dunaires. Il s'ensuit, par mélange de l'eau douce et de l'eau salée, un grand désordre du régime hydrique de la dune. Lorsque, après la tempête, la mer se retire, le coin salé la suit. Sous la dune, l'aquifère retrouve un équilibre, mais la dispersion de l'eau salée dans l'eau douce se traduit par une augmentation générale de la salinité. Ainsi, la tempête du 31 janvier et 1er février 1986 amène la mer à la cote +0,80 m (Fig. 11), sous la montille de la Foux-Vieille, les eaux souterraines s'élèvent par l'action conjuguée de la mer et de pluies diluviennes (ex. du 1.02.86, Fig. 9-3). Lorsque la mer s'est retirée et l'équilibre hydrostatique rétabli, la lentille d'eau douce a gagné en épaisseur, mais moins que la hauteur des pluies ne le laissait prévoir, et elle a beaucoup perdu en qualité (ex. du 10.02.86, Fig. 9-5). Cette situation n'est évidemment guère favorable à la végétation.

3.3. L'eau douce sous les dunes

Le plus souvent, les eaux atmosphériques sont la seule source d'approvisionnement des dunes marines en eau douce. La sécheresse (physique et/ou physiologique) de ces biotopes varie en intensité et en durée en fonction du volume des pluies et de leur répartition. Ainsi, pour le deuxième Bois des Rièges, elle est intense et longue en 1984 (4,5 mois de la fin juin au 15 novembre), par contre, elle est modérée et courte en 1985 (2 mois: août et septembre), et très modérée en 1986, du fait des pluies diluviennes de l'hiver qui ont favorisé un important stockage et com-

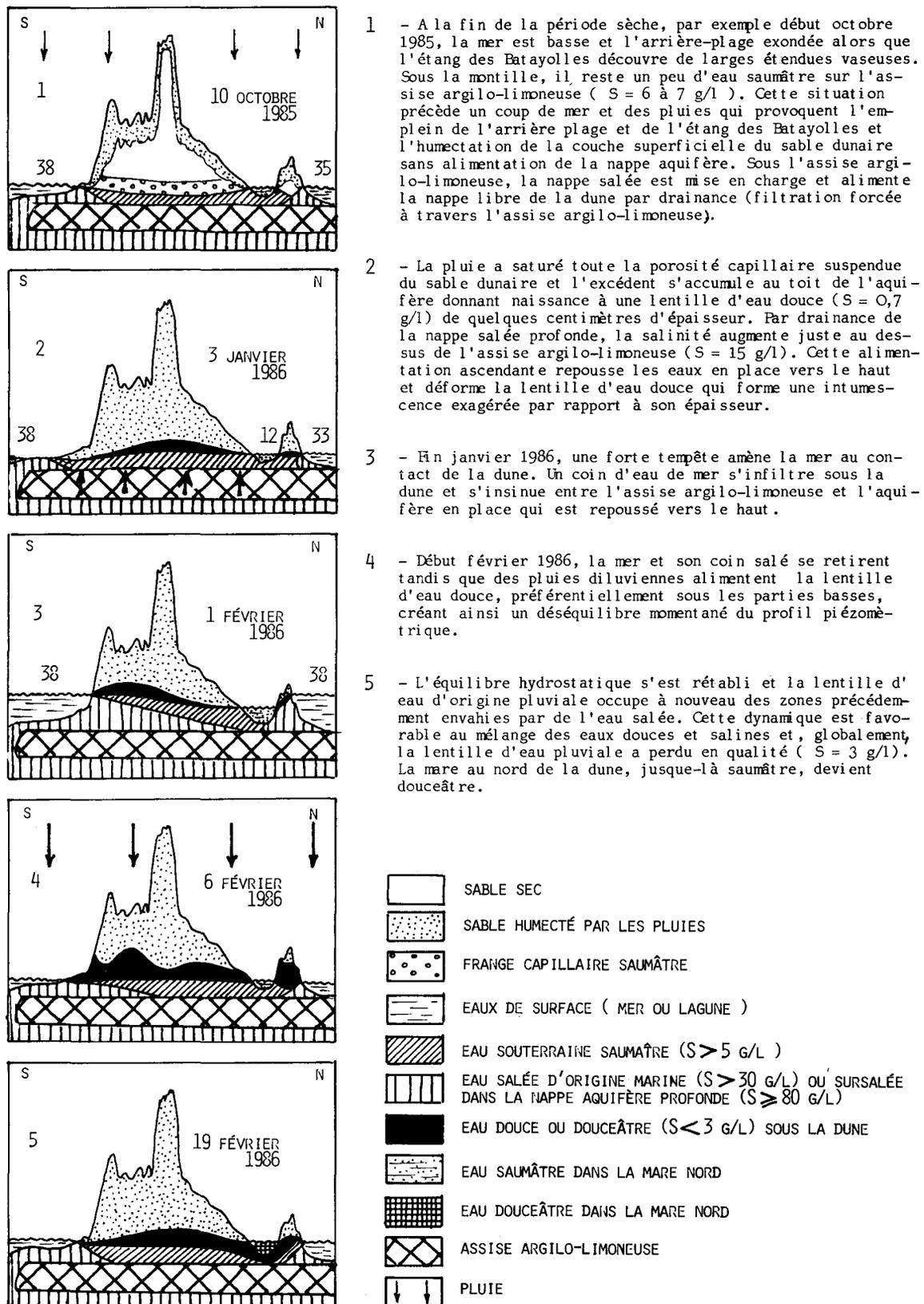


FIGURE 9 - DYNAMIQUE DES EAUX SOUTERRAINES SOUS LA MONTILLE DE LA FOUX VIEILLE EN PÉRIODE DE HAUTES EAUX

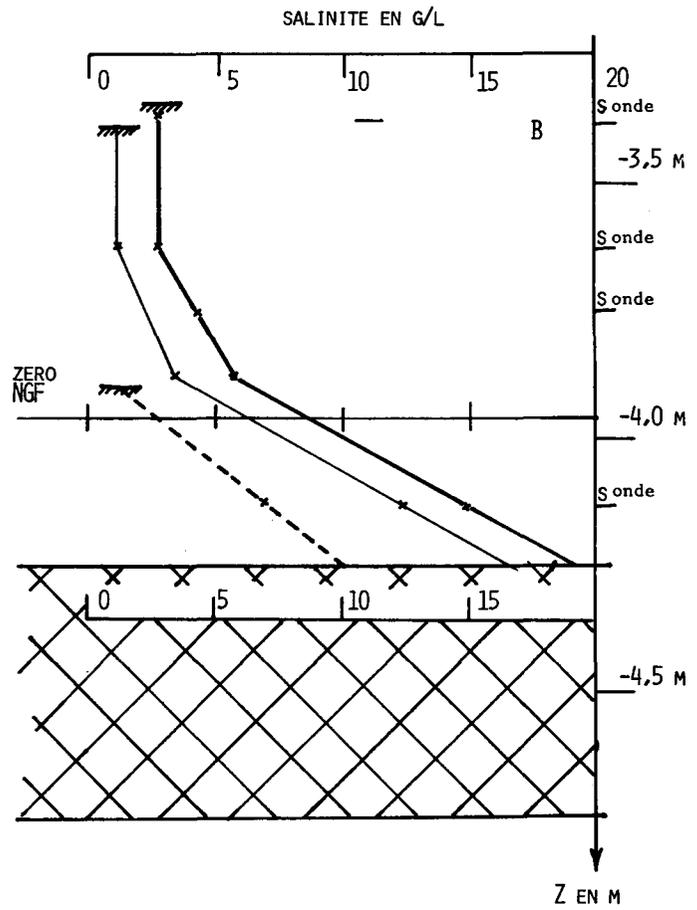
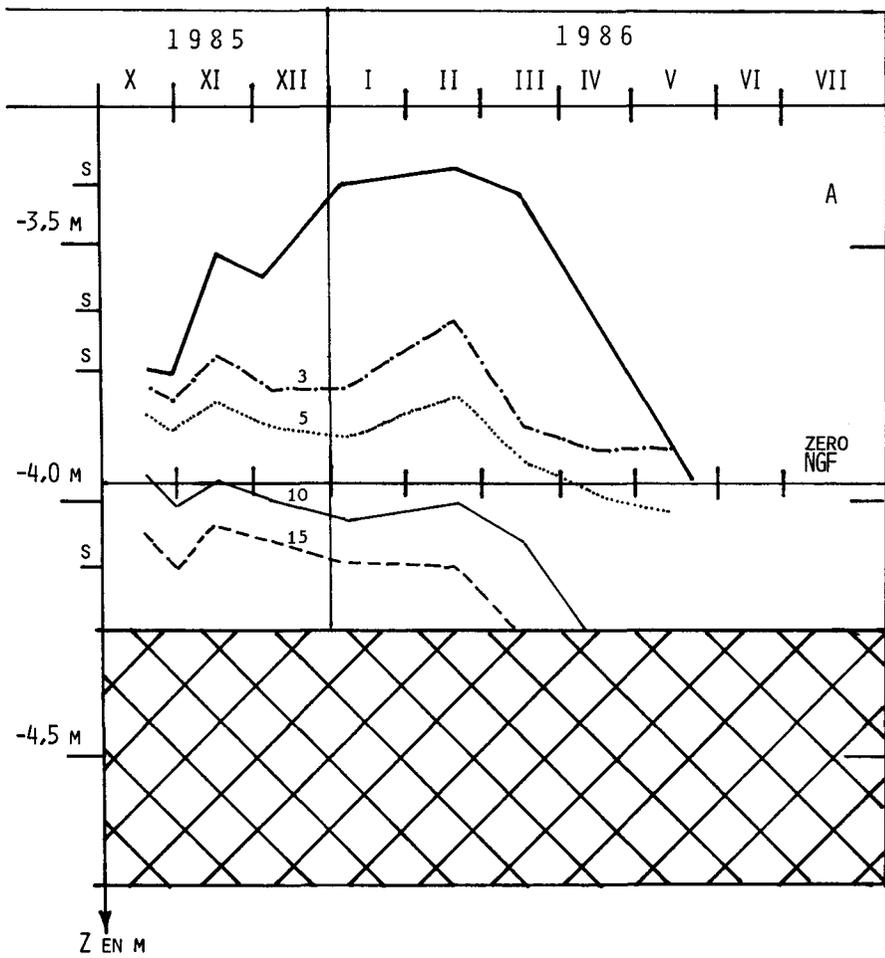


FIGURE 10 -A- EVOLUTION TEMPORELLE D'OCTOBRE 1985 A MAI 1986 (mois en chiffres romains) DU NIVEAU PIÉZOMÉTRIQUE (trait fort) ET DES COURBES D'ISOSALURES (3,5,10,15 g/L) SOUS LA MONTILLE DE LA FOUX VIEILLE, AU DESSUS DE L'ASSISE ARGILEUSE (quadrillage oblique)

-B- PROFILS SALINS AU MOMENT DES PLUS HAUTES EAUX (19 FEVRIER -trait fin -, 11 MARS 1986 - trait fort-), ET DES PLUS BASSES EAUX (15 MAI 1986 -trait tireté -), MONTRANT L'AUGMENTATION DE LA SALINITÉ AU DESSUS DE L'ASSISE ARGILEUSE PAR DRAINANCE ET INTRUSIONS MARINES

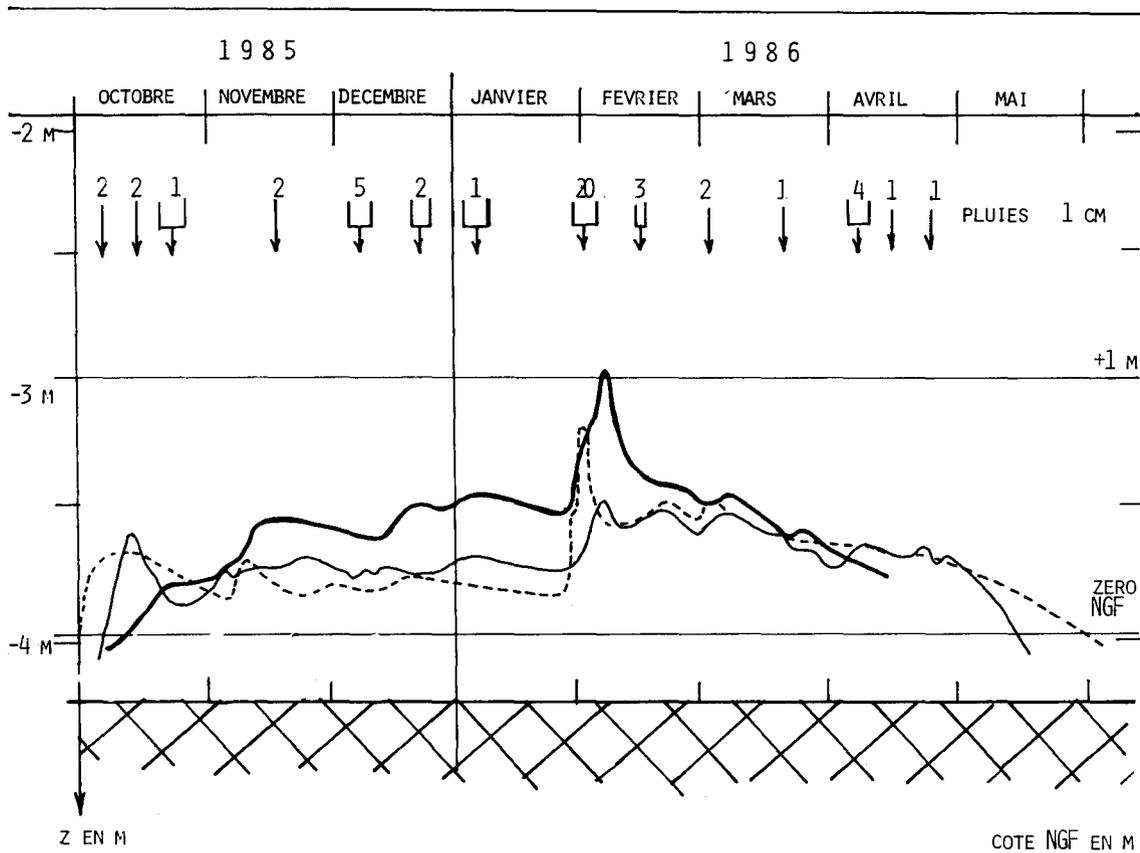


FIGURE 11 - MONTILLE DE LA FOUX VIEILLE : EVOLUTION DU NIVEAU DES EAUX DE SUBMERSION DE L'ARRIERE - PLAGE (trait tireté) ET DU NIVEAU PIEZOMETRIQUE DE LA NAPPE AQUIFERE SOUS LA MONTILLE (trait fort) ET SOUS LA BORDURE NORD DE LA MONTILLE (trait fin), D'OCTOBRE 1985 A MAI 1986

pensent le déficit pluviométrique du printemps et de l'été.

L'épaisseur de la lentille d'eau douce dépend aussi de la situation du site étudié. Pour la même période (septembre 1985 à août 1986), on constate une différence très importante entre la station du Deuxième Bois des Rièges et celle de Brasinvert (Fig.12). Aux Rièges, le stock d'eau douce se reconstitue dès septembre 1985, alors qu'à Brasinvert, l'aquifère doux n'est différencié qu'après les pluies diluviennes de la troisième décade de janvier et la première décade de février 1986. Dès le 15 mai cet aquifère est épuisé à Brasinvert alors qu'un reliquat persiste tout l'été sous les Rièges. Au moment des plus hautes eaux, l'aquifère doux a 80 cm d'épaisseur sous la station des Rièges, alors qu'il ne dépasse pas 20 cm sous la station de Brasinvert. Comment une telle différence s'explique-t-elle? L'existence d'un microclimat aride affectant la zone des pinèdes littorales de Petite Camargue est à exclure, aucune différence significative n'apparaît à la comparaison des précipitations mesurées aux postes climatiques de la Tour du Valat (est de la Grande Camargue), des Saintes-Maries-de-la-Mer et d'Aigues-Mortes. De même, il semble exclu d'invoquer un plus fort coefficient d'interception ou une plus grande consommation d'eau à Brasinvert. Dans l'état actuel de ma compréhension des phénomènes, la cause primordiale me paraît être une différence de situation des stations d'étude. La station des Rièges, à +1,10 m, n'est pas sous les parties les plus hautes de la dune, mais elle se trouve pratiquement sur l'axe médian est-ouest, à environ 70 m du bord le plus

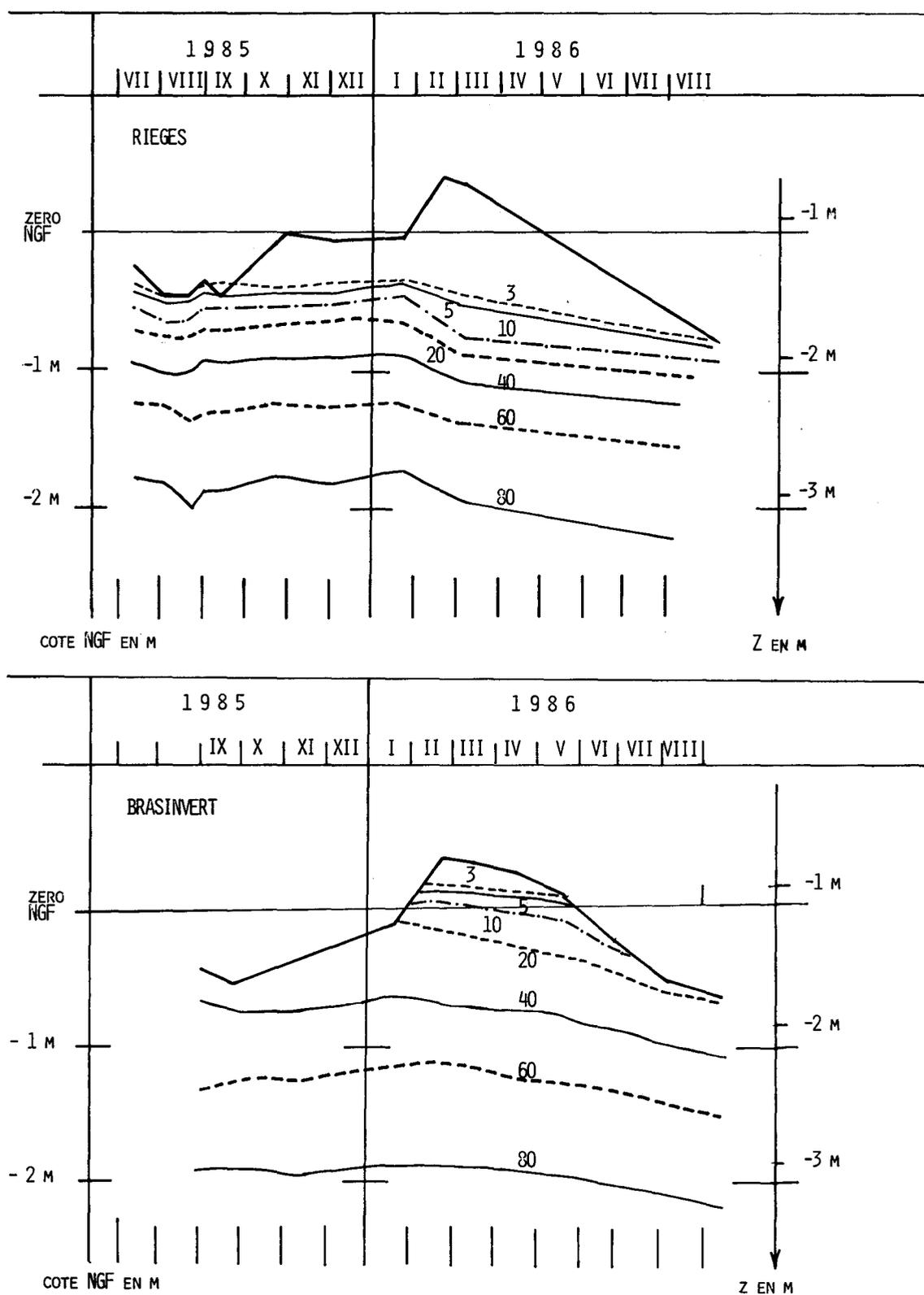


FIGURE 12 - COMPARAISON DE L'ÉVOLUTION DES NIVEAUX PIÉZOMÉTRIQUES (trait fort) ET DES COURBES D' ISOSALURE (3 À 80 G/L) SOUS LES DUNES DU DEUXIÈME BOIS DES RIÈGES ET DE BRASINVERT AU COURS DE L'ANNÉE BIOLOGIQUE 1985-1986

proche du massif dunaire. La station de Brasinvert est plus haute, +1,70 m, mais sa position est nettement périphérique, à 35 m seulement de la bordure ouest de la montille. Or, nous avons vu que l'eau douce a tendance à s'accumuler au coeur de la dune. Au plus fort de la sécheresse de l'été 1985, sous la station des Rièges, l'eau douce arrive tout juste au bord de l'épuisement et les eaux vadoses restent à l'abri des intrusions salines. Par contre sous la station de Brasinvert, le toit de la nappe titre 30 g.l-1 et contamine les eaux capillaires sus-jacentes (Fig. 13). Sous la station des Rièges, les premiers percolats pluviaux qui atteignent la nappe sont doux, alors qu'à Brasinvert, les pluies doivent d'abord rincer la zone d'aération du sol. Ce rinçage aboutit à un entraînement des sels jusqu'au toit de la nappe. Les percolats sont d'autant plus salés qu'ils atteignent plus précocement la nappe et cela jusqu'au lessivage complet de la zone d'aération du sol, alors la lentille d'eau commence à se constituer. L'examen de la Figure 14 permet de distinguer plusieurs périodes dans l'évolution du niveau des eaux souterraines du site de Brasinvert au cours de l'année biologique 1985-86: (1) en octobre et novembre 1985, la nappe sous la dune s'élève par le seul réajustement hydrostatique, (2) en décembre 1985 et janvier 1986 l'arrivée de percolats salés participe à la remontée, (3) les fortes pluies de la fin janvier et du début février achèvent le lessivage de la zone d'aération du sol et amorcent la constitution de la réserve d'eau douce, (4) la réserve reste peu importante sous la station expérimentale et s'épuise au cours de la deuxième décennie de mai, peu avant l'assèchement total des baisses où les pertes par évaporation sont plus fortes que sous la dune d'où le maintien de la convexité vers le haut de la nappe sous-dunaire.

Sous la montille de la Foux Vieille, la lentille d'eau douce se reconstitue dès septembre 1985. Elle gagne peu à peu en épaisseur jusqu'à atteindre 40 cm en hiver, soit deux fois plus qu'à Brasinvert, mais deux fois moins qu'au Deuxième Bois des Rièges. Cet état hydrique peut être la résultante de l'action antagoniste de plusieurs causes favorables ou défavorables au stockage de l'eau douce sous la dune: (1) causes favorables: absence de forêt grande consommatrice d'eau (interception, photosynthèse) et situation centrale de la station qui, malgré sa position haute, reçoit de l'eau des zones périphériques, plus basses, (2) cause défavorable: contamination de la lentille d'eau douce lors des intrusions marines. On constate d'autre part que l'aquifère doux reste haut perché sous la montille de la Foux Vieille par rapport aux Rièges et à Brasinvert. Cela est imputable à la proximité de la mer et de la faible profondeur du biseau marin (Fig. 15).

III. CONCLUSIONS

Lorsque l'eau atmosphérique est la seule source d'approvisionnement, les dunes marines, fossiles ou actuelles, sont des milieux très xériques en été. Leurs parties hautes sont alors soumises à une intense sécheresse physique et, lorsque l'eau est présente à une profondeur accessible aux racines, en bordure de dunes par exemple, elle est salée et impose une contrainte physiologique à la végétation.

Pour les dunes marines situées à l'intérieur des terres, l'apport atmosphérique se limite aux pluies. Des expériences menées au Deuxième Bois des Rièges, notamment l'établissement en continu de profils thermiques dans le sol et la comparaison en un même lieu de profils hydriques avant le lever et à la tombée du jour, ont permis d'écarter l'hypothèse d'une alimentation en eau douce de la zone d'aération du sol soit par rosée ascendante, soit par condensation de la vapeur d'eau de l'air circulant dans la porosité du sable. De même, il a été vérifié que l'apport au sol par

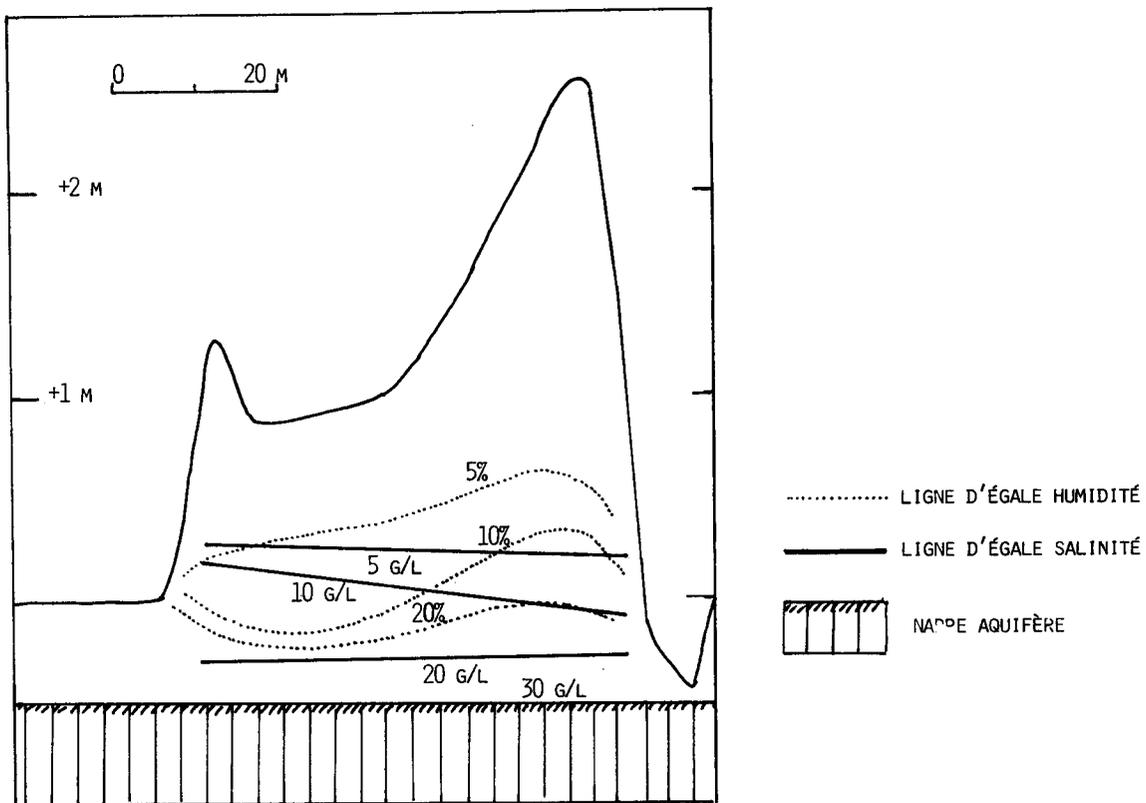


FIGURE 13 - HUMIDITÉ PONDÉRALE ET SALINITÉ SOUS LA DUNE DE BRASINVERT LE 26 SEPTEMBRE 1985 AU PLUS FORT DE LA PÉRIODE SÈCHE

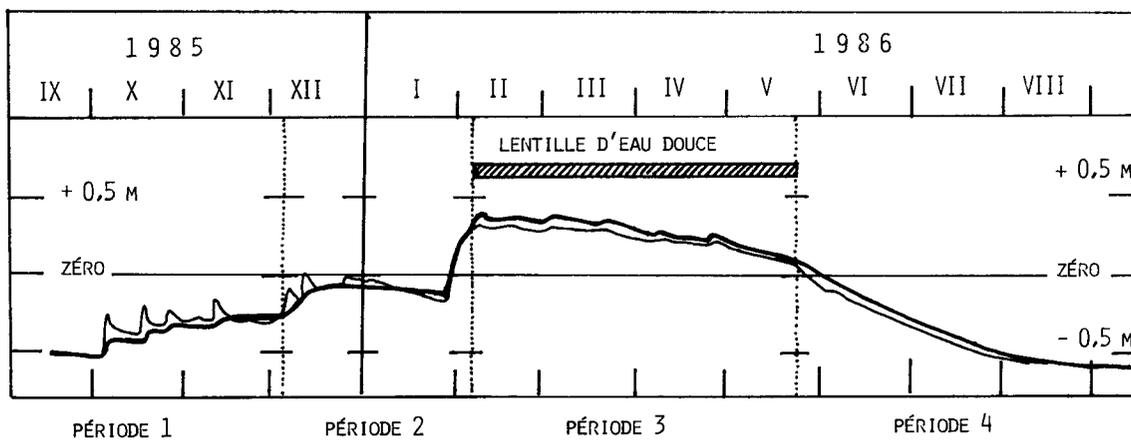


FIGURE 14 - ÉVOLUTION DU NIVEAU DES EAUX SOUTERRAINES SOUS LA DUNE DE BRASINVERT (trait fort) ET SOUS LA BAISSÉ LIMITROPHE (trait fin) AU COURS DE L'ANNÉE BIOLOGIQUE 1985-1986

Etude de la malacofaune d'un matorral de la région de Rabat (Maroc)

J. CABARET*

RESUME.

Les mollusques terrestres d'un matorral pâturé par des ovins et des bovins ont été étudiés durant une année. Ceriuella virgata était le mollusque le plus fréquent. Les basses densités ont été observées en hiver et l'été correspond à de fortes populations. La plupart des cycles sont annuels à l'exception de celui des Otala lactea. La fréquence des diverses espèces d'escargots dépend de facteurs d'environnement.

SUMMARY : STUDY OF THE MOLLUSCS FROM A MATORRAL LOCATED IN THE RABAT REGION (MOROCCO).

The land-snails from a matorral grazed by sheep and cattle were studied during one year. The most frequent snail was Ceriuella virgata. The lower densities were recorded in winter and the higher ones in summer. Most of the life-cycles extended on one year except for Otala lactea. The occurrence of the various species of snails depended on environmental factors.

Mots-clés :

Mollusques terrestres - Dynamique de population - Matorral - Maroc.

INTRODUCTION.

Des études anciennes ont été consacrées à la faune du Rif oriental au Maroc (Morelet 1880, Llabador 1951). D'autres travaux sont soit très spécifiques (polymorphisme de Theba pisana : Sacchi 1955) soit orientés vers l'étude du parasitisme des mollusques terrestres (Joyeux et Gaud 1946, Cabaret 1979, Cabaret et al 1980, Cabaret 1981, Dakkak et Cabaret 1984) dans ce même pays. Des travaux concernant la biologie et l'écologie de Theba pisana (Sacchi 1952, Deblock et Heostland 1967, Sacchi 1971, Cairaschi et Lecomte 1973, Sacchi 1978, Lazaridou-Dimitriadou 1978), la répartition des helicelles (Real et Real-Testud 1983, Clerx et Gittenberger 1977, Manga-Gonzalez 1983), celles des Cochlicelles (Testud 1977, 1978, 1979) sont nombreux dans des pays voisins. Le cycle biologique des hélicinés a été étudié dans les Bouches-du-Rhône en France (Bonavita 1965 a,b) et les principales étapes ont été définies ; enfin, l'étude de la formation des grappes a été réalisée par Bigot (1967) dans la même zone.

*Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Station de Pathologie Aviaire et de Parasitologie, Unité d'Ecologie Parasitaire, 37380 Monnaie (F).

Ces mêmes données méritent d'être précisées dans les conditions marocaines. Par ailleurs, les études quantitatives de populations de mollusques sont très rares, en raison des difficultés et de la durée des mesures et nous tenterons de le réaliser sur un pâturage représentatif de la région de Rabat.

MATERIEL ET METHODES.

Un pâturage (matorral) de 5 ha situé à Oued-Akrech, localisé à environ 10 km de Rabat (Maroc) a été étudié d'octobre 1979 à octobre 1980. Il est pâturé tout au long de l'année par 60 ovins et 10 bovins. Un transect de 250 m de long commençant en contre-bas de vallée et finissant sur un plateau est visité mensuellement. La densité de population est estimée par comptage et détermination des individus présents à l'intérieur d'un cercle à bord mince en plastique de $\varnothing,15$ m², jeté environ 150 fois au hasard le long de ce transect à l'exception de la première mesure (44 fois). La taille du cercle (0,15 m²) a été choisie de façon à être supérieure à la surface recouverte par un agrégat de mollusques. La présence de palmier-doum, de lavande et de thym au cours de jets de cercles est également notée. Le transect est divisé arbitrairement en 6 zones successives de 40 m.

La représentativité de ce transect a été mesurée en mai 1980, par répétition de la mesure sur des transects parallèles (à 20 et 100 m à droite, 20 m à gauche). La mesure des poids des mollusques est effectuée sur un échantillon représentatif prélevé à 150 m du transect habituel. Au départ une étude floristique a été réalisée sur ce transect ; les espèces botaniques sont déterminées selon la flore de Nègre (1961, 1962). Un index d'abondance dominance est établi pour chaque plante selon la grille : 1 seul pied rencontré (+) quelques pieds, peu recouvrant, répartition irrégulière (1), plusieurs groupes de pieds, répartition irrégulière (2), répartition régulière, recouvrement moyen ou peu important ; la stratification est répartie en 3 classes : 0-10cm (I), 10-50cm (II), et supérieur à 50 cm de haut (III). Des prélèvements de sol (10cm superficiels) ont été effectués en novembre 1979 sur chacune des zones ; les taux de calcium libre, magnésium libre et la matière organique ont été mesurés selon les techniques classiques.

Une friche de la région de Rabat proche du Laboratoire, a permis de réaliser des mesures plus précises de survie et de comportement des mollusques. A cet effet, deux cages (surfaces de 0,25 et 2 m² couvertes de voile de nylon dont la structure basse est enfouie dans le sol) ont été utilisées. Enfin, certains mollusques ont été élevés en terrarium selon les indications de Kingston (1966), afin d'estimer les caractéristiques de la ponte et la survie des juvéniles.

Les mollusques sont déterminés selon Germain (1930), Kerney et Cameron (1979) et la nomenclature est celle de Walden (1976).

Les caractéristiques climatiques ont été relevées à la station climatologique de Rabat. Le climat est méditerranéen, du type lusitanien, avec des pluies de fin d'automne et de fin d'hiver associées à un été sec.

Tableau 1 : Caractéristiques botaniques d'un transect du matorral (Novembre).

Abondance / dominance	Stratification	Espèces Botaniques
(1) quelques pieds peu recou- vrants, réparti irrégu- lière	I (<10cm)	Dactylis glomerata L., Bromus macrostachys Desf., Oryzopsis miliacea (L.), Asch et Schw., Aegilops ovata L., Scleropoa rigida (L.) Gris, Cynodon dactylon (L.) Pers.; Astragalus echinatus Murr., Astragalus epiglottis L., Hippocrepis sp., Trifolium sp., Trifolium angustifolium L., Medicago truncatula Gaertn., Trigonella monspeliaca L.; Filago germanica L., Sonchus oleraceus, Sonchus asper (L.) Vill., Pallenia spinosa (L.) Cass., Scolymus maculatus L., Cichorium endivia L.; Emex spinosus L. Campd., Rumex pulcher L., Borrago officinalis L., Antirrhinum orontium L., Mercurialis annua L., Scilla aristidis, Euphorbia sp., Euphorbia exigua L., Malva hispanica L., Limonium thouini, Erodium bipinnatum (Cav.) Willd., Plantago lagopus L., Plantago psyllium L., Delphinium peregrinum, Stachys hirta L., Sherardia arvensis L., Crucianella angustifolia L., Helianthemum ledifolium (L.) Mill., Hypericum tomentosum L.,
	II 10-50cm	Carlina racemosa L.; Scabiosa atropurpurea L., Fagonia cretica L., Notobasis syriacum (L.) Cass., Linum strictum L., Olea europaea L. var. oleaster D.C., Phagnalon saxatile (L.)
	III > 50cm	Asparagus aphyllus L., Daphne gnidium L.
(2) plusieurs groupes de quelques pieds, réparti irrégu- lière	I	Brachypodium distachyon (L.) R et Sch; Lotus sp., Anthyllis tetraphylla L.; Hedypnois cretica L. Willd., Calendula arvensis L., Scolymus hispanicus L.; Arisarum vulgare Targ. Tozz., Torilis nodosa Gaertn., Anagallis foemina, Convolvulus arvensis L., Eryngium tricuspdatum L.,
	II	Convolvulus althaeoides L., Smilax aspera L., Asphodelus microcarpus Salz et viv., Scilla maritima L., Plumbago europaea L.
	III	Rhamnus Lycioïdes L., Withania frutescens
(3) réparti régulière recouvre ment moy.	I	Hypparhenia hirta
	III	Chamaerops humilis L., Asparagus albus L., Thymus broussonnetii Boiss.

RESULTATS.

- Caractéristiques du pâturage.

C'est un matorral très dégradé par le surpâturage et soumis à l'érosion (éolienne et par ruissellement). Il évolue vers un erme et les flots de végétation importants sont constitués par le palmier doum (*Chamaerops humilis* L.) et l'asperge blanche (*Asparagus albus* L.) auxquels s'associent le *Withania arborescent* (*Withania frutescens*), la dentelaira (*Plumbago europaea* L.), et quelques chaméphytes (*Lavandula multifida* L. et *Thymus broussonnetii* Boiss.) ont une répartition relativement régulière sur le pâturage. Le tableau 1 recense les principales plantes rencontrées.

Les familles ayant une forte représentation sont : les composées (16,9 % des espèces), les Papilionacées (12,7 %) les Graminées (8,4 %), les Liliacées (8,4 %) et les Labiées (5,6 %).

Le transect d'étude est divisé en six zones. La zone 6 est un plateau et les autres sont placées sur un versant de vallée, la zone 1 étant en bas de pente et la 5 en haut du versant. Les principales caractéristiques sont présentées dans le tableau 2. Les parties hautes (zones 4, 5 et 6) ont des sols avec peu de matière organique, de calcium libre, le plateau se caractérise par un taux élevé de magnésium libre, l'absence de lavande et de thym et l'abondance de Daphné. La zone 2 a relativement une forte couverture de lavande et la 4 l'est par du thym. Cette dernière a une faible surface de recouvrement par le palmier doum.

Tableau 2 : Description des zones étudiées sur le matorral de Oued-Akrech.

Z	Roche mère	SOL			VEGETATION			Plantes caractéristiques
		matière organique % sol sec	Calcium libre mEg/100g	Magnésium libre mEg/100g	% surface couverte par doums	lavande	thym	
1	socle primaire	1,8	1,88	0,91	41	< 1	< 1	Torilis nodosa Emex spinosus Rumex pulcher Arisarum vulgare
2	socle primaire	1,8	2,08	0,57	34	5	< 1	Borrago officinalis Scabiosa atropurpurea
3	socle primaire	3,1	1,60	1,37	28	< 1	< 1	Scleropoa frigida Antirrhinum orontium Pallenis spinosa
4	marno-calcaire mio-pliocène	2,3	1,20	1,10	25	< 1	6	Trigonella monspeliaca Fagonia cretica Mercurialis annua Medicago truncatula
5	conglomérats plio-villa franchiens	1,3	1,10	0,92	33	< 1	2	Limonium thouini Plantago psyllium Delphinium peregrinum
6	sables grès dumaïres du quaternaire récent	1,3	1,00	2,02	41	0	0	Ajuga iva Sherardia arvensis Daphne gnidium Asparagus aphyllus

- Féquence relative des diverses espèces de mollusques au cours de l'année.

Les principales espèces rencontrées sont Ceriuella virgata Da Costa 1778, Theba pisana Müller 1774, Cochlicella acuta Müller 1774, Cochlicella conoidea Draparnaud 1801, C. ventricosa (barbara) L. 1758, Otala lactea Müller 1774 ; les limaces sont peu fréquentes : Milax gagates Draparnaud 1801 et Limax maximus Linné 1758. Rumina decollata L. 1758 a été rencontrée de façon très occasionnelle.

Les proportions des espèces sont dans la fig. 1. Les milacidés et limacidés sont présents de décembre à février. Les hélicidés rencontrés tout au long de l'année ont les caractéristiques suivantes :

- * O. lactea est bien représenté en période fraîche et humide (janvier-février)
- * C. virgata constitue une partie importante de la faune en saison sèche (mai-septembre)
- * C. acuta est représentatif du début de la période humide (octobre-novembre)
- * les variations de T. pisana semblent peu liées à une époque particulière.

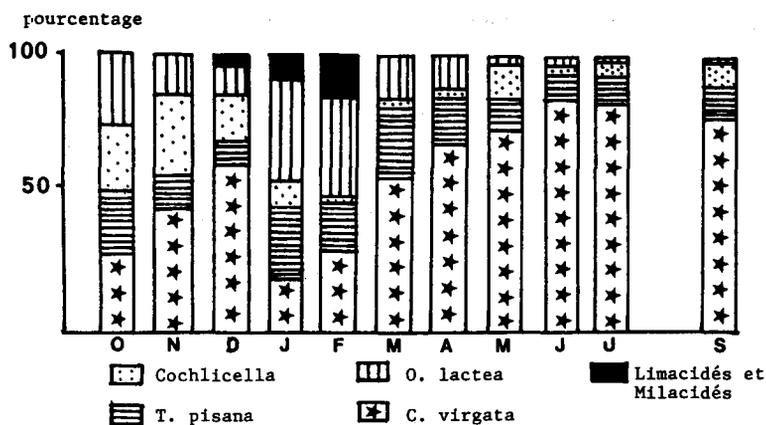


Fig. 1 : Pourcentage des différentes espèces de mollusques d'Octobre 1979 à Septembre 1980.

Le dendrogramme à lien simple permet de regrouper les mois selon la faune malacologique : Fig. 2. La période de mai à septembre est homogène ; le groupe janvier-février constitue une entité très différente (présence de limaces et d'*O. lactea*). Les mois de transition climatique sont reliés plus ou moins fortement au noyau mai-septembre : mars-avril (pluies importantes), octobre-novembre (pluies très fortes après une période sèche), et enfin janvier-février (mois très frais).

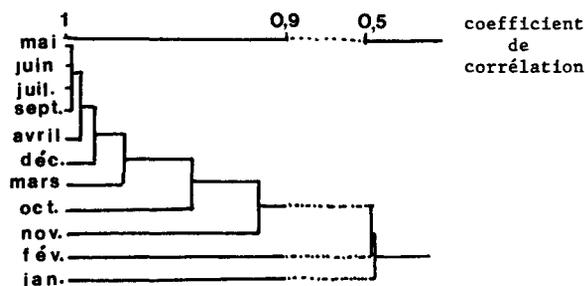


Fig. 2 : Groupement des mois selon la faune malacologique (dendrogramme à lien simple)

- Evolution de la densité et du poids des mollusques au cours de l'année.

L'évolution de la densité des principales espèces est présentée dans le tableau 3.

C. virgata est presque absent en janvier ; il en est de même pour *C. acuta* en février-mars. La période de basse densité pour *O. lactea* est juillet-septembre, celle de *T. pisana* est décembre.

Tableau 3 : Densité des hélicidés au cours de la période d'étude sur le matorral

Mois	Surface échantillonnée (m)	DENSITE DES ESPECES DE MOLLUSQUES (INDIVIDUS/M2)			
		<i>O. lactea</i>	<i>T. pisana</i>	<i>C. virgata</i>	<i>C. acuta</i>
O	6,1	2,66	2,66	3,59	3,20
N	24,3	0,70	0,69	2,58	1,81
D	30,4	0,20	0,20	1,51	0,43
J	27,0	0,81	1,11	0,78	0,44
F	28,6	1,75	0,77	1,38	0,07
M	29,1	0,58	1,03	2,33	0,07
A	25,5	0,47	0,86	3,45	0,16
M	21,0	0,33	1,43	9,77	1,57
J	19,8	0,25	1,51	12,68	0,45
Jt	24,6	0,04	1,21	9,15	0,49
S	25,2	0,08	1,23	8,69	0,95
O	24,7	0,44	1,05	5,25	0,20

Les densités mensuelles de deux espèces ont pu être reliées aux paramètres climatiques :

$$\begin{aligned} \text{Log OTA} &= 2,47 - 0,156 \text{ TEMA} \quad n = 12 \quad P = 0,02 \quad R^2 = 0,42 \\ \text{Log CER} &= - 2,27 + 0,164 \text{ TEMA} \quad n = 12 \quad P = 0,00 \quad R^2 = 0,83 \end{aligned}$$

avec :

OTA : *O. lactea* (nombre/m² au mois t) - log Néperien

TEMA : température maximale moyenne du mois t

CER : *Ceruella virgata* (nombre/m² au mois t) - log Néperien

P : seuil de signification

R² : coefficient d'explication

Aucune relation significative n'a pu être mise en évidence pour *T. pisana* et *Cochlicella acuta*.

La densité de l'ensemble des mollusques terrestres varie beaucoup au cours de l'année : fig. 3.

Les plus faibles estimations sont enregistrées de décembre à avril.

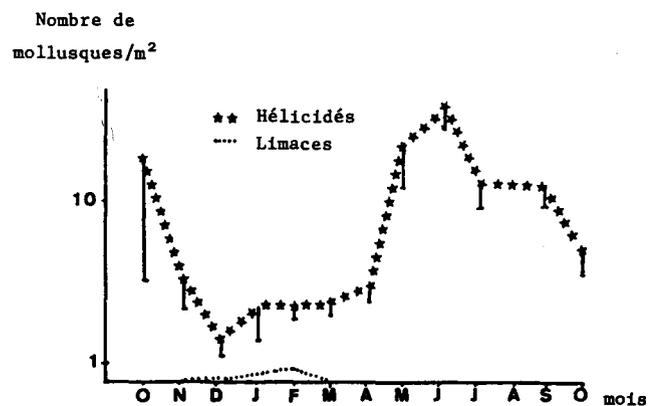


Fig 3 : Evolution saisonnière de la densité des mollusques (valeurs moyennes et demi-intervalle de confiance au seuil de 5 %)

L'évolution pondérale moyenne des mollusques est dans le tableau 4. O. lactea présente peu de variations au cours de l'année. Les poids moyens les plus faibles sont enregistrés en février pour T. pisana et pour C. acuta, en mars pour C. virgata. Des croissances très importantes ont lieu en automne, à des périodes variables selon les espèces. L'évolution pondérale est très similaire pour T. pisana ; C. virgata et C. acuta (coefficients de Spearman : $P < 0.05$) ; le poids de C. virgata est significativement relié à la température mensuelle maximale.

Tableau 4 : Evolution pondérale des diverses espèces de mollusques selon les mois.

Mois	Espèces de mollusques				
	<u>T. pisana</u> (g)	<u>C. virgata</u> (g)	<u>O. lactea</u> (g)	<u>C. acuta</u> * (mg)	<u>C. conoidea</u> * (mg)
O	2,31 - 0,21	0,35 - 0,02	3,01 - 0,94	37	-
N	1,49 - 0,21	0,37 - 0,02	4,20 - 1,07	120	147
D	0,87 - 0,24	0,45 - 0,02	2,55 - 0,46	107	-
J	0,26 - 0,07	0,31 - 0,03	1,10 - 0,41	16	-
F	0,16 - 0,05	0,14 - 0,01	3,52 - 0,87	9	-
M	0,34 - 0,06	0,10 - 0,01	3,17 - 0,80	-	-
A	0,19 - 0,07	0,16 - 0,04	2,67 - 0,61	20	12
M	0,21 - 0,04	0,11 - 0,02	4,07 - 1,10	17	9
J	0,23 - 0,05	0,11 - 0,02	3,79 - 0,90	16	7
Jt	0,17 - 0,04	0,10 - 0,01	1,47 - 0,55	15	5
S	0,33 - 0,06	0,10 - 0,01	2,18 - 0,52	16	6
O	0,59 - 0,12	0,15 - 0,02	4,36 - 0,46	20	16

* Les cochlicelles ont été pesées par groupe étant donné leur faible poids et aucun intervalle de confiance n'est donc déterminé.

- Pontes et succession des générations.

L'activité de ponte a été suivie de novembre à mars pour T. pisana et C. virgata. Pour le premier, décembre est la période la plus intense (62% des individus en ponte) ; le phénomène régresse en janvier (20 p.cent) et février (10 p.cent). La ponte commence en novembre pour C. virgata (1,5 % des individus), est très forte en décembre (90 %), puis diminue en janvier (10,5 %) et s'annule en février.

La succession des générations est présentée dans la fig. 4. Cette succession est nette pour C.virgata, T.pisana et C.acuta ; un chevauchement est observé pour O. lactea. Lorsqu'elle existe, la disparition des adultes a lieu en fin d'hiver et l'apparition des premiers juvéniles repérables en fin d'hiver ou début de printemps.

- Localisation et dispersion des individus.

La densité des individus varie selon la localisation des prélèvements, transects ou zones. La variation selon les transects est consignée dans le tableau 5.

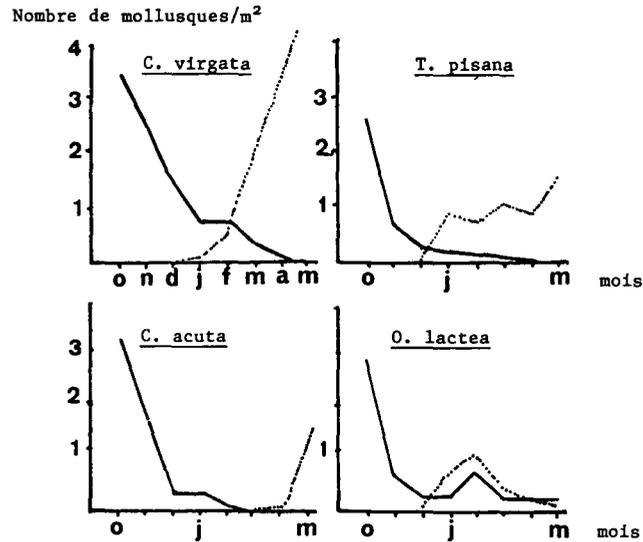


Fig 4 : Succession des générations chez les hélicidés de Oued-Akrech

..... juvéniles
 ——— adultes (chez *O. lactea* comprend les juvéniles de plus d'un an)

Tableau 5 : Variation des densités de mollusques selon les transects (mai 1980).

Espèces de mollusques	Nombre d'individus / m ²			
	transect permanent	transect à droite proche	transect à droite distant	transect à gauche proche
<i>C. virgata</i>	3,9	4,2	5,2	4,8
<i>T. pisana</i>	0,7	1,7	2,4	1,5
<i>O. lactea</i>	0,3	0,2	0,3	0,2
<i>C. acuta</i>	0,1	0,3	1,2	0,6

Le tableau 6 présente les variations selon les zones. Les zones 2 et 6 sont particulièrement peuplées. Les pourcentages de morphes clairs des diverses espèces varient peu selon les zones. La zone de plateau (n° 6) héberge une forte proportion de *T. pisana* et de *Cochlicella* (presque uniquement *C. conoidea*). La zone de bas de pente (n° 1) correspond à une forte fréquence de *Cochlicella* (*C. acuta* pour plus de 90 %, le reste étant *C. conoidea* et *C. ventricosa*). Les zones 2, 3, 4 n'hébergent pratiquement pas de cochlicelles et sont dominées par la présence de *C. virgata*. Les zones 2 et 6 sont les plus peuplées.

Certaines espèces sont liées à la végétation ou aux caractéristiques du sol. La présence d'une forte couverture en palmiers doums est significativement associée à une faible représentation de *C. virgata* et à une présence importante de *Cochlicella*. Les taux de magnésium élevés et de calcium bas du sol sont associés à une forte présence de *T. pisana* ($r = 0,88$ et $r = -0,82$ pour $n = 6$).

Tableau 6 : Caractéristiques de la malacofaune selon les zones du transect (Oued-Akrech).

Zones	moyenne annuelle	Espèces de mollusques			
		<u>T. pisana</u>	<u>C. virgata</u>	<u>O. lactea</u>	<u>Cochlicella</u>
1	6,3	8,1* (56)**	45,0 (40)	8,8 (12)	37,9
2	9,3	6,0 (50)	79,8 (38)	13,1 (27)	0,9
3	6,2	12,8 (53)	77,9 (37)	9,2 (38)	0
4	6,1	19,5 (60)	68,9 (34)	12,1 (12)	0
5	9,7	17,6 (57)	67,7 (37)	4,6 (15)	10,1
6	6,0	40,7 (53)	38,9 (30)	5,9 (6)	14,4

* : pourcentage de l'espèce dans la malacofaune de la zone

** : pourcentage au sein de l'espèce du morphe clair de la coquille.

Les plantes supports d'escargots sont relativement nombreuses ; il s'agit de : Chamaerops humilis, Lavandula multifida, Scolymus maculatus, Scolymus hispanicus, Thymus broussonetii, Fagonia cretica, Asphodelus microcarpus, Notobasis syriacum, Plumbago europaea, Withania frutescens, Rhamnus lycioïdes. Ce sont surtout des végétaux appartenant aux strates II et III (près de 90 % des plantes supports), alors que ces strates ne sont pas dominantes (28 % des espèces botaniques). Le palmier doum constitue l'abri essentiel pour les mollusques, et même exclusif pour O. lactea. Le tableau 7 permet de vérifier la concentration importante sur cette plante, tant pour les adultes que pour les juvéniles.

Tableau 7 : Fréquence relative des hélicidés adultes et juvéniles rencontrés sur Chamaerops humilis (versus autres plantes)

Mois	O	N	D	J	F	M	A	M	J	Jt	S	O
Individus	57	71	15	28	52	62	70	-	-	-	-	80
adultes	(78)*	(136)	(81)	(42)	(54)	(17)	(10)					(200)
sur doums												
(% total)												
Individus	-	-	-	-	73	72	51	35	47	78	62	-
juvéniles					(106)	(98)	(107)	(334)	(258)	(270)	(275)	
sur doums												
(% total)												

* Nombre de mollusques examinés

Le pourcentage de mollusque présents sur les doums est lié à la température minimale moyenne du mois :

$$\sqrt{N} \% \text{ mollusques sur doum} = 2,84 + 0,13 \text{ temps minimale}$$

$$\text{avec } P = 0,00 \quad R^2 = 0,87 \quad n = 12$$

La distribution des mollusques est très hétérogène sur le pâturage (tableau 8). La surdispersion est plus faible en février, mars et avril, puis en juin. Le coefficient k d'agrégation est relié au nombre de jours de pluies (\sqrt{NJP}) et à la présence de Cochlicelles (CoCH) :

$$k = 6,01 + 1,22 \sqrt{NJP} - 0,65 \text{ CoCH}$$

$$P = 0,00 \quad R^2 = 0,57$$

Les distributions varient dans le temps selon les espèces : *C. acuta* et *C. conoidea* sont très agrégées tout au long de l'année ainsi que *T. pisana*, *C. virgata* est plus faiblement agrégée et même distribuée au hasard en avril, au contraire *O. lactea* présente des variations de distributions importantes (très agrégé à régulier) selon les mois.

Tableau 8 : Distribution des mollusques sur le matorral (échantillons de 0,15 m²)

Mois	Nombre d'échantillons de surfaces	Espèces de mollusques					Ensemble de la population
		<i>O. lactea</i>	<i>T. pisana</i>	<i>C. acuta</i> <i>C. conoidea</i>	<i>C. virgata</i>	<i>L. maximus</i>	
O	44	4,08 * (0-3)**	0,40 (0-7)	0,004 (0-33)	0,04 (0-12)	-	0,078 (0-33)
N	162	0,05 (0-3)	0,11 (0-7)	0,02 (0-10)	0,77 (0-4)	-	0,189 (0-10)
D	203	0,37 (0-1)	0,01 (0-2)	0,001 (0-10)	0,76 (0-3)	0,004 (0-1)	0,400 (0-10)
J	180	0,07 (0-3)	0,07 (0-11)	0,01 (0-4)	0,47 (0-2)	0,24 (0-1)	0,028 (0-21)
F	191	2,23 (0-3)	0,90 (0-2)	0,0003 (0-10)	0,50 (0-3)	0,25 (0-2)	0,915 (0-6)
M	194	0,04 (0-3)	0,02 (0-6)	0,004 (0-1)	0,15 (0-6)	-	0,620 (0-6)
A	170	-0,14 (0-1)	0,04 (0-4)	0,05 (0-1)	4,24 (0-4)	-	1,165 (0-6)
M	140	0,02 (0-2)	0,02 (0-8)	0,006 (0-16)	0,15 (0-21)	-	0,240 (0-22)
J	132	-1,52 (0-1)	0,09 (0-5)	0,003 (0-7)	1,45 (0-11)	-	1,223 (0-13)
Jt	164	0,001 (0-1)	0,02 (0-7)	0,02 (0-3)	0,28 (0-15)	-	0,356 (0-16)
S	168	0,006 (0-1)	0,09 (0-4)	-0,15 (0-6)	0,35 (0-13)	-	0,469 (0-14)
O	165	0,056 (0-2)	0,15 (0-3)	0,008 (0-2)	0,17 (0-11)	-	0,321 (0-11)

- Observations complémentaires sur les survies de 4 espèces de mollusques.

Ces observations sont menées en terrarium ou sur une friche située à Rabat. Pour *O. lactea* (fig. 5) la survie est très dépendante du stade et est relativement faible pour les adultes et pré-adultes (densité initiale : 613/m²). La mortalité est également faible pour les adultes maintenus en cage dans le milieu extérieur (80/m²) de juin à décembre : 20 %. Au cours de cet essai

il a été noté que 42 % des individus s'enfouissaient dès la fin juin (jusqu'à 62 % en fin d'été) et ne réapparaissaient qu'au début du mois d'octobre, dès les premières pluies ; aucune mortalité n'a été observée chez les mollusques enfouis alors que près de 40 % des non-enfouis sont morts durant la même période. Les premières pontes ont eu lieu dès la fin octobre sans être associées à une surmortalité. Les mêmes résultats sont obtenus en terrarium ; le nombre d'oeufs par ponte est de 69 à 90 oeufs, le nombre moyen de ponte par reproducteur de 2,2 et le nombre d'individus éclos par reproducteurs d'environ 50. La mortalité des jeunes est très élevée, d'environ 83 % à l'âge de trois semaines, dans le milieu extérieur.

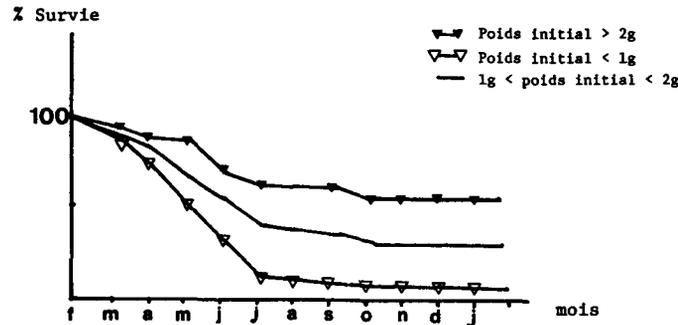


Fig. 5 : Survie de *O. lactea* en terrarium à 20°C (n = 91)

T. pisana présente une survie beaucoup plus réduite que *O. lactea* (fig 6) tant en fin d'automne (densité de 26 à 415 adultes/m²) qu'en été (densité 160 adultes/m²). Des grappes sur les végétaux se forment dès le mois de mai. Elles deviennent denses et durables dès juin et se dissocient en octobre. Un faible pourcentage (8,3 %) s'enfouit dans le sol durant la même période. Les premiers accouplements sont repérés dès le début octobre, les premières pontes vers la fin de ce mois et les dernières en février. Le nombre d'oeufs pondus est de 60 à 90, le nombre d'infantiles éclos de 56 (par reproducteur) ; les fortes mortalités des adultes suivent ces pontes.

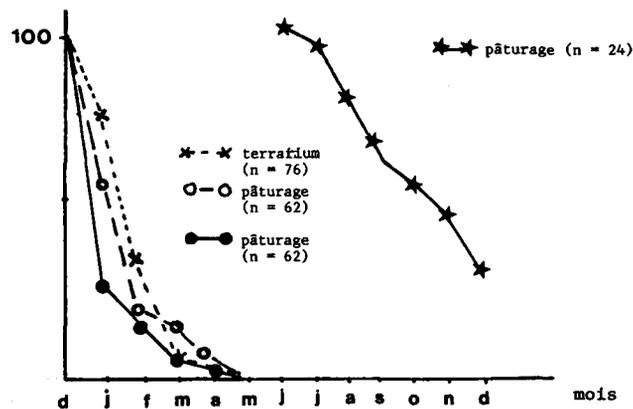


Fig. 6 : Survie de *T. pisana* en terrarium (20°C) et en cages grillagées dans un pâturage à Rabat

Les mortalités des cochlicelles adultes sont également fortes (fig 7) ; les premiers accouplements sont observés en octobre, mais les pontes sont fréquentes surtout fin décembre et en janvier.

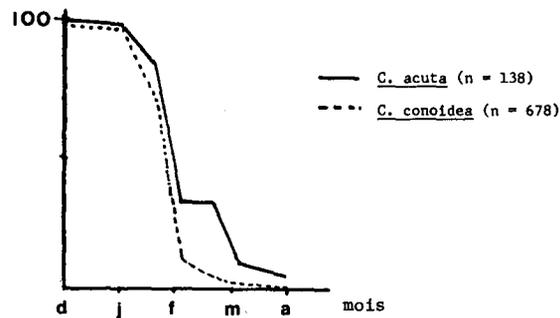


Fig. 7 : Survie de *Cochlicella* sp. sur un pâturage à Rabat

DISCUSSION.

Dans un premier temps, la malacofaune du matorral sera située dans un contexte plus large (régional et méditerranéen). Les principaux aspects de l'évolution saisonnière seront évoqués puis enfin, les caractéristiques des localisations des mollusques seront évoquées.

- Malacofaune du matorral.

La faune rencontrée est caractéristique de la région méditerranéenne (Chevallier, 1974) par la présence de *T. pisana*, *Cochlicella* sp., *Cermuella virgata* en nombre élevé, et celle de *Rumina decollata*. Cette faune présente des caractéristiques communes avec celle des districts hispaniques (*Otala*) et italo-provençal (*Hellicellinae*) (Bonavita, 1965 ; Testud, 1978, 1979) ; Real et Testud, 1983 ; Sacchi, 1981) les helicelles ne présentent sur le pâturage qu'une espèce, ce qui est différent de la multiplicité des espèces rencontrées par Bonavita (1965) en Provence, Clerx et Gittenberger (1977) en plusieurs points de France, ou Manga Gonzalez (1983) en Leon (Espagne) ; cela tient sans doute au fait que des prospections dans de très nombreux endroits de leurs régions ont été réalisées.

Les espèces recensées ici ont déjà été rencontrées dans la région de Rabat (Cabaret et al, 1980 ; Dakak et Cabaret, 1984). Les résultats sont comparables à ceux de Llabador (1951) sauf pour l'absence de *Eobania* sp et *Helix aspersa*.

La faune du matorral diffère de celles rencontrées sur les prairies avoisinantes à couvert végétal dense et régulier ; sur ces dernières la majorité des mollusques sont des Cochlicelles (Dakkak et Cabaret, 1984).

- Evolution saisonnière des populations de mollusques.

Pour toutes les espèces, la période de ponte se situe en novembre-décembre. Ceci est différent des observations de RamirezFernandez (1967) en Espagne (Léon) qui observe des pontes au printemps et en automne. De même Bonavita (1965a) oppose chez les *hellicellinae*, des espèces qui deviennent adultes à 2 ans avec reproduction en automne et au printemps et des espèces adultes à un an qui se reproduisent en automne uniquement; toutefois dans les conditions provençales *C. ventricosa* et *C. virgata* (ou *Helicella variabilis*) pondent également en automne. Les périodes de

poncte que nous avons observées sont légèrement plus tardives (novembre à janvier) ; ce retard peut s'expliquer par la longue période d'estivation et la clémence relative du début de l'hiver dans la région de Rabat. Pour deux macromollusques (Eobania vermiculata et Helix Aspersa) en Grèce, Lazaridou-Dimitriadou et Kattoulas (1981) relèvent des périodes de pontes automnales comparables à celles d'O. lactea. Le nombre d'oeufs par ponte obtenus chez cette espèce dans nos essais est supérieur à celui établi par Garcia (1975) mais le nombre de pontes est inférieur (2,2 au lieu de 4). Le nombre d'oeufs par ponte obtenus chez T. pisana correspond à celui déterminé par Lazaridou-Dimitriadou (1978). L'effort de ponte aboutit à la mort de la plupart des reproducteurs, sauf pour O. lactea. Cette mortalité s'étale sur plusieurs mois selon Bonavita (1965a) : un à six mois pour T. pisana par exemple. La survie après la ponte semble plus courte à Rabat, la moyenne étant d'environ deux mois ; ceci est peut-être lié au décalage des périodes de ponte.

Les individus juvéniles n'apparaissent que vers janvier-février ; leur présence réelle sur le tapis herbacé est peut-être plus précoce mais leur petite taille ne les rend que difficilement visibles après l'éclosion. La croissance des individus reste faible au printemps, contrairement à ce qui est observé par Bonavita (1965a) pour T. pisana et Helicella arenosa en Provence. Une perte de poids est enregistrée en été ; ceci correspond à l'estivation. Pour lutter contre la dessiccation les animaux forment un épiphragme et ne sont plus actifs (Bonavita, 1965c). O. lactea résiste à la chaleur de l'été en s'enfouissant dans le sol comme le font également H. aspersa et E. vermiculata (Lazaridou-Dimitriadou et Kattoulas, 1981). T. pisana, C. virgata, C. acuta estivent formant des grappes sur les végétaux, comme Bigot (1967) l'avait déjà observé en Provence ou Sacchi (1978) et Lazaridou-Dimitriadou (1978) pour T. pisana. La croissance ne reprend qu'en automne et correspond à l'acquisition de la taille adulte pour les espèces annuelles. O. lactea au contraire présente un chevauchement des générations et a une survie de plusieurs années, comme d'autres macro-mollusques en région méditerranéenne (Lazaridou-Dimitriadou et Kattoulas, 1981). Bonavita (1965) en Provence indique que C. acuta et T. pisana ont des cycles qui dépassent largement deux ans. Lazaridou-Dimitriadou (1978) et Sacchi (1981) pour T. pisana mentionnent également des cycles de longueur variable mais supérieurs à deux ans. L'opposition entre ces données et celles que nous avons obtenues est sans doute imputable aux conditions climatiques différentes qui prévalent dans les régions étudiées (Deblock et Heostland 1967, Sacchi 1971). On remarquera que le cycle de C. Virgata est cependant annuel tant en Provence (Bonavita, 1965a) qu'au Maroc, que celui des Cochlicelles est aussi annuel dans région de Rome (Sacchi, 1981).

- Localisation des mollusques selon les caractéristiques de l'environnement.

Selon la revue de Peake (1978), le taux de Calcium dans le sol peut être un facteur important qui conditionne, en liaison avec le pH, l'abondance de certaines espèces. Dans d'autres conditions, le type de roche-mère, la topographie, le type de sol peuvent également intervenir (Cabaret et Galkin-Cabaret, 1985) : ainsi les hélicelles en Touraine sont plus répandues en zones sèches, sur le quaternaire récent (sols d'alluvions) et les rendzines. Sacchi et Violani (1977) ont pu définir en Galice des zones favorables à T. pisana selon les types de sol. La végétation elle-même peut être un facteur de variation : les milieux ouverts (pelouses) hébergent moins d'espèces que les milieux fermés (formations ligneuses basses et formations herbacées ligneuses basses) comme

l'indiquent Puissegur (1976) dans la région de Dijon, André (1981) dans les successions végétales post-culturelles de l'Hérault, Cabaret et al (1983) dans les pâturages du Causse du Larzac, Cabaret et Everling (1987) en garrigue de Montpellier. Parfois, une plante particulière peut servir d'indicateur de forte présence d'une espèce de mollusque. C'est le cas de Dactylus glomerata L. pour Deroceras reticulatus (South, 1965) de Carex humilis Leyss pour des populations mixtes de Cepaea sp, d'hélicelles et de Monacha cartusiana dans les Causses (Cabaret et al, 1983). Le plus souvent il s'agit d'associations végétales qui définissent un milieu et permettent de caractériser la localisation des espèces de mollusques comme le montre Baba (1986) : c'est le cas de l'Astragaleto-Plantaginetum subulatae, milieu d'Helix melanostoma et Helicella apicina dans les environs de Marseille (Soyer, 1957) ou le Chenopodio-Schleranthea, pour C. virgata et C. ventricosa dans le Leon d'Espagne (Manga, 1983), ou encore les pelouses à Brachypodium ramosum pour Helicella conica (Bonavita, 1965a). On remarquera que les paramètres du milieu sont inter-actifs (type de végétation, de sol, intensité de l'anthropisation et qu'une typologie précise est difficile à réaliser. Les résultats obtenus sur le matorral indiquent que les facteurs intéressants varient selon les espèces de mollusques : T. pisana est relié aux caractéristiques du sol (Calcium et Magnésium libre) alors que C. virgata et les cochlicelles sont plus dépendantes du couvert végétal, à savoir du recouvrement en palmiers doums. Ce dernier paramètre a cependant une importance variable suivant les saisons.

REMERCIEMENTS.

Nous tenons à remercier Mr C. BOULET qui a assuré le relevé floristique (Service d'Agronomie et de pastoralisme de l'Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Rabat) ainsi que le service de Sciences du sol qui a effectué les analyses de sol. Nous remercions également Mr A. DAKKAK, du Département de Parasitologie, qui nous a accueillis dans son laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRE J. (1981). - Etude des peuplements malacologiques d'une succession végétale post-culturelle. *Haliotis*, 11 : 15-27.
- BABA K. (1986). - Über die Sukzession der Landschnecken Bestände in der Verschiedenen Wald-assoziationen der Ungarischen Tiefebene. *Proceedings, 8th Int. Malac. Congress, Budapest, 1983*, 13-18.
- BERNER L. (1959). - Liste des mollusques récents terrestres et fluviatiles observés aux environs de Marseille. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 20:39-43.
- BIGOT L. (1967). - Recherches sur les groupements de gastéropodes terrestres : la constitution des grappes. *Vie et Milieu C., Biol. terr.*, 18 : 1-27.
- BONAVITA A. (1965a). - Révision et étude écologique des hélicinés (gastéropodes pulmonés) de Provence. Thèse 3è Cycle, Univ. Aix-Marseille.
- BONAVITA A. (1965b). Révision et répartition des espèces provençales d'Helicellinae. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 38:85-107.
- BONAVITA A. (1965c). Conditions déterminant la production de l'épiphragme chez les Gastéropodes Helicellinés. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 260 : 4093-4094.

- CABARET J. (1979). - Réceptivité expérimentale à l'infestation par les larves L1 de Protostrongylidés de quelques hélicidés fréquents au Maroc. Facteurs de variation. Ann. Parasitol., 54 : 475-482.
- CABARET J. (1981). - Utilisation de Cochlicella conoidea comme indicateur du parasitisme à Protostrongylidés sur les prairies. Haliotis, 11 : 73-78.
- CABARET J., BOULEY N. ET GRUNER L. (1983). - Caractérisation de zones à risque parasitaire pour des ovins élevés en liberté sur les parcours des Causses. 2. Protostrongylidés. Ann. Rech. Vét., 14 : 301-310.
- CABARET J. DAKKAK A. et BAHANDA B. (1980). - Etude de l'infestation des mollusques terrestres de la région de Rabat (Maroc) par les larves de Protostrongylidés dans les conditions naturelles. Rev. Elev. Med. Vet. Pays Trop., 33 : 159-165.
- CABARET J. et EVERLING J.P.H. (1987). - Les protostrongylidoses des Ovins en Garrigue : intérêt de l'étude des mollusques hôtes intermédiaires. Oecologia appli., 8 : 111-123.
- CABARET J. et GALKIN-CABARET T. (1985). - Milieu et répartition des mollusques hôtes intermédiaires de Protostrongyles en Touraine. Rec. Méd. Vét., 161 : 117-125.
- CAIRASCHI E. et LECOMTE V. (1973). - Observations sur Euparypha (Theba) pisana Müller en luzernières à graine. Halotis, 3 : 33-37.
- CHEVALIER H. (1974). - Introduction à la biogéographie des mollusques terrestres de France. Haliotis, 4 : 203-207.
- CLERX J.P.M. and GITTENBERGER E. (1977). - Einiges über Cermuella (Pulmonata, Helicidae). Zoologische Medelingen, 52 : 27-56.
- DAKKAK A. et CABARET J. (1984). - Des mollusques terrestres hôtes intermédiaires de Protostrongylidés dans les pâturages de la région de Rabat. Actes Inst. Agro. Vét. 4, Zoologie, 41-46.
- DEBLOCK R. et HEOSTLAND H. (1967). - Données biologiques sur le gastéropode littoral Theba pisana aux limites septentrionales de son extension. C. R. Acad. Sci. Paris, 265, D : 893-896.
- GERMAIN L. (1930). - Faune de France, 21, mollusques terrestres et fluviatiles. Le chevalier, Paris, 897 p.
- JOYEUX C. et GAUD J. (1946). - Recherches helminthologiques marocaines. Etude sur la pneumonie vermineuse. Arch. Inst. Pasteur Maroc, 3 : 383-461.
- KERNEY M.P. and CAMERON R.A.D. (1979). - A field guide to the land snails of Britain and North-west Europe. Collins, London, 288 p.
- KINGSTON N. (1966). - Observations on the laboratory rearing of terrestrial molluscs. The Am. Midland Nat., 76 : 528-532.
- LAZARIDOU-DIMITRIADOU M. (1978). - Contribution à l'écophysologie d'un gastéropode pulmoné d'unicole Euparypha pisana (Müller) du littoral armoricain. Thèse 3è Cycle, Univ. Rennes.
- LAZARIDOU-DIMITRIADOU M. et KATTOULAS M.E. (1981). - Contribution à l'étude de la biologie et de la croissance des escargots commercialisés en Grèce, Eobania vermiculata et Helix aspersa Müller. Haliotis, 11 : 129-137.
- LLABADOR F. (1951). - Contribution à la faune malacologique terrestre et fluviatile du Rif oriental. J. Conchyol., 92 : 93-141.
- MANGA-GONZALEZ M.Y. (1983). - Los helicidae (Gastropoda, Pulmonata) de la provincia de Leon. Institucion "Fray Bernadino de Sahagun". Exema Diputacion provincial de Leon. Consejo superior de investigaciones científicas. Leon, 394p.
- MORELET A. (1880). - La faune malacologique du Maroc. J. Conchyol., 20 : 1-79.
- NEGRE R. (1961). - Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome 1, CNRS, 413 p.
- NEGRE R. (1962). - Petite flore des régions arides du Maroc occidental. Tome 2, CNRS, 566 p.
- PEAKE J. (1978). - Distribution and Ecology of the stylommatophora p 430-526. In "Pulmonates" 2A. Systematics, Evolution and Ecology. Ed. Fretter V. and Peake J. Academic Press, London.
- PUISSEGUR J.J. (1976). - Mollusques continentaux quaternaires de Bourgogne. Doin, Paris, 277 p.
- RAMIREZ-FERNANDEZ A.P. (1967). Epizootologia de las bronconeumonias verminosas en Leon. Ann. Fac. Vet. Leon, 13:135-210.
- REAL G. et TESTUD A.M. (1983). - Répartition en France de Cermuella virgata (Da Costa 1778), Gasteropode pulmoné terrestre. Haliotis, 13 : 163-168.

- SACCHI C.F. (1952). - Ricerche sulla variabilità geographica in popolazioni italiana di Euparypha pisana (Müller). Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova, 65 : 211-258.
- SACCHI C.F. (1955). - Fattori ecologici e storici nel poliformismo delle Euparypha del Marocco occidentale. Studia Ghisleriana, 3 : 43-66.
- SACCHI C.F. (1971). - Ecologie comparée des Gastéropodes pulmonés des dunes littorales méditerranéennes et atlantiques. Nature Soc. Ital. Sci. Nat., 65 : 117-133.
- SACCHI C.F. (1978). - Il delta del po come elemento disgiuntore nell'ecologia delle spiagge adriatiche. Bull. Mus. Ven., 29 suppl. : 43-73.
- SACCHI C.F. (1981). - Saggio eco-etologico sui gasteropodi delle dune di Castelfusano (Lido di Roma). Natura, Soc. Ital. Sci. Nat., 72 : 3-49.
- SACCHI C.F. et VIOLANI C. (1977). - Ricerche ecologiche sulle elicidi dunicole della ria di Vigo (Spagna). Natura, Soc. Ital. Sci. Nat., 68 : 253-284.
- SOUTH A. (1965). - Biology and Ecology of Agnolimax reticulatus (Müll.) and other slugs : spatial distribution. J. Animal Ecol., 34 : 403-417.
- SOYER B. (1957). - Etude statistique des groupements d'animaux dans les associations végétales des environs de Marseille. III-Les gastéropodes exceptés les Arionidés et les Limacidés.
- TESTUD A.M. (1977). - Répartition en France de l'espèce Cochlicella acuta (Müller, 1774) (Gasteropode pulmoné terrestre). Haliotis, 6 : 315-319.
- TESTUD A.M. (1978). - Répartition en France de l'espèce Cochlicella ventricosa (Draparnaud, 1801) (Gasteropode pulmoné terrestre). Haliotis, 9 : 95-98.9.
- TESTUD A.M. (1979). - Répartition en France de l'espèce Cochlicella ventricosa (Draparnaud, 1801). Bull. Inf. A.R.A.H., 6 : 31.
- WALDEN H.W. (1976). - A nomenclatural list of the land Mollusca of the British Isles. J. Conch., 29 : 21-25.

Contribution à l'étude des Collemboles des Maures (Var - France).

N. POINSOT-BALAGUER*
M. KABAKIBI**

RESUME :

L'inventaire de la faune des insectes collemboles dans les stations de la chênaie à chêne liège et la chênaie verte du massif des Maures est donné. Cinquante neuf espèces ont été déterminées, sept sont nouvelles pour la Provence. Certaines sont particulièrement intéressantes : Anurophorus massoudi Poinsot endémique des Maures et Coloburella zangherii (Denis) connue du sud-ouest de la France, des Abruzzes et de l'île d'Eole (en Italie). Ces deux dernières espèces extrêmement abondantes peuvent être considérées comme les deux espèces caractéristiques de cette région.

Mots clés : collemboles - chênaie à chêne liège - chênaie verte -

Summary :

Inventory of collembolan fauna in some stations of cork oak and evergreen oak forests has been given. Fifty nine species have been recorded, six were new for this area. Some were particularly interesting: Anurophorus massoudi Poinsot endemic of Maures mountains and Coloburella zangherii (Denis) known only from Pyrenean mountains, Abruzzes and from Eole island (Italy). These two former species occurred in abundant populations and may be considered as the two characteristic species of this area.

Key words : collembola - cork oak forest- evergreen oak forest.

INTRODUCTION

Les données relatives à la faune des collemboles du massif des Maures sont peu nombreuses. Elles concernent des prélèvements faits dans trois stations : le Mont des Oiseaux (près de Carqueiranne), le col de Babaou, La Garde Freinet. Un inventaire et la description d'une nouvelle espèce avaient été donnés par POINSOT en 1971 et 1972.

Dans le cadre d'un contrat de la région Provence Alpes-Côte d'Azur (PACA), puis grâce aux subsides du Groupement de Recherches Coordonnées (GRECO) "Forêt Méditerranéennes", des stations caractéristiques de la chênaie verte et de la chênaie à chêne liège sur silice ont été étudiées. L'importance de la zone à prospecter a fait conduire, dans un premier temps, une étude qualitative et quantitative globale, dont le but principal est la comparaison entre les peuplements des deux chênaies.

I. CARACTERISTIQUES DES STATIONS

Douze stations ont été choisies dans les parcelles retenues pour l'étude de la végétation et de la faune frondicole (BIGOT, KABAKIBI, 1987) dans la chênaie à chêne liège et dans la chênaie verte (Fig. 1).

Six prélèvements comprenant la couche L + F + H ont été effectués trois fois par an dans des carrés de 20 m de côté, dans chaque station.

1. Stations en suberaie

Station 1. Gageai : dans tranchée pare-feux, altitude 130 m exposition sud.

Station 2. Gageai : sur pente - strate herbacée réduite mais strate arbustive bien développée, altitude 120 m.

*Laboratoire d'Ecologie Terrestre. Université de Provence. Centre St-Jérôme et UA 1152 - 13397 Marseille Cedex 13.

**Laboratoire de Biologie animale. Université Aix-Marseille III. Centre St-Jérôme. 13397 Marseille Cedex 13.

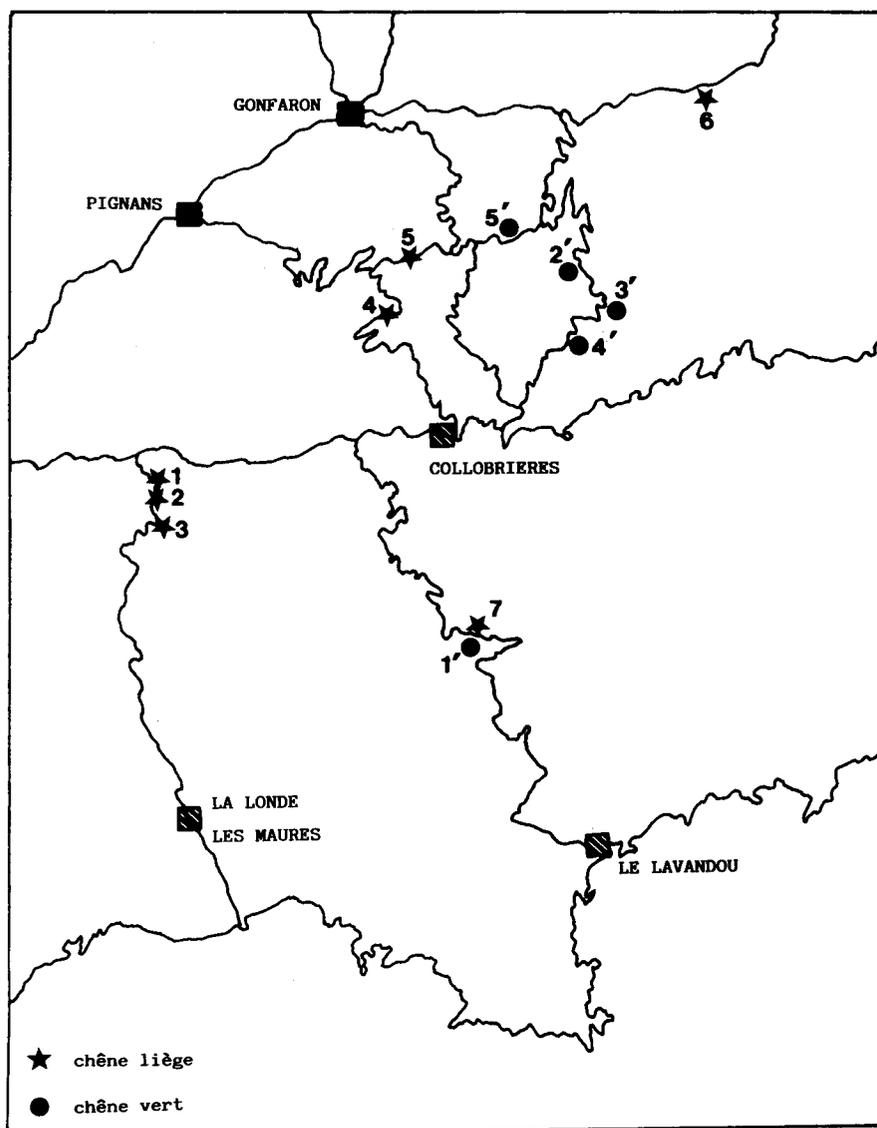


Fig. 1. Localisation des stations de prélèvements dans le massif des Maures (Var)

- Station 3. Gageai : sur pente en exposition sud, roche-mère apparente, sous-bois clair, station chaude et sèche, altitude 175 m.
- Station 4. Vaudrèche : caractérisée par le grand développement de la strate arbustive et herbacée, exposition sud, altitude 490 m.
- Station 5. Col de Fourche : chênaie dense, sous-bois frais, exposition ouest, altitude 535 m.
- Station 6. Les Mayons : suberaie claire, sous-bois haut et dense (avant débroussaillage), exposition nord, altitude 170 m.
- Station 7. Col de Babaou : sur pente, exposition sud-est, station sèche, sous-bois dégradé.

2. Stations en chênaie verte

Station 1', Col de Babaou : sur pente de 50°, exposition sud-ouest, station sèche.

Stations Valescure 2', 3', 4' : exposition nord, station froide et humide, sur tranchées pare feux.

Station 5' "les crêtes" : sur pente de 10°, exposition sud, ouverte, pare-feux, station sèche et ventée.

RESULTATS

Le tableau 1 donne les résultats des récoltes dans chaque station. Les commentaires concernent la composition qualitative et quantitative du peuplement de collemboles.

Stations Espèces	Chêne liège						Chêne vert		
	1 + 2	3	4	5	6	7	1'	2'3' +4'	5'
<i>Protaphorura</i> gr. <i>armata</i>									
<i>Protaphorura insubrarius</i>									
<i>Mesaphorura krausbaueri</i>									
<i>Pseudachorutes</i> cf. <i>suberassus</i>									
<i>Pseudachorutes asigillatus</i>									
<i>Frieesea mirabilis</i>									
<i>Frieesea</i> cf. <i>fagei</i>									
<i>Brachystomella parvula</i>									
<i>Brachystomella curvula</i>									
<i>Microgastrura duodecemoc.</i>									
<i>Xenylla maritima</i>									
<i>Hypogastrura</i> cf. <i>denticulata</i>									
<i>Bilobella aurantiaca</i>									
<i>Deutonura similis</i>									
<i>Deutonura provincialis</i>									
<i>Deutonura deficiens merid.</i>									
<i>Deutonura</i> cf. <i>luberionensis</i>									
<i>Deutonura</i> nsp.									
<i>Anurophorus massoudi</i>									
<i>Coloburella zangherii</i>									
<i>Folsomia quadrioculata</i>									
<i>Folsomia penicula</i>									
<i>Folsomia listeri</i>									
<i>Proisotoma minuta</i>									
<i>Folsomides angularis</i>									
<i>Folsomides navacerradensis</i>									
<i>Folsomides americanus</i>									
<i>Cryptopygus thermophilus</i>									
<i>Tetracanthella nitida</i>									
<i>Isotoma bipunctata</i>									
<i>Isotoma notabilis</i>									
<i>Isotoma viridis</i>									
<i>Vertagopus abeloosi</i>									
<i>Isotomiella minor</i>									
<i>Isotomurus maculatus</i>									
<i>Isotomurus fucicola</i>									
<i>Isotomurus balteatus</i>									
<i>Pseudosinella alba</i>									
<i>Pseudosinella</i> sp.									
<i>Cyphoderus albinus</i>									
<i>Entomobrya nivalis</i>									
<i>Entomobrya</i> sp.									
<i>Lepidocyrtus lanuginosus</i>									
<i>Lepidocyrtus curvicollis</i>									
<i>Lepidocyrtus cyaneus</i>									
<i>Orchesella quinquefasciata</i>									
<i>Heteromurus major</i>									
<i>Tomocerus vulgaris</i>									
<i>Tomocerus minor</i>									
<i>Sphaeridia pumilis</i>									
<i>Sminthurinus aureus</i>									
<i>Sminthurinus elegans</i>									
<i>Sminthurinus denisi</i>									
<i>Sminthurinus</i> sp.									
<i>Capraínea echinata</i>									
<i>Arrhopalites terricola</i>									
<i>Dicyrtoma ornata</i>									
<i>Neelus murinus</i>									
<i>Megalothorax minimus</i>									
	1 + 2	3	4	5	6	7	1'	2'3' +4'	5'

Tableau 1

1. Composition qualitative

Cinquante neuf espèces ont été déterminées. La comparaison avec les inventaires précédents sur les collemboles de la région méditerranéenne française, permettent de dégager des points intéressants concernant la présence ou l'absence de certaines espèces et leur biogéographie.

1.1 Comparaison avec l'inventaire des collemboles de Provence.

Sept espèces n'ont pas été récoltées ailleurs que dans les Maures. Deux d'entre elles sont particulièrement intéressantes, *Anurophorus massoudi* Poinso et *Coloburella zangherii* (Denis). Le genre *Deutonura* est bien représenté avec cinq espèces⁽¹⁾.

. *Anurophorus massoudi* Poinso.

Cette espèce a été décrite par POINSOT (1970) du Mont des Oiseaux (près de Carqueiranne) et du col de Babaou. L'auteur faisant remarquer la densité très élevée de cette espèce (en tête pour toute la Provence). Sa découverte dans toutes les stations des Maures, sauf au Col de Fourche (station 5) et dans les stations 1 et 2 sur la route de Gageai confirme l'endémisme de cette espèce dans les Maures. L'absence totale de l'autre espèce du genre, très banale, *Anurophorus laricis* Nicolet pourrait faire envisager qu'*A. massoudi* est une vicariante, sur silice, de *A. laricis*, commune sur calcaire.

. *Coloburella zangherii* (Denis)

Cette espèce a été décrite par DENIS (1924) de Ravenne (Italie) en population abondante. Elle a été signalée, depuis, des Alpes autrichiennes et dans tout le sud-ouest, mais de façon sporadique (CASSAGNAU 1965). Dans la Montagne Noire, CASSAGNAU l'a récoltée dans la callunaie, la hêtraie et les châtaigneraies, seulement sur le versant atlantique dans la litière entre 480 et 700 mètres d'altitude. Elle est par contre absente du versant méditerranéen. DALLAI l'a trouvée dans les Monts Reatini (dans les Abruzes) (1971) et sur l'île d'Eole (1972) qui est la station la plus méridionale dans la géonémie de cette espèce. La densité de cette espèce est tout à fait remarquable dans tous les prélèvements.

Brachystomella curvula Gisin. Signalée en Suisse, présente qu'au col de Babaou dans la litière de chêne liège et de pin.

. *Folsomia listeri* Bagnall

Signalée en Ecosse, Angleterre, sud de l'Allemagne, Suisse. Elle a été récoltée en quatre exemplaires aux Mayons et dans le vallon de Vallescure ; elle est citée pour la première fois en Provence.

. *Tomocerus vulgaris* (Tullberg). Décrite pour la première fois en Provence. Connue de la Finlande, l'Angleterre, la Yougoslavie et le sud ouest de la France .

. Espèce cosmopolite

. *Arrhopalites terricola* Gisin

Signalée dans toute l'Europe centro-méridionale, nouvelle pour la faune de Provence.

. *Sminthurinus* sp.

Cette espèce est remarquable par l'absence de coloration sur le corps. Seuls les yeux et les antennes sont violacées.

. *Tetracanthella nitida* Deharveng

L'espèce citée de Provence (et sans doute d'Italie) sous le nom de *Tetracanthella tuberculata* Cassagnau est en fait la nouvelle espèce *T. nitida* (DEHARVENG, 1987) . Elle peuple la partie orientale du Languedoc, la Provence et la Ligurie et peut être considérée comme une espèce nord méditerranéenne

Friesea cf *fagei*.

Pseudachorutes cf *subcrassus*

L'examen d'un certain nombre de caractères morphologiques amèneront deux nouvelles descriptions en comparaison avec les espèces décrites du midi de la France sous ces noms.

Genre *Deutonura*

DEHARVENG (1979, 1982, 1984) a montré l'intérêt de ce genre au niveau spéciation. Cinq espèces sont récoltées dans les Maures : *D. similis* Deharveng a été décrite d'Espagne (près de Barcelone) et *D. deficiens meridionalis* Deharveng de l'est des Pyrénées espagnoles et françaises. Leur récolte dans les Maures peut les faire considérer comme des espèces méditerranéennes. *D. luberonensis* Deharveng et *D. provincialis* décrite de Provence et récoltées dans les Maures sont endémiques. La cinquième espèce est à décrire.

(1) Détermination L. DEHARVENG que nous remercions vivement.

Au total sept espèces sont nouvelles pour la faune des collemboles de Provence : *Brachystomella curvula*, *Folsomia listeri*, *Coloburella zangherii*, *Tomocerus vulgaris*, *Arrhopalites terricola*, *Deutonura similis*, *Deutonura deficiens meridionalis*.

1.2. Esquisse biogéographique

Les espèces à large répartition dominent, suivies des espèces d'Europe centrale et méridionale comme dans le reste de la Provence (POINSOT, 1974)(fig. 2) ; 6 six espèces sont méditerranéennes :

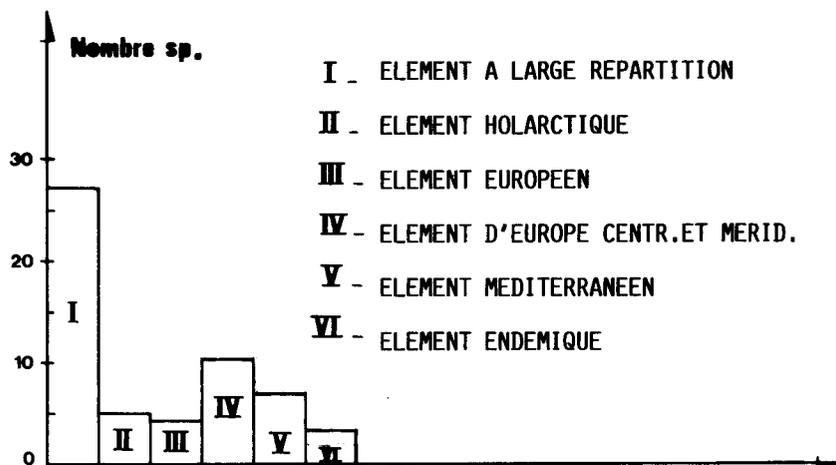


Fig. 2. Spectre de répartition des espèces de collemboles récoltées dans le massif des Maures (Var).

Folsomides navacerradensis, *Tetracanthella nitida*, *Caprainea echinata* et *Friesea cf fagei* (sous réserve d'une révision systématique), *Deutonura similis*, *D. deficiens meridionalis*.

Les quatre endémiques sont localisées, soit au massif des Maures : *Anurophorus massoudi*, soit à la Provence (à l'exclusion de la Camargue) : *Vertagopus abeloosi*, *Deutonura luberonensis*, *Deutonura provincialis*.

2. Comparaison entre les peuplements de la chênaie verte et de la chênaie à chêne liège.

Comme le montre le tableau 1 aucune espèce n'est exclusive de l'une ou l'autre formation. 45 espèces sont communes aux deux chênaies. Les autres sont en nombre tellement faible qu'on ne peut les considérer comme ayant une signification écologique. On peut noter seulement l'absence de *Coloburella zangherii* et *Anurophorus massoudi* au col de Fourche.

Une comparaison entre deux stations très proches du col de Babaou dont l'une est en chênaie verte et l'autre en suberaie montre que sur 35 espèces recensées, 22 sont communes. Là, encore les autres espèces sont tellement rares qu'on ne peut les prendre en considération.

3. Structure du peuplement

Les fluctuations énormes, tant au point de vue qualitatif que quantitatif, des peuplements de microarthropodes en général et des collemboles, en particulier, ne peuvent être interprétées en Provence qu'à partir de très nombreux échantillons prélevés, très régulièrement (POINSOT-BALAGUER & TABONE, 1986), ce qui n'était pas possible dans le cadre de cette étude. Néanmoins, la prise en compte globale des populations amène un certain nombre de constatations.

Deux espèces seulement, sont à la fois abondantes, fréquentes et en populations denses : *Isotoma notabilis* et *Protaphorura gr. armata* alors que cinq espèces avaient été considérées comme les espèces fondamentales dans toute la Provence (POINSOT, 1971) : *Xenylla maritima*, *Isotoma notabilis*, *Folsomia quadrioculata*, *Mesaphorura krausbaueri*, *Protaphorura armata*. Les trois autres espèces sont présentes dans les Maures mais, bien que fréquentes, en faible densité. La fréquence, l'abondance et la densité élevées de *Coloburella zangherii* font de cette espèce la caractéristique des Maures, à laquelle on peut ajouter, en fonction des résultats précédents qui mentionnaient des densités exceptionnelles, (POINSOT 1971) *Anurophorus massoudi*.

Ces deux espèces caractérisent les Maures indépendamment de la végétation arborée et arborescente différencient fondamentalement les litières et le sol des chênaies vertes sur calcaire des chênaies vertes sur silice.

Les espèces rares sont nombreuses. POINSOT (1971) avait montré que 10 % seulement des espèces de collemboles en Provence sont des espèces constantes tandis que 72 % sont des espèces accidentelles. Dans les Maures le pourcentage des espèces constantes est plus élevé (20 % environ) mais le pourcentage d'espèces rares atteint aussi près de 70 %.

La question se pose toujours du rôle de ces espèces rares qui sont soit des espèces peu abondantes mais très fréquentes (cas de *Pseudachorutes cf subcrassus*) ou ni abondantes ni fréquentes (trouvée une seule fois comme *Brachystomella curvula*). Ces espèces ont peut-être des rôles potentiels - vérifiés dans certains cas - explosion démographique d'espèces après des conditions microclimatiques particulières (1) - difficilement compréhensibles dans d'autres, les espèces étant toujours représentées par un petit nombre d'individus. S'agissant de la faune du sol sans doute faut-il raisonner sur une très large échelle de temps et penser que toutes ces espèces rares sont indispensables dans des écosystèmes soumis à un environnement extrêmement fluctuant. Leur "souplesse fonctionnelle" (BLANDIN et al. 1976) assure le maintien et la pérennité de l'écosystème.

CONCLUSION

Comme l'ont constaté BIGOT et KABAKIBI (1987) pour les invertébrés frondicoles, le peuplement de microarthropodes des Maures est riche qualitativement et quantitativement. Il n'y a pas de différence fondamentale entre la composition des populations de collemboles de la chênaie verte et de la suberaie malgré la différence de structure des litières. Il y a par contre deux espèces qui originalisent la microfaune des Maures par rapport au reste de la Provence et la chênaie verte sur silice des Maures par rapport à la chênaie verte sur calcaire.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT L. & KABAKIBI M. 1987. Evolution spatio-temporelle de la composition et de la structure du peuplement frondicole sur chêne liège dans le massif des Maures (Var) *Bull. Ecol.*, 18, 3 : 157-168.
- BLANDIN P., BARBAULT R. & LECORDIER C. 1976. Réflexions sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, 7, 4 : 391-410. *Bull. Ecol.*, 7, 4 : 391-410.
- CASSAGNAU P. 1965. Ecologie édaphique de la Montagne Noire basée sur les groupements de collemboles. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 2,3 : 339-375.
- DALLAI R., 1971. Ricerche sui collemboli XV. I Monti Reatini ed alcuni rilievi Abruzzesi. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr.*, 2 : 323-378.
- DALLAI R. 1972. Ricerche sui Collemboli XVII. Le Isole Eolie. *Lav. Soc. ital. Biogeogr.* 3 : 481-590.
- DEHARVENG L. 1987. Révision taxonomique du genre *Tetracanthella* Schött, 1891. *Trav. Lab. Ecobiol. Arthrop. Edaph. Toulouse*, 5, 3 : 1-151.
- DEHARVENG, L. 1979. Contribution à la connaissance des Collemboles Neanurinae de France et de la Péninsule ibérique. *Trav. Lab. Ecobiol. Arthrop. Edaph., Toulouse*, 1,14 : 1-61.
- DEHARVENG, L., 1982. Contribution à l'étude des Deutonympha du groupe phlegraea (collembola : Neanuridae). *Trav. Lab. Ecobiol. Arthrop. Edaph. Toulouse*, 3,2 : 1-20.
- DENIS J.R. 1924. Sur la faune italienne des collemboles. I. *Mem. Soc. Ent. ital.*, 3 : 201-214.
- POINSOT N. 1970. Contribution à l'étude des collemboles Isotomides de Provence. Deux nouvelles espèces. *Ann. Fac. Sc.*, Marseille 43 : 21-36.
- POINSOT N. 1971. Recherches sur l'écologie et l'éthologie des collemboles de Provence et de Camargue. Thèse d'Etat. Université de Provence. A.O. n° 5335. 356 p.
- POINSOT N. 1972. Etude systématique et écologique des collemboles *Isotomidae* de Provence. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 8, 3 : 669-691.
- POINSOT N. 1974. Documents pour une biogéographie des collemboles de Provence. *Rev. Biol. Ecol. med.*, 1, 4 : 113-26.
- 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. Ecol.*, 17, 2 : 87-95.

(1) Il s'agirait de "stratégies K".

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

Y. MAIRONE, A. GESLOT. — Etude expérimentale des conditions de la germination, <i>in vitro</i> , des semences de <i>Jasminum fruticans</i> L.	3
A. ESCUDERO, J.-J. MANZANO, J.-M. DEL ARCO. — Nitrogen concentrations in the leaves of different mediterranean woody species	11
Z. KOUKOURA. — Light intensity effects on dynamic growth of kermes oak (<i>Quercus coccifera</i> L.)	19
D. MITSOPOULOS, K. PANETSOS. — Identification of <i>Pseudotsuga menziesii</i> provenance using biochemical characteristics	27
M.-A. CASADO, C. OLMEDA, C. LEVASSOR, B. PECO, F.-D. PINEDA. — Colonisation de pâturages méditerranéens expérimentalement perturbés	35
A. ALOUI, F. SERRE-BACHET. — Analyse dendroclimatologique comparée de six populations de chêne zéen et d'une population de pin maritime du nord-ouest de la Tunisie	55
P. HEURTEAUX. — La dynamique des eaux souterraines des dunes de Camargue	75
J. CABARET. — Etude de la malacofaune d'un matorral de la région de Rabat (Maroc)	99
N. POINSOT-BALAGUER, M. KABAKIBI. — Contribution à l'étude des Collemboles des Maures (Var - France)	115



CRDP MARSEILLE

CENTRE NATIONAL DE DOCUMENTATION PEDAGOGIQUE

CENTRE REGIONAL DE DOCUMENTATION PEDAGOGIQUE

Service d'impression — 31, boulevard d'Athènes 13232 Marseille Cedex 01

D.L. 3ème trim. 1988