

ISSN : 0153-8756

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

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XVII 1991

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, IMEP (case 461)
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13

ECOLOGIA MEDITERRANEA

Université d'Aix-Marseille III
Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocologie (Case 461)
Avenue escadrille Normandie-Niemen
F 13397 MARSEILLE Cedex 13

Directeur de la publication

P. QUEZEL

Editor

Secrétaire général

H. BRISSE

Co-editor

Comité de rédaction

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

Editorial board

Trésorier

J.-L. de BEAULIEU

Treasurer

Equipe technique

C. GABOURIAUT, C. GOEURY

Technical board

COMITE DE LECTURE

AKMAN, Y., Ankara Universiti-Fen Facultesi-Biyologie Bolumu, Ankara, Turquie.
AUSSENAC, G., INRA, CNRF, Unité de Recherches en Bioclimatologie Forestière, Champenoux, F 54280 Seichamps.
BARBAULT, R., ENS, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris Cedex 05.
BARBERO, M., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie Méditerranéenne (Case 461), Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
BIROT, Y., INRA, Département des Recherches Forestières, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
BONIN, G., UAM I, Laboratoire de Biosystématique, Faculté de Saint Jérôme, F 13397 Marseille Cedex 13.
BOTTEMA, S., Biologisch-Archaeologisch Institut, Rijksuniversiteit Groningen, Poststraat 6, NL-9712, Groningen, Pays-bas.
BOUDOURESQUE, C.-F., UAM II, Faculté des Sciences de Luminy, LBMEB, (Case 901), F 13288 Marseille Cedex 9.
BOUVAREL, P., Thibompré, F 88480 Saint Rémy.
CATARINO, F.M., Museu, Laboratorio e Jardim Botanico, Faculdade de Ciencias, rua da Escola Politecnica, P 1294 Lisboa Codex.
CHAMPEAU, M., UAM I, Faculté des Sciences Saint Charles, 3 place Victor Hugo, F 13003 Marseille Cedex.
COSTA, M., Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Avenida Blasco Ibanez 13, 46010 Valencia, Espagne.
DAGET, P., Université de Montpellier II, Institut de Botanique, Laboratoire de Systématique et Botanique méditerranéennes, 163 rue Auguste Broussonet F 34000 Montpellier.
DANIN, A., The Hebrew University of Jerusalem, Department of Botany, Jerusalem, Israël 91904.
DEBUSSCHE, M., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
DJEBAILI, S., Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene, INA, BP 9, Dar el-Beida, Alger, Algérie.
DODD, R.S., University of California, Forest Products Laboratory, Richmond, Berkeley, CA-94804, Etats Unis d'Amérique.
Du MERLE, P., INRA, Station de Zoologie Forestière, Avenue Vivaldi, F 84000 Avignon.
GHABBOUR, S., Institut of African Research and Studies, Department of Natural Resources, Cairo University, Giza, Egypte.
GIUDICELLI, J., UAM III, Faculté de Saint Jérôme, Laboratoire d'Ecologie Animale, Avenue escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13.
GONZALEZ-BERNALDEZ, F., Universita Autonomia de Madrid, Facultad de Ciencias, Catedra de Ecologia, Ciudad Universitaria de Canto Blanco, 28049 Madrid, Espagne.
LAMOTTE, M., ENS, Laboratoire de Zoologie, 46 rue d'Ulm, F 75230 Paris 05.
LEFEUVRE, J.-C., MNHN, Laboratoire de l'Evolution des Systèmes Naturels et Modifiés, 57 rue Cuvier, F 75231 Paris Cedex 13.

LEMEE, G., 6 Avenue Garennière, F 94260 Fresnes.
LOWE, J.J., Royal Holloway and Bedford New College, Department of Geography, Egham, Surrey TW20 0EX, Royaume Uni.
LUMARET, R., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
MARGARIS, N.S., University of the Aegean, Department of Environmental Studies, 17 Karadotni str., 81100 Mytilène, Grèce.
M'HIRIT, O., Direction des Eaux et Forêts et de la Conservation des Sols, Division de Recherches et d'Expérimentations Forestières, Charia Omar ibn El-Khattab, BP 763, Rabat (Agdal), Maroc.
MUNAUT, A.V., Université Catholique de Louvain, Laboratoire de Palynologie et Dendrochronologie, 4 Place Croix-du-Sud, B 1348 Louvain-la-Neuve.
NAHAL, I., Université d'Alep, Faculté d'Agronomie, Laboratoire de Botanique, Alep, Syrie.
OECHEL, W., San Diego State University, Colleges of Sciences, Department of Biology, San Diego, CA 92182-0057, Etats Unis d'Amérique.
OZENDA, P., Université Joseph Fourier, Laboratoires d'Ecologie Végétale, BP 53 X, F 38041 Grenoble Cedex.
PEDROTTI, F., Università degli Studi di Camerino, Dipartimento di Botanica ed Ecologia, Via Pontoni 5, I 62032 Camerino.
PIUSSI, P., Università degli Studi di Firenze, Istituto di Selvicoltura, Via S. Bonaventura 13, I 50145 Firenze.
PONS, A., UAM III, Faculté des Sciences de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie (Case 451), F 13397 Marseille Cedex 13.
RASMONT, P., Université de Mons, Laboratoire de Zoologie, Avenue Maistriau, B 7000 Mons.
RIOUX, J.-A., Université de Montpellier, Faculté de Médecine, Laboratoire d'Ecologie Médicale et Pathologie Parasitaire, 163 rue Auguste Broussonet, F 34000 Montpellier.
RIVAS-MARTINEZ, S., Universidad Complutense, Facultad de Farmacia, Departamento de Botanica, Madrid 3, Espagne.
ROMANE, F., CNRS-CEPE, Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, Route de Mende, BP 5051, F 34033 Montpellier Cedex.
RUNDEL, P.W., University of California, Laboratory of Biomedical and Environmental Sciences, 900 Veteran Avenue, Los Angeles, CA 90024-1786, Etats Unis d'Amérique.
SPECHT, R.L., The University of Queensland, Botany Department, St Lucia, Queensland 4072, Australie.
TERRADAS, J., Universitat Autonomia de Barcelona, Centre de Recerca Ecologica i Aplicacions Forestals, 08193 Bellaterra (Barcelona), Espagne.
TAYLOR, H.C., Botanical Research Unit, PO Box 471, 76000 Stellenbosch, République Sud-Africaine.
VAN DEN MAAREL, E., Växibiologiska Institutionen, Box 559, S 75122 Uppsala 1, Suède.

ABONNEMENTS

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

Abonnement 1989 (Tome XV) France 450 F
Abonnement 1990 (Tome XVI) Etranger 500 F
Abonnement 1991 (Tome XVII)

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

Tous les fascicules d'*Ecologia Mediterranea* sont disponibles. Les numéros antérieurs à 1989 sont facturés forfaitairement 200 FF par année.

Les commandes doivent être adressées au Trésorier de la revue, accompagnées du paiement par chèque ou mandat libellé au nom du :

Régisseur d'avances de l'U.D.E.S.A.M.

Contribution à l'étude des groupements à *Quercus ilex* sur terra rossa des Monts du Tessala (Ouest algérien)

Claude ALCARAZ*

RESUME

Cette publication est consacrée à l'étude des grandes lignes physiologiques, dynamiques, phytosociologiques et écologiques des groupements à *Quercus ilex* des monts du Tessala (ouest algérien). D'une manière plus précise, ce travail nous a permis de définir 15 groupes phytoécologiques ou floristiques au sein de ces groupements.

MOTS-CLES : Algérie, Oranie, écologie, groupements, groupes, chêne vert

SUMMARY

This publication concerns the study of the physiological, dynamic, phytosociological and ecological features of formations with *Quercus ilex* of the mounts of Tessala (in western Algeria). More precisely, this work has allowed us to define 15 phytoecological, floristic or ecological groups within these formations.

KEY WORDS : Algeria, country of Oran, ecology, formations, groups, *Quercus ilex*

RESUMEN

Esta publicación se centra en el estudio de los principales aspectos fisiológicos, dinámicos, fitosociológicos y ecológicos de las agrupaciones de *Quercus ilex* de los montes del Tessala (al oeste de Argelia). De una manera más precisa, este trabajo nos ha permitido definir 15 grupos fitosociológicos o florísticos en el seno de estas agrupaciones.

INTRODUCTION

Cette étude constitue la suite de ma dernière publication intitulée «Contribution à l'étude des groupements à *Quercus ilex* et *Quercus faginea* subsp. *ilemcanensis*, des Monts de Tlemcen» et parue dans «Ecologia méditerranéa» (ALCARAZ, 1989, Tome XV, fasc. 3/4, Marseille).

Nous invitons donc le lecteur à se référer à l'introduction de cette dernière publication pour la méthodologie, la situation géographique et la signification des abréviations CV1 à CV10 de la présente étude.

Rappelons, pour la clarté de l'exposé que :

CV10 = groupements à *Quercus ilex* sur terra

rossa des Monts du Tessala (titre de la présente étude).

CV9 = groupements à *Quercus ilex* et *Quercus faginea* subsp. *ilemcanensis* des Monts de Tlemcen.

CV1 = groupements à *Quercus ilex* sur sol calcaire des monts du Tessala, en même étage bioclimatique que les groupements CV10.

GENERALITES - MILIEU

Aire géographique

Ces groupements à chêne vert CV10 se rencontrent sur la partie haute des Monts du Tessala entre 890 et 1061 mètres d'altitude. Ces reliefs s'étendent parallèlement à la mer, à une quarantaine de kilomètres au Sud de cette dernière, et au

* Université de Perpignan, Avenue de Villeneuve,
66025 Perpignan Cedex

Nord et Nord-Est des Monts de Tlemcen (carte p.17 de notre publication de 1989 précédemment citée).

Bioclimat

Le Bioclimat correspondant à ces groupements à Chêne vert CV10 est défini par les valeurs Q2 et m suivantes :

$$90 < Q2 < 100 \\ + 1,4^{\circ} C < m < + 2,1^{\circ} C$$

Pour la signification de Q2 et m, il faut se référer aux travaux de EMBERGER (1952), SAUVAGE (1961) et ALCARAZ (1969 à 1982). La pluviométrie annuelle se déversant sur ces mêmes groupements varie entre 670 et 697 millimètres.

Géologie du sol

a) Géologie

L'essentiel du substratum de la zone de nos relevés phytosociologiques est constitué de calcaires et argiles du Crétacé moyen et du Miocène supérieur.

b) Sol

Terra rossa sur substratum calcaire. La profondeur de l'horizon superficiel peut varier entre 0,10 m et 0,60 mètre et plus généralement autour de 0,25 m à 0,30 mètre.

Pour plus de précisions et à titre d'exemples, mentionnons les résultats des analyses de 2 prélèvements sur le tableau suivant :

STATIONS	N° 2	N° 4
CO ₃ Ca en %	6,7	1,3
pH	7,5	7,7
Cl ⁻ en mg/litre	44	48
C organique en %	3,55	4,44
Graviers (supérieur à 2000 microns) en %	18,22	6,51
Sables grossiers et moyens (compris entre 200 et 2000 microns) en %	20,3	30,04
Sables fins (compris entre 50 et 200 microns) en %	38,10	22,53
Limons grossiers (compris entre 20 et 50 microns en %)	4,87	6,40
Limons fins (compris entre 2 et 20 microns) en %	10	14,58
Argiles (inférieur à 2 microns) en %	4,27	19,94
	Ca	57,6
Complexe absorbant (Cations échangeables en méq.g/100 g de terre)	Mg	1,50
	K	0,29
	Na	0,65
		48,60
		0,18
		0,75
		0,14

LA VEGETATION

Physionomie

La végétation se présente généralement sous la forme d'un matorral dense à troué et élevé, et très exceptionnellement d'un matorral arboré.

Diagnose (tableau en fin de publication)

Discussion et interprétation

Ces groupements à Chêne vert CV10 du Tessala se distinguent des CV9 des Monts de Tlemcen par le groupe 1 suivant :

1) Groupe 1 - Espèces différentielles locales par rapport aux groupements à Chêne vert et Chêne Zéen sur terra rossa en sous-étages humide inférieur et subhumide supérieur frais (=CV9 avec $0^{\circ} C < m < + 2^{\circ} C$)

<i>Sideritis incana</i> var. <i>albiflora</i>	V ⁺
<i>Quercus coccifera</i>	III ⁺⁺
<i>Asphodelus cerasiferus</i>	III ⁺
<i>Cynosurus echinatus</i>	I ⁺

Rappelons qu'en Oranie, les groupements mixtes à Chênes vert et Zéen (c'est-à-dire nos CV9), ne se rencontrent que sur les Monts de Tlemcen généralement plus froids et humides que les Monts du Tessala. Sur ces derniers Monts, le Chêne vert ne s'y trouve qu'en formation pure. Il nous paraît opportun d'insister sur les deux espèces suivantes de ce groupe 1 :

Quercus coccifera

Il est frappant de remarquer que la Chênaie verte des Monts du Tessala se différencie de tous les autres types de Chênaies d'Yeuse d'Oranie, essentiellement par la présence du Chêne Kermès. Comme ce dernier se rencontre sur tous les types de sol des Monts du Tessala, il faut admettre que sa présence s'y justifie du seul point de vue climatique. En effet, en Oranie, *Quercus coccifera* se raréfie en étage subhumide supérieur et surtout humide lorsque, parallèlement, m devient inférieur à + 1° C. Il disparaît pour $-1^{\circ} C < m < 0^{\circ} C$.

Précisons que dans ces groupements à Chêne vert, le Chêne Kermès ne se rencontre qu'à l'état arbustif.

Sideritis incana var. *albiflora*

Cette espèce accompagne généralement le Chêne vert en Oranie et présente son optimum de

développement dans la Chênaie verte du Tessala. Assez exceptionnellement, elle pénètre dans la Pinède avec *Thuya*, mais ne se rencontre jamais dans la Tétracinaie.

Sur les Monts du Tessala, elle constitue de magnifiques faciès de dégradation sur les sols les plus dégradés, dans les vides des peuplements arbustifs.

2) Groupe 2 - Espèces différentielles par rapport aux groupements CV1 à Chêne vert sur substrat calcaire

<i>Thymus ciliatus</i> subsp. <i>coloratus</i>	IV ⁺⁺
<i>Minuartia montana</i>	III ^{Ar}

Ce groupe 2 permet de différencier essentiellement les 2 types de groupements CV10 et CV1 des Monts du Tessala respectivement sur terra rossa et sur sol calcaire.

Thymus ciliatus subsp. *coloratus*

En Oranie, ce Thym est généralement lié à la présence du Chêne vert. Il est cependant absent dans les groupements à Chêne vert sur sol calcaire des Monts du Tessala.

Minuartia montana

Bien qu'assez courante dans les vides des groupements à Chêne vert de l'Oranie, cette espèce se rencontre assez exceptionnellement sur sol calcaire en étages subhumide supérieur et humide frais.

L'excès d'humidité, plus que le froid, semble donc jouer le rôle de facteur limitant pour cette espèce.

3) Groupe 3 - Espèces préférentielles des groupements à Chêne vert en Oranie

a) Espèces forestières et préforestières

<i>Quercus ilex</i>	V ⁺
<i>Carex halleriana</i>	V ⁺⁺
<i>Daphne gnidium</i>	V ^{Ar}
<i>Asparagus acutifolius</i>	III ⁺
<i>Rhamnus alaternus</i> subsp. <i>myrtifolia</i>	II ⁺
<i>Rubia peregrina</i>	II ^{Ar}
<i>Pistacia terebinthus</i>	II ^r
<i>Cynosurus elegans</i>	I ⁺
<i>Campanula rapunculus</i>	I ^r

b) Espèces des milieux plus ouverts

<i>Helianthemum polyanthum</i>	V ⁺
<i>Anagallis monelli</i> subsp. <i>collina</i>	V ^r

<i>Paronychia capitata</i> subsp. <i>nivea</i>	IV ^{Ar}
<i>Minuartia montana</i>	III ^{Ar}
<i>Crupina crupinastrum</i>	II ⁺
<i>Thymus ciliatus</i> subsp. <i>ciliatus</i>	II ⁺
<i>Echinaria capitata</i>	II ^{Ar}
<i>Andryala faurei</i> Maire	I ^r

Ce groupe est plus riche en espèces sur terra rossa que sur substrat calcaire (17 contre 9). Ce sont les espèces forestières et préforestières qui caractérisent le mieux ces groupements à Chêne vert et plus particulièrement :

Pistacia terebinthus

En Oranie, cette espèce se présente généralement à l'état d'arbuste de 1,5 m à 3 mètres de haut et constitue également une excellente caractéristique des groupements à Chêne vert. Il est très exceptionnel dans la Subéaie.

Campanula rapunculus

Bien qu'assez rare, cette Campanule se trouve surtout dans les groupements à Chêne vert. Elle est relativement plus fréquente sur terra rossa que sur calcaire en étages humide inférieur et subhumide supérieur et très rare en étage semi aride supérieur froid et frais. Elle est assez exceptionnelle dans les groupements à Chêne liège.

4) Groupe 4 - Espèces communes aux groupements à Chêne vert et aux groupements mixtes à Chêne vert et Pin d'Alep

a) Espèces montrant une plus grande fréquence dans les groupements à Chêne vert

<i>Leuzea conifera</i>	V ⁺
<i>Micropus bombycinus</i>	IV ⁺
<i>Brassica amplexicaulis</i>	I ^r
<i>Helianthemum pergamaceum</i>	I ^r

b) Espèces montrant une fréquence voisine dans les deux ensembles de groupements

Absentes

c) Espèces montrant une plus grande fréquence dans les groupements mixtes à Pin d'Alep et Chêne vert

Cistus villosus var. *undulatus*

La relative pauvreté en espèces de ce groupe se justifie par les 3 observations suivantes :

- Actuellement il n'existe aucun groupement mixte à Pin d'Alep et Chêne vert au contact de la Chênaie verte des Monts du Tessala et nous

pensons qu'il en a été de même par le passé.

- Sur les versants méridionaux et inférieurs des Monts du Tessala, on ne trouve aujourd'hui, ça et là, que quelques Pins d'Alep relictuels au milieu des terres cultivées ou en friche.

- Il n'existe aucun Pin d'Alep au sein des groupements purs à Chêne vert CV10 et CV1 du Tessala.

5) Groupe 5 - Espèces forestières et des matorrals méditerranéens

a) Espèces forestières

<i>Pulicaria odora</i>	III ^{Ar}
<i>Lonicera implexa</i>	II ^r
<i>Pistacia lentiscus</i>	I ⁺

b) Espèces des matorrals

<i>Stipa tenacissima</i>	V ²
<i>Calycotome villosa</i> subsp. <i>intermedia</i>	V ²
<i>Chamaerops humilis</i>	V ¹
<i>Cistus salviifolius</i>	V ⁺⁺
<i>Asperula hirsuta</i>	V ⁺
<i>Teucrium pseudo-chamaepitys</i>	V ⁺
<i>Teucrium polium</i>	V ^{Ar}
<i>Fumana thymifolia</i>	IV ⁺⁺
<i>Ruta chalepensis</i>	III ^{Ar}
<i>Phagnalon sordidum</i>	III ^{Ar}
<i>Ampelodesma mauritanicum</i>	II ¹
<i>Bupleurum gibraltarium</i>	II ¹
<i>Phagnalon rupestre</i>	II ^{Ar}
<i>Helianthemum virgatum</i>	II ^r
<i>Koeleria valesiana</i>	I ⁺⁺

Ce groupe 5 est légèrement plus pauvre en espèces que son homologue climatique sur calcaire (18 espèces dans ces groupements CV10 contre 23 dans les CV1).

Il est à noter l'importance des espèces des matorrals comparativement à la rareté des forestières et plus particulièrement de *Stipa tenacissima* (V²) *Calycotome villosa* subsp. *intermedia* (V²) *Chamaerops humilis* (V¹) et *Cistus salviifolius* (V⁺⁺) pour ne citer que les espèces dominantes.

Deux autres espèces méritent un petit commentaire. Ce sont :

Bupleurum gibraltarium

Ce Buplèvre présente son optimum écologique sur terra rossa en étage subhumide inférieur chaud dans le secteur de la Tétracinaie et à un degré moindre en étage subhumide supérieur

frais des groupements à Chêne vert des Monts de Tessala. Cependant, dans ce dernier cas, il s'accommode mieux des sols calcaires que des terra rossa (IV^{Ar} et II¹ respectivement dans les groupements CV1 et CV10 des Monts du Tessala). Ce Buplèvre est un peu moins fréquent en étages semi-aride et subhumide inférieur frais que dans les groupements mixtes à Pin d'Alep et Thuya (avec ou sans Chêne vert), et très exceptionnel dans les groupements à Pin d'Alep avec Chêne vert en étages semi-aride et subhumide inférieur froids à frais.

Dans l'ensemble, cette espèce semble davantage liée à la présence du Thuya qu'à celle du Chêne vert ou du Pin d'Alep.

Koeleria valesiana

En Oranie, cette espèce se rencontre surtout sur les Hauts Plateaux et à un degré moindre dans les matorrals à Chêne vert du Tell, plus fréquemment sur calcaire que sur terra rossa. Son aire géographique est limitée au Nord, par l'Atlas plissé et au Sud par l'Atlas saharien.

6) Espèces des pelouses méditerranéennes sur sol argilo-limono-sableux

<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>maura</i>	V ⁺
<i>Linum strictum</i>	IV ⁺
<i>Convolvulus althaeoides</i> var. <i>typicus</i>	IV ^{Ar}
<i>Anagallis arvensis</i>	III ^{Ar}
<i>Scabiosa stellata</i> subsp. <i>monspeliensis</i>	III ^{Ar}
<i>Brachypodium distachyum</i>	I ⁺
<i>Polygala monspeliaca</i>	I ^{Ar}
<i>Scleropoa rigida</i>	I ^r
<i>Attractylis cancellata</i>	I ^{Tr}

La plupart des espèces de ce groupe étant assez communes et sans signification écologique très précise, il ne paraît pas utile de s'y attarder.

7) Espèces transgressives des steppes semi-arides et arides liées à la dégradation des groupements à Chêne vert

a) Indifférentes à la texture du sol

<i>Stipa fontanesii</i>	II ⁺
<i>Astragalus caprinus</i> subsp. <i>lanigerus</i>	II ^r

b) Prédominantes sur sol marno-calcaire

Absentes

Les 2 espèces de ce groupe méritent un petit commentaire.

Stipa fontanesii

Cette endémique nord africaine remonte depuis le Sahara septentrional jusque sur les Hauts Plateaux steppiques et l'Atlas saharien. Dans le Tell, elle est plus fréquente sur terra rossa que sur calcaire.

Astragalus caprinus subsp. *lanigerus*

Cette Astragale présente son optimum d'expansion sur les Hauts Plateaux, se raréfie dans le Tell et disparaît au Nord de l'Atlas plissé. A l'intérieur du Tell, elle est également plus fréquente sur terra rossa que sur calcaire.

8) Groupe des sols sablo-argilo-limoneux

<i>Rumex bucephalophorus</i>	IV ⁺
<i>Briza maxima</i>	IV ^{Ar}
<i>Lagurus ovatus</i>	II ^{Ar}
<i>Lobularia maritima</i>	II ^{Ar}

Il est constitué par les mêmes espèces dans les groupements à Chêne vert CV10 et CV1 des Monts du Tessala. Remarquons que *Rumex bucephalophorus* est plus fréquent dominant dans CV10 que dans CV1 (IV⁺ contre I^{Ar}) en rapport avec la plus grande richesse en sable dans le sol. Ceci se confirme par le fait que ce *Rumex* atteint son optimum de développement sur sable dans les vides du peuplement arborescent de la Subéraie oranaise. Dans ces derniers, cette espèce constitue même par endroit, des petits tapis relativement homogènes (Subéraie sur sable de M' Sila à l'Ouest d'Oran, en étage subhumide inférieur chaud). Afin d'éviter des répétitions inutiles et surtout en raison de leur faible intérêt écologique, contentons-nous de citer les groupes 9, 10, 11, 12, 13, 14 et 15 suivants :

9) Groupe des terra rossa en friche ou cultigène

<i>Lotus corniculatus</i>	II ^{Ar}
<i>Trifolium angustifolium</i>	I ⁺

10) Groupe des sols argilo-limono-sableux en friche ou cultigène

<i>Pallenis spinosa</i>	IV ^{Ar}
<i>Coronilla scorpioides</i>	II ⁺
<i>Bromus rubens</i> subsp. <i>rubens</i>	II ⁺
<i>Andryala floccosa</i>	II ^r
<i>Aegylops triuncialis</i> subsp. <i>triuncialis</i>	I ⁺
<i>Trifolium tomentosum</i>	I ^{Ar}
<i>Helianthemum ledifolium</i>	I ^r

11) Groupe cultigène ou en friche indifférent à la texture du sol

<i>Sanguisorba ancistroides</i>	V ^r
---------------------------------	----------------

<i>Cerithe major</i> subsp. <i>gymnandra</i>	II ^r
var. <i>oranensis</i>	I ^r
<i>Centaurea involucreta</i>	I ^r
<i>Gladiolus segetum</i>	I ^r

12) Groupe pélophile

<i>Eryngium triquetrum</i>	I ^r
----------------------------	----------------

13) Groupe rudéral

<i>Oryzopsis miliacea</i>	I ^r
---------------------------	----------------

14) Groupe anthropozoïque

<i>Asphodelus microcarpus</i>	IV ⁺⁺
<i>Urginea maritima</i>	II ^r

15) Compagnes

<i>Eryngium tricuspdatum</i>	
subsp. <i>mauritanicum</i>	V ⁺
<i>Dactylis glomerata</i>	V ⁺
<i>Filago germanica</i> subsp. <i>germanica</i>	IV ^{Ar}
<i>Linum corymbiferum</i>	
subsp. <i>corymbiferum</i>	I ^r
<i>Rumex thyrsoides</i> subsp. <i>typicus</i>	I ^r
<i>Silene cucubalus</i> subsp. <i>angustifolia</i>	I ^r
<i>Odontites purpurea</i> subsp. <i>purpurea</i>	I ^r

CONCLUSION

Les groupements à Chêne vert CV10 des monts du Tessala se différencient essentiellement des groupements mixtes à *Quercus ilex* et *Quercus faginea* des monts de Tlemcen par :

1) la présence du groupe 1 d'espèces préférentielles à *Quercus coccifera*, *Sideritis incana* var. *albiflora* et *Cynosurus echinatus*.

2) l'absence du groupe d'espèces préférentielles à Chêne vert sur terra rossa suivant :

<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>saharae</i>
<i>Micropus supinus</i>
<i>Phlomis crinita</i> subsp. <i>mauritanica</i>
<i>Genista tricuspdata</i> subsp. <i>tricuspdata</i>
<i>Cotyledon breviflora</i> subsp. <i>intermedia</i> var. <i>rubella</i>
<i>Erysimum incanum</i>
<i>Iberis odorata</i>

L'absence de ce même groupe d'espèces dans les groupements à Chêne vert des monts du Tessala permet de distinguer ces derniers de tous les autres groupements à Chêne vert de l'Ouest algérien se rencontrant sur terra rossa.

Par ailleurs, *Quercus coccifera* sert de caractère différentiel entre ces mêmes groupements à Chêne vert du Tessala et la totalité des autres groupements à Chêne vert se développant sur tous les types de sols.

Dans les cadres de l'Ouest algérien et du Maroc oriental, le Chêne Kermes est le plus souvent associé au Thuya et aux groupements mixtes à Pin d'Alep et Thuya. *Quercus coccifera* indique donc, dans ces régions, le plus souvent, la présence ou la proximité du Thuya (même dans le cas des groupements à Chêne vert du Tessala, eux-mêmes situés dans le voisinage des groupements mixtes à Thuya et Chêne vert).

Précisons à cet effet que le Chêne Kermes présente son optimum écologique (V3) dans les groupements à *Callitris articulata* sur terra rossa en sous-étage subhumide inférieur chaud ($74 < Q2 < 87$ et $+ 7,9^\circ < m < + 8,1^\circ C$) et qu'il est encore bien représenté (V2) dans les groupements mixtes à Pin d'Alep et Thuya en sous-étages subhumide inférieur et semi-aride supérieur frais ($35 < Q2 < 80$ et $+ 1^\circ C < m < + 3^\circ C$). En Oranie, *Quercus coccifera* se raréfie pour des valeurs de m comprises entre 0° et $+ 1^\circ C$ pour disparaître pour m variant entre $- 1^\circ C$ et $0^\circ C$, tout comme le Thuya.

Retenons donc que dans l'Ouest algérien, le Chêne Kermes et le Thuya présentent une amplitude écologique très voisine et que leurs limites méridionales coïncident sensiblement avec celle de l'influence de la brise marine. Cette dernière limite se superpose approximativement avec la courbe d'humidité relative H de 29 % à 13 heures en Juillet (ALCARAZ, 1970).

Remarquons, ensuite, que les groupements à Chêne vert des monts du Tessala se différencient également, de tous les autres groupements à Chêne vert de notre territoire par l'absence de *Juniperus oxycedrus* subsp. *rufescens*.

Signalons, qu'en dehors des Monts du Tessala, le Génévrier oxycède constitue le compagnon le plus fréquent du Chêne vert, mais qu'il résiste, mieux que ce dernier, à la sécheresse et la dégradation, sur les Hauts plateaux steppiques à Alfa et Armoise. L'association de ces deux essences est également assez fréquente en Languedoc-Roussillon dans la partie la plus xérique de leur aire bioclimatique. Les groupements à Chêne vert du Tessala s'apparentent assez bien avec ceux du Roussillon par la présence des espèces caractéristiques suivantes :

Pistacia terebinthus, *Quercus coccifera*, *Rhamnus alaternus*, *Leuzea conifera* et *Crupina crupinastrum*.

Les groupements à Chêne vert des Monts du Tessala et de Tlemcen se distinguent essentiellement de leurs homologues de méditerranée française par l'absence de *Brachypodium ramosum*.

Par ailleurs, tous les groupements à *Quercus ilex* de l'Ouest algérien se différencient de ceux du reste de l'Algérie par l'abondance ou la présence de *Stipa tenacissima*. Rappelons qu'en Oranie, l'alfa vient mourir à une dizaine de mètres de la mer méditerranée, alors que dans le reste de l'Algérie, elle n'apparaît généralement (1) qu'à plus de 160 kilomètres à l'intérieur des terres sur les Hauts Plateaux.

Sur le littoral oranais, (vers Canastel, Cap Lindles, et Cap Falcon) l'alfa constitue des faciès de dégradation si denses (V3 à V2 dans les groupements à Thuyas et Pins d'Alep sur sol calcaire) que l'on croirait se trouver sur les Hauts Plateaux steppiques en limitant notre champ de vision à la strate herbacée.

Quoi qu'il en soit, la présence de *Stipa tenacissima* et d'autres espèces steppiques, présahariennes ou sahariennes sur les côtes d'Oranie constitue le caractère le plus original de l'Algérie occidentale.

(1) Exception : quelques touffes d'alfa sont à signaler dans le Chenoua près de Cherchell.

BIBLIOGRAPHIE

- ALCARAZ C. (1969). Principaux types de successions géographiques concernant le Pin d'Alep et ses principales espèces-climax concurrentes dans le Tell oranais. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 60 : 103-115.
- ALCARAZ C. (1970). Détermination de la limite de l'influence de la brise marine, son action sur la répartition de la végétation oranais. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 61 : 87-93.
- ALCARAZ C. (1976). Recherches géobotaniques sur la végétation de l'Ouest algérien. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 67 : 13-36.
- ALCARAZ C. (1977). Contribution à l'étude de la végétation dunaire du littoral oranais (Ouest algérien). *C. R. Acad. Sc. Paris.*, t. 284.
- ALCARAZ C. (1977). Carte de la végétation d'Oran au 1/500.000ème. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*.

- ALCARAZ C. (1979). La Callitriaie sur sol calcaire en sous-étage semi-aride chaud en Oranie. *Candollea*, 34 : 247-271
- ALCARAZ C. (1979). Etude de la Junipéraie littorale oranaise. *Biologie et Ecologie Méditerranéenne*, tome VI, n°1.
- ALCARAZ C. (1982). La végétation de l'Ouest algérien - 3 vol. : vol. 1 : 415 p. : vol. 2 : 24 grph et tabl. + 13 cartes dont 1 carte au 1/500.000ème en couleur ; vol. 3-116 p. tabl. phyto. *Thèse d'Etat, parue ronéotypée, Perpignan*.
- ALCARAZ C. (1983). La Tétracinaie sur terra rossa en sous étage subhumide inférieur chaud en Oranie (Ouest algérien). *Ecologia Mediterranea*, tome IX, Fasc. 2.
- ALCARAZ C. (1989). Contribution à l'étude de groupements à *Quercus ilex* et *Quercus Faginea* subsp. *tlemcenensis* des Monts de Tlemcen (Algérie). *Ecologia mediterranea*, tome XV, Fasc 3/4.
- BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P. (1974). Phytosociologie et Taxonomie en région méditerranéenne. La flore du bassin méditerranéen - Essai de systématique synthétique. CNRS Montpellier : 469-479.
- BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P. (1974). Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des *Quercetea ilicis* et des *Quercetea pubescentis*. Coll. Intern. CNRS, n°235, 481-497, Montpellier.
- BARBERO M. et QUEZEL P. (1976). Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecologia Mediterranea*, 2, Marseille, 1-86.
- BARBERO M., QUEZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S. (1980). Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Sous-presse, Phytocoenologia*.
- BRAUN-BLANQUET J. (1952). Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. CNRS (service de la Carte des Groupements Végétaux) et Direction de la Carte des groupements Végétaux de l'Afrique du Nord.
- EL HAMROUNI A. et LOISEL R. (1979). Contribution à l'étude de la Tétracinaie tunisienne : les groupements des djebels Bou Kornine et Ressay. *Ecologia mediterranea* n°4.
- EMBERGER L. (1938). Aperçu général sur la végétation du Maroc ; commentaire de la carte phytogéographique du Maroc au 1/1.500.000ème.
- EMBERGER L. (1952). Phytogéographie. Sur le quotient pluviométrique. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 234 : 2508-2510.
- LE HOUEROU H.N. (1969). La végétation de la Tunisie steppique. *Ann. Inst. Natl. Rech. Agron.*, vol. 42, Fasc. 5.
- LOISEL R. (1967). Contribution à l'étude biologique des Pins de Basse-Provence. *Thèse de spécialité, Marseille*.
- LOISEL R. (1968). Possibilité d'extension des aires de répartition de *Pinus halepensis*, *Pinus mesogeensis* et *Pinus pinea*. *Ann. SSNATV* : 73-82.
- LOISEL R. (1971). Contribution à l'étude des Cistaies calcifuges de Provence. *Ann. Univ. Provence*, XLVI : 63-81.
- LOISEL R. (1971). Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Esterel (Ripisylves exclues). *Bull. Soc. Bot. France*, 118 : 203-236.
- LOISEL R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français. 384 P.+ encartage avec tabl., graph., carte. *Thèse de Doctorat d'Etat, Marseille*.
- OZENDA P. (1958). Flore du Sahara septentrional et Central. *CNRS, Paris*.
- QUEZEL P. (1956). Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mémoires Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 1 : 57 p., 3 cartes, 4 tabl., 6 pl. h.t.
- QUEZEL P. (1957). Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord : 436 p., 7 schémas, 20 graph., 23 cartes, 22 ph., 34 tableaux. *Thèse Doctorat es-sciences. Lechevalier, Paris*.
- QUEZEL P. et SANTA S. (1962-63). Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales. *CNRS, Paris* : 2 vol. : 1 : 570 p., 2 : 571-1170, 42 cartes, 20 ph., 112 pl.
- QUEZEL P. et SANTA S. (1964). Flore complémentaire de l'Algérie et des régions désertiques méridionales - manuscrit dactylographié de

302 p., supplément au tome 1 du n°283.

QUEZEL P. et LOISEL R. (1968). A propos de la biologie des Pins méditerranéens en Provence. *IBP, CI, Proc. Technical Meeting, Hammamet*, 15 p.

QUEZEL P. (1976). Les forêts du pourtour méditerranéen : écologie, conservation et aménagement. *UNESCO. Note technique du MAB*, 2, 9-33.

QUEZEL P. (1979). La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signifi-

cation écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *La forêt Méditerranéenne, T.I, N°1*, 7-73.

SAUVAGE C. (1961). Flore des Subérais marocaines. Catalogues des Cryptogames vasculaires et des phanérogames. *trav. Inst. Sci. Chérifiens. Sér. Bot.* : 22.

SCHONENBERGER A. et GOUNOT M. (1966-67). Carte phyto-écologique de la Tunisie septentrionale, feuille I, II, III, IV et V. au 1/200.000ème, avec notices. *Ann. Inst. Natl. Rech. Agron.* : 40

LES GROUPEMENTS A *QUERCUS ILEX* DES MONTS DU TESSALA

TYPE DE GROUPEMENT

GROUPEMENTS A CHENE VERT CV10

Altitude	890 m à 1 000 m
Bioclimat	Subhumide supérieur frais
Substrat	Terra rossa

Présence
dominance

NUMERO DES RELEVES

1 2 3 4 5 6 7

Espèces différentielles par rapport aux groupements à Chêne vert et Chêne zéen sur terra rossa en sous-étages humide inférieur et subhumide supérieur frais (=CV9 avec 0°C < m < 1°C).

<i>Sideritis incana</i> var. <i>albiflora</i> ...	1	Ar	+	+	+	1	.	V+
<i>Quercus coccifera</i>	+	2	.	.	.	r	.	III ⁺⁺
<i>Asphodelus cerasiferus</i>	+	.	.	.	+	III ⁺
<i>Cynosurus echinatus</i>	+	+	I ⁺

Espèces différentielles par rapport aux groupements à Chêne vert sur substrat calcaire

<i>Thymus ciliatus</i> subsp. <i>coloratus</i> ..	++	++	.	++	++	.	.	IV ⁺⁺
<i>Minuartia montana</i>	Ar	r	.	r	.	III ^{Ar}

Espèces préférentielles des groupements à Chêne vert en Oranie

a) Espèces forestières et préforestières

<i>Quercus ilex</i>	4	4	4	4	5	5	5	V ⁴
<i>Carex halleriana</i>	++	++	++	++	++	.	V ⁺⁺
<i>Daphne gnidium</i>	+	r	r	r	Ar	Ar	r	V ^{Ar}
<i>Asparagus acutifolius</i>	1	+	.	.	.	r	+	III ⁺
<i>Rhamnus alaternus</i> subsp. <i>myrtifolia</i>	1	+	r	II ⁺⁺
<i>Rubia peregrina</i>	+	r	1	II ^{Ar}
<i>Pistacia terebinthus</i>	Tr	+	II ^r
<i>Campanula rapunculus</i>	r	+	I ^r

b) Espèces des milieux plus ouverts

<i>Helianthemum polyanthum</i>	+	r	Ar	+	+	+	.	V ^r
<i>Anagallis monelli</i> subsp. <i>collina</i> ..	+	r	Ar	r	r	r	.	V ^r
<i>Paronychia capitata</i> subsp. <i>nivea</i> ..	.	Ar	IV ^{Ar}
<i>Crupina crupinastrum</i>	r	.	.	I ^r
<i>Thymus ciliatus</i> subsp. <i>ciliatus</i>	+	.	.	++	.	II ⁺
<i>Echinaria capitata</i>	Ar	.	r	.	.	.	II ^{Ar}
<i>Andryala faurei</i> Maire	r	.	I ^r

Espèces communes aux groupements à Chêne vert et aux groupements mixtes à Chêne vert et Pin d'Alep**a) Espèces montrant une plus grande fréquence dans les groupements à Chêne vert**

<i>Leuzea conifera</i>	r	.	+	+	+	+	.	V ⁺
<i>Micropus bombycinus</i>	++	Ar	Ar	.	IV ⁺
<i>Brassica amplexicaulis</i>	r	.	.	I ^r
<i>Helianthemum pergamaceum</i>	r	.	I ^r

b) Espèces montrant une fréquence voisine dans les deux ensembles de groupements

Absentes

c) Espèces montrant une plus grande fréquence dans les groupements mixtes à Pin d'Alep et Chêne vert

<i>Cistus villosus</i> var. <i>undulatus</i>	1	.	Ar	.	Ar	+	.	IV ⁺
---	---	---	----	---	----	---	---	-----------------

Espèces forestières et des matorrals méditerranéens**a) Espèces forestières**

<i>Pulicaria odora</i>	+	.	r	Ar	.	III ^{Ar}
<i>Lonicera implexa</i>	r	r	.	.	.	r	II ^r
<i>Pistacia lentiscus</i>	+	I ⁺

b) Espèces des matorrals

<i>Stipa tenacissima</i>	+	r	4	4	3	4	.	V
<i>Calycotome villosa</i> subsp. <i>intermedia</i>	2	1	2	2	1	2	.	V ²
<i>Chamaerops humilis</i>	1	4	1	+	r	+	Tr	V ¹
<i>Cistus salviifolius</i>	1	+	1	+	+	1	+	V ⁺⁺
<i>Asperula hirsuta</i>	+	+	+	+	+	+	r	V ⁺
<i>Teucrium pseudo-chamaepitys</i>	+	+	++	++	+	+	.	V ⁺
<i>Teucrium polium</i>	Ar	r	+	+	+	Ar	.	V ^{Ar}
<i>Fumana thymifolia</i>	++	+	++	.	.	++	.	IV ⁺⁺
<i>Ruta chalepensis</i>	++	r	.	.	r	.	.	III ^{Ar}
<i>Phagnalon sordidum</i>	r	.	+	Ar	.	.	III ^{Ar}
<i>Ampelodesma mauritanicum</i>	2	++	II ¹
<i>Bupleurum gibraltarium</i>	2	.	.	.	r	.	.	II ¹
<i>Phagnalon rupestre</i>	Ar	.	.	r	.	II ^{Ar}
<i>Helianthemum virgatum</i>	r	r	II ^r
<i>Koeleria vallesiana</i>	++	I ⁺⁺

Espèces des pelouses méditerranéennes sur sol argilo-limono-sableux

<i>Anthyllis vulneraria</i> subsp. <i>maura</i> ..	.	+	Ar	+	+	Ar	.	V ⁺
<i>Linum strictum</i>	+	+	Ar	+	+	.	IV ⁺
<i>Convolvulus althaeoides</i> var. <i>typicus</i>	.	.	r	Ar	+	+	.	IV ^{Ar}
<i>Anagallis arvensis</i>	+	.	Ar	Ar	.	III ^{Ar}
<i>Scabiosa stellata</i> subsp. <i>monspeliensis</i>	.	.	+	r	.	r	.	III ^{Ar}
<i>Brachypodium distachyum</i>	+	I ⁺
<i>Polygala monspeliaca</i>	Ar	.	.	.	I ^{Ar}
<i>Scleropoa rigida</i>	r	.	.	I ^r
<i>Atractylis cancellata</i>	Tr	.	.	.	I ^{Tr}

Espèces transgressives des steppes semi-aride et aride liées à la dégradation des groupements à Chêne vert**a) Indifférentes à la texture du sol**

<i>Stipa fontanesii</i>	++	+	.	.	II ⁺
<i>Astragalus caprinus</i> subsp. <i>lanigerus</i>	.	.	.	r	r	.	.	II ^r

b) Prédominantes sur sol marno-calcaire

Absentes

Groupe des sols sablo-argilo-limoneux

<i>Rumex bucephalophorus</i>	+	+	+	.	r	.	IV ⁺
<i>Briza maxima</i>	Ar	.	Ar	Ar	Ar	.	IV ^{Ar}
<i>Lobularia maritima</i>	Ar	.	Ar	.	.	.	II ^{Ar}
<i>Lagurus ovatus</i>	+	.	r	.	II ^{Ar}

Groupe des terra rossa en friche ou cultigène

<i>Lotus corniculatus</i>	+	.	.	.	r	.	II ^{Ar}
<i>Trifolium angustifolium</i>	+	I ⁺

Groupe des sols argilo-limono-sableux en friche ou cultigène

<i>Pallenis spinosa</i>	++	.	r	.	r	r	IV ^{Ar}
<i>Coronilla scorpioides</i>	+	.	Ar	.	.	II ⁺
<i>Bromus rubens</i> subsp. <i>rubens</i>	+	++	.	.	.	II ⁺
<i>Andryala floccosa</i>	r	.	.	Tr	.	.	II ^r
<i>Aegilops triuncialis</i> subsp. <i>triuncialis</i>	+	I ⁺
<i>Trifolium tomentosum</i>	Ar	I ^{Ar}
<i>Helianthemum ledifolium</i>	r	.	.	I ^r

Groupe cultigène ou en friche indifférent à la texture du sol

<i>Sanguisorba ancistroides</i>	+	r	r	Ar	r	r	V ^r
<i>Cerinte major</i> subsp. <i>gymnandra</i> var. <i>oranensis</i>	r	Tr	II ^r
<i>Centaurea involuocrata</i>	r	.	.	I ^r
<i>Gladiolus segetum</i>	r	.	.	I ^r

Groupe pélophile

<i>Eryngium triquetrum</i>	r	.	.	I ^r
----------------------------------	---	---	---	---	---	---	----------------

Groupe rudéral

<i>Oryzopsis miliacea</i>	r	I ^r
---------------------------------	---	---	---	---	---	---	----------------

Groupe anthropozoïque

<i>Asphodelus microcarpus</i>	r	.	++	++	++	IV ⁺⁺
<i>Urginea maritima</i>	r	.	r	.	Tr	II ^r

Compagnes

<i>Eryngium tricuspdatum</i> subsp. <i>mauritanicum</i>	+	+	.	+	++	+	V ⁺
<i>Dactylis glomerata</i>	+	+	+	++	+	V ⁺
<i>Filago germanica</i> subsp. <i>germanica</i>	+	Ar	Ar	+	IV ^{Ar}
<i>Linum corymbiferum</i> subsp. <i>corymbiferum</i>	r	I ^r
<i>Rumex thyrsoides</i> subsp. <i>typicus</i>	r	I ^r
<i>Silene cucubalus</i> subsp. <i>angustifolia</i> ..	.	r	I ^r
<i>Odontites purpurea</i> subsp. <i>purpurea</i> ..	Tr	I ^{Tr}

Cycle de développement de deux *Rhyacophila* (Insecta : Trichoptera) au Liban

Nicolas J. ALOUF *

RESUME

Les cycles de vie de *Rhyacophila fasciata* Hagen et *R. nubila* Zettersdedt sont étudiés. La première espèce colonise la rivière Qab Ilias (versant est du mont Liban) et la seconde colonise la rivière Yahfufah (versant ouest de l'Anti Liban). Ces deux cours d'eau appartiennent au haut bassin du Litani. Les dimensions moyennes, longueur et largeur, de la capsule céphalique du 5ème stade larvaire sont de 1,81 et 1,4 mm et de 1,58 et 1,17 mm respectivement. Les périodes de vol, de ponte et d'éclosion s'observent toute l'année avec un repos hivernal. *R. fasciata* est une espèce printanière et a besoin de plus d'une année pour accomplir son cycle biologique. *R. nubila* a une période de vol printanière précoce et une autre estivo-automnale et parachève son cycle en moins d'une année.

MOTS-CLES : Liban, hydrobiologie, Trichoptères, *Rhyacophila*, cycle de vie

SUMMARY

Life cycles of *Rhyacophila fasciata* Hagen and *R. nubila* Zettersdedt are studied. The first species is found in Qab Ilias, a small river on the east side of Mount Lebanon, the second one lives in Yahfufah on the west side of the Anti Lebanon. Length and width of the head were measured. The average size for larvae in the fifth instar are 1.81 and 1.4 mm and 1.58 and 1.17 mm respectively. Flying periods, laying eggs and hatching occur the year round with a resting period in winter. The first species needs more than one year to accomplish its life cycle and the second one less than one year.

KEY WORDS : Lebanon, hydrobiology, Trichoptera, *Rhyacophila*, life cycle

Les Trichoptères du Liban sont connus grâce aux travaux de DIA (1983) et de MOUBAYED et BOTOSANEANU (1985). Deux espèces de *Rhyacophila* colonisent les eaux libanaises, *R. nubila* Zettersdedt et *R. fasciata* Hagen. Nos prospections du haut bassin du Litani ont permis de récolter *R. nubila* dans la rivière Yahfufah, sur le versant ouest de l'Anti Liban, et *R. fasciata* dans la rivière Qab Ilias sur le versant est du mont Liban.

L'altitude des zones prospectées, ici et là, se situe entre 950 et 1250 m et les conditions écologiques sont proches (ALOUF, 1983a & 1984). Nous avons récolté un nombre assez important de larves et d'adultes pour nous permettre d'étu-

dier le cycle biologique de ces deux espèces. Les adultes ont été déterminés par H. MALICKY et les larves ont été déterminées par comparaison avec les descriptions faites par LEPNEVA (1964) pour *R. nubila* et BUHOLZER (1979) pour *R. fasciata*.

TECHNIQUES ET METHODES

Sept stations sont choisies le long de la rivière Qab Ilias (figure 1). Trois échantillons sont prélevés chaque mois de décembre 1977 à janvier 1979 à chacune de ces stations. Le tri a lieu au laboratoire. Les composants de deux échantillons sont mesurés, séchés à l'étuve puis pesés dans le but d'étudier la productivité secondaire de la rivière. Le troisième échantillon est gardé comme témoin. Les dimensions de la capsule céphalique des larves de *Rhyacophila fasciata*, longueur et

*Université Libanaise, Faculté des Sciences.
Adresse de correspondance, Quartier Barbara, Zahlé, Liban

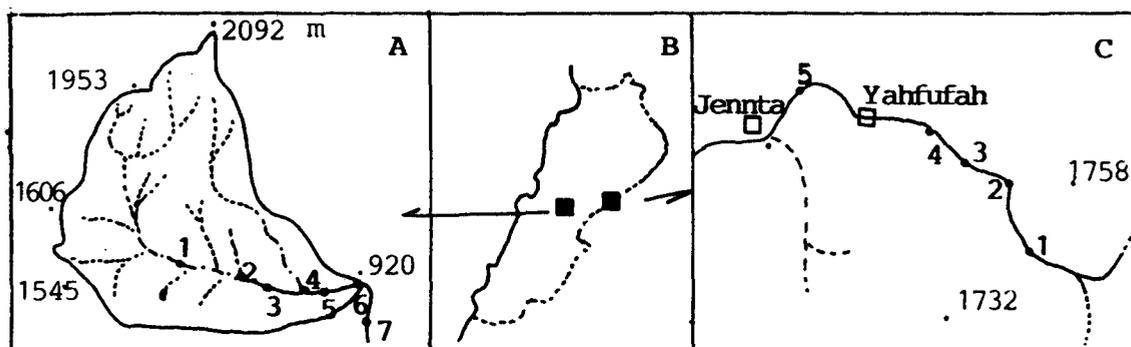


Figure 1.- Carte des régions prospectées. A, la région Qab Ilias. B, localisation des régions prospectées. C, la région Yahfufah.

largeur, sont mesurées grâce à un micromètre oculaire. On reconnaît cinq stades de développement larvaire (figure 2). Toutefois, les 54 larves de l'ensemble des échantillons témoins ne suffisent pas pour étudier le cycle biologique, on ajoute alors les exemplaires extraits des échantillons destinés aux mesures pondérales où on retrouve les cinq stades larvaires (figure 3). L'ensemble des récoltes de *R. fasciata* est consigné dans le tableau I.

Une série de cinq échantillons est prélevée la troisième semaine du mois, le long de la rivière Yahfufah, de septembre 1980 à mai 1982 (ALOUF, 1984). 201 larves ont été récoltées (tableau II). La taille et les dimensions de la capsule céphalique sont mesurées comme pour *R. fasciata*. On reconnaît cinq stades de développement larvaire (figure 4).

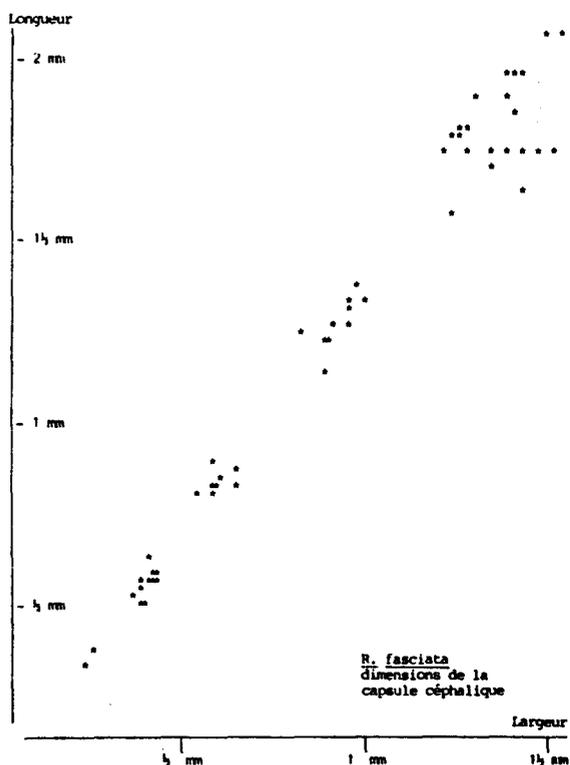


Figure 2.- Taille de la capsule céphalique des cinq stades larvaires de *R. fasciata*

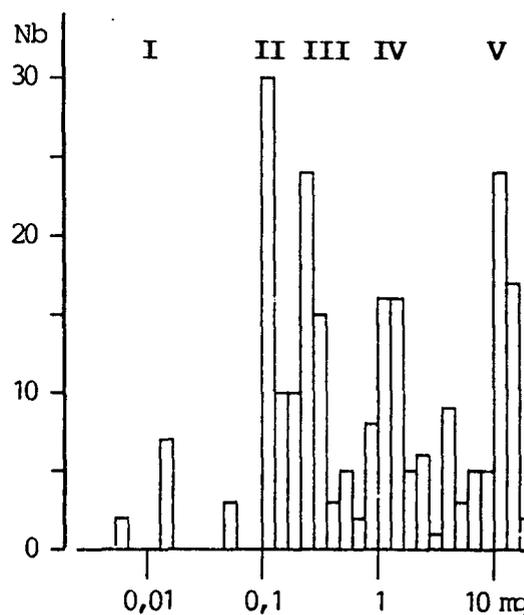


Figure 3.- Poids sec des larves de *R. fasciata*. Les chiffres romains indiquent le stade larvaire.

Tableau I
Récottes de *R. fasciata* dans les 7 stations de la rivière Qab Ilias, (décembre 1977 à janvier 1979)

Stations	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	Total
1						4	4								8
2			4	1	7	34									46
3			3	3	7	38	11		4					2	68
4				1	20	29		10							50
5		1	1	10	1	5	1	5	2			10	2		38
6	2	3	1			3	8	8	2	4		6	4	2	48
7	1		1			3	1				1	4	1	1	13

Tableau II
Distribution des larves de *R. nubila* le long de la rivière Yahfufah

Stations	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M	Total
1		2			13	1		3	3	3	7	6	3	2	3	3	11	6	2		2	70
2	2				4	3		7	11	7	6	6	5	6	3	10	7	4	2			83
3				1	4	1	1	2	2										1		2	16
4			2	6	1			1	1	1					1	2	2	1				22
5			1	1	2			1	2	1								1			1	10
					1981													1982				

RESULTATS

R. fasciata

Les premiers stades larvaires sont rares, ou absents, dans les récoltes de l'été et de l'automne. Le dernier stade est absent en août, septembre et octobre. Les nymphes sont présentes de juin à novembre. Nous avons récolté, grâce à quelques chasses à vue, une imago mâle le 7/3/75, une autre le 11/4/78 à Bardauni et une imago femelle le 5/6/80 à Qab Ilias. DIA (1983) a capturé des adultes au piège lumineux d'avril à décembre dans les régions d'altitude, autour de 1000 m, sur le versant ouest du mont Liban.

Les premières larvules apparaissent, dans nos récoltes, en janvier, et, profitant des conditions printanières optimales, elles se développent rapidement pour atteindre le stade ailé l'année même. Les dernières larvules à apparaître, provenant le plus probablement des pontes tardives, subissent les conditions estivale et automnale et auront un développement lent, les individus issus de ces pontes volent le printemps suivant (figure 5). Il y a succession de générations à développement lent et rapide. La rareté des nymphes et des adultes en notre possession nous empêche de voir clairement les modalités de cette succession. Les périodes de vol, de ponte et d'éclosion doivent être plus étalées dans le temps que ne le laissent supposer les dates de vol observées. L'été méditerranéen au Liban, caractérisé par un grand ensoleillement, est une pé-

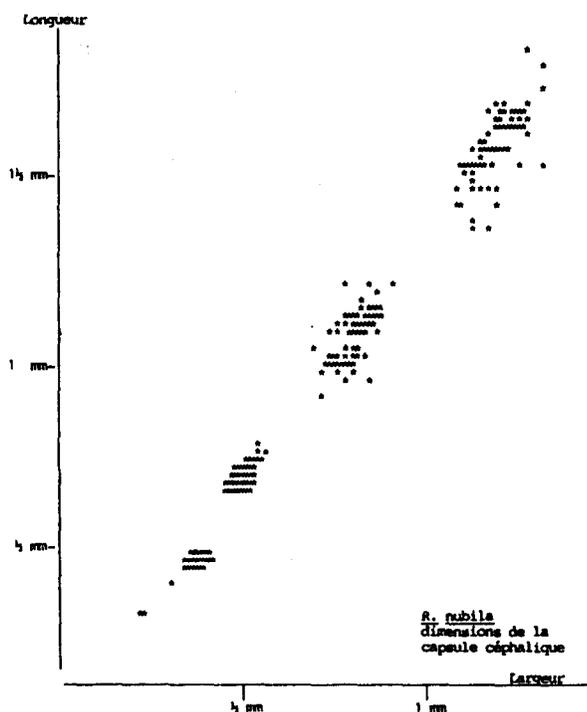


Figure 4.- Taille de la capsule céphalique des cinq stades larvaires de *R. nubila*.

riode critique aussi bien pour les adultes que les larves.

R. nubila

Les larvules au premier stade sont rares dans nos récoltes. Cette rareté est probablement due à une défaillance dans les techniques de récolte. Le dernier stade est récolté toute l'année. Quelques nymphes ont été récoltées entre mai et octobre. La chasse à vue, entre 1974 et 1982, n'a donné qu'un maigre résultat. Un total de 18 adultes est réparti entre une période de vol printanière et une autre estivo-automnale (tableau III).

Tableau III
Période de vol observée de *R. nubila* à Yahfufah

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
1974											*	*
1975				*				*				
1979											*	*
1980			*		*				*		*	*
1981										*		*
1982			*	*								

Le développement larvaire de cet insecte est continu. Les larvules des pontes printanières atteignent le stade V en été et le stade adulte en automne ; les oeufs éclosent au printemps. Les larvules de l'été atteignent le stade V en hiver et le stade adulte au printemps (figure 6). Les générations se succèdent et se superposent. Le cycle de développement de cette espèce est acyclique tout en s'accordant avec le rythme des pluies et des saisons. DIA (1983) signale la présence de cette espèce au-dessous de 800 m d'altitude sur le versant ouest du Liban. Ses récoltes d'imagos, faites aux pièges lumineux, s'étalent de mars à décembre avec une période de vol maximale «en avril-mai dans les stations inférieures... et en juin-juillet dans les stations de la haute vallée» ce qui dénote la présence d'une génération primaire et d'une autre secondaire. L'absence d'imagos en juin-juillet à Yahfufah, au plus fort de la photopériode positive, peut être due à une réelle absence de vol ou à une diapause estivale durant cette période de l'année.

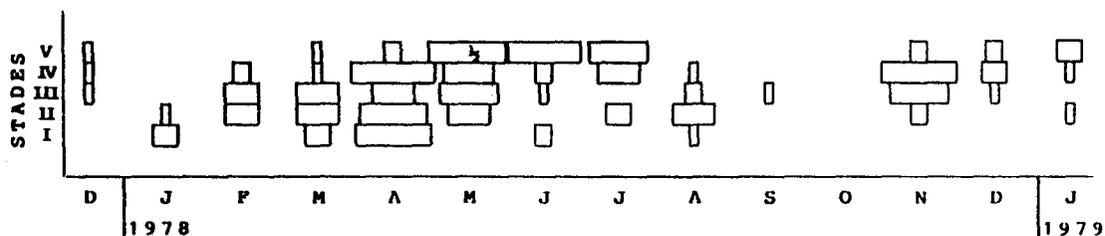


Figure 5.- Histogramme. Evolution de la population larvaire de *R. fasciata*.

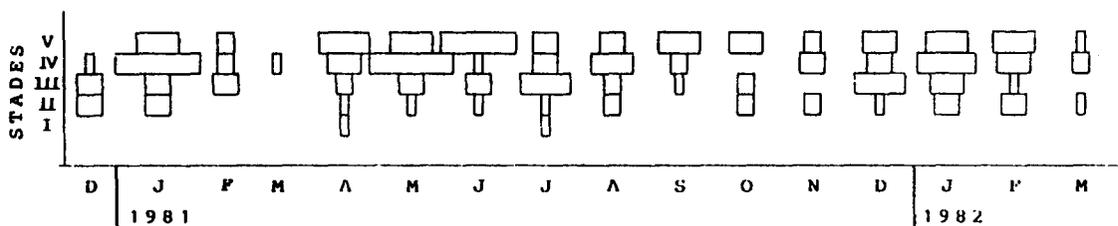


Figure 6.- Histogramme. Evolution de la population larvaire de *R. nubila*.

DISCUSSION

La biologie et le cycle de développement des macroinvertébrés dulçaquicoles du Liban sont connus pour l'Ephéméroptère *Prosopistoma oronti* (ALOUF, 1977), pour l'Elmidés *Grouvelinus coyeyi* (MOUBAYED, 1983), pour les Gammarés (ALOUF, 1983a & 1986) et pour les Plécoptères (ALOUF, 1984, 1989 & 1991). Une tendance au raccourcissement des cycles vitaux par rapport à ceux des faunes plus septentrionales est observé. Mais, comme il n'y a malheureusement pas des travaux sur la biologie des Trichoptères et des *Rhyacophila* du Proche-Orient et la littérature ne signale que des travaux de systématique et des répartitions biogéographiques (BOTOSANEANU & GASITH, 1971 ; DIA, 1983 ; MOUBAYED & BOTOSANEANU, 1985 ; MOUBAYED, 1986), les repères biologiques font défaut. Le développement de nos deux espèces ne peut être comparé qu'avec les résultats obtenus en Europe (DECAMPS, 1967 ; ULFSTRAND, 1968 et LAVANDIER, 1984). Le cycle de vie de *R. nubila* en France (DECAMPS) et en Laponie (ULFSTRAND) nécessite deux années. L'analyse que fait ULFSTRAND laisse prévoir la possibilité d'un raccourcissement de cette durée en présence de conditions écologiques optimales que cette espèce rencontre probablement au Liban. En effet, l'absence de gel et des températures adéquates aussi bien à Yahfufah qu'à Qab Ilias permettent à nos deux *Rhyacophila* d'accomplir leurs cycles en moins d'une année selon des modalités qui rappellent celles du développement du Plécoptère *Protonemura zernyi* Aubert (ALOUF, 1991).

CONSIDERATIONS ZOOGEOGRAPHIQUES

BOTOSANEANU et GASITH (1971) signalent la présence de *R. nubila* en Haute Galilée. DIA récolte *R. nubila* à l'aval et *R. fasciata* à l'amont de deux bassins côtiers libanais. MOUBAYED et BOTOSANEANU (1985) trouvent *R. nubila* dans le bassin de l'Oronte (650 m d'altitude). Cette distribution montrerait que *R. nubila* est une espèce eurytherme colonisant l'aval des cours d'eau et que *R. fasciata* est une espèce sténotherme froide confinée à l'amont des cours d'eau. La colonisation des deux cours d'eau Yahfufah et Qab Ilias par ces deux *Rhyacophila* ne répond pas aux seuls critères de sténothermie et nature du cours d'eau. Les secteurs prospectés, ici et là, appartiennent à la même partie des ruisseaux caractérisée par des eaux tumultueuses et substrat rocaillieux, autrement dit le rhithral, et l'éventail de variation de la température de l'eau, 10-15°C, est le même. L'origine de cette répartition serait à rechercher ailleurs, probablement dans la con-

currence interspécifique.

La température moyenne de 14-15°C-facteur limitant pour *R. fasciata* -est atteinte vers l'altitude 900 m sous notre latitude. Cette limite est valable sur le versant ouest du mont Liban. Yahfufah, soumise à une forte influence continentale, accuse des températures estivales plus élevées qu'à Qab Ilias, ce qui ne serait pas propice au stade ailé de *R. fasciata*. Comme il y a de très fortes corrélations entre la température de l'air, les précipitations atmosphériques et l'orographie au Liban, l'altitude 900 m est la limite inférieure de *R. fasciata* au mont Liban tandis que l'isohyète 700 mm/an serait le facteur limitant dans l'Anti Liban et en Galilée (figure 7).

En conclusion, le froid hivernal n'arrête pas la croissance des macroinvertébrés dulçaquicoles au Liban, le ralentissement observé est plutôt en rapport avec la photopériode (ALOUF, 1983b. 1986). Les dimensions moyennes de la capsule céphalique du cinquième stade larvaire (longueur, largeur sont de 1,81 et 1,4 mm pour *R. fasciata* et de 1,58 et 1,17 mm pour *R. nubila*).

REMERCIEMENTS

Ce travail est subventionné par le C.N.R.S. du Liban, projet N° 51.008 ; Monsieur I. Iskandarani aida dans le tri et les pesées ; Monsieur H. Malicky a eu l'amabilité de mettre à ma disposition les travaux de Lepneva et de Buholzer, détermina les adultes et suggéra les corrections nécessaires à apporter au manuscrit. Qu'ils trouvent ici l'expression de ma gratitude.

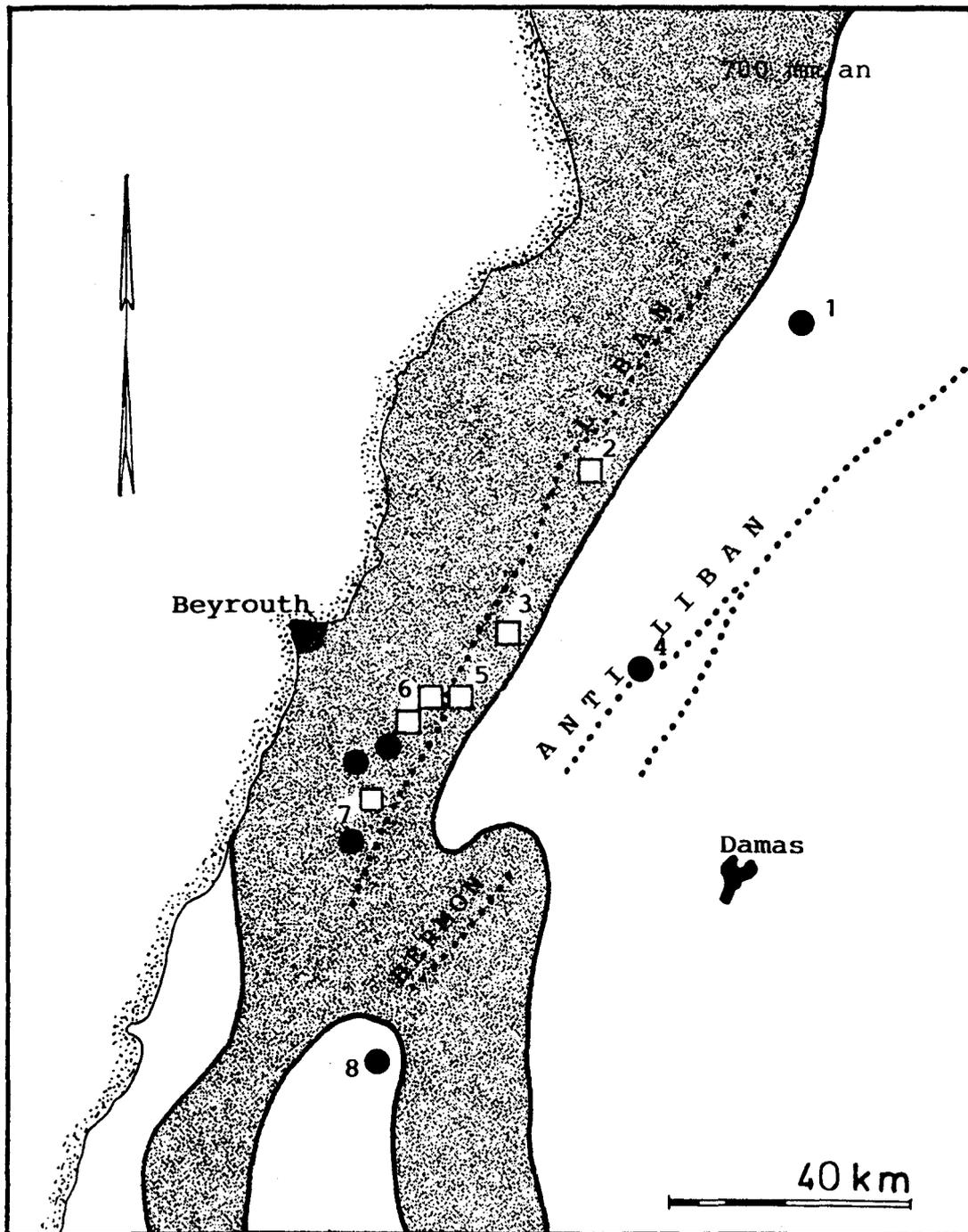


Figure 7.- Carte du Liban. La ligne pointillée représente la ligne des crêtes du Liban, de l'Anti Liban et du Hermon. L'espace en gris représente les régions à pluviosité supérieure à l'isohyète 700 mm/an. Les ronds représentent les stations à *R. nubila*, les carrés représentent les stations à *R. fasciata* (différentes sources). 1, l'Assi (Oronte) ; 2, Yammouné ; 3, Bardauni ; 4, Yahfufah ; 5, Qab Ilias ; 6, Damour ; 7, Aouali ; 8, Haute Galilée.

BIBLIOGRAPHIE

- ALOUF, N.J., 1977, Sur la présence du genre *Prosopistoma* au Liban. Description de *P. oronti* n. sp. et de *P. phoenicium* n.sp. (Ephemeroptera) Annls. Limnol., 13 : 133-139
- , 1983a, Contribution à la connaissance des cours d'eau du Liban : la zonation biologique du Nahr Qab Ilias. Annls. Limnol., 19 : 121-127
- , 1983b, Cycle de vie de *Gammarus laticoxalis* ssp. dans l'exurgence Shtaura (Liban). Note sur *Gammarus syriacus* de Shamsine. Hydrobiologia, 107 : 169-181
- , 1984, Cycle de développement de *Marthamea beraudi* Navás dans un cours d'eau du Liban. Annls. Limnol., 20 : 11-16
- , 1986, Biologie de *Gammarus laticoxalis laticoxalis* dans une rivière du Liban. Hydrobiologia. 133 : 45-57
- , 1989, Cycles de vie de quelques Plécoptères (Insecta) dans d'un ruisseau temporaire du Liban. Annls. Limnol., 25 : 139-143
- , 1991, Développement de Plécoptères (Insecta) dans un ruisseau permanent du Liban. Annls. Limnol., 27 : 133-139
- BOTOSANEANU, L. & GASITH, A., 1971, Contributions taxonomiques et écologiques à la connaissance des Trichoptères (Insecta) d'Israël. Isr. J. Zool., 20 : 89-129
- BUHOLZER, H., 1967, Larvenmorphologie und Verbreitung der schweizerischen *Rhyacophila*-arten (Trichoptera, Rhyacophilidae). Thèse doctorat, Zurich
- DECAMPS, H., Ecologie des Trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). Annls. Limnol., 3 : 399-577
- DIA, A., 1983, Recherches sur l'écologie et la biogéographie des cours d'eaux du Liban méridional. Thèse, Université Aix-Marseille III
- LAVANDIER, P., 1984, Dynamique des populations larvaires et régime alimentaire de *Rhyacophila tristis* Pictet (Trichoptera : Rhyacophilidae) dans un ruisseau de haute montagne. Annls. Limnol., 20 : 209-214
- LEPNEVA, S.G., 1964, Larvae and pupae of *Anulipalpia*. In fauna of the U.S.S.R., Trichoptera. vol. II (1), Nauka édit., Moskva-Leningrad
- MOUBAYED, Z., 1983, sur le développement larvaire de *Grouvellinus coyeyi* Allard, 1868 (Coleoptera-Elmidae) récolté dans la Bekaa-Liban. Annls. Limnol., 19 : 115-119
- MOUBAYED, Z., 1986, Recherches sur la faunistique, l'écologie et la zoogéographie de trois réseaux hydrographiques du Liban : L'Assi, le Litani et le Beyrouth. Thèse, Université Paul Sabatier Toulouse.
- MOUBAYED, Z. & BOTOSANEANU, L., 1985, Recherches sur les Trichoptères du Liban et principalement des bassins supérieurs de l'Oronte et du Litani (Insecta : Trichoptera). Bull. Zool. Mus. Univ. Amst., 10 : 61-76
- ULFSTRAND, S., 1968, Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). Oikos. 119 : 167-190
- ***, 1971, Carte pluviométrique du Liban. Rép. Lib. Min. Trav. Pub. et Trans. Dir. Gén. Avia. Civ. Beyrouth

Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note XII : L'espace sahélien du Tagant méridional (Mauritanie)

J.-P. BARRY⁽¹⁾, M.-F. COUREL⁽²⁾, J.-N. DECONINCK⁽³⁾, G. IPERTI⁽⁴⁾,
X. JAOUEN⁽⁵⁾, J. MUSSO⁽⁶⁾, J. RISER⁽⁷⁾, C. ROLANDO⁽⁸⁾

RESUME

L'analyse floristique et chorologique de la partie méridionale du Tagant confirme que l'on doit distinguer au Sahel deux ensembles : une zone sahélo-saharienne et une zone sahélo-soudanienne. Dans cette dernière s'organise une brousse tigrée qui ne trouve pas au Tagant les conditions biotiques nécessaires à son maintien et à son développement. Sa désorganisation actuelle porte témoignage de la dernière sécheresse qui remonte à 1970. Il en est de même pour les ravageurs et les prédateurs de la cochenille blanche (*Parlatoria blanchardi* Targ.) du palmier dattier de la partie septentrionale du Tagant (oued Tidjikja) où le facteur thermique prime le facteur hydrique, ce qui est à l'opposé de la partie méridionale (région d'El Haceira).

MOTS-CLES : Sahara/Sahel, phytoécologie, phytosociologie, entomofaune, palmier dattier, brousse tigrée

SUMMARY

The floristical and chorological analysis of the southern part of the Tagant region evidences two zones in the Sahel : a sahelio-saharian zone and a sahelio-sudanian zone. In the sahelio-sudanian zone of the Tagant, the biotic conditions necessary for keeping and spreading the «brousse tigrée» are now missing. The present disorganization of the «brousse tigrée» gives evidence about the last drought of 1970. So it is with the pests and predators of the scale (*Parlatoria blanchardi* Targ.) of the date palm tree in the northern part of the Tagant (Tidjikja wadi), where the thermic factor takes the lead of the hydric factor, what is contrary to the southern part (El Haceira region).

KEY WORDS : Sahara/Sahel, phytoecology, phytosociology, entomofauna, date palm tree, brousse tigrée

La brousse du Tagant sahélien est une brousse vivante, aux décors variés, où chaque halte offre au voyageur quelque nouvel attrait. (O. de Puigauveau, 1949, p. 107)

Le Tagant (figure 1) domine de 100 à 200 m un ensemble d'ergs qui l'isole des régions alentour et le rend difficile d'accès.

Le Tagant est un haut et sombre plateau de grès ancien dressé au coeur même de la Mauritanie... Au voyageur qui s'approche, il ne fait aucune promesse ; mais (si celui-ci) gravit une

des passes qui, de loin en loin, ébrèchent les hautes falaises,... et s'avance sur le plateau, il ne s'étonnera plus de ce nom berbère qui signifie Petite Forêt.

Pour les Maures, cette Forêt, le Tagant proprement dit, c'est le plateau qui est une avancée vers le nord du Sahel au rivage du Sahara, il fut

⁽¹⁾ Labo Ecologie Régions arides, Parc Valrose, 06034 NICE
⁽²⁾ CNRS IMAGEO, 191 rue St-Jacques, 75005 PARIS
⁽³⁾ Institut Supérieur Scientifique, BP 5026 NOUAKCHOTT, Mauritanie
⁽⁴⁾ INRA Labo Zoologie, Avenue du Cap, 06606 ANTIBES

⁽⁵⁾ 20 bis rue des Quatre Pompes, 29200 BREST
⁽⁶⁾ Centre Interuniversitaire de Calcul, Av. de l'Université, 83130 LA GARDE
⁽⁷⁾ UFR Géographie, Rue Violette 84000 AVIGNON
⁽⁸⁾ I.M.E.P. Case 461, Fac St-Jérôme, 13397 MARSEILLE CEDEX 13

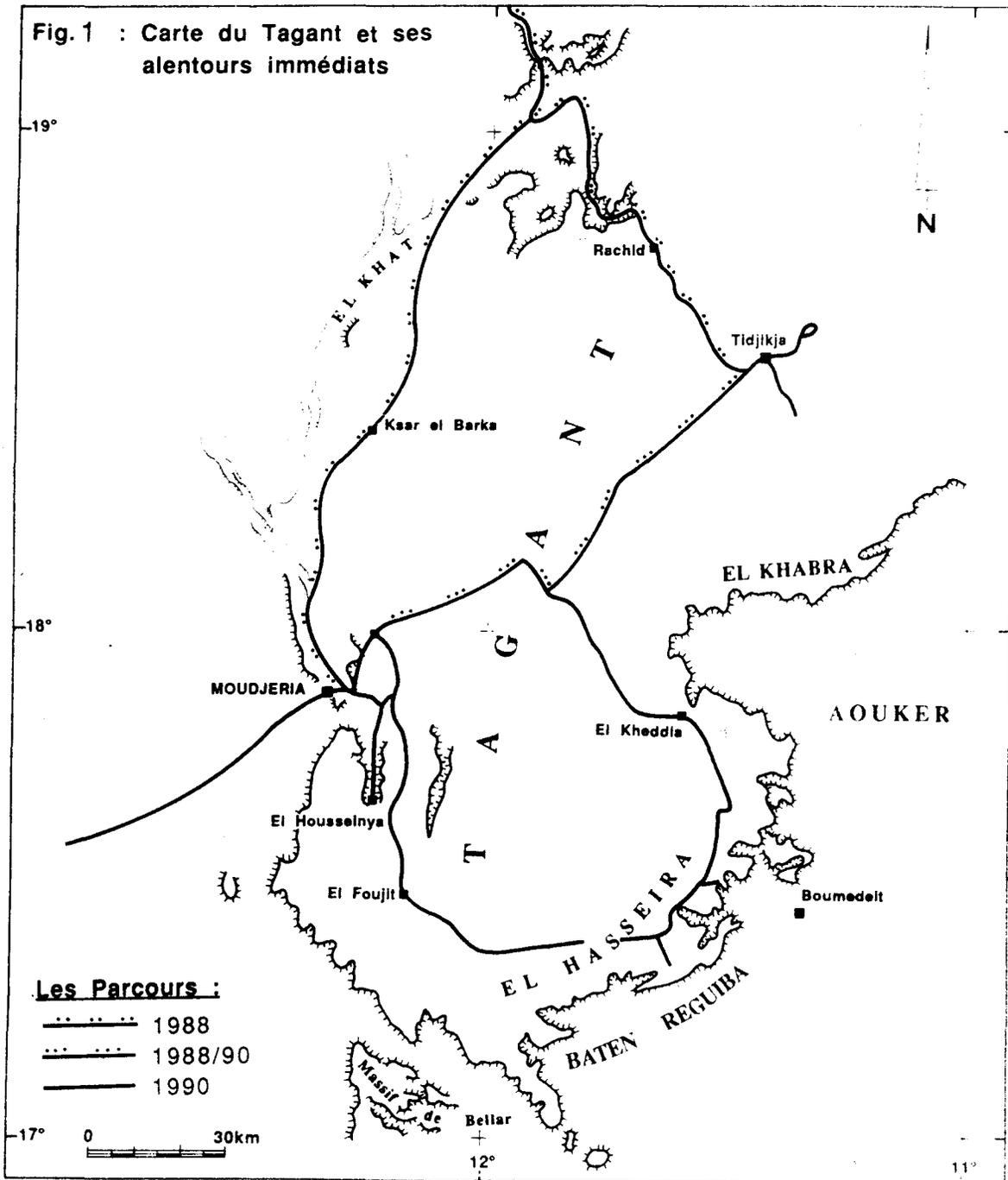


Figure 1.- Carte du Tagant et ses alentours immédiats

habité de très nombreux siècles... Un peu partout, et souvent très loin des agglomérations de ruines, les parties cultivables du plateau sont rayées de barrages primitifs, en grosses pierres plates, destinées à retenir l'eau des pluies et à soutenir les cultures étagées sur les pentes. Les Gangaras actuels cultivent le coton, le sorgho, et le riz, élèvent des troupeaux de zébus, de moutons, de chèvres... (de PUIGAUEAU, 1949, pp. 19, 20, 121, 124).

L'identification des charbons de bois (ROLANDO, publication en cours) recueillis sur un site néolithique au nord-ouest d'El Keiddia et datés 2830±60 BP vient par ailleurs à l'appui de l'appellation de «petite forêt» que donnaient les Berbères au Tagant. Ces charbons, très abondants, proviennent d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan et témoignent que cette espèce était, à cette époque, certainement bien représentée, par des individus nombreux et de taille importante.

En 1936, après trente ans de paix, les quarante-six palmeraies de l'ouest du Tagant totalisaient vingt-six mille arbres arrosés par six sources et plus de trois cents puits. A la même époque, la subdivision de Tijikja comptait vingt-huit groupes de palmeraies, quarante mille arbres femelles productifs. Actuellement, il y a au Tagant deux cent vingt mille dattiers (de PUIGAUEAU, 1949, p. 81).

Cette description de l'espace agricole est de 1949, qu'en est-il quarante ans plus tard ? La modification la plus spectaculaire est celle des palmeraies ! Les deux cent vingt mille palmiers-dattiers cultivés, entretenus avec soin en 1950, ne le sont plus guère (TOURNEUR et N'DIAYE, 1971 ; IPERTI, 1989 ; EL MOUSTAPHA, 1988). Il faut aussi préciser qu'en fonction de la pluviométrie, l'ensemble du Tagant ne peut pas être cultivé (150 à 300 mm de pluie). Les palmeraies occupent les oueds de sa partie septentrionale et méridienne, les cultures, céréalières essentiellement, sa partie centrale et méridionale. Par contre, toute sa surface est pâturée : pâturages camélins au nord, bovins au sud, ovins et caprins étant omni-présents.

Depuis cette époque, la physionomie du Tagant a-t-elle fondamentalement changé ? Probablement pas ou très peu mais comme il assure une continuité entre le monde saharien et le monde soudanien du plateau de l'Assaba qui le prolonge vers le sud (TOUPET, 1966), on ne peut être affirmatif surtout que les constats dignes de foi sont rares (ROSETTI, 1962 ; TOUPET, 1958 et 1963).

Une seule chose est certaine : l'ensemble des auteurs (ROSETTI, 1962 ; TOUPET, 1958 et 1963 ; MONOD, 1938, 1939 et 1957 ; BARRY *et al.*, 1988) ont montré que, du point de vue phytogéographique :

- sa partie septentrionale, complémentaire de l'Adrar T'Mar, ne présente guère de particularité : c'est le domaine de la steppe arborée saharienne de l'*Acacio-Panicion* Quézel ;

- sa partie méridienne voit, à la faveur d'une courte mais réelle saison des pluies de jours longs, l'organisation de la steppe arborée sahélienne de l'*Acacio-Aristidion* Barry.

Contrairement à l'ensemble du Sahel, le facteur clé n'est pas la pluviosité, car les réserves hydriques contenues dans certaines formations superficielles et les grès fracturés du Cambrien pallient ce déficit ; le facteur thermique constitue ici l'élément déterminant pour ce qui concerne d'abord l'entomofaune prédatrice des palmiers-dattiers.

L'ENTOMOFAUNE DES PALMERAIES

Dans les deux ensembles phytosociologiquement définis, on rencontre des palmeraies. Leurs besoins hydriques, en l'absence de toute précipitation régulière, sont satisfaits à partir des eaux superficielles comme les «guelta» et plus généralement à partir des eaux souterraines (sources, résurgences et nappes phréatiques des vallées).

Selon leur localisation en latitude, peut-on envisager la mise en évidence d'une différence spécifique ou d'abondance de l'entomofaune inféodée aux palmeraies ? Des relevés effectués sur 255 palmiers pris dans les parties méridionale et septentrionale portent :

- 1) sur le degré d'infestation d'un ravageur introduit (la cochenille blanche du palmier-dattier, *Parlatoria blanchardi* Targ.)

- 2) sur la richesse et la densité de ses principaux ennemis (*Coccinellidae* et *Nitidulidae*).

Ces données fournissent certains éléments de réponse :

- 1) Le degré d'infestation du dattier par la cochenille s'est révélé toujours plus important dans les palmeraies cultivées dans la partie Sahélo-saharienne, dont la moitié des arbres supportent en moyenne de 120 à 190 cochenilles par cm². Dans la partie méridionale, 70 % des dattiers supportent une moindre infestation comprise entre 60 et 120 cochenilles par cm². Cette tendance discriminatoire se confirme si l'on exa-

mine chacune des trois principales parties de l'arbre (le cœur, les couronnes intérieure et extérieure). Donc, on note un regain des attaques de la cochenille dans les climats plus chauds si les palmeraies sont convenablement irriguées.

2) S'agissant des prédateurs coccidiphages, on rencontre :

- deux espèces de *Coccinellidae* dans la partie méridionale : *Pharoscymnus ovoideus* Sic. et *Pharoscymnus semiglobosus* Karsch. et, dans la partie septentrionale, une seule espèce, *Pharoscymnus ovoideus*, la première citée,

- et vraisemblablement la même espèce de *Nitidulidae* (*Cybocephalus* sp.) dans les deux zones.

Néanmoins, à la même époque, il n'existe pas de différence significative de la densité des prédateurs chez les adultes de *Pharoscymnus ovoideus* (1,39 individus par palme au nord et 1,15 individus par palme au sud). Avec les *Cybocephalus* sp., on obtient des résultats équivalents, 8,3 adultes par palme au sud et 7,7 adultes par palme au nord. Une fois les conditions trophiques et hydriques remplies, l'aire de distribution des espèces de prédateurs reste sous la dépendance de la température de façon beaucoup plus stricte que pour un ravageur.

En conclusion, il est possible, par l'étude de l'entomofaune du palmier-dattier de caractériser les deux ensembles bioclimatiques distingués au Tagant en substituant au facteur hydrique le facteur thermique qui devient alors primordial.

LA VEGETATION DU TAGANT MERIDIONAL

Certes nous sommes au Sahel, mais déjà s'organise la savanne arbustive à *Commiphora africana* (A. Richard) Engler qui représente peut-être le climax actuel nord sahélien (BRUNEAU de MIRE et GILLET, 1956, p. 879) qui s'installe en Mauritanie selon H. BREMAN (1981) à partir de 200-250 mm pluie/an. Mais la présence conjointe de *Combretum aculeatum* Vent., *Combretum glutinosum* Perr. ex DC, *Sclerocarya birrea* (A. Richard) Hochst. vient singulièrement compliquer les choses, car ces espèces, toujours selon BREMAN (1981), nécessitent 300-350 mm pluie/an.

Devant cette mixité, comment considérons-nous la présence conjointe de *Commiphora africana* et *Combretum glutinosum* (BARRY et al., 1988) ? Dans le cas présent, la juxtaposition de *Commiphora africana* et *Combretum glutinosum* témoigne d'une situation atypique, car nous

sommes sous des conditions bioclimatiques sahéliennes. Ces espèces ne peuvent pas être considérées, dans la partie méridionale du Tagant, comme le passage entre zone sahélo-saharienne et zone sahélo-soudanienne défini par MONOD (1963, p. 603).

Une confirmation nous est fournie par un autre élément significatif de ces conditions originales du Tagant méridional : la présence de la brousse tigrée au sein des formations à *Commiphora africana*. La brousse tigrée d'El Haceïra est une formation végétale caractérisée par l'organisation des ligneux en lanières entre lesquelles se développe une strate herbacée inhabituelle aux brousses tigrées décrites communément en Afrique sahélo-soudanienne (CLOS-ARCEDUC, 1956 ; VALENTIN et CASENAVE, 1989).

LA BROUSSE A COMMIPHORA AFRICANA ET LA BROUSSE-TIGREE

La partie méridionale du Tagant, région d'El Haceïra, dominant le *baten* Regueibat et le golfe saharien de l'Aouker, présente une brousse tigrée actuellement dégradée, réduite à quelques îlots boisés épars.

Cette formation si particulière a été décrite par CLOS-ARCEDUC (1956) l'inventeur de la brousse tigrée :

- A l'Est de Niamey (Niger) par 13°-14° N sous une pluviosité comprise entre 500-750 mm/an. Plus on va vers le sud, plus les bandes de reg entre les buissons sont minces. Vers 13°20', on trouve des zones de grès argileux où l'on passe par transitions insensibles d'une distribution en bandes régulières vers une lisière à une brousse ordinaire homogène (CLOS-ARCEDUC, 1956, p. 679).

- Dans le Gourma (Mali) entre Hombori et Douentza par 14°-15°30' N pour une pluviosité identique.

- A l'Ouest de Mopti (Mali) par 15-16° N pour une pluviosité avoisinant 500 mm/an.

Elle existe en Mauritanie dans la région de Néma (250 mm) et de Kaedi (400 mm).

Nous la trouvons au Tagant (figure 1) entre 17°20' -17°35' N et 11°35'-12°10' W pour une pluviosité oscillant entre 250-300 mm/an (Moudjeria 17°56' N, 12°21' W - 227 mm/an en 19,5 jours).

Elle occupe de préférence les interfluves et s'étire le long de la ligne de partage des eaux entre le bassin de l'Aouker et celui de la Tamourt en Naaj selon un axe sud-ouest nord-est sur une

distance de 50 km environ et 20 km de large au maximum. Si l'on se réfère aux photographies aériennes de la mission de 1956-1957, on l'évalue à 400 km². Actuellement, on constate :

- 1) Une structure de steppe boisée qui se substitue en partie à la brousse tigrée.
- 2) La strate herbacée est dominante (plus de 75 %).
- 3) La strate arborée lâche présente de nombreux troncs morts, détruits, écroulés ou non, conséquence du dernier épisode sec (1972-1984). Ça et là des alignements de gravillons noirs, plus ou moins stériles, s'étalent longitudinalement ; à l'inverse, les anciennes bandes boisées sont beaucoup plus désorganisées.

L'analyse phytosociologique ne fait que confirmer l'absence de diversité entre la brousse tigrée et les formations à *Commiphora africana* et Combrétacées environnantes ainsi que l'ont constaté d'autres auteurs (AMBOUTA, 1984).

Nous avons réuni sur le tableau 1 et figure 2 les relevés de la zone sahélo-soudanienne se rapportant à la brousse à *Commiphora africana* et Combrétacées (89111221 à 89111703 = 26 relevés) et ceux se rapportant à la brousse tigrée, essentiellement localisée à la région d'El Haceira (89110908 à 89110906 = 22 relevés) ; on constate que l'ensemble des relevés se situe dans l'*Acacio-Aristidion*.

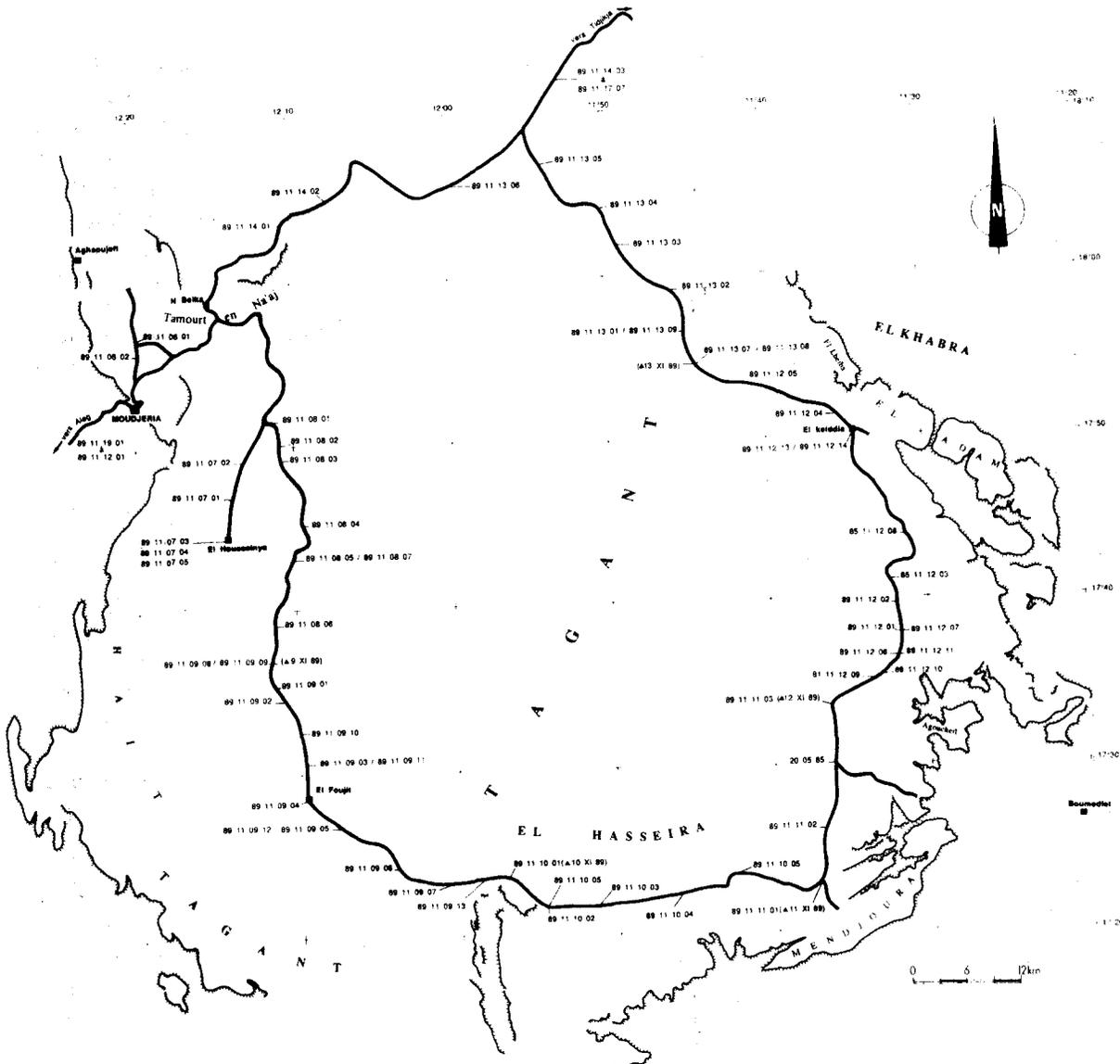


Figure 2.- Carte des parcours et position des relevés

L'*Acacio-Panicion* appauvri (89110902 à 89111703) ou non (89112111 à 89111204) se maintient partout modestement ce qui traduit, conjointement, une individualisation inégale de la zone sahélo-saharienne (89111308 à 89111703) et conforte notre hypothèse d'une division du Sahel en deux zones. Il en est de même pour les espèces électives de la zone sahélo-soudanienne qui ne s'installent avec vigueur qu'à partir du relevé 89111207 ; on note une plus grande constance de *Commiphora africana*, *Combretum glutinosum*, *Adenium obesum* (Forsk.) Roemer et Schultes, *Piliostigma rufescens* Benth.

On doit reconnaître que la brousse tigrée est riche en espèces de la zone sahélo-soudanienne mais présente toujours un peu d'*Acacio-Panicion* (89110908 à 89111202) qui disparaît insensiblement (89111503 à 89110906), laissant la place à un *Acacio-Aristidion* bien organisé. Par ailleurs, on note conjointement que cette brousse tigrée, présentant ou non des restes de l'*Acacio-Panicion*, est synonyme d'affranchissement définitif du pays saharien (89111503 à 89110906) par l'arrivée d'espèces sahélo-soudanienne : *Euphorbia sudanica* A. Cheval., *Caralluma retrospiciens* N.E. Br., *Guiera senegalensis* J.F. Gmelin, *Cissus quadrangularis* L., *Grewia flavescens* Juss., *Entada africana* Guill. et Perr., *Dichrostachys glomerata* (Forsk.) Chiov.

La formation typique du Sahel, l'*Acacio-Aristidion*, trouve dans cette région méridionale une diversité inhabituelle d'expression.

LA DIVERSITE DE L'ACACIO-ARISTIDION

Presque tous les relevés (tableau 2) présentent une très modeste steppe saharienne (89111103 à 89110703) avec les caractéristiques mauritaniennes : *Capparis decidua* (Forsk.) Edgew., *Fagonia latifolia* Delile, *Jatropha chevalieri* Beille. Ces éléments, peu abondants, sont tous incorporés à la formation sahélienne de l'*Acacio-Aristidion* omni-présente.

Si nous comparons ces relevés avec ceux effectués dans des formations semblables de la partie méridienne du Tagant (BARRY *et al.*, 1988, tableau 3), on constate qu'aucune différence significative n'existe, ce qui confirme bien que :

- la totalité de la zone sahélienne est caractérisée par *Aristida mutabilis* Trin. et Rupr., *Aristida funiculata* Trin. et Rupr., *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. ex Poiret, *Cenchrus biflorus* Roxb., *Schoenefeldia gracilis* Hunth. ;
- sa partie septentrionale, sahélo-saharienne,

présentant encore quelques espèces du cortège de l'*Acacio-Panicion*, est individualisée par *Combretum aculeatum* (relevés n° 89110807 à 89110702), *Euphorbia balsamifera* Aiton, *Indigofera colutea* (Burm. fil.) Merrill, *Stipagrostis hirtigluma* (Steudel ex Trin. et Rupr.) De Winter ; on constate que c'est par l'absence d'éléments de l'*Acacio-Panicion* que l'on caractérise l'*Acacio-Aristidion* typique (89111209 à 89111707).

On peut probablement admettre que le dernier épisode sec a favorisé le maintien du cortège de la steppe arborée saharienne, beaucoup plus apte à résister à toutes péjorations hydriques que celui de la steppe arborée sahélienne, notamment ses espèces vivaces. Dès que des conditions bioclimatiques à nouveau favorables ont existé, les espèces qui avaient le mieux survécu se sont plus rapidement régénérées que les autres.

C'est ainsi que les espèces xérophiiles de l'*Acacio-Panicion* se sont substituées à celles, relativement plus mésophiles, de l'*Acacio-Aristidion*. Ne constate-t-on pas sur le terrain une grande abondance de jeunes pieds d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan, *Acacia ehrenbergiana* Hayne, *Panicum turgidum* Forskal dans les espaces ruinés par la sécheresse ? Par ailleurs, est-il normal que l'*Aervo-Fagonion*, électif des regs les plus désolés, se maintienne, voire s'étende ? Cela est-il temporaire ? On ne sait ! Cela traduit-il une avancée du front xérique vers le sud ? Peut-être.

CONCLUSION

Le Tagant fut occupé des siècles durant par les Gangaras et, encore de nos jours, par les Idei bou Cât qui ont trouvé derrière la barrière protectrice du Krâ a Naga et de ses montagnes, d'excellents pâturages pour leurs troupeaux en même temps que de bonnes terres pour leurs cultures de mil (de PUIGAUDEAU, 1949, p. 106).

Si dans les larges vallées se côtoient encore les champs de mil et les palmeraies, l'espace pastoral semble de plus en plus délaissé, ce qui peut expliquer l'importante biomasse fourragère observée sur les plateaux. Dans l'espace sahélien du Tagant méridional, l'habituelle distinction entre zone sahélo-saharienne et sahélo-soudanienne est artificielle, car la présence des espèces sahélo-soudanienne n'est due qu'à l'existence de conditions hydriques particulières, indépendantes de la pluviométrie générale et les températures ont ici une importance non négligeable sur la distribution de l'entomofaune des palmeraies. C'est un exemple incontestable au Sahel

du poids des facteurs édaphiques par rapport aux facteurs climatiques.

BIBLIOGRAPHIE

- AMBOUTA K., 1984 - Contribution à l'édaphologie de la brousse tigrée de l'Ouest nigérien. *Thèse Doct. Ing., Univ. Nancy I*, 127 p.
- BARRY J.-P., JAOUEN X., MUSSO J., RISER J. 1988 - Le problème des divisions bioclimatiques au Sahara. Note IX : entre Sahara et Sahel : le Tagant. *Biogéographie et géomorphologie. Ecologia mediterranea XIV, (1/2) : 155-183.*
- BREMAN H., 1981 - Le trajet Nouakchott-Kankossa, première reconnaissance. *Projet I.T.C. n° 3.34.21, APPAM : 20 p.*
- BRUNEAU de MIRE Ph., GILLET H., 1956 - Contribution à l'étude de la flore du massif de l'Air. *Journ. Agric. trop. Bot. appl. Fr., III, 5 à 12 : 221-247, 422-438, 701-759, 857-886.*
- CASENAVE A., VALENTIN C., 1989 - Les états de surface de la zone sahélienne, influence sur l'infiltration. *ORSTOM édit., Paris, 229 p.*
- CLOS-ARCEDUC M., 1956 - Etude sur photographies aériennes d'une formation végétale sahélienne : la brousse-tigrée. *Bull. de l'IFAN, XVIII, A, 3 : 677-684, 3 clichés.*
- EL MOUSTAPHA M. O. M., 1988 - Lutte contre la cochenille blanche du palmier-dattier. *Mémoire D.E.A. Université de Nice, ronéoté : 45 p.*
- IPERTI G., 1989 - Eléments de défense contre la menace biologique au Sahel. Analyse de l'interface Homme/Biotope dans le milieu sahélien à travers l'évolution phytosanitaire des palmeraie du Tagant. *CR. INRA, Ronéoté : 7 p., 1 carte.*
- MONOD Th. 1938 - La vie dans les régions désertiques de l'Ancien Monde. Notes botaniques sur le Sahara occidental et ses confins sahéliens. *Mém. Soc. biogéogr., VI : 351-374.*
- MONOD Th. 1939 - Contributions à l'étude du Sahara occidental. 2 - Phanérogames. *Pub. Comité d'Etudes. historiques. et scientifiques de l'AOF, série B, n° 5 : 52-211.*
- MONOD Th. 1957 - Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique (rapport présenté à la réunion de spécialistes sur la phytogéographie). Yangambi 29 juillet-8 août 1956. *Cons. scient. Af. Nord, Sahara, 24 : 147 p., C.S.A. Londres.*
- MONOD Th. 1963 - Après Yangambi (1956). Notes de phytogéographie africaine. *Bull. Inst. fr. Afr. noire, Sénégal, XXV, série A (2) : 594-619.*
- PUIGAUDEAU O. de, 1949 - Tagant (Mauritanie). *Edit. René Juillard, Paris, 236 p.*
- ROSSETTI C., 1962 - Prospection écologique. Etudes en Afrique occidentale. Observations sur la végétation : conclusions sur les travaux entrepris de 1959 à 1961. *UNESCO/FAO/UNST/IDL/ES/5 : 71 p. ronéoté.*
- TOUPET Ch., 1958 - La vallée de la Tamourt en Naaj (Tagant). Problèmes d'aménagement. *Bull. IFAN, série B, 1-2, 20 : 68-110, 6 fig., 3 cartes H.T.*
- TOUPET Ch., 1963 - L'évolution de la nomadisation en Mauritanie sahélienne. *UNESCO - Recherches sur la zone aride - XIX. Nomades et nomadisme au Sahara : 67-79.*
- TOUPET Ch., 1966 - Etude du milieu physique du massif de l'Assaba (Mauritanie). *IFAN, Dakar. Initiations et études africaines n° XX : 152 p., 18 photos, 1 carte H.T.*
- TOURNEUR J.-C., N'DIAYE A., 1971 - Intervention bio-écologique contre la cochenille blanche du Palmier-dattier *Parlatoria blanchardi* Targ. (*Coccoidea-Diaspididae*) dans le Tagant mauritanien par l'introduction de la coccinelle *Chilocorus bipustulanus* var. *iranensis*. *Fruits, vol. 26, n° 42 : 847-857.*

Tableau 1 - La brousse à *Commiphora africana* et *Combretacées*.
 89111211 à 89111703 - *Acacio-Aristidion* Sahélo-Soudanien
 89110908 à 89110906 - La brousse tigrée.

	Fre que nce	Pre sen ce	A d m ment	Recou vre ment	888888888	888888888	888888888	8888888888888	888888888
					111111111	111111111	111111111	1111111111111	111111111
					100011111	111111111	01110011	0000111111111	100000110
					278933442	235466332	93226837	9999900001122	599999009
					100000000	000000000	00110000	0000000000000	011011000
					113134173	714412564	28342473	8934723461212	301523156
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES									
Groupe de la Bordure Saharienne									
Ordre : <i>Helianthemetalia lippii</i>									
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara septentrional.									
<i>Salvia aegyptiaca</i> L.	1	I	+	1.0	+.....
Ordre : <i>Gymnocarpo-Atractyletalia serratuloidis</i> .									
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara septentrional.									
<i>Fagonia glutinosa</i> Delile	2	I	+	2.1+
Alliance : <i>Antirrhino-Pituranthion scopariae</i> .									
Sahara central et Sahara septentrional.									
<i>Ziziphus lotus</i> L. subsp. <i>saharae</i> Maire	3	I	+	3.1	+......++
<i>Seetzenia africana</i> R., Br.	1	I	+	1.0+
LES REGS ET OUEDS OMNI-SAHARIENS									
Classe : <i>Asterico-Pergulariетеа tomentosae</i> .									
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).									
<i>Colocynthis vulgaris</i> (L.) Schrader	29	III	+	93.8	+.++2+++	+++++1+.	++....1.	1+....++....+++	+.+......
<i>Heliotropium bacciferum</i> Forskal	22	III	+	95.8	...+.+2..	++1++1+++	11.....	++....++....+	+++......
<i>Trichodesma africanum</i> (L.) Lehm.	8	II	+	8.3	+......+	+.+.+.+	+.+......
LES REGS									
Alliance : <i>Aervo-Fagonion</i> .									
Complexe Mediterraneo Saharo-sindien (Holarctis).									
Sahara central et Sahara septentrional.									
<i>Neurada procumbens</i> L.	1	I	+	1.0+
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).									
Omni-Sahara									
<i>Fagonia olivieri</i> Boiss.	4	I	+	13.5	..+......	..+1.....
<i>Schouwia purpurea</i> (Forskal) Schweinf.	1	I	+	1.0+
Transition Saharo-Sahélienne.									
<i>Aerva javanica</i> (Burm. fil.) Juss. ex Schultes	14	II	+	85.4+.2..+2+++.+....+.....
<i>Farsetia stylosa</i> R., Brown	13	II	+	522.92....	+3.++1+.4	.4....4.+	+......
<i>Tribulus terrester</i> L.	6	I	+	6.3++
<i>Fagonia arabica</i> L.	3	I	+	12.5+
<i>Convolvulus microphyllus</i> Sieber	1	I	+	1.0+

Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara

LES OUEDS

Groupe de l'Acacia-Panicum turgidum
Alliance : Acacio-Panicion

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis).
Omni-Sahara.

Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	18	III	+	170.8	..+111.+.	..+++.1.+.11+1.3+1.+.
Acacia ehrenbergiana Hayne	22	III	+	210.4	3++1..1.+	1.+++..++1	+2..+.+11.11++
Panicum turgidum Forskal	12	II	+	47.9
Cymbopogon schoenanthus (L.) Sprengel	21	III	+	57.3

Sahara central et Sahara septentrional

Aristida adscensionis L.	23	III	1	516.7	4...+...+	+.....+	..+.....	++..+.3+.2+21	..+4++3++.
Cleome arabica L.	15	II	+	51.0	..+.....	..+.....	..+2+...+	..+.....	..+...+.
Grewia tenax (Forsk.) Fiori	10	II	+	10.4	..+.....	..+.....	..+.....	..+.....	..+...+.
Psoralea plicata Delile	3	I	+	12.5
Aristida caerulescens Desf.	1	I	+	1.0
Pancratium trianthum Herbich	6	I	+	6.3
Cenchrus ciliaris L.	1	I	+	1.0

Transition Saharo-Sahélienne.

Balanites aegyptiaca (L.) Delile	21	III	+	40.6	1.+.+.+.+	1.....++	..++..+...+++.
Maerua crassifolia Forskal	16	II	+	35.4	..+...+.	..+1++++	..+...1.
Calotropis procera Willd.	16	II	+	44.8	++++11+.	..+...+	..+.....+1	..+...+.
Eragrostis barrelieri Daveau	10	II	+	19.8	1.....+	..+.....	..+.....	..+.....	+++..+..
Leptadenia pyrotechnica (Forsk.) Decne	6	I	+	6.3+...+
Cassia italica (Miller) Lam. ex F.W. Andrews	7	I	+	42.7+...+
Chrozophora brocchiana (Vis.) Schweinf.	2	I	+	2.1
Atractylis aristata Batt.	1	I	+	1.0
Euphorbia granulata Forskal	6	I	+	6.3
Cassia nigricans Vahl	3	I	+	38.5
Salvadora persica Garcin	2	I	+	2.1

Acacio-Panicion (Groupe mauritanien)

Capparis decidua (Forsk.) Edgew.	14	II	+	24.0	..+...++1.++.	..++..+...+++
Jatropha chevalieri Beille	13	II	+	22.9+1++++..+...+..++
Fagonia latifolia Delile	5	I	+	14.6+...+
Limeum viscosum (Gay) Fenzl	3	I	+	3.1
Caylusea hexagyna (Forsk.) Maire	2	I	+	2.1
Tephrosia obcordata (Lam. ex Poiret) Baker	3	I	+	3.1
Indigofera oblongifolia Forskal	2	I	+	11.5
Malcolmia aegyptiaca Sprengel	2	I	+	2.1
Euphorbia scordifolia Jacq.	2	I	+	2.1
Cocculus pendulus (J.R. Forster) Diels	2	I	+	2.1
Cleome brachycarpa Vahl ex DC.	1	I	+	1.0
Hibiscus asper Hooker fil.	1	I	+	1.0
Acacia scorpioides (L.) Cheval. subsp. nilotica (Benth.) Cheval.	1	I	+	36.5
Ipomea asarifolia (Desr.) Roemer & Schultes	1	I	+	1.0

Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara

LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES ET SAHELO-SOUDANIENNES

Classe : Boerhaviaceae-Tephrosiacea
 Complexe Sahelo-Soudanien.

Boerhavia repens L.	4	I	+ 113.3	.+.....4.++
Boerhavia coccinea L. subsp. viscosa (Lag. & Rodr.) R.M. Mosc.	4	I	+ 13.5+1..++
Tephrosia purpurea (L.) Pers.	11	II	+ 46.9	.2++.....++++
Indigofera hochstetteri Baker	14	II	+ 14.6	+.++.....++++
Rhynchosia minima (L.) DC var. memmonia (Delile) Cooke	9	II	+ 86.5++++
Enneapogon desvauxii Beauv.	2	I	+ 11.5
Tephrosia quartiniiana Cupodontis	4	I	+ 4.2++++
Corchorus depressus (L.) Stocks	1	I	+ 10.4
Trianthema pendandra L.	5	I	+ 5.2++++
Leptothrium senegalense (Kunth) W.D., Clayton	5	I	+ 5.2++++

LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES

Groupe de l'Acacia-Aristida pl.sp.
 Alliance : Acacio-Aristidion mutabilis

Complexe Saharo-Sahélien

Aristida mutabilis Trin. & Rupr.	37	IV	2 1107.3	.131+34+3	32131++3+	11++1.++	2+222....313+	++2..2..
Aristida funiculata Trin. & Rupr.	11	II	+ 11.5+++++
Cenchrus biflorus Roxb.	35	IV	1 334.4	+++1+++.	+1++++.+	31....++	1++4+....+++	.2+1..+1..
Boscia senegalensis (Pers.) Lam. ex Poiret	44	V	1 808.3	1+221+3.2	22++1+12+	2+++11+	2+3112+1+2.12	+12.22.1
Schoenefeldia gracilis Kunth	25	III	1 728.1	.442..+.++++
Enteropogon prieurii (Kunth) W.D., Clayton	18	III	+ 200.0
Ziziphus mauritiana Lam.	13	II	+ 13.5
Enneapogon scaber Lehm.	11	II	+ 11.5
Indigofera sessiliflora DC	3	I	+ 3.1
Corchorus tridens L.	8	II	+ 17.7
Tragus racemosus (L.) All.	2	I	+ 2.1
Panicum laetum Kunth	12	II	+ 21.9
Cleome scaposa DC	4	I	+ 4.2
Grewia bicolor Juss.	7	I	+ 42.7
Cassia tora L.	5	I	+ 40.6
Chascanum marrubiifolium Fenzl ex Walpers	2	I	+ 2.1
Eragrostis tremula Hochst. ex Steudel	2	I	+ 2.1
Ctenium elegans Kunth	3	I	+ 3.1
Boscia angustifolia A. Richard	3	I	+ 3.1
Blepharis linariifolia Pers.	1	I	+ 10.4

Acacio-Aristidion Sahélo-Saharien

Combretum aculeatum Vent.	17	III	+ 71.9
Euphorbia balsamifera Aiton	25	III	1 565.6
Cenchrus prieurii (Kunth) Maire	16	II	+ 54.2
Acacia senegal (L.) Willd.	10	II	+ 38.5
Anogeissus leiocarpus (DC.) Guill. & Perr.	3	I	+ 3.1
Acacia seyal Delile	2	I	+ 37.5
Stipagrostis hirtigluma (Steudel ex Trin. & Rupr.) De Winter	5	I	+ 5.2
Rogeria adenophylla Gay ex Delile	7	I	+ 136.5
Indigofera colutea (Burm. fil.) Merrill	7	I	+ 7.3
Tribulus longipetalus Viv. subsp. alatus (Delile) Ozenda & Quezel	2	I	+ 2.1
Glossonema boveanum (Decne) Decne	1	I	+ 1.0
Polygala erioptera DC	1	I	+ 1.0
Abutilon pannosum (Forster fil.) Schlecht.	3	I	+ 80.2
Amaranthus graecizans L.	9	II	+ 9.4

Acacio-Aristidion Sahélo-Soudanienne

La steppe à Commiphora africana et Combretaceae

Commiphora africana (A. Richard) Engler	32	IV	+ 162.5+	11+1++++	++++...	..+1+++1+111+	..+1++21+
Combretum glutinosum Perr. ex DC.	10	II	+ 10.4	..+.....+.....+.....	..+.....
Adenium obesum (Forsk.) Roemer & Schultes	16	II	+ 26.0+.....
Piliostigma rufescens Benth.	6	I	+ 15.6
Adansonia digitata L.	6	I	+ 15.6
Combretum micranthum G. Don	5	I	+ 5.2
Alysicarpus ovalifolius (K. Schum. & Thonn.) J. Leonard	5	I	+ 5.2
Acacia laeta R. Br.	3	I	+ 12.5
Cordia sinensis Lam.	5	I	+ 14.6
Cleome paradoxa R. Br.	4	I	+ 4.2
Grewia villosa Willd.	4	I	+ 4.2
Dalbergia melanoxylon Guill. & Perr.	1	I	+ 1.0
Geigeria alata (DC.) Olivier & Hieron.	1	I	+ 1.0
Heliotropium supinum L.	1	I	+ 1.0
Momordica balsamina L.	1	I	+ 1.0
Hibiscus micranthus L.	1	I	+ 1.0
Euphorbia sudanica A. Cheval.	3	I	+ 3.1
Caralluma retrospiciens (Ehrenb.) N.E. Br.	3	I	+ 3.1
Guiera senegalensis J.F. Gmelin	3	I	+ 3.1
Cissua quadrangularis L.	1	I	+ 1.0
Coccinia grandis (L.) J.O. Voigt	1	I	+ 1.0
Grewia flavescens Juss.	1	I	+ 1.0
Entada africana Guill. & Perr.	1	I	+ 1.0
Dichrostachys glomerata (Forsk.) Chiov.	1	I	+ 1.0
Echinochloa colona (L.) Link	1	I	+ 1.0

LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES

LES ERCS

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis)
Omni-Sahara

Morettia canescens Boiss.	11	II	+ 133.3	1++.....+	..+2+..++.....	3+.....
Sahara central et Sahara septentrional								
Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	1	I	+ 10.4
Forskalea tenacissima L.	1	I	+ 1.0
Stipagrostis acutiflora (Trin. & Rupr.) De Winter	2	I	+ 37.5
Cyperus conglomeratus Rottb.	1	I	+ 1.0
Sahara méridional et saharo-sahélien								
Sesbania sesban (L.) Merr.	1	I	+ 36.52
Sesbania leptocarpa DC.	1	I	+ 1.0
Indigofera aspera Perr. ex DC.	2	I	+ 2.1
Indigofera diphylla Vent.	1	I	+ 1.0

LES ESPECES DES MILIEUX HUMIDES SAHELO-SOUDANIENS

Sesuvium portulacastrum (L.) L.	2	I	+ 2.1+.....+
Alternanthera maritima (Mart.) St-Hil.	2	I	+ 192.75..1
Corchorus olitorius L.	1	I	+ 1.0+

LES FORMATIONS ANTHROPIQUES

Les formations des cultures et des stades post-cultureaux

Association à Gisekia pharnaceoides et
Dactyloctenium aegyptiacum

Dactyloctenium aegyptium (L.) Beauv.	7	I	+ 16.7+++1+.....
Gisekia pharnaceoides L.	2	I	+ 2.1
Mollugo nudicaulis Lam.	9	II	+ 18.8	..+.....+	..1+..++
Achyranthes aspera L.	4	I	+ 4.2++
Portulaca oleracea L.	3	I	+ 3.1
Gossypium herbaceum L.	1	I	+ 1.0

Tableau 2 - La diversité de l'Acacio-Aristidion

					888888888888	8888888	88888	888888888
					999999999999	9999999	99999	999999999
					111111111111	1111111	11111	111111111
					111111111111	1111111	11111	111111111
					100001111111	0111010	20111	011101111
	Fré	Pré	A	Recou	16888245599	8277877	07354	722274777
	quen	sen	d	vre	000000000000	0000000	00000	000000000
	ce	ce	m	ment	311565232112	7825242	14926	390655167
LES GROUPEMENTS CLIMATIQUES								
GROUPE de la Bordure Saharienne								
Ordre : Helianthemalia lippii								
Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis)								
Sahara septentrional								
Salvia aegyptiaca L.	1	I	+	1.5
Alliance : Antirrhino-Pituranthion scoparii								
Sahara central et Sahara septentrional								
Ziziphus lotus L. subsp. saharae Maire	2	I	+	3.0
LES REGS ET OUEDS OMNI-SAHARIENS								
Classe : Asterico-Pergularietea tomentosae								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis)								
Colocynthis vulgaris (L.) Schrader	24	IV	+	63.6	+++.....	+++.....	1+..	+++.....
Heliotropium bacciferum Forskal	25	IV	+	181.8	.22.+++1+++
Trichodesma africanum (L.) Lehm.	4	I	+	19.7
LES REGS								
Alliance : Aervo-Fagonion								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis)								
Omni-Sahara								
Fagonia olivieri Boiss.	5	II	+	21.2
Schouwia purpurea (Forskal) Schweinf.	1	I	+	1.5
Transition Saharo-Sahélienne								
Farsetia stylosa R. Brown	14	III	+	353.0
Neurada procumbens L.	3	I	+	4.5
Aerva javanica (Burm.fil.) Juss. ex Schultes	11	II	+	16.7
Tribulus terrester L.	9	II	+	27.3
Limeum indicum Stokes ex T. Anders	1	I	+	1.5
Fagonia arabica L.	2	I	+	3.0
Convolvulus microphyllus Sieber	2	I	+	3.0
LES OUEDS								
GROUPE de l'Acacia-Panicum turgidum								
Alliance : Acacio-Panicion								
Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis)								
Omni-Sahara								
Acacia tortilis (Forskal) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan	11	II	+	347.0	.33+121.++1
Acacia ehrenbergiana Hayne	9	II	+	204.5	3...21+...1
Panicum turgidum Forskal	13	III	+	47.0	.1...1+++..
Cymbopogon schoenanthus (L.) Sprengel	6	II	+	9.1
Sahara central et Sahara septentrional								
Psoralea plicata Delile	5	II	+	59.1
Aristida adscensionis L.	6	II	+	300.0
Pancratium trianthum Herbich	4	I	+	6.1
Cleome arabica L.	4	I	+	6.1
Grewia tenax (Forskal) Fiori	1	I	+	1.5
Conchrus ciliaris L.	1	I	+	1.5
Transition Saharo-Sahélienne								
Maerua crassifolia Forskal	17	III	+	66.7	.1...++1++
Balanites aegyptiaca (L.) Delile	13	III	+	156.7	.19+11...21
Calotropis procera Willd.	11	II	+	240.9
Lepadenia pyrotechnica (Forskal) Decne	5	II	+	72.7	.21...++...
Euphorbia granulata Forskal	8	II	+	12.1
Eragrostis barrelieri Daveau	7	II	+	37.9	1+.....
Cassia nigricans Vahl	4	I	+	19.7
Cassia italica (Miller) Lam. ex F.W.Andrews	2	I	+	3.0
Chrozophora brocchiana (Vis.) Schweinf.	2	I	+	3.0
Atractylis aristata Batt.	2	I	+	3.0
Salvadora persica Garcin	1	I	+	1.5
Acacio-Panicion (Groupe Mauritanien)								
Capparis decidua (Forskal) Edgew.	4	I	+	6.1
Fagonia latifolia Delile	2	I	+	3.0
Limeum viscosum (Gay) Fenzl	3	I	+	4.5
Jatropha chevalieri Beille	2	I	+	30.3
Cayusea hexagyna (Forskal) Maire	2	I	+	3.0
Tephrosia obcordata (Lam. ex Poiret) Baker	5	II	+	21.2
Indigofera oblongifolia Forskal	2	I	+	3.0
Euphorbia scordifolia Jacq.	1	I	+	15.2
Cleome brachycarpa Vahl ex DC.	1	I	+	1.5
Hibiscus asper Hooker fil.	1	I	+	1.5
Cucumis ficifolius A. Richard	1	I	+	1.5
Panicum walense Mez	1	I	+	1.5
Pennisetum divinum (Forskal ex Cmel.) Henri	1	I	+	53.0

LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES ET SAHELO-SOUDANIENNES

Classe : Boerhavia-Tephrosietea purpureae
Complexe Sahélo-Soudanien

Boerhavia repens L.	6	II	+	60.6	...+.....2.	...+..	..+..+
Tephrosia purpurea (L.) Pers.	4	I	+	19.7+1	..+..+
Indigofera hochstetteri Baker	8	II	+	12.1	...+.....+++
Rynchosia minima (L.) DC var. memnonia (Delile) Cooke	6	II	+	9.1	...+.....++	..+..+
Enneapogon desvauxii Beauv.	2	I	+	3.0+++
Tephrosia quartiniiana Cupodontis	1	I	+	1.5++
Corchorus depressus (L.) Stocks	2	I	+	3.0+++
Trianthema pentandra L.	2	I	+	3.0++..

LES STEPPES ARBOREES SAHELIENNES

GROUPE de l'Acacia-Aristida pl.sp.
Alliance : Acacio-Aristidion mutabilis

Complexe Saharo-Sahélien

Aristida mutabilis Trin.& Rupr.	26	IV		21254.5	.33+.431+++	+3.2212	.3112	..+22.22
Aristida funiculata Trin.& Rupr.	3	I	+	4.5+..
Boscia senegalensis (Pers.) Lam. ex Poiret	25	IV		1451.5	21+1+22+2..	31.+1.	..+1	1+1+..+
Cenchrus biflorus Roxb.	20	III		1409.1	+32+.....	...+..	...+	.41+1...+
Schoenefeldia gracilis Kunth	10	II		1660.6	2.1.4.2.....	...+3.3	.2...	..1.2....
Corchorus tridens L.	6	II	+	60.6	...2+.....	...+..+..
Tragus racemosus (L.) All.	5	II	+	7.6+.....+..
Enteropogon prieurii (Kunth) W.D. Clayton	6	II	+	9.1	...+.....+..
Ziziphus mauritiana Lam.	6	II	+	9.1	...+.....+..
Enneapogon scaber Lehm.	7	II	+	75.8+.....	...2+.1+..
Panicum laetum Kunth	3	I	+	4.5+..
Cleome scaposa DC.	4	I	+	6.1+..	..+..
Chascanum marrubiifolium Fenzl ex Walpers	2	I	+	3.0+..
Indigofera sessiliflora DC	1	I	+	1.5+..
Eragrostis tremula Hochst. ex Steudel	2	I	+	3.0+..
Cenium elegans Kunth	1	I	+	1.5+..
Blepharis linariifolia Pers.	1	I	+	1.5+..

Acacio-Aristidion Sahélo-Saharien

Combretum aculeatum Vent.	6	II	+	9.1	+++++
Euphorbia balsamifera Aiton	11	II	+	250.0122..	...1.2.	..+2++
Amaranthus graecizans L.	9	II	+	13.6	...+.....++..	...+..
Polygala erioptera DC.	2	I	+	3.0+..
Stipagrostis hirtigluma (Steudel ex Trin.& Rupr.) De Winter	1	I	+	1.5+..
Cenchrus prieurii (Kunth) Maire	3	I	+	4.5+..
Acacia senegal (L.) Willd.	1	I	+	1.5+..
Rogeria adenophylla Gay ex Delile	3	I	+	4.5+..
Indigofera colutea (Burm.fil.) Merrill	2	I	+	3.0+..
Abutilon pannosum (Forster fil.) Schlecht.	1	I	+	1.5+..
Abutilon fruticosum (Guill.& Perr.) Maire	2	I	+	3.0+..

LES GROUPEMENTS EDAPHIQUES

LES ERGS

Complexe Méditerranéo Saharo-sindien (Holarctis)

Sahara septentrional								
Moltkiopsis ciliata (Forsk.) Johnst.	1	I	+	1.5

Complexe Sindo-angolan (Holarctis et Paleotropis)

Omni-Sahara								
Moretia canescens Boiss.	13	III	+	47.0	1.....	...+..	..+..	..1+...+

Sahara central et Sahara septentrional

Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski	2	I	+	3.0
Forskalea tenacissima L.	1	I	+	1.5+..
Stipagrostis acutiflora (Trin.& Rupr.) De Winter	1	I	+	1.5+..
Cyperus conglomeratus Rottb.	4	I	+	245.524
Cyperus bulbosus Vahl	1	I	+	1.5+..
Malcolmia aegyptiaca Sprengel	1	I	+	1.5+..

Saharo-sahélien

Sesbania sesban (L.) Merr.	1	I	+	1.5
Sesbania leptocarpa DC.	1	I	+	1.5
Indigofera aspera Perr. ex DC.	3	I	+	4.5
Indigofera diphylla Vent.	4	I	+	6.1

LES FORMATIONS ANTHROPIQUES

Les formations des cultures et des stades post-cultureux

Association à Gisekia pharnaceoides et

Dactyloctenium aegyptiacum

Dactyloctenium aegyptium (L.) Beauv.	4	I	+	19.7	..+1.....+..
Gisekia pharnaceoides L.	4	I	+	19.7	..1.....	...+..
Mollugo nudicaulis Lam.	9	II	+	13.6	...+.....	...+..	..+..	...+..
Glinus lotoides L.	1	I	+	1.5+..
Lawsonia inermis L.	1	I	+	1.5+..
Portulaca oleracea L.	3	I	+	4.5+..
Gossypium herbaceum L.	1	I	+	1.5+..

LES ESPECES DES MILIEUX HUMIDES SAHELO-SOUDANIENS

Sesuvium portulacastrum (L.) L.	1	I	+	1.5
Alternanthera maritima (Mart.) St-Hil.	1	I	+	1.5
Corchorus olitorius L.	2	I	+	115.2	...3+.....

Edaphic characters of *Brachypodium* communities on the Alps and the Apennines

S. CAMIZ*, G. DOWGIALLO**, F. LUCCHESI**

RESUME

Des pâturages à *Brachypodium cespitosum*, *B. rupestre* ou *B. genuense*, répartis dans les Alpes et les Apennins, ont été étudiés du point de vue des caractères édaphiques. Une analyse en composantes principales suivie d'une classification a permis de déterminer six groupes de relevés dont la composition a été mise en rapport avec les mesures édaphiques. Une analyse discriminante pas à pas a montré les caractères édaphiques les plus corrélés avec la croissance des différentes espèces de *Brachypodium* de ces pâturages. En résumé, *Brachypodium rupestre* semble s'installer sur des sols plus basiques et plus riches en argile, tandis que *B. genuense* croît sur des sols plus acides et plus riches en éléments nutritifs, *B. cespitosum* se situant dans une position intermédiaire. Il semble donc que le type de croissance dépende fortement des conditions édaphiques.

MOTS-CLES : *Brachypodium cespitosum*, *Brachypodium genuense*, *Brachypodium rupestre*, sols, caractères édaphiques, Alpes, Apennins, analyse multivariée, analyse discriminante

ABSTRACT

Grassland communities with *Brachypodium cespitosum*, *B. genuense*, or *B. rupestre*, distributed along Alps and Apennines were analysed, considering soil edaphic measures. Submitted to both principal components and cluster analysis six groups of relevés resulted, whose edaphic structure was compared to nominal characters. As a confirmation of results, stepwise discriminant analysis showed the edaphic characters responsible of the different species presence in the grasslands. As results, *Brachypodium rupestre* seems to be present on more basic soils, rich of clay, whereas *B. genuense* grows on more acid soils, rich in nourishment, and *B. cespitosum* seems to be in an intermediate position. The type of growth then, seems to depend strongly on the edaphic soil conditions.

KEY WORDS : *Brachypodium cespitosum*, *Brachypodium genuense*, *Brachypodium rupestre*, soils, edaphic characters, Alps, Apennines, multivariate analysis, discriminant analysis

INTRODUCTION

All the studies carried out so far in Italy on the ecology of *Brachypodium* communities are rather limited, since very little is known about a precise taxonomic attribution of the races: *sensu lato*, they can be referred to the *B. pinnatum* and *B. rupestre* aggregates. In those studies problems of *Brachypodium* communities were discussed both in the high mountains of the Apennines (BRUNO *et al.*, 1965) and in the lower areas, where cultivated land had been abandoned (RAZZARA, 1980). SANESI (1968) reported analytical data and descriptions of two profiles, one

dug in a grassland with *Brachypodium* and *Festuca*, another in a grassland with *Brachypodium* and *Nardus*. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. pastures have also been described by GUITTET and PAUL (1974), in the Fontainebleau forest from both a phytosociological and an edaphic viewpoint.

The aim of this study is to examine the edaphic requirements of three species, *B. genuense* (DC.) Roemer et Schultes, *B. cespitosum* (Host) Roemer et Schultes, *B. rupestre* (Host) Roemer et Schultes, considered taxonomically by LUCCHESI (1989), that form different plant communities.

* Università di Roma «La Sapienza», P.le A. Moro 2, 00185 Roma Italia

** Dipartimento di Biologia Vegetale, Università di Roma «La Sapienza»

METHODS

For this study, 65 sites were selected, located in different parts of the Northern, Central, and Southern Apennines, as well as in the Carnic Pre-Alps, from Carnia to M. Baldo (table 1). In each site, specimens of *Brachypodium* were collected, in order to determine the species and to examine the type of growth and the root system. Also, root apexes were taken for a chromosome analysis.

In order to point out the ecological requirements of the three species of *Brachypodium*, geographic, topographic and morphologic characteristics of each site were reported, and a soil sample was taken from a profile, that would be considered representative of the general pedological situation. The analysis of the whole soil profile was not considered necessary, but the sampling was limited to the top layer, because the grass roots are concentrated only in this layer.

On the 65 samples collected, air-dried and sieved through a 2 mm. screen, the following physical-chemical analyses were performed (table 1):

- pH in deionized water, by a glass electrode pH meter;
- Total carbonates (CaCO_3) by a volumetric calcimeter;
- Particle-size analysis, by the pipet method, after a pre-treatment with H_2O_2 : the following textural classes have been determined: coarse (CS), medium (MS) and fine sand (FS), silt (Si) and clay (C);
- Organic Carbon (OC) and organic matter (OM), by the Walkley-Black method;
- Total Nitrogen (N) by the macro-Kjeldhal method;
- Available Phosphate (P_2O_5), by a colorimetric method according to Olsen;
- Cation exchange capacity (CEC), by saturation of soil with ammonium acetate at pH 7 and displacement and distillation of the absorbed ammonium;
- Exchange acidity (H^+), by extraction with a BaCl_2 -TEA solution at pH 8.2.

Also, the ratio C/N and the base saturation (Sat) have been calculated.

The samples were characterised by the altitude (Alt) and by the following four attributes (table 1):

- Species of *Brachypodium* occurring in the study site: *rupestre* (rup), *genuense* (gen) and

cespitosum (cesp);

- location: Alps (A), Pre-Alps (Pa), Karst (Ka), Northern (nA), Central (cA) and Southern Apennines (sA);

- Type of soil, as reported from Carta dei Suoli d'Italia (MANCINI, 1966):

- regosols, brown soils, pseudogleys on shale clays (Re);

- rendzina, brown calcareous soils and lessivated brown soils on calcareous rocks (Rz);

- acid brown and humocarbonate soils, rendzina, brown calcareous soils and lessivated brown soils on calcareous rocks (bC);

- acid brown soils, lessivated brown soils and lithosols on sandstones (macigno) (bM);

- rankers and brown soils on granites, ophiolites and tuffs (Rk).

- Type of parent rock: clay (c), limestone (l), sandstone (s) and igneous rocks (i);

The joint analysis of vegetation and ecological data shows various problems, due particularly to the non-linear relationship among species abundance and ecological gradients (AUSTIN, 1976; ORLOCI, 1980; CAMIZ, 1990a). For this reason, no particular data analysis technique was proved to be surely better performing than the other ones found in literature (see Camiz, 1990a, for a review), unless the promising ter BRAAK (1986) canonical correspondence analysis, that we could not test up to now. Therefore, we preferred to remain in a classical data analysis environment, as ROMANE (1972), BONIN & ROUX (1978), BONIN & BOUROCHE (1978) and CAMIZ (1990b) suggest among the others: some of them suggest in particular to reduce quantitative data to categorical, in order to perform multiple correspondence analysis (LEBART *et al.*, 1977), a technique considered more robust than principal components analysis for this kind of data. The use of discriminant analysis for the identification of categories or groups with quantitative ecological data seems to be generally accepted.

We first aimed at grouping the soils on the basis of pedological parameters, as they could be described by ecological factors, and furthermore comparing this classification with the categorical environmental data. Having no vegetation data, we considered effective Principal Components Analysis (PCA) followed by Cluster Analysis (CA) on principal components, using the categorical data as supplementary (Lebart *et al.*, 1977). In order to investigate to what extent the edaphic characters could determine the presence of *Brachypodium* species we used Stepwise Discriminant Analysis (SDA) (JENNRICH, 1977).

The analysis of the data matrix was perfor-

TABLE 1

The samples collected for the study

Br = species of *Brachypodium* present: R = *rupestre*, G = *genuense*, C = *cespitosum*;
 Loca = Location: A = Alps, Pa = Pre-alps, Ka = Karst, nA = Northern Apennines, cA = Central Ap., sA = Southern Ap.;
 TySo = type of soils: Re = Regosols, Rz = Rendzina, bC = Brown calcareous, bM = Brown acid, Rk = Ranker;
 RK = parent rock: c = clay, l = limestone, s = sandstone, i = igneous rocks; CL = attributed class of soil;
 alt = altitude; CS, MS, FS = percentages of coarse, medium, fine sand; OC = organic Carbon (%);
 OM = organic matter (%); N = total Nitrogen (%); C/N = Carbon / Nitrogen ratio;
 CEC = cation exchange capacity (m.eq.%); H_4^+ = Exchange acidity (m.eq.%); Sat = base saturation (%).

N.	Site name	B r	Lo ca	Ty So	R K	C L	alt	pH	CaCO ₃	CS	MS	FS	Silt	Clay	OC	OM	N	C/N	P ₂ O ₅	CEC	H ₄ ⁺	Sat
1	Balze di Verghereto	R	nA	Re	c	1	900	7.8	16.	3.5	4.3	65.8	7.9	18.5	4.3	7.4	0.28	15.2	84.3	19.4	2.5	87.
2	Berleta S. Sofia	R	nA	Re	c	1	400	8.6	38.	3.	4.7	42.7	35.2	14.4	0.7	1.35	0.14	5.6	24.7	20.	1.9	90.
3	Berleta S. Sofia	R	nA	Re	c	1	400	8.4	43.	3.	4.7	42.6	35.3	14.5	1.	1.8	0.11	9.5	29.3	21.9	2.	95.
4	Capria (Forlì)	R	nA	Re	c	1	570	8.5	29.	8.6	7.2	50.1	6.5	27.6	0.81	1.4	0.13	6.2	16.	17.5	3.2	82.
5	Bagno di Romagna	R	nA	Re	c	2	500	7.9	8.	12.3	11.5	34.6	15.5	26.1	3.4	5.9	0.26	13.3	52.2	31.2	1.9	94.
6	Passo dei Mandrioli	R	nA	Re	c	1	1170	8.2	31.	0.	62.1	21.9	16.	14.	2.3	0.11	12.4	14.6	14.4	2.5	83.	
7	Varana (Modena)	R	nA	Re	c	1	650	8.2	14.	1.5	0.6	58.5	2.7	36.7	1.2	2.1	0.13	7.7	11.	20.6	5.6	73.
8	Rovere (L'Aquila)	R	cA	Re	c	1	1200	8.2	7.	1.9	3.1	46.9	29.	19.1	0.95	1.6	0.14	6.8	18.3	21.2	0.6	97.
9	Lago Gallo (Matese)	R	cA	Re	c	1	1000	8.2	36.	3.5	1.7	43.4	13.6	37.8	1.1	1.9	0.14	7.8	13.7	20.2	3.2	84.
10	Campotosto (L'Aquila)	R	cA	bM	c	1	1400	7.8	5.	1.5	2.	37.	50.9	8.6	0.9	1.5	0.	0.	28.6	21.2	1.9	91.
11	Campotosto (L'Aquila)	R	cA	bM	c	1	1400	8.2	27.	1.3	0.5	56.7	15.2	26.3	0.47	0.81	0.08	6.	26.	17.5	3.7	79.
12	Monti Prenestini (Capranica)	R	cA	Re	c	1	700	7.7	58.	1.6	1.6	50.1	26.	20.7	0.83	1.44	0.14	10.	68.1	18.7	1.9	90.
13	Passo Crociella (Matese)	R	cA	Re	c	1	1200	8.1	7.	4.5	3.5	41.	18.3	32.7	1.1	1.9	0.2	5.5	18.3	12.5	0.6	95.
14	Passo Crociella (Matese)	R	cA	Re	c	1	1200	7.8	12.	5.5	12.7	41.6	15.	25.2	0.2	0.3	0.04	5.	49.	10.6	2.5	76.
15	Rotonda (Monte Pollino)	R	sA	Re	c	1	650	8.1	19.	13.9	7.	34.6	3.9	40.6	1.9	3.3	0.15	13.	45.	31.2	5.6	82.
16	Monti Alburni (Figliuolo)	R	sA	Rz	1	2	1200	7.8	2.	14.4	18.9	35.4	23.9	7.4	4.4	7.6	0.77	5.7	237.	31.9	3.7	88.
17	Monti Prenestini (Palestrina)	R	cA	Rz	1	2	1200	8.1	33.	4.7	3.5	24.7	62.4	4.7	4.4	7.6	0.42	10.4	95.	26.2	6.2	76.
18	Val Rosandra (Trieste)	R	Ka	Rz	1	1	150	8.1	19.	1.9	4.5	47.6	28.3	17.6	0.70	1.22	0.1	7.	22.	18.1	1.9	89.
19	Monte Zaccana	R	sA	Rz	1	1	800	8.1	3.	1.3	0.9	36.4	10.3	51.1	2.4	4.1	0.18	13.3	25.3	26.9	5.	81.
20	Monte Vergine	R	sA	Rz	1	3	1300	7.6	9.	32.3	14.4	41.9	7.5	3.9	4.5	7.8	0.28	16.	58.2	17.5	1.2	93.
21	Monte Cairo	R	cA	Rz	1	4	1300	6.4	0.	9.8	6.6	26.9	35.9	20.7	11.9	20.6	1.	11.7	23.1	57.5	33.	43.
22	Monte Vergine Campo Maggiore	R	sA	Rz	1	3	1300	7.7	9.	32.2	14.3	41.7	7.5	4.0	4.6	7.4	0.32	16.1	57.2	17.7	1.1	93.4
23	Monte Pollino Serra del prete	R	sA	Rz	1	5	1600	7.6	19.	0.4	0.3	53.1	42.9	3.3	9.9	17.2	1.16	8.5	134.6	71.7	13.1	82.
24	Monte Pollino Timpone Vignanello	R	sA	Rz	1	6	1500	7.2	0.	0.1	0.4	32.3	58.6	8.6	18.8	32.5	1.4	13.4	92.7	64.	11.	82.
25	Gran Sasso La Villetta	R	cA	Rz	1	2	900	7.9	56.	19.1	7.3	39.9	21.2	12.5	4.4	7.5	0.42	10.	77.3	25.	3.1	88.
26	Monte Mutria (Matese)	R	cA	Rz	1	2	1200	7.9	6.	0.6	15.3	31.5	9.6	43.	5.3	9.1	0.40	13.	291.6	32.5	5.	85.
27	Monte Vergine Campo Maggiore	R	sA	Rz	1	3	1300	6.8	0.	35.2	9.5	40.5	11.2	3.6	3.2	5.6	0.32	10.	29.8	26.2	7.5	71.
28	Monte Cimone Pian Cavallaro	G	nA	bM	s	3	1800	7.4	3.	7.5	26.9	43.	12.9	9.7	4.9	8.4	0.32	15.3	79.7	27.5	3.1	88.7
29	Alpe tre Potenze	G	nA	bM	s	3	1700	5.4	0.	11.2	11.5	55.1	13.6	8.6	3.5	6.	0.34	10.	40.3	22.	11.2	49.
30	Cimone Fiumalbo	G	nA	bM	s	4	900	5.4	0.	3.5	5.3	40.4	17.9	32.9	4.7	8.1	0.38	12.4	58.2	27.	15.6	42.
31	Corno alle Scale	G	nA	bM	s	4	1600	4.5	0.	0.6	4.8	63.5	15.4	15.7	10.1	17.4	0.56	18.	118.6	35.	21.	40.
32	Pizzo di Sevo (Laga)	G	cA	bM	s	1	1800	7.0	0.	1.7	10.4	65.3	12.5	10.1	3.0	5.2	0.24	12.5	31.	19.4	5.6	71.
33	Campotosto (Laga)	G	cA	bM	s	4	1400	6.	0.	2.2	2.4	55.2	11.8	28.4	4.7	8.1	0.34	13.8	49.4	23.7	10.	58.
34	Pizzo di Mezzo (Laga)	G	cA	bM	s	4	1400	6.3	0.	1.	7.2	51.4	21.4	19.	6.9	11.8	0.52	13.3	27.8	27.	15.	44.
35	Monte Vettore	G	cA	bC	1	4	1600	5.5	0.	3.	1.3	41.2	21.9	32.6	8.3	14.4	0.77	10.8	27.1	31.	14.	55.
36	Monte Sirino	G	sA	bC	1	4	1900	5.3	0.	5.9	2.8	37.4	48.5	5.4	10.3	17.8	0.94	11.	32.3	30.	17.	43.
37	Monte Tambura (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	4	1300	5.	0.	13.1	5.5	41.5	33.5	6.4	8.	13.9	0.45	17.9	124.6	30.	20.6	33.
38	Vagli di Sopra (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	3	800	6.7	0.	20.9	7.3	45.9	22.8	3.1	2.1	3.6	0.21	10.	23.8	21.2	2.5	88.
39	Monte Nona (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	2	1300	7.6	3.	4.8	2.	16.5	70.	6.7	6.5	11.3	0.52	12.6	33.	22.5	3.7	84.
40	Monte Matanna (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	5	1300	7.5	1.	0.	0.	41.6	35.8	22.6	10.3	17.8	0.84	12.3	74.2	25.	9.4	62.4
41	Vagli di Sopra (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	1	800	7.9	8.	8.6	2.3	63.2	11.5	14.4	3.1	5.3	0.28	11.	31.	19.4	1.9	90.
42	Monte Sirino	G	sA	bC	1	5	1800	7.5	3.	6.	2.	56.6	11.	24.4	8.2	14.1	0.70	11.7	33.7	18.1	5.	72.
43	Monte Cervialto	G	sA	bC	1	4	1800	6.8	0.	7.	7.3	71.1	8.6	6.	4.8	8.3	0.95	5.	60.7	15.6	9.2	41.
44	Campo Staffi (Monti Simbruini)	G	cA	bC	1	2	1600	7.7	6.	10.1	5.3	24.6	48.	12.	5.2	8.9	0.40	13.	24.2	32.5	5.6	88.
45	Monte Sirente	G	cA	bC	1	5	1700	7.7	2.	1.	1.	26.7	44.3	27.	9.9	17.1	0.85	11.6	60.1	20.	9.4	53.
46	Monte Cervati	G	sA	bC	1	2	1800	7.4	0.	2.	6.2	34.8	50.	7.	5.9	10.2	0.8	7.4	45.8	19.4	6.9	64.
47	Monte del Passeggio (Ernici)	G	cA	bC	1	5	1900	7.6	2.	0.	0.	47.2	9.1	43.7	15.3	26.5	1.5	10.3	90.7	80.	11.2	86.
48	Monte Procinto (Alpi Apuane)	G	nA	bC	1	1	1000	8.2	85.	0.	0.	29.5	44.1	26.4	2.3	4.1	0.17	13.5	30.2	15.	1.9	87.
49	Campo Imperatore Gran Sasso	G	cA	bC	1	5	1800	7.6	1.	0.3	0.4	19.9	72.	6.7	9.4	16.1	0.78	12.	55.3	22.5	10.6	53.
50	Campo Imperatore Gran Sasso	G	cA	bC	1	5	1700	7.3	0.	0.3	0.9	18.6	74.	6.2	8.8	15.2	0.8	11.	48.4	22.5	10.1	55.
51	Prati di Tivo Gran Sasso	G	cA	bC	1	6	1500	7.3	21.	0.	0.8	41.1	56.5	2.	24.	41.4	1.7	14.1	275.5	20.	10.	50.
52	Monte Vettore	G	cA	bC	1	3	1700	7.9	4.	18.3	14.9	47.1	3.3	16.4	3.4	5.9	0.56	6.	159.	33.7	5.	85.5
53	Sasso Tignoso	G	nA	Rk	i	3	1400	7.7	1.	26.5	16.3	37.	14.4	5.8	1.2	2.1	0.13	9.2	29.3	24.4	10.	57.
54	Lago Arvo Sila	R	sA	Rk	i	3	1400	6.3	0.	18.5	10.8	37.4	14.8	18.5	3.7	6.4	0.28	13.2	65.5	24.4	10.	59.
55	Botte Donato Sila	R	sA	Rk	i	3	1800	5.9	0.	28.4	13.5	35.5	10.9	11.7	1.6	2.8	0.11	14.5	40.4	13.7	9.4	31.
56	Tuscolo (Colli Albani)	R	cA	Rk	i	4	700	6.5	0.	9.6	7.3	36.2	19.2	27.7	4.8	8.2	0.37	12.9	66.2	25.5	16.2	36.
57	Monte Baldo Prealpi	C	Pa	bC	1	5	1500	7.6	40.	2.	1.7	44.9	49.5	1.9	10.1	17.4	0.92	11.	63.2	28.7	6.9	76.
58	Travesio Prealpi Carniche	C	Pa	bC	1	1	500	8.1	32.	0.3	0.7	46.1	8.3	44.6	5.	8.7	0.38	13.	45.8	22.5	4.4	80.
59	Monte Pasubio	C	A	bC	1	5	1700	7.7	27.	1.4	2.	11.2	49.6	35.8	13.7	22.7	0.95	14.4	72.4	55.	8.1	85.
60	Monte Pasubio	C	A	bC	1	3	1000	5.8	0.	20.9	7.3	45.9	22.8	3.1	6.7	11.6	0.38	17.6	45.8	23.1	11.2	51.
61	Tramonti	C	A	bC	1	5	600	7.5	42.	4.1	1.9	55.3	25.	13.7	9.4	16.2	0.92	10.	52.	14.4	5.6	61.
62	Tramonti	C	A	bC	1	5	600	7.5	30.	3.7	1.2	46.	35.8	13.3	10.7	18.6	0.88	12.2	38.5	16.9	6.9	59.
63	Monte Pasubio Borgo Sant'Antonio	C	A	bC	1	2	600	7.3	5.	15.8	6.3	45.6	15.8	16.5	6.4	11.1	0.57	11.3	56.3	25.6	4.4	83.
64	Monte Pasubio Rovereto	C	A	bC	1	2	600	7.5	13.	19.8	6.2	24.7	46.	3.3	7.8	13.4	0.57	13.6	74.2	20.	8.7	56.
65	Monte Baldo Monte Altissimo	C	Pa	bC	1	1	160															

med through SPAD.N program (LEBART *et al.*, 1977; LEBART *et al.*, 1982; LEBART *et al.*, 1982-1985), for Principal Components (PCA) and Cluster Analyses (CA), and through BMDP (DIXON, 1983, program 7M) for Stepwise Discriminant Analysis (DA), both on IBM Personal Computers.

In the PCA, for an easier factor interpretation, attributes were represented on the factorial axes as the centroids of the corresponding samples: the significance of the resulting co-ordinate, compared to the zero co-ordinate, was tested considering co-ordinates normally distributed. The position of altitude was computed on the base of the correlation with the factors.

The hierarchical agglomerative CA was performed on samples factor scores, according to nearest neighbourhood and minimum variance method (BENZECRI, 1984, corresponding to WARD (1963) method). Suitable classifications were obtained by cutting the dendrogram where longer branches occur, corresponding to more stable within-group variance. Classes were then characterised through the comparison between global mean-values and class mean-values of each variable, according to the difference of corresponding variances: the comparison was performed through both Student *t* and Fisher *F* tests (table 8). Through a similar procedure the significance of attributes to classes was tested.

SDA was proved effective in showing how many and which variables had to be considered in order to get an optimal discrimination among *Brachypodium* species. The procedure tests, at each step, if entering into the model one of the variables not yet used improves its adequacy, and if any of the variables into the model can be removed without a significant loss of quality. F-to enter and F-to remove are the performed significance tests of the increase and decrease of model goodness of fit. Values of 4.0 for F-to enter and 3.9 for F-to remove are generally considered suitable as threshold for the procedure. Canonical variables computation is performed, once discriminant variables are chosen. As an attempt all variables were forced into the model, in order to compare results.

RESULTS

The examination of correlation matrix among pedological measures showed rather low values (table 2): the PCA showed six eigenvalues greater than 1., accounting for 85% of total variance (table 3). Considering the sum of squared relative contributions of the first four factors to each

measure, that can be interpreted as the percentage of measure variation explained by the considered factors, it resulted that all physical-chemical properties were well represented but C/N ratio. However, since the opposition, on the IV axis, between silt on one side, and clay, CEC and P_2O_5 on the other, was rather difficult to explain, only three factors were considered, although explanation of last two measures was partially lost.

From absolute contributions, the following remarks can be done: on the I axis (table 4, figure 1) pH, $CaCO_3$ and base saturation are opposite to organic Carbon, organic matter, total Nitrogen and H^+ ; thus, the I factor can be considered as a gradient of nutrients. One reason for this might be the conspicuous accumulation of organic residues on the ground, due to adverse climatic conditions. In fact, there is a rather significant correlation between the altitude and the I factor. Also, it must be pointed out the opposition between shale clays and regosols on one side and calcareous rocks and acid brown or calcareous brown soils on the other.

On the II axis (table 4, figures 1 and 3), coarse and medium sands are opposite to pH, $CaCO_3$ and silt: thus, this factor can be regarded as a gradient related to the type of parent rock, which in turn influences the soil evolution. In fact, considering the position of the different parent rocks on the axes, igneous rocks and sandstones are opposite to $CaCO_3$ and, even more, to clay, according to a very evident sequence. The same sequence can be remarked if we examine all the different soil types.

The scattering of *Brachypodium* species clearly shows their dependence from the edaphic characters: in fact, on the I axis, *B. rupestre* is situated on the side of the poorest soils, whereas *B. genuense* is on the side of the richest ones. Considering textural classes, soils with higher percentages of coarse and medium sand are on the side of igneous rocks and sandstones, whereas soils with a higher percentage of silt have the tendency to be on the side of the limestones.

On the III axis (table 4, figure 3), coarse and medium sand and silt are opposite to fine sand and clay; this fact, that is related to the soil texture, accounts for a presumable differentiation of the soils based on the degree of erosion. On the plane of the II and III axes, medium and coarse sand are opposite to clay as well as silt is opposite to fine sand; thus, on this plane, the different substrata seem to be quite sharply separated: soils on clay (regosols) are characterised by higher percentages of clay fraction, while

TABLE 2.- Correlation matrix of pedological measures

	pH	CaCO ₃	CS	MS	FS	Silt	Clay	OC	OM	N	C/N	P ₂ O ₅	CEC	H ₊	Sat
pH	1.00														
CaCO ₃	.51	1.00													
CS	-.17	-.21	1.00												
MS	-.12	-.30	.61	1.00											
FS	-.09	.06	-.09	-.02	1.00										
Silt	.03	.07	-.35	-.42	-.63	1.00									
Clay	.22	.11	-.38	-.23	.01	-.43	1.00								
OC	-.25	-.15	-.27	-.33	-.17	.45	-.17	1.00							
OM	-.29	-.18	-.24	-.30	-.23	.47	-.17	.94	1.00						
N	-.22	-.20	-.26	-.28	-.17	.44	-.18	.87	.93	1.00					
C/N	-.35	.03	.17	.05	-.08	-.03	-.02	.34	.34	.10	1.00				
P ₂ O ₅	-.06	-.09	-.04	.27	-.10	.08	-.09	.41	.45	.13	.13	1.00			
CEC	-.15	-.22	-.14	-.10	-.21	.16	.13	.50	.55	.59	.07	.29	1.00		
H ₊	-.74	-.42	-.05	-.09	-.13	.18	-.07	.48	.52	.48	.26	.13	.48	1.00	
Sat	.70	.37	.00	.06	.02	-.17	.20	-.44	-.48	-.42	-.24	-.20	.03	-.74	1.00

TABLE 3.- Eigenvalues of correlation matrix of pedological measures

Number	Eigenvalue	Explained variance	Cumulate variance	
1	4.9305	32.87	32.87	*****
2	2.5983	17.32	50.19	*****
3	1.6359	10.91	61.10	*****
4	1.4237	9.49	70.59	*****
5	1.1489	7.66	78.25	*****
6	1.0572	7.05	85.30	*****
7	.7518	5.01	90.31	*****
8	.4917	3.28	93.59	*****
9	.4228	2.82	96.41	*****
10	.2241	1.49	97.90	****
11	.1546	1.03	98.93	***
12	.0834	.56	99.49	**
13	.0514	.34	99.83	*
14	.0257	.17	100.00	*

TABLE 4.- Coordinates and contributions variables-factors

name	Coord.= Var. projec.				Projection		Project.factors- vars			
	squared=relat.contr.				on sev.fac		squared=abs.contrib.			
	F1	F2	F3	F4	3	4	F1	F2	F3	F4
Active variables										
pH	0.52	-.67	0.29	-.24	0.90	0.93	0.23	-.41	0.23	-.20
CaCO3	0.34	-.57	0.04	0.07	0.66	0.67	0.15	-.35	0.03	0.06
CS	0.21	0.70	0.45	-.06	0.86	0.86	0.10	0.43	0.35	-.05
MS	0.25	0.69	0.42	-.38	0.85	0.93	0.11	0.43	0.33	-.32
FS	0.28	0.20	-.59	-.13	0.68	0.70	0.12	0.12	-.46	-.10
Silt	-.51	-.48	0.46	0.50	0.84	0.98	-.23	-.30	0.36	0.41
Clay	0.22	-.29	-.61	-.40	0.71	0.82	0.10	-.18	-.48	-.34
OC	-.89	-.21	0.02	-.10	0.91	0.92	-.40	-.13	0.01	-.08
OM	-.93	-.18	0.05	-.12	0.95	0.96	-.42	-.11	0.04	-.10
N	-.88	-.22	0.06	-.18	0.91	0.93	-.40	-.14	0.05	-.15
C/N	-.33	0.26	-.04	-.04	0.42	0.42	-.15	0.16	-.03	-.04
P2O5	-.43	0.04	0.29	-.57	0.52	0.77	-.20	0.03	0.23	-.48
CEC	-.58	-.15	-.03	-.51	0.60	0.79	-.26	-.09	-.02	-.42
H ₊	-.75	0.35	-.30	0.14	0.88	0.89	-.34	0.22	-.23	0.11
Sat	0.65	-.42	0.24	-.36	0.81	0.89	0.29	-.26	0.18	-.30
Descriptive variable										
alt	-.46	0.18	0.07	-.01	0.50	0.50				

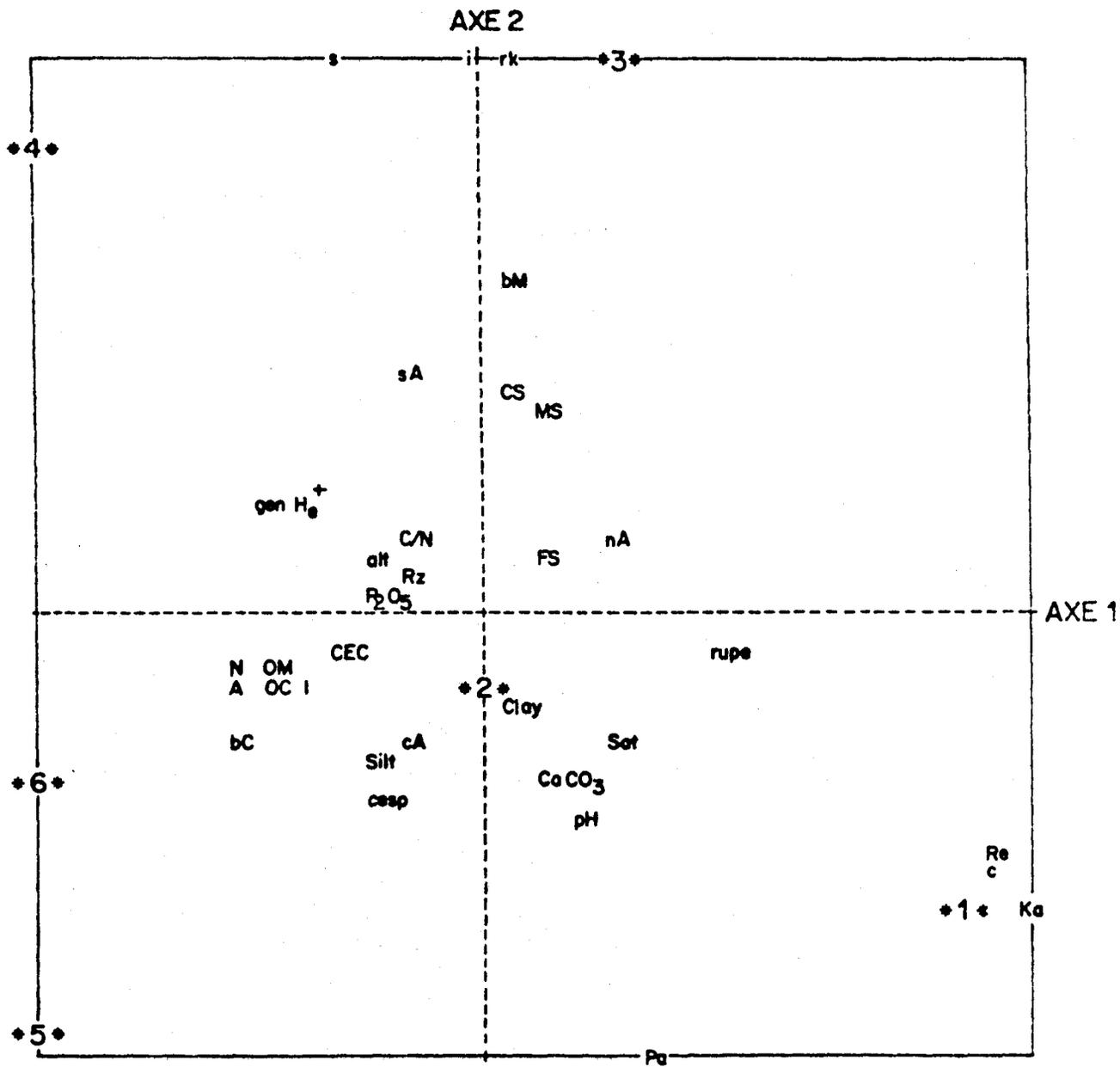


FIGURE 1.- Representation of original variables and attributes on the plane of PCA axes I and II.
The position of the attributes is the centroid of the samples having the considered attribute.

soils on igneous rocks (rankers) have higher percentages of coarse and medium sand.

The arrangement of soils on limestone (rendzina) and on sandstone (brown acid soils) on the axes, is consistent with the opposition between silt and fine sand. Soils on calcareous rocks and clay are situated on the side of the highest pH values. Therefore, the II and III axes conveniently explain the particle-size distribution of the soils, which is the resultant of both erosion processes and types of substrata (figure 3).

The classification with 6 groups of samples was selected through the examination of fusion levels of hierarchical CA of samples, performed considering the first three factor scores (tables 5 and 6). The groups were characterised as follows (tables 7 and 8):

1) 21 samples: low values of nutrients, high values of clay, fine sand and pH. Soils on shall clays, at low altitudes, with a scarce accumulation.

2) 10 samples: medium values of nutrients, high values of silt and P_2O_5 , low values of fine sand. Soils on calcareous rocks, with a medium accumulation and strong erosion.

3) 11 samples: low values of nutrients, clay, silt, pH, $CaCO_3$, high values of medium and coarse sand. Soils on igneous rocks, with a scarce accumulation and a medium-high degree of erosion.

4) 10 samples: medium-high values of nutrients, low values of pH, base saturation and $CaCO_3$, high values of H_e^+ . Soils on macigno at high elevations with medium-high accumulation and medium-low degree of erosion.

5) 11 samples: high levels of nutrients, silt and CEC, low values of coarse and medium sand. Soils on limestone (acid brown soils) at high elevations with a consistent accumulation.

6) 2 samples: very high values of nutrients, P_2O_5 , and silt, low values of base saturation. Two profiles on calcareous rocks on the Apennines, with a consistent accumulation.

In this context, it can be pointed out the significant arrangement of the three species of *Brachypodium* on the first axis (figure 2): in fact, *B. genuense* is situated on the side of nutrients, *B. cespitosum* in a rather central position and *B. rupestre* on the other side. Also, on the II axis (figures 2 and 4) a distinction among the three species is quite evident, especially between *B. genuense* and *B. cespitosum*, although it is not significant at 5% level.

The DA performed by forcing all variables shows the first canonical variable, strongly de-

pendent on total Nitrogen in opposition with pH, that separates *B. genuense* and *B. cespitosum* from *B. rupestre*, and the second one, that divides *B. genuense* and *B. cespitosum*, still dependent on organic matter, total Nitrogen and pH. Despite of the high number of variables involved, 15 samples were attributed to the wrong *Brachypodium* species, showing a high overlapping of the attribution of the samples of the three species. The Stepwise DA (table 9) limits the model to only Organic matter and $CaCO_3$; pH, the first variable to be entered, is further removed for its explanation power reduces greatly in presence of the other two. In this case, wrong attributions are 20. The significance of canonical variables is similar to the previous: in the first canonical equation, the two variables in the model have opposite signs, whereas they have the same sign in the second one: it is clear then the dependence of *B. genuense* and *B. cespitosum* on higher presence of organic matter and lower level of $CaCO_3$ in comparison to *B. rupestre*; *B. cespitosum*, compared to *B. genuense*, requests higher percentages of $CaCO_3$ (figure 5).

DISCUSSION

The results reported here indicate that the three examined *Brachypodium* species are related to different edaphic factors. In order to point out their different requirements, a synthetic pattern is presented here, considering each factor separately:

1. pH

The lowest values resulted for *B. genuense* in sandy soils or in lessivated brown soils on limestones, in particular areas, such as dolinas or Karst basins. In those areas, *B. genuense* forms grassland associations with *Festuca* or *Nardus*, or associations of shrubs with *Vaccinium* on the Tosco-Emiliano Apennines and on the Laga Mountains. The highest pH values were recorded for *B. rupestre* on clays. pH values close to neutrality resulted for *B. rupestre*, *B. genuense* and *B. cespitosum* on calcareous soils at different elevations.

2. $CaCO_3$

This parameter followed the same outline than pH: the lowest values were recorded for sandy soils with *B. genuense*, the highest values for clayey soils with *B. rupestre*, intermediate values for calcareous soils with *B. rupestre* and *B. genuense*.

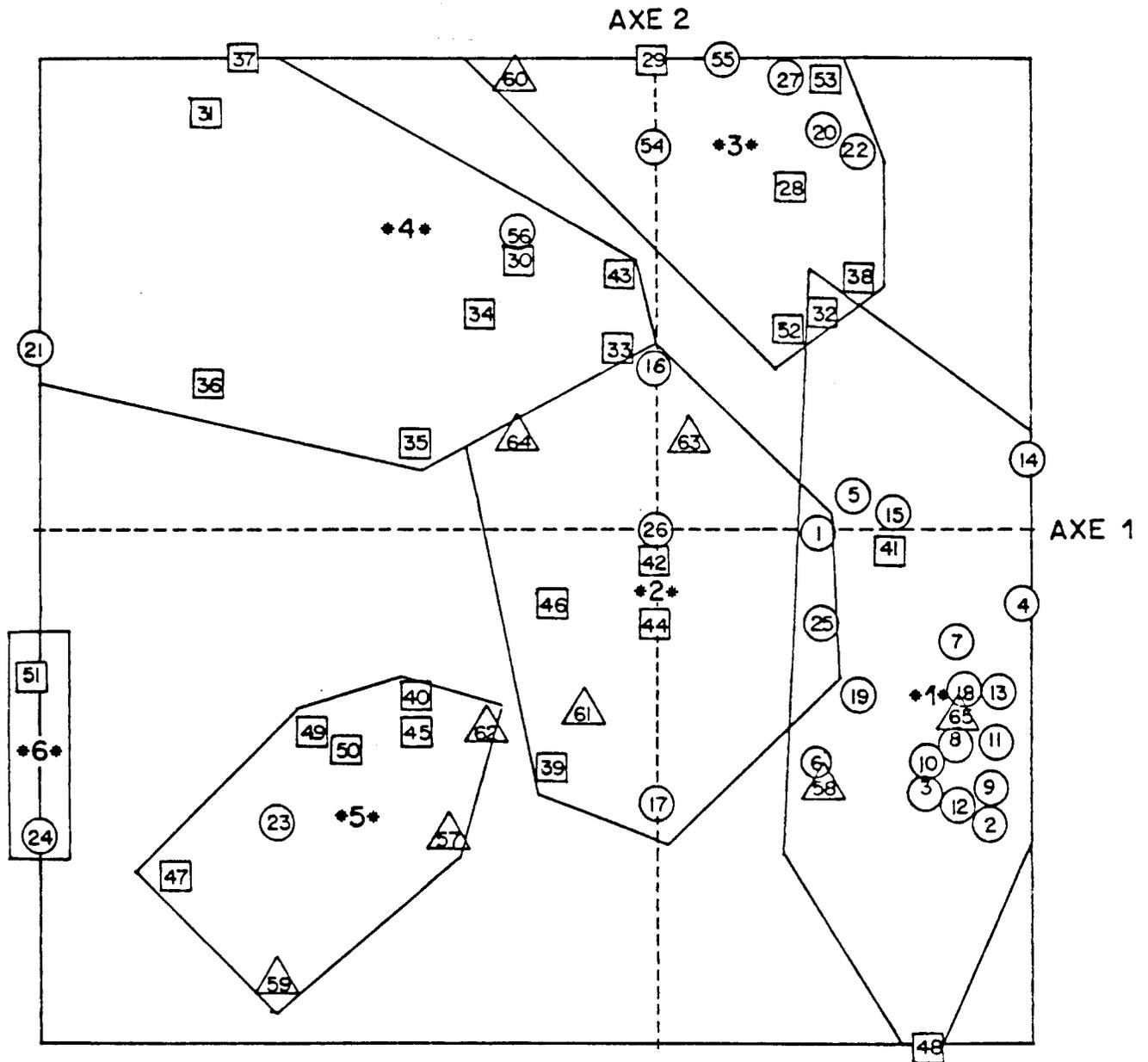


FIGURE 2.- Representation of the 65 samples on the plane of PCA axes I and II.
 Symbols represent $\Delta = B. cespitosum$, $\square = B. genuense$, $\circ = B. rupestre$.
 Numbers between * represent the centroids of the groups.
 Lines connect the outer samples of each group.

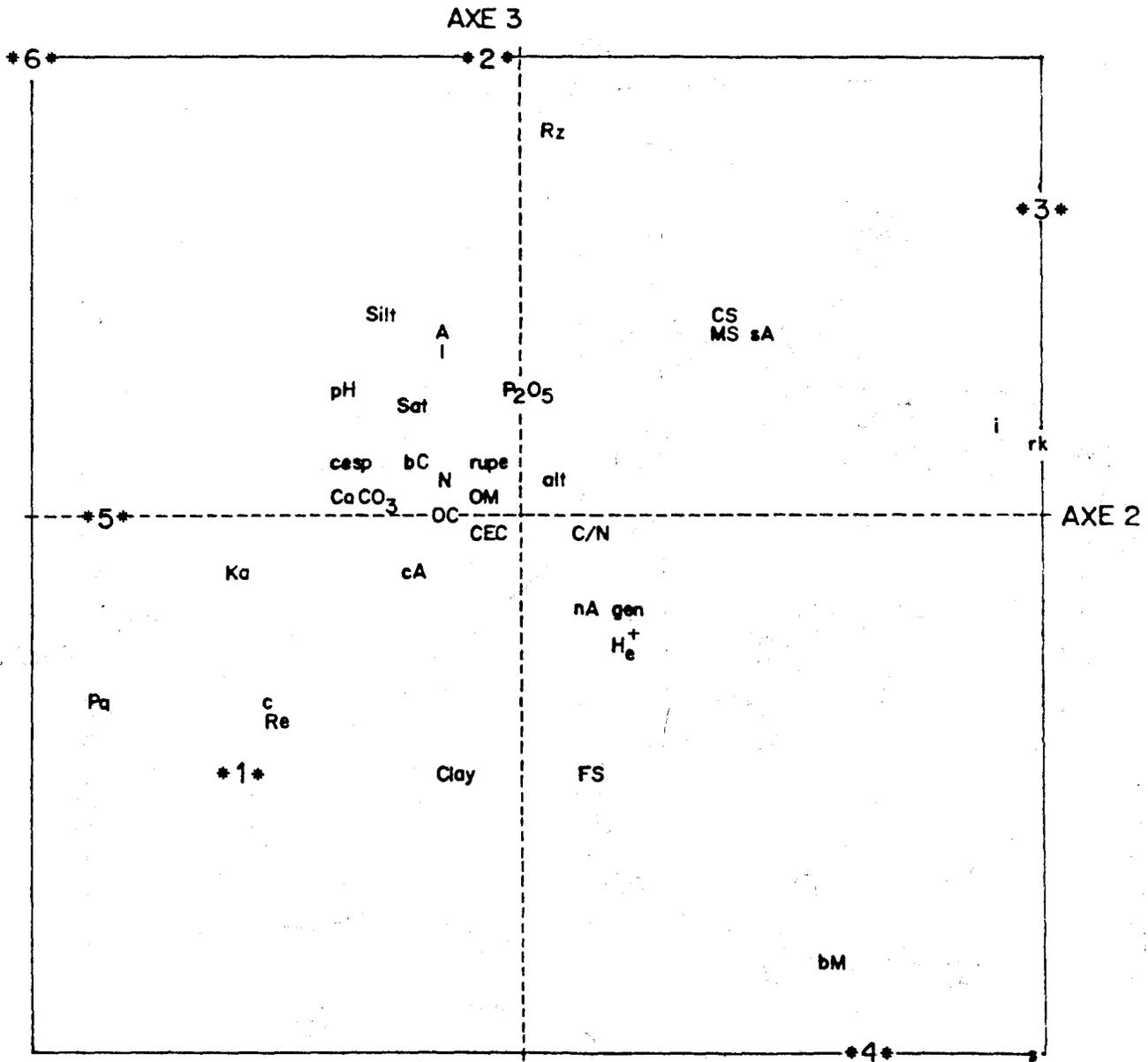


FIGURE 3.- Representation of original variables and attributes on the plane of PCA axes II and III. The position of the attributes is the centroid of the samples having the considered attribute.

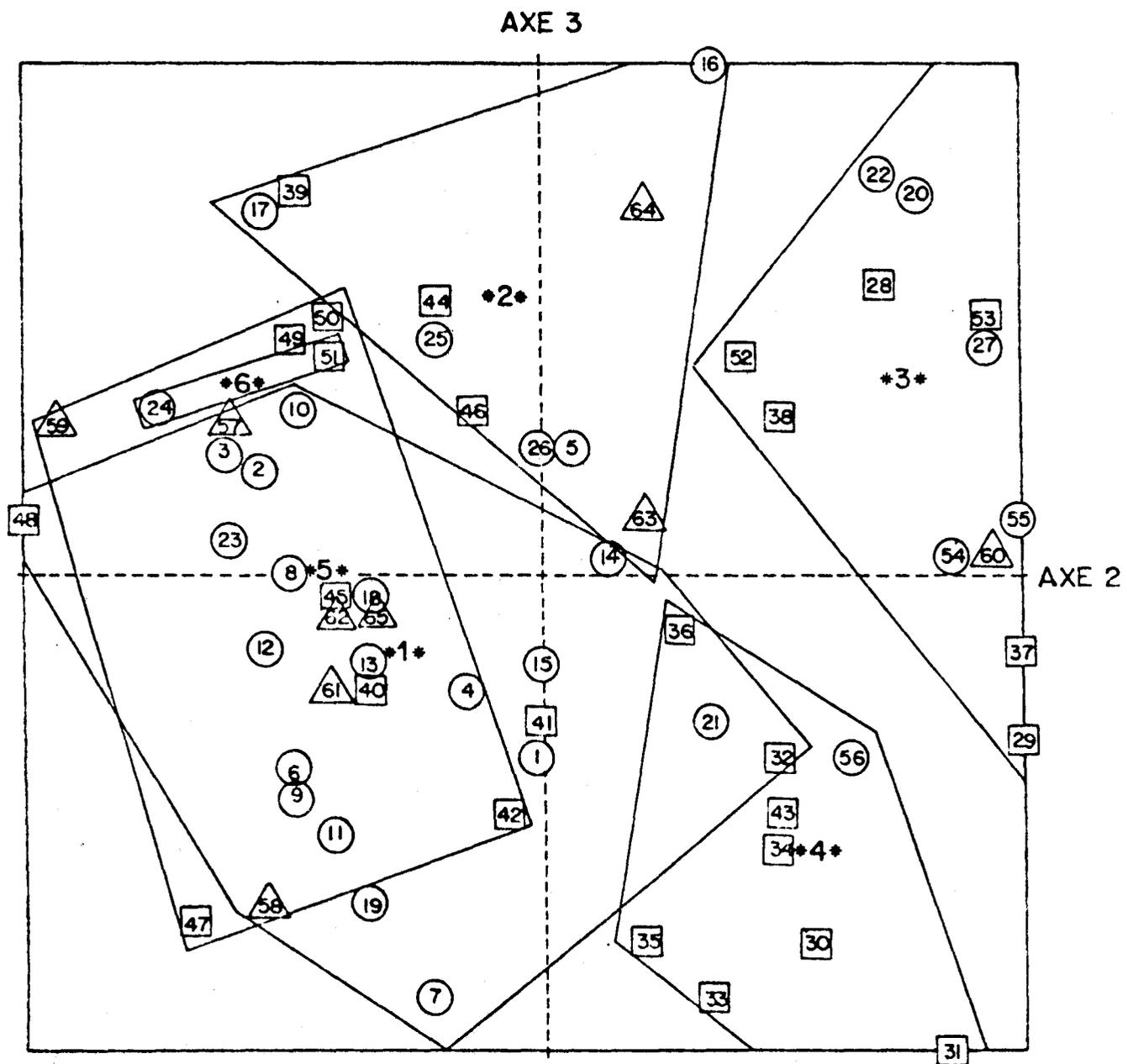


FIGURE 4.- Representation of the 65 samples on the plane of PCA axes II and III.
 Symbols represent $\Delta = B. cespitosum$, $\square = B. genuense$, $\circ = B. rupestre$.
 Numbers between * represent the centroids of the groups.
 Lines connect the outer samples of each group.

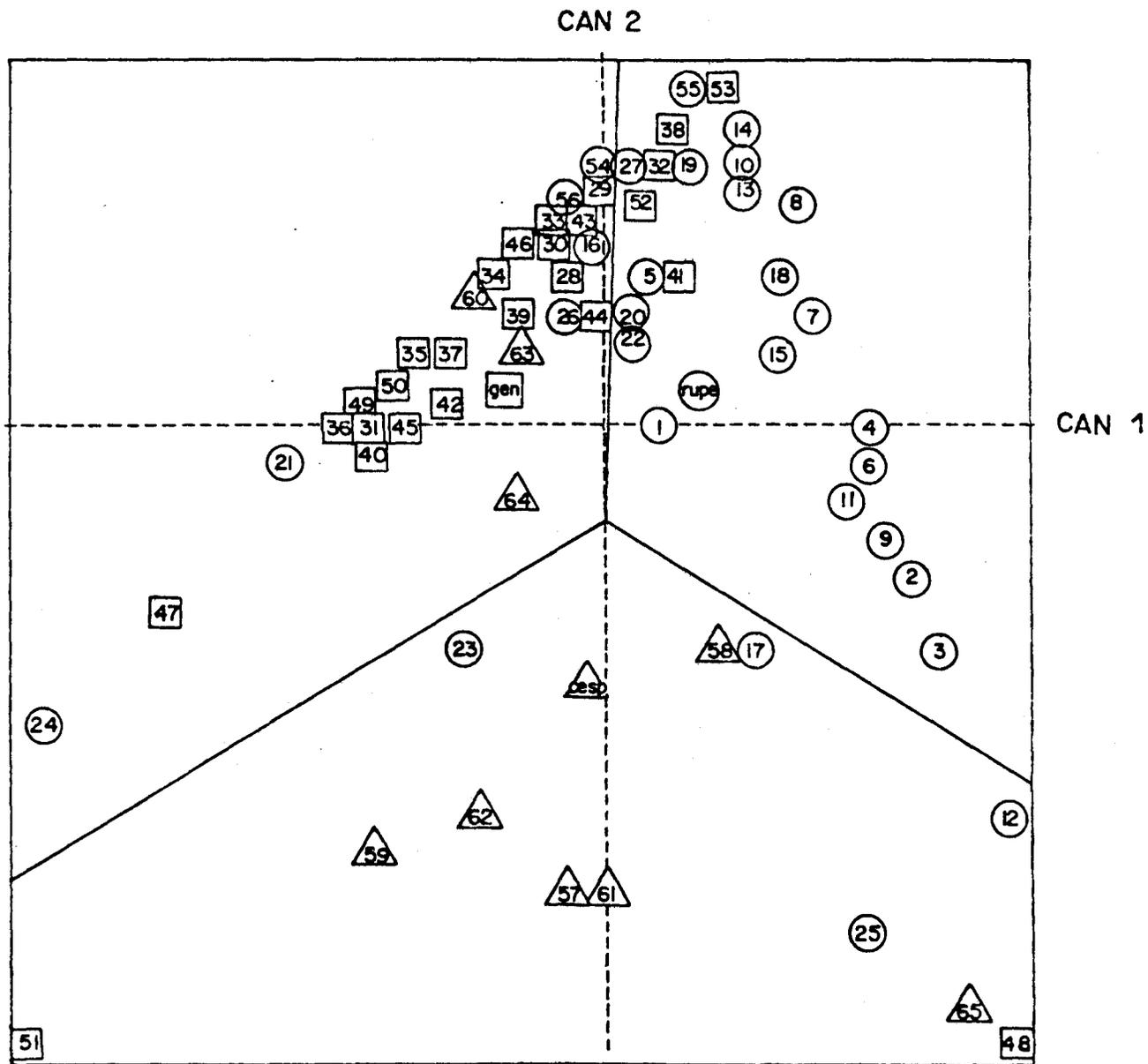


FIGURE 5.- Representation of the 65 samples on the plane of DA canonical variables I and II. Symbols represent $\Delta = B. cespitosum$, $\square = B. genuense$, $\circ = B. rupestre$. Lines are bound of classes as defined by classification functions. Sample out of corresponding class bounds are badly attributed.

TABLE 5.- The hierarchical classification of samples procedure

Num	Clustered groups	Wei-ght	Levels : abs (tot. = 9.1647)	perc	Histogram of fusion levels
66	22	20	2	.00000	.00 *
67	50	49	2	.00015	.00 *
68	8	65	2	.00019	.00 *
69	2	3	2	.00028	.00 *
70	68	18	3	.00029	.00 *
71	15	41	2	.00061	.01 *
72	9	11	2	.00117	.01 *
73	53	27	2	.00212	.02 *
74	70	13	4	.00250	.03 *
75	45	62	2	.00269	.03 *
76	17	39	2	.00288	.03 *
77	30	34	2	.00297	.03 *
78	52	38	2	.00322	.04 *
79	40	75	3	.00345	.04 *
80	69	10	3	.00347	.04 *
81	58	19	2	.00351	.04 *
82	26	63	2	.00382	.04 *
83	71	1	3	.00404	.04 *
84	12	74	5	.00484	.05 *
85	73	28	3	.00503	.05 *
86	56	43	2	.00511	.06 *
87	81	6	3	.00553	.06 *
88	46	44	2	.00636	.07 *
89	25	5	2	.00816	.09 *
90	29	54	2	.00918	.10 *
91	14	4	2	.00976	.11 *
92	59	23	2	.01039	.11 *
93	86	77	4	.01263	.14 *
94	61	42	2	.01320	.14 *
95	66	85	5	.01430	.16 *
96	21	36	2	.01433	.16 *
97	7	72	3	.01550	.17 *
98	90	60	3	.01594	.17 *
99	67	57	3	.01597	.17 *
100	16	64	2	.01780	.19 *
101	93	33	5	.02017	.22 *
102	88	82	4	.02179	.24 *
103	32	83	4	.02415	.26 *
104	48	80	4	.02762	.30 *
105	101	35	6	.02951	.32 *
106	84	91	7	.03141	.34 *
107	92	99	5	.03323	.36 *
108	51	24	2	.03346	.37 *
109	95	78	7	.03380	.37 *
110	97	87	6	.03515	.38 *
111	98	55	4	.03608	.39 *
112	31	37	2	.03629	.40 *
113	79	94	5	.04626	.50 **
114	102	89	6	.05220	.57 **
115	112	96	4	.06145	.67 **
116	104	106	11	.07940	.87 **
117	100	76	4	.08034	.88 **
118	117	114	10	.09955	1.09 ***
119	110	103	10	.11231	1.23 ***
120	107	47	6	.12035	1.31 ***
121	120	113	11	.16968	1.85 *****
122	111	109	11	.20323	2.22 *****
123	116	119	21	.21806	2.38 *****
124	105	115	10	.28504	3.11 *****
125	108	121	13	.49468	5.40 *****
126	122	118	21	.61952	6.76 *****
127	125	124	23	1.00440	10.96 *****
128	126	123	42	1.67776	18.31 *****
129	127	128	65	3.25638	35.53 *****

TABLE 7

Contingency tables among characters and classification (class number between *). Asterisks indicate the significance of contributions of characters to *Brachypodium* species presence (vertical) or to class attribution (horizontal). Significance is higher than: *** = .1 %, ** = 1 %, * = 5 %.

	rupe	gen	cesp	A	Pa	Ka	nA	cA	sA	Re	Rz	bC	bM	Rk	c	l	s	i	*1*	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*
rupe	30	0	0																					
gen	0	26	0																					
cesp	0	0	9																					
A	0	0	6***	6	0	0	0	0	0															
Pa	0	0	3**	0	3	0	0	0	0															
Ka	1	0	0	0	0	1	0	0	0															
nA	7	11	0	0	0	0	18	0	0															
cA	12	11	0	0	0	0	0	23	0															
sA	10	4	0	0	0	0	0	0	14															
Re	13***	0	0	0	0	0	7	5	1	13	0	0	0	0										
Rz	12***	0	0	0	0	1	0	4	7	0	12	0	0	0										
bC	0	18***	9**	6	3	0	6	8	4	0	0	27	0	0										
bM	2	7	0	0	0	0	4	5	0	0	0	0	9	0										
Rk	3	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	4										
c	15***	0	0	0	0	0	7	7	1	13	0	0	2	0	15	0	0	0						
l	12	18	9**	6	3	1	6	12	11	0	12	27	0	0	0	39	0	0						
s	0	7***	0	0	0	0	4	3	0	0	0	0	7	0	0	0	7	0						
i	3	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	4	0	0	0	4						
1	16**	3	2	0	2	1	8	8	2	12***	2	4	3	0	14***	6	1	0	21	0	0	0	0	0
2	5	3	2	2	0	0	2	4	2	1	4	5	0	0	1	9	0	0	0	10	0	0	0	0
3	5	5	1	1	0	0	4	1	5	0	3	3	2	3	0	6	2	3	0	0	11	0	0	0
4	2	8**	0	0	0	0	3	5	2	0	1	4	4	1	0	5	4**	1	0	0	0	10	0	0
5	1	6	4	3	1	0	1	4	2	0	1	10***	0	0	0	11**	0	0	0	0	0	0	11	0
6	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
rupe																								
gen																								
cesp																								
A																								
Pa																								
Ka																								
nA																								
cA																								
sA																								
Re																								
Rz																								
bC																								
bM																								
Rk																								
c																								
l																								
s																								
i																								
1																								
2																								
3																								
4																								
5																								
6																								

3. Particle size distribution

Soils on igneous and arenaceous rocks were coarse textured, while soils on calcareous rocks or clays had higher percentages of silt and clay fractions respectively. The particular soil texture could explain the presence of the *Brachypodium* species. In fact, since clayey soils may be poorly aerated, the rhizome system, that allows an extensive exploitation of the soil, beyond the water saturated zone, seems to be advantageous in comparison to the fibrous root system that is more localised. Thus, the rhizomes of *B. rupestre*, more than 50 cm. long, can penetrate very deeply in clayey soils, which are not easily colonised by plants; whereas *B. cespitosum* and *B. genuense*, provided with a fibrous root system, grow only on shallow and sandy or silty soils with little percentages of clay. The abundance of *B. rupestre* on clayey soils confirms the large ecological versatility of this species, that can colonise areas perturbed by fire, clear-cutting or cultivations. The *Brachypodium* with the latter growth system seems to be favoured on sandy or silty soils, with little percentages of clay. It must be considered that the fibrous root system is more superficial, thus it can develop in very shallow soils, such as rendzina; whereas the rhizomes of *B. rupestre*, more than 50 cm. long, can penetrate very deeply in clayey soils. The abundance of *B. rupestre* on clayey soils, which

usually are not easily colonised by plants, accounts for a pioneer role played by this species.

4. Organic matter, organic Carbon, total Nitrogen, P₂O₅.

B. genuense seems related to soils that are higher in nutrients than those with *B. rupestre*. In fact, at the high elevations of the Apennines, where *B. genuense* grows, mineralization of organic matter is very slow, due to low temperatures and persistence of a snow cover for a long period of the year. The organic residues accumulate on the ground as a moder-type of humus, that is scarcely utilised by plants. On the contrary, *B. rupestre* occurs on soils which are poorer in nutrients or affected by accelerated erosion or under a climate that favours turnover. *B. rupestre* has been found even on totally eroded clays without any soil development.

Base saturation and exchange acidity

B. genuense occurs on sandy soils with high values of H_e⁺, thus with a base saturation that is lower than soils with the other two species of *Brachypodium*. *B. rupestre* occurs on clayey soils with higher base saturation and lower values of H_e⁺. For calcareous soils with *B. rupestre* and *B. genuense* intermediate values of these parameters were recorded.

TABLE 8.- Means and standard deviations of all variables and all classes and comparisons with total means and standard deviations; the difference between class and total mean is significant at level: *** = .1 %, ** = 1 %, * = 5 %

class	alt	pH	CaCO3	CS	variable MS	FS	Silt	Clay	OC	OM	N	C/N	P2O5	CEC	He+	Sat
Total																
	1215.23	7.34	13.88	7.78	5.67	42.40	26.39	17.77	5.76	9.61	0.48	11.25	61.01	25.84	7.22	71.22
	452.18	0.93	18.72	8.95	5.44	12.34	18.45	12.41	4.66	7.87	0.37	3.74	54.67	13.02	5.85	20.51
Species of Brachypodium present																
rupe	1033.00**	7.72**	16.87	9.14	6.42	42.30	22.03*	20.10	3.91**	6.03***	0.32**	9.99**	60.53	25.89	5.57*	79.83**
	395.33	0.67	16.58	10.46	5.26	9.69	15.56	12.69	4.30	6.73	0.33	3.85	62.16	14.11	6.35	16.56
gen	1511.54***	6.85***	5.39**	5.98	5.57	42.90	30.18	15.36	7.11*	12.27*	0.62**	11.76	64.00	26.32	9.44**	61.14**
	327.37	1.04	16.49	6.94	6.15	14.52	21.32	10.91	4.69	8.09	0.37	2.93	54.13	11.99	5.28	21.85
cesp	966.67*	7.48	28.44**	8.42	3.43	41.27	29.91	16.97	8.03	13.87*	0.63	13.97*	53.97	24.30	6.33	71.67
	469.04	0.67	19.49	7.73	2.37	13.26	14.86	13.99	3.16	5.11	0.28	3.71	12.66	11.92	2.82	14.30
Localization																
A	850.00*	7.22	19.50	10.95	4.15	38.12	32.50	14.28	9.12*	15.60*	0.71	13.18	56.53	25.83	7.48	65.83
	407.23	0.64	14.75	8.08	2.49	15.16	12.35	10.91	2.54	4.10	0.22	2.44	13.07	13.56	2.20	13.22
Pa	1200.00	8.00	46.33**	3.37	2.00	47.57	24.73	22.33	5.87	10.40	0.48	15.53*	48.83	21.23	4.03	83.33
	496.65	0.29	14.97	3.21	1.20	2.96	17.82	17.48	3.16	5.16	0.33	5.06	10.71	6.67	2.50	7.72
Ka	150.00	8.10	19.00	1.90	4.50	47.60	28.30	17.60	0.70	1.22	0.10	7.00	22.00	18.10	1.90	89.00
	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
nA	1027.22*	7.27	15.56	7.14	6.38	46.32	23.16	17.00	4.56	6.68*	0.30**	11.78	48.61	23.00	6.69	73.62
	429.01	1.26	21.81	7.23	6.58	12.83	16.12	9.56	3.72	5.15	0.19	3.43	33.50	5.36	6.32	20.08
ca	1369.56*	7.42	12.30	4.41*	4.77	39.74	30.05	21.00	5.08	10.13	0.51	9.89*	70.60	27.00	8.02	69.07
	330.26	0.75	17.57	5.34	4.60	12.02	20.70	11.87	5.52	9.54	0.43	3.48	73.30	14.49	6.98	23.34
sA	1439.29*	7.14	4.57*	14.12**	7.74	42.06	22.11	13.96	6.01	10.39	0.59	11.34	68.51	29.15	7.56	70.14
	369.45	0.80	6.62	12.56	5.83	10.51	18.41	14.40	4.42	7.63	0.40	3.44	54.36	16.87	4.28	19.25
Type of soil																
Re	810.77***	8.13***	24.46*	4.83	4.82	47.24	17.75*	25.37**	2.42**	2.52***	0.15***	9.08*	34.19*	19.95*	2.62**	86.77**
	301.70	0.26	15.43	4.08	3.76	9.43	10.72	8.82	3.52	1.90	0.06	3.30	22.55	5.82	1.48	7.27
Rz	1145.83	7.59	13.00	12.68*	8.00	37.67	26.61	15.02	6.20	10.72	0.56	11.25	95.40**	34.58**	7.66	80.82*
	365.98	0.52	16.15	13.21	6.18	7.87	18.75	15.41	4.79	8.28	0.40	3.13	83.18	18.09	8.43	13.03
bc	1333.33*	7.25	14.52	6.56	3.37**	39.84	34.60**	15.62	8.08***	13.95***	0.70***	12.11	63.53	25.82	7.82	68.11*
	469.83	0.85	21.79	6.91	3.34	14.27	20.52	12.45	4.53	7.73	0.36	3.44	51.28	13.46	4.51	21.47
bM	1488.89*	6.44**	3.89*	3.39	7.89	51.96**	19.07	17.71	4.35	7.48	0.31	11.26	51.07	24.48	9.68	62.52
	264.34	1.17	8.35	3.39	7.58	9.38	11.61	8.91	2.78	4.79	0.17	5.07	28.99	4.99	6.24	18.19
Rk	1325.00	6.60	0.25	20.75**	11.98**	36.53	14.82	15.93	2.83	4.87	0.22	12.45	50.35	22.00	11.40	45.75**
	396.07	0.67	0.43	7.43	3.33	0.73	2.95	8.15	1.48	2.52	0.11	1.97	15.99	4.81	2.78	12.40
Parental rock																
c	889.33**	8.11***	23.33*	4.37*	4.34	47.19*	19.79	24.31*	2.19***	2.33***	0.14***	8.27***	33.27*	19.87*	2.64***	86.53**
	344.97	0.26	15.19	3.97	3.71	9.48	13.00	9.22	3.33	1.83	0.07	3.86	21.13	5.47	1.42	7.14
1	1275.64	7.36	14.05	8.44	4.79	39.18**	32.14**	15.44*	7.50***	12.96***	0.66***	11.84	73.34*	28.51*	7.77	70.66
	448.91	0.78	20.23	9.73	4.91	12.69	20.33	13.44	4.69	8.05	0.38	3.37	64.54	15.57	6.00	20.45
s	1514.29*	6.00***	0.43*	3.96	9.79*	53.41**	15.07*	17.78	5.40	9.29	0.39	13.61*	57.86	25.94	11.64*	56.10*
	294.85	0.93	1.05	3.65	7.58	8.71	3.21	8.93	2.23	3.84	0.11	2.33	29.54	4.63	5.69	16.66
i	1325.00	6.60	0.25	20.75**	11.98**	36.53	14.82	15.93	2.83	4.87	0.22	12.45	50.35	22.00	11.40	45.75**
	396.07	0.67	0.43	7.43	3.33	0.73	2.95	8.15	1.48	2.52	0.11	1.97	15.99	4.81	2.78	12.40
Attributed soil class																
1	928.09***	8.07***	26.48***	3.57**	3.62	48.24**	19.65	24.92**	2.31***	2.99***	0.16***	9.69	31.89**	19.08**	2.82***	85.52***
	417.63	0.33	21.84	3.44	3.31	10.24	12.98	11.46	2.90	2.20	0.08	4.69	17.84	4.60	1.57	7.16
2	1090.00	7.71	13.20	10.36	8.25	31.23**	36.24	13.92	5.37	9.26	0.51	11.03	98.66**	26.68	4.92	80.60
	413.40	0.24	16.81	6.66	5.07	8.18	20.45	11.60	3.24	2.14	0.16	2.55	86.04	4.84	1.90	11.32
3	1409.09	6.83	2.36	22.91***	13.35***	42.84	12.88**	8.03**	1.57	6.18	0.29	12.53	57.27	22.84	6.57	69.45
	308.82	0.84	3.39	8.49	5.18	5.33	5.72	5.25	1.51	2.61	0.12	3.50	36.03	5.22	3.86	20.42
4	1390.00	5.77***	0.00**	5.57	5.05	46.48	23.41	19.49	7.45	12.86	0.63	12.68	58.80	30.23	17.16***	43.50***
	353.41	0.70	0.00	4.01	2.09	12.87	11.66	10.34	2.56	4.44	0.25	3.52	34.54	10.33	6.40	7.28
5	1472.73	7.55	15.18	1.75**	1.04**	38.28	40.82**	18.06	10.52***	18.08***	0.94***	11.36	65.74	34.07	8.76	67.67
	439.20	0.11	16.06	1.91	0.75	15.47	20.09	13.15	2.02	3.39	0.21	1.44	26.77	22.31	2.38	12.31
6	1500.00	7.25	10.50	0.05	0.60	36.65	57.55**	5.30	21.40***	36.95***	1.55***	13.75	184.10**	42.00	10.50	41.00
	0.00	0.05	10.50	0.05	0.20	4.35	1.05	3.30	2.60	4.45	0.15	0.35	91.40	22.00	0.50	41.00

TABLE 9.- Results of discriminant analysis

Step num.	Variable entered removed	F-tests to enter remove	Variab. includ.	Approx. F-test	Degr. of freedom
1	pH	7.168	1	7.168	2 62
2	OM	4.727	2	5.871	4 122
3	CaCO ₃	4.295	3	5.500	6 120
4	pH	2.871	2	6.651	4 122
Canonical correlations		Canonical variates		Correlations with PCA factors	
0.42787	Can 1 =	0.02590 * CaCO ₃ -	0.11189 * OM	Axis 1	Axis 2
0.41826	Can 2 =	- 0.05243 * CaCO ₃ -	0.08321 * OM	.913	.257
				-.112	.630
					-.023
					-.072
Classification functions			Centroids coordinates		
			Can 1	Can 2	
rupe =	0.06651 * CaCO ₃ +	0.14202 * OM -	2.08798	rupe	0.47786
gen =	0.03638 * CaCO ₃ +	0.24645 * OM -	2.70841	gen	-0.51723
cesp =	0.11757 * CaCO ₃ +	0.31127 * OM -	4.92880	cesp	-0.09864
					-1.11770
Species	Total	%Corr Attri but.	Classification matrix		
			Number of class attributions (bad attributions)		
			rupe	gen	cesp
rupe	30	66.7	20	6 (16, 21, 24, 26, 54, 56)	4 (12, 17, 23, 25)
gen	26	73.1	5 (32, 38, 41, 52, 53)	19	2 (48, 51)
cesp	9	66.7	0	3 (60, 63, 64)	6
Total	65	69.2	25	28	12

CONCLUSIONS

The results of this study indicate that *B. rupestre*, *B. genuense* and *B. cespitosum* colonise different types of soils.

B. genuense occurs on a relatively evolved type of soil, subacid, very rich in organic matter and characterised by a rather intense leaching of the cations. This situation may be related to the evolution of this species. In fact, it is likely that *B. genuense* originally developed on acid soils, typical of an ipsophylous and acidophylous vegetation, with *Vaccinium*, *Juniperus* and *Pinus mugo* (*Vaccinio-Piceetea* class). Moreover, the structure of this vegetation allows a good lighting of the herbaceous plants; this condition is required by *B. genuense*, that does not occur in forests, like beech-woods, where the light is scarce. Soils, where *B. genuense* grows, have been very little disturbed by man, being not favourable for crops. They may have some use for pasture, but in this regard, *B. genuense* is not very appetising for the cattle, because of its long and rough hairs.

On the contrary, *B. rupestre* occurs on soils that have been truncated by man or by accelera-

ted erosion processes, although they could be potentially rich. In these conditions *B. rupestre* is undoubtedly favoured, since it grows very fast and has the ability to spread extensively (forming irregular spots) with his rhizome system, which is also a food reserve organ, that helps the plant to overcome environmental stresses.

Probably, the larger ecological amplitude of *B. rupestre* towards variations of the edaphic conditions (changes of pH, nutrients, etc.) can be related to a genetic factor, i.e. the polyploidy of this species (LEWIS, 1979).

B. cespitosum occurs in areas where the vegetation (mainly mixed oak forests, *Pinus silvestris* and *Picea excelsa* woods) has been cut and the land has been more or less intensively exploited by man. The vegetation where *B. cespitosum* is a component is characterised by high covering values, this fact indicating that the soils are rich in nutrients. In regards of pH, the soils are moderately alkaline. In comparison to *B. rupestre* and *B. genuense*, *B. cespitosum* occupies an intermediate position, since this species does not colonise soils that are too acid or poor in nutrients.

REFERENCES

- AUSTIN M.P., 1976. On non-linear species response models in ordination. *Vegetatio*, 33(1):33-41.
- BENZÉCRI J.P., 1984. Construction d'une classification ascendante hiérarchique par la recherche en chaîne des voisins réciproques. In BENZÉCRI J.P. (ed.) *L'analyse des données*. Vol. I, La Taxinomie : 581-588. Dunod. Paris.
- BONIN G., BOUROCHE J.M., 1978. Utilisation de l'analyse discriminante dans l'étude écologique des pelouses de l'Apennin méridional. In: LEGAY J.M., TOMASSONER. (Eds.), *Biométrie et Ecologie*, 1:37-43.
- BONIN G., ROUX M., 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phyto-écologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. *Oecol. Plant.* 13(2):121-138.
- BRUNO F., FURNARI F., SIBILIO E., 1965. Saggio comparativo tra vegetazione e suolo del versante Sud-Est di M. Portella (Gran Sasso d'Italia). *Ann. Bot.*, 28(2):391-462.
- CAMIZ S. (1990a). Reflection on spaces relationships in ecological data analysis: effects, problems, possible solutions. *Coenoses* (in press).
- CAMIZ S. (1990b). Computer assisted procedures for community data analysis. *Coenoses* (in press).
- DIXON W.J. (ed.), 1983. *BMDP Statistical Software*. University of California Press. Berkeley, CA.
- GUITTET J. & PAUL P., 1974. La végétation des pelouses xérophytes de Fontainebleau et ses relations avec quelques facteurs édaphiques. *Vegetatio*, 29(2):75-88.
- JENNRICH R.I. 1977. Stepwise discriminant analysis. In Enslin K., Ralston A., Wilf H.F. (eds.), *Statistical Methods for Digital Computers*. J. Wiley and sons. N.Y.
- LEBART L., MORINEAU A., ALUJA T., 1982-1985. *SPAD. CESIA*. Paris.
- LEBART L., MORINEAU A., FENELON J.P., 1982. *Traitement des données statistiques*. Dunod. Paris.
- LEBART L., MORINEAU A., TABARD N., 1977. *Techniques de la description statistique*. Dunod. Paris.
- LEWIS W.H., 1979. *Polyploidy*. Plenum press. New York.
- LUCCHESI F., 1989. La distinzione dei complessi *Brachypodium pinnatum* e *B. rupestre* nelle Alpi orientali e dinariche. *Symposium Ostalp-Dinar. Ges. für Pflanzensoziologie, Feltre 29/7-3/8/1988* : 147-180
- MANCINI F., 1966. Carta dei suoli d'Italia, in scala 1:1.000.000. Ed. Coppini, Firenze.
- ORLOCIL., 1980. Non-linear data structures and their description. In: Orloci L., Rao C.R., Stiteler W.M. (eds.) *Multivariate methods in ecological work*. *Statistical Ecology series*, ICPH, Burtonsville, MD 7:191-202.
- RAZZARA S., 1980. La problematica del *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. infestante nei terreni abbandonati dell'Alta Val Tiberina (Umbria). *Symposium on «La Problematica delle terre marginali»*, vol. 4, 11-12/december/1980. C.N.R. Roma, AC/4/159:279-286.
- ROMANE F., 1972. Application à la phyto-écologie de quelques méthodes d'analyse multivariable. Thèse de Docteur-Ingénieur. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- SANESI G., 1968. Soil description and profile characteristics in the IBP experimental area. *IBP, PT report* 2:49-58.
- Soil Conservation Service U.S.D.A., 1972. *Soil survey laboratory methods and procedures for collecting soil samples*. *Soil Survey Investigation Report* n.1.
- ter BRAAK C.J.F., 1986. Canonical Correspondence Analysis; a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5):1167-1179.
- WARD J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J. Amer. Stat. Ass.* 58: 236-244.

Le choix des plantes nourricières chez quelques Papilionidae et Pieridae provençaux et méditerranéens (Lepidoptera : Papilionoidea)

Henri DESCIMON*

RESUME

Les relations entre cinq espèces de Papilionidae (*Papilio machaon*, *P. hospiton*, *P. alexanor*, *Zerynthia rumina*, *Z. polyxena*) et trois espèces de Pieridae (*Euchloe crameri*, *E. tagis*, *Anthocaris euphenoides*) du sud-est de la France et leurs plantes nourricières sont décrites et analysées.

Le niveau de spécificité alimentaire va de la monophagie stricte à une sténophagie chimiquement sélective. Sous un angle coévolutif, il n'est pas possible de mettre en évidence des défenses spécifiques des plantes vis à vis de leurs phytophages. En revanche, des adaptations serrées sont discernables chez ceux-ci en particulier dans la phénologie. Les espèces à large distribution, peu spécifiques alimentaires, sont plurivoltines, les monophages univoltines et localisées ; des stratégies mixtes sont observées. La taille peut être ajustée à la quantité de nourriture disponible.

Le comportement de recherche et de ponte de la femelle doit correspondre le mieux possible aux exigences des stades larvaires, ce qui implique une coadaptation précise mais qui est souvent imparfaite dans la réalité. La dépendance entre le phytophage et son hôte est double : celui-ci fournit non seulement la nourriture mais les substances de défense et l'abri. Les espèces monophages (les *Zerynthia* exceptées) montrent une tendance nette à l'autorégulation de leur densité, alors que les sténophages sont plus limités par prédation, parasitisme et infections. La compétition interspécifique est révélée chez certaines espèces par une partition des niches en sympatrie. Dans d'autres cas, un mimétisme vraisemblablement mullérien est observé chez des chenilles d'espèces vivant sur les mêmes plantes.

MOTS-CLES : coévolution, compétition, mimétisme, phénologie, phytophagie

SUMMARY

The relations between 5 species of Papilionidae (*Papilio machaon*, *P. hospiton*, *P. alexanor*, *Zerynthia rumina*, *Z. polyxena*) and 3 species of Pieridae (*Anthocaris euphenoides*, *Euchloe crameri*, *E. tagis*) from southeastern France and their foodplants are described and analysed.

The level of alimentary specificity ranges from strict monophagy to chemically selective stenophagy. Under a coevolutionary perspective, it is not possible to bring to light specific defences of the plants against their phytophagous enemies. On the contrary, close adaptations are evident in the latter, particularly with respect to phenology. Species with a wide geographical range display a low foodplant specificity and are multi-brooded, while local species are monophagous or nearly so and single-brooded ; mixed strategies may be observed.

Egg-laying and foodplant research female behaviour must be adjusted as well as possible to the exigences of larval stages. However, the precise coadaptations which are implied in this process are often imperfect. The dependence of the phytophagous insect towards its host is two-sided : the host provides not only food but defence compounds and shelter. There is sometimes an adjustment between size and the amount of food available. Monophagous species (except *Zerynthia*) display a marked tendency to self-regulation of their density, while those with a broader spectrum appear rather more limited by predation, parasitism and diseases. Interspecific competition is revealed in certain species by a «character displacement» phenomenon which insures niche partition in the regions where the competing species live together. In other cases, mullerian mimicry is observed in caterpillars of species using the same foodplant.

KEY WORDS : coevolution, competition, foodplants, mimicry, phenology

*Laboratoire de Systématique Evolutive, Université de Provence
3 place Victor Hugo, F-13331 Marseille CEDEX 3 France

INTRODUCTION

Depuis l'aube de l'Entomologie, l'inféodation des papillons à des plantes nourricières précises est bien connue. Élément descriptif comme d'autres, ce critère a pu servir à définir des espèces, par exemple dans le genre *Colias* (BERGER et FONTAINE, 1947-1948) et *Boloria* (CROSSON DU CORMIER et GUERIN, 1947).

Mais c'est à partir des études évolutives d'EHRlich et RAVEN (1964) que de très nombreux travaux ont vu le jour, en particulier sur les *Heliconius* (BENSON *et al.*, 1976), les *Papilio* (SCRIBER, 1988) et les *Euphydras* (SINGER, 1971, 1983 ; RAUSHER, 1982 ; MAZEL, 1986).

Les facettes du problème sont multiples : moyens de défense des plantes et mécanismes adaptatifs développés par les Lépidoptères pour les vaincre et éventuellement les utiliser à leur profit ; aspects divers de la compétition interspécifique entre les phytophages, bien entendu, mais aussi entre les plantes ; coadaptations internes, en particulier entre le stade qui choisit la plante nourricière et celui qui l'utilise ; retentissement du choix de la plante nourricière sur la structure des populations, dans l'espace (« races écologiques ») et le temps.

Tous ces problèmes sont liés au concept central de coévolution, introduit en 1964 par Ehrlich et Raven. Il en découle des questions auxquelles j'essaierai ici d'apporter, dans un cadre taxonomique et géographique restreint, des éléments de réponse : peut-on mettre en évidence des modifications adaptatives clairement induites chez les plantes par l'action de leurs phytophages ? Peut-on réciproquement déceler l'influence des particularités écologiques, physiologiques et biochimiques des plantes-hôtes sur les Lépidoptères qui leur sont liés ? Peut-on discerner des interactions coévolutives entre des Insectes partageant au moins partiellement des plantes nourricières ?

Le présent article est avant tout une réflexion critique sur ces problèmes, combinant des données de la littérature et une partie des résultats d'une quarantaine d'années (1950-1991) d'observations de terrain et d'élevages, effectués sur des espèces de papillons diurnes du sud-est de la France.

MATERIELS ET METHODES

Les données originales présentées ici sont le résultat d'observations effectuées en Provence, dans les Alpes Maritimes, la Corse, le bassin de

la Durance, le Languedoc, le Massif Central, les Pyrénées-Orientales et l'Espagne. Dans un premier temps, la période couverte était limitée à une partie des mois de mars et d'avril mais, depuis 1979, elle s'étend à toute l'année en Provence (spécialement dans le massif de la Sainte Baume). Toutes les espèces étudiées ont été élevées plusieurs fois et souvent en nombre considérable, soit à partir de femelles capturées dans la nature, soit à partir de larves découvertes à divers stades sur leurs plantes nourricières. La majorité des élevages a eu lieu dans les conditions ambiantes de la région marseillaise, mais la détermination de la sensibilité photopériodique a été réalisée dans des étuves conditionnées. L'inhibition de la diapause a été effectuée grâce à une alternance de 16 heures de lumière (4 tubes néon « Blanc Brillant de Luxe » 40 à 70 cm au-dessus des cages) à 25° C et de 8 heures d'obscurité à 17° C. Pour son induction, une alternance de 8 heures de jour à 20° C et de 12 heures de nuit à 15° C a été utilisée.

RESULTATS

1. La spécificité chez les Papilionidae

La structure taxonomique de cette famille montre un parallélisme frappant avec le choix des plantes nourricières : certaines lignées sont liées aux Aristolochiacées, d'autres aux Umbellifères et Rutacées, d'autres aux Fumariacées, par exemple, fait déjà noté par EHRlich et RAVEN (1964). Nous nous limiterons aux deux premières.

1.1. Le genre *Zerynthia* Ochsenheimer

Ces papillons représentent en Europe le groupe inféodé aux Aristoloches. Ce sont des reliques tertiaires à distribution bipolaire : une espèce, *Z. polyxena* (SCHIFFERMULLER, 1775), est pontoméditerranéenne, l'autre, *Z. rumina* (Linnaeus 1758), atlanto-méditerranéenne. Elles cohabitent largement en Provence. Dans les zones basses de notre région, une partition bien nette des niches écologiques est observable : *Z. rumina* s'inféode à *Aristolochia pistolochia* L. (Aristolochiacées), plante des garrigues (commune aussi dans l'Estérel), où ce papillon est assez abondant (spécialement après les incendies, qui provoquent la prolifération des plantes nourricières). *Z. polyxena* se cantonne à *A. rotunda* L., liée aux fonds de vallées, en particulier en présence de Cannes de Provence. Cette différence fait que les deux espèces ne cohabitent pas mais peuvent voisiner et très rarement s'hybrider (DESCIMON et MICHEL, 1989). Une situation différente et bien plus intéressante est obser-

vable dans le bassin moyen de la Durance, vers 1000-1200 m d'altitude (DROIT, 1951 ; MICHEL, observations non publiées) : les deux espèces occupent exactement le même habitat, une chênaie blanche rocailleuse et vivent toutes deux sur *A. pistolochia*.

En plaine, les adultes de *Z. polyxena* ont une période de vol un peu plus précoce que ceux de *Z. rumina*, mais avec un recouvrement notable. Les populations d'altitude sont beaucoup plus décalées ; non seulement *Z. polyxena* vole plus tôt, mais ses chenilles ont presque fini leur croissance quand les femelles de *Z. rumina* pondent.

Dans les régions où elles ne sont pas en sympatrie, les deux *Zerynthia* sont plus généralistes ; on trouve des populations de *Z. rumina* dans des lieux humides au Maghreb et des *Z. polyxena* sur des pentes arides en Grèce. Elles utilisent la plupart des espèces d'Aristoloches disponibles. Ces observations seront l'objet d'une publication plus détaillée (DESCIMON et MICHEL, en préparation). On notera qu'il ne semble y avoir aucun contrôle de la quantité d'oeufs pondus sur une plante par les femelles ; nous avons même relevé une fois presque 50 oeufs de *Z. polyxena* sur une seule *A. rotunda*, à proximité d'autres plantes où aucun oeuf n'était déposé, et ceci apparemment parce que la première était sur une trajectoire de passage. En captivité, les femelles sont capables de couvrir d'oeufs une surface foliaire très limitée.

1.2. Le genre *Papilio* Linnaeus

Ces Lépidoptères sont en majorité inféodés aux Ombellifères, aux Rutacées et, pour quelques populations d'Asie centrale et des Etats-Unis, à des Armoises ; il n'y a pas de parenté rapprochée entre ces trois taxa végétaux, mais une parenté chimique, par les huiles essentielles - on n'oubliera pas à Marseille la similitude entre absinthe et pastis. Trois espèces sont présentes en France du Sud-Est.

a) *P. machaon* Linnaeus 1758 est l'élément ubiquiste, à populations ouvertes (WIKLUND, 1975) en plein optimum de son aire. En Angleterre, il est strictement inféodé à *Peucedanum palustre* Moench (Apiacées) et localisé à quelques marécages. De la même manière, en Suède, il utilise préférentiellement *Peucedanum palustre* et *Angelica sylvestris* L. (Apiacées) (WIKLUND, 1973 et 1974). Dans l'Europe moyenne, il est franchement polyphage, se nourrissant de plusieurs espèces d'Ombellifères, y compris *Daucus carota* L. - au point d'être parfois considéré comme nuisible - et de Rutacées herbacées :

Ruta graveolens L. et *Dictamnus albus* L. (FRIONNET, 1906) ; nous avons parfois observé des chenilles sur la première de ces Rutacées à Paris, dans le jardin de l'Ecole Normale Supérieure, ce qui en dit long sur les capacités de dispersion de l'espèce. En Provence, le papillon est polyphage, mais avec des préférences marquées : la plante nourricière régulière semble être *Laserpitium gallicum* L., grande Ombellifère des garrigues, mais *Ruta angustifolia* Pers. est également utilisée (NEL, 1988) ; à l'heure actuelle, l'envahissement des friches par *Foeniculum vulgare* L. (Apiacées) offre une biomasse importante au Machaon dans les zones rudéralisées, y compris à l'intérieur de Marseille ; les cultures de fenouil sont d'ailleurs parfois attaquées. Dans le Briançonnais, le même *Laserpitium* est utilisé dans les régions basses, alors que c'est, entre autres (il y aurait une étude à faire), *L. siler* L. qui est consommé au Lautaret.

Le comportement de ponte des femelles est nettement spécifique ; dans nos élevages, des individus capturés dans les garrigues refusent de pondre sur une autre plante que *Laserpitium gallicum*, alors que d'autres venant de zones urbanisées pondent massivement sur le fenouil.

La spécificité n'est pas toujours aussi accusée. Des observations incidentes faites lors de croisements effectués dans d'autres buts indiquent qu'un déterminisme génétique net existe pour ces préférences. La spécificité est bien plus basse pour les chenilles ; néonates, elles acceptent toutes sortes d'Ombellifères et de Rutacées - y compris des plantes exotiques comme *Choi-sya ternata* H. B. & K. (Rutacées) -, aussi bien en Suède (WIKLUND, 1973, 1981 et 1982) que dans la région parisienne et en Provence. Plus tard, en L3, elles préfèrent les plantes auxquelles elles ont été habituées, voire refusent toute autre espèce. La valeur alimentaire de ces différentes plantes est loin d'être équivalente et une mortalité très variable affecte les lignées (WIKLUND, 1975). Il est néanmoins tout à fait exclu que des écotypes différents, liés à des plantes différentes, puissent coexister en Provence, tant est grande la vagilité des papillons. Cette éventualité est également rejetée par WIKLUND (1975).

Très répandue, l'espèce est peu dense, au point qu'il est difficile d'en collecter assez d'individus pour des électrophorèses. Ce n'est assurément pas la quantité de nourriture disponible qui est la cause primaire de cette rareté ; prédation, parasitisme, pathologie doivent jouer un rôle important.

Les chenilles sont aposématiqués et repoussent certains prédateurs (Oiseaux, Lézards,

Fourmis) par les sécrétions de leur osmatérie, mais non les Guêpes (*Vespula germanica* L. Hymenoptera : Vespidae) ; en zone suburbaine, celles-ci, attirées par l'odeur des chenilles, constituent une gêne au cours des manipulations d'élevage en plein air. Plusieurs dizaines de larves placées sur du Fenouil dans notre jardin à Marseille ont été toutes enlevées par ces Hyménoptères, qui les tronçonnent avec leurs mandibules avant de les transporter. J'ai bien souvent vu une guêpe en maraude attaquer une chenille dans une cage que je venais d'ouvrir pour en changer la nourriture ; et elle revenait bientôt, accompagnée de plusieurs congénères. Des parasitoïdes du genre *Pteromalus* (Hymenoptera : Pteromalidae) (probablement *P. eminens* Forst.) sont vivement attirés par les prénymphes mais le taux d'infestation demeure modéré. Les chenilles récoltées dans la nature sont assez souvent parasitées par des Hyménoptères de grande taille (*Dinotomus lapidator* Fabr., Ichneumonidae) - un par individu -, qui se développent à la fin de la nymphose.

Toutes les souches élevées en Provence sont plurivoltines ; l'induction de la diapause nécessite une photopériode inférieure à 10 heures et des températures très fraîches ; en France atlantique, il y a en général deux générations. Aux altitudes élevées des Alpes, il existe une souche univoltine, dont la sensibilité photo- et thermo-périodique est différente. D'après WIKLUND (1973), la souche suédoise n'a elle aussi qu'une seule génération ; il en est de même en Angleterre mais une deuxième génération partielle peut être observée les années chaudes (HOWARTH, 1973). Des élevages parallèles ont montré que ces différences sont génétiquement déterminées.

b) *P. hospiton* Gén 1839 est un endémique corso-sarde. Ses plantes nourricières ont été l'objet de confusions répétées. Il est usuellement admis que cette espèce se nourrit de *Ferula communis* L. (Apiacées) (p. ex. HOFFMANN, 1893). Cette plante est assez nettement anthropophile, proliférant après les incendies et dans les places rudérales et perturbées ; elle est répandue dans toute la Corse. Il est vrai qu'elle constitue le seul support pour *P. hospiton* sur une grande partie du territoire de l'île (plaine et basse montagne) sur sol cristallin. Mais, dans le nord de l'île et en Sardaigne, sur terrain sédimentaire et métamorphique, une autre Ombellifère, très abondante par places, *Peucedanum paniculatum* Lois., est la véritable plante nourricière, à laquelle sont associées des densités souvent élevées du Lépidoptère ; connu depuis longtemps (FRIONNET, 1906) mais négligé, ce fait a été confirmé par COULONDRE (1987) et FAUSSER (1989). En haute montagne, *P. hospiton* est lié à une toute

autre plante : *Ruta corsica* DC. (HOFFMANN, 1893 ; FRIONNET, 1906 ; COULONDRE, 1987). Enfin, des observations plus ponctuelles ont été effectuées sur des espèces du genre *Pastinaca* L. (Apiacées) - l'espèce continentale *P. sylvestris* Mill. constitue une excellente plante nourricière en captivité (Michel, comm. pers.) - ; les femelles pondent très volontiers sur *Cachrys trifida* Miller (Apiacées), plante présente mais rare en Corse (DESCIMON, non publié). Le comportement territorial de *P. hospiton* est extrêmement typé (KETTLEWELL, 1955) : c'est un «hilltopper» comme on en rencontre rarement chez les *Papilio* européens, à la différence des espèces américaines (SHIELDS, 1967 ; GUPPY, 1969). Cette particularité explique la réputation d'espèce en perte de vue qui lui est faite (COLLINS et MORRIS, 1985) : les entomologistes qui ne la connaissent pas peuvent parcourir d'immenses surfaces sans observer un papillon tout en côtoyant de larges populations. Ce sont essentiellement les mâles qui sont caractérisés par ce comportement, les femelles sont extraordinairement évasives et diluées, très difficiles à trouver et, vues, à prendre, en déplacement permanent. La répartition très dispersée des chenilles sur les diverses plantes nourricières en témoigne. Il existe là encore une variation comportementale pour la ponte ; parmi les femelles élevées en captivité issues d'une population liée à *P. paniculatum*, certaines refusaient la Fêrule, d'autres, plus rares, *Pastinaca* ; toutes celles soumises à l'épreuve étaient stimulées à pondre par *Cachrys* plus que par toute autre plante. D'autres Ombellifères ont été refusées, ainsi que les *Ruta* continentales.

Du côté des chenilles, la spécificité est aussi marquée. *Foeniculum vulgare* est accepté, mais sa valeur trophique est médiocre pour l'espèce : croissance ralentie, mortalité élevée par plus grande sensibilité aux maladies, faible poids des chrysalides. Pour la plupart des *Papilio*, cette Ombellifère est pourtant une nourriture passe-partout, facilement acceptée et de bonne valeur. Au contraire, *Ferula* et *Ruta corsica* sont des plantes toxiques, mal tolérées par beaucoup d'espèces.

Les chenilles récoltées dans la nature souffrent souvent d'un taux de parasitisme par Hyménoptères extraordinairement élevé (supérieur à 90%). Certains parasites sont spécifiques de *P. hospiton*, en particulier *Dinotomus violaceus* Mocs., qui semble bien être l'espèce-soeur insulaire de *D. lapidator* mentionné pour *P. machaon*. L'espèce est par ailleurs porteuse de maladies virales extrêmement actives, susceptible d'anéantir totalement un élevage ; ces maladies passent facilement aux espèces voisines où elles sont encore plus dévastatrices.

P. hospiton est traditionnellement considéré comme univoltin ; à basse altitude, il vole en avril-mai, avec un décalage progressif quand on monte ; les populations que l'on trouve autour de 2000 m éclosent en juillet. Ceci est lié aux cycles de la plupart des plantes nourricières : la Fêrule, en particulier, sèche dès juin-juillet. Il semblerait aussi que les populations des zones élevées n'auraient pas le temps de faire deux générations. Cependant, les colonies liées à *P. paniculatum* sont partiellement bivoltines. Ce fait a été soupçonné par GOODMAN et GOODMAN (1927), COULONDRE (1987) et FAUSSER (1989), qui ont observé des imagos en juillet-août à basse altitude ; nous l'avons confirmé en élevage, où une partie des chrysalides obtenues sont écloses sans diapause. Le Peucedan est en effet pérenne et peut fournir de la nourriture même en été. D'une manière plus surprenante, nous avons obtenu le même résultat à partir d'une femelle provenant d'une population d'altitude liée à *Ruta corsica*. Dans le nord de la Corse au moins existe donc une souche polymorphe, qui présente des individus à diapause «obligatoire» et d'autres à diapause déclenchée par les conditions ambiantes. La très grande vagilité des individus, qui peuvent couvrir rapidement des distances et des dénivelées importantes, explique sans doute la coexistence dans les mêmes localités d'adultes, de chenilles en L5 et de chenilles néonates (SIMMONS, 1927), de même qu'elle laisse supposer une structure de populations ouverte. Nous pouvons par ailleurs soupçonner que le locus déterminant la diapause est situé sur le chromosome Z comme chez d'autres *Papilio* (HAGEN et SCRIBER, 1989).

c) *P. alexanor* Esper 1799. C'est un pontoméditerranéen qui possède un peuplement disjoint dans le sud-est de la France. Il est strictement univoltin.

La chenille consomme électivement des inflorescences et fruits d'Ombellifères. La difficulté de détermination de celles-ci a donné lieu à bien des citations aberrantes de plantes nourricières ; en fait, dans les Alpes du sud et les Préalpes jusqu'à la Drôme, l'espèce semble monophage, sur *Ptychotis heterophylla* Moench. (ALLIEZ et SOURES, 1961 ; BOUSSEAU, 1972).

Cependant, une double ignorance laisse peser un doute : on peut être amené à conclure que l'espèce refuse une plante parce qu'on lui a offert des feuilles - or celles-ci sont toujours rejetées car les chenilles n'acceptent que les ombelles. Une exception à cette monophagie probable est fournie par les populations isolées de l'arrière-pays toulonnais, liées à une toute autre Ombellifère, *Opopanax chironium* L. (NEL et CHAULIAC, 1983). Cependant, *P. heterophyl-*

la, aussi présent dans la localité et d'ailleurs largement répandu en Provence, est occasionnellement utilisé, mais seulement quand il voisine avec *Opopanax*. Dans les Préalpes de Vence, à l'extrémité sud-ouest de l'aire principale, *O. chironium* sert également de plante nourricière (RECHE, 1978) ; ce n'est pas le cas dans ses localités du Luberon, où vit aussi *P. alexanor*. *Ptychotis heterophylla* pousse sur les éboulis calcaires. C'est une espèce monocarpique à petites feuilles, dont l'inflorescence ne représente pas une biomasse importante. Ces plantes sont clairsemées et passer de l'une à l'autre est une opération risquée. Ici, la quantité de ressource est donc particulièrement limitante. Grosse plante, *O. chironium* offre une nourriture abondante.

La ponte est extrêmement spécifique. Elle est par ailleurs difficile à obtenir, en particulier sur *Ptychotis* ; la femelle ne pond qu'un oeuf à la fois. La présence d'oeufs sur l'inflorescence en inhibe le dépôt de nouveaux ; de plus, la ponte n'a pas lieu dans des cages exiguës et sur des plantes trop petites. La chenille est cannibale et dévore les individus plus petits qui pourraient cohabiter - tous faits qui rendent l'élevage de l'espèce difficile.

Les faits précédemment exposés sont valables pour les populations liées au *Ptychotis*. *P. alexanor destelensis*, de la région toulonnaise, se comporte bien différemment. D'abord la taille de la sous-espèce est de 20% plus grande. On trouve souvent de 20 à 30 oeufs sur la même plante, et l'on n'observe pas de tendance cannibale ; il y a souvent plusieurs chenilles par plante. Le parasitisme est important ; chez les populations liées au *Ptychotis*, un Hyménoptère de taille moyenne attaque les chenilles en L2 - L4 ; après sa sortie, il se chrysalide sur la plante nourricière, abrité dans un cocon, ovoïde, allongé, présentant des dessins rappelant sa victime. Il existe aussi un grand Hyménoptère, restant dans la chrysalide sous forme de nymphe tout l'hiver et sortant au moment du début du développement des chenilles. Chez les populations liées à *Opopanax*, ce sont les oeufs qui subissent un parasitisme très lourd par des Braconides ; ceux qui ont été tôt pondus peuvent leur échapper mais, pour les plus tardifs, le déchet avoisine 100%. Par ailleurs à l'occasion d'une expérience d'implantation de chenilles dans une localité d'*Opopanax* non colonisée, nous avons pu observer la disparition de plus de 50% des chenilles, sans doute par prédation non spécifique. On trouve aussi des chenilles de *Machaon* sur les plantes concernées. Les deux espèces sont liées par des rapports de mimétisme assez évidents. La parenté entre ces deux *Papilio* est lointaine, au point qu'*alexanor* a souvent été considéré comme appartenant à un genre différent.

2. La spécificité chez les Pieridae du groupe des Euchloini (genres *Euchloe* Hübner et *Anthocaris* Boisduval.)

Les *Euchloe* et leurs très proches voisins, les *Anthocaris*, sont les Piérides à la spécificité alimentaire la plus poussée : ils consomment exclusivement les fruits des Crucifères. Nous étudierons ici le cas de trois espèces provençales : *E. crameri* Butler 1869, *E. tagis* (Hübner, 1804) et *A. euphenoides* Staudinger 1869.

a) *E. crameri* est l'espèce européenne la plus répandue du genre ; présente dans tout le bassin méditerranéen, elle peut, certaines années, arriver jusque dans la moitié Nord de la France, car elle est migratrice.

Elle est relativement polyphage. La femelle accepte les siliques de nombreuses Crucifères : *Sisymbrium* L., *Sinapis* L., *Barbarea* Lob., *Diplotaxis* DC., ainsi que d'*Isatis tinctoria* L., arrivante récente en Provence. Dans la région marseillaise, elle profite de l'envahissement des localités perturbées par toutes ces plantes. Dans la vallée inférieure de la Sioule, nous l'avons trouvée dans les années 60 sur d'abondants peuplements de Biscutelle, un peu exceptionnels dans le Massif Central. La chenille accepte un grand nombre de Crucifères, pourvu qu'on lui offre des fruits, et son succès est très homogène. Elle est nettement aposématique. L'incidence du parasitisme et des infections virales est souvent très lourde. L'espèce vole avec fougue, et la femelle pond difficilement en captivité ; nous n'avons donc pas pu observer une inhibition de la ponte par d'autres oeufs. On notera cependant que plusieurs chenilles peuvent cohabiter sur la même plante. Les chenilles ne sont pas usuellement cannibales.

La régulation du voltinisme est complexe. On observe une génération d'adultes massive au premier printemps, suivie d'émergences éparpillées tout l'été. En élevage, beaucoup des chenilles issues des papillons du printemps donnent des chrysalides diapausantes, mais quelques autres ont un développement direct. Elles redonnent donc les adultes de ces générations tardives observées sur le terrain. L'existence d'un polymorphisme régulant ce phénomène est vraisemblable ; l'interprétation la plus simple serait que le caractère «diapause obligatoire» soit monogénique et dominant. Les récessifs non diapausants continueraient donc leur cycle jusqu'à l'apparition des conditions photothermopériodiques engendrant la diapause. Ce schéma est sans doute simpliste, des phénomènes de seuil sont probables, avec une dominance partielle ou un déterminisme polygénique. On notera aussi un polyphénisme marqué, qui a

parfois fait considérer les émergences estivales comme espèce distincte. Quoiqu'il en soit, les ressources sont beaucoup moins abondantes en été qu'au printemps : les Crucifères sont des plantes à floraison printanière.

b) *E. tagis* : c'est un méditerranéen qui, bien que non migrateur, peut coloniser parfois jusqu'au environs de Lyon. Sa présence est irrégulière, il est tantôt abondant, tantôt rare et localisé. Sa zone d'occurrence régulière est la Provence intérieure froide. Par contraste avec la précédente, c'est un papillon peu vigoureux, calme, facile à conserver en captivité.

Cette espèce est inféodée aux *Iberis* L. C'est d'habitude sur *I. pinnata* L. qu'elle est observée en abondance ; or cette plante annuelle est caractéristique des champs de céréales négligés ou abandonnés. Le «réservoir» semble être plutôt *I. saxatilis* L., espèce vivace du *Genistetum lobelii*. Les deux plantes ont une production de siliques modérée et la consommation des fruits par les chenilles constitue un handicap pour la propagation. *I. pinnata* est capable de proliférer dans les cultures d'une manière très rapide et instable. Son phytophage la suit dans sa multiplication éphémère ; on le trouve alors un peu partout dans les campagnes, pendant un an ou deux ; puis plante et papillon redeviennent rares ; il faut aller chercher sur les barres rocheuses du *Genistetum lobelii* pour trouver quelques *E. tagis*. Le papillon est strictement univoltin.

c) *Anthocaris euphenoides* : l'aire de distribution de ce Lépidoptère est méditerranéenne, avec des colonies extrêmes dans le Lot, la basse Savoie, la bordure est du Massif Central.

Il n'y a pas monophage plus strict que ce papillon. Non seulement la chenille ne se nourrit que de *Biscutella laevigata* L., mais les adultes en butinent les fleurs et dorment sur ses inflorescences dont ils sont homochromes. Une seule exception à cette règle de la monophagie a été observée dans l'Isère où la Biscutelle est absente, et où *A. euphenoides* se nourrit d'une autre Crucifère, probablement un *Diplotaxis* (BOUSSEAU, 1972) ; les chenilles venant de populations inféodées à la plante «normale» l'acceptent sans difficulté. Laté-méditerranéenne arrivant en Bourgogne et dans le Nord du Massif Central, la Biscutelle est une vivace en rosettes des *Thero-Brachypodetalia*. Elle colonise les lieux perturbés : bords de route, terrasses. La floraison a lieu en mars-avril, suivie de la maturation des fruits qui s'achève en mai. Rabattue, la plante émet une nouvelle tige florale jusqu'en mai-juin. Les inflorescences sont peu abondantes dans la région méditerranéenne, et les fruits peu nombreux ; ceci contraste avec les colonies du nord

de l'aire de la plante, où les Biscutelles sont plus profuses. Dans le Midi, les colonies de la plante sont rarement serrées (sauf dans des zones fraîchement perturbées) et on n'observe pas souvent deux individus côte à côte - contraste là encore avec les régions du Centre où pousse l'espèce.

La période de vol de *A. euphenoides*, avril en étage collinéen, coïncide avec la floraison de la Biscutelle et le développement de la chenille avec celui des fruits : l'espèce est strictement univoltine.

Le comportement adulte témoigne de l'inféodation de l'insecte à sa plante. Les mâles patrouillent dans les localités où pousse la Biscutelle, dont ils visitent les inflorescences en butinant et en recherchant les femelles. Le rôle pollinisateur de ces insectes est à considérer.

Comme chez la plupart des Rhopalocères, ils sont assez agressifs et deux mâles se poursuivent souvent jusqu'à ce que l'un d'entre eux s'en aille. Ils donnent l'impression d'un vol très actif mais des marquages nous ont montré qu'ils sont en fait inféodés à un territoire restreint qu'ils parcourent en tous sens.

Les femelles sont plus furtives et ne manifestent pas le même comportement territorial ; elles ne sont pas fidèles à un territoire précis. WIKLUND et AHRBERG (1978) ont décrit chez l'espèce voisine ubiquiste *A. cardamines* L. un comportement similaire dans les deux sexes. De plus, en particulier en cage, les femelles sont agressives et se chassent mutuellement avec bien plus de dureté que les mâles ; ce fait est tout à fait exceptionnel chez les Lépidoptères. Elles perçoivent les oeufs déjà pondus sur les inflorescences et évitent alors d'en déposer un autre - ce qui est particulièrement gênant en élevage. Cette perception, si elle est visuelle, est remarquable car, à nos yeux, ces oeufs sont difficiles à distinguer des pièces florales et pourraient paraître homochromiques. Les chenilles semblent être moins facilement reconnues ; l'occurrence assez fréquente de femelles tardives laisse la possibilité de l'existence de plus d'une chenille par plante, mais avec un décalage.

Les larves sont aposématiques, ou mimétiques de celles d'*E. crameri*. Ce fait pose problème : les deux espèces vicariantes, *A. damone* Boisduval 1836 (Méditerranée orientale) et *A. belia* Linnaeus 1767 (Maghreb) sont toutes deux homochromiques, comme *A. cardamines*. Les deux premières cohabitent aussi avec *E. crameri* ; pourquoi *A. euphenoides* a-t-il seul basculé vers le mimétisme ?

Les chenilles sont aussi férocelement canniba-

les. En élevage, il finit par ne rester qu'un individu par cage... Très souvent, il s'agit d'une femelle, qui donnera un adulte gros, gras et très fécond. Dans la nature le taux d'infestation des plantes de Biscutelle est très élevé : pratiquement, au moins dans les années où *A. euphenoides* ne présente pas un creux démographique notable, une chenille par plante, parfois deux, de taille inégale. Bien souvent, la plante n'offre qu'une portion congrue à son hôte ; en témoigne d'ailleurs la taille parfois minuscule de certains adultes. Dans ces conditions, la production de graines est souvent faible, mais il faut compter avec les repousses tardives.

L'ubiquiste *E. crameri* se trouve aussi sur Biscutelle ; on trouve parfois les chenilles des deux espèces côte à côte. J'ai suivi quelques-uns de ces couples ; sans avoir assisté aux faits, j'ai toujours vu *A. euphenoides* subsister seul à la fin...

Dans les Pyrénées-Orientales, où la Biscutelle est plus luxuriante (écotype ou conditions climatiques différentes ?), *A. euphenoides* est de taille 20% plus grande.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans le débat, qui devient infiniment complexe, des rapports plantes - herbivores, le présent travail permet d'illustrer et de nuancer quelques principes.

1. L'impact des papillons diurnes sur leurs plantes nourricières peut être significatif

La production de graines par *Iberis pinnata* et *Biscutella laevigata* peut être sévèrement diminuée par l'attaque d'*E. tagis* et *A. euphenoides*, dans leur période d'abondance maximale. Peut-on détecter une défense spécifique des végétaux ? Ce sujet a focalisé une attention considérable dans les temps récents, car il permettrait de mettre en évidence des phénomènes de coévolution (FUTUYMA, 1983). Des preuves de telles défenses ont été trouvées dans le couple Crucifère - Pieridae en Californie (SHAPIRO, 1981a, b) comme chez les *Heliconius* et les Passiflores (WILLIAMS et GILBERT, 1981) ; dans les deux cas, les plantes forment des appendices (stipules) mimant des oeufs. On serait tenté de considérer l'évidente parcimonie de floraison et la capacité de récupération des Biscutelles comme une stratégie d'évitement vis-à-vis du phytophage ; mais comme CHEW (1988), on s'abstiendra de les interpréter comme telles, car les contraintes du climat méditerranéen suffisent pour expliquer ces caractéristiques, qui seraient des « adaptations » (GOULD et VRBA, 1982). De la

même manière, JORDANO *et al.* (1990) ont montré, chez le Lycénide méditerranéen *Tomares ballus*, que l'impact de la consommation des graines de la plante nourricière (*Astragalus lusitanicus*) restait en fin de compte mineur par rapport aux autres causes de perte de fécondité.

L'échantillon végétal étudié est absolument biaisé ; par définition, il ne comporte que les perdants, ceux qui n'ont pas pu échapper au phytophage. Or, une grande partie des Crucifères méditerranéennes échappe à l'attaque des Pieridae (COURTNEY et CHEW, 1987). Dans les Bouches du Rhône, sur 64 espèces de Crucifères notées comme indigènes régulières par la Flore de Molinier (1981), une quarantaine sert de nourriture à des Pieridae et moins de 10 sont utilisées régulièrement et spécifiquement. Il en est de même pour les Ombellifères dont une petite minorité seulement sert de nourriture aux *Papilio* en Scandinavie (WIKLUND, 1973 et 1974) comme en Provence.

2. Il existe de nombreuses preuves de l'étroite dépendance de papillons vis à vis de leur plantes nourricières.

a) La première est la contrainte phénologique évidente qui s'exerce sur le cycle des diverses espèces. Les adultes éclosent au démarrage du cycle de leurs plantes et le développement larvaire suit la croissance végétative des parties consommées (COURTNEY, 1982). Le caractère exceptionnel et opportuniste des générations d'été, présentes chez les euryéciques (*P. machaon*, et aussi l'espèce américaine voisine *P. zelicaon* en Californie, *E. crameri*) s'oppose à l'univoltinisme des espèces spécialisées. Quand une ressource est partiellement disponible en été, un polymorphisme apparaît dans le déclenchement de la diapause, comme chez *E. crameri* et *P. hospiton*. Nous aurions aimé trouver le même polymorphisme chez *P. machaon*, mais n'avons jamais été capables de détecter des individus à diapause «obligatoire» dans les populations provençales. La survie de l'espèce semble entièrement reposer sur les Ombellifères et Rutacées présentant des parties consommables en été (Nel, 1988) ; ces plantes ne constituent pas une biomasse importante. En fait, on peut soupçonner un changement récent dans la structure génétique des populations provençales de *P. machaon* ; l'adaptation à des plantes cultivées ou rudérales (Carotte, Fenouil) aurait permis aux génotypes à diapause facultative de l'emporter. Le voltinisme chez les Lépidoptères est capable d'évoluer très rapidement si les forces sélectives s'en mêlent (LEES, 1965 ; HOY, 1977).

Ce type de contrainte est présent chez la

grande majorité des espèces méditerranéennes ; *T. ballus* en fournit un exemple frappant, aussi bien dans ses populations provençales (DESCIMON et NEL, 1986) qu'en Espagne (JORDANO *et al.*, 1990).

b) L'abondance des ressources végétales est un facteur limitant primordial de la densité des populations de papillons dans le cas de monophages stricts comme *A. euphenoides* ou *P. alexanor* ; chez ceux-ci, on observe même un ajustement de la taille des individus à la quantité de biomasse végétale disponible. Spécificité et limitation des ressources sont liées à des comportements diminuant la densité de peuplement (ponte, cannibalisme). On retrouve dans notre région le même type d'adaptation que celui décrit par SHAPIRO (1980) chez un *Anthocaris* californien. Dans le cas où la fidélité trophique est plus faible, les populations végétales apparaissent loin d'être saturées. Prédation, parasitisme, pathologie jouent alors un rôle déterminant. Il est permis de penser que ces facteurs sont dépendants de la densité : nous avons noté plus haut l'«effet d'entraînement» de la prédation par les Guêpes et, en cas de promiscuité, la pathologie devient souvent catastrophique dans les élevages. On n'oubliera pas non plus le rôle du harcèlement des femelles par les mâles (SHAPIRO, 1970).

La stratégie «deux fers au feu» d'*E. tagis* est remarquable en ce qu'elle superpose une liaison avec une plante stable, fournissant une ressource peu abondante, à une autre avec une plante éphémère, permettant épisodiquement des densités de population élevées. En fait *E. crameri* joue aussi la sécurité avec son polymorphisme univoltin-plurivoltin.

La fidélité phytophagique est avant tout déterminée par le choix de ponte de la femelle. Sur celle-ci repose la fonction de détecter les ressources qualitativement et quantitativement convenables pour les chenilles, et aussi abri, protection et camouflage éventuel (WIKLUND, 1984). La physiologie sensorielle des femelles est sûrement la clé des glissements d'une famille de plantes nourricières à une autre, caractéristique des Papilionides (SCRIBER, 1988).

Il s'agit d'une relation coadaptative essentielle et délicate dans la structure du génôme, qui n'est pas toujours réalisée de manière parfaite (WIKLUND, 1978, 1981 et 1982). D'après THOMPSON *et al.* (1990), le locus contrôlant le choix de ponte chez les *Papilio* est situé sur le chromosome Z ; d'après HAGEN et SCRIBER (1989), il en est de même pour le déterminisme de la diapause, dont nous avons vu la relation

avec la phénologie des plantes nourricières. Une liaison entre les deux locus aurait une signification évidente. L'importance évolutive des hétérochromosomes est connue (COYNE et ORR, 1989).

c) Les espèces étudiées ici sont aposématiqués, sauf *E. tagis*. Toutes stockent ou émettent des substances toxiques extraites des plantes nourricières, soit dans la chenille, soit jusqu'au stade adulte (ROTHSCHILD *et al.*, 1972). La dépendance vis-à-vis de l'hôte est donc double. La protection assurée est bien entendu relative ; la forte odeur émise par l'osmatérie de *P. machaon* n'empêche ni les guêpes de tronçonner les chenilles ni les *Pteromalus* d'y injecter leurs oeufs. Il est même possible que l'attraction olfactive évidente vis à vis de ces ennemis que nous avons observée (et qui subsiste quelque temps dans une boîte vide) provienne de ces substances de défense.

3. La compétition interspécifique est particulièrement manifeste chez les *Zerynthia*

Cette compétition a produit une coévolution dont le résultat est une spécialisation dans la zone de cohabitation : plantes nourricières, habitat et phénologie y sont différents. Ici, le phénomène de déplacement de caractère est facile à saisir. Chez *P. machaon* et *P. hospiton*, compétition et différenciation apparaissent aussi, mais le phénomène de coévolution est moins évident : *P. machaon* ne change pas par rapport à ses populations continentales et le choix de l'habitat particulier de *P. hospiton* se retrouve chez beaucoup d'endémiques corses, sans doute en rapport avec les caractéristiques de la végétation naturelle : seules les crêtes offrent des espaces ouverts permanents.

Si la coexistence apporte un aspect compétitif, elle peut aussi impliquer une mise en commun des moyens de défense vis-à-vis des prédateurs, de type «mimétisme mullérien». *P. machaon* et *P. alexanor* sont trop distants taxonomiquement pour que la ressemblance de leurs chenilles, toutes deux aposématiqués, soit due à un simple parallélisme. De même, la similitude entre les chenilles d'*E. crameri* et celles d'*A. euphenoides* est interprétée au mieux comme résultant d'un mimétisme ; ces papillons appartiennent à une lignée essentiellement cryptique et le mimétisme serait un caractère dérivé, apparu sous l'influence de pressions sélectives convergentes. La coévolution serait dans ce cas plus mutualiste que compétitive - ce qui n'empêche en rien les chenilles de s'entre-dévorer ! Une étude approfondie mettrait sans doute en lumière un réseau complexe d'interactions.

On commence à savoir dater la mise en place des écosystèmes méditerranéens ; elle s'est faite il y a quelques millions d'années (SUC, 1985). Sans doute, beaucoup d'éléments qu'on y observe sont issus de lignées subtropicales de régions sèches, nettement plus anciennes. De toutes façons, l'évolution a eu le temps de mettre en place des réseaux de coadaptations complexes, dont l'inféodation des papillons à des plantes nourricières est un exemple éloquent.

REMERCIEMENTS

Beaucoup de faits relatés ici proviennent d'observations communiquées par MM. François Michel (Centre de Génétique Moléculaire, C.N.R.S., Gif sur Yvette) et Jean-Pierre Vesco (Valréas). Je les remercie très vivement pour leur aide, aussi concrétisées par de nombreuses discussions ; le premier cité a par ailleurs bien voulu lire le présent manuscrit et suggérer des modifications. Je remercie également deux référés anonymes pour leur aide dans l'amélioration de cet article.

REFERENCES

- ALLIEZ, P. et SOURES, B. (1961). Réflexions et observations à propos de *P. alexanor* et *P. egea*. Bull. Soc. entomol. Mulhouse, sept.-oct. 61, 76-82.
- BENSON, W.W., BROWN, K.S., Jr., and GILBERT, L.E. (1976). Coevolution of plants and herbivores : Passion flower butterflies. Evolution, 29, 659-680.
- BERGER et FONTAINE, M., (1947-1948). Une espèce méconnue du genre *Colias*. Lambillionea, 47 : 91-98, 48, 12-15, 21-24, 90-104.
- BOWERS, M.D. (1988). Chemistry and Coevolution : Iridoid Glycosides, Plants, and Herbivorous Insects. In «Chemical mediation of Coevolution» (K.C. Spencer Ed.), pp. 133-165. Academic Press, New York.
- BOUSSEAU, J. (1972). Contribution à l'établissement de l'Atlas des Rhopalocères français. *Alexanor*, 7, 207-212.
- CHEW, F.S. (1988). Searching for Defensive Chemistry in the Cruciferae, or Do Glucosinolates Always Control Interaction of Cruciferae with Their Potential Herbivores and Symbionts ? No ! In «Chemical Mediation of

- Coevolution» (K.C. Spencer Ed.), pp. 81-112. Academic Press, New York.
- COLLINS, N.M. et MORRIS, M.G. (1985). Threatened Swallowtail Butterflies of the World. The IUCN Red Data Books. IUCN, Gland (Suisse) et Cambridge (UK). pp. VII, 401, 8 pl.
- COURTNEY, S.P. (1982). Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. IV. Crucifer apparency and *Anthocharis cardamines* oviposition. *Oecologia*, **52**, 258-265.
- COURTNEY, S.P., and CHEW, F.S. (1987). Coexistence and hostplant use by a large community of pierid butterflies : Habitat is templet. *Oecologia*, **71**, 210-220.
- COULONDRE, A., 1987. Observations sur quelques espèces diurnes et nocturnes de Corse (Lepidoptera). *Alexandria*, **15**, 37-40.
- COYNE, J.A. et ORR, H.A. (1989). Two rules of speciation. In Otte, D. et Endler, J.A. Eds, Speciation and its consequences, pp. 180-207. Sinauer, Sunderland, Mass.
- CROSSON DU CORMIER, A. et GUERIN, P., 1947. *Boloria aquilonaris* Stichel en France. R. fr. *Lépidoptérologie*, **11**, 177-187.
- DESCIMON, H. et MICHEL, F. (1988). Expériences d'hybridation intra- et interspécifique dans le genre *Zerynthia* (Papilionidae). Relativité des critères mixiologiques de l'espèce. *Nota lepid.*, **12**, Suppl. 1, 28-31.
- DESCIMON, H. et J. NEL, 1986. - *Tomares ballus* F. est-il une espèce vulnérable en France ? *Alexandria*, **14**, 219-231.
- DROIT, P.A. (1951). Notes de chasse dans la zone du bassin moyen de la Durance. R. fr. *Lépidoptérologie*, **13**, 103-112.
- EHRlich, P.R., and RAVEN P.H. (1964). Butterflies and plants : A study in coevolution. *Evolution*, **18**, 586-608.
- FAUSSER, J., 1989. Observations complémentaires sur *Papilio hospiton* en Haute-Corse. *Alexandria*, **15**, 447-448.
- FRIONNET, C. (1906). Les premiers états des Lépidoptères français. Rhopalocera (Anciens Diurnes). pp. LXII, 321. Godard et Brulliard, Saint Dizier.
- FUTUYMA, D.J. (1983). Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. In «Coevolution» (D.J. Futuyma and M. Slatkin, eds.), pp. 207-231. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- GOODMAN, A. de B. et O.R. (1927). On *Papilio hospiton*. *Entomol.*, **60**, 251-253.
- GOULD, S.J., and VRBA, E.S. (1982). Exaptation - A missing term in the science of form. *Paleobiology* **8**, 4-15.
- GUPPY, R. (1969). Further observations on «hilltopping» in *Papilio zelicaon*. *J. Res. Lepidoptera*, **8**, 105-117.
- HAGEN, R.H. et SCRIBER, J.M. (1989). Genetic analysis of the sex-linked loci in the tiger swallowtail butterfly. *J. Heredity*, **80**, 179-185.
- HOFFMANN, E. (1893). Die Raupen der Gross-Schmetterlinge Europas. pp. XXIV, 318, 50 pl. Hoffmann, Stuttgart.
- HOWARTH, T.G. (1973). South's British Butterflies. Warne, London. pp. XIII, 210, 48 pl.
- HOY, M.A. (1977). Rapid response to selection for a non-diapausing gipsy moth. *Science*, **196** : 1462-1463.
- JORDANO, D., HAEGER, J.F. and RODRIGUEZ, J. (1990). - The effect of seed predation by *Tomares ballus* (Lepidoptera : Lycaenidae) on *Astragalus lusitanicus* (Fabaceae) : determinants of differences among patches. *Oikos*, **57** : 250-256.
- KETTLEWELL, H.B.D. (1955). The natural history of *Papilio hospiton* in Corsica. *Entomol.*, **88**, 280-283.
- LEES, E. (1965). Further observations on the voltinism of *Coenonympha pamphilus*. *Entomol.*, **98** : 43-45.
- MAZEL, R., 1986. Structure et évolution du peuplement d'*Euphydryas aurinia* Rottemburg (Lepidoptera) dans le sud-ouest européen. *Vie Milieu*, **36** (3) : 205-225.
- MOLINIER, R. (1981). Catalogue des plantes vasculaires des Bouches du Rhône. Publié à titre posthume avec la participation de Paul Martin. Imprimerie municipale, Marseille. pp. LVI, 375.

- NEL, J., 1988. Notes et observations biologiques. *Alexanor*, **15**, 278-281.
- NEL, J., et CHAULIAC, A. (1983). Une nouvelle sous-espèce de *Papilio alexanor* Esper isolée dans la Provence méridionale. *Alexanor*, **13**, 16-20.
- RAUSHER, M.D. (1982). Population differentiation in *Euphydryas editha* butterflies : Larval adaptation to different hosts. *Evolution*, **36**, 581-590.
- RECHE, C. (1978). *Opopanax chironium* Koch plante nourricière de *Papilio alexanor* Esper. *Entomops*, **45**, 145-147.
- ROTHSCHILD, M., von EUW, J. and REICHSTEIN, R.T. (1972). Aristolochic acids stored by *Zerynthia polyxena*. *Insect Biochem.*, **2**, 334-343.
- SCRIBER, J.M. (1988). Tale of the Tiger : Beringial Biogeography, Binomial Classification, and Breakfast Choices in the *Papilio glaucus* Complex of Butterflies. *In* «Chemical Mediation of Coevolution» (K.C. Spencer Ed.), pp. 241-301. Academic Press, New York.
- SHAPIRO, A.M. (1970). The role of sexual behavior in density-related dispersal of Pierid butterflies. *Am. Nat.*, **104**, 367-372.
- SHAPIRO, A.M., (1980). Egg-load assessment and carryover diapause in *Anthocaris* (Pieridae). *J. Lepidopterists' Soc.*, **34**, 307-315.
- SHAPIRO, A.M. (1981a). The pierid red-egg syndrome. *Am. Nat.* **117**, 276-294.
- SHAPIRO, A.M. (1981b). Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii*. *Oecologia*, **48**, 142-143.
- SHIELDS, O. (1967). Hilltopping. *J. Res. Lepidoptera*, **6**, 69-178.
- SIMMONS, A. (1927). Field notes in Corsica. *Entomol.* **60**, 49.
- SINGER, M.C. (1971). Evolution of foodplant preferences in the butterfly *Euphydryas editha*. *Evolution*, **25**, 383-389.
- SINGER, M.C. (1983). Determinants of multiple host use in a phytophagous insect population. *Evolution*, **37**, 389-403.
- SUC, J.P., (1985). Le climat méditerranéen : une particularité de toujours ? *La Recherche*, **16**, 87-89.
- THOMPSON, J.N., WEHLING, W., and PODOLSKY, R. (1990). Evolutionary genetics of host use in swallowtail butterflies. *Nature*, **344**, (6262), 148-150.
- WIKLUND, C., (1973). Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Ent. exp. & appl.*, **16**, 232-242.
- WIKLUND, C., (1974). Oviposition preferences in *Papilio machaon* in relation to the host plants of the larvae. *Ent. exp. & appl.*, **17**, 189-198.
- WIKLUND, C. (1975). The evolutionary relationship between oviposition preferences and larval host range in *Papilio machaon* L. *Oecologia*, **18**, 185-197.
- WIKLUND, C. (1981). Generalist vs. specialist oviposition behavior in *Papilio machaon* (Lepidoptera) and functional aspects of the hierarchy of oviposition preferences. *Oikos*, **36**, 163-170.
- WIKLUND, C. (1982). Generalist versus specialist utilization of host plants amongst butterflies. *Proc. 5th Symp. Insect-plants relationships*, Wageningen. pp. 181-191.
- WIKLUND, C. (1984). Egg-laying patterns in Butterflies in relation to their phenology and their visual efficiency and abundance of their host plant. *Ecology*, **63**, 23-29.
- WIKLUND, C. et AHRBERG, C., (1978). Host plants, nectar source plants, and habitat selection of males and females of *Anthocaris cardamines* (Lepidoptera). *Oikos*, **31**, 169-183.
- WILLIAM, K.S, and GILBERT, L.E. (1981). Insects as selective agents on plant vegetative morphology : Egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science*, **212**, 467-468.

Les peuplements de *Tetraclinis articulata* sur le littoral d'Oran (Algérie)

Seghir HADJADJ*

RESUME

Cette étude est une première analyse synsystématique des formations à *Tetraclinis articulata* qui se développent sur les massifs littoraux entre Ghazaouet et Mostaganem.

Nous décrivons quatre groupements préforestiers et un groupement de matorral qui s'organisent autour de *Tetraclinis articulata*. Ceux-ci s'individualisent soit par leur déterminisme édaphique, soit par les nuances microclimatiques des versants.

Les différences floristiques nous ont permis de les rattacher aux alliances *Asparago-Rhamnion oleoidis* Rivas-Martinez, 1975 et *Tetraclini articulatae-Pistacion atlanticae* Rivas-Martinez, Costa, Izco, 1986, dans l'ordre des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez, 1975.

MOTS-CLES : *Tetraclinis articulata*, syntaxonomie, thermoméditerranéen, Oranie, Algérie

RESUMEN

Este estudio es un primer análisis sinsistemático de las formaciones de *Tetraclinis articulata* que se encuentran en los macizos litorales de Oran : entre Ghazaouet y Mostaganem.

Describimos cinco comunidades preforestales caracterizadas por *Tetraclinis articulata*, que se diferencian bien por sus condiciones edáficas o por las variaciones microclimáticas de las lateras.

Las diferencias florísticas de estas cinco comunidades nos han llevado a incluirlas en dos alianzas : *Asparago-Rhamnion oleoides* Rivas-Martinez, 1975, y *Tetraclini articulatae-Pistacion atlanticae* Rivas-Martinez, Costa, Izco, 1986, dentro del orden *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez, 1975.

PALABRAS CLAVES : *Tetraclinis articulata*, sintaxonomía, termomediterráneo, Oran, Argelia

SUMMARY

This study is a first synsystematic analysis of *Tetraclinis articulata* formations which cover littoral mountains between Ghazaouet and Mostaganem. We describe five preforestal groupings distinguished by *Tetraclinis articulata*, by their edaphic reactions and by contrasting microclimates of the versants.

The floristic differences let us range them in two alliances : *Asparago-Rhamnion oleoidis*, Rivas-Martinez, 1975, and *Tetraclini articulatae-Pistacion atlanticae*, Rivas-Martinez, Costa, Izco, 1986, which come in the order : *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*, Rivas-Martinez, 1975.

KEY WORDS : *Tetraclinis articulata*, syntaxonomy, thermomediterranean, Oran, Algeria

* Institut des Sciences de la Nature,
Université d'Oran-Essénia, 31100, Algérie

INTRODUCTION

Cette étude est une première analyse synsystématique des formations à *Tetraclinis articulata* qui se développent sur les massifs littoraux oranais qui culminent à 1081 m d'altitude dans les Traras, entre Ghazaouet et l'embouchure du Chélif (figure 1). Toute cette bande littorale de 300 km environ, de la méditerranée sud-occidentale, se situe globalement dans le bioclimat semi-aride à hiver chaud (ALCARAZ, 1982 ; MEKKIOUI, 1989). Cependant, quelques enclaves du subhumide peuvent apparaître à la faveur de conditions stationnelles particulières (altitude au delà de 500 m, thalwegs orientés au nord, expositions bien arrosées). Par ailleurs, mis à part une saison sèche qui dure de 4 à 7 mois, la seconde caractéristique du climat régional se situe au niveau des fortes fluctuations pluviométriques observées depuis le début de ce siècle. C'est le cas notamment de la station de Ghazaouet qui évolue suivant les années, entre l'aride supérieur et le subhumide inférieur (AIME et REMAOUN, 1988).

Ce travail entrant dans le cadre plus large d'une thèse (HADJADJ, 1988), notre échantillonnage a porté sur 200 relevés intégrant d'autres formations qui venaient au contact de l'aire du Thuya. Nous avons essayé d'échantillonner sur toutes les expositions, à différentes altitudes et sur les substrats les plus divers. Pour traiter nos 200 relevés réunissant 460 espèces, nous avons fait appel à l'analyse factorielle des correspondances (A. F. C.). Le traitement effectué a porté sur un tableau dont les deux entrées étaient respectivement : les espèces végétales, notées en présence/absence, et les relevés de végétation. Ceux-ci avaient été initialement réalisés selon la méthode définie par Braun-Blanquet. Cela nous amène à préciser que les relevés, de même que les espèces qui constituent les tableaux phytosociologiques, ont été extraits parmi ceux ayant les plus fortes contributions relatives et absolues pour les quatre premiers axes factoriels.

Parmi les essences arborescentes de ce littoral, le bioclimat, largement influencé par la mer, semble désavantager le Chêne liège, très sporadique sur les substrats acides. C'est également là, mais plus près de la mer, que nous trouvons les formations à Genévrier oxycèdre et Genévrier rouge qui restent tous deux liés aux substrats sableux des dunes (ALCARAZ, 1977 ; MEZIANI, 1984). En dehors de ces espèces qui restent très localisées, c'est le Thuya qui nous paraît le plus répandu dans ces zones maritimes. Là, il peut se mélanger aux essences sus-citées par sa capacité de s'accomoder de différents substrats (FENNANE, 1987) ; cependant, la tétraclinaie pure apparaît sur de grandes étendues de ce littoral.

Toutes ces nuances sont décrites à travers les différents groupements que nous présentons dans ce qui suit.

Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli Quézelet *al.* 1988

L'analyse floristique du tableau 1 montre bien la dominance des espèces de matorrals telles que *Rosmarinus tournefortii*, *Erica multiflora*, *Stipa tenacissima*, et *Lavandula dentata* pour ne citer que les plus abondantes. A partir de la distribution de certaines espèces, nous pouvons y distinguer deux faciès :

- un faciès à *Olea oleaster* et *Ampelodesma mauritanica* dans la partie gauche et qui dénote une ambiance préforestière ;
- un faciès à *Juniperus phoenicea* et *Cistus salviifolius* sur la partie droite, celui-ci étant plus ouvert voire plus dégradé que le précédent.

Pour situer ce groupement, nous avons comparé notre tableau à ceux des associations déjà décrites et venant dans une position géographique similaire, c'est-à-dire, proches d'un littoral.

Tout d'abord à l'est, en Tunisie, VANDEN BERGEN (1990) décrit deux séries de végétation du Djebel Bou Korbous au Cap Bon, dont une série à «*Juniperus phoenicea* et *Tetraclinis articulata*». Cette série est présentée à travers deux groupements correspondant à deux tableaux où nous retrouvons beaucoup d'espèces communes avec l'Oranie. Cependant des différences très nuancées existent entre les tableaux tunisiens et le nôtre. Elles se remarquent à deux niveaux ; qualitatif et quantitatif. Il y a d'abord un remplacement d'espèces d'un même genre. Nous citerons pour exemple celui des Cistes : du côté tunisien nous trouvons *Cistus monspeliensis*, *Cistus villosus*, *Cistus clusii* alors que dans notre tableau figurent *Cistus heterophyllus*, *Cistus sericeus* et *Cistus libanotis*, mais de part et d'autre, nous retrouvons *Cistus salviifolius*. D'autre part, nous comptons 43 espèces du côté tunisien contre 65 dans nos relevés. Si, de plus, nous considérons que les relevés tunisiens ont été faits sur des surfaces allant de 100 à 400 m² alors que les nôtres ont rarement débordé les 100 m², nous pouvons en déduire que les groupements tunisiens constituent des faciès dégradés du groupement oranais. Cela semble être dû à un assèchement plus important et/ou à une plus forte pression anthropique sur le Cap Bon.

De même, nous avons comparé notre tableau et en particulier la partie droite du faciès à *Juniperus phoenicea* avec le *Junipero phoenicea-Tetraclinetum* de FENNANE (1982) et dont il nous semble assez proche, vu leurs positions

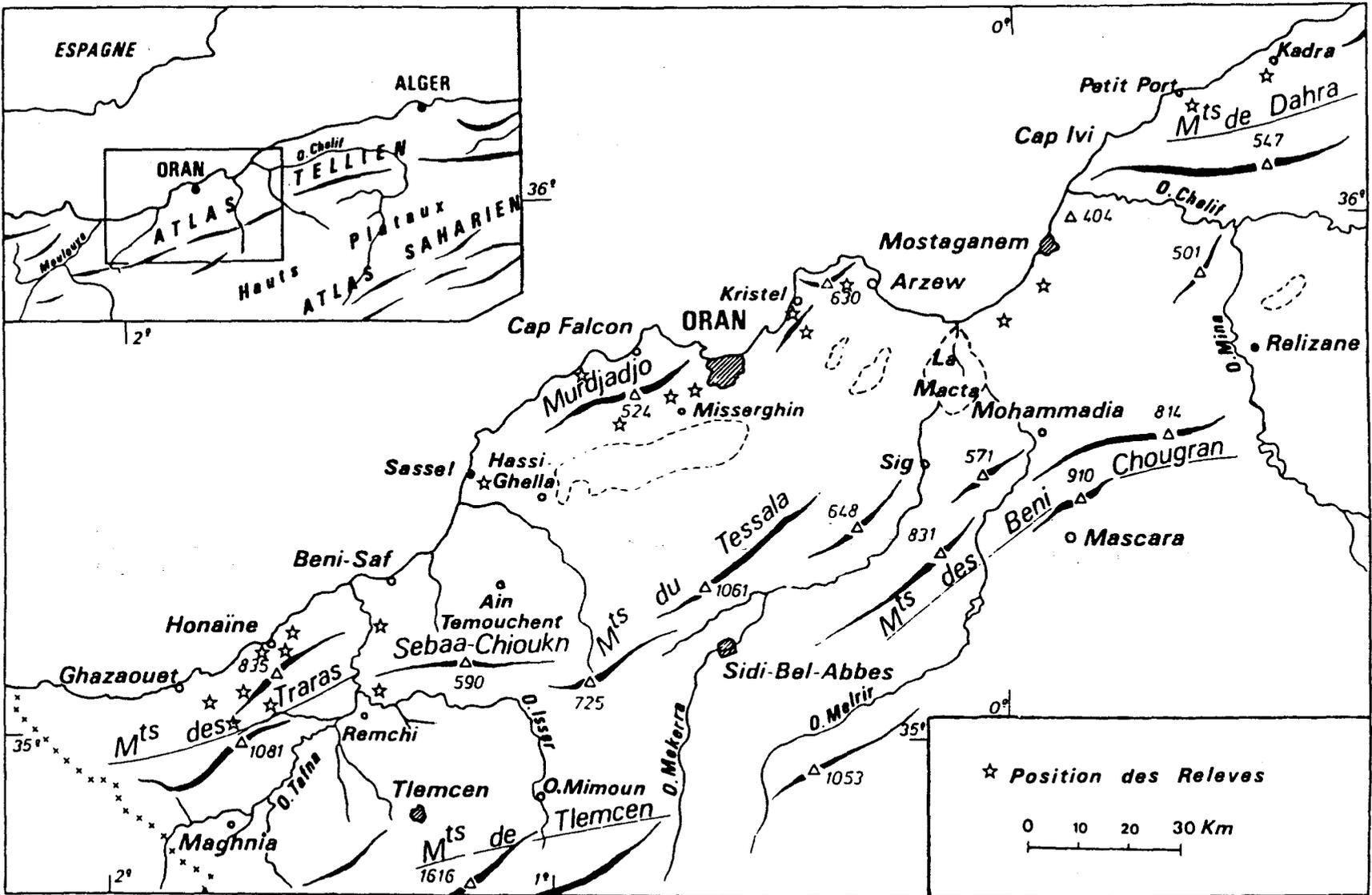


Figure 1.- Localisation des peuplements de *Tetractinis articulata*

Tableau 1

Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli

Relevé n°	203	14	186	106	17	2	171	168	13	12	41	169
altitude	.	275	220	.	250	50	100	50	50	120	180	50
exposition	SW	E	NW	NE	E	W	0	0	0	W	W	N
pente	10	10	10	15	5	5	0	0	0	5	20	10
recouvrement	70	.	80	.	.	.	95	70	70	.	70	80
substrat	Sab	Ca	.	Ma	Gr	.	Sab	Sab	Gr	Gr	.	Ca
Caractéristiques de l'association et de l'alliance												
Micromeria inodora	+1	+	+	.	.	+	2.2	2.1	.	1.1	+	+
Cistus heterophyllus	+	1.1	1.1	.	.	.	1.1	1.1	.	+	+	+
Genista erioclada	.	+	.	.	+	1.1	.	.
Différentielles de la sous-association												
Tetraclinis articulata	4.1	1.1	.	1.1	4.4	2.2	2.2	2.2	1.1	1.1	+1	1.1
Globularia alypum	+1	1.1	2.2	+	.	.	2.1	2.1	1.1	+	1.1	.
Phillyrea angustifolia	+1	1.1	1.1	.	1.1	.	1.1	1.1	+	1.1	+	.
Espèces des <i>Cisto-Rosmarinea</i> (s.l.)												
Rosmarinus tournefortii	2.1	+	2.2	.	.	1.1	2.2	2.2	+	.	+	.
Stipa tenacissima	.	2.1	+	+	+	+	2.1	+	.	.	1.1	2.1
Erica multiflora	3.1	.	2.2	1.1	.	.	1.1	1.1	1.1	3.1	1.1	.
Lavandula dentata	+3	1.1	.	1.1	+	+	.	.
Fumana thymifolia	+1	+	.	.	1.1	.	+	+
Cistus sericeus	.	.	1.1	.	+	.	1.1	.	+	.	.	.
Cistus salviifolius	2.1	+	+	.	+	.
Teucrium polium	.	.	1.1	+	.	.	+	.
Sedum sediformis	+	+	+
Carex halleriana	+	2.2
Phagnalon saxatile	.	.	1.1	+	.
Ruta chalepensis	.	.	1.1	+	.	.
Coris monspeliensis	.	.	+	+
Cistus libanotis	.	.	.	1.1	1.1	.
Thymus ciliatus	+	.	.	.	+	.	.	.
Halimium halimifolium	+	.	.	.	+	.	.
Ebenus pinnata	+
Helianthemum lavandulaefol.	+
Ulex parviflorus	.	.	+
Viola arborescens	.	.	.	+
Bupleurum balansae	+
Lavandula stoechas	+	.	.	.
Avena bromoides	+	.	.	.
Genista umbellata	+	.	.
Aphyllanthes monspeliensis	+	.
Helianthemum pomeridianum	+	.
Caractéristiques des <i>Pistacio-Rhamnetalia</i> et des <i>Quercetea ilicis</i>												
Pistacia lentiscus	.	3.2	1.1	+	+	1.1	+	1.1	+	1.1	+	1.1
Quercus coccifera	.	.	.	+	2.2	+	2.2	3.1	2.2	+	.	.
Osyris quadripartita	+	.	.	.	+	1.1	+	.	.	.	+	.
Juniperus phoenicea	1.1	2.1	2.2	+	1.1
Chamaerops humilis	.	+	+	.	1.1	+	+
Asparagus stipularis	.	.	+	.	+	+	+	.
Rubia peregrina	+	+	+	1.1
Olea europaea	+	+	.	.	+	1.1
Ampelodesma mauritanica	+1	.	+	.	+
Ephedra fragilis	.	.	.	+	+	+	.	.
Asparagus acutifolius	.	.	.	+	+	+	+
Daphne gnidium	.	.	.	+
Rhamnus alaternus	1.1
Compagnes												
Tetraclinis articulata (plant)	2	.	.	1	2	.	1	1
Anagallis arvensis	+	.	+	.	.	+	+	.
Teucrium pseudo-chamaepitys	.	.	1.1	.	.	+	.	+	.	.	+	.
Brachypodium retusum	.	.	.	+	+
Silene rubella	+	+
Juniperus phoenicea (plant)	+	.	+	.

maritimes communes. Nous y retrouvons une grande ressemblance au niveau des caractéristiques des *Cisto-Rosmarinea* (s.l.) de même qu'au niveau des espèces des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*. Cela proviendrait sans doute de la similitude des substrats à tendance sableuse et des microclimats largement influencés par la proximité de la mer dans les deux cas. Néanmoins, les caractéristiques au nombre de 9, des *Acacio-Arganetalia* dont *Acacia spinosa* et *Periploca laevigata* de cette région macaronésienne du Maroc, discriminent ces deux groupements. Aussi, il semble que le faciès à Genévrier du groupement oranais pourrait constituer le noyau d'un groupement à Thuya et Genévrier rouge, très affine de l'association macaronésienne et dont il serait une vicariante méditerranéenne.

Par ailleurs, le faciès à *Juniperus phoenicea* de notre groupement reste également très proche du groupe «T. G., mixte à Thuya et Genévrier rouge et oxycèdre littoraux» décrit par ALCARAZ (1982) et dont il ne publie qu'un tableau synthétique de présences et où dominent largement les espèces de la série du Thuya.

A partir de la fréquence élevée de *Phillyrea angustifolia* dans notre tableau, nous avons comparé celui-ci au tableau du *Phillyreo mediae-Tetraclinetum* décrit dans l'arrière pays de Rabat-Casablanca par FENNANE (1982). Quelques ressemblances existent certes au niveau floristique mais la présence de *Rhus pentaphylla* et *Pistacia atlantica* du côté marocain éloigne ces deux groupements.

Nous avons également comparé notre tableau à ceux des groupements décrits par NEGRE (1964) et BAUMGARTNER (1964) dans l'Algérois nettement plus humide que le littoral oranais. Il y a d'assez bonnes affinités au niveau des espèces de matorrals, entre notre groupement et le *Callitreo (Tetraclino)-Rosmarinetum tournefortii* Nègre (1964) dont il semble assez proche. Cependant, les espèces telles que *Stipa tenacissima* et *Lavandula dentata* qui soulignent une ambiance plus chaude voire plus sèche des milieux oranais, discriminent ces deux groupements.

Notre tableau semble présenter beaucoup plus d'affinités avec celui de *Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli* de QUEZEL *et al.* (1988). En effet, nous y retrouvons presque toutes les caractéristiques de l'association et des unités supérieures de matorrals correspondantes. C'est un même lot d'espèces qui constitue de part et d'autre de la frontière algéro-marocaine l'essentiel des tableaux respectifs. De plus les conditions écologiques stationnelles (altitudes,

expositions et substrats) sont très proches et à même latitude. Cependant, *Helianthemum caput-felis* qui, comme la déjà mentionné AIME (1991), reste relativement rare sur le littoral d'Oran, n'apparaît pas dans nos relevés. Par l'abondance de *Tetraclinis articulata* et *Phillyrea angustifolia*, notre groupement fait d'après nous jonction entre le tableau de QUEZEL *et al.* (loc. cit.) et celui d'AIME (1991).

Ce groupement présente une physionomie de matorral arboré. En effet, la strate arbustive est représentée par *Phillyrea angustifolia* et *Tetraclinis articulata*. La végétation basse frutescente représentée par *Rosmarinus tournefortii*, *Stipa tenacissima*, et *Globularia alypum* à tendance calcaricole témoignent de l'ambiance thermophile qui est bien soulignée par l'alfa.

Ce groupement présente également quelques affinités avec le *Calycotomo intermediae-Tetraclinetum* que nous présentons plus loin et décrit initialement par BARBERO *et al.* (1981) dans le Rif. Cependant, il est plus pauvre en espèces que celui-là, et les caractéristiques de l'association rifaine ne réapparaissent pas toutes, sinon avec une fréquence plus discrète. Du point de vue écologique, la dite association «monte» plus haut : jusqu'aux environs de 1000-1200 m, alors que notre groupement ne va pas au delà de 300 m. Aussi, nous retiendrons avec AIME (1991) qu'en Oranie *Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli* dériverait du *Calycotomo intermediae-Tetraclinetum articulatae*. A ce propos, le rattachement de *Helianthemo-Cistetum heterophylli* à la classe de matorral *Ononido-Rosmarinea* Br.-Bl. 1947 est relativement aisé mais la définition d'un ou plusieurs ordres de cette même classe dans cette région, reste encore à faire (QUEZEL *et al.* 1988).

A partir des semis du Thuya, notés dans cinq relevés sur douze, il semble que cette essence se maintient assez bien au sein de ce groupement.

Ce groupement décrit à l'origine dans le Cap des Trois fourches (Melilla), a une aire beaucoup plus orientale. En effet, il s'étend depuis les piémonts nord du massif des Traras jusqu'aux environs du Cap Ténès au moins, sur les revers maritimes du Dahra. Dans cette situation, il vient en retrait des formations à *Juniperus phoenicea* et *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*, décrites par ALCARAZ (1977) et MEZIANI (1984), pour occuper les anciennes dunes plus à l'intérieur des terres.

Il s'étend sur une frange altitudinale relativement basse entre 50 et 300 m, d'où son rattachement au thermoméditerranéen et à l'étage semi-

aride à hiver chaud. Il se développe sur des substrats calcaires à tendance sableuse, sur des grès et sur les anciennes dunes consolidées du littoral oranais.

***Calycotomo intermediae-Tetraclinum* Barbero et al., 1981**

A partir de la position «maritime» de ce groupement, nous avons comparé le tableau 2 à ceux de l'ensemble des groupements à Thuya qui bordent cette extrémité ouest de la méditerranée occidentale, dite «Mer d'Alboran».

Tout d'abord, nous l'avons comparé à l'*Arisaro-Tetraclinum* décrit par Rivas-Martinez (1974) sur la rive espagnole, dans les environs de Carthagena. S'il y a une grande ressemblance au niveau des caractéristiques de l'ordre des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* et de la classe des *Quercetea ilicis* auquel notre groupement se rattache, il manque dans nos relevés *Periploca laevigata* qui caractérise l'association espagnole. Rappelons que cette espèce, qui est très rare en Oranie, n'existe que dans quelques sites face à la mer entre Ghazaouet et Oran.

Cette espèce manque également lorsque nous comparons notre tableau à celui du *Periploca laevigatae-Tetraclinum articulatae* du Rif (BENABID, 1982). Nous noterons d'ailleurs que, dans cette association, *Periploca laevigata* est faiblement représentée (5 sur 17 relevés = 30 % = classe de présence II), mais elle permet toutefois de souligner une ambiance plus sèche que celle de notre groupement. Malgré le nombre peu élevé d'espèces dans notre tableau, il semble qu'il y ait d'assez bonnes affinités floristiques et écologiques.

Enfin, nous avons comparé notre tableau à celui du *Calycotomo intermediae-Tetraclinum articulatae* Barbero et al. 1981 présenté par FENNANE (1987). La similitude existe entre les deux tableaux si l'on tient compte de la pauvreté en espèces de nos relevés d'un côté et de l'ambiance plus humide de l'association marocaine, d'un autre. Parmi les caractéristiques et différentielles de cette association, *Phlomis caballeri* et *Pinus halepensis* manquent dans notre tableau, d'ailleurs peu représentées dans le tableau de FENNANE (loc. cit.). Par contre, nous retrouvons les quatre plus «importantes» espèces qui sont : *Tetraclinis articulata*, *Calycotome intermedia*, *Chamaerops humilis* et *Quercus coccifera*. Aussi, entre le *Periploca-Tetraclinum* et le *Calycotomo-Tetraclinum*, nous retiendrons notre groupement comme une sous-association de la deuxième association et que nous caractérisons par *Genista tricuspida* qui indique bien le

degré d'ouverture de notre groupement.

Le rattachement du *Calycotomo intermediae-Tetraclinum articulatae* Barbero et al. 1981 au *Tetraclinis articulatae-Pistacio atlanticae* Rivas-Martinez et al. 1984 des *Pistacio-Rhamnetalia alterni* nous semble tout à fait justifié et par conséquent la position de la sous-association «*genistetosum tricuspidae*» que nous proposons.

C'est un groupement arbustif d'où émerge le Thuya qui domine par sa hauteur et à un moindre degré par sa densité. Le nombre peu élevé d'espèces indique un état de dégradation assez avancé de nos relevés. Aussi, malgré l'observation de semis au niveau des relevés n° 88 et 90, l'évolution de ce groupement vers des faciès sylvatiques nous semble peu probable.

Les relevés qui constituent cette sous-association proviennent des sahels littoraux entre le massif des Traras et celui du Murdjadjo (Oran). Les altitudes relativement basses des sites : 60 à 300 m, rattachent cet ensemble au thermoméditerranéen. Ce groupement se situe dans l'étage semi-aride à hiver chaud sur des substrats variés qui sont cependant à dominante carbonatée et de texture sableuse.

***Erico arboreae-Myrtetum communis* Quézel et al. 1988**

Ce groupement (tableau 3) s'intègre comme le précédent aux structures préforestières des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*.

L'apparition de *Myrtus communis* dans ce tableau, nous a amené à le comparer à celui du *Myrto-Quercetum-suberis* décrit par BARBERO et al. (1981) dans le Tanagerois. Il y a certes bon nombre d'espèces communes mais l'association rifaine est nettement plus forestière avec les espèces telles que *Quercus suber*, *Smilax aspera mauritanica*, *Phillyrea angustifolia*, *Carex distachya*, *Pulicaria odora* bien représentées dans cette région-là.

Le rapprochement de notre groupement à l'*Erico arboreae-Myrtetum communis* de QUEZEL et al. (1988), nous paraît cependant plus judicieux, d'autant que les deux espèces caractéristiques principales sont bien représentées dans notre tableau. Cependant, les espèces de matorral des *Cisto-Rosmarinea* (s. l.) sont plus nombreuses dans notre groupement qui semble plus ouvert. Aussi, notre groupement se rapproche plutôt de la variante à *Lavandula dentata* que propose QUEZEL et al. (loc. cit.). Nous retrouvons là, la majorité des espèces des *Pistacio-*

Tableau 2

Calycotomo intermediae-Tetraclinetum articulatae genistosum tricuspidatae

Relevé n°	88	8	92	100	89	4	90
altitude	150	60	300	120	250	200	230
exposition	S	NW	E	SE	N	W	NW
penne	30	20	20	5	30	20	.
substrat	Schca	.	Ma	.	Gr	Ca	Gr
<i>Tetraclinis articulata</i>	2.2	2.2	2.3	2.2	1.1	1.1	2.1
<i>Calycotome intermedia</i>	1.1	1.1	+	1.2	2.2	1.1	+
<i>Genista tricuspidata</i>	.	1.1	+	.	2.2	.	2.1

Caractéristiques des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*

<i>Arisarum vulgare</i>	1.1	+	+	1.2	.	+	2.1
<i>Pistacia lentiscus</i>	+	1.1	1.2	.	1.1	1.1	.
<i>Chamaerops humilis</i>	2.2	+	.	+	.	+	.
<i>Olea europaea</i>	.	+	+	+	.	.	.
<i>Ampelodesma mauritanica</i>	.	.	+	+	.	.	+
<i>Eryngium tricuspidatum</i>	+	+	.	.	.	+	.
<i>Juniperus phoenicea</i>	1.1
<i>Quercus coccifera</i>	.	1.1
<i>Osyris quadripartita</i>	.	+
<i>Rhamnus lycioides</i>	+	.
<i>Asparagus stipularis</i>	+	.
<i>Pinus halepensis</i> (artif.)	3.3	.
<i>Daphne gnidium</i>	+

Espèces des *Cisto-Rosmarinea* (s.l.)

<i>Cistus monspeliensis</i>	2.3	+	1.1	+	1.2	.	2.3
<i>Rosmarinus officinalis</i>	1.1	+	1.2	1.2	1.1	.	1.1
<i>Lavandula dentata</i>	1.1	1.1	2.2	2.2	.	2.3	2.2
<i>Micromeria inodora</i>	+	+	1.2	+	+	.	.
<i>Teucrium polium</i>	+	+	.	+	.	+	.
<i>Erica multiflora</i>	.	+	3.2	.	+	.	3.2
<i>Globularia alypum</i>	+	.	.	+	1.1	.	.
<i>Cistus sericeus</i>	.	.	+	.	+	.	.
<i>Ruta chalepensis</i>	.	.	.	+	.	+	.
<i>Stipa tenacissima</i>	.	+
<i>Cistus heterophyllus</i>	.	+
<i>Teucrium pseudo-chamae.</i>	.	+
<i>Cistus albidus</i>	.	.	+

Compagnes

<i>Brachypodium retusum</i>	2.1	+	1.3	2.2	.	.	2.2
<i>Urginea maritima</i>	1.1	+	+	.	.	1	+
<i>Anagallis arvensis</i>	+	+	.	1.1	.	+	.
<i>Asteriscus maritimus</i>	+	+	.	.	.	+	.
<i>Tetraclinis articulata</i> (plant)	2	1
<i>Asphodelus microcarpus</i>	.	.	.	+	.	+	.
<i>Erodium chium</i>	+
<i>Scorpiurus muricatus</i>	.	+
<i>Bellis sylvestris</i>	.	.	+
<i>Plantago lagopus</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Plantago psyllium</i>	+	.
<i>Alyssum maritimum</i>	+

Tableau 3

Erico arboreae-Myrtetum communis

Relevé n°	75	23	91	124	33	157
Altitude	150	60	250	450	490	270
Exposition	NE	N	N	E	E	N
Pente	15	10	40	20	20	20
Substrats	Ma	Sch	Sch	.	.	Sch

Caractéristiques de l'association et de l'alliance

<i>Erica arborea</i>	.	1.1	2.1	1.1	.	1.2
<i>Myrtus communis</i>	2.2	.	2.1	1.1	.	2.1
<i>Arbutus unedo</i>	.	+	.	.	.	1.2
<i>Teucrium fruticans</i>	.	+
<i>Tetraclinis articulata</i>	2.2	1.1	2.1	3.2	2.2	2.1

Caractéristiques des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* et des *Quercetea ilicis*

<i>Pistacia lentiscus</i>	2.2	+	2.1	1.1	1.1	1.1
<i>Ampelodesma mauritanica</i>	1.1	+	.	3.2	1.1	.
<i>Calycotome intermedia</i>	1.1	.	.	1.1	.	1.1
<i>Daphne gnidium</i>	1.1	+
<i>Smilax aspera genuina</i>	+	.	1.1	.	.	.
<i>Arisarum vulgare</i>	.	.	2.1	2.1	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	+
<i>Rubia peregrina</i>	.	.	1.1	.	.	.
<i>Olea europaea</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Teucrium pseudo-scorod.</i>	+	.
<i>Phillyrea angustifolia</i>	2.1
<i>Eryngium tricuspdatum</i>	1.1
<i>Juniperus ox. macrocarpa</i>	+
<i>Lonicera implexa</i>	+
<i>Quercus suber</i>	+
<i>Carex halleriana</i>	+

Caractéristiques des *Cisto-Rosmarinea* s.l.

<i>Lavandula stoechas</i>	1.1	+	1.1	+	2.2	1.1
<i>Cistus monspeliensis</i>	3.2	+	2.1	2.1	3.1	.
<i>Erica multiflora</i>	2.1	1.1
<i>Lavandula dentata</i>	2.1	.	.	2.1	.	.
<i>Genista tricuspdata</i>	.	+	.	2.1	.	.
<i>Cistus heterophyllus</i>	+
<i>Micromeria inodora</i>	+
<i>Cistus albidus</i>	.	+
<i>Fumana laevipes</i>	.	+
<i>Rosmarinus officinalis</i>	.	.	1.1	.	.	.
<i>Viola arborescens</i>	.	.	+	.	.	.

Compagnes

<i>Tetraclinis articulata</i> (plant)	1.1	.	.	1.1	.	1.1
<i>Brachypodium retusum</i>	3.2	.	2.2	.	.	.
<i>Stipa tenacissima</i>	+
<i>Crataegus ox. maura</i>	.	+
<i>Convolvulus lineatus</i>	.	+
<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	1.1	.	.
<i>Phagnalon saxatile</i>	.	.	.	+	.	.
<i>Asterolinum linum-stellat.</i>	+

Rhamnetalia alaterni et en particulier les caractéristiques de l'*Ericion arboreae* et de l'association dont *Erica arborea*, *Arbutus unedo*, *Teucrium fruticans*, *Myrtus communis* et *Quercus coccifera*. Cette dernière espèce bien représentée dans le Rif fait défaut dans notre tableau où s'y substitue *Tetraclinis articulata* très abondant. Cela nous amène à proposer une sous-association *Tetraclinetosum* qui souligne une ambiance plus thermophile que celle du Rif.

En dehors des affinités floristiques qui existent entre tous les groupements cités existent également des affinités écologiques. En effet, tous ces groupements s'encartent soit dans le semi-aride supérieur soit dans le subhumide, mais toujours dans la variante chaude du bord de mer. Leur déterminisme édaphique est aussi net puisque tous se développent sur des substrats gréseux, sableux ou schisteux en majorité décarbonatés.

De plus l'*Erico arboreae-Myrtetum communis* initialement décrite dans la région de Tétouan occupe sensiblement la même frange altitudinale que notre sous-association : 0 à 400 m du côté marocain, 50 à 500 m du côté algérien et à latitude similaire. Nos relevés proviennent tous du massif des Traras mais l'extension de ce groupement plus à l'ouest n'est pas à exclure.

Phillyreo latifoliae-Quercetum cocciferae
Quézel *et al.* 1988

L'analyse floristique du tableau 4 montre que c'est un groupement de structure préforestière s'intégrant dans l'ordre des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*. Les espèces caractéristiques de cet ordre, de même que celles de la classe y sont bien représentées.

D'autre part, nous pouvons scinder ce groupement en deux faciès :

- un faciès à *Tetraclinis articulata*, *Lavandula dentata* et *Brachypodium retusum* ;
- un faciès à *Quercus suber*, *Cistus salviifolius* et *Cistus ladaniferus* qui indiquent la proximité de la suberaie.

Ainsi, ce groupement paraît se rapprocher de l'association «*Myrto communis-Quercetum suberis*» BARBERO *et al.* 1981. En effet, nous y retrouvons plusieurs caractéristiques de la dite association, décrite pour les suberaies de l'extrême nord du Maroc. Cependant, dans notre tableau manquent *Myrtus communis* alors que *Quercus suber* est faiblement représenté. De plus, apparaissent dans nos listes, d'autres espèces qui viennent plutôt dans les séries du Thuya

telles que *Erica multiflora* et *Lavandula dentata*.

De même, notre groupement se rapproche beaucoup du groupe «TH3» d'ALCARAZ (1982) qu'il caractérise par *Tetraclinis articulata*, *Cistus monspeliensis* et *Lavandula stoechas* ; espèces bien représentées dans le tableau 4.

D'autre part, notre groupement semble également affiner de la sous-association «*callitretosum*» du «*Simetho-Ericetum arboreae*» Nègre 1964. Cependant, dans aucun de nos relevés, nous ne retrouvons *Simethis bicolor* qui ne semble pas exister sur le littoral oranais du moins. D'ailleurs, seule *Simethis planifolia* (Vand.) G. G. (= *Anthericum planifolium* L.) est mentionnée dans le Tell algéro-constantinois par QUEZEL et SANTA (1962). De plus, cette association algéroise viendrait dans une ambiance nettement plus humide et elle n'est décrite que par un tableau synthétique, ce qui ne facilite pas les diagnostics.

Enfin, nous avons comparé le tableau 4 à celui du *Phillyreo latifoliae-Quercetum cocciferae* décrit par QUEZEL *et al.* (1988) dans le Rif centro-oriental. Nous y retrouvons l'essentiel des caractéristiques de l'alliance *Ericion arboreae* et de l'association dont *Quercus coccifera*, *Erica arborea*, *Brachypodium retusum* et *Arbutus unedo*. Néanmoins, notre groupement se distingue par quelques espèces plus thermophiles et venant dans des milieux plus ouverts tels que *Tetraclinis articulata* et *Lavandula dentata*.

Celles-ci nous amènent à considérer notre groupement comme une sous-association *tetraclinetosum* oranaise. De même, sur la partie droite de notre tableau nous distinguerons une seconde sous-association *quercetosum suberis* caractérisée par *Quercus suber*, *Cistus ladaniferus* et *Cistus salviifolius*, très proche de celle d'AIME (1991).

C'est un groupement arbustif où dominent les buissons hauts de *Pistacia lentiscus* et *Quercus coccifera* et où la strate arborescente est occupée par le Thuya essentiellement. Par endroits, ce groupement peut s'ouvrir pour laisser pénétrer des espèces plus basses, héliophiles telles que les lavandes et les cistes. La strate herbacée peu représentée est dominée par *Brachypodium retusum* qui en Oranie reste plutôt lié à la Tétraclineaie (ALCARAZ, 1969).

Du point de vue dynamique, il est aisé de remarquer sur le tableau 4 comme sur le tableau 3, l'interpénétration des séries du Chêne liège avec celle du Thuya, phénomène observé dès 1926 par MAIRE. Aussi, la question que l'on se pose

Tableau 4

Phillyreo latifoliae-Quercetum cocciferae

Relevé n°	127	126	159	146	85	86	125	19	117	118	97	81	134	122	148	
Altitude	200	300	450	500	350	300	430	75	20	50	70	550	450	550	500	
Exposition	NW	W	NE	SE	W	N	N	N	O	NW	NE	W	N	E	SE	
Pente	20	20	.	40	20	30	25	5	0	10	20	20	10	10	20	
Recouvrement	80	50	.	.	GrCa	80	90	60	
Substrat	.	.	.	Sch	Sch	.	.	Gr	Lim	.	.	Sch	.	.	Ma	
Caractéristiques de l'association et de l'alliance																
<i>Quercus coccifera</i>	1.1	+	2.1	.	1.1	1.1	1.1	+	.	.	.	2.2	.	.	+	
<i>Phillyrea latifolia</i>	1.1	1.1	+	.	.	+	+	.	.	.	
<i>Erica arborea</i>	+	.	1.1	2.1	+	+	1.1	+	3.1	2.1	2.2	
<i>Arbutus unedo</i>	+	+	1.1	.	3.2	
<i>Brachypod. reus.</i>	.	1.1	.	.	1.1	1.1	.	+	+	1.1	.	3.2	.	.	.	
Différentielles des sous-associations																
<i>Tetraclinis articul.</i>	1.1	2.1	.	2.2	2.2	1.1	.	+	+	+	+	1.1	.	.	1.1	
<i>Lavandula dentata</i>	2.1	1.1	+	+	.	+	+	.	3.1	1.1	+	2.1	.	.	.	
<i>Quercus suber</i>	2.2	1.1	.	
<i>Cistus ladaniferus</i>	3.1	1.2	
<i>Cistus salviifolius</i>	2.1	.	.	
Caractéristiques des <i>Pistacio-Rhamnetalia alaterni</i>																
<i>Ampelod. maur.</i>	1.1	+	2.1	.	1.1	1.1	1.1	+	.	.	.	2.2	2.2	.	+	
<i>Calycotome inter.</i>	.	2.2	1.1	1.1	.	.	+	+	1.1	+	+	1.1	+	1.1	.	
<i>Chamaerops hum.</i>	1.1	1.1	+	.	1.1	.	.	+	+	+	+	1.1	1.1	.	.	
<i>Daphne gnidium</i>	1.1	1.1	.	.	
<i>Ceratonia siliqua</i>	.	.	.	+	.	.	.	2.1	
<i>Juniperus phoenic.</i>	+	+	
<i>Osyris quadripart.</i>	+	
<i>Aristolochia baet.</i>	+	
<i>Myrtus communis</i>	+	
Caractéristiques des <i>Quercetea ilicis</i>																
<i>Pistacia lentiscus</i>	2.2	+	1.1	2.1	1.1	1.1	+	+	2.1	1.1	+	2.1	2.1	+	+	
<i>Arisarum vulgare</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	
<i>Rubia peregrina</i>	.	.	.	+	+	1.1	+	
<i>Eryngium tricusp.</i>	.	.	.	+	.	+	+	
<i>Lonicera implexa</i>	1.1	.	1.1	
<i>Juniperus ox. macr.</i>	1.1	
<i>Olea europaea</i>	.	+	
<i>Carex halleriana</i>	.	.	+	
<i>Smilax aspera alt.</i>	.	.	.	+	1.1	
<i>Pulicaria odora</i>	+	.	+	
<i>Viburnum tinus</i>	+	
Caractéristiques des <i>Cisto-Rosmarinea</i>																
<i>Cistus monspel.</i>	+	1.1	.	2.2	3.1	1.1	1.1	+	+	+	1.2	2.2	2.1	.	.	
<i>Lavandula stoechas</i>	+	+	1.1	+	1.1	+	1.1	+	1.1	1.1	+	
<i>Genista erioclada</i>	2.1	+	1.1	+	.	+	+	.	3.2	1.1	.	.	.	+	.	
<i>Globularia alypum</i>	.	+	.	.	+	+	
<i>Erica multiflora</i>	+	.	+	+	
<i>Ulex parviflorus</i>	+	.	.	
Compagnes																
<i>Anagallis arvensis</i>	.	+	+	+	.	+	+	+	.	
<i>Tetracl. art. plant</i>	+	1.1	+	+	1.1	
<i>Phagnalon saxatile</i>	+	1.1	
<i>Marrubium vulgare</i>	+	+	+	+	.	
<i>Linum strictum</i>	.	.	+	+	
<i>Valerianella moris.</i>	+	+	.	
<i>Urginea maritima</i>	.	+	+	+	+	
<i>Anthyllis tetraphyl.</i>	.	+	
<i>Quercus suber plant.</i>	+	+	.	
<i>Aster. linum-stell.</i>	+	

est : laquelle des deux séries envahit l'autre ? D'après LOISEL (1983), «c'est le Thuya qui apparaît comme une formation de dégradation du Chêne liège, visible dans les Gorges de la Chiffa (Blida) et au Dj. Ourrous dans les Traras». Nous avons depuis, visité ces sites et beaucoup d'autres d'où nous avons ramené les relevés qui constituent les tableaux 3 et 4. De même, le relevé provenant des Gorges de la Chiffa et établi par ZERAIA (1986) confirme les observations précédentes, dans une ambiance plus fraîche que le littoral oranais ; *Tetraclinis articulata* 3. 3, *Phillyrea media* 2. 2, *Viburnum tinus* 2. 2, *Calycotome spinosa* 1. 1, *Erica arborea* 1. 1, *Coronilla valentina* 1. 1, *Pistacia lentiscus* 1. 2,

Quercus coccifera 1. 2, *Ampelodesma mauritanica* +, *Psoralea bituminosa* +, *Cistus salviifolius* +, *Asparagus acutifolius* +, *Lonicera implexa* +, *Jasminum fruticans* 1. 1, *Chrysanthemum fontanesi* +, *Arisarum vulgare* +, *Rubia peregrina* + ; altitude 450 m, pente 50 %, exposition sud-est, substrat schisteux.

Dans le même ordre d'idée, MASSON (1967) note que «le Thuya pénètre aussi souvent dans la série du Chêne liège, lorsque la chênaie perd de son humidité». Cette observation ne contredit pas les remarques précédentes. Soulignons enfin, que malgré cet intime chevauchement des deux séries, il est très rare de rencontrer les deux

arbres côte à côte (relevé n°157, tableau 3). Si nous prenons le problème sous un autre angle, qui est celui de la régénération naturelle, nous remarquons différents semis au niveau de neuf relevés sur vingt au total. Nous comptons :

- deux pour *Quercus suber* au niveau des relevés n° 134 et 122 ; Ce qui laisse présager un certain maintien de la suberaie littorale dans quelques stations favorables à ce Chêne ;

- cinq pour *Tetraclinis articulata* (relevés n° 127, 126, 19, 117, 118). Ces dernières germinations du Thuya qui dominent au niveau du tableau 4 comme sur le tableau 3, attestent d'une assez bonne reprise de la Tétracлинаie sur les aires abandonnées par la Suberaie.

En conclusion de cette discussion, nous pouvons avancer avec LOISEL (1983) que c'est vers une Tétracлинаie acidiphile que semble évoluer ce groupement, dans la mesure où l'impact humain regressera et que le climat ne connaîtra pas d'écarts trop importants.

L'aire de cette association est assez nette puisqu'elle semble d'abord liée à un climat maritime. Elle s'étend essentiellement sur les sahels littoraux oranais depuis Ghazaouet dans les Traras jusqu'aux environs de Mostaganem au moins. Là, le groupement occupe les revers frais au nord principalement, entre 50 et 550 m d'altitude. Sur les versants sud, il ne pénètre que rarement et jamais en dessous de 300-400 m d'où il est relégué par les groupements plus thermophiles tels que le *Calycotome intermediae-Tetraclinium* ou celui à *Rhus pentaphylla* et *Tetraclinis articulata* que nous présentons plus loin.

Cette aire confère à ce groupement un bioclimat semi-aride à subhumide mais toujours dans la variante chaude qui caractérise le littoral oranais. De ce fait, la végétation bénéficie, même en période estivale, de l'humidité marine sous forme de brume ou de brouillard. Cela d'ailleurs permet le maintien de certaines petites forêts de Chêne liège enclavées sur ce littoral qui est globalement plus sec que le littoral oriental (ZERAIA, 1981 ; KHELIFI, 1987).

Mis à part ce déterminisme climatique, ce groupement reste inféodé à des substrats très peu calcaires sinon décarbonatés dans la majorité des cas. Cela est d'ailleurs reflété par les espèces calcifuges de la série du Chêne liège telles que : *Erica arborea*, *Arbutus unedo*, *Cistus ladaniferus*, et *Lavandula stoechas*. Ces espèces peuvent aussi indiquer des sols de texture sableuse qui apparaissent sur grès ou schistes comme c'est le

cas de beaucoup de nos relevés.

Remarque :

Dans les tableaux 3 et 4, apparaît nettement l'interpénétration de deux séries ; celle du Chêne liège et celle du Thuya, bien distinctes en d'autres régions de l'Oranie. Cette position «à cheval» des groupements pourrait ne pas paraître idéale. Cependant, ce qui est présenté dans ces tableaux illustre la situation d'étendues relativement grandes sur le littoral oranais. Aussi, la répétition de ces observations nous a amené à prendre en compte ce type de situations et cela pour deux raisons. La première est liée à l'objet même de ce travail, c'est-à-dire la considération du comportement du Thuya dans différents types de milieux et celui-ci est caractérisé par des substrats oligotrophes. La seconde est d'ordre dynamique : c'est-à-dire que nous avons voulu apprécier ainsi l'évolution de ce contact Chêne liège-Thuya qui semble d'ailleurs se faire en faveur d'une expansion de *Tetraclinis articulata*.

Rhus pentaphyllae-Tetraclinium articulatae
ass. nov.

L'analyse du tableau 5, nous amène à distinguer trois faciès. En effet, dans la partie gauche du tableau, la végétation arbustive est appauvrie aux dépens d'un tapis herbacé très diversifié. Dans la partie centrale se différencie nettement le faciès type de cette association, à *Rhus pentaphylla* et *Tetraclinis articulata*. Celui-ci constitue le noyau de cette association avec l'essentiel du cortège floristique caractéristique de l'ordre des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni*. Sur la partie droite, par contre, apparaît *Ziziphus lotus* et *Whitania frutescens* indiquant une anthropisation plus marquée de ces milieux.

Nous avons comparé ce tableau avec celui du *Rhus pentaphyllae-Pistacietum atlanticae* décrit au Maroc par BARBERO *et al.* (1981). Nous y remarquons une similitude et en particulier la quasi totalité des espèces de l'*Asparago-Rhamnion* et des *Pistacio-Rhamnetalia*. Cependant, parmi les caractéristiques de l'association marocaine, nous ne retrouvons que *Rhus pentaphylla* alors que *Pistacia atlantica* est remplacé par *Tetraclinis articulata* dans nos relevés. Ainsi, notre groupement semble se rapprocher de la sous-association «*rhusetosum pentaphyllae*» qui d'après ses auteurs, est la plus thermophile.

De même, nous décelons beaucoup de similitudes entre le tableau 5 et celui du groupe écologique «TH2» à *Rhus pentaphylla* et *Tetraclinis articulata* que propose ALCARAZ (1982) pour la

Tableau 5

Rhus pentaphyllae-Tetraclinietum articulatae

Relevé n°	142	158	156	5	165	178	95	96	76	25	83
altitude	.	200	350	200	150	200	200	200	50	50	50
exposition	E	W	SE	S	SE	S	SE	SW	W	.	SW
pente	30	25	20	10	15	5	30	30	.	.	10
recouvrement.	.	90	70	70	60
substrat	.	Gr	.	Gr-ca	Ca	.	Ca	Ca	Ba	.	Ba
<i>Tetraclinis articulata</i>	3.2	1.1	3.3	1.2	2.2	2.1	3.3	2.2	.	.	.
<i>Rhus pentaphylla</i>	.	.	.	1.1	1.1	+	2.1	.	2.2	+	+
<i>Whitania frutescens</i>	.	.	.	+	.	.	.	1.1	1.1	1.1	+
Caractéristiques des <i>Pistacio-Rhamnetalia</i>											
<i>Calycotome intermedia</i>	1.1	+	.	1.1	.	2.1	1.1	+	1.1	+	.
<i>Chamaerops humilis</i>	+	+	.	+	2.1	2.2	1.1	1.1	1.1	.	+
<i>Asparagus stipularis</i>	.	.	+	.	1.1	+	.	1.1	.	.	.
<i>Asparagus albus</i>	+	.	.	1.1	1.1	.	.
<i>Ceratonia siliqua</i>	+	1.1
<i>Prasium majus</i>	1.1	.	.	2.1	.	.	.
<i>Ampelodesma mauritanica</i>	.	1.1
<i>Ephedra altissima</i>	+	.	.
<i>Crataegus maura</i>	+	.
Caractéristiques des <i>Quercetea ilicis</i>											
<i>Pistacia lentiscus</i>	1.1	1.1	+	+	2.2	3.1	2.1	3.1	2.1	.	+
<i>Arisarum vulgare</i>	+	2.1	1.1	+	2.1	+	+	2.1	+	.	.
<i>Olea europaea</i>	.	.	1.1	+	1.1	.	1.1	+	.	.	.
<i>Eryngium tricuspdatum</i>	+	.	1.1	+
<i>Rubia peregrina</i>	+	.	.	2.1	.	+
<i>Asparagus altissimus</i>	+	2.1	.	.
<i>Ziziphus lotus</i>	1.1	+
<i>Aristolochia baetica</i>	1.1	.	.
<i>Asparagus acutifolius</i>	+	.
Espèces des <i>Cisto-Rosmarinea</i>											
<i>Lavandula dentata</i>	+	2.1	1.1	+	2.1	2.2	3.1	+	1.1	.	+
<i>Ruta chalepensis</i>	.	.	.	+	1.1	1.1	.	1.1	.	.	+
<i>Fagonia cretica</i>	+	1.1	+	+
<i>Teucrium polium</i>	+	.	+	+
<i>Cistus monspeliensis</i>	2.1	+
<i>Lavandula stoechas</i>	.	+	+	.	.	.
<i>Helianthemum ledifolium</i>	.	.	.	+
<i>Lavandula multifida</i>	+
Compagnes											
<i>Anagallis arvensis</i>	+	+	2.2	1.1	+	1.1	3.1	2.2	+	.	+
<i>Urginea maritima</i>	1.1	2.1	.	+	1.1	+	.	2.1	1.1	.	.
<i>Plantago psyllium</i>	.	+	.	+	+	1.1	+	+	.	.	.
<i>Asphodelus microcarpus</i>	.	.	.	+	.	.	2.1	+	1.1	.	+
<i>Linum strictum</i>	+	+	+
<i>Tetraclinis articulata</i> (plant)	+	+	.	.	+
<i>Brachypodium distachyum</i>	+	.	+	.	.	+
<i>Ferula communis</i>	.	.	.	+	1.1	.	+
<i>Atractylis cancelata</i>	+	.	+
<i>Filago spathulata</i>	+	.	+
<i>Plantago lagopus</i>	+	.	.	.	+
<i>Asterolinum linum-stellat.</i>	.	.	.	+	.	.	+
<i>Sedum sediformis</i>	1.2	1.2	.	.	.

même région, mais qu'il ne rattache à aucune unité syntaxonomique.

Cette analyse nous amène à retenir que notre groupement constitue une association vicariante de l'association marocaine et qui est caractérisée par la combinaison *Rhus pentaphylla* - *Tetraclinis articulata*. A partir de ses similitudes floristiques et écologiques avec le *Rhus pentaphyllae-Pistacietum atlanticae* décrit par BARBERO *et al.* (1981) au Maroc, nous pouvons ranger notre groupement avec celui-ci, dans la même sous-alliance : *Pistacienion atlanticae* Barbero *et al.* 1981 qui vient dans l'alliance *Tetraclinis articulatae-Pistacienion atlanticae* Rivas-Martinez *et al.* 1984.

C'est un groupement arbustif dominé par les grands buissons de *Pistacia lentiscus*, *Whitania frutescens*, *Rhus pentaphylla* et où *Tetraclinis articulata* est le seul arbre qui s'élève en bouquets plus ou moins dispersés. La physionomie assez ouverte laisse pénétrer quelques espèces des *Ononido-Rosmarinetea* et un grand nombre d'espèces de pelouses anormalement élevé dans ce groupement. Cette observation a également été faite par ALCARAZ (1982) qui note que « ces groupements(...) présentent un maximum de vides, propices à l'installation des pelouses. Ces dernières pouvant constituer des tapis très denses ».

Par sa composition floristique, sa physionomie et sa position à mi-versant, ce groupement paraît assurer la transition entre les matorrals arborés d'au-delà 250-300 m d'altitude et ceux de la série de *Ziziphus lotus* qui occupe les bas de versants et les plaines sublittorales. Ce groupement pourrait tendre vers des formations prèsylvatiques comme l'atteste le beau ravin boisé de « la Vierge de Misserghin » (Oran) où le Thuya protégé peut trouver, même en période sèche d'été, une certaine humidité.

Il occupe les versants sud des sahels littoraux oranais depuis les Traras à l'ouest jusqu'aux environs de Mostaganem d'une façon presque continue. Là, il pénètre également les thalwegs et ravins orientés au sud. Cependant, sa répartition exacte reste à préciser. En effet, il pourrait atteindre l'algérois puisque NEGRE (1964) note la présence de *Rhus pentaphylla* et *Tetraclinis articulata* dans les environs de Tipaza où d'après ce même auteur, « se termine l'Algérie occidentale. . avec. . les plantes les plus thermoxérophiles du pays telles que *Rhus pentaphylla* ». L'extension de ce groupement du côté marocain ne peut être exclu puisque les deux espèces que nous avons choisies pour le caractériser figurent dans les listes floristiques du *Kremeriello-Arganietum* Tregubov 1963 dans les Beni Snas-

sen au Maroc nord-oriental.

Ce groupement qui assure en Oranie la transition entre les sous-secteurs O1 et O2 de QUEZEL et SANTA (1962) reste également à rechercher dans la transition O2-O3, c'est-à-dire entre les plaines sublittorales et les premiers revers nord de l'Atlas tellien, où nous avons observé en différents lieux autour d'Ouled Mimoun dans les Monts de Tlemcen, le Thuya et le Pistachier de l'Atlas côte à côte vers 700 m d'altitude.

Du point de vue altitudinal, le *Rhus pentaphyllae-Tetraclinietum* occupe une frange entre 100 et 300 m sur les revers sud des massifs littoraux, mais peut descendre plus bas comme sur les anciennes terrasses de la basse Tafna. Dans cette position, ce groupement se trouve en abri pluviométrique où il reçoit rarement plus de 350 mm par an. D'après son aire bioclimatique qui oscille à la limite des étages semi-aride inférieure et aride supérieur dans les variantes tempérée à chaude, l'association à *Rhus pentaphylla* et *Tetraclinis articulata* est parmi les groupements à Thuya que nous avons décrits, la plus xérophile. Elle apparaît sur des substrats relativement chauds carbonatés ou les basaltes de l'embouchure de la Tafna.

CONCLUSION

Une vue d'ensemble sur les différents tableaux nous amène à situer *Tetraclinis articulata* et faire quelques remarques.

Cela nous a permis tout d'abord de vérifier qu'il existe bien un cortège floristique original qui participe aux séries du Thuya et cela par rapport à celles du Chêne vert, du Chêne liège et des séries des formations ripisylves ou halophiles de l'Oranie.

Par leur caractères préforestiers, les Tétracinaies oranaises s'intègrent en général à l'ordre des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez 1975. En effet, mis à part l'*Helianthemum caput-felis-Cistetum heterophylli* où le Thuya s'intègre dans un matorral, la majorité des formations à Thuya constituent des structures préforestières où les espèces des *Quercetea ilicis* ne font jamais défaut.

Cette note nous aura permis également de confirmer les similitudes qui existent tant au niveau floristique qu'au niveau biogéographique entre le Maroc nord-oriental et l'Oranie occidentale et en particulier au niveau du Thermoméditerranéen, ce qui rejoint les observations de QUEZEL *et al.* (1988).

Par ailleurs, il est bien évident que l'impact

humain par la coupe, le charbonnage, le pâturage, important sur ces types de milieux de basse altitude, ne facilite pas l'observation d'"individus d'association" nettement individualisés ; ce qui représente un volet supplémentaire de nos recherches. Partout, l'ouverture des milieux entraîne une pénétration plus ou moins intense des espèces de matorral des *Cisto-Rosmarinetea* (s.l.) et de pelouses, ce qui ne facilite pas les diagnostics. De plus, cette pression anthropique semble favoriser la banalisation de la flore régionale mais aussi le rajeunissement constant des peuplements du Thuya.

Notes

O1 : secteur littoral d'Oranie,

O2 : secteur sublittoral d'Oranie,

O3 : Atlas tellien oranais,

A1 : Dahra oriental et littoral d'Alger (QUEZEL et SANTA, 1962).

Remerciements : Nous remercions vivement Monsieur Le Professeur LOISEL pour avoir bien voulu nous faire part de ses suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

- AIME S., REMAOUN K., 1988.- Variabilité climatique et steppisation dans le bassin de la Tafna (Oranie occidentale), Méditerranée, n°1 : 43-51.
- AIME S., 1991.- Etude écologique de la transition entre les bioclimats subhumide, semi-aride et aride dans l'étage thermo-méditerranéen du tell oranais (Algérie nord-occidentale). Thèse ès Sciences, 200 p. annexes. Univ. Aix-Marseille III.
- ALCARAZ, C., 1969.- Etude géobotanique du Pin d'Alep dans le Tell oranais. Thèse spécialité, 183 p. annexes, cartes, tableaux. Montpellier.
- ALCARAZ, C., 1977.- Contribution à l'étude de la végétation dunaire du littoral oranais (ouest algérien). C. R. Ac. Sc. T. 284. Paris.
- ALCARAZ, C., 1982.- La végétation de l'ouest algérien. Thèse ès Sciences., Univ. Perpignan, annexes, cartes, tableaux.
- BARBERO, M., QUEZEL, P., RIVAS-MARTINEZ, S. 1981.- Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc, Phytocoenologia, 9, 3, 311-412. Stuttgart.
- BAUMGARTNER, N., 1964.- Etude phytosociologique des massifs forestiers du sahel de Tipaza. Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord, 56, 1-2, 149-164, Alger.
- BENABID, A., 1982.- Etude phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif occidental (Maroc). Thèse d'état. 200 p., annexes. Univ. Aix-Marseille 3.
- FENNANE, M., 1982.- Analyse phytogéographique et phytoécologique des *Tétracлинаies* marocaines. Thèse 3^e cycle. Univ. Aix-Marseille 3.
- FENNANE, M., 1987.- Etude phytoécologique des *Tétracлинаies* marocaines. Thèse d'état. 150 p. annexes, tableaux phytosociologiques. Univ. Aix-Marseille 3.
- HADJADI, S., 1988.- Analyse phyto-écologique du Thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata* (Vahl) Master) en Oranie. Thèse Magister, Université d'Oran, Es-sénia, 150 p.
- KHELIFI, H., 1987.- Contribution à l'étude phytoécologique et phytosociologique des formations à Chêne liège dans le nord-est algérien. Thèse Magister. 150 p. Univ. S. T. H. B. Alger.
- LOISEL, R., 1983.- La végétation forestière de l'Algérie non saharienne. Conf. non publ. Univ. Oran-Es-sénia.
- MAIRE, R., 1926.- Notice de carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie. 78 p. Baconnier éd. Alger.
- MASSON, R., 1967.- Les cartes de la végétation en Oranie. Bull. Soc. Géog. 21-31. Oran.
- MEKKIOUI, A., 1989.- Etude bioclimatique de la méditerranée occidentale et de l'ouest algérien. Mem. D. E. S. Univ. Tlemcen.
- MEZIANI, K., BELGAT, S., 1984.- Le cordon dunaire littoral de la région de Mostaganem. Thèse Doc. Ing. 200 p. annexes, tableaux. Univ. Aix-Marseille 3.
- NEGRE, R., 1964.- Carte au 1/50.000 de Tipaza, notice 70 p. Mem. Soc. Hist. Nat. Af. Nord, Alger.
- QUEZEL, P., SANTA, S., 1962-63.- Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques

- méridionales, 1170 p., 2 T, C. N. R. S.
- QUEZEL, P., BARBERO, M., 1986.- Aperçu syntaxonomique sur la connaissance actuelle de la classe des *Quercetea ilicis* au Maroc. Eco. Médit. T. XII, 3-4, 105-111. Marseille.
- QUEZEL, P. BARBERO, M., BENABID, A., LOISEL, R. et RIVAS-MARTINEZ, S., 1988.- Contribution à l'étude des groupements préforestiers et des matorrals rifains. Ecol. Médit., Marseille, T. XIV, 1-2, 77-122.
- RIVAS-MARTINEZ, S., 1974.- La vegetacion de la clase *Quercetea ilicis* en Espana y Portugal. Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 31, 2, 205-259. Madrid.
- RIVAS-MARTINEZ, S., RIVAS-GODAY, S., 1975.- Schéma syntaxonomique de la classe des *Quercetea ilicis* dans la péninsule ibérique. La flore méditerranéenne. Colloque : Essai de systématique synthétique. C. N. R. S. Montpellier.
- RIVAS-MARTINEZ, S., COSTA, M., IZCO, J., 1984.- Sintaxonomia de la clase *Quercetea ilicis* en el mediterraneo occidental. Not. Fitosocio. 19, 2, 71-98.
- TREGUBOV, V., 1963.- Etude des groupements végétaux du Maroc oriental méditerranéen. Bull. Mus. Hist. Nat. 23, 121-196. Marseille.
- VANDEN BERGHEN, C., 1990.- Observations sur la végétation du Djebel Bou Korbous (Cap Bon, Tunisie septentrionale). Doc. Phytos., Camerino, N. S., vol. XII : 123-136.
- ZERAIA, L., 1982.- Le Chêne liège : phytosociologie, édaphologie, phénologie, régénération et productivité. Ann. Inst. Nat. Rech. For., Bainem, Alger.
- ZERAIA, L., 1986.- Etude phytosociologique des groupements végétaux du parc de Chréa. Ann. Inst. Rech. For., Vol. 1, 23-52, Bainem, Alger.

Localisation des relevés

Tableau 1 : *Helianthemo caput-felis-Cistetum heterophylli* rel. 203, Kadra, Mostaganem ; 14, Montagne des Lions, Oran ; 186, Madagh, Oran ; 106, entre Souk Tenine et Souk Khemis, Traras ; 17, Forêt des Figuiers, Ain Nouissy, Mostaganem ; 02, idem ; 171, entre Stidia et la Macta, Mosta. ; 168, Forêt des Figuiers ; 13, Petit port, Sidi Lakhdar, Mosta. ; 12, Kristel, Oran ; 41, Cap sigale, Oran ; 169, Forêt des Figuiers, Mostaganem.

Tableau 2 : *Calycotomo intermediae-Tetraclinetum articulatae genistosum tricuspidatae* rel. 88, 10 Km à l'est de Honaine ; 08, Sassel, oued Tahoué, Oran ; 92, Essouidine, ouest de Honaine ; 100, Sassel, entre ferme Rico et oued Tahoué ; 89, Essouidine ; 04, virages entre Oran et Misserghin ; 90, châabet Enneur, Essouidine, Traras.

Tableau 3 : *Erico arboreae-Myrtetum communis tetraclinetosum* 75, route de Montagne entre Nedroma et Honaine, Traras ; 23, vallon à 1-2 Km à l'ouest de Honaine ; 91, Chaabet Enmer, Essouidine, Honaine ; 124, Ras el mendjel, Honaine ; 33, idem ; 157, Sidi mohamed el khaouane, Ghazaouet.

Tableau 4 : *Phillyreo latifoliae-Quercetum cocciferae* 117, rive oued Mohamed el ouidane, Honaine ; 118, marabout sidi m'hamed el ouidane, Honaine ; 127, Ras ouaine, Honaine ; 126, Aplomb sud Honaine ; 97, Sassel, 1-2 Km avant la plage ; 159, zaouia sidi benamar, Nedroma ; 146, Oued sbaa, nouvelle piste, Traras ; 85, Ras el mendjel, Traras ; 81, route de montagne entre Nedroma et Honaine ; 86, aplomb sud de Honaine ; 125, idem ; 19, entre Guelta et Cap Ténès ; 134, carrière, Monts d'Arzew ; 122, sous station «sénégal», oued Tahar, Traras ; 148, oued Sbâa, nouvelle piste, Traras.

Tableau 5 : *Rhus pentaphyllae-Tetraclinetum articulatae* rel. 142, après Arima, Tizaghou, versant sud des Traras ; 158, sidi moussa, Ghazaouet ; 156, sidi m'hamed el Khaouen, Honaine ; 05, entre Oran et Misserghin ; 165, Ravin Tamesmalet, versant sud Murdjadjo, entre Misserghin et Boutlélis ; 178, Ravin de la vierge de Misserghin, Oran ; 95, idem ; 96, idem ; 76, rive droite basse Tafna, Béni saf ; 25, bord d'affluent de la Tafna, près Pierre du Chat ; 83, rive droite basse Tafna (basalte), Béni saf ;

Espèces présentes dans un seul relevé

Tableau 1 : *Asteriscus maritimus* (186, 2) ; *Pallenis spinosa* (186, +) ; *Bellis sylvestris* (106, +) ; *Whitania frutescens* (17, +) ; *Bupleurum balansae* (17, +) ; *Gladiolus byzantinus* (171, 1) ; *Euphorbia exigua* (168, 1) ; *Scleropoa rigida* (168, +) ; *Lavandula stoechas* (13, +) ; *Avena bromoides* (13, +) ; *Aphyllanthes monspeliensis* (41, +) ; *Thymelea nitida* (41, +) ; *Elichrysum stoechas* (169, +) ; *Lotus edulis* (169, +) ; *Ajuga iva* (169, +) ; *Cytinus hypocistis* (169, +) ; *Centaurea sphaerocephala* (169, +) ; *Muscari comosum* (169, +).

Tableau 5 : *Scorpiurus muricatus* (142, +) ; *Bellis annua* (142, +) ; *Scleropoa rigida* (142, +) ; *Chrysanthemum paludosum* (142, +) ; *Scabiosa stellata* (142, +) ; *Euphorbia exigua* (142, +) ; *Hippocrepis scabra* (142, +) ; *Hedypnois cretica* (142, +) ; *Crucianella angustifolia* (158, +) ; *Euphorbia falcata* (158, +) ; *Biscutella didyma* (158, +) ; *Plantago amplexicaule* (158, +) ; *Malva hispanica* (158, +) ; *Trifolium stellatum* (156, +) ; *Echium confusum* (5, +) ; *Anthyllis tetraphylla* (165, +) ; *Rhagadiolus stellatus* (178, +) ; *Bupleurum semi-compositum* (178, +) ; *Stachys ocymastrum* (178, +) ; *Urospermum dalechampii* (178, +) ; *Brassica maurorum* (76, +) ; *Galactites tomentosa* (76, +) ; *Hyparrhenia hirta* (25, +) ; *Euphorbia calcitrapa* (83, +).

Régénération naturelle par rejets de souche et par drageonnement d'une suberaie dans le Nord-Ouest de la Tunisie

Brahim HASNAOUI*

RESUME

Le renouvellement naturel par semis de la suberaie (*Quercus suber* L.) tunisienne connaît des difficultés imputables à plusieurs facteurs dont, notamment, le surpâturage.

Des suivis de régénération de cette espèce par rejets de souches, suite à des recépages, et par drageonnement, ont été réalisés et ont abouti à des résultats intéressants. Des opérations de coupes de rejets ont eu lieu à différents âges afin d'en réduire l'effectif par souche. Ensuite, l'étude des corrélations entre la vigueur de l'individu (croissance en hauteur et en diamètre) et l'âge a permis de préciser, que, pour avoir une efficacité maximale, le dépressage doit (a) être effectué lorsque les rejets ont 5 ans et (b) ne conserve qu'un seul rejet par souche.

Après recépage, de nombreux drageons poussent et leur apparition est échelonnée sur plusieurs années. En fonction de ces résultats, la stratégie de la régénération de la suberaie est discutée.

MOTS-CLES : Régénération, suberaie, rejets de souche, drageons

SUMMARY

The dynamic of natural regeneration by seedling of the tunisian cork oak-grove (*Quercus suber* L.) is submitted to problems due to several factors such as the overgrazing.

The regular studies of the regeneration of this species by sprouts, after cutting back and by suckering, have been performed and have given interesting results. Sprout cutting operations have been done at different age to reduce the number by stock. then, the study of correlations between the individual strength (growth in height and diameter) and age has allowed to specify, that, to get a maximal efficacy, the wood clearance has (a) to be done when the sprouts are 5 years old and (b) to keep only one sprout by stock.

After cutting back, a lot of suckers grows and their coming out is spread over several years. According to these results, the regeneration strategy of the cork oak-grove is debated.

KEY WORDS : Regeneration, cork oak-grove, sprout, suckers

INTRODUCTION

Le chêne-liège (*Quercus suber* L.) est l'espèce forestière feuillue autochtone la plus représentée sur le territoire tunisien et tout particulièrement en Kroumirie. Autrefois, la suberaie occupait une superficie beaucoup plus importante. Celle-ci a diminué sous l'action de l'Homme et de son cheptel (BOUDY, 1950-1952).

Elle n'occupe aujourd'hui que 80.000 ha alors que BOUDY signalait 127.000 ha en 1950 soit une réduction de 37% en quarante ans.

Le processus de diminution de l'aire du chêne liège est en fait plus important puisque CAMUS (1938) signalait cette essence en plus des lieux où elle subsiste encore, dans «la presqu'île du Cap Bon, le Nord de Sidi Khaled, le hors de l'Enfida, le Djebel Zaghouan, la Kessera, au Kef, à Nébeur, ...»

* Institut Sylvo-Pastoral, 8110 Tabarka (Tunisie)

Cette régression est donc un phénomène de grande ampleur qui peut ne pas être irrémédiable si l'on trouve des solutions pour maintenir le potentiel en suberaie de la Tunisie. Parmi les possibilités de régénération du chêne-liège il convient de prendre en compte, à côté des semis, les rejets de souche et les drageons qui constituent un moyen de rajeunissement non négligeable des peuplements.

L'étude de ces deux modes de régénérations présentée ici a pour cadre la forêt de Bellif localisée au Nord de Tamera, près de Sedjenane (Kroumirie) et qui a subi une action de recépage.

Son objectif est l'évaluation de l'importance de ces régénérations en suivant le comportement des rejets et du drageonnement.

Le comportement des rejets est étudié en fonction du nombre de brins conservés par souche et de l'âge des rejets lors du dépressage.

Les paramètres étudiés exprimant la croissance sont le diamètre à la base (que nous appellerons collet par analogie avec le même niveau des plants issus de semis) et la hauteur dont l'évolution est appréciée par rapport à l'âge du rejet. Les corrélations existant entre ces trois paramètres (diamètre, hauteur, âge) sont précisées.

La régénération naturelle par rejets de souches explique la survie des 4/5ème des suberaies des massifs du nord de la Tunisie.

Le chêne-liège possède la faculté de régénérer facilement par rejets de souche jusqu'à un âge assez avancé (FRANCLLET, 1972) :

- 110 à 120 ans dans les bonnes conditions ;
- 70 à 90 ans ailleurs.

Cette faculté diminue avec l'âge ; MARION, 1966-67, a calculé la droite de régression (pourcentage des souches vivantes en fonction de l'âge) et a trouvé les chiffres suivants : 70 % à 30 ans et 50 % à 90 ans.

D'autre part, la capacité de rejeter et surtout la réussite des rejets est tributaire, en partie, de la nature du sol (LEPOUTRE, 1965), mais le facteur le plus important reste, en Tunisie, l'Homme et son cheptel.

En effet, si la parcelle recépée n'est pas mise en défens, la dent animale aura un effet très néfaste sur la croissance des jeunes rejets. Enfin, nous ajoutons aussi que la date de coupe a une importance capitale : elle doit avoir lieu pendant

la période de repos végétatif.

CADRE DE L'ETUDE : ECHANTILLONNAGE (Figure 1)

Située à proximité de Tamera à 160 m d'altitude, sur des sols fersialitiques, cette forêt est dans un contexte climatique humide avec une pluviométrie moyenne de 1050 mm, une température moyenne de 17,4° C, une moyenne des minima de janvier de 5,8° C et des maxima de juillet de 33° C.

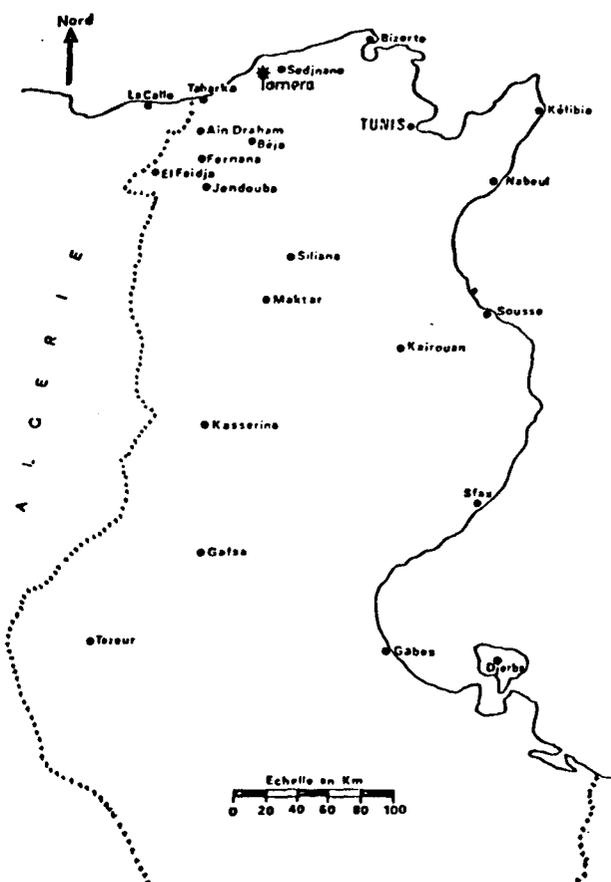


Figure 1.- Carte de situation. Au nord, la localité de Tamera

Le chêne-liège est la seule essence forestière présente dans le massif. Il est accompagné essentiellement de *Myrtus communis*, *Daphne gnidium*, *Calycotome villosa*, *Erica arborea*, *Cistus salviaefolius*, *Crataegus azarolus*, *Pteridium aquilinum* (il s'agit de l'association : *Myrto-Quercetum suberis*).

Le choix s'est porté sur cette forêt qui avait subi en 1974, une forte tornade entraînant la destruction d'une grande partie de la suberaie, dont l'âge était d'environ 80 ans, et provoquant une régénération par rejets de souche et par drageonnement. De plus, différents traitements sylvicoles ont été mis en oeuvre sur ce site et ont servi de support à l'étude.

Pour l'échantillonnage, le dispositif expérimental mis en place depuis 1977 par l'Institut National de Recherche Forestière a été suivi et complété pour l'année 1986.

Ce dispositif randomisé comprenait, dix placettes contenant 20 arbres chacune qui ont été régulièrement suivies.

Par ailleurs, trente autres placettes de 100 m² ont été prises au hasard sur la carte de situation. Au sein de chacune d'elles ont été réalisés des comptages de drageons et des mensurations de leur hauteur et du diamètre au collet.

RESULTATS

1 Régénération par rejets de souche

Les trois paramètres (diamètre au collet, hauteur, âge) corrélés entre eux peuvent nous donner des renseignements sur l'état morphologique de l'individu, sa vigueur et son accroissement annuel.

1.1 Modèle théorique de croissance

Pour mettre en relief la relation entre l'âge et le diamètre, trois équations ont été essayées :

- l'équation d'une droite : $y = ax + b$
- l'équation exponentielle : $y = e^{ax+b}$
- l'équation en puissance : $y = ax^b$

où y représente l'âge et x le diamètre (cette forme de représentation permet d'avoir une idée sur l'âge de l'individu à partir d'une seule donnée qui est le diamètre).

Le calcul a montré que l'équation en puissance s'adapte le mieux à cette situation, ceci est nettement mis en évidence en comparant les coefficients de corrélation entre eux.

L'équation $y = ax^b$ peut être transformée en $\log(y) = \log(a) + b \log(x)$ ou, en posant $\log(a) = A$ et $\log(y) = Y$, $Y = A + b.X$.

L'équation ainsi linéarisée peut être traitée.

Les équations calculées pour chacun de nos dix placeaux sont les suivants (« y » étant remplacé par « a » et « x » par « d ») :

$$\begin{array}{ll} a1 = 0,538.d^{1,052} & \text{avec } r = 0,962 \\ a2 = 0,737.d^{0,966} & \text{avec } r = 0,981 \\ a3 = 0,499.d^{1,135} & \text{avec } r = 0,946 \\ a4 = 0,606.d^{1,032} & \text{avec } r = 0,995 \\ a5 = 0,894.d^{0,922} & \text{avec } r = 0,974 \\ a6 = 0,682.d^{1,032} & \text{avec } r = 0,899 \\ a7 = 0,522.d^{1,145} & \text{avec } r = 0,928 \end{array}$$

$$\begin{array}{ll} a8 = 0,868.d^{0,997} & \text{avec } r = 0,972 \\ a9 = 0,581.d^{1,132} & \text{avec } r = 0,918 \\ a10 = 0,798.d^{1,094} & \text{avec } r = 0,943 \end{array}$$

Le calcul de ces équations nous donne les résultats suivants :

Tableau 1

Calcul de l'âge (en années) en fonction de la classe de diamètres au collet en cm.

Classe de diam.(cm)	Numéros des placeaux									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
5	2,9	3,5	3,1	3,2	3,9	3,6	3,3	4,3	3,6	4,6
10	6,1	6,8	6,8	6,5	7,47	7,3	7,3	8,6	7,9	9,9
15	9,3	10,1	10,8	9,9	10,8	11,2	11,6	12,9	12,5	15,4
20	12,6	13,3	15,0	13,3	14,1	15,0	16,1	17,2	17,3	21,15
25	15,9	16,5	19,3	16,8	17,4	18,9	20,8	21,5	22,2	27,0

Des interventions sylvicoles de dépressage ont été réalisées au sein de ces placeaux et ont abouti à la situation suivante :

1er groupe :

Les placeaux 1, 4 et 7 ont subi successivement des dépressages (à 3 ans pour le 1er placeau, à 5 ans pour le 2ème placeau et à 7 ans pour le dernier) aboutissant au maintien d'UN SEUL REJET.

2ème groupe :

Les placeaux 2, 5 et 8 ont subi les mêmes actions et aux mêmes âges (à 3, à 5 et à 7 ans), TROIS REJETS ONT ÉTÉ MAINTENUS.

3ème groupe :

Les placeaux 3, 6 et 9 ont subi les mêmes actions et aux mêmes âges avec maintien de CINQ REJETS.

4ème groupe :

Le placeau 10 a été maintenu comme témoin, aucune intervention n'y a eu lieu.

1.2 Corrélations entre les paramètres étudiés

12.1 Corrélations entre diamètre (au collet) et âge

Dans le premier groupe (figure 2), les courbes des placeaux 1 et 4 présentent la même allure avec une légère meilleure croissance en diamètre pour le placeau 1. Le placeau 7, lui, se détache nettement des deux autres au fur et à mesure que le temps passe, témoignant d'une accélération de la croissance moins importante que pour ces derniers. La courbe du placeau témoin, elle, montre une croissance beaucoup plus lente que pour les trois autres (les individus des placeaux 1, 4 et 7 atteignent le diamètre 25 cm respectivement à l'âge 15,9, 16,8 et 20,8 ans tandis que ceux du témoin l'atteignent à 27 ans).

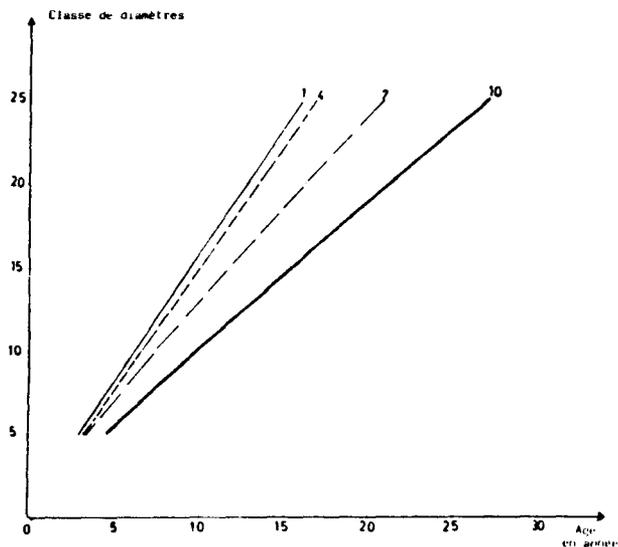


Figure 2.- Comparaison de la croissance en diamètres au collet des rejets de souche (maintien d'un seul rejet). Les chiffres associés aux droites correspondent aux numéros des placeaux :

1, signifie «dépressage à 3 ans»; 4, «dépressage à 5 ans»; 7, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

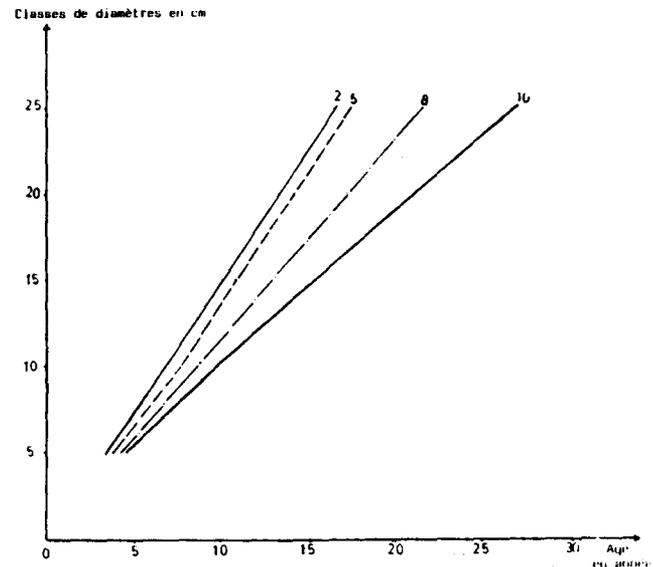


Figure 3 : Comparaison de la croissance en diamètres au collet des rejets de souche (maintien de 3 rejets). Les chiffres associés aux droites correspondent aux numéros des placeaux.

2, signifie «dépressage à 3 ans»; 5, «dépressage à 5 ans»; 8, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

En ce qui concerne le deuxième groupe (figure 3), les deux courbes des placeaux 2 et 5 sont presque parallèles avec un léger décalage de la 5 par rapport à la 2. Celle du placeau 8, montre un retard de croissance assez important par rapport aux deux autres. Quant à la courbe du placeau témoin, elle présente une croissance lente par rapport aux trois autres avec un écart qui se creuse avec le temps, (les individus des placeaux 2, 5 et 8 atteignent le diamètre 25 cm à 16,5, 17,4 et 21,5 ans).

Dans le troisième groupe (figure 4), les courbes 3 et 6 sont très semblables et se coupent même vers l'âge de 15 ans (probablement à cause de l'action d'un facteur extérieur à l'expérience), tandis que la 9 accuse une croissance moins importante. La courbe 10 est nettement détachée des autres et présente un retard de croissance en diamètre qui s'accroît avec le temps, (les individus des placeaux 3, 6 et 9 atteignent le diamètre 25 cm à 19,3, 18,9 et 22,2 ans).

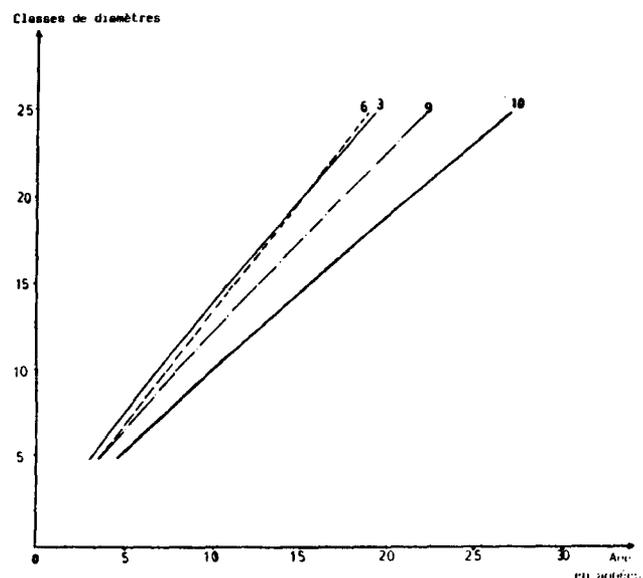


Figure 4 : Comparaison de la croissance en diamètres au collet des rejets de souche (maintien de 5 rejets). Les chiffres associés aux droites correspondent aux numéros des placeaux :

3, signifie «dépressage à 3 ans»; 6, «dépressage à 5 ans»; 9, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

121.1 Interprétation

Pour les trois groupes, la stratégie de croissance dans le temps est semblable :

- jusqu'à l'âge de 5 ans, les diamètres des individus appartenant aux différents groupes, sont, sensiblement, de même importance ;

- au sein de chaque groupe considéré à part, les deux premiers placeaux correspondant au dépressage à trois et cinq années d'âge, ont des allures de croissance en diamètre très semblables avec, généralement, un très léger décalage en faveur du 1er placeau. Le troisième placeau, correspondant au dépressage à 7 ans, montre un retard de croissance assez important par rapport aux autres. Les placeaux témoins, quant à eux, connaissent un grand retard de croissance pouvant atteindre 11,1 années pour parvenir au diamètre de 25 cm (si on le compare au placeau 1 du premier groupe).

- en comparant les trois groupes entre eux, on constate, généralement, que la croissance est d'autant plus rapide que le nombre de rejets maintenus est plus réduit.

121.2 Conclusion

Quoiqu'à l'intérieur d'un même groupe, la croissance soit légèrement meilleure lorsque le dépressage est effectué à l'âge de trois ans qu'à l'âge de cinq ans, il est préférable, pour des considérations économiques (meilleure utilisation et meilleur écoulement du produit de dépressage, donc meilleur rendement économique), de réaliser cette opération à l'âge de cinq ans. A des âges plus avancés, le dépressage n'aura que des effets minimes sur la croissance en diamètre et les pertes seront considérables.

12.2 Corrélation entre hauteur et diamètre

122.1 Calcul

Nous avons essayé l'équation de forme $y = ax^b$ (même méthode de calcul que pour le paragraphe 21.1) où y représente la hauteur et x le diamètre, on peut aussi la noter, en remplaçant y par h et x par d , sous la forme $h_i = k_i d^n$.

Le calcul a donné les résultats suivants pour chacun des dix (10) placeaux : (figures 7 et 8).

- h1 = 1,192 d^{0,629} avec r = 0,982
- h2 = 1,079 d^{0,678} avec r = 0,995
- h3 = 1,287 d^{0,618} avec r = 0,999
- h4 = 1,433 d^{0,583} avec r = 0,947
- h5 = 1,514 d^{0,519} avec r = 0,965

- h6 = 1,392 d^{0,578} avec r = 0,993
- h7 = 1,402 d^{0,589} avec r = 0,964
- h8 = 1,335 d^{0,616} avec r = 0,952
- h9 = 1,525 d^{0,529} avec r = 0,983
- h10 = 1,434 d^{0,609} avec r = 0,994

Tableau 2
Calcul de la hauteur en mètres en fonction de la classe de diamètres au collet en cm.

Classe de diamètres	Numéros des placeaux									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
5	3,3	3,7	3,6	3,2	3,5	3,6	3,5	3,5	3,6	3,8
10	5,1	5,5	5,4	5,1	5,0	5,5	5,3	5,3	5,2	5,8
15	6,5	7,0	6,9	6,8	6,2	7,1	6,9	6,7	6,4	7,5
20	7,8	8,2	8,2	8,2	7,2	8,4	8,2	7,9	7,4	8,9
25	9,0	9,4	9,3	9,6	8,0	9,7	9,4	9,0	8,4	10,2

Ces résultats sont très voisins de la formule

$$h_i = k_i d^{2/3}$$

trouvée par certains auteurs dont notamment : CUSSET (1980), BERNHORDT-REVERSAT, HUTTEL et LEMEE (1978), et en contradiction avec la formule trouvée en forêts tropicales par OLDEMAN (1974) et qui est sous la forme $h = 100 d$ (arbres conformes à leur modèle initial).

La relation citée plus haut est conforme pour les trois groupes :

- pour le groupe I (placeau 1, 4 et 7 ; maintien d'un seul rejet) :

$$h_I = 1,360 d^{0,592} \text{ avec } r_I = 0,983$$

- pour le groupe II (placeaux 2, 5 et 8 ; maintien de 3 rejets) :

$$h_{II} = 1,317 d^{0,597} \text{ avec } r_{II} = 0,955$$

- pour le groupe III (placeaux 3, 6 et 9 ; maintien de 5 rejets) :

$$h_{III} = 1,420 d^{0,567} \text{ avec } r_{III} = 0,965$$

Tableau 3
Calcul de la hauteur en m en fonction de la classe de diamètres au collet en cm

Hauteur	Classe de diamètres				
	5	10	15	20	25
h I	3,5	5,3	6,8	8,0	9,2
h II	3,4	5,2	6,6	7,9	9,0
h III	3,5	5,2	6,6	7,8	8,8

122.1 Interprétation

Figure 5 : aucune conclusion ne peut être tirée, les résultats sont très semblables (les courbes ont la même allure).

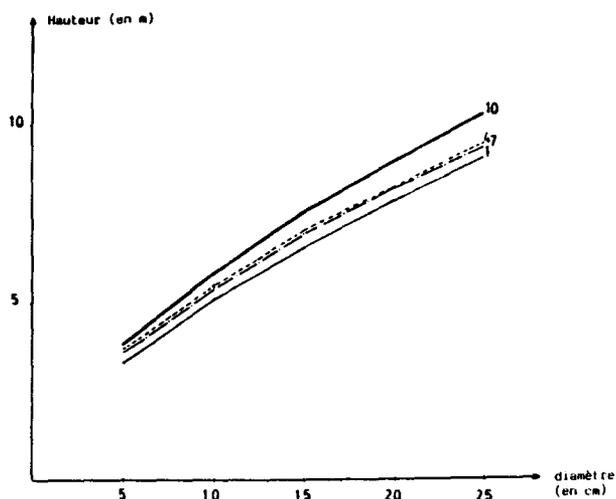


Figure 5 : Comparaison de la croissance en hauteur des rejets de souche (maintien d'un seul rejet) en fonction de la classe de diamètres au collet. Les chiffres associés aux courbes correspondent aux numéros des placeaux :

1, signifie «dépressage à 3 ans» ; 4, «dépressage à 5 ans» ; 7, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

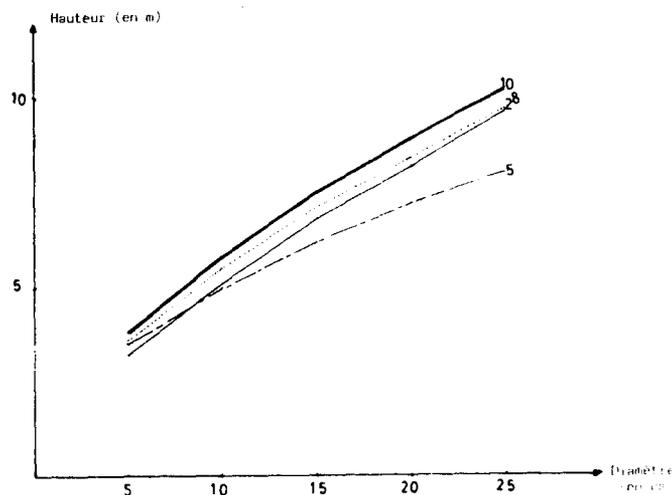


Figure 7 : Comparaison de la croissance en hauteur des rejets de souche (maintien de 5 rejets) en fonction de la classe de diamètres au collet. Les chiffres associés aux courbes correspondent aux numéros des placeaux.

3, signifie «dépressage à 3 ans» ; 6, «dépressage à 5 ans» ; 9, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

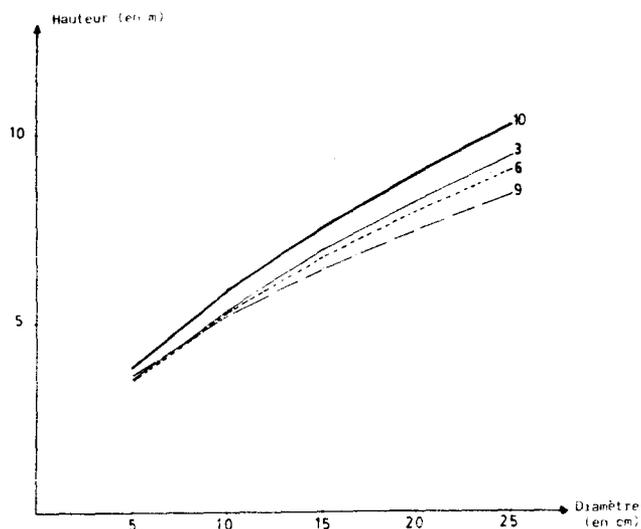


Figure 6 : Comparaison de la croissance en hauteur des rejets de souche (maintien de 3 rejets) en fonction de la classe de diamètres au collet. Les chiffres associés aux courbes correspondent aux numéros des placeaux.

2, signifie «dépressage à 3 ans» ; 5, «dépressage à 5 ans» ; 8, «dépressage à 7 ans» et 10, témoin.

Figure 6 : les courbes 2 et 8 sont similaires, comparées à la courbe 5, elles montrent, à diamètre égal, un accroissement en hauteur plus important.

Figure 7 : les périodes de dépressage se distinguent par leur léger effet sur la croissance en hauteur et sont ordonnées par âge croissant (3 ans, 5 et 7 ans).

Dans les trois cas, les individus du placeau témoin, présentent un léger avantage de croissance en hauteur par rapport à tous les autres.

Le tableau 3, dans lequel sont consignés les résultats de calcul de la hauteur moyenne de chacun des groupes : I, II et III, en fonction des classes de diamètres au collet, montre que la différence en hauteur entre ces trois groupes est très faible ; le test de signification t, calculé entre les différents groupes pris deux à deux, confirme cette constatation, puisque, à 5% de précision, il est significatif dans tous les cas, d'où la non variabilité entre les valeurs comparées, comme le montre le tableau suivant :

Groupes comparés	Valeur théorique	t à 5% de précision	Observation
I et II	6,42	0,1398	significatif
I et III	6,38	0,1798	significatif
II et III	6,38	0,0405	significatif

On peut conclure, donc, que le nombre de brins ou le dépressage (dans la limite de cette expérience, c'est-à-dire à partir de l'âge de trois ans), n'exerce qu'une influence très légère sur la croissance en hauteur des individus, cette influence peut être constatée essentiellement au niveau du plateau témoin qui présente un léger avantage de croissance en ce paramètre par rapport aux autres plateaux.

2 Régénération par drageonnement

La coupe de la tige initiale chez le chêne-liège induit fréquemment un phénomène de drageonnement. Il s'agit de jeunes pousses issues de racines souterraines traçantes de la plante.

Nous ne partageons pas, en ce domaine, l'avis de BOUDY (1950), selon lequel le mode de régénération par drageonnement «est tout à fait exceptionnel et n'a été constaté qu'après incendie et encore dans une mesure très limitée», le drageonnement est très important dans notre périmètre d'observation.

Ce phénomène est très intéressant parce qu'il peut constituer un moyen de renouvellement de la suberaie après le vieillissement de celle-ci, issue de rejets de souche.

2.1 Densité

Des comptages ont été réalisés sur 30 placettes de 100 m² chacune. De plus il a été procédé à la mensuration des hauteurs et diamètres des individus ; les calculs de densité ont donné les résultats suivants :

1977	:	15203	drageons/ha
1978	:	22793	"
1979	:	19435	"
1980	:	12728	"
1986	:	14106	"

Ces chiffres indiquent une réussite parfaite du phénomène de drageonnement du chêne-liège, qui, s'il trouve des conditions d'environnement (mise en défens, traitements sylvicoles, etc.) favorables, peut jouer un rôle prépondérant dans le rétablissement de la chênaie.

2.2 Relation hauteur-diamètre-âge chez les drageons

Chez les drageons le critère âge est exprimé ici en classes de diamètres au collet.

Les figures (8 à 10) représentent chacune la répartition des individus par classe de hauteurs

(nombre d'individus issus de drageonnement par classe de hauteurs) rapportée à une classe de diamètres donnée.

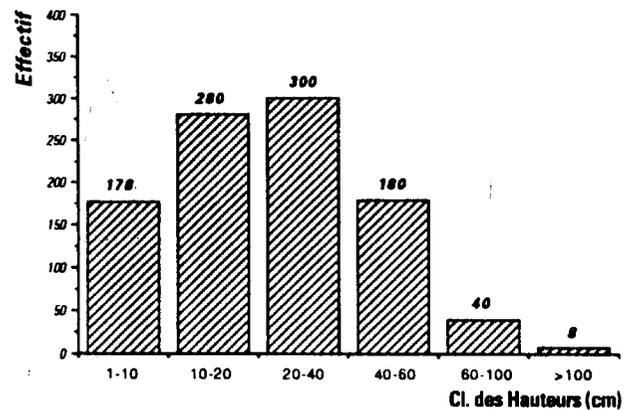


Figure 8 : Représentation des effectifs des individus (drageons) par classe de hauteurs (en cm), pour la classe de diamètres au collet de 0 à 1 cm.

Dans cet histogramme (figure 8), la classe de diamètres considérée est celle de 0 à 1 cm. L'une des caractéristiques de cette classe de diamètres est la grande hétérogénéité des hauteurs représentées. Cependant 2 classes de hauteur se dégagent nettement (entre 10 et 20 et 20 et 40 cm).

La classe de diamètres considérée est celle de 1 à 3 cm. Ici (figure 9), les classes de hauteurs sont représentées avec plus d'homogénéité quant à leur effectif ; en effet, pour les hauteurs allant de 10 à 100 cm le nombre de drageons par classe est voisin de 300.

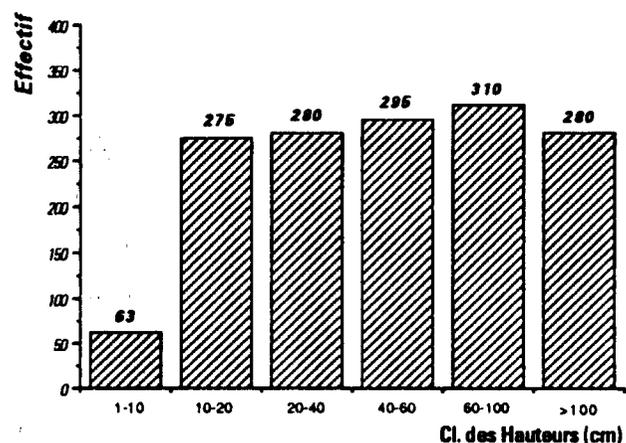


Figure 9 : Représentation des effectifs des individus (drageons), par classe de hauteurs (en cm), pour la classe de diamètres au collet de 1 à 3 cm.

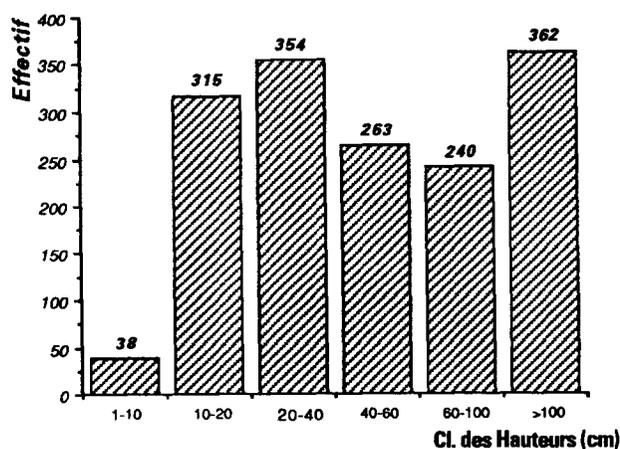


Figure 10 : Représentation des effectifs (drageons), par classe de hauteur (en cm), pour la classe de diamètres au collet de 3 à 5 cm.

La classe de diamètres considérée ici (figure 10) est celle de 3 à 5 cm. Toutes les hauteurs y sont représentées, avec comme effectif maximum 350 individus, ce qui correspond à la classe supérieure à un mètre.

Deux conclusions importantes peuvent être dégagées de ces observations :

- le rajeunissement par drageonnement est très bien représenté dans ce type de suberaies, en effet, on y rencontre un grand nombre de drageons à différents âges et à différentes dimensions (hauteurs et diamètres) ;

- l'apparition de drageons, suite à la coupe à blanc des adultes, ne se fait pas en une seule année mais est échelonnée, ce qui va entraîner par la suite l'existence simultanée d'individus de différentes hauteurs, dont certains (les plus bas) peuvent être exposés à la dent animale ; d'où la nécessité de mettre en défens, la station recépée, pour une durée minimale d'une dizaine d'années.

CONCLUSION

Malgré ses nombreux inconvénients, la régénération par rejets de souche du chêne-liège constitue, pour les suberaies tunisiennes et pour d'autres une voie de salut.

En effet, bien que 80 % des chênaies tunisiennes soient des futaies sur souches, ce mode de régénération a été depuis un certain temps complètement négligé et ce, au moment même où cette espèce connaît une régression considérable à cause des difficultés énormes qu'elle rencontre pour se renouveler naturellement par semis, ces difficultés provenant essentiellement d'un environnement le plus souvent hostile à son installation.

Le chêne-liège est donc une essence forestière dotée de précieuses qualités, qui lui permettent de survivre aux calamités naturelles à savoir celle de repousser à partir des souches jusqu'à un âge avancé, de drageonner et de repartir après incendie.

Les résultats présents montrent l'importance de la régénération :

- la reprise des pousses à partir des souches appartenant à des arbres coupés à âge relativement jeune ou peu avancé est, si la coupe est faite dans les règles de l'art en respectant les exigences saisonnières et en protégeant de la dent animale, presque totale (environ 90 à 100 % des souches peuvent rejeter) ;

- après recépage ou catastrophes naturelles, les rejets assurent la protection du sol, car ils commencent, souvent, à pousser à partir de la première année ;

- les travaux de dépressage des rejets sont plus ou moins rentables et ne constituent pas une opération onéreuse (vente de produits de dépressage sous différentes formes : tuteurs, piquets, bois de chauffage, etc.) dans le contexte économique tunisien ;

- la régénération par rejets de souche dans une station donnée aboutit à une suberaie sur souches équienne qui peut être une étape de transition vers la futaie issue de drageonnement ;

- enfin, l'atout essentiel de ce mode de reconstitution des suberaies est l'occasion qu'il offre aux drageons de pousser en leur créant des conditions physiologiques et d'environnement (éclairage lumineux suffisant, moins de concurrence pour l'espace, protection contre les animaux, etc.) propices à leur épanouissement.

BIBLIOGRAPHIE

BERNHARDT-REVERSAT, F., C. HUTTEL et G. LEMEE, (1978).- La forêt sempervirente de Basse Côte d'Ivoire. In : M. LAMOTTE, et F. BOURLIERE, Problèmes d'Ecologie terrestre, 1 vol., Masson.

BOUDY, P. (1950).- Economie forestière nord-africaine. T, II, Monographie et traitement des essences forestières. Ed. La Rose 525 p.

BOUDY, P. (1952).- Guide du forestier en Afrique du Nord - La Maison Rustique, 26, rue Jacob - Paris 6° - 505 p.

CAMUS, A. (1938).- Les chênes - Tome I - Paul Lechevalier, Editeur - 686 p.

- COINTEPAS, J.P. (1971).- «Note explicative concernant la légende de la carte pédologique de la Tunisie au 1/1.000.000ème». Bull. de la Division des sols n° 3 - Sols de Tunisie.
- CUSSET, G. (1980).- Sur des paramètres intervenant dans la croissance des arbres. La relation hauteur/diamètre de l'axe primaire aérien. *Candollea*, 35 : 231 - 255.
- CUSSET, G. (1981).- La relation hauteur/diamètre du tronc dans les dicotylédones et les monocotylédones arborescentes. 106^e congrès national des sociétés savantes. Perpignan 1981 - Sciences, fasc. II : 65-75.
- LEPOUTRE, B. (1965).- Régénération artificielle du chêne-liège et équilibre climacique de la suberaie en forêt de la Mamora. *Ann. Rech. Forest. Maroc - Tome 9* : 3-188.
- FRANCLLET, R. (1972).- Cours de sylviculture. Projet FAO «Education et Formation Forestière». MOR. 19/SF/0387. Février/Avril.
- MARION, J. (1952).- La régénération naturelle du chêne-liège en Mamora. *Ann. Rech. Forest. Maroc - Rapport annuel* : 25-57.
- OLDEMAN, R.A.A. (1974).- L'architecture de la forêt guyanaise. *Mém. ORSTOM*, 73, Paris, 204 p.
-

Influence des facteurs physiques et chimiques des eaux superficielles sur la production primaire des mares temporaires (dayas) de la Meseta occidentale marocaine ; essai de typologie

Christiane MARQUE* et Gérard METGE**

RESUME

Les mares temporaires étudiées se situent dans la partie occidentale du Maroc (Ben Slimane et Sidi Bettache). L'analyse en composantes principales a permis de définir l'évolution de la qualité de l'eau sur six stations différentes de 1982 à 1985, au cours des quatre phases essentielles du cycle des mares temporaires. L'analyse factorielle des correspondances donne une représentation de la dynamique des communautés algales (effectifs relevés sur quatre stations pendant deux cycles annuels). La typologie de ces mares temporaires dépend des caractéristiques édaphiques qui conditionnent la qualité chimique et photique de l'eau dont dépendent à leur tour les producteurs primaires de l'écosystème.

MOTS-CLES : mares temporaires (dayas), Maroc, phytoplancton, physico-chimie, typologie

SUMMARY

The studied temporary ponds are located in the west-side of Morocco (Ben Slimane and Sidi Bettache). The principal component analysis made it possible to define the evolution water quality for six different stations from 1982 to 1985 during the four main phases of temporary pond cycle. The correspondance analysis yields a representation of the dynamism of algae communities (samples performed in four sites during two annuel cycles). Typology of these ecosystem shows their dependance on edaphic characteristics which influence the chemical and the photic properties of water, essential factors for primary producers development.

KEY WORDS : temporary ponds, Maroc, phytoplankton, physico and chemical parameters, typology

INTRODUCTION

Les mares temporaires (nom local : daya) résultant de l'accumulation des eaux pluviales sont fréquentes en Afrique du Nord et en particulier au Maroc, dans les secteurs où le réseau hydrographique n'est pas nettement individualisé.

De dimensions variables (de quelques mètres carrés à plusieurs hectares), mais toujours peu profondes (50 cm), les dayas sont définies par leur caractère temporaire dû à l'alternance de deux phases d'égale importance, la submersion et l'assèchement.

Afin de proposer un schéma de fonctionnement global de ces écosystèmes originaux, une équipe pluridisciplinaire a travaillé de concert

pour étudier l'ensemble des composantes biotiques et abiotiques. Les résultats présentés ici concernent la qualité physico-chimique de l'eau et son rôle dans la typologie et le fonctionnement des dayas.

MATERIELS ET METHODES

Les mesures hebdomadaires sur le terrain ont permis d'évaluer les variations des paramètres physiques et chimiques le long d'un transect, en fonction de la profondeur (surface, mi-hauteur et interface eau-sédiment).

Les paramètres mesurés sont :

- le pH, à l'aide d'un pHmètre de terrain, type Knick-Potamess (modèle 651) ;

* Laboratoire Androgénèse et Biotechnologie, Faculté des Sciences, 33, rue St Leu, 80039 Amiens Cedex.

** Laboratoire de Biologie Animale (Ecologie), Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme, Avenue Escadrille Normandie Niemen (case 331), 13397 Marseille Cedex 13.

- l'oxygène dissous (en mg.l-1) avec un oxy-mographe Ysi (modèle 51) ;
- la conductivité (en microS.cm-1) par un conductimètre Philips 106 ;
- la pénétration de la lumière, par l'immersion d'une photorésistance ; les mesures en ohms permettent de calculer les coefficients d'extinction (ke) ;
- la teneur en ions et la turbidité par méthodes colorimétriques sur un échantillon global de 1,5 litre, à l'aide d'un laboratoire portable type Delta (modèle 50) ;
- les matières en suspension (MES) sont évaluées après filtration sur GFC-WHATMAN (0,45 m), le filtre est pesé après 24 h. de dessiccation à 100°C ; la quantité de matière organique (MO) est déterminée après calcination à 500°C de ce filtrat sec (RODIER, 1980) ;
- le coefficient annuel d'infiltration a été défini (METGE, 1986) pour estimer l'importance de l'infiltration sur chaque daya. On prend en compte, pour réaliser ces calculs, des périodes où l'évaporation est supérieure aux précipitations. De la hauteur d'eau correspondant à l'abaissement de la nappe superficielle, on déduit la hauteur d'eau évaporée ou évapotranspirée suivant les périodes, le reste correspond à l'infiltration. On établit ensuite un rapport entre l'infiltration et l'abaissement du plan d'eau superficiel pour obtenir un «coefficient d'infiltration». Il suffit de répéter le calcul pour les différentes périodes de l'année et de ramener à une valeur moyenne ;
- la composition et la biomasse de la communauté algale ont été déterminées sur un sous-échantillon du prélèvement global fixé au formol à 10%. Les comptages cellulaires sont réalisés grâce à un microscope inverse type Zeiss, selon la méthode d'UTERMOHL, (1958) et CAPBLANCQ, (1972) ;
- la production en macrophytes aquatiques a été évaluée par la mesure de la biomasse spécifique (en g/m² de poids sec) à partir du prélèvement des plantes entières sur une surface égale à deux fois l'aire minimale ;
- l'analyse factorielle des correspondances (AFC) et l'analyse en composantes principales (ACP), ESCOFIER *et al.*, (1969), BENZECRI, (1973), LEGENDRE, (1979), ont été utilisées pour traiter les données physico-chimiques.

1. Analyse du fonctionnement d'une daya

1.1 Les phases essentielles du cycle de l'eau

Les paramètres physiques (hauteur du plan d'eau, conductivité, coefficient d'extinction et température) et chimiques sont classés par groupes de corrélations (tableaux II, III et IV).

Tableau II

Valeurs minimales, maximales et moyennes des paramètres décrivant la qualité photique de l'eau

	D1	D2	D3	D4	D5	D6
Dureté calcique (ppm)						
mini.	10	10	10	10	10	40
moy.	20	19	32	17	16	48
max.	30	50	60	50	20	60
Dureté totale (ppm)						
mini.	20	10	20	20	10	40
moy.	28	28	44	33	24	85
max.	40	60	80	80	40	120
Chlorures (ppm)						
mini.	20	20	20	25	10	45
moy.	24	23	42	32	28	81
max.	30	30	80	50	50	160
Conductivité (micro-Siem.)						
mini.	116	120	200	160	70	620
moy.	226	243	700	685	170	1430
max.	400	700	1500	1000	230	2400
Matières en suspension (mg/l)						
mini.	63	12	6	41	7	3
moy.	146	55	180	120	29	66
max.	282	165	542	330	104	207
Matières organiques (mg/l)						
mini.	6	2	1	14	5	1
moy.	39	12	37	28	12	12
max.	86	29	54	47	20	24
Nitrites (ppm)						
mini.	0	0	0	0	0	0
moy.	0	0	0	0	0	0
max.	1	0	1	1	0	0
Nitrates (ppm)						
mini.	3	1	1	0	0	1
moy.	3	1	3	2	1	2
max.	6	5	6	6	3	5
Phosphates (ppm)						
mini.	0	0	0	0	0	0
moy.	1	0	0	0	0	0
max.	2	0	1	1	0	1
Oxygène dissous (en %)						
mini.	70	78	77	75	80	105
moy.	84	90	85	105	90	110
max.	98	110	100	120	100	190
Température (en °C)						
mini.	11	14	10	8	9	10
moy.	15	20	19	21	18	20
max.	22	25	28	26	24	25
pH						
mini.	6	7	6	6	7	7
moy.	7	8	7	8	8	9
Max.	8	9	9	8	9	10
Coefficient d'infiltration						
	1	0	1	0	0	0

Tableau III

Valeurs des paramètres édaphiques retenus pour l'AFC

	D1	D2	D3	D4	D5	D6
1 Nature du sol meuble	limon	limon	limon	lim.- argil.	arg.- limon.	arg.- limon.
2 Profondeur du sol meuble(cm)	7	29	1	40	39	80
3 Imperméabilité du sol meuble	faible	élevée	faible	élevée	élevée	élevée
4 Nature de l'horizon induré	carap.	pisoli.	carap.	carap.	carap.	cuirasse
5 Imperméabilité de l'horizon induré	faible	faible	faible	faible	faible	élevée
6 Matière organique (mg/kg)	3	18	4	19	11	15
7 Accumulation (colluvionnement)	+		+	+	+	
8 Erosion par déflation	+		+			
9 Erosion par le passage du bétail	+	+	+	+	+	+
10 Humidité en % (en été)	4	9	5	9	18	21
11 Influence de l'agriculture		+				
12 Influence des sangliers					+	
13 Influence des arbres (ombre)					+	
14 Nappe à forte minéralisation						+
15 Infl. d'une nappe temporaire		+				
16 Infl. d'une nappe permanente						+
17 Influence des insecticides	+		+	+		
18 Horizon à pseudo-gley		+		+	+	
19 Horizon à gley						+

L'analyse multifactorielle en composantes principales a été réalisée sur les données concernant deux années consécutives pour trois stations D1, D3, D4 ; cette dernière, par son fonctionnement moins irrégulier, permet de proposer un modèle de fonctionnement représentatif de ces écosystèmes.

La représentation graphique (figure 1) des variables physico-chimiques permet de définir des axes par leur contribution à l'inertie totale :

- les valeurs des nutriments (phosphates, nitrates) et celles de la minéralisation (dureté totale, dureté calcique, chlorosité et conductivité), contribuent fortement à décrire l'axe 1 ;

- l'axe 2 traduit la qualité photique de l'eau : turbidité, coefficient d'extinction, matière en suspension et matière organique.

D'après cette même analyse, il est possible de suivre l'existence des 3 phases essentielles du cycle de la daya (plan 1-3, espace temps figure 2)

L'axe 1 définit la dynamique du plan d'eau superficiel

L'axe 3, représente l'influence de la saison sur l'ensemble des paramètres et en particulier sur la turbidité.

Lors des phases de mises en eau (figure 2) les dayas s'enrichissent de nutriments grâce au ruissellement des eaux de pluie sur le bassin versant. Cette observation est vérifiée dans tous les cas, le phénomène est beaucoup plus marqué lors de la première mise en eau hivernale sur les sols dépourvus de végétation.

La teneur en nutriments diminue de la phase des hautes eaux jusqu'à l'assèchement de la daya, et on observe simultanément, une concentration des eaux en ions Ca^{2+} , Mg^{2+} et Cl^{-} , ainsi qu'une augmentation de la dureté totale et de la conductivité ; il y a donc un phénomène de minéralisation progressive des eaux, lorsque le plan d'eau diminue.

L'analyse révèle également que les eaux hivernales sont globalement plus turbides que les eaux printanières pour une même phase. L'évolution de la turbidité est liée à celle de la végétation qui joue un rôle stabilisateur (MARQUE *et al.*, 1986) :

- en phase juvénile (mise en eau hivernale, plan d'eau sans végétation phanérogamique), la turbidité s'accroît au fur et à mesure que le plan d'eau régresse ;

- en phase de maturité, lorsque la végétation a colonisé le milieu, la turbidité diminue au cours du développement des macrophytes.

Tableau IV

Valeurs minimales maximales et moyennes des paramètres physico-chimiques des eaux de surface

Dureté totale (dt), calcium (ca), phosphates (po), nitrates (na), chlorures (cl), température (tp), pluviométrie (pv), matières en suspension (mes), matières organiques en suspension (mo), turbidité (tu) coefficient d'extinction (ke), nitrites (ni), chlorures (cl).

Date	N°	t	h	tp	ph	tu	dt	ca	cl	na	ni	po	su	cd	ms	mo	pu	Ke	pi
15/1/84	1	58	10	14	7,7	300	10	10	20	5,1	0,5	1,15	50	1	260	20	232	33	32
22-Jan	2	65	10	21	7,4	165	30	15	25	5,3	0,3	0,4	75	1	112	21	9	14	20
2-Fév	3	76	20	15	7,2	60	20	10	40	2,2	0,2	0,4	75	1	57	20	21	12	36
9-Fév	4	83	10	12	7	100	30	10	40	0,8	0,4	0,25	75	1	253	36	17	29	26
16-Fév	5	90	10	15	6,4	165	20	10	30	5,8	0,1	0,95	50	1	278	32	0	38	.
28-Fév	6	102	5	14	6,9	60	30	20	40	2,3	0,1	0,2	75	1	96	21	0	13	5
6-Mar	7	108	6	22	7	240	30	20	40	1,4	0,1	0,15	75	1	588	76	5	60	8
20-Mar	8	122	10	13	7	15	25	10	20	0,9	0,1	0,1	25	0,8	69	23	26	26	14
29-Mar	9	131	15	18	6,6	15	20	10	20	1,6	0,1	0,1	25	0,9	27	10	41	12	18
6-Avr	10	140	15	23	6,6	300	30	15	45	3,2	0,6	0,25	50	1	726	75	10	80	24
13-Avr	11	146	13	21	7,4	80	25	15	30	0,4	0,03	0,05	50	1	296	47	8	23	38
22-Avr	12	155	10	23	7,8	85	30	20	25	0,9	0,04	0,05	25	1	167	26	2	21	12
27-Avr	13	160	5	23	7,7	145	40	20	35	0,6	0,05	0,05	25	1	289	41	10	38	11
6-Mai	14	169	5	25	7	115	50	20	40	1,4	0,01	0,12	25	1	133	42	14	22	7
10-Mai	15	173	40	9	7,2	300	20	10	20	2,2	0,01	0,4	25	0,9	336	19	22	68	13
17-Mai	16	180	25	19	7,2	150	30	20	30	1,4	0,08	0,5	25	1	232	22	25	47	7
24-Mai	17	187	40	17	6,6	190	25	20	20	2,3	0,13	0,35	25	0,9	54	16	31	51	25
31-Mai	18	194	25	24	6,6	220	30	20	30	2,2	0,08	0,6	25	0,9	189	26	28	57	15
8-Jui	19	202	25	22	7,5	300	30	10	30	3,4	0,15	0,75	25	1	185	23	2	25	28
21-Jui	20	215	15	25	6,8	80	40	30	30	2,2	0,1	0,25	25	1	187	27	0	22	46
21/1/85	21	430	20	14	7,7	225	20	10	20	3,7	0,3	0,5	25	0,9	236	22	214	47	18
12-Fév	22	452	30	15	7,3	300	20	10	30	2,5	0,21	0,75	25	0,9	339	42	10,7	62	9
12-Mar	23	480	20	12	6,5	150	30	20	20	3,7	0,33	0,6	50	0,9	68	12	11,2	38	12

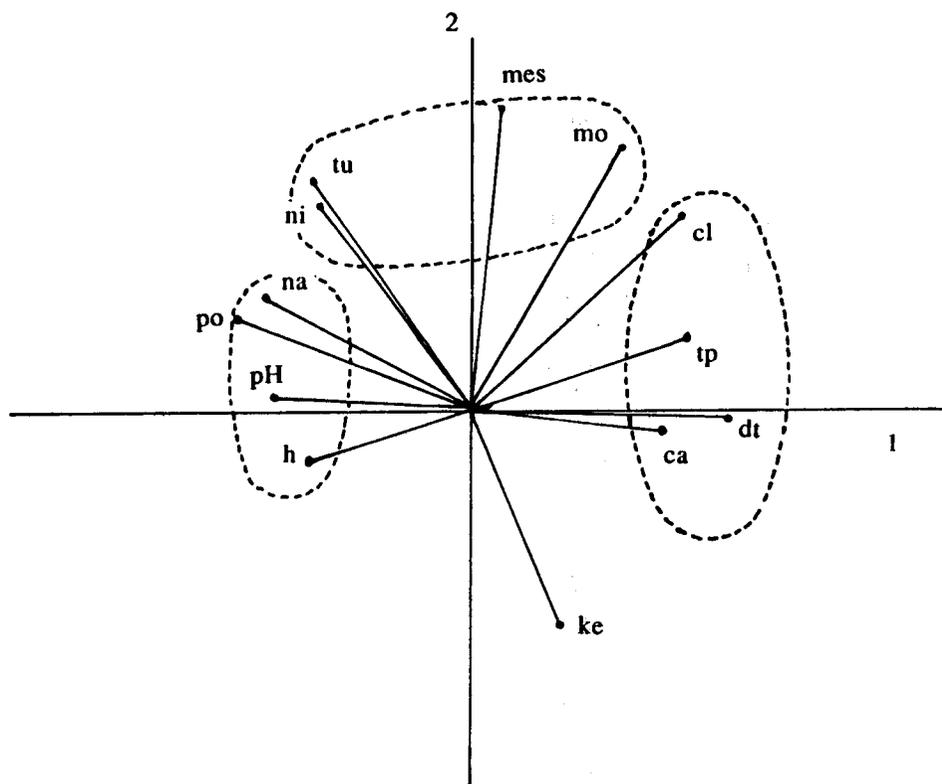


Figure 1.- Représentation de l'analyse en composantes principales des données physico-chimiques.

Axe 1 contribution à l'inertie totale = 28,9% ; dureté totale (dt) :14,8%, calcium (ca) : 8,8% ; phosphates (po) :12,7%, nitrates (na) : 9%, chlorures (cl) : 8,9% ; température (tp) : 9,6%, pluviométrie (pv) : 8,7%.

Axe 2 contribution à l'inertie totale = 21,9% ; matières en suspension (mes) : 22,7% ; matières organiques en suspension (mo) :17,2% ; turbidité (tu) : 12,8%, coefficient d'extinction (ke) :10,3% ; nitrites (ni) :10,6%, chlorures (cl) : 9%.

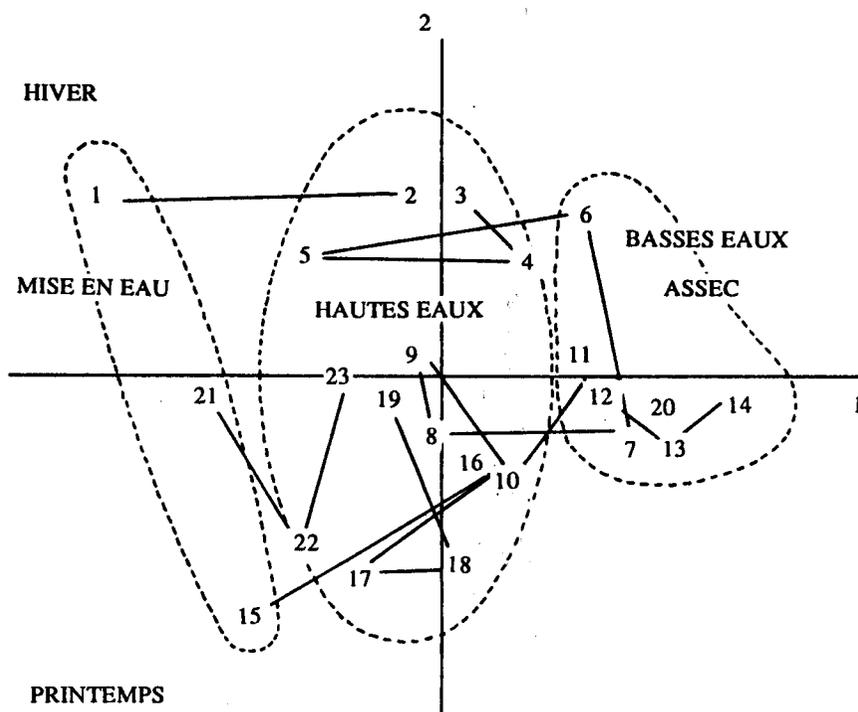


Figure 2.- Evolution chronoséquentielle des paramètres physiques et chimiques de la daya D4. Les N° représentent les relevés de mesures dans l'ordre chronologique : de 1 à 20 en 1984, de 21 à 24 en 1985).

1.2 Influence des facteurs abiotiques sur la composition floristique des dayas

Les mares temporaires, comme de nombreux milieux extrêmes, se caractérisent par un peuplement peu diversifié (GAUTIER-LIEVRE, 1931 ; SASSON, 1959 ; GAYRAL-ENGERBAUD, 1954 ; RAMDANI, 1980 ; BOUTIN *et al.*, 1981 ; THIERRY, 1987), cette diversité étant liée à la durée du cycle hydrologique (TERZIAN, 1979).

1.2.1. Influence de la qualité des eaux sur la composition des macrophytes

L'écologie des espèces peut expliquer les différences dans la composition floristique des dayas étudiées.

Les espèces comme *Ranunculus aquaticus*, *Myriophyllum alterniflorum* et *Callitriche palustris* sont des macrophytes dominantes dans les mares temporaires acides de la Rehgaie en Algérie (GAUTIER-LIEVRE, 1931) et dans les dayas D1 (pH=6,6) et D3 (pH=6,9), alors qu'elles sont moins bien représentées dans les dayas D4 et D5 (pH=7,5).

D'après KURIMO, (1970) *Myriophyllum alterniflorum* est une espèce se développant mieux dans les eaux oligotrophes bien oxygénés. D'autre part, *Ranunculus aquatilis* et *Myriophyllum alterniflorum* sont connues pour leur besoin en lumière en particulier, tant que la partie flottante n'est pas développée (PETITJEAN, 1981 ; HAM *et al.*, 1981). Nous trouvons ces espèces nettement dominantes dans la daya la moins turbide (D3). Malgré toutes leurs réponses adaptatives les macrophytes immergées (*Callitriche palustris* et *Myriophyllum alterniflorum*) sont défavorisées dans les milieux où la pénétration de la lumière est très limitée en profondeur.

Enfin, grâce à son système racinaire peu développé, *Ranunculus aquatilis* peut s'installer dans de faibles épaisseurs de sol, alors que *Glyceria fluitans* préfère les dayas à sol profond (D4) qui favorise le développement important de son système racinaire.

1.2.2. Influence de la qualité des eaux sur la composition du peuplement algal

Sur les 104 espèces déterminées, nous avons recensé, pour les 4 principales familles : 30 espèces de Zygomycètes, 27 espèces de Chlorophycées, 25 espèces de Diatomophycées et 17 espèces d'Euglénophycées.

L'analyse factorielle des correspondances et la méthode des nuées dynamiques permettent de

définir 6 communautés (tableau I) pour les 40 espèces retenues (présentes dans au moins 10% des relevés).

Tableau I

Définition des communautés algales des dayas par l'analyse factorielle des correspondances sur effectifs

communautés	composition systématique
N°1	Eudorina sp. Sphaerocystis sp. Eremosphaera sp. Dictyosphaerium sp. Dictyochlorella sp.
N°2	Oedogonium gunii Fragilaria virescens Ralf Peridinium gutwinskii Wol. Phacus longicauda (Ehrbg) Duj.
N°3	Anabaena spiroides fo. crassa (Lemm.) Elenk Stauroneis acuta W. Smith Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehr. Navicula cuspidata Kütz. Pinnularia biceps Greg. Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun. Nitzschia palea (KUTZ.) W. Smith
N°4	Scenedesmus flexuosus (Lemm.) Ahlstrom. Zygnema sp. Cosmarium sp. Nitzschia linearis W. Smith Euglena acus Ehrbg.
N°5	Lobocystis dichotoma var. mucosa Bourrelly Oedogonium ackleyae Tiffany Zygnemopsis decussata Transeau Closterium kutzingii Baier Cosmarium margaritatum (Lund.) Roy et Biss. Cosmarium formolusum (Boldt) W. et W. Staurastrum dilatatum Ehrbg. Cryptomonas ovata Ehrbg.
N°6	Oocystis crassa Wittr. Phacomyxa sphagnicola Skuja Genicularia spirotaenia De Bary Closterium calosporum Wittr. Closterium venus Kütz. Eunotia pectinalis (Kütz.) Rabh. Amphora ovalis Kütz. Euglena ehrenbergii Klebs Trachelomonas sp. Trachelomonas scabra Defl. Trachelomonas lefrevrei Defl. Trachelomonas caudata (Ehrbg.) St Menoidium pellucidum Perty

La majorité des Chlorophycées coloniales forment la communauté n°1, alors que les Zygnématales sont rassemblées dans la communauté n°5. La majorité des Diatomophycées sont regroupées dans la communauté n°3 et la communauté n°6 regroupe la plupart des Euglénophycées.

été réalisée pour l'ensemble des stations sur des effectifs relevés au cours de deux années d'étude. La représentation graphique (figure 3) met en évidence des différences de composition spécifique entre dayas, ainsi que des variations chronoséquentielles pour le dayas D3 et D4, dont l'évolution est suffisamment progressive pour permettre une interprétation fonctionnelle.

L'analyse factorielle des correspondances a

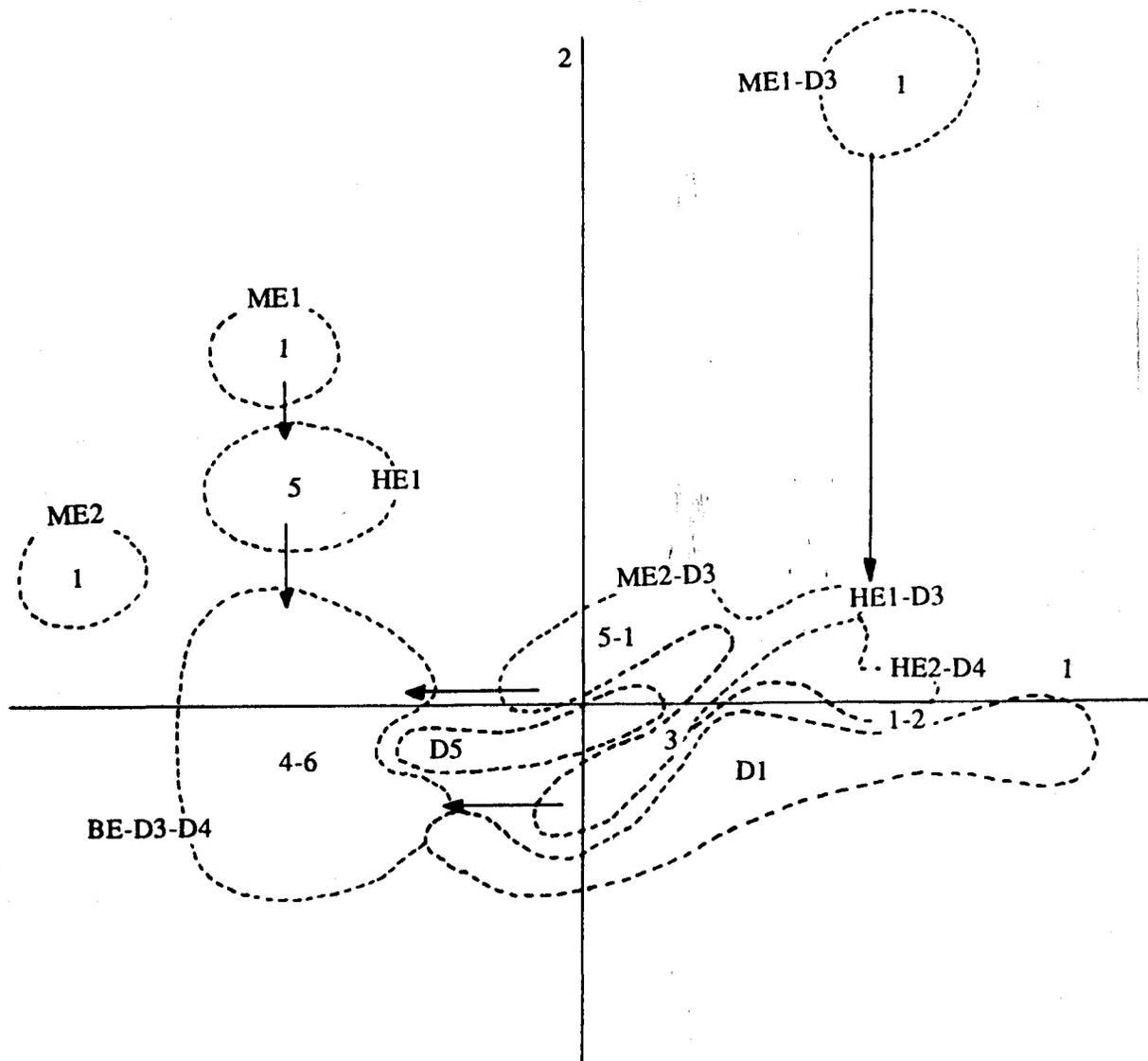


Figure 3.- Représentation de l'analyse factorielle des correspondances sur l'évolution (abondance des effectifs) des communautés algales en fonction des stades de la daya D4.

- Axe 1 : contribution à l'inertie totale 12%,
- Axe 2 : contribution à l'inertie totale 11,3%
- ME1= mise en eau hivernale,
- ME2= mise en eau printanière,
- BE= basses eaux,
- HE= hautes eaux.

Pour la station D4, Les stades de mise en eau sont nettement différenciés du reste du cycle par la présence des Chlorococcales en particulier *Lobocystis dichotoma* pour la mise en eau hivernale et *Sphaerocystis shroeteri* pour la submersion printanière. Les Chloroccales comme *Dictyochlorella reniformis* se maintiennent dans les hautes eaux printanières avec les Volvocales telle *Eudorina* sp., alors que les hautes eaux hivernales sont caractérisées par la présence de la communauté 5 des Zygnématales. A la baisse du niveau de l'eau est associée l'apparition des communautés 4 et 6.

Pour la daya 3, l'évolution du cycle est bien décrite par l'axe 3 : la mise en eau hivernale est caractérisée par la dominance des Chlorophycées (communauté 1), alors qu'au stade des hautes eaux, les Diatomophycées (communautés 2 et 3) sont dominantes. Comme pour le daya D4, la phase d'assèchement est caractérisée par la dominance de la communauté 6.

L'axe 3 décrit parfaitement la progression du cycle hydrologique au cours de la saison, (fonctionnement des dayas D4 et D3.) L'axe 1 définit plutôt les dayas D1 et D5, dont le cycle est court et irrégulier.

Si on compare les différentes stations du point de vue de la composition de la communauté algale, il apparaît clairement que le stade d'assèchement de la daya est la seule phase du cycle durant laquelle se développent les mêmes communautés dans les quatre stations ; la mise en eau se caractérise par l'apparition de communautés semblables pour les stations D3 et D4 dont le cycle hydrologique est le plus régulier. La communauté 3 constituée d'un certain nombre de Diatomophycées est représentée dans les stations D1, D3, D5, mais pas en D4.

Les populations phytoplanctoniques semblent se succéder en fonction de la qualité de l'eau dans le temps.

Phase de mise en eau

La submersion favorise des effectifs très importants de Chlorococcales et de Volvocales dont certaines espèces (*Dictyosphaerium pulchellum* et *Eudorina* sp. ou *Volvox aureus*) sont caractéristiques des mares polluées par de fortes concentrations en phosphates et en nitrates (SENNAYA, 1971 ; MUNAWAR, 1974). Par contre, les submersions printanières, pour lesquelles les eaux sont moins riches en nitrates, permettent le développement d'autres espèces.

Phase des hautes eaux

Les Zygothécées sont les plus caractéristiques de ce stade, comme le signale également GAUTIER-LIEVRE, (1931). Les Desmidiées qui apparaissent (*Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum* et *Pleurotaenium*) sont de grande taille et se développent plutôt dans les eaux non polluées à température élevée et à faible teneur en matière organique. Elles disparaissent lorsque le milieu se concentre.

Phase des basses eaux

La phase de concentration des eaux, au cours de laquelle la minéralisation et la matière organique augmentent, est caractérisée par le développement de *Trachelomonas* (genre dominant) auquel est associé *Closterium* ; quelques Chlorophycées (*Oocystis* et *Phacomyxa*), et Diatomophycées (*Eunotia pectinalis* et *Amphora ovalis*) persistent dans cette phase critique. Les flagellés *Trachelomonas* sont les plus adaptés à ce milieu où la turbidité, la concentration et la température augmentent avec l'évaporation de l'eau. De plus les *Trachelomonas* sont des hétérotrophes facultatifs qui peuvent utiliser l'azote ammoniacal et d'autres produits de décomposition (SENNAYA, 1971 ; HUTCHINSON, 1967) qui sont concentrés à cette phase du cycle par une intense activité bactérienne de décomposition de matière végétale.

2. Etude comparative de la physico-chimie des dayas

Pour appréhender l'aspect fonctionnel, il est également intéressant de tenir compte des valeurs extrêmes et des moyennes établies sur trois années d'observation (tableaux II, III et IV).

Afin de classer les dayas par type, en fonction de leurs caractéristiques physico-chimiques, nous avons dressé un spectre pour chaque groupe de paramètres (figures 4A et 4B).

La figure 4A met en évidence un gradient croissant en fonction :

- de la minéralisation ;
- des matières en suspension et de la matière organique.

On observe en outre, une similitude élevée entre les dayas D5 et D2 et les dayas D1 et D3 (surtout pour les matières en suspension et matière organique). La daya D4 s'intercale entre les deux groupes et la daya D6 se marginalise complètement de l'ensemble.

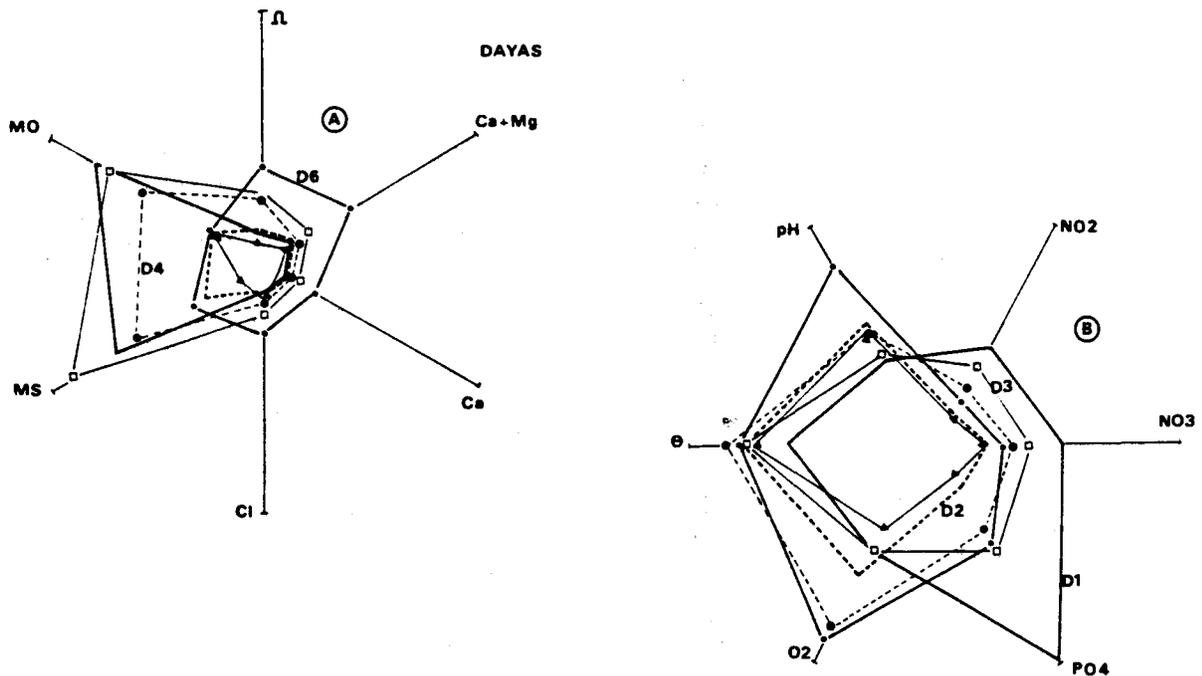


Figure 4.- Spectre physico-chimique des dayas établi à partir des valeurs extrêmes et moyennes pour les paramètres suivants :

A =conductivité, dureté totale, dureté calcique, chlorures, matières en suspension matières organiques.

B= nitrites, nitrates, phosphates, oxygène dissous, température et pH.

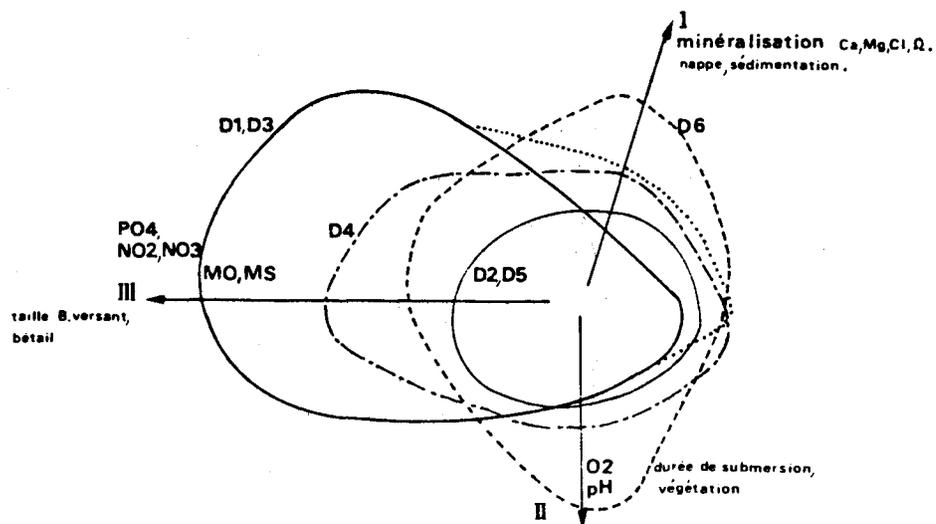


Figure 5.- Image synthétique de la physico-chimie des dayas

La figure 4B révèle un gradient croissant des concentrations en NO₃, NO₂ et PO₄, de la daya D1 à la daya D6.

Des similitudes apparaissent entre les dayas D5-D2 et D1-D3. Les dayas D4 et D6 présentent des valeurs proches pour ces éléments azotés.

Une analyse comparative, réalisée par classe de facteurs, montre une similitude de 58% entre les dayas D1 et D3, de 83% entre les dayas D2 et D5 et de 50% entre les dayas D4 et D6.

En schématisant les valeurs des deux spectres et en tenant compte des similitudes évoquées, nous dressons une image (figure 5) des différents types de dayas suivant leur qualité physico-chimique. Au centre de ce schéma, figure le type composé par les dayas D2 et D5, le passage aux autres types s'effectue selon trois axes :

- Axe I, minéralisation et conductivité,
- Axe II, pH et O₂,
- Axe III, nutriments et matières en suspension.

Interprétation de l'axe I

A partir du type D2-D5, on peut concevoir deux tendances évolutives :

- une évolution progressive de D4 à D6, dans ce cas le degré de minéralisation résulte d'une charge sédimentaire accrue (enrichissement des argiles en D4) et de la présence d'une nappe minéralisée (D6) ;
- une évolution régressive, l'érosion éolienne annuelle emporte les sédiments riches en éléments minéraux (Ca²⁺, Mg²⁺ et CL⁻) et diminue corrélativement la minéralisation (dayas D1-D3) ; pour cette dernière, les épanchements d'une nappe perchée compensent, annuellement, le déficit engendré par la déflation.

Interprétation de l'axe II

L'élévation du pH et de la teneur en oxygène dissous provient de la photosynthèse donc de l'abondance du tapis végétal ; ce dernier dépend principalement de la durée des submersions. La figure 5 montre bien les liens existants entre l'hydromorphie croissante (types D1-D3, D2-D5, D4 et D6) et les valeurs de l'oxygène dissous et du pH.

Interprétation de l'axe III

Les valeurs élevées en nutriments azotés, phosphatés et en matières organiques sont dépendantes de l'impact anthropozoogène donc de

la taille du bassin versant de la daya, relation qui se révèle sur la figure 5 où l'on observe un classement suivant un gradient décroissant de taille du type D1-D3 au type D2-D5.

3. Relations entre la typologie du milieu physique et la typologie liée aux paramètres physico-chimiques

Cette analyse doit permettre de vérifier, si la prise en considération de différents caractères relatifs aux stations étudiées conduit à l'individualisation d'ensembles qui représentent des types de milieux physiques. L'analyse prend en compte les paramètres physico-chimiques des eaux, ainsi que les caractéristiques édaphiques des sols (variables non métriques et métriques).

Pour ces dernières nous avons utilisé la méthode préconisée par NISBET et VERNAUX, en 1970 et VERNAUX, en 1973 pour les classes d'abondance :

i = total des valeurs de la variable ;

M = fréquence de la variable ;

i/M détermine la limite supérieure de la classe centrale, la limite de la classe supérieure suivante est obtenue en doublant ce chiffre.

Pour les variables non métriques nous avons utilisé un codage classique (ex. sableux=1, sablo-argileux=2,...).

3.1 Typologie liée aux caractéristiques édaphiques (tableau III)

L'examen de la figure 6, relative aux axes factoriels 1 et 2, fait apparaître une très nette individualisation de trois groupes de dayas :

- 1er groupe D1-D3 ;
- 2ème groupe D5-D4-D2 ;
- 3ème groupe D6.

Les facteurs 8, 18, 14, 16 et 19 apparaissent comme déterminants dans la configuration des groupes de dayas. Les facteurs responsables de la ségrégation des groupes s'individualisent nettement sur le graphique.

Le facteur 8, «érosion par déflation», par son poids 61 % de contribution à l'inertie expliquée par l'axe, sépare nettement le groupe D1-D3, soumis à l'action de ce facteur, des autres dayas sur l'axe 1.

Le facteur 18, «horizon à pseudo-gley», avec une inertie de 51,2% sur l'axe 2, regroupe D2, D4, D5.

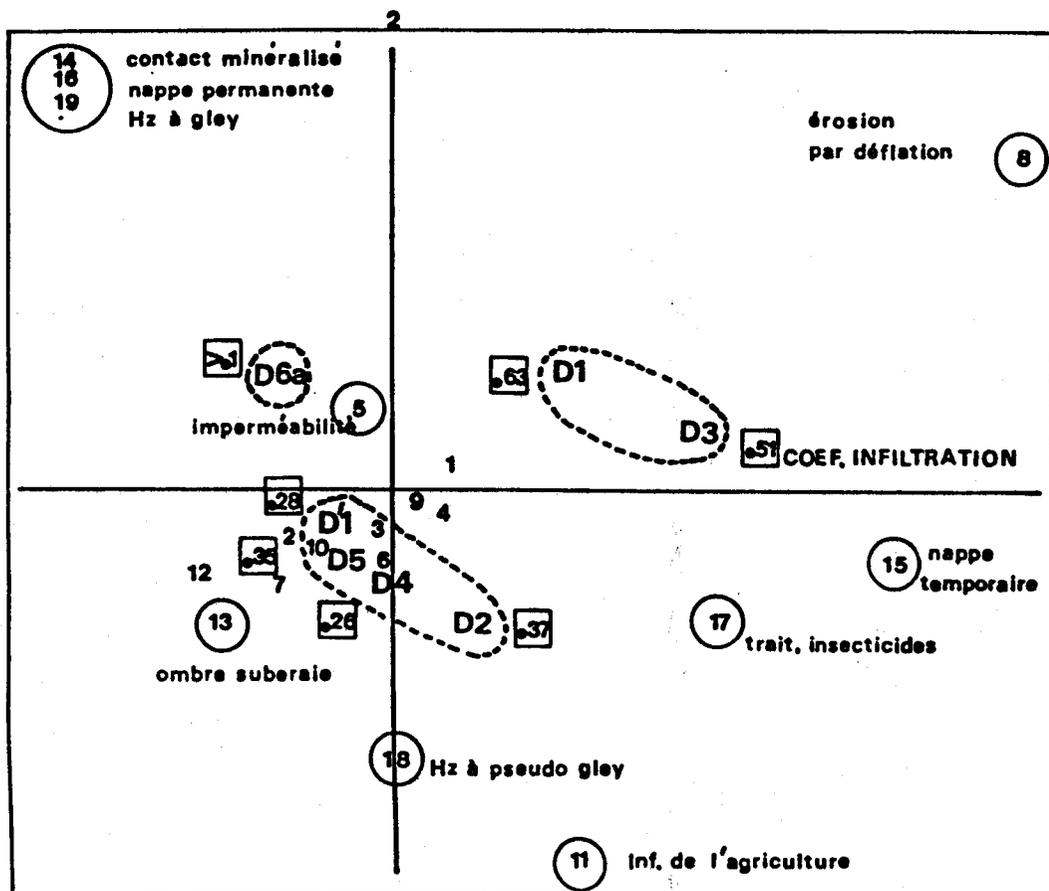


Figure 6.- Typologie des dayas liée aux caractéristiques édaphiques, AFC, axes 1 et 2

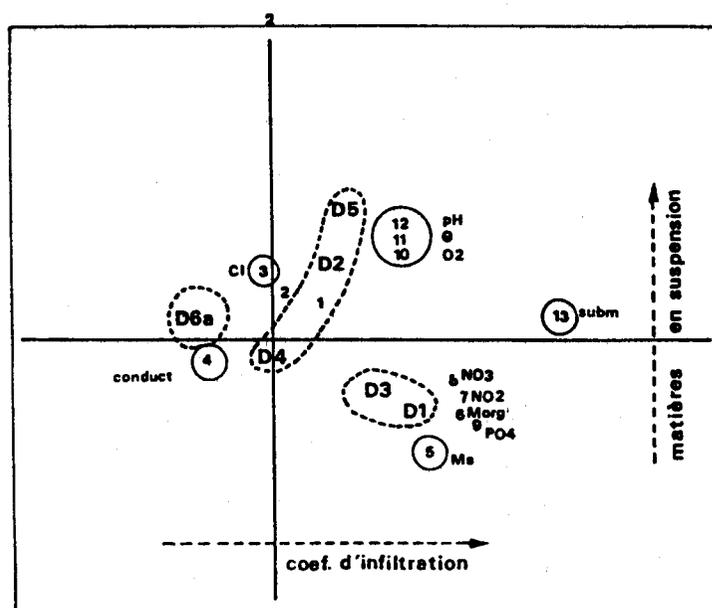


Figure 7.- Typologie des dayas résultant d'une AFC réalisée sur les valeurs des paramètres physico-chimiques (valeurs moyennes de 1982 à 1985), AFC, axes 1 et 2.

Les facteurs 14, 16 et 19, «contact phréatique fortement minéralisé, nappe permanente, horizon à «gley» favorisent l'isolement de D6.

Les facteurs 11, 13, 15 et 17, ainsi que ceux localisés près de l'origine, ne semblent pas apporter une résolution supplémentaire à la dissociation des groupes de dayas.

Lorsqu'on examine attentivement les facteurs déterminants, on se rend compte qu'ils interviennent tous à des degrés variables dans le régime hydrique des dayas. Il nous a donc semblé intéressant de confronter cette première étape de la typologie des dayas aux coefficients traduisant le déficit hydrique engendré par l'imperméabilité (coefficient d'infiltration). La superposition de ces valeurs sur les groupes de dayas met en évidence des corrélations très précises, attestant de la validité de ce coefficient en tant que descripteur de phénomènes dont résulte cette première typologie.

3.2 Typologie liée aux facteurs physico-chimiques des eaux de surface.

La figure 7, qui rend compte de la représentation des axes 1 et 2, résulte des valeurs moyennes des facteurs physico-chimiques des eaux de surface de l'ensemble des dayas des années 1982, 1983, 1984 et 1985.

Cette figure permet d'observer la dissociation des dayas en trois groupes : D1-D3, D2-D4-D5 et D6.

L'analyse des caractères physico-chimiques en fonction des stations étudiées met en évidence des corrélations entre les diverses variables, d'une part en révélant leur correspondance avec un facteur écologique déterminé et permet une interprétation objective des axes factoriels les plus significatifs (axes 1 et 2), d'autre part.

En premier lieu, il est intéressant de remarquer le regroupement des facteurs :

- pH, température et oxygénation, d'une part ;
- nitrates, phosphates, matières organiques et matières en suspension en position excentrique, d'autre part.

Ces deux nuages de facteurs, en situation positive et négative sur l'axe 2, séparent les dayas D3-D1 et D2-D5.

La variable conductivité, en situation négative sur l'axe 1, s'individualise nettement des autres variables ; cette position n'est pas surprenante puisque la conductivité n'offre finalement

que des valeurs élevées dans la daya D6 qu'elle marginalise.

Le groupe des facteurs «chlorures, calcium et magnésium», centre la daya D4 sur l'origine et permet son rattachement au groupe D2-D5.

En second lieu, la position de la variable 13 «coefficient d'infiltration» sur l'axe 1 et celle de la variable 6 «matières en suspension» sur l'axe 2, distribuent les dayas selon deux gradients.

Le coefficient d'infiltration et les matières en suspension apparaissent comme les variables déterminantes de la typologie des dayas. Les variations du bilan hydrique, sous la dépendance de la nature des sols, engendrent des concentrations ou des dilutions de la plupart des éléments. Les quantités de matières en suspension dans la majeure partie des cas évoluent en fonction du développement phénologique des mares temporaires et en traduisent l'état.

CONCLUSION

Les études entreprises sur cinq dayas choisies pour leur situation ont permis de démontrer la dépendance du cycle hydrologique vis-à-vis des conditions climatiques et des caractéristiques édaphiques du site des dayas (METGE, 1986).

La qualité physico-chimique des eaux de surface, influencée par les composantes abiotiques du milieu, permet d'expliquer la structure et le fonctionnement biologique de ces écosystèmes (MARQUE, 1986 ; METGE, 1986).

Les résultats montrent en effet que les facteurs les plus représentatifs de la typologie des dayas sont le coefficient d'infiltration et la quantité de matières en suspension ; le premier de ces paramètres est inféodé à la nature du substrat, le deuxième conditionne la production primaire.

La qualité physico-chimique de ces eaux est révélatrice du fonctionnement biologique de l'écosystème. GAUTIER-LIEVRE (1931) avait déjà proposé une classification des eaux temporaires d'Algérie ; les mares acides ou basiques se distinguent par leur composition en macrophytes et en phytoplancton. Les travaux présentés ici montrent que l'ensemble des paramètres physico-chimiques, au cours du cycle biologique, influence non seulement la composition, mais aussi la dynamique des populations phytoplanctoniques (MARQUE, 1986 ; SEENAYYA, 1971) et le peuplement zooplanctonique (METGE, 1986).

La qualité physico-chimique de l'eau des

dayas représente le lien entre composantes édaphiques et biotiques.

BIBLIOGRAPHIE

BENZECRI (J.P.) 1973. L'analyse des données. T1 : la taxonomie, TII : l'analyse des correspondances. Dunod, Paris : 615 p. et 619 p.

BOUTIN (C.), LESNE (T.) et THIERY (A.) 1982. Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à *Isoetes* d'une région aride du Maroc occidental. *Ecologia Mediterranea* VIII (3) : 31-52.

CAPBLANCQ (J.) 1972. Phytoplancton et production primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Annls Limnol.* 8 (3) : 231-321.

ESCOFIER (G.) et CORDIER (B.) 1969. L'analyse factorielle des correspondances. *Cah. Bur. Univ. Rech. opé. Univ. Paris*, 13 : 25-29.

GAUTIER-LIEVRE (L.) 1931. Recherches sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord*, Rabat. Mémoire hors série : 77 p.

GAYRAL-ENGERBAUD (P.) 1954. Recherches phytolimnologiques au Maroc. Thèse de Doct. ès Sci. Paris : 301 p.

HAM (S.F.), WRIGHT (J.F.) & BERRIE (A.D.) 1981. Growth and recession of aquatic macrophytes on an unshaded section of the river Lambour, England, from 1971 to 1976. *Freshwat. Biol.* 11 : 381-390.

HUTCHINSON (G.E.) 1967. A treatise on Limnology. Vol. II. John Wiley & Sons Inc. New-York : 1152 p.

LEGENDRE (L.) et LEGENDRE (P.) 1979. Ecologie numérique T.1 et II. *Coll. Ecol.* 12-13, Masson Edit : 197 p. et 247 p.

MARQUE (C.) et DAUTA (A.) 1986. Production primaire d'une mare temporaire de la meseta occidentale marocaine. *Sciences de l'eau*, 6(3) : 299-310.

MARQUE (C.) 1986. Etude de la structure et du fonctionnement des mares temporaires (dayas) de la meseta occidentale marocaine : qualité physico-chimique de l'eau ; dynamique et production primaire du phytoplancton et des

macrophytes. Thèse de 3^e cycle, Univ. de Toulouse : 119 p.

METGE (G.) 1986. Etude des écosystèmes hydromorphes (daya et merja) de la meseta occidentale marocaine. Typologie et synthèse cartographique à objectif sanitaire appliquée aux populations d'*Anopheles labranchiae* (Falleroni, 1926), (Dipterae, Culicidae, Anophelinae). Thèse d'Etat ès Sciences Univ. Aix-Marseille III : 280 p.

MUNAWAR (M.) 1974. Limnological studies on freshwaters ponds of Hyderabad (India). IV, the biocenose. Periodicity and species composition of unicellular and colonial phytoplankton in polluted and unpolluted environments. *Hydrobiologia*, 45 (1) : 1-32.

NISBET (M.) et VERNEAUX (J.) 1970. Composantes chimiques des eaux courantes. Discussion et proposition de classes en tant que base d'interprétation des analyses chimiques. *Annls. Limnol.*, 6, (2) : 161-190.

PETITJEAN (F.) 1981. Etude de l'herbier à *Ranunculus fluitans* d'Argenta sur Dordogne. Thèse 3^e cycle Univ. Toulouse : 188 p.

RAMDANI (M.) 1980. Recherches hydrobiologiques sur un plan d'eau de la zone littorale des environs de Rabat, la Merja de Sidi Boughaba (Maroc). Thèse de spécialité. *Inst. Sci. Rabat* : 134 p.

RODIER (J.) 1980. Analyse de l'eau. Dunod Edit. Paris : 1135 p.

SASSON (A.) 1959. Recherches écologiques et biologiques sur les algues d'une mare temporaire. *Inst. Sci. Cherif. Sér. Bot.* 17, Rabat : 83 p.

SEENAYYA (G.) 1971. Ecological studies of certain freshwater ponds of Hyderabad (India). I: Physicochemical complexes : *Hydrobiologia*, 37 (1) : 8-31 ; II: Phytoplankton. *Hydrobiologia*, 37 (1) : 55-88.

TERZIAN (E.) 1979. Ecologie des mares temporaires de l'Isoetion dans la Crau et l'Esterel. Thèse de spécialité, Univ. Aix-Marseille III : 210 p.

THIERY (A.) 1987. Les Crustacés Branchiopodes *Anostraca Notostraca* et *Conchostraca* des milieux limniques temporaires (Dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie.

- Thèse Doctorat ès sciences, Fac. Sci. et Techn.
St. Jérôme, Marseille : 1-405.
- UTERMOHL (H.) 1958. Zur Vervollkommung
der quantitative phytoplankton. Methodik. Mitt.
Inter. Ver. Limnol. 9 : 1-38.
- VERNEAUX (J.) 1973. Recherches écologiques
sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai
de biotypologie. Thèse d'Etat ès Sciences
Univ. Besançon : 260 p.
-

Régénération naturelle du pin pignon (*Pinus pinea* L.) dans la Pineta Granducale di Alberese (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie)

Chiara MASETTI*, Maurizio MENCUCINI*

RESUME

Nous avons étudié quelques aspects de la régénération naturelle du Pin pignon dans une pinède sur la côte de la mer Tyrrhénienne en Toscane. La production de graine est généralement bonne. Environ 90 % des graines tombent sous le feuillage des arbres-mères. Le couvert arbustif d'un côté permet la germination de nombreuses plantules, mais de l'autre, empêche leur survie. La sécheresse au cours de l'été réduit fortement la survie des plantules pendant les deux premières années.

A partir des années 40, l'évolution de l'étage arbustif, qui était auparavant éliminé, peut avoir modifié les conditions de la pinède, ce qui a sûrement altéré les possibilités d'implantation et survie des plantules de Pin pignon.

MOTS-CLES : *Pinus pinea* L., Parc naturel de la Maremma, régénération naturelle, démographie

SUMMARY

In an uneven-aged stand, the stone pine natural regeneration process was studied. Seed dispersal was abundant only under pine canopies. Rate and amount of germinations depended on meteorological conditions and on the presence of shrub cover. Seedling survival during the first two years was depressed by shrub cover, but summer droughts had an overwhelming effect.

The presence of such interactions between pine seedling and understorey species populations suggest that past management practices of the pinewood (shrub and tree cutting, game management) affected the probabilities of stone pine seedling recruitment : social, economical and technical evolution of these practices probably changed forest micro-environmental conditions and, consequently, reduced the abundance of stone pine natural regeneration.

KEY-WORDS : *Pinus pinea* L., Parco Naturale della Maremma, natural regeneration, demography

INTRODUCTION

La Pineta Granducale di Alberese (Toscana) fait partie du Parc Naturel de la Maremma, créé en 1975 avec comme objectif primaire la sauvegarde des écosystèmes et du paysage.

L'examen de la structure de la pinède de pin pignon (PAVARI, 1955 ; GATTESCHI, 1975 ; GATTESCHI e MILANESE, 1975 ; CIANCIO *et al.*, 1986) indique que, dans le passé, bien que seulement dans certaines zones, cette espèce s'est régénérée naturellement.

Des études des structures des âges de la régénération naturelle, réalisées par des transects (VERACINI, 1986) démontrent qu'elle s'est effectivement établie, mais aussi que dans les dernières années le nombre d'individus s'est sensiblement réduit.

Le but de notre étude est de décrire certaines phases du processus de régénération naturelle, repérer d'éventuelles phases critiques et mettre en évidence les facteurs qui les déterminent. Il existe très peu d'études sur la régénération naturelle des pinèdes de pin pignon, car ce pin est une espèce peu connue, sur tout en ce qui concerne ses caractéristiques bio-écologiques.

*Istituto di Selvicoltura, Università di Firenze
Via S. Bonaventura 13, - 50145 FIRENZE (Italia).

Notre étude a pris en considération les phases

principales du processus de régénération naturelle, en essayant de décrire et quantifier :

- a) la production de graines et de litière ;
- b) la prédation exercée sur les graines par divers animaux ;
- c) la période la plus favorable à la germination et la croissance des plantules ;
- d) l'influence exercée par les espèces arbustives sur la germination des graines et la survie des plantules.

Les implications des résultats obtenus ont été ensuite analysées en regard à la compréhension de la biologie du pin pignon.

CONDITIONS DE MILIEU

Un examen complet des conditions de la pinède de Alberese a été fourni par CIANCIO *et al.* (1986). Nous nous limitons donc à signaler les aspects les plus intéressants en relation avec l'étude de la régénération naturelle de pin pignon.

Le climat est de type méditerranéen. Selon la classification de Thornthwaite, la station de Alberese se situe entre les climats mésothermiques, à la limite entre les climats sub-humide-sec et semi-aride. Les précipitations annuelles sont de 649 mm, dont 100 mm pendant le trimestre juillet-septembre. La température moyenne annuelle est de 14.5 °C, l'hiver est doux et relativement pluvieux. Les températures et les précipitations varient beaucoup d'une année à l'autre (BACILIERI, 1991).

La plaine, sur laquelle se trouve la pinède, est formée par les alluvions du fleuve Ombrone ; on note aussi la présence de cordons de dunes, qui ont une influence sur la variation du niveau de la nappe phréatique et crée une stagnation hivernale d'eau dans les zones marécageuses ; ces phénomènes sont à l'origine d'une variation importante des conditions hydriques du sol et de conséquence de la composition de la végétation du sous-bois (ARRIGONI *et al.*, 1985). Les sols sont donc sableux-limoneux d'origine lagunaire et palustre.

A part le pin pignon et le pin maritime (*Pinus pinaster* Aiton), les autres essences qu'on trouve près de la côte sont *Pistacia lentiscus* L., *Juniperus phoenicea* L., *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (S. et S.) Ball. Les autres espèces qu'on trouve à l'étage arbustif, sont : *Myrtus communis* L., *Erica multiflora* L., *Rosmarinus officinalis* L., *Cistus monspeliensis* L., *C. incanus* L., *C. salviifolius* L., *Phillyrea latifolia* L. et *P.*

angustifolia L. D'après ROMBAI (citée par CIANCIO *et al.*, 1986), des plantations de pin, vraisemblablement pignon, furent réalisées déjà pendant la deuxième moitié du dix-septième siècle, tandis que, depuis 1822-23, nous avons la certitude de la présence d'une « pinède » près de Tombolo (cartes du Cadastre Toscan).

Pendant les décennies suivantes, la superficie de la pinède a augmenté, simultanément à la suite des travaux d'assèchement, probablement par régénération naturelle.

Considérant les techniques d'implantation, nous pouvons déduire que, pendant cette première période, la forêt était essentiellement composé de peuplements équiens ; les caractéristiques actuelles commencèrent à apparaître à la fin du siècle dernier et au début de celui-ci. Parmi les facteurs qui contribuèrent à ces changements, il faut considérer le vieillissement progressif des premières peuplements, quelques incendies au cours des trois premières décennies de ce siècle, et, surtout, les techniques sylvicoles adoptées, qui consistaient simplement en l'élimination des arbres qui produisaient le moins de pignons, ainsi que ceux attaqués par des parasites ou dangereux pour la régénération.

Les pâturages sauvages ont toujours été réalisés avec des bovins maremmatiques (la pinède est partagée en enclos fermés, « serrate », qui permettent des rotations) ; en outre, de source orale, nous savons que, pour favoriser cet usage pendant les années 1930, parallèlement à l'assèchement des terres, le couvert fut complètement relevé et le sol de la pinède labouré.

L'ensemble de toutes ces interventions sur le peuplement de pins et sur l'étage arbustif a probablement contribué à déterminer, déjà à la fin du siècle dernier, une introduction progressive de la régénération naturelle.

Petit à petit, même après l'institution du parc, ces conditions ont sensiblement changé, ainsi que nous pouvons le constater en confrontant la situation actuelle et l'état de la forêt il y a environ 50-60 ans (témoignages oraux et photos). En effet, d'un côté, le changement de techniques sylvicoles, (tout d'abord suspension des coupes, puis interventions de faible intensité), de l'autre, la suppression des relèvements du couvert végétal, ont provoqué l'altération de la densité et de la structure du sous-bois.

Pendant les 15 dernières années, après l'interdiction de la chasse, il y a eu de grandes variations des dimensions dans les populations des animaux. Le nombre de daims et de sangliers a

considérablement augmenté ; par contre, nous avons peu d'information sur les variations de nombre, la structure et la distribution des autres populations qui, d'une manière ou d'une autre, influencent la régénération du pin (petits rongeurs, autres mammifères comme renard, blaireau et porc-épic, avifaune) (MORI, 1983 ; CAVALLINI, 1985 ; SANTINI, 1977 ; DEL FAVERO *et al.*, 1988).

La structure de la pinède est aujourd'hui considérée comme hétérogène (CIANCIO *et al.*, 1986) : nous trouvons en effet 4 types structuraux (jeune futaie à un étage, petits groupes de futaie à deux étages, groupes de futaie à plusieurs étages, futaie adulte à un étage).

La zone d'étude est située dans la partie centrale de la pinède, sur des dunes d'origine récente. La structure verticale de la végétation est caractérisée par la disposition des arbres en 4 étages délimités par des âges différents (de moins de 30 à 150 ans environ). La densité du couvert du pin pignon est d'environ 60 % (CIANCIO *et al.*, 1986). Le couvert des étages supérieurs n'est pas continu mais présente au contraire beaucoup d'interruptions : il représente environ 54 % de la couverture totale du pin pignon.

L'étage arbustif, dont la composition est la même dans toute la pinède, représente aussi un couvert important. Les arbustes, qui ont une hauteur variable (50 cm à 2 m) selon les espèces et les situations, forment un étage qui assure un couvert variant de 50 à 70 %.

METHODOLOGIE

L'étude a été menée à l'intérieur et à proximité d'une placette d'échantillonnage permanente de 6000 m², clôturée par une haie de 1.5 m environ de hauteur pour empêcher la pénétration des animaux de grande taille, sauvages et domestiques. De plus, à l'intérieur, la récolte des pignons, qui est normalement réalisée dans toute la pinède, a été suspendue.

1. Etude de la production de graines et de litière

La production a été estimée à l'aide de 21 pièges à semences (24 après la première année) d'1 m² de surface unitaire. Chaque piège est constitué d'un conteneur de polyéthylène conique, perméable, soutenu par une structure métallique à 1.3 m environ de hauteur.

Ils ont été disposés de la manière suivante : sous le feuillage des pins de grande dimension

(désignés par A) ; sous le feuillage des pins de dimension intermédiaire (désignés par G) ; à découvert, à 1-1.5 m environ de la marge de projection au sol du feuillage (désignés par S). Dans tous les cas, les pièges ont été disposés au hasard sous les feuillages. Les relevés ont été réalisés chaque mois, pendant 3 ans (février 1986-janvier 1989). La production de graines et de litière des espèces arbustives n'a pas été considérée. A chaque récolte, la litière a été séchée (90 °C pour 24 heures), puis pesée. Les graines récoltées ont été comptées et soumises à un test de germination (selon les règles I.S.T.A., 1989).

2. Etude de la germination et mortalité des graines semées : Influence de la prédation et du couvert arbustif

L'influence de la prédation du pignon et du couvert arbustif sur la germination des graines et la survie des plantes a été évaluée par des semis réalisés en utilisant conditions différentes de protection contre différents animaux (prédateurs comme sanglier, daim, blaireau et porc-épic, petits rongeurs, avifaune) et de couvert arbustif du sous-bois ; 4 conditions, basées sur des différences de protection vis-à-vis des prédateurs, ont été confrontées :

1) semis sans aucune protection (NP) réalisés en dehors de la placette d'échantillonnage qui était clôturée ;

2) semis protégés seulement de la prédation des gros mammifères (PP, protection partielle) situés à l'intérieur de la parcelle ;

3) semis protégés des gros mammifères et des petits rongeurs mais non de l'avifaune (PL, protection souterraine et latérale), réalisés à l'intérieur de la clôture et dans des cages de filet métallique à maille de 0.9 cm, et parois verticales de 40 cm environ. La base des cages est enfouie à 10 cm de profondeur ;

4) semis complètement protégés (T, témoins) dans des cages semblables aux précédentes, mais intégralement fermées, même sur le côté supérieur.

Une première série d'essais a été réalisée sous le couvert arbustif (C, couvert) et une deuxième série à découvert (S, découvert).

Pour chaque essai, dans les deux séries, 4 répétitions ont été réalisées, chacune consistant en un semis de 40 graines sur une superficie de 33x33 cm (densité de 400 graines *m⁻²) pour un total final de 32 semis groupés en deux blocs. Ceux-ci se trouvaient à une distance de 10 m environ, et sont caractérisés par des conditions légèrement différentes : un des deux était en effet

situé dans une légère dépression du terrain (dénivellation de 10-15 cm environ) ; si, au moment des expériences, cette différence fut négligée, son importance apparut clairement lors de l'analyse des résultats. Les semis ont été intégralement réalisés le 25 août 1986.

3. Influence de l'époque d'ensemencement

Une deuxième étude, menée avec une méthodologie semblable à celle de l'expérience précédente, a été réalisée pour évaluer l'effet de l'époque de l'ensemencement sur la germination des graines et la survie des plantules : 5 semis ont été réalisés (4 répétitions à chaque date), c'est-à-dire le 23 juin, le 7 août, le 25 août, le 23 octobre et le 14 novembre 1986. Ces semis ont été effectués dans des endroits dépourvus de couvert arbustif, dans des petites cages complètement fermées ; 100 graines furent utilisées, sur une superficie de 50x50 cm (densité de 400 graines *m⁻²). Les graines utilisées avaient été récoltées dans la même pinède pendant l'hiver 1984-85 ; au moment de l'emploi, la faculté germinative était de 90 % environ.

Afin d'évaluer aussi bien l'évolution des germinations que la survie des plantules, les relevés et les comptages des semis ont été réalisés chaque mois pendant plus de deux ans. Nous avons considéré comme «germination», la levée des plantules, c'est-à-dire le moment où la racicule pénètre dans le substrat et où apparaît la pousse. Nous avons considéré comme «mortes», les plantules ne présentant aucune nuance verte.

4. Germination et mortalité de la régénération naturelle

Des observations systématiques sur la germination et la mortalité des semis ont été conduites dans un transect de 41 m de longueur et 1 m de largeur, placé à l'intérieur de la clôture. Il était

ainsi protégé contre les actions de dérangement (piétinement, prédation, etc.) causées par les ongulés (bovins, daims et sangliers) et par les autres grands mammifères (blaireau, renard, porc-épic) mais pas contre celles exercées par les autres animaux de la pinède.

Le transect fut placé dans une zone dense de plantules présentes depuis le début, afin de pouvoir suivre leur évolution.

Le premier relevé a été réalisé le 7 janvier 1987, les autres se sont poursuivis tous les mois pendant un peu moins de deux ans (jusqu'à octobre 1988).

La méthodologie employée dans le transect nous a permis de distinguer clairement les phénomènes de germination et, en même temps, de mortalité des plantules. Chaque plantule a été localisée sur le terrain et notée sur un plan.

Le but de cette étude était d'évaluer la germination au niveau global annuel et aussi sa distribution au cours de l'année par rapport à la quantité de graines tombées, en absence d'interférence exercée par les ongulés.

RESULTATS ET DISCUSSION

1. L'ensemencement et la chute de litière

Les quantités totales de graines tombées se sont fortement réduites en passant des deux premières années d'observation à la troisième (tableau 1) ; la dernière valeur doit être considérée assez rare, selon une estimation réalisée chaque année par l'«Azienda Agraria Regionale de Alberese» pour évaluer la production de toute la pinède. La valeur de 1988 est la plus faible depuis 1945.

Tableau 1
Production annuelle de graines dans les pièges A, G et S pendant trois années: n° *m⁻² et erreur standard de la moyenne

Période	A	G	S
	N *m ⁻² e.s.m.	N *m ⁻² e.s.m.	N *m ⁻² e.s.m.
juin 86-avr.87	50,13 ±5,04	74,00 ±11,26	3,33 ±2,33
mai.87-avr.88	51,92 ±7,22	65,11 ±18,52	2,33 ±1,86
mai.88-avr.89	3,58 ±0,69	3,56 ±1,33	1,00 ±1,00

Production totale annuelle de litière dans les pièges A, G et S pendant trois années : gr *m⁻² (poids sec) et erreur standard de la moyenne

Période	A	G	S
	g *m ⁻² e.s.m.	g *m ⁻² e.s.m.	g *m ⁻² e.s.m.
fév.86-janv.87	308,16±23,79	301,57±23,87	111,29±10,96
fév.87-janv.88	393,34±18,56	473,67±41,50	192,04±52,92
fév.88-janv.89	676,58±34,89	732,94±47,74	437,46±64,13

La différence de production entre les deux catégories considérées (A et G), n'apparaît pas significative à l'analyse de la variance.

Dans un même étage, en effet, nous trouvons des arbres de dimensions (diamètre, hauteur, ampleur du feuillage) et d'âges différents, paramètres qui sont étroitement liés à la production de graines du pin pignon (CAPPELLI, 1958 ; MAGINI, 1966).

La quantité de graines capturée dans les pièges de type S a été presque nulle ; ce qui confirme que la dispersion des graines du pin pignon est étroitement liée à la gravité.

La qualité des graines récoltées dans tous les pièges a toujours été élevée : au cours des trois années d'étude, la faculté germinative calculée sur les graines pleines s'est toujours maintenue au-dessus de 90 %, tandis que les graines vides étaient en moyenne 14 % du total.

La dissémination se prolonge pendant 10-11 mois, débute en juin-juillet et atteint un maximum en été.

BIONDI et RIGHINI (1910) puis PORCELLI et TELESCA (1964), avaient remarqué que les graines tombent surtout en été. LOISEL (1976) af-

firme, ce qui a été observé même par SEIGUE (1985), qu'en Provence la chute commence vers la moitié de septembre et souvent même en octobre.

Le maximum de dissémination en 1986 s'est vérifié en août (figure 1), mois pendant lequel il n'y a pas eu de précipitations (tableau 2), et en 1987 en juillet (seulement 1.5 mm de pluie). De plus, l'observation des données météorologiques relatives à 1987, nous a suggéré l'hypothèse que les épisodes pluvieux d'octobre (315 mm de pluie et 8 jours pluvieux) ont provoqué une refermeture partielle des cônes et, donc, une réduction de l'ensemencement (figure 1). Les nouvelles chutes de graines au mois de novembre seraient donc dues à une nouvelle période de temps sec : du 4 au 20 novembre, en effet, il y a eu seulement une journée de pluie (22.2 mm).

La majeure partie des graines, par conséquent, est tombée quand les températures étaient élevées et les précipitations faibles, en conditions météorologiques défavorables donc à la germination (MAGINI, 1955). La situation, décrite par LOISEL en Provence, où ensemencement et levée des graines se produisent presque en même temps, ne se vérifie pas dans notre cas.

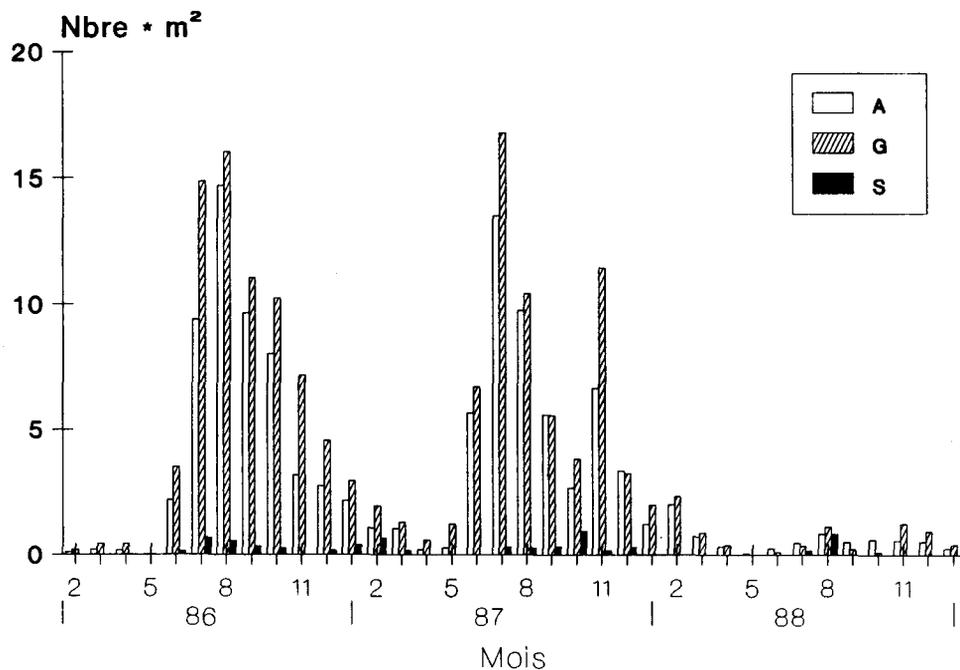


Figure 1.- Production de graines (par mètre carré) dans les pièges A, G et S. A : sous les pins de grande dimension ; G : sous les pins de moyenne dimension ; S : à découvert.

Tableau 2

Données météorologiques relatives a 1986-1988. Stazione di Alberese (Casello Idraulico, m 17)
(Min. LL.PP : Serv. Idr.).

Années	Mois	Température (°C)			Précipitations (mm)	
		moyenne maximums	moyenne mensuelle	moyenne minimums	pluie mensuelle	n° jours pluvieux
1986	Jan	12,8	7,5	2,2	144	8
	Fév	10,2	6,1	2	127,2	10
	Mar	15,4	10	4,7	62,8	7
	Avr	17,4	12,2	7	78,3	8
	Mai	24,1	13,1	12,2	0	0
	Juin	25	19,2	13,4	48,1	5
	Juil	28,8	22,4	16,1	24,8	3
	Août	30,8	24	17,3	0	0
	Sep	26,8	20,4	14,1	80,9	4
	Oct	24,4	17,7	11	23,7	2
	Nov	17,6	11,6	5,7	73,2	5
	Déc	13,3	7,3	1,4	78,2	7
1987	Jan	11,8	7	2,1	117,6	10
	Fév	12,4	7,9	3,5	95,5	8
	Mar	12,7	6,7	0,8	20,5	2
	Avr	18	12	6	0	0
	Mai	19,6	13,7	7,8	38,5	5
	Juin	26,1	19,4	12,7	8	2
	Juil	30,6	24,4	18,1	1,5	1
	Août	30,3	24	17,7	18,2	3
	Sep	29,6	22,7	15,8	7	2
	Oct	23,4	18,7	14	315,5	8
	Nov	17,6	12,6	7,6	131,4	11
	Déc	13,7	9,2	4,7	160,3	7
1988	Jan	13,5	9,7	5,9	63,8	7
	Fév	13,9	8,1	2,3	35,2	6
	Mar	15,3	9,1	2,9	33,2	4
	Avr	17,5	12,4	7,3	112,7	13
	Mai	22,2	17,4	12,7	46,2	5
	Juin	25,4	19,5	13,6	55,1	5
	Juil	30,2	23,8	17,5	0	0
	Août	29,4	23,2	16,9	55	2
	Sep	26,2	19,3	12,4	5,5	1

Au cours des relevés, nous avons trouvé, à l'intérieur des pièges, des téguments à moitié brisés : leur pourcentage représente entre 4 et 19 % du total des graines, selon l'année et la catégorie des plantes. Une partie des graines est probablement mangée par les oiseaux ; enfin quelques graines sont peut-être disséminées accidentellement.

La chute annuelle de litière a progressivement augmenté au cours des trois années d'observation (tableau 1) ; l'analyse de la variance n'a pas donné de différences significatives.

Pour toutes les catégories, le rythme de chute présente un maximum très accentué en été (figure 2).

Considérant la répartition spatiale entre plantes adultes, plantes jeunes et zones découvertes dans la placette d'étude, nous avons déterminé la production annuelle de litière par hectare, pendant toute la période d'observation. De 1986 à 1988 la production de litière a été de 2,9491, 3,8031, 6,6716 tonnes *ha⁻¹*an⁻¹, avec une moyenne pour les trois ans de 4,3742 tonnes *ha⁻¹*an⁻¹ ;

Les résultats que nous avons obtenus sont semblables à ceux relatés par BRAY & GORHAM (1964) pour différentes espèces de pins dans les pays tempérés, par RAPP (1967) pour une peuplement de *Pinus halepensis* (3,9 tons*ha⁻¹*an⁻¹) et par DANNAOUI (1981) pour des peuplements de *Pinus pinea* du Liban (4,0 tons*ha⁻¹*an⁻¹).

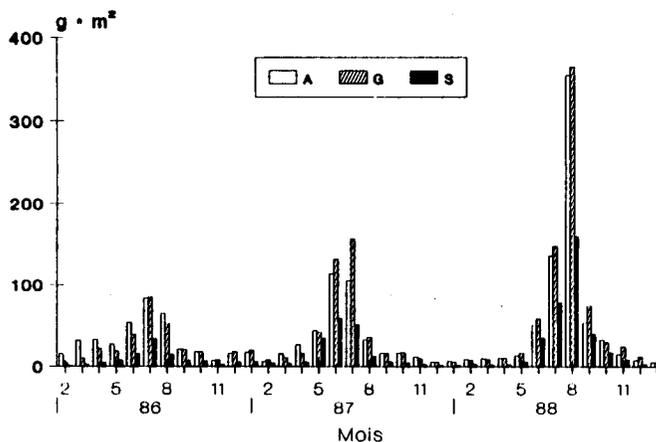


Figure 2.- Production de litière (poids sec ; par mètre carré) récoltée dans les pièges A, G et S. A : sous les pins de grande dimension ; G : sous les pins de moyenne dimension ; S : à découvert.

Elles sont par contre inférieures à ceux de *Pinus pinea* dans le travail de CABANETTES & RAPP (1981 ; 7,9 tons*ha⁻¹*an⁻¹).

La chute de litière, pendant les trois années d'étude, a un comportement opposé par rapport à l'ensemencement. Ce fait semble suggérer l'existence d'un mécanisme qui contrôle, au niveau individuel, l'allocation de ressources pour la fructification et l'accroissement. Néanmoins un examen des principaux modèles étudiés (OWENS, 1969 ; POWELL, 1977 ; SINGH *et al.*, 1990) n'indique rien qui puisse suggérer l'existence d'une relation entre les deux phénomènes, même considérant le retard entre le moment de la chute des graines et des aiguilles et celui de leur production.

2. Germination et mortalité des semis

2.1. Semis avec divers degrés de protection

Les germinations n'ont été possibles que dans les situations entièrement protégées (T) et dans celles (figure 3) où les graines étaient protégées des gros mammifères et des petits rongeurs (PL).

La protection totale des graines, lorsqu'elles sont situées sous les arbustes, nous a permis d'obtenir des valeurs de germination proches des celles réalisables par des essais de laboratoire (LAB, figure 3).

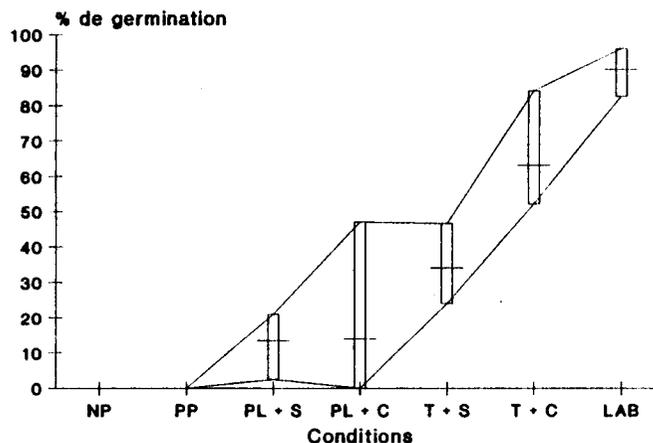


Figure 3.- Valeurs moyennes et intervalle de variation de germination des graines par condition. NP : semis sans aucune protection ; PP : exclusion des gros mammifères ; PL : exclusion de tous les mammifères ; T : protection totale ; S : au dehors du couvert arbustif ; C : sous couvert arbustif ; LAB : laboratoire. Le nombre des plantules est indiqué en pourcentage du nombre des graines présentes sur le sol.

L'analyse statistique nous montre des différences très significatives entre les conditions T et PL pour toute la période des levées ; ce qui indique donc l'existence d'une certaine prédation, même dans le cas d'une protection latérale des semis.

Parmi les prédateurs présents dans la pinède, le sanglier est probablement le plus important, non seulement à cause de ses dimensions, mais aussi par l'intensité de son action. Au cours des 15 dernières années, les populations de gros ongulés du Parc ont nettement augmenté, ce qui probablement explique le manque total de semis dans les conditions non protégées.

Dans les conditions où nous avons travaillé, la moyenne des germinations sous le couvert arbustif a été plus élevée ($P < 0.01$) que celle des semis réalisés à découvert (tableau 3).

Pendant la phase ultérieure, correspondant à l'enracinement des plantules, cette supériorité disparaît et, après le premier été, il n'y a plus de différences de distribution entre les semis sous couvert et ceux à découvert.

D'après LOISEL (1967), un léger couvert arbustif de ciste, qui exerce une certaine ombre, favorise la survie des plantules de pin pignon. MAGINI (1955) a remarqué la même chose pour les pinèdes de *Pinus halepensis* Mill. dans les Pouilles.

En tout cas, les effets du couvert arbustif s'ajoutent à ceux déterminés par la variabilité microstationnelle. Si nous analysons les données recueillies sur la base de la disposition des parcelles (conditions avec protection totale) pour les deux blocs situés en conditions différentes, les pourcentages de germination maximal ne montrent pas de différences significatives (tableau 4).

De plus, si nous considérons séparément les données relatives à la présence/absence de couvert arbustif dans les deux blocs (tableau 5), nous mettons en évidence que, dans la phase de levée des plantules, la présence des arbustes est positivement liée à un nombre élevé de jeunes plantes, aussi bien dans la zone de stagnation qu'en plaine ; ceci est probablement dû au fait que, pendant la levée, sous le feuillage, se maintient

Tableau 3

Influence du couvert arbustif : nombre moyen des plantules (test du X^2) et pourcentage de survie (t du Fisher) à découvert (S) et sous couvert (C), l.s. = niveau de signification

époque	PRESENCE				SURVIE			
	nombre de plantules par parcelle		X^2	l.s.	pourcentage relatif au nombre maximal de germinations			l.s.
S	C	S			C	t		
25.8.86								
23.10.86	12,5	12	0,1	ns				
14.11.86	13,7	21	10,7	**				
11.12.86	14,2	25,2	24,2	**	100	100		
22.12.86	13	25	28,8	**	91,2	99,0	2,4	*
23.1.87	13	25	28,8	**	91,2	99,0	2,4	*
8.3.87	12	23,5	26,7	**	84,2	93,0	1,7	ns
21.3	11,5	23,2	28,1	**	80,7	92,0	2,1	*
11.4	11,5	23,2	28,1	**	80,7	92,0	2,1	*
11.5	11,2	22	23,7	**	78,9	87,1	1,3	ns
6.6	11	20,7	19,8	**	77,1	82,1	0,7	ns
6.7	10,2	18	13,1	**	71,9	71,2	0,0	ns
3.8	7	10,2	3,1	ns	49,1	40,6	1,0	ns
9.9	5,2	8,2	3,2	ns	36,8	32,6	0,5	ns
8.10	5	7	1,5	ns	35,0	27,7	0,9	ns
5.11	5	7	1,5	ns	35,0	27,7	0,9	ns
29.11	5	7	1,5	ns	35,1	27,7	0,9	ns
30.12	5	7	1,5	ns	35,1	27,7	0,9	ns
27.1.88	5	7	1,9	ns	35,1	27,7	0,9	ns
4.3	5	7	1,9	ns	35,1	27,7	0,9	ns
18.4	5	7	1,9	ns	35,1	27,7	0,9	ns
21.5	5	7	1,9	ns	35,1	27,7	0,9	ns
15.6	4,5	7	3,0	ns	31,6	27,7	0,5	ns
26.7	4,5	6,7	2,5	ns	31,6	26,7	0,6	ns
1.9	4,5	6,7	2,5	ns	31,6	26,7	0,6	ns
1.10	4,5	6,7	2,5	ns	31,6	26,7	0,6	ns

Tableau 4

Influence des conditions microtopographiques : nombre moyen de plantules (test du X^2) et pourcentage de survie (t de Fisher), l.s. = niveau de signification

époque	PRESENCE nombre moyen par parcelle				SURVIE % relatif au nombre maximal de germinations			
	plaine	zone de dépress.	X^2	l.s.	plaine	zone de dépress.	t	l.s.
25.8.86								
23.10.86	7	17,5	25,9	**				
14.11.86	14	20,7	9,2	**				
11.12.86	18,7	20,7	0,8	ns	100,0	100,0		
22.12.86	17,5	20,5	1,8	ns	93,3	98,8	1,7	ns
23.1.87	17,7	20,2	1,2	ns	94,6	97,5	0,9	ns
8.3.87	15,5	20	4,1	*	82,6	96,4	2,8	**
21.3	14,7	20	5,6	*	78,7	96,4	3,4	**
11.4	14,7	20	5,6	*	78,7	96,4	3,4	**
11.5	13,5	19,7	8,0	**	72,0	95,2	3,9	**
6.6	12,5	19,2	9,5	**	66,7	92,8	4,1	**
6.7	10	18,2	14,9	**	53,3	87,9	4,8	**
3.8	2,7	14,5	40,8	**	14,7	69,9	6,9	**
9.9	1	12,5	47,1	**	5,3	60,2	7,3	**
8.10	0	12	56,5	**	0,0	57,8	7,9	**
5.11	0	12	56,5	**	0,0	57,8	7,9	**
29.11	0	12	56,5	**	0,0	57,8	7,9	**
30.12	0	12	56,5	**	0,0	57,8	7,9	**
27.1.88	0	12	53,2	**	0,0	57,8	7,9	**
4.3	0	12	53,2	**	0,0	57,8	7,9	**
18.4	0	12	53,2	**	0,0	57,8	7,9	**
21.5	0	12	53,2	**	0,0	57,8	7,9	**
15.6	0	11,5	50,5	**	0,0	55,4	7,7	**
26.7	0	11,2	49,1	**	0,0	54,2	7,5	**
1.9	0	11,2	49,1	**	0,0	54,2	7,5	**
1.10	0	11,2	49,1	**	0,0	54,2	7,5	**

Tableau 5

Influence du couvert arbustif sous différentes conditions microtopographiques : nombre moyen des plantules (test du X^2) à découvert (S) et sous couvert (C), l.s. = niveau de signification

époque	PLAINES				ZONE DE DEPRESSION			
	S	C	X^2	l.s.	S	C	X^2	l.s.
25.8.86								
23.10.86	24	4	17,3	**	26	44	8,2	**
14.11.86	26	30	0,4	ns	29	54	15,6	**
11.12.86	29	46	7,2	**	28	55	18,2	**
22.12.86	24	46	12,3	**	28	54	16,9	**
23.1.87	24	47	13,4	**	28	53	15,6	**
8.3.87	21	41	10,5	**	27	53	16,9	**
21.3	19	40	11,8	**	27	53	16,9	**
11.4	19	40	11,8	**	27	53	16,9	**
11.5	19	35	7,2	**	26	53	18,2	**
6.6	17	33	7,4	**	27	50	13,2	**
6.7	15	25	3,3	ns	26	47	11,1	**
3.8	4	7	0,9	ns	24	34	2,7	ns
9.9	0	4	4,1	*	21	29	1,9	ns
8.10	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
5.11	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
29.11	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
30.12	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
27.1.88	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
4.3	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
18.4	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
21.5	0	0	-	ns	20	28	1,9	ns
15.6	0	0	-	ns	18	28	3,0	ns
26.7	0	0	-	ns	18	27	2,5	ns
1.9	0	0	-	ns	18	27	2,5	ns
1.10	0	0	-	ns	18	27	2,5	ns

Tableau 6

Influence du couvert arbustif sous différentes conditions microtopographiques : pourcentage de survie à découvert (S) et sous couvert (C) (t de Fisher), l.s. = niveau de signification.

date	PLAINE				t	l.s.	ZONE DE DEPRESSION			
	S	C	t	l.s.			S	C	t	l.s.
	tot	%	tot	%			tot	%	tot	%
5.8.86										
23.10.86	24		4				26		44	
14.11.86	26		30				29	100	54	
11.12.86	29	100	46				28	96,5	55	100
22.12.86	24	82,8	46				28	96,5	54	98,2
23.1.87	24	82,8	47	100	2,2	*	28	96,5	53	96,4
8.3.87	21	72,4	41	87,2	1,9	ns	27	93,1	53	96,4
21.3	19	65,5	40	85,1	2,6	*	27	93,1	53	96,4
11.4	19	65,5	40	85,1	2,6	*	27	93,1	53	96,4
11.5	19	65,5	35	74,5	1,2	ns	26	89,7	53	96,4
6.6	17	58,6	33	70,2	1,6	ns	27	93,1	50	90,9
6.7	15	51,7	25	53,2	0,	ns	26	89,7	47	85,4
3.8	4	13,8	7	14,9	0,3	ns	24	82,8	34	61,8
9.9	0	0,0	4	8,5	3,5	**	21	72,4	29	52,7
8.10	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
5.11	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
29.11	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
30.12	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
27.1.88	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
4.3	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
18.4	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
21.5	0	0,0	0	0,0		ns	20	68,9	28	50,9
15.6	0	0,0	0	0,0		ns	18	62,1	28	50,9
26.7	0	0,0	0	0,0		ns	18	62,1	27	49,1
1.9	0	0,0	0	0,0		ns	18	62,1	27	49,1
1.10	0	0,0	0	0,0		ns	18	62,1	27	49,1

une humidité importante dans les couches superficielles du sol, où sont situées les graines. Pendant la phase suivante, par ailleurs (tableau 6), dans la zone de dépression, le taux inférieur de survie des plantules installées sous couvert semble indiquer qu'encore une fois l'eau joue un rôle fondamental pour leur survie.

2.2. Semis périodiques

Dans ce cas (figure 4), nous constatons une augmentation du taux maximal de germination, qui passe de 13 % pour le premier semis (juin) pour atteindre 75 % pour le dernier (novembre). Le test du X^2 démontre que, pendant tout l'hiver 1986-87, les différences entre le nombre de plantules nées en été (juin-août) et en automne (octobre-novembre) se sont révélées très significatives.

Le fait que le nombre de germination au cours des semis estivaux est modeste nous fait penser

que, pendant la période écoulée entre le moment du semis et celui de la germination, une partie des graines a perdu sa faculté germinative. Il se peut qu'une hydratation partielle se soit produite dans une période où les conditions thermiques n'étaient pas encore favorables à la germination ; ce processus, contrôlé par des mécanismes spécifiques d'imbibition de la graine (MACCHIA, 1964), aurait été provoqué, puis bloqué par les conditions extérieures, avec comme conséquence, le dépérissement de la graine.

Le maximum de mortalité s'observe pendant le premier été, quand les plantules n'ont pas encore terminé la lignification de la pousse. LOISEL (1967) a remarqué une mortalité totale pour les semis réalisés en septembre-octobre de l'année précédente. MACCHIA (1987) a constaté pour les semis de *Pinus halepensis* dans les Pouilles, un pourcentage de mortalité de 70 % au cours du premier été.

Dans notre cas, à la fin du deuxième été, les différences entre les valeurs moyennes relatives aux différentes dates de semis se sont sensiblement réduites (figure 4). Le test du t de Student (BARBENSI, 1965) démontre que la survie est supérieure d'une façon significative pour les plantules nées en été. Ceci confirme l'hypothèse de MAGINI (1955) selon lequel l'ensemencement durant la période été-automne permet au semis de pousser avant d'affronter la période critique de l'été suivant.

Les données des semis périodiques ont été reprises pour obtenir le nombre total de plantules nées entre un relevé et le suivant, indépendamment de la date de semis ; afin de pouvoir considérer la variation du nombre de graines présentes par terre nous avons indiqué les pourcentages de germination (figure 5).

Les levées ont été constatées pendant 8 mois (d'août à mai), même si une bonne partie s'est concentrée dans les mois automnaux (maximum

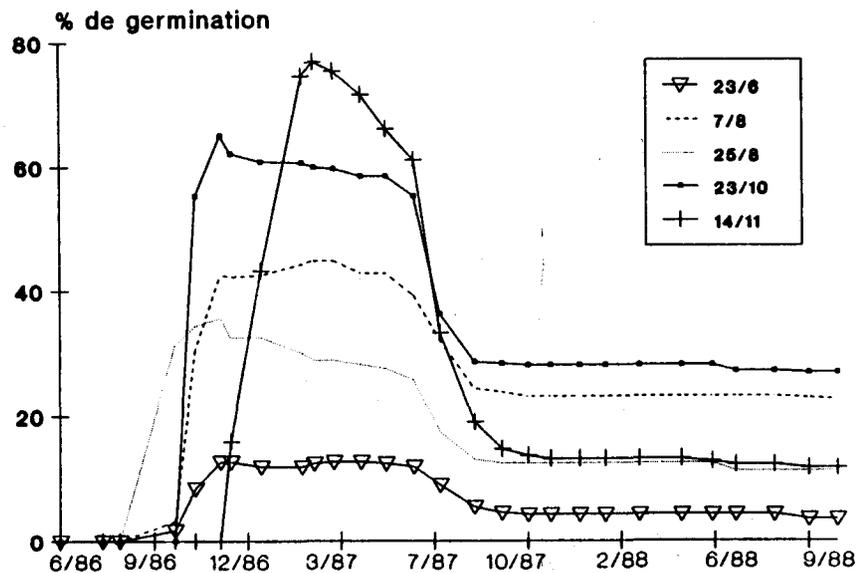


Figure 4.- Germination et survie des plantules dans les cinq semis périodiques (moyenne des valeurs des quatre répétitions). Le nombre des plantules est indiqué en pourcentage du nombre des graines présentes sur le sol.

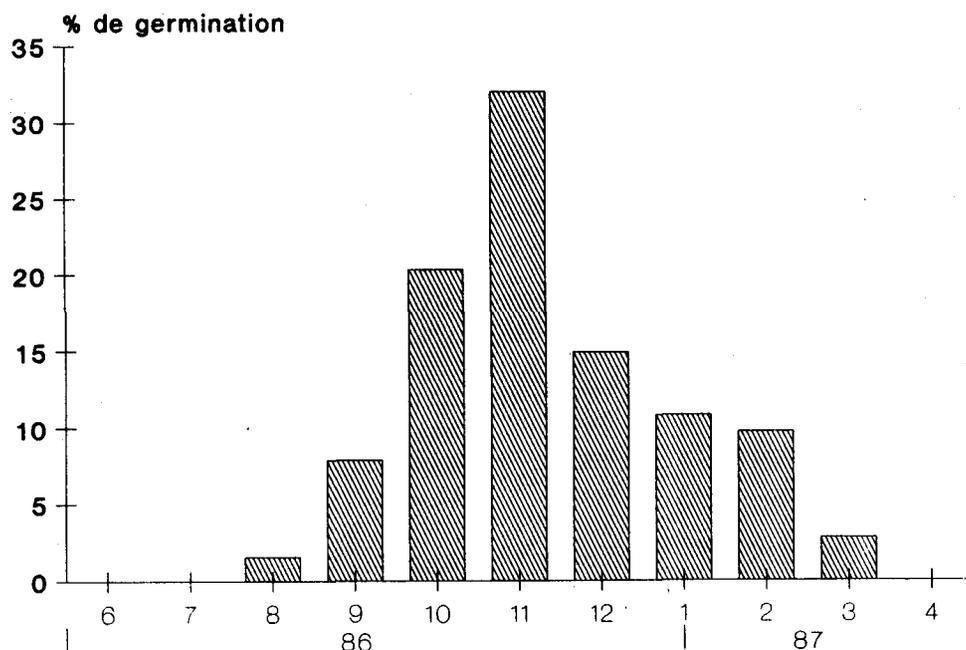


Figure 5.- Germinations dans les cinq semis périodiques. Toutes les plantules nées entre un relevé et le suivant ont été additionnées sans considérer la date de semis. Le pourcentage est calculé par rapport au nombre total de graines présentes sur le sol.

en novembre). D'après MAGINI (1955), la température optimale pour la naissance des plantules se situe entre 17 °C et 19 °C. La germination est inhibée ou fortement réduite en dessous de 10 °C environ, et au dessus de 25 °C.

Les conditions météorologiques de l'automne-hiver 1986 (tableau 2) confrontées avec les courbes de probabilité des événements pluvieux de BACILIERI (1991) peuvent être considérées représentatives des conditions moyennes typiques de la station en cette période de l'année.

MAGINI (1955) et CRIVELLARI (1946) ont réalisé des semis périodiques afin d'évaluer les périodes les plus favorables à la germination du pin pignon, respectivement à Firenze et à Cecina (Livorno). Les deux auteurs constatent qu'il existe deux périodes favorables à la germination, c'est-à-dire automne et printemps, tandis qu'en

hiver il y a une suspension des germinations ; ceci a été aussi remarqué en Provence par LOISEL (1967).

Dans la Pineta di Alberese, au contraire, il y a eu beaucoup de germinations même en hiver (figure 5). La longueur de la période durant laquelle ont été observées les levées indique donc qu'à Alberese les conditions de température et d'humidité de l'hiver n'agissent pas comme facteur limitant.

3. Germination et mortalité de la régénération naturelle

En examinant la figure 6, on peut constater la longueur de la période favorable aux germinations et une certaine concentration pendant l'automne-hiver.

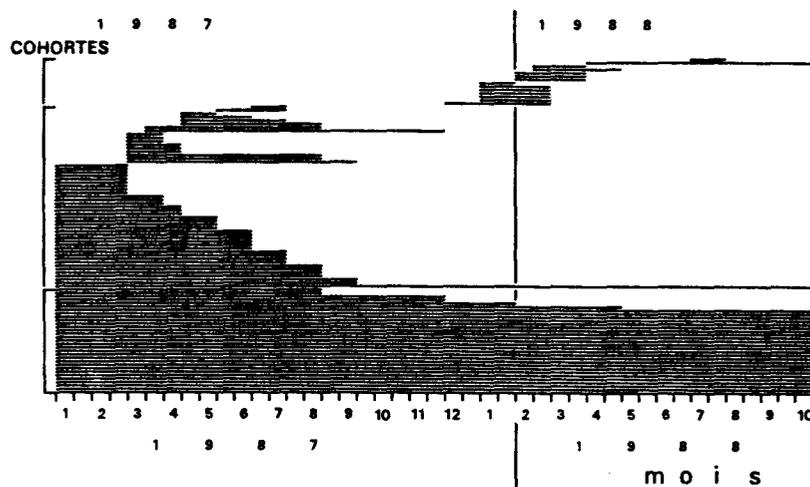


Figure 6.- «Cohortes» des plantules dans le transect. Chaque ligne représente une plantule. Le point de départ de la ligne indique la germination, la fin de la ligne la mort de la plantule.

Le regroupement indiqué comme cohorte A (HARPER, 1977) est en réalité composé d'individus ayant des âges différents, mais nés en tout cas avant l'été 1986 (relatifs donc à des cycles d'ensemencements précédents) : l'examen des distributions des âges (non publié), réalisé par une méthode destructive, montre une majorité de plantules nées au cours des années 1985-86, c'est-à-dire au moment de l'installation de la clôture.

Au cours de l'année 1986-87, sont nées 53 plantules (cohorte B reconnaissable de la précédente à cause de la présence des cotylédons) et 13 au cours de l'année 1987-88 (cohorte C). Ces germinations, distribuées sur les 41 mètres carrés du transect, représentent une moyenne de 1.29 *m⁻² pour la première année et de 0.32 *m⁻² pour la deuxième.

Grâce aux pièges de récolte, nous avons calculé que la chute des graines sous le feuillage a été de 68 graines *m⁻² pour l'année 1986-87 et de 60 graines *m⁻² pour 1987-88, le pourcentage de germination est donc 2 % et 0.5 %. Cette dernière est donc plutôt modeste, c'est d'ailleurs difficile d'en comprendre les causes. Par rapport aux semis protégés (moyenne 48 %) il y a eu un ensemble de conditions négatives. Parmi celles-ci il faut sûrement inclure la possibilité d'une prédation de la part de l'avifaune et des petits rongeurs (non dérangés à l'intérieur de la clôture) et l'absence des labours du sol. Une bonne partie des 30 plantules de la cohorte A avait 1 ou 2 ans au début des relevés : si nous considérons aussi pour cette cohorte, pour le premier été, un taux de mortalité semblable à celui que nous avons relevé pour les cohortes B et C, ceci

indique que la germination au cours des deux années précédentes a été nettement plus élevée.

En effet, pendant la période étudiée, on a remarqué une rapide augmentation de la diffusion des espèces arbustives, broutées ni pas par les animaux domestiques ni sauvages. La clôture a réduit l'importance de la prédation des graines de pin, mais a provoqué un rapide processus de succession végétale à cause de la quelle les conditions pour la germination sont probablement devenues plus difficiles.

Les plantules meurent au cours de tous les mois de l'année. Pendant l'hiver et l'automne, la mortalité est principalement provoquée par les facteurs biotiques (coupure de l'hypocotyle et des cotylédons, flétrissements et marcescences). Par contre, le dessèchement complet, qui s'observe couramment au printemps et en été, est probablement dû à des facteurs abiotiques (températures élevées, sécheresse).

De 53 plantules nées en 1986-87 seulement 2 (moins de 4 %) ont survécu à la fin de la première année et 1 à la fin de l'été suivant. Sur 13 plantules nées au cours de la saison 87-88, il n'en fut retrouvé qu'1 (moins de 8 %) après le premier été de végétation (1988).

La majeure partie de la mortalité se concentre dans les cohortes de 1987 et de 1988, tandis qu'elle est plutôt réduite dans la cohorte antérieure à 1987. La mortalité des plantules est donc très élevée pour la première année, alors qu'ensuite elle baisse sensiblement.

La clôture de la placette d'échantillonnage et l'élimination de la prédation de la part du sanglier a permis l'implantation et la survie d'une population d'une trentaine de plantules environ.

CONCLUSIONS

Trois années d'étude sur le pin pignon nous permettent de mieux connaître le processus de régénération naturelle.

La production de graines est en général bonne tant d'un point de vue quantitatif que qualitatif. La modeste production que nous avons relevé au cours de la troisième année devrait représenter une des plus faibles valeurs des derniers 40 ans.

L'ensemencement s'observe principalement sous le feuillage de l'arbre mère, ce qui confirme les résultats de VERACINI (1986) sur la distribution de la régénération naturelle ; la présence non négligeable de plantules de pin pignon en dehors

de la projection du feuillage est vraisemblablement due à l'action des animaux ou, peut-être, à de fortes rafales de vent.

Les graines tombées au sol sont intensivement prélevées : dans la pinède vivent des animaux qui mangent ces graines comme le sanglier (MORI, 1983), les petits rongeurs (SANTINI, 1977) l'avifaune (pic vert, geai : DEL FAVERO *et al.*, 1988) et ainsi que d'autres mammifères (comme le blaireau ou le renard, CAVALLINI, 1985).

La germination des graines fut meilleure sous le couvert des petits arbustes (ciste, romarin, bruyère) qu'à découvert. Le sol sableux typique de cette station (FERRARI, MAGALDI et RASPI, 1970), est en effet extrêmement perméable et la couche superficielle se dessèche très vite à cause des rayons de soleil. Il se peut que ce type de couvert provoque une réduction des pertes d'eau du sol par évaporation et un taux d'humidité de l'air plus élevé pendant la période des germinations. Probablement, ce couvert arbustif exerce une action favorable seulement au cours des années avec automne moyennement pluvieux ; le semis de VERACINI (1986), justement réalisé avant un automne très pluvieux (BACILIERI, 1991), confirme ce phénomène, car les valeurs de germination furent légèrement inférieures à celles obtenues par des essais de laboratoire sans ce type de couvert.

Dans les zones de plaine ou légèrement surélevées la mortalité est totale ; dans les dépressions du terrain, la survie est meilleure surtout si les plantules ne se trouvent pas directement sous le feuillage des arbustes.

Le léger dénivellement comporte des changements sensibles des facteurs qui règlent la survie des plantules de pin ; il se peut d'ailleurs qu'il influence aussi la phase de germination : en effet, la pinède est caractérisée par de nombreuses dunes qui créent un important dénivellement ; dans ces situations, il est possible que la sécheresse du substrat rende les levées plus aléatoires.

Dans notre cas, il n'y a pas de différences dans le nombre de plantules à la fin du deuxième été entre les zones où se trouvent des arbustes et celles situées au découvert. Mais il est logique de supposer que, lorsque la densité du sous-bois est supérieure à celle qu'il y a où nous avons réalisées nos semis, l'effet négatif de la concurrence racinaire, au cours de l'été, réduit la survie ; d'autres facteurs négatifs pour les plantules, comme l'interception de la lumière, peuvent aussi intervenir.

Dans la pinède, l'abondance de régénération

naturelle semble liée aux valeurs intermédiaires (8-12 m² * ha⁻¹) de surface terrière du peuplement adulte de pin (CUTINI, 1986) ; sur la base de nos études, nous pouvons supposer aussi que la densité et la structure de l'étage arbustif déterminent des effets importants (compétition), au moins dans les premiers moments de vie des plantules.

L'importance de l'eau pour l'implantation de la régénération naturelle dans la pinède est indiquée par les valeurs des index de régénération : en effet, elles sont plutôt élevées dans les zones de stagnation (VERACINI, 1986) et plus faibles dans les zones de plaine et surtout dans les dunes.

Sur la base des facteurs cernés par cette étude, nous pouvons formuler des hypothèses sur la réduction de la densité de régénération naturelle du pin pignon dans la Pineta Granducale.

Une grande partie des graines n'intervient pas dans le processus de régénération à cause de la récolte qui est effectuée, chaque année, dans la pinède. Cette récolte a toujours été réalisée régulièrement et continue aussi de nos jours. Dans le passé, une partie des strobiles était laissée sur l'arbre. A l'heure actuelle, étant donné les caractéristiques structurelles de la pinède, les ramasseurs se concentrent surtout sur les arbres les plus vigoureux ou sur ceux qu'on peut facilement atteindre directement du sol ; les arbres, dont la production n'est pas suffisante ou difficile à atteindre sont exclus *a priori*.

Il en résulte que, pour différentes raisons, une petite part des graines reste sur les arbres, déterminant ensuite l'implantation de la régénération naturelle.

D'autre part, un facteur très important est l'augmentation en nombre des populations d'ongulés comme conséquence de l'interdiction de chasser dans le parc. Sur la base de témoignages oraux et de photos, nous pouvons affirmer que, dans le passé, les conditions écologiques de la pinède étaient très différentes. Nous avons déjà mentionné le relèvement du couvert arbustif et les labours réalisés dans la pinède dans les années 30. Un autre facteur à ne pas oublier est constitué par les incendies surtout au début du siècle ; les plus importants sont ceux de 1911 et 1935-36. D'après PAVARI (1955), en 1911, la régénération naturelle s'était implantée dans les zones incendiées là où le feu avait gravement atteint le peuplement adulte.

Au cours de ce siècle, les formes de gestion et quelques événements accidentels ont fortement influencé cette biocénose, et, en conséquence,

les possibilités d'implantation de la régénération naturelle.

Le relèvement du couvert arbustif et les labours réalisés dans la pinède ont sûrement créé, du moins pour un certain temps, des conditions écologiques favorables à la régénération naturelle ; ensuite la suspension de ces usages a progressivement avantagé les arbustes : dans l'ensemble ces changements ont eu des effets négatifs pour la régénération, surtout quand la densité des arbustes est devenue assez importante.

En définitif, nous n'avons pas estimé exactement le poids relatif de chacun des facteurs cernés par cette enquête, aussi dans le futur il faudra développer des études sur la prédation des graines sur l'action des espèces du sous-bois et de l'effet de la densité et de la structure du peuplement adulte sur la germination et la survie des plantules.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier les Prof. P. Piussi et A. Zanzi Sulli pour leurs critiques et suggestions et Monsieur R. Mercurio (Istituto Sperimentale per la Selvicoltura) pour l'aide et les conseils.

BIBLIOGRAPHIE

- ARRIGONI P.V., NARDI E., RAFFAELLI M., (1985).- La vegetazione del Parco Naturale della Maremma (Toscana). Dipartimento di Biologia vegetale Università di Firenze.
- BACILIERI R. (1991).- Un approccio alla conoscenza del clima del Parco Naturale della Maremma in relazione alla ecologia forestale, (inedito), Firenze 1991.
- BALDACCINI N.E. (1986).- Fattori influenzanti l'uso dello spazio nella volpe (*Vulpes vulpes* L.) in relazione alla disponibilità di risorse alimentari. Tesi, Università di Parma.
- BARBENSI G. (1965).- Elementi di biometria applicati alle scienze forestali. Acc. It. Sc. For., Firenze.
- BARSANTI D., ROMBAI L. (1981).- Il patrimonio fondiario lorenese dell'800 : le tenute maremmane di Alberese e Badiola. In : Rassegna Storica Toscana 2 : 185-229.
- BARSANTI D., ROMBAI L. (1983).- I Lorena

- imprenditori agrari nella Maremma dell'800. In COPPOLA G. (a cura di) : Agricoltura e aziende agrarie nell'Italia centro-settentrionale (sec.XVI-XIX). Angeli, Milano, 541-570.
- BIONDI L., RIGHINI E. (1910).- Il pino da pinoli. Milano.
- BRAY J.R., GORHAM E. (1964). - Litter production in forests of the world. Adv. Ecol. Research 2 : 101-157.
- CABANETTES A., RAPP M. (1981).- Biomasse, minéralomasse et productivité d'un écosystème à Pins pignons (*Pinus pinea* L.) du littoral méditerranéen. IV Production. Oecol. Plant. 2 (16), 4 : 381-394.
- CAPPELLI M. (1958).- Note preliminari sulla produzione individuale di strobili in *Pinus pinea* L. L'It. For. Mont., 5 : 181-203.
- CAVALLINI M. (1985).- Fattori influenzanti l'uso dello spazio nella volpe (*Vulpes vulpes* L.) in relazione alla disponibilità di risorse alimentari. Tesi, Università di Parma.
- CIANCIO O., CUTINI A., MERCURIO R., VERACINI A. (1986).- Sulla struttura della pineta di pino domestico di Alberese. Annali dell'Ist. Sper. per la Selvicoltura. Arezzo, Vol. XVII : 171- 236.
- CRIVELLARID. (1946).- Risultati di alcuni esperimenti sulle semine di pino domestico. L'It. For. Mont. 4 : 129-134.
- CUTINI A. (1986).- Analisi della struttura della Pineta Granducale di Alberese. Tesi di laurea. Università di Firenze.
- DANNAOUI S. (1981).- Production de litière et restitution au sol d'éléments biogènes dans des peuplements méditerranéens de *Pinus pinea* L. et *Pinus brutia* Ten. Oecol. Med., 7 (2) : 13-25.
- DEL FAVERO R., DE MAS G., FERRARI C., GERDOL R., LASEN C., MASUTTI L., DE BATTISTI R., PAIERO P., COLPI C., URSO T., ZANOTTO S. (1988).- Le pinete litorali del Veneto. Padova.
- FERRARI G.A., MAGALDI G., RASPI A., 1970.- Osservazioni micromorfologiche e sedimentologiche su alcuni paleosuoli dei dintorni di Grosseto. Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. (mem.). Pisa.
- GATTESCHI P. (1975).- La Pineta Granducale di Alberese, nel Parco dell'Uccellina. Monti e Boschi, 5-6 : 37-47.
- GATTESCHI P., MILANESE B. (1975).- I boschi della Tenuta Granducale di Alberese nel Parco dell'Uccellina. Inedito.
- HARPER J.L. (1977).- Population biology of plants. Academic Press, London.
- LOISEL R. (1967).- Contribution à l'étude biologique des Pins de Basse-Provence. Germination du Pin pignon au niveau de certaines associations végétales. Bull. Soc. Bot. France, 114 : 163-174.
- LOISEL R. (1976).- Place et rôle des espèces du genre *Pinus* dans la végétation du Sud-Est Méditerranéen Français. Ecol. Med., 2 : 131-152.
- MACCHIA F. (1964).- Primi processi di germinazione di *Pinus pinea* L. var. *fragilis* du Hamel. Giorn. Bot. It. 71 : 269-279.
- MACCHIA F. (1987).- Dew as a possible key factor in the distribution of *Pinus halepensis* Mill. in Apulia (Southern Italy). Giorn. Bot. It. 121 (3-4) : 200-202.
- MAGINI E. (1955).- Le pinete di pino d'Aleppo. Atti Congr. Naz. Selvicoltura. Acc. It. Sc. For., Firenze.
- MAGINI E. (1955).- Sulle condizioni di germinazione del pino d'Aleppo e del pino domestico. L'It. For. Mont. 3 : 106-124.
- MAGINI E. (1966).- Ricerche sul pino domestico. In : DE PHILIPPIS A., MAGINI E., PIUSSI P. : Influenza biologica della resinazione : ricerche sui pini domestico, marittimo e silvestre. Ann. Acc. It. Sc. For. Vol.XV : 1-96.
- MORI L. (1983).- Piano di assestamento faunistico del popolamento di cinghiali del Parco Naturale della Maremma. Tesi, Università di Firenze.
- OWENS J.N. (1969).- The relative importance of initiation and early development on cone production in Douglas fir. Can. Jour. Bot. 47 : 1039-1049.
- PAVARIA. (1955).- Sul trattamento delle fustaie di pino domestico (*Pinus pinea* L.). Atti Congr. Naz. Selvicoltura. Acc. It. Sc. For., Firenze.

- PORCELLI V.A., TELESKA M.A. (1964).- Coltura in vitro di ovuli di *Pinus pinea* L., Giorn. Bot. It. 71 : 269-279.
- POWELL G.R. (1977).- Patterns of development in *Abies balsamea* crowns and effects of megastrobilus production on shoots and buds. Can. Jour. For. Res. 7 : 498-509.
- RAPP M. (1967).- Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux et d'azote dans un bois de pins d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). OEcol. Plant. 2 : 325-338.
- RAPP M. (1984).- Répartition et flux de matière organique dans un écosystème à *Pinus pinea* L. Ann. Sci. For. 41 (3) : 253-272.
- ROMBAI L. (1980).- Il paesaggio agrario nella pianura grossetana dalla Restaurazione Lorenese all'annessione al regno d'Italia. In : AA.VV. Agricoltura e società nella Maremma grossetana dell'800. Firenze. Ed. Olschki, 103-162.
- SANTINI L. (1977).- Primi rilievi sulla micromammalofauna terrestre (Insectivora, Rodentia) del Parco della Maremma. Inf. Bot. It. 9 : 164-173.
- SEIGUE A. (1985).- La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes. Ed. Maisonneuve, Larose et A.C.C.T., 1985 Paris.
- SINGH S.P., RAVAT Y.S., RANA B.S., NEGI G.C.S. (1990).- Effects of unusually large seed crop on litterfall and nitrogen retranslocation in Himalayan oaks. For. Ecol. Manag. 32 : 79-86.
- VERACINI A. (1986).- La rinnovazione naturale di pino domestico nella Pineta Granducale di Alberese. Tesi di laurea. Università Firenze.
-

Croissance radiale de *Quercus canariensis* Willd. et *Quercus afares* Pomel. en Kabylie (Algérie)

Radial growth of *Quercus canariensis* Willd. and *Quercus afares* Pomel. en Kabylie (Algérie)

Mahand MESSAOUDENE* et Lucien TESSIER**

RESUME

Vingt populations de chênes (*Quercus canariensis* Willd. et *Quercus afares* Pomel.) des forêts domaniales de l'Akfadou et de Béni-Ghobri (Algérie) sont étudiées.

L'analyse de la variabilité spatiale et temporelle des séquences de cernes permet d'apprécier la croissance radiale des deux espèces. Trois types de variations du rythme de la croissance radiale sont étudiés : les hautes fréquences liées au facteur climatique, les moyennes fréquences liées aux caractéristiques stationnelles et aux pratiques sylvicoles, et les basses fréquences plus caractéristiques de l'espèce.

Les deux espèces atteignent leur optimum de croissance dans les stations fraîches, humides, à sols relativement bien drainés. La croissance de *Q. afares* est dans tous les cas inférieure à celle de *Q. canariensis*. L'analyse comparée montre qu'une optimisation de la croissance radiale de l'une ou l'autre espèce peut être envisagée sur la base des pratiques sylvicoles.

MOTS-CLES : *Quercus*, Algérie, cerne, croissance, dendroécologie

ABSTRACT

Twenty oak populations (*Quercus canariensis* Willd. and *Quercus afares* Pomel.) from the forests of Akfadou and Béni-Ghobri (Algérie) are studied.

The spatio-temporal analysis of ring-width variability, enables one to assess the growth of the two species. Three types of radial tree growth variations are evidenced : high frequencies linked to the climate factor, middle frequencies linked to station characteristics and sylvicultural practices, and low ones mainly linked to species behaviour.

The two species achieve an optimum growth in the fresh and humid stations with well drained soil. In all the cases, the growth is higher for *Q. canariensis* than for *Q. afares*. Comparison shows that the optimisation of radial growth of either one or the other species can be controlled on the basis of sylvicultural practices.

KEY WORDS : *Quercus*, Algeria, ring-width, growth, dendroecology

INTRODUCTION

Le concept de productivité a été largement développé par VINEY (1955), DAGNELIE (1956), NAHAL (1962), RONDEUX (1977), M'HIRIT (1982), BELGHAZI (1983), ZIAT (1986) et EZ-ZAHIRI (1989). La productivité est en général estimée, soit par le volume total de bois produit à

un âge de référence, soit par l'accroissement annuel moyen exprimé en volume/an/ha (PARDE, 1961 ; NAHAL, 1962 ; DECOURT, 1965 et 1973 ; KADIK, 1983 ; ABBAS *et al.*, 1985 ; ACHHAL, 1986 ; MIGLIORETTI, 1983 et 1987). Sur la base de modèles préalablement établis, elle peut être alors estimée à partir des variables hauteur dominante ou moyenne, diamètre ou circonférence des arbres à 1,30 m du sol.

* Station I.N.R.F. de Tizi-Ouzou, BP 11 YAKOUREN Algérie
 ** URA CNRS D1152, Faculté des Sciences et Techniques, St Jérôme, 13397 MARSEILLE Cedex 13 France

Une autre approche de cette notion est envisa-

gée ici. L'analyse de l'épaisseur des cernes sur toute la longueur d'un rayon et sur un grand nombre de prélèvements, effectués sur des populations d'arbres représentatives des différents biotopes de la région considérée, permet une appréciation de l'accroissement courant annuel en bois dans le tronc (O'NEIL et DE ANGELIS *in* MC NALLY, 1985).

Corrélativement, mais avec quelques restrictions, le cerne peut être utilisé comme un indicateur de la fertilité ou capacité de production de la station (ACHHAL, 1986). Depuis PARDE (1956), seule la hauteur dominante à un âge donné, qui dépend peu des phénomènes de compétition, est considérée comme principal indicateur de la fertilité. L'épaisseur du cerne, variable dépendante des facteurs stationnels (FRITTS, 1976, GRAYBILL, 1982 ; TESSIER, 1984 ; BECKER et LEVY, 1986 ; MESSAOUDENE, 1989), est le résultat de l'influence sur la croissance des facteurs fluctuant au pas de temps annuel (essentiellement le climat) et de ceux intervenant dans la durée et liés, non seulement aux facteurs constants de l'environnement (sol, exposition), mais aussi à la compétition, elle-même modulée par la densité et la structure ancienne et actuelle du peuplement. L'analyse spatio-temporelle des épaisseurs des cernes de différentes populations des deux espèces *Quercus canariensis* et *Quercus afares* proposée ici, prend donc en compte l'ensemble des facteurs (y compris le facteur humain) qui conditionnent et ont conditionné l'évolution de la croissance radiale de chaque station-peuplement.

L'étude est menée sur la base des méthodes de la dendroécologie. Son intérêt, dans l'objectif fixé ici, réside dans la possibilité de travailler, non pas sur des niveaux instantanés de croissance des arbres, mais sur des variations du niveau de croissance d'une année à l'autre, et ce sur toute la durée de vie des arbres.

METHODES

1. Cadre biogéographique (figure 1)

Deux forêts domaniales, les forêts de l'Akfadou et de Béni-Ghobri font l'objet de cette étude. Elles sont situées sur les communes de Yakouren, Idjeur et Adekar et couvrent une superficie de 15000 ha. L'orographie de l'ensemble du massif est assez compliquée ; elle s'articule autour d'une succession de lignes de crêtes orientées en général ENE-WSW et NNE-SSW. L'altitude varie de 217 m (Tizi-Bouchen) à 1646 m (Djebel-Ez-Zéen). Les pentes sont de 15% à 45%.

Le climat est de type méditerranéen, caractérisé par des précipitations annuelles de 600 mm à 1200 mm, par un régime saisonnier de type H-A-P-E. (EMBERGER, 1971). Les températures moyennes saisonnières fluctuent de 3°C à 11°C en Hiver, de 8.3°C à 15°C en Automne, de 11°C à 14.7°C au Printemps et 20.8°C à 23°C en Été (Données mensuelles de 1917 à 1951, archives OMN d'Oran). Les indices de sécheresse (S) calculés par la méthode d'Emberger (1943) oscillent entre 0.84 et 1.11. Quant aux indices xérothermiques (X) (BAGNOULS et GAUSSEN, 1953), ils varient de 73 à 97. Quelle que soit la méthode prise en considération pour la classification des indices obtenus, la région présente une période de sécheresse peu marquée. Sur le climagramme d'EMBERGER (1943), les différents bioclimats méditerranéens subhumide, humide et perhumide à variantes fraîche et tempérée sont représentés dans l'ensemble du massif. Si l'on se réfère aux correspondances établies par QUEZEL (1979), ces bioclimats correspondent aux seuls étages de végétation Thermo-méditerranéen et Mésoméditerranéen.

Du point de vue géologique, trois substrats affleurent (GELARD, 1978) : les grès numidiens, les argiles sous-numidiennes et les flyschs à microbrèches.

Les sols sont évolués, de types ABC, acides, de profondeur supérieure, en général, à 50 cm. Les plus fréquents sont les sols bruns lessivés. Par endroits, on rencontre des sols à hydromorphie temporaire.

Les analyses quantitatives et qualitatives de la végétation (LAPIE, 1909 ; QUEZEL, 1956 ; AIME *et al.*, 1986 ; MESSAOUDENE, 1989) montrent que trois espèces *Q. canariensis*, *Q. afares* et *Q. suber* se partagent l'espace sur l'ensemble du massif. L'importance relative de chaque espèce dans les peuplements est variable mais *Q. canariensis* domine en superficie occupée. Le tableau 1 montre la distribution des différents stades de formations forestières en fonction de la topographie, de l'exposition et de l'altitude. Sur le terrain, la substitution d'une espèce à l'autre apparaît, à grande échelle, sans qu'il y ait de changement de milieu nettement apparent. En matière phytosociologique, les études menées par QUEZEL (1956) et AIME *et al.* (1986), définissent l'association du *Rubio-incanescens-Quercetum faginae* (avec deux sous associations : l'*Ilicetosum aquifolii* et le *Cytisetum triflori*), appartenant à l'alliance du *Paeonio-atlanticae-Cedron-atlanticae* (BARBERO *et al.*, 1981), elle-même rattachée à l'ordre des *Quercu-Cedretalia-atlanticae*.

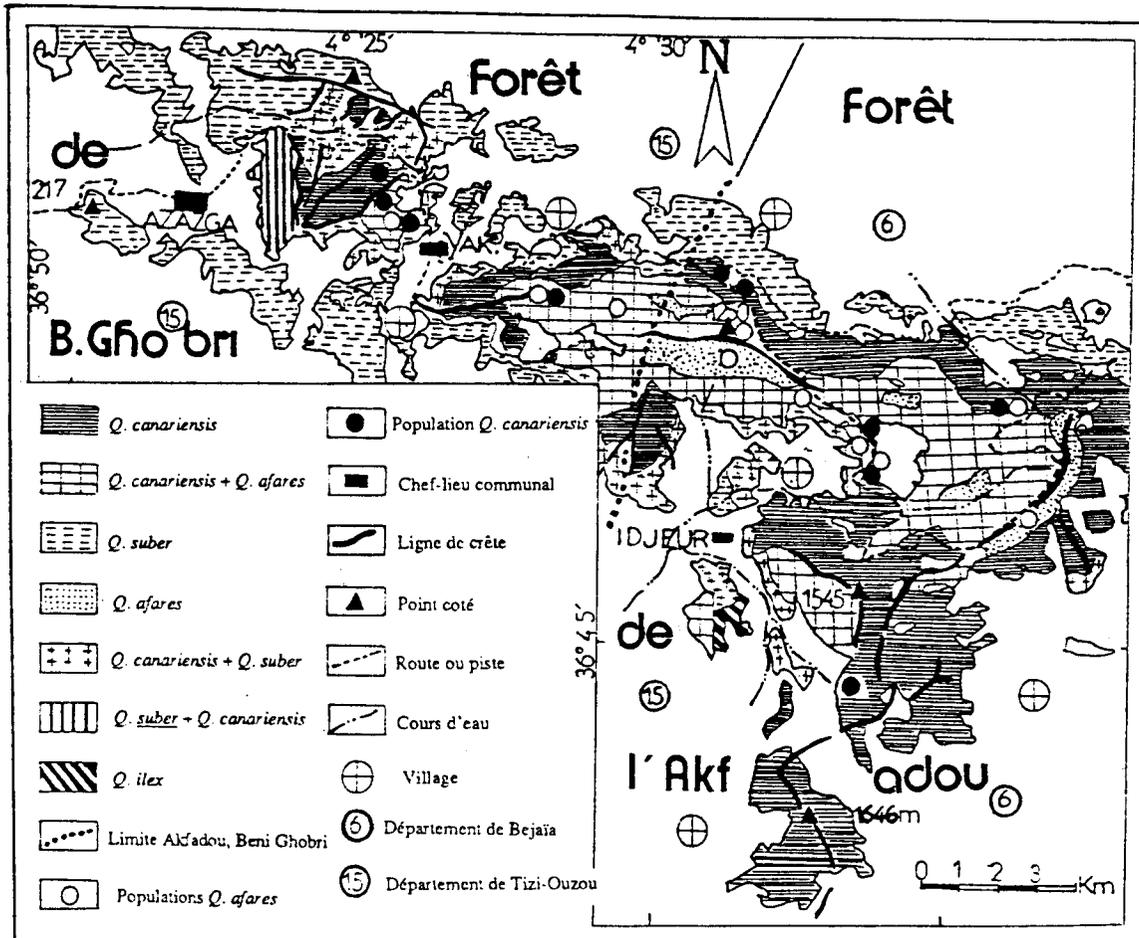


Figure 1.- Carte de la répartition des formations à *Quercus* dans les massifs de l'Akfadou et de Béni-Ghobri. Localisation des populations de *Q. afares* et *Q. canariensis* analysées.

2. Stratégie d'échantillonnage, Interdatation et Mesures

2.1. Stratégie d'échantillonnage (stations, arbres, sondages)

Selon la stratégie d'échantillonnage stratifiée progressive (GOUNOT, 1969), 20 populations, dont 10 de *Q. canariensis* et 10 de *Q. afares* ont été sélectionnées.

Les critères pris en considération pour obtenir une représentation aussi exhaustive que possible des différents biotopes sont l'altitude, le sol, l'exposition et la structure des peuplements. L'échelle d'observation retenue est d'un hectare par station. Les tableaux 2A et 2B récapitulent les caractéristiques écologiques des différentes populations étudiées.

Les arbres échantillonnés ont été sélectionnés conformément aux critères généraux établis par STOKES et SMILEY (1968) et, dans le cadre

d'une étude plus spécialement dendroécologique, par SERRE (1976), TESSIER (1984), GUIBAL (1984), RAOUANE (1985), SCHWEINGRUBER (1988). Le nombre d'arbres par population est toujours supérieur à 13 individus.

Trois carottes par arbre ont été extraites à l'aide de la tarière de Pressler, soit une quarantaine de carottes par population. Les sondages ont été effectués selon les normes et les techniques proposées par FRITTS (1976), SERRE (1976) et SCHWEINGRUBER (1988).

2.2. Préparation des carottes, interdatation et mesures

Après ponçage des carottes collées sur réglettes, celles-ci sont interdatées. L'interdatation constitue une opération indispensable (SERRE, 1964 ; TESSIER, 1978 et 1984). Elle a pour objectif ultime, l'attribution à chaque cerne de l'année exacte de sa formation. En outre, elle permet de déceler certaines anomalies pouvant

Tableau 1

Distribution des différents types de formations forestières en fonction des variables altitude et exposition. (Qs = *Quercus suber*, Qa = *Quercus afares*, Qc = *Quercus canariensis*)

TYPES DE FORMATION	EXPOSITION	ALTITUDE	OBSERVATIONS
Futaie de <i>Q. suber</i>	W et SW	200 à 650 m	Bassin versant d'Azazga
	S et SW	< 900 m	Idjeur (Bassin versant Ouest d'Akfadou)
Futaie mixte de <i>Q. canariensis</i> et <i>Q. suber</i>	S et SW	650 à 1000 m	Bassin versant de l'oued Diss délimité par la ligne de crête Sidi el Abed et le bassin versant de Yakouren.
	N et NE.	600 à 950 m	Proportions de Qc et Qs très variables
Futaie mixte de <i>Q. suber</i> , <i>Q. canariensis</i> et <i>Q. afares</i>	N, NE et S	<950 m	Yakouren (Tizi ou Fellah) Dominance de Qc au N à partir de 820 m et Qs au sud
	W et SW	<1050 m.	Dominance de Qs au SW, (Mehaga) et proportion équilibrée à Kiadhi.
Futaie de <i>Q. afares</i>	S et SW	1100 à 1500 m.	Sommet des lignes de crête Zones ensoleillées, sols argileux (Lazella, Tamadjarth et Talakitane)
Futaie mixte de <i>Q. afares</i> et <i>Q. canariensis</i>	Toutes	950 à 1500 m.	Formation dominante dans tout le massif Proportions Qa et Qc très variables.
Futaie de <i>Q. canariensis</i>	N,NE,E et NW	850 à 1650 m.	Fonds de vallées, zones ombrageuses et haute altitude (>1500 m)
Gaulis et hauts perchis sous futaies de <i>Q. canariensis</i> et <i>Q. afares</i>	N et NW		zones de forte régénération Qc dominant
Taillis sous futaie de <i>Q. canariensis</i> ou de <i>Q. afares</i>			Zones exploitées très peu accidentées (Lazzella, Tala-Kitane, Borne 11 Tizi-Oufellah et Agoulmime Aberkane..)

Tableau 2A

Description des populations étudiées du massif de l'Akfadou (Qa = *Quercus afares* et Qc = *Quercus canariensis*).
Abréviations : Ac = acide - Pfd = profondeur - Hor = horizon - Text = texture - Sabl = sableux - Lim = limoneux
Arg = argileux - Por = porosité - Cons = consistance - Comp = compact - Pplt = Peuplement - Gr = Graminées.

Nom Local	Tizi-Bouzgou Versant sud	Tizi-Bouzgou Nord	Tiari-El-Vaz	Tala-Kitane3	Tala-Kitane2	Tala-Kitane1	Borne 11	Agoulmine Aberkane	Alneur n'zéen
Population	Qa02	Qa07	Qa10	Qc06	Qa05	Qa04-Qc08	Qa08	Qa09-Qc09	Qc10
Altitude	1150 m	1020 m	1060 m	1100 m	1160 m	1150 m	1350 m	1280 m	1400 m
Exposition	Sud-Ouest	Nord-Est	Ouest	Ouest	Sud-Ouest	Nord	Ouest	Nord	Ouest
Topographie	Versant	Versant	Plateau	Versant	Versant	Versant	Ligne de crête	Fond de vallon	Versant
Pente	20 %	15 %	1 à 3 %	5 à 18 %	15 %	12 à 25 %	2 %	20 %	15 à 25 %
Substrat	Argile sous numidienne	Grès numidien	Grès numidien	Grès numidien	Argile sous numidienne	Grès numidien	Grès numidien	Grès numidien	Grès numidien
Sol : Type Ac	pfd. 95 cm	pfd. 140 cm	pfd. 140 cm	pfd. > 150 cm	pfd. 120 cm	pfd. > 150 cm	pfd. 72 cm	pfd. 80 cm	pfd. 100 cm
Horizon A	20-25 cm	50 cm	60 cm	50 cm	30 cm	50 cm	17 cm	20 cm	30 cm
Texture	Arg. lim.	Sabl. lim.	Arg. lim.	Arg. lim.	Arg.	Lim. sabl.	Arg.	Sabl. lim.	Arg.
Horizon B	70 cm	90 cm	80 cm	100 cm	90 cm	100 cm	55 cm	60 cm	70 cm
Porosité	faible	faible	faible	faible	faible	faible	faible	moy.	très faible
Consistance	forte	faible	faible	faible	forte	moy.	forte	moy.	forte
	comp. en surf.			très comp. superf.					
Végétation (présence)	<i>Q. afares</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spin.</i> <i>Cistus salviaef.</i> <i>Genista tricuspid.</i> Gr. abondantes	<i>Q. afares</i> <i>Q. canariensis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Rubus incanescens</i> <i>Erica arborea</i> <i>Phlomis bovei</i> <i>Pteridium aquil.</i>	<i>Q. afares</i> <i>Q. canariensis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Erica arborea</i> <i>Rubus incanescens</i> <i>Phlomis bovei</i> <i>Acer obtusatum</i>	<i>Q. afares</i> <i>Q. canariensis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spin.</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cerastium avium</i> <i>Acer obtusatum</i>	<i>Q. afares</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spin.</i> <i>Cistus salviaefol.</i> <i>Genista tricuspid.</i> <i>Daphne gnidium</i>	<i>Q. afares</i> <i>Q. canariensis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spin.</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cerastium avium</i> <i>Acer obtusatum</i>	<i>Q. afares</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spin.</i> <i>Erica arborea</i> <i>Thymus numid.</i> <i>Illex aquifolium</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Q. afares</i> <i>Acer obtusatum</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Rubus incanescens</i> <i>Pteridium aquil.</i> <i>Thymus numid.</i> <i>Illex aquifolium</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Pteridium aquilinum</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Rubus incanescens</i> <i>Erica arborea</i> Gr. abondantes
Recouvrement	90 %	100 %	100 %	70 %	80 %	100 %	90 %	70 %	60 %
Densité/HA	1600	1735	1110	950	1150	1300	960	680	400
Hauteur (moy)	14 m	21 m	18 m	21 m	17 m	23 m	15 m	19 m	19 m
Circonf.	0.91 m	1.40 m	1.41 m	1.35 m	1.05 m	1.19 m	1.54 m	2.27 m	2.13 m
Type de peuplement	Pplt pur	Pplt mixte	Pplt mixte	Pplt mixte	Pplt pur	Pplt mixte	Pplt pur	Pplt mixte	Pplt pur
et autres observations	Qs	Qs et Qa Qs = 85 %	Qs et Qa Qs = 80 %	Qs et Qa	Qs	Qs et Qa Qs = 60 %	Qs	Qs et Qc Qs = 90 %	Qs
	exploité			exploité	exploité		exploité	Pâturage	

Tableau 2B

Description des populations étudiées du massif de Béni-Ghobri (Qc = *Quercus canariensis* et Qa = *Q. afares*).
 Abréviations : Ac = acide - Pfd = profondeur - Hor = horizon - Text = texture - Sabl = sableux - Lim = limoneux
 - Arg = argileux - Por = porosité - Cons = consistance - Pplt = Peuplement - Gr = graminées.

Nom Local	Fontaine fraîche	Hotel Tamgout 1	Hotel Tamgout 2	Tala-Taxirine	Tamadjarth	Font. corréenne	Limite
Population	Qc02	Qc07	Qa06-Qc01	Qa03-Qc04	Qa01	Qc05	Qc03
Altitude	740 m	740 m.	780 m.	950 m.	1110 m.	1000 m.	920 m.
Exposition	Nord	Nord	Nord	Nord	Sud-Ouest	Nord	Nord
Topographie	Versant	Versant	Versant	Versant	Versant	Versant	Versant
Pente	25 % à 50 %	12 %	20 à 30%	30 %	15 %	25 à 35 %	20 %
Substrat	Grès numidien et Bancs arg.	Grès numidien	Grès numidien	Grès numidien	Grès numidien et Argile s/num	Grès numidien	Grès numidien et Bancs arg.
Sol	Ac., pfd.: 170 cm Hor. A : 117cm Text. : Sabl. Hor. B : 54cm Text. : Sabl. lim. Por. : forte Cons. : faible	Ac., pfd: 200cm Hor. A : 80cm Text. : Arg. lim. Hor. B : 120cm Text. : Arg. Por. : moy. Cons. : moy.	Ac., pfd: 200cm Hor. A : 80cm Text. : Arg. lim. Hor. B : 120cm Text. : Arg. Por. : moy. Cons. : moy.	Ac., pfd: >150cm Hor. A : 40cm Text. : Lim. sabl. Hor. B : 110cm Text. : Sabl. lim. Por. : forte Cons. : faible	Ac., pfd >100cm Hor. A : 30cm Text. : Arg. lim. Hor. B : 80cm Text. : Arg. Por. : Faible Cons : moy.	Ac., pfd : 120cm Hor. A : 57cm Text. : Lim. sabl. Hor. B : 63cm Text. : Sabl. Por. : forte Cons. : faible	Ac., pfd: 150 cm Hor. A : 70cm Text. Arg. lim. Hor. B : 80cm Text. : Arg. lim. Por. : moy. Cons. : moy.
Végétation (présence)	<i>Q. canariensis</i> <i>Acer obtusatum</i> <i>Alnus glutinosa</i> <i>Laurus nobilis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Ilex aquifolium</i> <i>Pteridium aquilín.</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Q. afares</i> <i>Cerasus avium</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Erica arborea</i> <i>Galium ellipticum</i> <i>Ruscus aculeatus</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Q. afares</i> <i>Cerasus avium</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Erica arborea</i> <i>Galium ellipticum</i> <i>Ruscus aculeatus</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Q. afares</i> <i>Cerasus avium</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Erica arborea</i> <i>Galium ellipticum</i> <i>Rubus incanescens</i>	<i>Q. afares</i> <i>Q. canariensis</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Calicotome spinosa</i> <i>Erica arborea</i> <i>Vicia sp.</i> Gr. abondantes	<i>Q. canariensis</i> <i>Q. afares</i> <i>Hedera helix</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Pteridium aquilín.</i> <i>Cerasus avium</i> <i>Ilex aquifolium</i>	<i>Q. canariensis</i> <i>Erica arborea</i> <i>Cytisus triflorus</i> <i>Arbutus unedo</i> <i>Hedera helix</i> <i>Cerasus avium</i>
Recouvrement	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
Densité / Ha	1037	1825	1500	1100	1089	1320	1110
Hauteur(moy)	24 m	17 m.	25 m.	22 m.	18 m.	25 m	20 m
Circonférence	1.67 m	0.78 m	1.32 m.	0.87 m.	1.03 m.	1.70 m.	1.48 m.
Type de peuplement et autres observations	Pplt. pur Qc	Perchis Qa et Qc, très dense	Pplt mixte Qc et Qa Qc = 55 %	Pplt mixte Qc et Qa Qc = 80 %	Pplt mixte Qc et Qa Qa = 90 % exploité	Pplt pur Qc exploité	Pplt pur Qc

se produire au cours de la formation du cerne. Les mesures d'épaisseur des cernes, au 1/100 de mm, sont ensuite effectuées à l'aide de la machine dite d'«Eklund» et directement enregistrées. A chaque carotte correspond donc une série d'épaisseurs de cernes. Un fichier regroupe les séries correspondant à une même population.

une carotte), individuelles (moyenne des chronologies élémentaires relatives à un même arbre) et maîtresses (moyenne de toutes les chronologies élémentaires relatives à une même population) (TESSIER, 1984 ; MESSAOUDENE, 1989). Leur nombre est respectivement de 780, 260 et 20.

TRAITEMENT ET ANALYSE DES DONNEES NUMERIQUES

1. Analyse de la variation de l'épaisseur des cernes

Trois types de chronologies d'épaisseurs de cernes ont été construites et analysées ; il s'agit des chronologies élémentaires (correspondant à

1.1. Chronologies élémentaire et individuelles

Le synchronisme entre les 3 chronologies élémentaires d'un même arbre est en général parfait. Cependant, il apparaît, chez les arbres isolés en peuplements clairs et sur terrains à fortes pentes, des variations du rythme de croissance. Dans le cas des fortes pentes il s'agit du phénomène relatif au bois de tension (FRITTS, 1987 ;

SCHWEINGRUBER, 1988). Dans les autres cas, l'origine de cette variation directionnelle doit être recherchée dans l'intervention des facteurs microstationnels (humidité, vent ?) qui induisent ici une croissance relativement plus élevée sur la face orientée au nord. En peuplements denses, en revanche, les rythmes de croissance sur les trois rayons sont presque identiques. Cette dissemblance inter-rayons, lorsqu'elle intervient, n'affecte en rien les fluctuations interannuelles. Les courbes mettent en évidence aussi l'effet de l'âge : les phases juvéniles de croissance (BRÄKER, 1981 ; LANIER, 1986 ; FRITTS, 1987) sont caractérisées par des valeurs de l'épaisseur moyenne des cernes supérieures à la moyenne et une plus forte variabilité interannuelle de la croissance.

Sur l'ensemble des chronologies individuelles, l'âge des arbres au niveau du sondage varie de 44 à 242 années. Les chronologies des deux espèces se synchronisent parfaitement. Les mêmes séquences caractéristiques de cernes se rencontrent sur les arbres des populations de basses et de hautes altitudes ; mais la différence majeure réside dans la plus ou moins grande épaisseur des cernes caractéristiques. L'allure des courbes est globalement très semblable.

1.2. Chronologies maîtresses ou de synthèse (figure 2A et 2B)

Elles schématisent l'allure de la croissance radiale annuelle moyenne pour chaque population, sur toute la durée de la chronologie. Ainsi, les variations propres à chaque arbre, dues à des phénomènes particuliers, le plus souvent microstationnels, sont minimisées.

Les deux espèces présentent toujours les mêmes années caractéristiques (SCHWEINGRUBER *et al.*, 1990). Les années à cernes exceptionnellement minces sont : 1861 - 1874 - 1880 - 1882 - 1892 - 1915 - 1928 - 1945 - 1953 - 1958 - 1962 - 1965 - 1975 et 1984. Les années à cernes épais sont : 1871 - 1875 - 1905 - 1918 - 1923 - 1949 - 1978 et 1985.

Pour *Q. afares* (figure 2A), les courbes mettent en évidence des phases de croissance plus ou moins synchrones d'une population à l'autre. Une analogie ressort entre les populations Qa 1,2,3,6,7,8 et 10 pour lesquelles, sur la période commune (1870-1985), les variations à long terme se manifestent, par des valeurs décroissantes de l'épaisseur des cernes jusqu'en 1945. Après cette date, marquée par une croissance minimale, on assiste, pour certaines populations (Qa 1,2,7,10), à une reprise de la croissance sur une période d'une douzaine d'années. Cette reprise

intervient après la phase d'intense exploitation forestière des années 1930-1945 (ARCHIVES, 1951).

Le profil général des courbes des populations Qa 4,5,7,8 et 10 suit assez mal l'allure des courbes théoriques (FRITTS, 1976 ; BRÄKER, 1981) ; la tendance d'âge y est peu marquée (4,7,10) ou absente (5,8). Les populations 5 et 8, qui fournissent les deux chronologies les plus longues, présentent toutes deux des profils atypiques en deux séquences. Pour la population 5, sur la période antérieure à 1865, la croissance annuelle est inférieure à la moyenne globale, les années 1850-1860 correspondant à la phase de croissance minimale. La période 1865-1900 correspond ensuite à un optimum suivi d'une stabilisation à un niveau proche de la moyenne jusqu'à l'actuel. Pour la population 8 au contraire, sur toute la période antérieure à 1900 le rythme annuel de croissance est supérieur à la moyenne, seules les années 1850-1860 sont caractérisées par une croissance inférieure à la moyenne. La période 1865-1900 correspond à un optimum, suivi d'un déclin marqué jusqu'à la période actuelle. Cette période optimale (1865-1900) pourrait faire suite à des coupes ; mais aucun document d'archive ne corrobore cette hypothèse. Notons cependant que la plupart des chronologies correspondant aux autres populations démarrent justement entre 1860 et 1870.

Contrairement aux chronologies de *Q. afares*, celles de *Q. canariensis* (figure 2B) sont caractérisées, d'une manière générale, par des variations de hautes fréquences de plus grande amplitude. La phase juvénile de forte décroissance, lorsqu'elle apparaît (Qc 2,3,4,8), ne se manifeste que sur une vingtaine d'années alors que chez *Q. afares* elle persiste 40 à 50 ans. Comme pour *Q. afares* la plupart des chronologies (Qc 1,2,3,4,8) commencent entre 1860 et 1870. La séquence 1945-1960 correspond également, pour certaines populations (Qc 3,5,6,7,8,10) à une phase d'optimum. Elle est suivie d'une décroissance marquée qui affecte toutes les populations à l'exception de la plus jeune (Qc 7). Les chronologies les plus longues (Qc 6,9,10) sont, comme celles de *Q. afares*, caractérisées par des profils atypiques. Le rythme annuel de croissance de la population 9 est presque constant. Pour les deux autres populations (6 et 10) il est plutôt inférieur à la moyenne dans la séquence antérieure à 1860, la séquence 1860-1900 correspond à un optimum suivi, dans les deux cas, d'un déclin jusqu'à l'actuel.

Le caractère partiel du synchronisme des phases d'optimum de croissance (1865-1900 et 1945-1960) ne permet pas d'attribuer ce changement

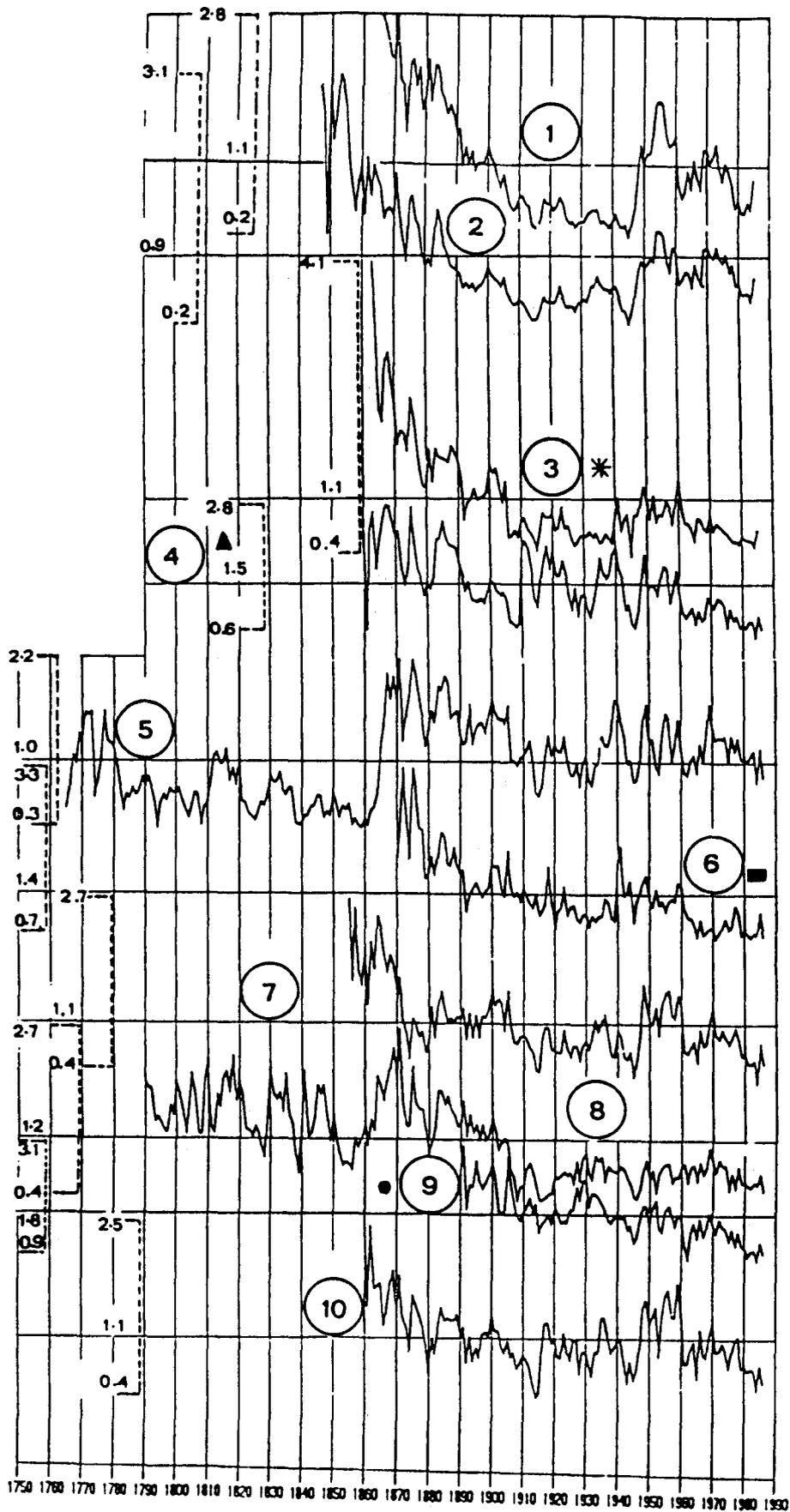


Figure 2A.- Chronologies maîtresses relatives aux populations de *Q. afares*. L'épaisseur des cernes est mesurée en mm. Les populations mixtes sont repérées par le même symbole sur la figure 2B.

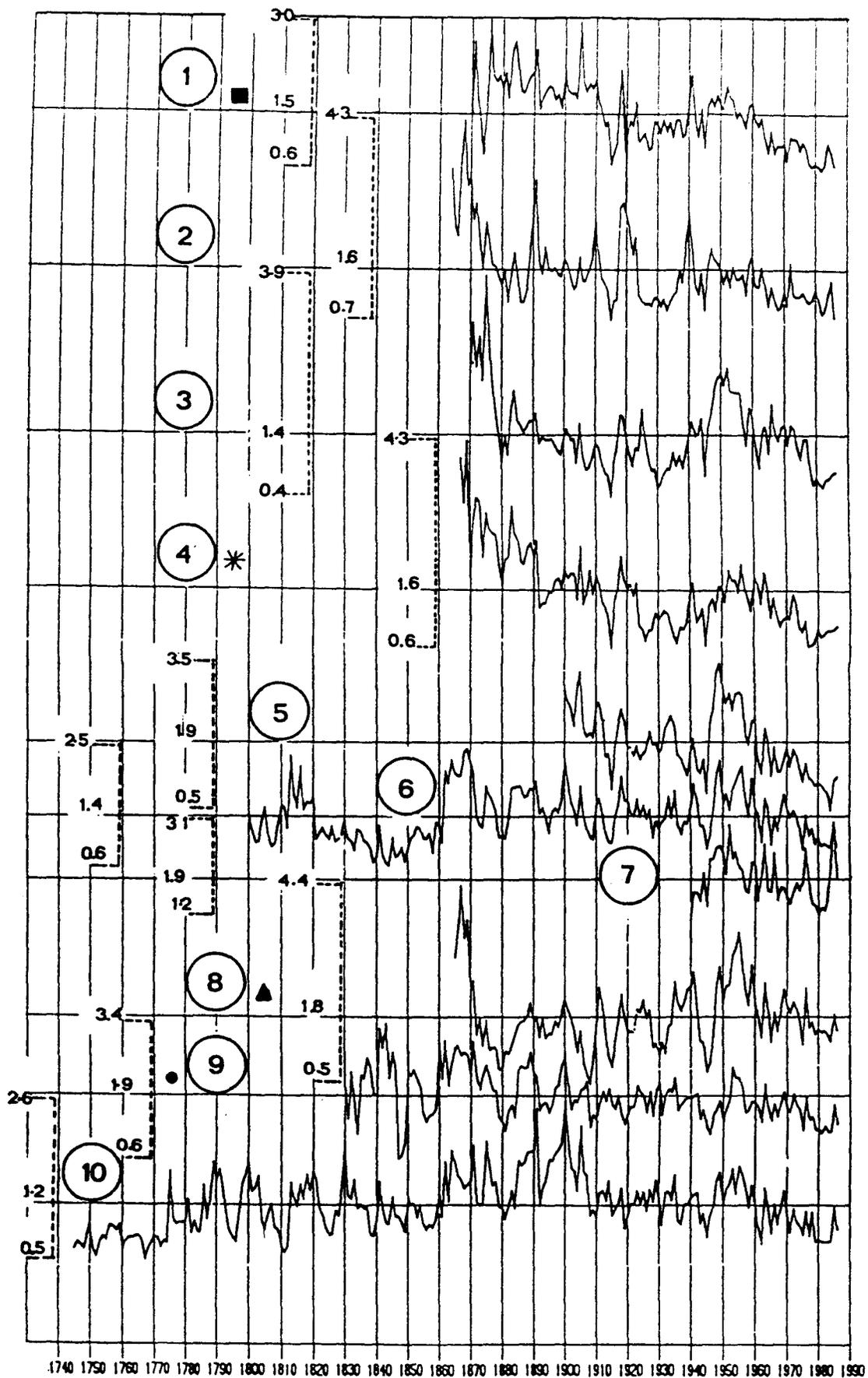


Figure 2B.- Chronologies maîtresses relatives aux populations de *Q. canariensis*. L'épaisseur des cernes est mesurée en mm. Les populations mixtes sont repérées par le même symbole sur la figure 2A.

de rythme de croissance au facteur climatique. Par ailleurs, ces phases d'accélération de la croissance font suite à des périodes à cernes très minces, bien visibles sur les chronologies élémentaires. RAOUANE (1985) observe au Maroc le même phénomène sur *Q. canariensis*. La même explication peut être avancée ici : une reprise de la croissance liée à des coupes d'éclaircie. Pour la séquence 1945-1960, les archives d'exploitation de la circonscription des forêts d'Azazga appuient cette hypothèse.

En effet, des coupes d'éclaircies ont été effectuées durant les années 1920 et de 1930 à 1945. Selon ces mêmes archives, le nombre de tiges exploitées à l'hectare varie de 130 à 800 tiges à l'hectare et concerne des tiges de 0.40 m de circonférence à 3 m. Si on cumule la densité moyenne actuelle de toutes les populations (1000 tiges/ha, pour les arbres de plus de 60 ans) aux données précédentes, on obtient des densités supérieures à 1200 tiges/ha, ce qui dépasse largement les données fournies, pour des forêts européennes, par LANIER (1986) à un même âge de référence. Compte tenu de cette densité, seules les coupes ont pu stimuler la croissance des tiges épargnées ; d'où les phases de brusque accélération de la croissance faisant suite à la phase de cernes très réduits.

La différence entre les deux chênes réside surtout au niveau de la durée de ces phases de reprise : une dizaine d'années dans le cas de *Q. canariensis*, 10 à 20 ans dans le cas de *Q. afares*. Ces données sont à rapprocher de celles proposées en sylviculture intensive de *Q. robur* par PARDE (1978). Dans la même optique de sylviculture intensive, la période séparant deux éclaircies pourrait être fixée à 15 ans pour *Q. canariensis* et à 20 ans pour *Q. afares*. Le bénéfice des coupes semble se répercuter sur une plus longue période dans le cas de *Q. afares* dans la mesure où, à la phase optimale, fait suite un déclin beaucoup moins accentué qu'il ne l'est pour *Q. canariensis*.

1.3. Données numériques et Paramètres statistiques

Le tableau 3 récapitule les valeurs obtenues pour quelques données et quelques paramètres statistiques permettant de caractériser les différentes populations à travers les séries de cernes correspondantes.

Parmi ces valeurs, l'épaisseur moyenne (ECM) met en évidence les variations de la croissance pouvant exister d'une population à l'autre. La

Tableau 3

Récapitulatif de quelques données numériques et des paramètres statistiques calculés sur les différentes populations de *Quercus afares* et *Quercus canariensis*. Abréviations: N.A = Nombre d'arbres, A.Mx = Age maximum, A.My = Age Moyen, ECM = Epaisseur du Cerne Moyen, S = écart type, S.M = Sensibilité Moyenne, C.I. = Coefficient d'interdatation.

Populations	code	N.A	Période	A.Mx	A.My	ECM	S.	S.M.	C.I.
Quercus afares									
Tamadjarth	(QA01)	08	1866-1985	120	116	111	4.7	0.17	0.82
Tizi-Bousgou1	(QA02)	10	1847-1985	139	125	97	9.2	0.16	0.73
Tala-Taxirine	(QA03)	10	1863-1985	123	114	117	2.8	0.16	0.75
Tala-Kitane1	(QA04)	16	1860-1986	127	97	154	8.8	0.18	0.83
Tala-Kitane2	(QA05)	11	1765-1986	222	124	103	7.3	0.19	0.90
Hotel-Tamgout2	(QA06)	14	1871-1986	116	110	143	5.4	0.16	0.83
Tizi-Bousgou2	(QA07)	13	1855-1986	132	124	118	2.5	0.20	0.87
Borne11	(QA08)	12	1790-1986	197	150	124	0.6	0.18	0.87
Agoulmine	(QA09)	06	1890-1986	96	90	182	17.7	0.14	0.75
Tiari-El-Vaz	(QA10)	07	1860-1986	127	122	111	4.7	0.21	0.86
Quercus canariensis									
Hotel-Tamgout2	(QC01)	13	1870-1986	117	105	149	4.7	0.20	0.86
Font. fraîche	(QC02)	12	1863-1986	124	104	165	0.0	0.20	0.79
Limite	(QC03)	15	1870-1986	117	100	137	8.8	0.20	0.75
Tala-Taxirine	(QC04)	11	1867-1986	120	105	166	0.6	0.20	0.80
Font. Corrèenne.	(QC05)	15	1900-1986	87	72	188	7.5	0.19	0.73
Tala-Kitane3	(QC06)	13	1800-1986	187	139	142	7.2	0.17	0.79
Hotel-Tamgout1	(QC07)	16	1940-1986	47	44	198	10.7	0.20	0.76
Tala-Kitane1	(QC08)	13	1865-1986	122	92	183	6.0	0.21	0.80
Agoulmine	(QC09)	14	1830-1986	157	115	189	7.9	0.18	0.88
Ainseur n'zéen	(QC10)	13	1745-1986	242	176	123	13.3	0.18	0.76

croissance est optimum, pour *Q. afares*, dans les populations Qa 9,4 et 6, pour *Q. canariensis*, dans les populations Qc 7,9,5,8,4 et 2. Pour les deux espèces, la croissance est plus importante en exposition nord. Par ailleurs, le caractère hétérogène des valeurs relatives aux chronologies élémentaires confirme les observations faites sur les courbes et relatives aux différences de croissance directionnelle attribuées à des facteurs stationnels. Il en est de même des valeurs moyennes obtenues pour les différents individus d'une même population. L'ensemble des résultats montre que les variations de la croissance annuelle moyenne entre individus sont plus marquées dans les populations de *Q. canariensis*.

La sensibilité moyenne (FRITTS, 1976) et le coefficient d'interdatation (MUNAUT, 1966) sont deux paramètres liés à la seule variation interannuelle de l'épaisseur du cerne. Ils expriment les variations de la croissance radiale essentiellement associées aux fluctuations interannuelles du climat. La sensibilité moyenne met bien en évidence le comportement différent des deux espèces. Dans tous les cas, la croissance radiale de *Q. afares* est caractérisée par une variabilité interannuelle plus faible (0.14 à 0.21 avec une valeur moyenne de 0.17) par rapport à *Q. canariensis* (0.17 à 0.21 et 0.19).

Les différences entre populations sont liées à la fois aux différences de biotopes, et au facteur génétique. Dans toutes les populations mixtes on constate des valeurs de la SM plus élevées pour *Q. canariensis*. Cette plus grande sensibilité peut être rapportée au caractère semi-caducifolié de l'espèce. L'essentiel de l'activité physiologique de l'arbre passe par le feuillage et celui de *Q. canariensis* est plus longuement exposé aux influences positives ou négatives des facteurs de l'environnement.

Les différences observées entre biotopes ne peuvent être liées à aucune caractéristique précise. L'altitude en particulier ne semble jouer aucun rôle. On constate cependant que la valeur de sensibilité moyenne la plus basse pour chaque espèce correspond à la population mixte d'Agouline (Qa 9 et Qc 9), située dans un fond de vallon, donc dans des conditions d'alimentation en eau plus favorables.

Les coefficients d'interdatation mettent en évidence un excellent synchronisme entre les différentes chronologies élémentaires et individuelles. La confrontation de la sensibilité et du coefficient d'interdatation entre arbres (TESSIER, 1984) montre que *Q. afares* a une réponse au climat modérée (SM faible) mais homogène (CI élevé). *Q. canariensis*, avec des valeurs de la

SM élevées et du CI plus faibles, montre une réponse climatique plus modulée par le biotope. Pour ce dernier taxon, soit la croissance est plus tributaire des facteurs stationnels et microstationnels, soit cette modulation de la réponse au climat traduit la plus grande variété des biotopes occupés.

2. Les accroissements cumulés en fonction de l'âge (figure 3)

Le rythme de croissance de chaque population peut être également analysé, sur la base des accroissements courants annuels cumulés en fonction de l'âge. A défaut de fournir directement une estimation en volume du bois, ces données fournissent une estimation de la quantité de bois disponible à un moment donné.

Elle permettent également de déterminer les temps de passage utilisés en sylviculture, le temps de passage (PARDE, 1961) étant défini comme le temps mis par un arbre pour passer d'une catégorie de diamètre à l'autre. Ces catégories sont ordinairement les différentes classes de répartition des diamètres d'un ensemble d'arbres, elles vont de 5 cm en 5 cm et sont estimées sur le diamètre mesuré des troncs à 1 m 30 du sol. Ici, ces différentes classes sont établies sur la chronologie de synthèse des épaisseurs cumulées.

Quelle que soit l'espèce, la plupart des courbes suivent un profil très proche du linéaire. Cependant, sur quelques populations de l'une ou l'autre espèce on observe des ruptures de pentes dues probablement aux coupes déjà évoquées dans l'analyse des courbes des seuls accroissements annuels.

Ces ruptures de pentes sont nettement plus importantes pour *Q. afares* (Qa 2,5,8,10). A une exception près (Qa8), ces changements dans le rythme de croissance correspondent à des reprises de la croissance faisant suite aux coupes d'éclaircie déjà évoquées (cf. § 1.3). *Q. afares* apparaît donc plus sensible aux phénomènes de compétition. Seule une intervention sylvicole, en éclaircissant le peuplement, permet une reprise forte de la croissance. Le caractère caducifolié de *Q. afares* pourrait expliquer cette moindre compétitivité par rapport à *Q. canariensis*.

On constate également que, sur l'ensemble des populations, ce sont les peuplements de *Q. canariensis* qui présentent la plus forte dynamique de croissance. Les temps de passage pour *Q. canariensis* sont en moyenne plus courts et surtout moins variables au cours du temps que pour *Q. afares*. Ainsi, pour les 2 populations extrêmes

(Qa 9,5 et Qc 9,10) on a les valeurs moyennes respectives 13 ans et 24 ans contre 13 ans et 19 ans. Si on compare ces mêmes populations sur les seules 100 premières années (avant les interventions sylvicoles) les valeurs respectives sont 12.5 et 34 ans, 13,5 et 23 ans. En revanche, l'impact des interventions sylvicoles sur les peuplements de *Q. afares* apparaît fortement. Le cas de la population Qa 5 est à ce titre exemplaire puisque le temps de passage passe de 41 ans avant intervention, à 15 ans après, pour se maintenir ensuite à 21 ans.

Dans tous les cas, les populations de *Q. canariensis* ont un rythme de croissance nettement supérieur. Les accroissements moyens (AM) annuels rapportés à des périodes de 50 ans

(Tableau 4) mettent bien en évidence la supériorité de *Q. canariensis* qui apparaît surtout après 50 ans.

Si on compare les seules populations mixtes (Qa4 et Qc8, Qa6 et Qc1, Qa9 et Qc9) on constate que, dans tous les cas, le rythme de croissance de *Q. canariensis* est supérieur à celui de *Q. afares*. Mais on peut constater également que le biotope joue un rôle majeur et que, lorsqu'il joue un rôle favorable sur la croissance, c'est au bénéfice de l'une et l'autre essence : les deux sites de Tala-Kitane I (Qa4, Qc8) et Agoumine-Aberkane (Qa9, Qc9) hébergent les populations les plus productives de l'une et l'autre espèce.

Tableau 4

Accroissement annuel moyen minimal et maximal (en mm) en fonction de l'âge des arbres pour chacune des deux espèces

Age	<i>Q. afares</i>		<i>Q. canariensis</i>	
	AM min/an	AM max/an	AM min/an	AM max/an
50	1.0	6.8	1.4	7.6
100	1.5	9.1	3.8	12.9
150	4.5	9.2	6.4	17.6

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'analyse des séquences de cernes permet donc d'appréhender les problèmes de croissance à la fois dans leurs dimensions temporelles, spatiales et génétiques. L'accroissement en diamètre du tronc apparaît comme la résultante de différents facteurs intervenant à ces trois niveaux.

Au niveau temporel, trois fréquences peuvent être distinguées.

Les hautes fréquences font ressortir l'influence du facteur climatique. Ce dernier intervient de façon assez homogène sur l'ensemble des populations pour induire une variation synchrone de l'épaisseur des cernes. A ce niveau, le comportement des deux essences est tout à fait semblable.

Les moyennes fréquences font ressortir des variations entre stations et entre espèces importantes. Si *Q. canariensis* apparaît peu affecté par des changements du rythme de croissance, quelques populations de *Q. afares* sont au contraire très marquées par des accélérations brutales de ce rythme de croissance. Ces fluctuations ont été attribuées aux interventions de l'homme sur les

peuplements : à la baisse progressive de la croissance liée aux phénomènes de concurrence fait suite une forte reprise de croissance après la coupe. La reprise est d'autant plus forte pour *Q. afares* que cette essence semble plus sensible aux phénomènes de concurrence. Cette sensibilité se manifeste par un rythme de croissance toujours inférieur à celui de *Q. canariensis* dans tous les cas où les deux essences sont en peuplement mixte. Le statut semi-caducifolié de *Q. canariensis* peut expliquer la dominance de ce dernier sur *Q. afares*, caducifolié. Le maintien à un bon niveau de production de *Q. afares* suppose donc une intervention sylvicole, par coupes d'éclaircie sur les peuplements mixtes. L'analyse des temps de passage fait également ressortir que de telles interventions au bénéfice de *Q. afares* peuvent être moins fréquentes, dans la mesure où leur effet bénéfique sur la croissance se fait ressentir sur une plus longue période.

Les basses fréquences fournissent une estimation globale du rythme de croissance sur toute la durée de vie des peuplements. Elles mettent en évidence la plus forte croissance radiale de *Q. canariensis* quel que soit le biotope. Ce dernier joue cependant un rôle important puisque les stations les plus favorables à la croissance

(Agoulmine-Aberkane et Talakitane¹) le sont pour l'une (Qa 9,4) et l'autre (Qc 9,8) espèce. Ces deux stations constituent les stations types, de fertilité maximale. Elles sont caractérisées par des sols argilo-limoneux, une exposition nord, une ambiance fraîche. Pour *Q. afares*, les stations à faible productivité (Tala-kitane², Tizi-Bouzgou sud, Tanadjarth) sont au contraire caractérisées par des sols argileux, peu poreux, une exposition sud-ouest. Pour *Q. canariensis* les stations à plus faible productivité sont beaucoup moins typées ; *Q. canariensis* semble tolérer des situations écologiques beaucoup plus variées. Il est susceptible de maintenir une croissance radiale correcte même sur des stations à sol argileux compact (Qc 2,10).

Les trois caractéristiques écologiques, exposition nord, sols argilo-limoneux, ambiance fraîche peuvent donc être considérées comme les indicateurs de bonne fertilité pour l'une et l'autre essence, *Q. afares* ne tolérant les situations défavorables qu'au prix d'une croissance fortement réduite. Dans ces conditions, compte tenu des remarques faites sur l'impact des interventions sylvicoles, il appartient au sylviculteur de favoriser l'une ou l'autre essence en jouant sur le rythme des coupes d'éclaircie.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBAS H., BARBERO M., LOISEL R. et QUEZEL P., 1985 - Les forêts de pin d'Alep dans le sud est méditerranéen français : Analyses Ecodendrométriques, *Forêt médit.* 7, (1) : 35-42.
- ACHHAL A., 1986 - Etude phytosociologique et dendrométrique des écosystèmes forestiers du bassin versant de N'Fis (Haut Atlas central marocain). Thèse de Docteur ès sciences Univ. d'Aix-Marseille III, Marseille, 203 p.
- AIME S., BONIN G., CHAABANE A., LOISEL R., SAOUDI H., 1986 - Notes phytosociologiques nord africaines : contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien. *Ecol. médit.*, 12, (3/4) : 113-131.
- BAGNOULS F., GAUSSEN H., 1953 - Saison sèche et indice xérothermique. Fac des Sc. de Toulouse. *Bull. de la Soc. His. Nat.*, 88, (3/4) : 193-239.
- BARBERO M., QUEZEL P., RIVAS-MARTINEZ S., 1981 - Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytoecologia*, 9, (3) : 311-412.
- BECKER M., LEVY G., 1986 - Croissance radiale comparée de chênes adultes (*Quercus robur* L. et *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) sur sol hydromorphe acide : effet du drainage. *Acta ecol. plant.*, 7 (21), n° 12 : 121-356.
- BELGHAZI B., 1983 - Contribution à l'étude de l'écologie et de la productivité du pin d'Alep dans le versant nord Haut Atlas (Forêt de Tamga). Thèse de Docteur Ingénieur, Université des Sc. et Tech. du Languedoc, 151 p.
- BRÄKER O.U., 1981 - Der alterstrend bei Jahrringdichten und Jahrringbreiten von Nadelhölzern und sein Ausgleich. *Mitt. Forstl. Bundesvers. anst. Wien*, 142 : 75-101.
- DAGNELIE P., 1956 - Recherches sur la productivité des hêtraies d'Ardenne en relation avec les types phytosociologiques et les facteurs écologiques. *Bull. Inst. Agron.*, Gembloux Belgique, 44-95.
- DECOURT N., 1965 - Le pin sylvestre et le pin laricio de Corse en Sologne. Tables de production provisoire. *Ann. Sc. For.*, 22 (2).
- DECOURT N., 1973 - Production primaire, production utile, méthodes d'évaluation, indice de productivité. *Ann. Sc. For.*, 32 (3) : 219-238.
- EMBERGER L., 1943 - Les limites de l'aire de végétation méditerranéenne en France. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, 78 (3) : 159-180.
- EMBERGER L., 1971 - Une classification biogéographique des climats in «*Travaux de Botanique et d'Ecologie*», Masson et Cie eds. : 195-231.
- EZZAHIRI M., 1989 - Application de l'analyse numérique à l'étude phytoécologique et sylvicole de la cédraie de Sidi M'Guild. Thèse de Docteur en Sciences, Univ. d'Aix Marseille III, Marseille., 163 p.
- FRITTS H.C., 1976 - *Tree-Rings and climate*. Academic Press, London, 567 p.
- FRITTS H.C., 1987 - Some General propositions of Dendrochronology. In . *Methods of dendrochronology* - I, L. Kairiukstis et al (eds.), Warsaw, Poland, 245 p.
- GELARD J.P., 1978 - Carte géologique du nord est de la grande Kabylie. Schéma structural, Echelle 1/200 000. Travaux du laboratoire as-

- socié au C.N.R.S./ n°157.
- GOUNOT M., 1969 - *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Edit. Masson et Cie. Paris, 314 p.
- GRAYBILL D.A., 1982 - Chronology development and analysis. In *Climate from tree rings*, Hughes M.K., Kelly P.M., Pilcher J.R. and LaMarche V.C., eds, Cambridge Univ. Press London, 21-31.
- GUIBAL F., 1984 - Contribution dendroclimatologique à la croissance du cèdre de l'Atlas dans les reboisements du sud-est de la France. Thèse de 3ème cycle, Univ. d'Aix-Marseille III, Marseille, 123 p.
- KADIK B., 1983 - Contribution à l'étude du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Algérie : Ecologie, Dendrométrie, Morphologie, Thèse de Docteur es Sciences, Univ. d'Aix-Marseille III, Marseille, 313 p.
- LANIER L., 1986 - *Précis de sylviculture*. ENGREF, Nancy, 468 p.
- LAPIE L., 1909 - Etude phytogéographique de la Kabylie de Djurdjura. Thèse de Docteur es Sciences Naturelles, Paris, 156 p.
- McNALLY A., 1985 - Tree rings series : A valuable source of ecological and environmental information. *Journal of the society of Irish foresters*, **42**, (1) : 33-44.
- MESSAOUDENE M., 1989 - Dendroécologie et productivité de *Quercus afares* Pomel et de *Quercus canariensis* Willd. dans les massifs forestiers de l'Akfadou et de Béni-Ghobri en Algérie. Thèse de Docteur en Sciences, Univ. d'Aix Marseille III, 123 p.
- MIGLIORETTI F., 1983 - Phytoécologie des peuplements à *Quercus ilex* L. et *Quercus pubescens* Willd. en Gardiole de Rians (Var), approche méthodologique pour évaluer la phytomasse des taillis de chêne vert. Thèse de Docteur de 3ème cycle, Univ. d'Aix . Marseille III, Marseille, 77 p.
- MIGLIORETTI F., 1987 - Ecologie et Dendrométrie des peuplements purs et mélangés de chêne vert (*Quercus ilex* L.) et chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd) en Provence. Bases méthodologiques, modèles de croissance et de production (application à la forêt de la Gardiole de Rians Var). Thèse es Sciences, Univ. d'Aix-Marseille III, Marseille,
- 218 p.
- M'HIRIT O., 1982 - Etude écologique et forestière des cédraies du Rif marocain. Essai sur une approche multidimensionnelle de la phytoécologie et de la production du cèdre (*Cedrus atlantica* Man.). *Ann. For. au Maroc*, Rabat, 122 p.
- MUNAUT A.V., 1966 - Recherches dendroclimatologiques sur *Pinus silvestris*, étude de 45 pins sylvestres récents originaires de Belgique. *Agricultura*, **15**, (2) : 193-232.
- NAHAL I., 1962 - Le pin d'Alep (*Pinus halepensis*), une étude taxonomique, phytogéographique, écologique et sylvicole. *Ann. ENEF*, Nancy, **19**, (4), 208 p.
- PARDE J., 1956 - Une notion pleine d'intérêt : la hauteur dominante des peuplements forestiers. *R.F.F.*, **12**.
- PARDE J., 1961 - *Dendrométrie*, ENEF Nancy, 350 p.
- PARDE J., 1978 - Normes de sylviculture pour les forêts de chêne rouvre. *R.F.F.* **20** : 11-17.
- QUEZEL P., 1956 - Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mémoire Soc. Hist. Nat. de l'Afrique du Nord*, Nouvelle série, Alger, **1**, 57 p.
- QUEZEL P., 1979 - La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen, *Forêt médit.*, **1** (1) : 7-18.
- RAOUANE M., 1985 - Etude dendroclimatologique du chêne zéen (*Quercus canariensis* Willd.) du Rif occidental et du Moyen Atlas au Maroc. Thèse de Docteur de 3ème cycle, Univ. d'Aix-Marseille III, Marseille, 125 p.
- RONDEUX J., 1977 - Construction et utilisation des tarifs de cubage pour l'épicéa des Ardennes méridionales, *Bull. Rech. Agron.*, Gembloux, **12** (4).
- SCHWEINGRUBER F.H., 1988 - *Tree rings, Basics and applications of dendrochronology*, Kluwer Academic Publishers, 276 p.
- SCHWEINGRUBER F.H., ECKSTEIN D., SERRE-BACHET F., BRÄKER O.U., 1990 - Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in Dendrochronology *Dendrocronologia*, **8** : 1-38.

- 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. Méthodes utilisées : l'activité cambiale et le climat. *Oecol. Planta.*, 11 (2) : 143-171.
- STOCKES M.A. & SMILEY T.L., 1968 - *An introduction to tree ring dating*. Chicago and London, University of Chicago Press, 73 p.
- TESSIER L., 1978 - Contribution dendroclimatologique à l'étude du peuplement forestier des environs des chalets de l'Orgère (Savoie). Thèse de Docteur 3ème cycle, Univ. d'Aix Marseille III, Marseille, 139 p.
- TESSIER L., 1984 - Dendroclimatologie et écologie de *Pinus silvestris* L. et *Quercus pubescens* Willd. dans le sud est de la France. Thèse de Doctorat es Sciences, Univ. d'Aix Marseille III, Marseille, 275 p.
- VINEY R., 1955 - Multiplicité des facteurs de production, *R.F.F.* 2 : 219-238.
- ZIAT M., 1986 - Ecologie, productivité et modèles de croissance du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) dans le massif de Bou-Iblane (Moyen Atlas oriental). Mém. 3ème cycle, I.A.V. Hassan II, Maroc.
-

Biología y actividad imaginal de *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758), en un encinar mediterráneo (Diptera, Scathophagidae)

Santos ROJO* & M^a Angeles MARCOS-GARCIA*

RESUMEN

Se aportan nuevos datos sobre la biología y actividad anual de *S. stercoraria* (L., 1758), en un agrobiosistema de dehesa de un encinar mediterráneo. Además se estudia la influencia de tres parámetros climáticos (humedad relativa, temperatura y grado de precipitación) sobre la actividad de los imagos de esta especie.

PALABRAS CLAVE : *Scathophaga stercoraria*, biología, actividad imaginal-factores climatológicos, agrobiosistema-dehesa.

RESUME

Les auteurs apportent de nouvelles données sur la biologie et sur la phénologie de *S. stercoraria* (L., 1758), dans l'agrobiosystème pâturé en forêts méditerranéennes. L'analyse porte aussi sur l'influence de trois facteurs du climat (humidité relative, température et précipitations) et sur l'activité des imagos de l'espèce.

MOTS-CLES : *Scathophaga stercoraria*, biologie, activité des imagos, facteurs du climat, agrobiosystème méditerranéen.

ABSTRACT

New data about the biology and annual activity of *S. stercoraria* (L., 1758), in a Mediterranean agrobiosystem, are now indicated. The influence of three weather parameters (relative humidity, temperature and precipitation) in the imaginal activity of this species are also analyzed.

KEY WORDS: *Scathophaga stercoraria*, biology, imaginal activity, weather parameters, Mediterranean agrobiosystem.

INTRODUCCION

Scathophaga stercoraria (Linnaeus, 1758), comunmente denominada «mosca amarilla del estiércol», es quizá el más conocido de los dípteros sinantrópicos ligados a las heces de ganado bovino. Esto se debe no sólo a su clara diferenciación morfológica, en relación con el resto de

dípteros coprófagos, sino además a la gran abundancia de individuos que presentan sus poblaciones y a su amplia distribución mundial, ya que, exceptuando Australia puede considerarse cosmopolita (GORODKOV, 1986).

Por todos estos motivos existen trabajos sobre diferentes aspectos de la biología de esta especie ya desde el año 1742, en el cual, REAUMUR tomó diferentes datos sobre su desarrollo y ciclo de vida en boñiga de vaca. Sin embargo, todavía en la actualidad, no están claros muchos aspectos de su biología (PAPP, 1985 a). Aunque

*Departamento de C. Ambientales y R. Naturales
 Área de Biología Animal. Facultad de Ciencias
 Universidad de Alicante
 03080 Alicante (España)

otros, tales como su peculiar actividad reproductora han sido objeto de numerosos trabajos entre los que conviene destacar los de PARKER (1970 a, b, c, 1971 y 1978), HANSKI (1980 a) y BORGIA (1980, 1982). En España, al igual que ocurre con la mayor parte de los dípteros coprófagos, son aislados los estudios existentes sobre su biología y ecología.

El objetivo fundamental del presente trabajo es el estudio de la actividad imaginal de esta especie en cada una de las épocas del año, así como su relación con los principales parámetros climáticos (temperatura, humedad relativa y grado de precipitación), en un área de encinar mediterráneo. También se aportan nuevos datos sobre distintos aspectos de su ciclo larvario.

AREA DE ESTUDIO

Los datos fueron obtenidos en la zona centro de la provincia de Salamanca, concretamente en la finca experimental CastroEnriquez, situada a 40° 52' lat. N y 6° 3' long. W (29TQF4926 en unidades U.T.M.), con una altitud media de 803 metros sobre el nivel del mar y perteneciente al término municipal de Aldehuela de la Bóveda. El área de estudio es un encinar mediterráneo de *Quercus rotundifolia* (Lam.), si bien la influencia antropozooógena ha dado lugar a bosques adeshados.

En cuanto a la caracterización climática, se trata de un clima mediterráneo de transición entre semiárido y subhúmedo con inviernos fríos y veranos de periodo corto, calurosos y áridos. El periodo 1987-1988 se caracterizó por una escasa pluviosidad que ocasionó periodos de sequía en noviembre y marzo además de los normales en la época estival.

Otros datos acerca del área de estudio han sido ya expuestos en un trabajo anterior (ROJO & MARCOS-GARCIA, 1990).

METODOLOGIA

Para la captura del material se utilizaron trampas de caída (pitfall traps), del modelo descrito por HANSKI (1980 b), cebadas con hez fresca de vacuno en un volumen aproximado de 950-1000 c.c. (\pm 1150 gramos) y utilizando etilenglicol al 50% como líquido conservante (figura 1). Las trampas pitfall con cebo, han sido usadas con gran amplitud en los estudios sobre invertebrados marchadores terrestres (generalmente coleópteros) y de una manera especial en la captura de fauna coprófila en general y coprófaga

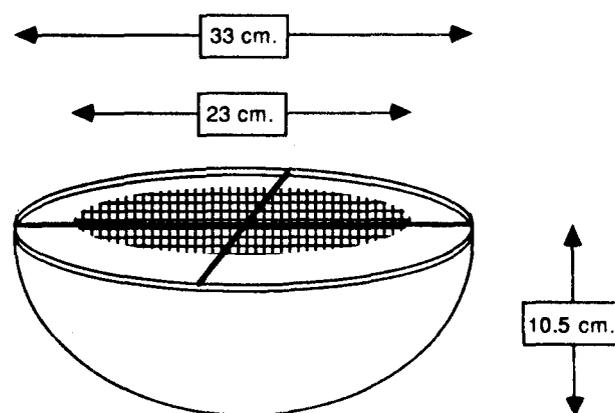


Figura 1.- Trampa de caída (pitfall trap) (según HANSKI, 1980).

en particular (SOUTHWOOD, 1978). En el caso particular del estudio de las poblaciones de dípteros, LOBO *et al.* (1988) comparan la efectividad de diferentes variedades de este tipo de trampas y obtienen un número máximo de capturas de dípteros coprófilos en la modalidad CSR (Cebo-Superficie-Rejilla) utilizada en el presente trabajo.

Las trampas se enterraban con el borde superior del recipiente al ras de suelo, con el fin de que la hez quedara situada por encima de la horizontal del mismo. Esto tiene la ventaja de permitir una difusión óptima a nivel de suelo de los elementos volátiles del cebo, no dando lugar a una posible selección de presas ya que, de esta manera, se igualan al máximo las condiciones naturales.

Las trampas se dispusieron, en número de ocho (4 + 4), en dos filas paralelas desde el encinar hasta el pastizal, con una distancia de 20 metros entre trampa y trampa, de modo que la línea de unión entre las trampas fuese perpendicular al límite del encinar. Esta disposición ha sido ya utilizada en el estudio de la biología de coleópteros coprófagos (MENA, GALANTE & LUMBRERAS, 1989).

Se realizaron muestreos mensuales de 48 horas consecutivas durante el periodo comprendido entre mayo de 1987 y abril de 1988.

Los intervalos de temperatura en los que se desarrolla la actividad imaginal se calcularon a partir de las temperaturas medias tomadas en cada uno de los tres periodos horarios en los que se dividió el segmento diurno, que aproximadamente se corresponderían con los siguientes:

Periodo A: desde el amanecer al mediodía.
 Periodo B: desde el mediodía al atardecer.
 Periodo C: crepúsculo.

La hez de cada trampa era renovada al final de cada periodo horario por otra nueva sin colonizar.

El ciclo biológico se siguió de forma detallada, mediante la cría de individuos capturados en el campo, en muestreos mensuales a lo largo del periodo de actividad imaginal. Se utilizó una doble metodología:

1°) Aislamiento en cámaras individualizadas de cría, de hembras capturadas en cópula. En el interior de las cámaras se colocaba hez fresca sobre un sustrato arenoso. Posteriormente, bajo condiciones controladas en el laboratorio, el desarrollo del ciclo biológico era observado día a día.

2°) En el mismo lugar de muestreo se utilizó un tipo particular de trampa ideada especialmente para permitir el seguimiento del ciclo con un mínimo de interferencia respecto de las condiciones naturales (figura 2). Dicha trampa se constituye de dos partes fundamentales: una gran cámara inferior, que rodeaba la hez directamente depositada sobre el sustrato terroso y una cámara superior donde eran recogidos los imagos conforme abandonaban el estadio pupal. En el interior de la cámara inferior se introducían

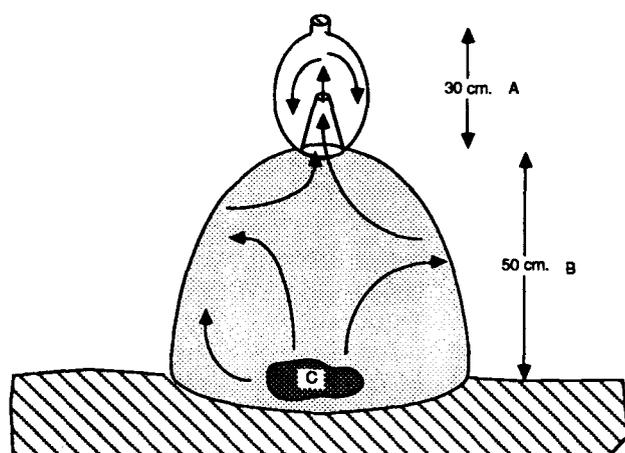


Figura 2.- Modelo de trampa utilizado para el seguimiento de ciclos biológicos en condiciones naturales. A= Cámara de recogida de imagos, B= Cámara de emergencia, C= hez. Las flechas indican el trayecto seguido por los imagos recién emergidos.

dos o tres parejas de imagos en cópula. La hez no era sustituida hasta la total conclusión del ciclo. Este dispositivo se utilizó quincenalmente durante los meses de primavera.

En todos los casos la hez utilizada era recogida inmediatamente después de su deposición por el ganado garantizándose así la no colonización de la misma por puestas de ninguna especie de díptero coprófago.

En total se estudiaron 7496 individuos, a lo largo de todo el periodo que duró el estudio.

RESULTADOS Y DISCUSION

ACTIVIDAD ESTACIONAL

De los datos obtenidos en la zona de trabajo, se puede determinar que los imagos de *S. stercoraria* presentan una actividad de vuelo comprendida desde finales de septiembre hasta mediados de junio. El número de individuos disminuye bruscamente durante los meses estivales (figura 3) no observándose prácticamente actividad imaginal alguna salvo la de individuos aislados.

Los 7282 imagos capturados con la trampa pitfall a lo largo del año no se distribuyen según etapas mas o menos graduales, sino que los individuos se concentran en determinadas épocas del

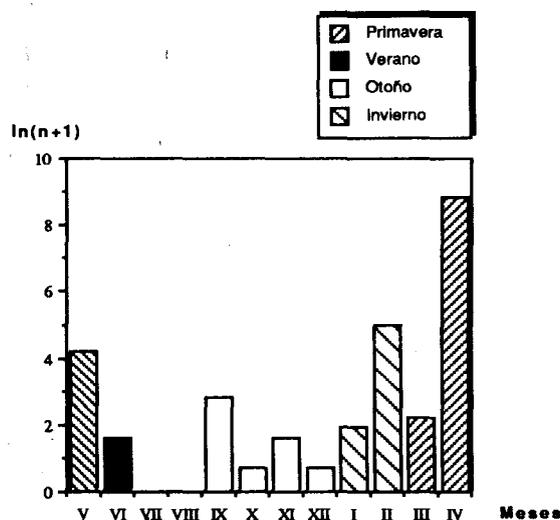


Figura 3.- Actividad anual de *Scatophaga stercoraria* (L.). En abcisas, meses de captura, comenzando en el orden cronológico en el que se sucedieron los muestreos. n= numero de ejemplares recogidos por mes.

año. Así, el 95.7% se capturó a lo largo el periodo primaveral y durante el invierno, la mayor parte de los individuos restantes (4.0%), como se puede observar en la figura 4. PAPP (1985b) indica también un máximo de abundancia durante la primavera, (concretamentè durante los meses de marzo y abril), en las poblaciones estudiadas en Hungría (89.6%), pero el resto se incluye en su mayor parte durante el otoño (10.1%).

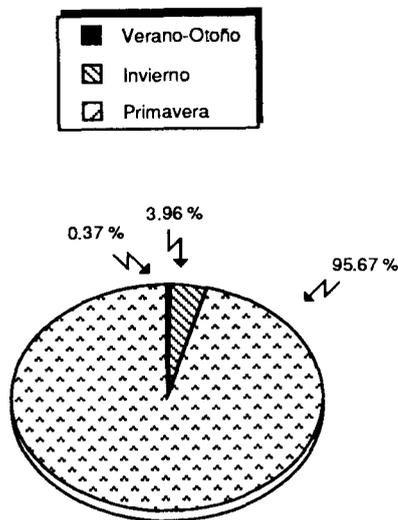


Figura 4.- Variación estacional del número de imagos de *Scatophaga stercoraria* (L.).

Este efecto «basculante» de las densidades relativas del otoño e invierno entre años diferentes ha sido también observado en la misma zona de estudio comparando el periodo 87-88 con muestreos realizados con anterioridad (ROMERO, 1989) (figura 5). Creemos que este fenómeno puede estar relacionado con las condiciones climatológicas de ambas estaciones, de forma que en los años con inviernos caracterizados por la existencia de temperaturas extremadamente frías y poca humedad, la tasa de crecimiento de la población durante dicha estación no aumentaría respecto a la del otoño. Por la misma razón en los años con inviernos de temperaturas poco extremas y otoños húmedos el efectivo total de individuos en ambas estaciones aumentará respecto a la de los años fríos y secos, tal como se corresponde con nuestros datos.

La presencia de las poblaciones otoñales e invernales puede pasar pues, inadvertida si los periodos de muestreo coinciden con unas condicio-

nes ambientales desfavorables, como puede haber ocurrido en el caso de algunos trabajos en los que no se detecta tal presencia (SEGUY, 1934 et 1951 ; PORTILLO, 1977).

El máximo poblacional se desarrolla a mediados de primavera, concretamente durante el mes de abril (figura 3). Es de destacar que el incremento gradual experimentado por la población desde el inicio del otoño se altera bruscamente en cuanto las condiciones climáticas son óptimas. Así en tan solo 1 ó 2 semanas el número de individuos aumentó en casi un 90%.

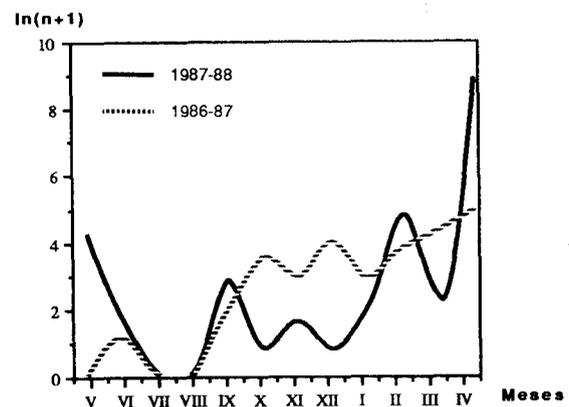


Figura 5.- Actividad anual de *S. stercoraria* en el área de estudio durante los años 1986-1987 y 1987-1988

INFLUENCIA DE LOS PARAMETROS CLIMATICOS EN LA ACTIVIDAD ANUAL

El esquema básico de la periodicidad observada en la actividad de los insectos se debe fundamentalmente a factores endógenos (ritmos circadianos, patrones diarios de actividad, etc.) pero los factores exógenos son los que modulan dicho esquema principal (WILLMER, 1982). Dentro de estos últimos son los relacionados con el clima los que poseen una mayor incidencia sobre la actividad de las especies. En nuestro caso hemos estudiado el efecto de la temperatura, humedad relativa del aire y precipitación que, si bien están intrínsecamente relacionados entre sí, cada uno de ellos presenta un grado diferente de influencia según la época del año considerada.

1°) Precipitación

S. stercoraria presenta un carácter marcadamente higrófilo en su actividad anual, como ha

sido puesto de manifiesto según varios autores (SEGUY, 1951 ; SYCHEVSKAYA & VTOROV, 1969).

Este carácter puede explicar la formación del máximo de actividad anual durante el inicio del periodo primaveral coincidiendo con el máximo de precipitaciones (figura 6), así como la presencia de las poblaciones otoñales e invernales. En este sentido SYCHEVSKAYA (1977) indica que esta especie y otros representantes de familias de dípteros coprófagos con preferencias higrófilas (*Anthomyiidae*, *Sphaeroceridae*, *Sepsidae* y *Helomyzidae*), que aparecen tras las primeras lluvias otoñales, son típicos representantes de la fauna del estiércol en las épocas frías y lluviosas del año. Resultados similares se han observado en el Norte de California por POORBAUGH, ANDERSON & BURGER (1968).

2°) Humedad relativa y temperatura

La temperatura y la humedad relativa del aire tienen también un marcado efecto sobre la actividad imaginal de *S. stercoraria*. Así durante el otoño y el periodo invernal se observa un claro paralelismo entre la tendencia general del crecimiento de la población y el incremento de la humedad relativa diaria. No obstante durante la primavera se invierte el efecto, de forma que el número de individuos aumenta conforme lo hace el progresivo incremento de las temperaturas diarias, hasta la consecución del máximo poblacional (figura 7).

Realizando un análisis comparativo de la fenología conjuntamente con la variación anual de temperaturas medias diurnas, podemos establecer que los imagos de esta especie son activos dentro del intervalo comprendido entre 9 y 27 °C de temperatura media diurna, no obstante, se han encontrado algunos ejemplares aislados a temperaturas extremas (8.8 °C el 20-XI-87 y 32 °C el 26-VI-87).

El rango de temperatura en el cual se ha observado una mayor actividad de vuelo en esta especie, se sitúa entre 12 y 17 °C pues, el 98.50% del total de imagos capturados durante todo el año de muestreo se obtuvo en los intervalos horarios del segmento diurno con una temperatura media perteneciente a dicho rango. Dentro de este intervalo conviene considerar que entre 14 y 15 °C se obtuvo el mayor número de individuos (58%) (figura 8).

Podemos concluir pues, que *S. stercoraria* es una especie adaptada a soportar temperaturas moderadamente frías, llegando a ser durante los meses de invierno prácticamente el único díptero

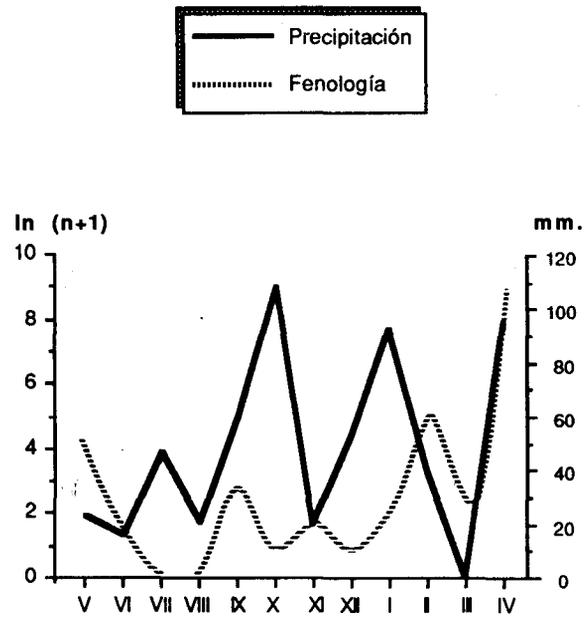


Figura 6.- Relación entre el grado de precipitación (mm) y la actividad anual de *Scatophaga stercoraria* (L.).

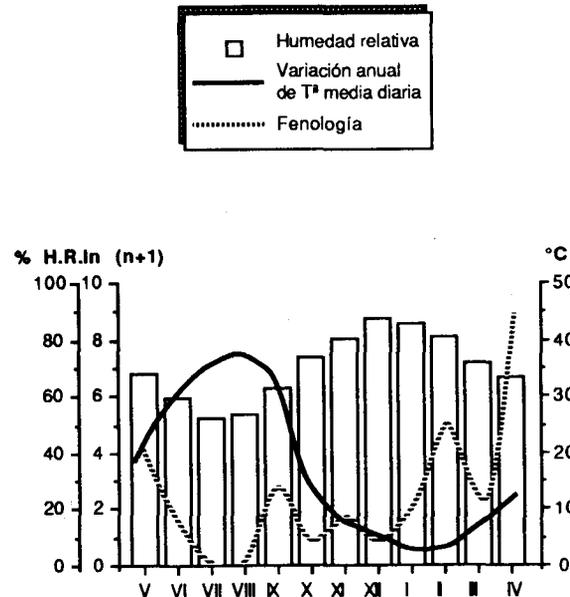


Figura 7.- Relación entre fenología, humedad relativa (H.R.) y temperatura media diaria en *Scatophaga stercoraria* (L.).

relacionado con las heces con actividad imaginal en la zona de estudio.

La existencia de actividad imaginal durante las épocas más frías del año parece indicar la presencia de algún proceso fisiológico que mantenga una temperatura interna corporal más alta que la del medio externo. En este sentido se ha comprobado que la temperatura del cuerpo de algunas especies de moscas puede ser 15-20°C superior a la temperatura del aire (SYCHEVSKAYA & SHAYDUROV, 1965 ; SYCHEVSKAYA & CHINAYEV, 1967) bajo la influencia de la radiación solar. De forma particular, *S. stercoraria* se caracteriza además, por la presencia de numerosas setas recubriendo la mayor parte de cuerpo y el poseer, en relación con la mayoría de los dípteros coprófagos, un gran tamaño corporal. Ambos caracteres, la gran robustez y la alta pilosidad son adaptaciones comunes de los organismos que ocupan ambientes extremos tales como zonas desérticas o árticas (SLADEN, 1919 ; DOWNES, 1965 ; HADLEY, 1972) y en el caso particular de los dípteros ya se han relacionado con la actividad de algunas especies de *Syrphidae* en las horas más frías del segmento diurno (MAIER & WALDBAUER, 1979). Una pequeña relación superficie volumen puede reducir las pérdidas de agua y disminuir el flujo de calor entre el organismo y el ambiente o viceversa (CHURCH, 1960 ; HADLEY, 1972). La pilosidad reduce el total de energía radiante que alcanza la superficie del cuerpo y, por consiguiente, las pérdidas caloríficas (MAIER & WALDBAUER, op. cit.).

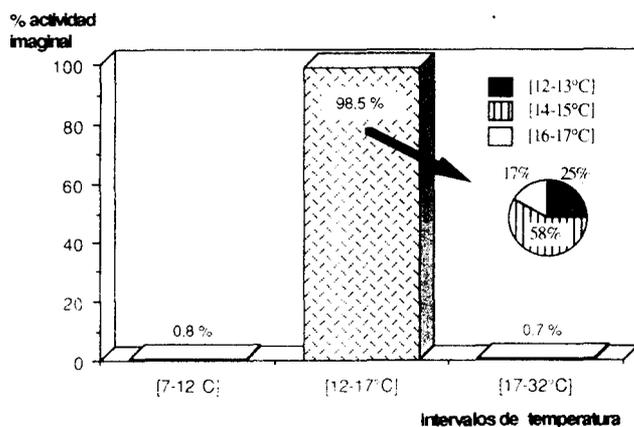


Figura 8.- Actividad imaginal de *Scatophaga stercoraria* (L.) según intervalos de temperaturas medias diurnas.

BIOLOGIA

1°) Alimentación

En cuanto a los estadios larvarios se refiere, la larva se desarrolla en el interior de la hez donde según los autores posee una dieta saprófaga (COTTERELL, 1920) o zoófaga (SEGUY, 1951 ; GORODVOK, 1986) aunque en nuestro caso todas las larvas completaron su desarrollo con una dieta exclusivamente coprófaga en heces de ganado bovino.

Los imagos acuden a las boñigas en grandes cantidades donde capturan diferentes especies de dípteros coprófagos. Las observaciones realizadas en nuestro estudio parecen indicar una mayor actividad depredadora de los machos. Dicha actividad fué observada sobre las siguientes especies: *Anthomyia pluvialis* L., *Neomyia cornicina* (F.), *Copromyza equina* Fäll., *Fannia* sp. y algunos representantes de la familia *Tipulidae*. Hemos podido comprobar, en condiciones de cautividad, casos de canibalismo sobre imagos recién emergidos de la pupa, pero nunca entre adultos con el tegumento bien esclerotizado. Parece ser que la depredación ejerce un importante papel en la obtención de las proteínas necesarias para la maduración de las gónadas principalmente durante los primeros días que acontecen tras la emergencia imaginal (HAMMER, 1941).

No obstante, parece que existe una gran variabilidad en cuanto a la alimentación de los imagos pues según algunos autores pueden alimentarse de néctar (PUTMAN, 1983) o en ocasiones, se encuentran sobre el ganado manifestando hábitos secretófagos (PAPP, 1985 b). Otros autores los consideran como un eslabón intermedio entre los hematófagos obligatorios y los facultativos (PRIDANTSEVA, 1967), con lo cual *S. stercoraria* se incluiría pues dentro de un grupo de especies asociadas con las heces durante los estadios larvarios, pero que son facultativa u obligatoriamente hematófagas en algún periodo del estadio imaginal (DREMONEVA, 1949).

En la zona de estudio se han encontrado tanto imagos como larvas asociados a heces de ganado bovino y equino.

2°) Ciclo Biológico

La hembra deposita los huevos uno a uno por toda la superficie de la boñiga como ya había indicado HAMMER (1941). Por esta razón no hemos podido determinar con exactitud el número de huevos puestos por cada hembra, no obstante, como medida indirecta del mismo, el mayor número de imagos obtenidos procedentes de una

sola hembra fué de 49, si bien debemos considerar que el número de ejemplares obtenido en cada cria fue muy variable (media=23.3, s=13, n=214) debido a que la proporción de huevos fertilizados depende directamente del tiempo de cópula (PARKER, 1978) y que la mortandad durante el periodo preimaginal combinando los efectos de depredación y competición puede ser, en esta especie, de hasta el 20%. (DENHOLM-YOUNG, 1978).

El tiempo transcurrido desde la eclosión del huevo (a las pocas horas de ser depositado), hasta la total maduración de la larva, es bastante variable, dependiendo en gran medida de las condiciones climáticas externas. Así, en las generaciones nacidas en las épocas mas frías (a finales de otoño e invierno), el proceso puede durar del orden de 35-37 días, pero en las de primavera este tiempo puede reducirse a la mitad.

Existe entre los individuos de esta especie, una enorme variabilidad en cuanto a tamaño y coloración se refiere. Estas diferencias son patentes en los dos sexos, pero son mas manifiestas en algunos machos de coloración muy oscura y con la mitad del tamaño corporal normal. Todas estas variaciones pueden deberse, como ocurre con otros dípteros coprófagos a que las condiciones en las que transcurre el desarrollo no sean las óptimas, de forma que los imagos resultantes pueden verse claramente afectados (WASTI, HOSMER & BARNEY, 1975) o también a la calidad de la hez donde se desarrollan (TURNER & HAIR, 1967).

Inmediatamente antes de pupar, se observa como las larvas se entierran en el suelo por el extremo cefálico, realizando un movimiento rotatorio continuo sobre su eje longitudinal. No obstante en las cámaras de cria hemos encontrado pupas situadas superficialmente en la costra de la boñiga.

El tiempo que transcurren en estado de pupa también varía con la época del año que se trate, de manera que, en las estaciones mas frías duró entre 25-28 días pero en condiciones favorables no excedió 10s 10 días. Las pupas de las generaciones de finales de primavera entran en estado de diapausa (SYCHEVSKAYA, 1970) y los imagos correspondientes no emergen hasta comienzos del otoño siguiente.

Los imagos siempre emergieron de la pupa durante las primeras horas del día coincidiendo con las observaciones realizadas por LEWIS & BETCHLY (1943), no obstante hemos observado

que este hecho no se produce sincrónicamente en todos los individuos de una misma puesta sino que dura 2-3 días en las generaciones de primavera y hasta 10 días en las de invierno. Se ha observado también un cierto diacronismo en lo que se refiere a los sexos, pues las hembras son siempre las primeras en emerger. En la figura 9 se representa como ejemplo la secuencia de emergencias de los individuos machos y hembras de una sóla puesta, comportándose de manera semejante en cada caso observado, tanto las generaciones de otoño como las de invierno y primavera.

Las emergencias de imagos siempre se produjeron justo al comienzo de un intervalo en el cual las temperaturas medias de cada día aumentaban claramente respecto de los días anteriores (figura 9). Este hecho podría estar relacionado con la influencia ejercida por el fotoperiodo y el termoperiodo en los ritmos de eclosión diaria de dípteros (SCOTT, 1936 ; BATEMAN, 1955 ; ZINOVIEVA & POLYAKOVA, 1987).

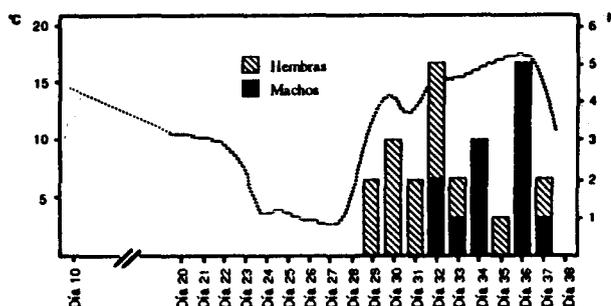


Figura 9.- Relación entre la emergencia de imagos y la variación de temperatura media diaria. En abscisas se representan los días de desarrollo postembrionario. (N= número de imagos).

3°) Actividad reproductora

Los imagos de esta especie requieren un cierto periodo de tiempo para alcanzar la madurez sexual que varía desde los 4-5 días para los machos hasta 3 semanas para las hembras (HAMMER, 1941).

La relación entre sexos está desequilibrada a favor de los machos. PUTMAN (1983) da un valor 5:1 de sex-ratio. No obstante, hemos comprobado que esta relación no es constante a lo largo del año así, durante el periodo otoñal no se produce un excesivo número de cópulas y la proporción se mantiene próxima a 1:1. Sin em-

bargo, conforme aumenta el número de individuos, esta relación se va desequilibrando de manera que durante el máximo poblacional, llega a ser de hasta 15-17 machos por cada hembra.

Nada más depositarse la hez en el suelo los machos son los primeros en llegar concentrándose en grandes cantidades en sus alrededores. Cuando llega una hembra se abalanzan sobre ella rápidamente produciéndose fuertes luchas entre los machos por la consecución de la misma. Es tal el «stress reproductor» que manifiestan, que hemos observado que frecuentemente los machos intentan copular con individuos de su propio sexo e incluso con otras especies de dípteros que se aproximen.

En esta especie cada hembra puede copular con varios machos sucesivamente de forma que en cada cópula se desplaza el esperma previamente almacenado en la espermateca, con lo cual el último macho que copule predominará en la fertilización de los huevos (PARKER, 1978). Existirá pues una fuerte selección intrasexual (HUXLEY, 1938) entre los machos por la consecución de la cópula lo que producirá adaptaciones en los mismos que conlleven una reducción en la competición espermática. PARKER (1970 a) y WALKER (1980) revisaron este tipo de adaptaciones entre las que *S. stercoraria* presentaba dos claramente distinguibles:

a) Por un lado existe una fase pasiva en el comportamiento reproductivo de los machos, durante la cual permanecen unidos a la hembra tras la cópula pero sin contacto genital, evitando así que otros machos desplacen su esperma. En la zona de estudio esta fase hemos comprobado que puede durar más de media hora.

b) Otra adaptación para reducir la competición intrasexual es la utilización de zonas para la cópula donde la competencia intramasculina no es muy alta. Así muchas cópulas se producen en los alrededores de la hez donde aunque el tiempo de cópula debe ser mayor (pues la temperatura del suelo es menor) la ventaja selectiva reside en este caso en la reducida interferencia con otros machos. En este sentido hemos observado que los machos más grandes y mejor desarrollados se unen a las hembras en la boñiga y posteriormente las arrastran a los alrededores de la misma. Sin embargo los machos más pequeños copulan frecuentemente en las zonas más alejadas de la hez durante tiempos extremadamente largos (60 minutos en algunos casos en vez de 36 minutos que es el tiempo normal de cópula estimado por PARKER (1978).

AGRADECIMIENTOS

Quisieramos expresar nuestra gratitud a la Exma. Diputación de Salamanca por permitir la utilización de la Finca Experimental «Castro Enriquez». A la Junta de Castilla y León que subvencionó en parte este estudio. Y por último, al Centro Meteorológico zonal del Duero la cesión de los datos climatológicos.

BIBLIOGRAFIA

- BATEMAN, M.A., (1955). The effect of light and temperature on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland fruit-fly, *Dacus (Strumeta) tryoni* (Frogg.). *Austral. J. Zool.* 3: 22-33.
- BORGIA, G., (1980). Sexual competition in *Scatophaga stercoraria*: Size and density related changes in male ability to capture female. *Behaviour.*, 75:185-206.
- BORGIA, G., (1982). Experimental changes in resource structure and male density: Size related differences in mating success among male *Scatophaga stercoraria*. *Evolution.*, 36: 307-315.
- COTTERELL, G.S., (1920). The life-history and habits of the yellow dung-fly (*Scatophaga stercoraria*); a possible blow-fly check. *Proc. zool. Soc. Lond.* 629-647.
- CHURCH, N. S., (1960). Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. *J. Exp. Biol.* 37: 186-212.
- DENHOLM-YOUNG, P. A., (1978). *Studies of Decomposing Cattle Dung and its Associated Fauna*. D.Phil. Tesis doctoral, Oxford University.
- DOWNES, J.A., (1965). Adaptations of insects in the Arctic. *Annu. Rev. Entomol.* 10: 257-274.
- DREMONEVA, V.P., (1949). Facultative blood-sucking in the fly *Scopeuma stercoraria* L., *Med. parazitolog.*, 18(2): 162-167.
- GORODKOV, K.B., (1986). Family *Scathophagidae*. In Soós A. (ed.). *Catalogue of Palaearctic Diptera*. Vol. 11: 11-41.
- HADLEY, N. F., (1972). Desert species and adaptations. *Am. Sci.* 60: 338-347.

- HAMMER, O., (1941). Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrements. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.* 105: 141-393.
- HANSKI, I., (1980 a). Movement patterns in dung beetle and in the dung fly. *Anim. Behav.*, 28: 953-964.
- HANSKI, I., (1980 b). Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 293-310.
- HUXLEY, J.S., (1938). The present standing of the theory of sexual selection. In G.R. de Beer (ed.). *Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology*. Clarendon, Oxford, 11-42.
- LEWIS, C.B., & BLETCHLY, J.D. (1943). The emergence rhythm of the dung-fly *Scopeuma stercoraria* (L.). *J. Ann. Ecol.* 12: 11-18.
- LOBO, J.M., MARTIN-PIERA, F. & VEIGA, C.M., (1988). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). 1. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Écol. Biol. Sol.* 25(1): 77-100.
- MAIER, C.T. & WALDBAUER, G.P. (1979). Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera: Syrphidae) in an Illinois Sand Area. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 237-245.
- MENA, J., GALANTE, E. & LUMBRERAS, C.J. (1989). Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecol. Med.* 15(1/2): 69-80.
- PAPP, L., (1985 a). The role of taxonomy in the control of flies pestering grazing cattle and sheep in Hungary. *Vet. Parasitol.*, 18:197-202.
- PAPP, L., (1985 b). Flies (Diptera) developing in sheep droppings in Hungary. *Acta Zool. Hung.*, 31: 393-404.
- PARKER, G.A., (1970 a). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol.Rev.*, 45: 525-567.
- PARKER, G.A., (1970 b). The reproductive behavior and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VII. The origin and evolution of the passive phase. *Evolution.*, 24: 774-788.
- PARKER, G.A., (1970 c). Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *J. Insect Physiol.*, 16:1301-1328.
- PARKER, G.A., (1971). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VI. The adaptative significance of emigration from the ovoposition site during the phase of genital contact. *J. Anim. Ecol.*, 40: 215-233.
- PARKER, G.A., (1978). Evolution of competitive mate searching. *Annu. Rev. Entomol.* 23: 173-196.
- POORBAUGH, J.H., ANDERSON, J.R. & BURGER, J.F. (1968). The insect inhabitants of undisturbed cattle droppings in Northern California. *Calif. Vector Views*, 1 5(3): 1 7-36.
- PORTILLO, M., (1977). Contribución al conocimiento de los Dípteros coprófagos en heces de vacuno de la provincia de Salamanca I. *Bibionidae, Stratiomyidae, Ulididae y Scatophagidae*. *Bol. Asoc. esp. Ent.* 1:39-44.
- PRIDANTSEVA, Y.A., (1967). The pasture fly (Diptera) fauna associated with camels in South Tuva. *Ent. Rev.*, 46: 491-494.
- PUTMAN, J.R., (1983). *Carrion and Dung. The Decomposition of Animal Wastes*. Studies in Biology n° 156. Ed.: Edward Arnold. 62pp.
- REAUMUR, R.A.F., (1742). *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, Vol VI. Imp. Royale, Paris. 608 pp.
- ROJO, S. & MARCOS-GARCIA, M^a.A., (1990). Biología y ecología de *Neomyia cornicina* (Fabricius, 1781) en un encinar mediterráneo (Diptera, Muscidae). *Bol. Asoc. esp. Ent.* 14: 231-241.
- ROMERO, R., (1989). Aspectos biológicos de los Muscidae y Scatophagidae (Diptera), relacionados con las heces del ganado vacuno en un encinar mediterráneo. Memoria de licenciatura. Universidad de Salamanca. 94 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., (1978) *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. Ed.: Chapman and Hall. London. 524 pp.
- SCOTT, W.N., (1936). An experimental analysis of the factors governing the hour of emer-

- gence of adult insects from their pupae. *Trans. R. Entomol. Soc. London.* 85: 303-329.
- SEGUY, E., (1934). *Diptères Brachycères: Muscidae, Acalypterae et Scatophagidae* 28. Faune de France. Soc. Scien. Nat. Paris. 832 pp.
- SEGUY, E., (1951). *Atlas des Diptères de France Belgique-Suisse. II: Développement et biologie. Brachycères II.- Siphonaptères.* Ed.: N. Boubée & Cie 185 pp.
- SLADEN, F. W. L., (1919). The wasps and bees collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913-1918. *Rept. Can. Arctic Exped.* 3(G): 25-35.
- SYCHEVSKAYA, V.I., (1970). Zonal distribution of coprophilous and necrophilous flies (Diptera) in Soviet central Asia. *13th International Entomological Congress, Moscow, 1968.* [*Ent. Rev. Wash.*, 49 (4): 498-505.]
- SYCHEVSKAYA, V.I., (1977). *Pasture flies (Diptera) of Uzbekistan.* *Ent. Obozr.*, 56:7986. [*Ent. Rev. Wash.*, 56(1): 58-64.]
- SYCHEVSKAYA, V.I. & CHINAYEV, P.P., (1967). Blood-sucking flies of the Pamirs. *Zoolog. zhurn.*, 46 (7): 1110-1112.
- SYCHEVSKAYA, V.I. & SHAYDUROV, V.S., (1965). The body temperature of some synanthropic flies in the Eastern Pamirs. *Zoolog. zhurn.*, 44(5): 779-783.
- SYCHEVSKAYA, V.I. & VTOROV, P.P., (1969). Synanthropic flies (Diptera) from the Mountains of Kirgizia. *Ent. Obozr.*, 48: 816-830. [*Ent. Rev. Wash.*, 48 (4): 518-527.]
- TURNER, E.C. & HAIR J.A., (1967). Effect of diet on longevity and fecundity of laboratory-reared face flies 60(3): 857-860.
- WALKER, W.F., (1980). Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *Amer. Natur.*, 115: 780-799.
- WASTI, S.S., HOSMER, D.W. & BARNEY, W.E., (1975). Population density and larval competition in Diptera. I. Biological effects of intraspecific competition in three species of muscid flies. *Z. ang. Ent.* 79: 96-103.
- WILLMER, P.G., (1982). Hygrothermal determinants of insect activity patterns: the faunal patterns of lily leaves. *Ecological Entomology* 7:221-231.
- ZINOVIEVA, K.B. & POLYAKOVA, D.I., (1987). Effect of photoperiod and thermoperiod on the daily eclosion rhythm in selected lines of *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) *J. Ent. Obozr.* 2: 236-245. [*Ent. Rev. Wash.* 66(4): 143-153].
-

Premières données palynologiques sur l'histoire Holocène du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie, Algérie)

Mostefa SALAMANI*

RESUME

Deux séquences polliniques étayées par neuf datations au ^{14}C ont révélé, pour la première fois, l'histoire holocène de la végétation et du climat dans le massif côtier de l'Akfadou (NE de l'Algérie). La reconstitution du milieu à partir du diagramme de la Châtaigneraie (1225 m) met en évidence une dominance quasi permanente de la chênaie caducifoliée à moyenne altitude depuis près de neuf millénaires. Le cèdre était présent dans la région durant deux brefs épisodes situés vers la fin du Boréal (selon la chronologie européenne). A plus basse altitude le lac de Tagma (930 m) porte témoignage d'une action anthropique drastique durant le dernier millénaire. Du point de vue paléoclimatique, le diagramme de la Châtaigneraie montre des conditions tempérées humides atteintes dès le début du neuvième millénaire.

MOTS-CLES : Analyse pollinique, Akfadou, Holocène, histoire de la végétation

ABSTRACT

Two pollen sequences supported by nine ^{14}C dates reveal for the first time the history of vegetation and climate during the Holocene in the coastal massif of Akfadou (N-E Algeria). The vegetation reconstruction on the basis of a diagram derived from the «Châtaigneraie» peat bog shows an almost continuous dominance of the deciduous forest at middle altitude for about nine thousand years. The cedar was present in the vicinity during two short episodes at the end of the Boreal chronozone. The pollen diagram of la Châtaigneraie indicates that a climatic optimum was achieved at the beginning of the 9th millenary. At lower altitude (Tagma lake) a strong human impact is recorded during the last thousand years.

KEY WORDS : Pollen analysis, Akfadou, Holocene, vegetation history

INTRODUCTION

La végétation de l'Akfadou et de sa région est dominée actuellement par les chênaies caducifoliées (*Quercus canariensis* Willd et *Quercus afares* Pomel) ainsi que par les subéraies (*Quercus suber* L.). Certains travaux historiques en région méditerranéenne montrent que les chênaies caducifoliées ont connu un essor au cours du Préboréal (TRIAT-LAVAL, 1978), dès la fin du dernier glaciaire. Bien que leur présence soit attestée au Pléistocène (BEN TIBA et REILLE, 1982), leur rôle durant le Tardiglaciaire et le début de l'Holocène dans les régions maghrébines n'est pas encore clairement mis en évidence.

souche septentrionale dans la région peut être justifiée par plusieurs hypothèses quant à la mise en place de la végétation actuelle représentée par une des plus belles futaies de chêne zeen d'Algérie. Les composantes et les structures de la végétation n'étant que la résultante des facteurs présents et passés, il était intéressant d'étudier le passé récent de cette région inexplorée jusque là.

1. Situation géographique

Proche de la mer dans la région de Grande-Kabylie, partie centrale de l'Algérie, le massif de l'Akfadou culmine à 1646 m au Djébel Ez-zeen (figure 1). Ce massif très accidenté et très boisé fait la jonction au SW avec l'imposante chaîne montagneuse du Djurdjura (point culminant de l'Atlas tellien, 2308 m à Lalla Khédidja)

La présence d'un ensemble de taxons de

*URBT Université d'Alger
BP 812 Alger-Gare
16000 Alger ALGERIE

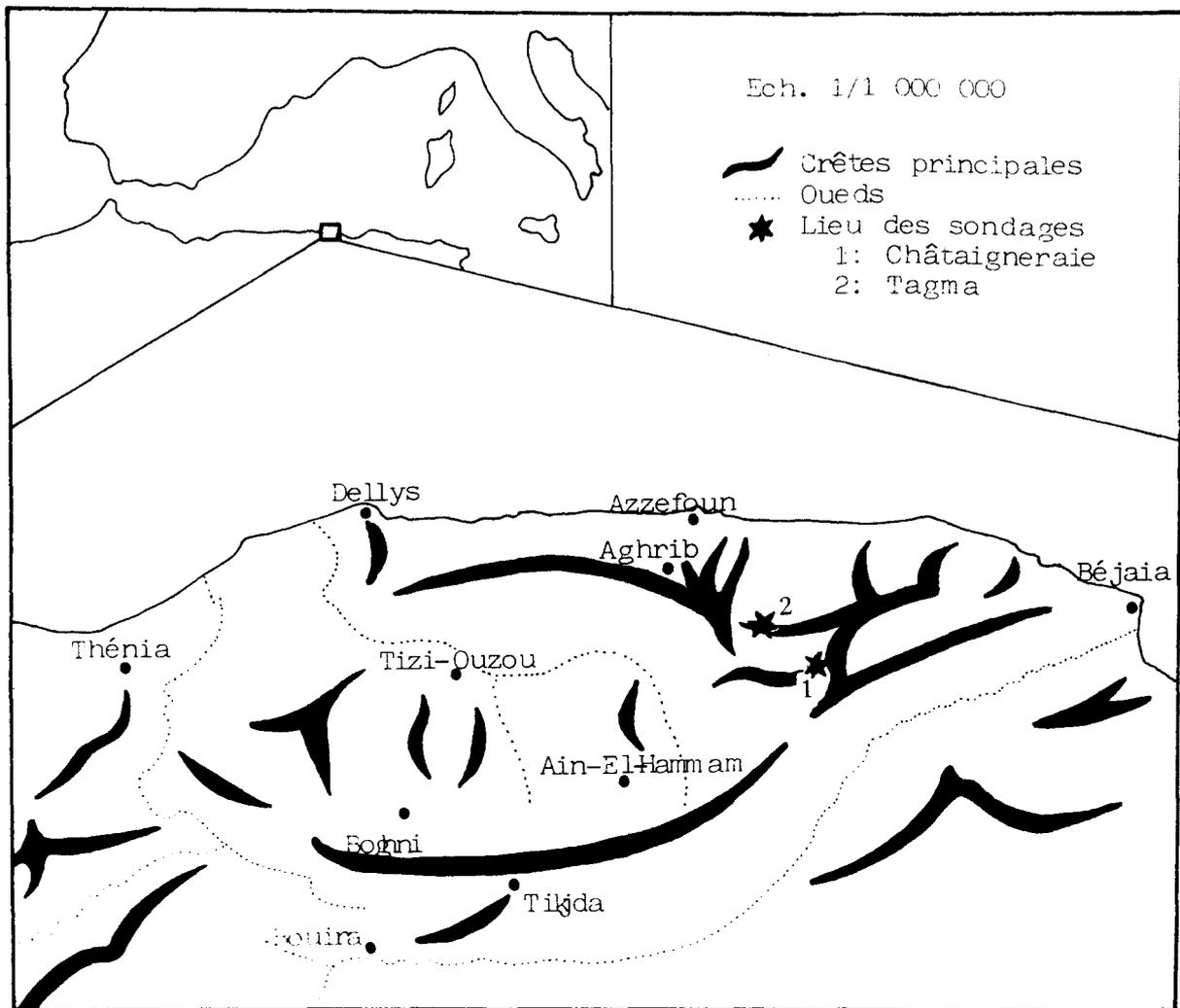


Figure 1.- Carte de situation de l'Akfadou

où se développent actuellement de belles cédraines sommitales (Tikjda, Talaguilef, ...). Au Nord et au NW se succèdent les chaînons littoraux avec des altitudes ne dépassant pas les 1000 m (au Djébel Tamgout, le plus élevé, l'altitude est de 1278 m) ; c'est le domaine des subéraies à basse altitude et des chênaies mixtes à chêne liège, chêne zeen et chêne afarès à plus haute altitude.

2. Climat et bioclimat

La région du massif de l'Akfadou compte parmi les plus arrosées de l'Algérie. Les précipitations sont supérieures à 1000 mm/an à moyenne altitude. A Yacouren, située à 815 m d'altitude, il pleut en moyenne 1352 mm/an (SELTZER, 1946).

Si les températures moyennes varient de 15.25°C à 16.68°C au bord de mer, elles sont

plus basses dans les massifs littoraux (15.45°C à Aghrib et 14.60°C à Ain-El-Hammam). Pendant le mois d'août, généralement le plus chaud, la moyenne mensuelle des températures oscille entre 29.8°C à Cap Sigli, 30°C à Aghrib et 32°C à Ain-El-Hammam, alors que la moyenne annuelle est inférieure à 20°C (19.9°C à Aghrib et 19.5°C à Cap Sigli). Au mois de janvier, le plus froid, les moyennes mensuelles des minimums (m) sont élevées au bord de mer (9.3°C à Cap Sigli) et plus basse à l'intérieur où l'on enregistre 4.7°C à Aghrib et 2.7°C à Ain-El-Hammam (station plus continentale).

La neige est relativement importante, des hauteurs de 50 à 60 cm sont fréquemment enregistrées.

La saison sèche définie par BAGNOULS et GAUSSEN (1953) varie autour de 3,3 mois (figure 2).

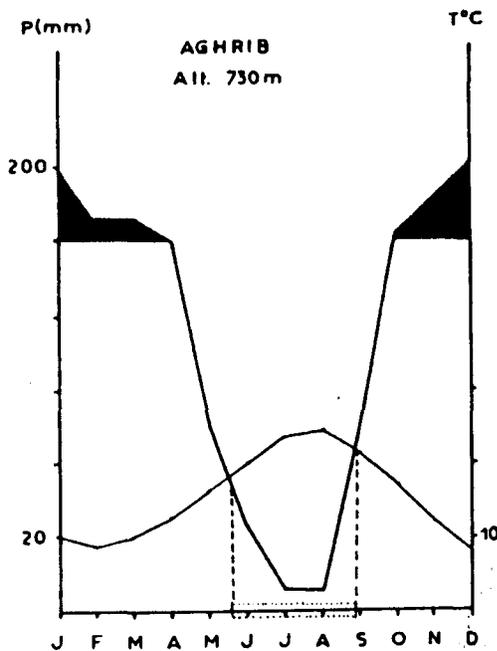


Figure 2.- Diagramme ombrothermique d'Aghrib

Les valeurs du quotient pluviothermique d'Emberger (EMBERGER, 1955) et celles des températures minimums du mois le plus froid (m) ont permis de classer les stations littorales dans le subhumide chaud (Cap Sigli) et les stations semi-continentales dans l'humide frais (Ain-El-Hammam). Par interpolation, les sites sondés de la Châtaigneraie et Tagma seraient situés respectivement dans le perhumide frais et tempéré.

3. Végétation

La région de l'Akfadou est une zone à vocation forestière par excellence. Deux formations principales s'y rencontrent. Dans les basses altitudes, le chêne liège (*Quercus suber*) est le taxon majeur dominant. A partir de 800-900 m, les chênaies caducifoliées (*Quercus canariensis* Willd et *Quercus afares* Pomel) prennent la relève de la subéraie après une zone de transition. La végétation a été étudiée par plusieurs auteurs parmi lesquels on peut citer LAPIE (1909), QUEZEL (1956), ZERAIA (1981), AIME *et al.* (1986) et KHELIFI (1987). Les groupements végétaux des chênaies caducifoliées sont rattachés aux *Quercus-Cedretalia-atlantica* des étages supraméditerranéen et mésoméditerranéen aux altitudes les plus élevées. Les autres groupements de la chênaie et de la subéraie appartiennent aux *Quercetalia-ilicis* des étages mésoméditerranéen et thermoméditerranéen ; les groupements de dégradation sont classés, quant à eux, dans les *Cisto-Lavanduletalia*.

Dans l'étage subhumide chaud, la subéraie régionale se présente souvent comme une forêt basse et claire, avec un sous bois dense où dominant :

Pistacia lentiscus
Phillyrea angustifolia
Myrtus communis
Arbutus unedo
Pinus halepensis
Erica arborea
Ampelodesmos mauritanica
Daphne gnidium
Cistus salviifolius
Genista tricuspidata
Cistus monspeliensis
Calicotome spinosa

Dans l'étage bioclimatique humide où l'ambiance est plus sylvatique, la subéraie est plus élevée et plus dense ; la strate arbustive, également dense, est composée essentiellement de :

Cytisus triflorus
Erica arborea
Brachypodium sylvaticum
Myrtus communis
Pistacia lentiscus
Arbutus unedo
Phillyrea angustifolia
Rubia peregrina
Asplenium adiantum-nigrum

La chênaie mixte à *Quercus suber* et *Quercus canariensis* déborde dans la variante tempérée du perhumide ; elle est caractérisée par l'absence de myrte et la dominance de :

Cytisus triflorus
Erica arborea
Galium ellipticum
Pulicaria odora
Chrysanthemum fontanesii
Galium tunetanum
Satureja vulgaris
Potentilla micrantha

Le groupement végétal dominant à plus haute altitude (à partir de 900 m) est la chênaie caducifoliée à chêne zeen (*Quercus canariensis*) essentiellement et chêne afarès (*Q. afares*) secondairement. Cette chênaie, haute et très dense évolue dans un climat perhumide tempéré à frais, les espèces caractéristiques sont :

Quercus canariensis
Cytisus triflorus
Galium ellipticum
Potentilla micrantha

Dans certains microclimats humides peu fréquents, se rencontrent des ripisylves le long des torrents, autour de certaines sources ou mares où elles forment des futaies mixtes et denses sur sols alluvionnaires profonds et humides en permanence. Parmi les espèces dominantes sont à signaler :

Alnus glutinosa
Ilex aquifolium
Juncus conglomeratus
Osmunda regalis
Rubus ulmifolius
Quercus canariensis

4. Méthodologie

4.1. Prélèvement

Une sonde russe de 60 cm de long et 6 cm de diamètre a été utilisée dans les deux sondages. Le prélèvement alternatif dans deux trous différents distants d'une trentaine de cm l'un de l'autre évitent les perturbations causées par la pointe de la sonde russe au dessous de la zone qu'elle prélève (BEAULIEU et REILLE, 1978)

4.2. Traitement

Tous les échantillons, de 2 à 7 g, ont subi le passage à l'acide chlorhydrique (HCl) puis la soude (NaOH). Pour les sédiments non tourbeux nous avons appliqué la méthode de FRENZEL (1958), modifiée successivement par BASTIN et COUTEAUX (1966), puis par GOEURY et BEAULIEU (1979). Une acétolyse (ERDTMAN, 1936) est effectuée à la fin de l'opération. Alors que les sédiments tourbeux ont subi directement le passage à l'acide fluorhydrique (HF) puis, éventuellement, une filtration à 160 microns et une acétolyse pour finir.

4.3. Diagrammes polliniques

Chaque diagramme comporte en plus d'une colonne stratigraphique, les différentes courbes polliniques représentant l'évolution des pourcentages de chaque taxon ainsi que les zonations représentées par la variation significative d'un ou de plusieurs taxons. En plus des indéterminables certains taxons ont été exclus de la somme de base : *Alnus* et *Osmunda* pour le diagramme de la Châtaigneraie et *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Peplis*, *Sparganium* et *Isoetes* pour le diagramme de Tagma. Ces taxons strictement stationnels masquent, par leur fréquence relativement élevée, l'évolution des pourcentages des éléments de la végétation hors des zones humides.

5. Sondages et interprétation des diagrammes

5.1. Le site de la Châtaigneraie

5.1.1. Description du site

Le site de la Châtaigneraie (figure 3), du nom d'un verger de châtaigniers situé à quelques centaines de mètres en aval constitue l'unique vraie tourbière d'altitude rencontrée à ce jour dans la région. Cette tourbière, située à 1225 m d'altitude, se trouve en lisière d'une vaste clairière en plein coeur d'une forêt dense de chêne *zeen* dans une dépression ovale d'environ 80 m de large et 120 m de long, sur un replat d'origine vraisemblablement structurale.

La tourbière à *Osmunda regalis* est bordée d'une sorte de «lag» occupé par une aulnaie où dominant *Juncus conglomeratus*, *Carex pendula*, *Carex distans*, *Osmunda regalis*. On note également la présence d'*Ilex aquifolium*, *Hedera helix*, *Rubus ulmifolius*, *Quercus canariensis* et *Cytisus triflorus*.

5.1.2. Diagramme de la Châtaigneraie

Le diagramme (figure 4) permet de reconstituer l'évolution de la végétation durant une grande partie de l'Holocène. Cependant les dates radiométriques 300 ± 60 BP (60-70 cm) et 6340 ± 70 BP (130-140 cm) suggèrent un hiatus entre ces deux côtes, qui n'apparaît pas clairement dans les sédiments, mais pourrait se situer vers 90/100 cm, niveau qui correspond à la chute brutale des taux des Graminées et au maximum des spores monolètes. *Alnus* et *Osmunda*, souvent extrêmement abondants, ont été exclus de la somme de base, il apparaît alors que tout le diagramme est marqué par une dominance quasiment constante de la chênaie à feuillage caduc. Deux épisodes à cèdre laissent penser que celui-ci jouait un rôle ancien dans la région. Le site est périodiquement dominé par l'aulne qui enregistre 3 phases de développement. Le premier optimum englobe les trois premières phases (a, b, et c) :

- **Zone a** : Cette première phase fixée à 395 cm correspond à un premier épisode à cèdre et inclue un bref maximum des Cypéracées.

Les chênes à feuillage caduc enregistrent des pourcentages supérieurs à 50%. *Quercus suber* et *Cedrus* atteignent des pourcentages relativement élevés (10% et plus).

Les fréquences relativement élevées des chênes à feuillage caduc indiquent, par référence à la pluie pollinique de la région (SALAMANI, 1990),

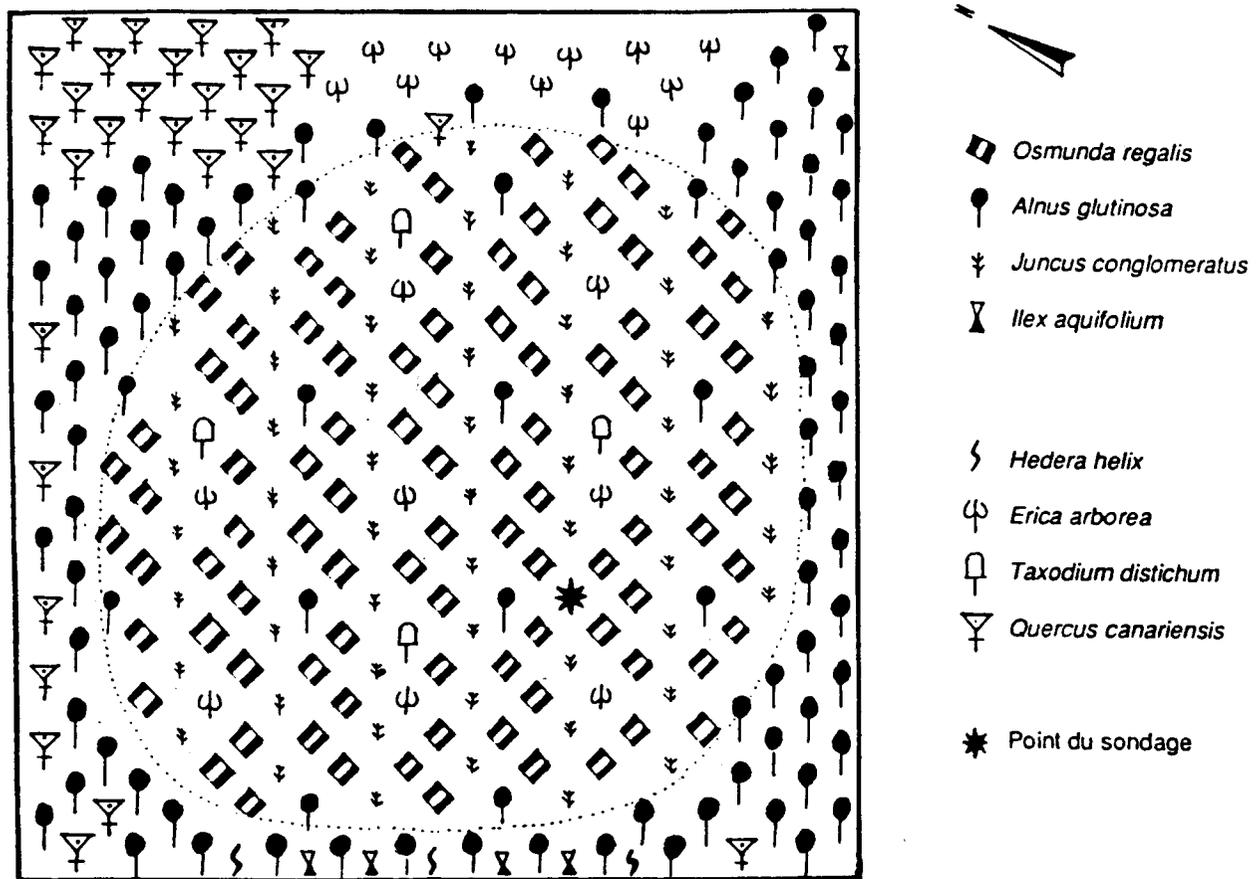


Figure 3.- Description schématique de la végétation du site de la Châtaigneraie

l'existence d'une forêt dense de chêne à feuillage caduc tout autour du site qui serait plus fermée encore qu'actuellement.

Le cèdre présente deux optimums dans les zones a et d. Les données assez réduites jusqu'ici sur la production et la dispersion du pollen de cèdre (REILLE, 1977 ; SAADI, 1988 ; SALAMANI, 1990) montrent une représentativité normale et une faible diffusion de celui-ci. Ces quelques données nous permettent de conclure, pour le moment, que les pics de cèdre de notre diagramme (8.17% au niveau 270 cm et 4% au niveau 400 cm) signifient bien l'existence de cédraie ou de formations mixtes (chêne à feuillage caduc - cèdre) très proches de notre point de sondage. Un apport lointain à partir de l'aire de répartition des cédraies actuelles les plus proches (Djurdjura) distantes de 39 km de notre site, n'est pas envisageable vu le faible pouvoir de dispersion actuellement démontré du cèdre. Nous pouvons également constater que les deux épisodes à cèdre sont localisés dans les niveaux argileux de notre séquence sédimentologique ; une meilleure expression de *Cedrus* semble être liée à l'ouverture de l'aulnaie ainsi qu'à une sédi-

mentation non tourbeuse favorable aux apports par ruissellement.

Actuellement, le cèdre prospère en Algérie dans les régions situées au-dessus de 1300 m d'altitude et peut descendre jusqu'à 900 m sur certains versants septentrionaux (Atlas blidéen). On le trouve dans les étages bioclimatiques humide à hivers frais (Chrèa, Djurdjura), subhumide frais à froids (Ouarsenis, Monts du Hodna), ainsi que dans le semi-aride à hivers froids (Aurès). Il croît sous des températures annuelles moyennes comprises entre 9.8°C et 12°C et supporte des minimums de -15°C et des maximums de +39°C (BARRY *et al.*, 1974).

Les températures moyennes annuelles au sommet du massif de l'Akfadou (Djébel Ezzeen) atteignent, par extrapolation, 12.3°C ; le bioclimat est perhumide frais. La présence du cèdre sur les sommets de l'Akfadou suppose un léger abaissement d'étage de végétation ; les températures seraient légèrement plus basses qu'à l'heure actuelle.

Comme l'indique la datation Gif 7897

(8950±80 BP), cette phase appartient à la transition Préboréal-Boréal de la chronologie européenne.

- **Zone b** : Elle est limitée par les niveaux 390 et 320 cm. Cette phase se caractérise par le premier optimum de l'aulne mais surtout par l'apparition d'une courbe remarquable d'*Ilex aquifolium* (jusqu'à 40% au niveau 340 cm) et d'autres courbes plus modestes d'*Hedera helix* et de *Salix*.

Le taux des A.P. (arboreal pollen : pollen d'arbres) dépasse, généralement, les 70%. Ce pourcentage est attribué aux chênes à feuillage caduc et au houx donc le pourcentage au niveau 340 cm est plus élevé (40%).

Le cèdre disparaît presque complètement. Les grains de pollen de *Salix*, *Quercus* type *ilex*, *Corylus*, *Ulmus* et *Betula* sont présents, mais toujours en très faibles pourcentages.

Chez les herbacées, la fréquence des Cypéacées chute et celle des Graminées entame un accroissement, les Graminées de type céréale enregistrent un taux fort modéré.

Le pourcentage élevé de A.P. indique la présence d'une forêt très dense au voisinage du site. Le taux remarquablement élevé du houx (*Ilex*) et celui de l'aulne (*Alnus*) et du lierre (*Hedera*) indiquent la dominance d'une aulnaie à houx sur le site. Si l'on se réfère à la très faible dispersion actuelle du pollen de houx, il faut admettre que ce taxon devait se développer au point même du sondage ; Le pourcentage du houx dépasse en effet, à plusieurs niveaux, celui des chênes à feuillage caduc. Les présences de *Salix* et d'*Alnus* indiquent des conditions hydriques localement favorables. Le taux élevé d'*Ilex* peut s'expliquer par un des 2 cas précédents ou les 2 à la fois (augmentation des précipitations et conditions hydriques stationnellement favorables). A la fin de cette phase, nous assistons à un abaissement du taux de A.P.

- **Zone c** : Elle est comprise entre 320 et 280 cm, cette limite de 280 cm correspond à une chute importante d'*Ilex* et à l'effacement des courbes d'*Hedera* et de *Salix*.

Nous assistons à une diminution régulière du taux de P.A. qui atteint les 50%. Ceci est surtout lié à une baisse importante des fréquences du houx, du lierre et l'augmentation des Graminées.

La zéenaie se reconstitue, son taux atteint en moyenne 40%. L'aulnaie régresse continuellement et disparaît presque complètement à la fin de cette phase qui marque la fin du premier

optimum d'*Alnus*. Cette situation entraîne une meilleure expression pollinique du chêne zéen qui voit son pourcentage s'élever et se stabiliser autour de 40%.

Les Graminées atteignent un pourcentage élevé (20 à 40%) ; il en est de même pour l'osmonde ; suivent ensuite les spores trilètes et les monolètes. Le site a subi un changement des conditions hydriques et s'assèche progressivement. L'augmentation des Graminées est surtout à lier à la courbe de A.P. et à l'ouverture de l'aulnaie. Ce parallélisme entre Graminées et A.P. est aussi très net dans les spectres de surface de la Châtaigneraie (SALAMANI, 1990). Il s'agit donc de Graminées qui bénéficient de l'ouverture de l'aulnaie pour mieux s'exprimer. Dans le même transect de surface de la Châtaigneraie il apparaît bien un taux élevé des Graminées dans le plateau de transition entre la zéenaie et l'aulnaie (39%) et dans le plateau à cheval entre l'aulnaie et le maquis (27%).

- **Zone d** : Cette phase diffère de la précédente par l'apparition d'une seconde phase à *Cedrus* qui coïncide avec le début d'une autre courbe d'*Alnus* qui se terminera à la fin de la phase suivante.

Le taux de A.P./T varie très peu (50 à 60%). Le pourcentage d'*Alnus*, très faible au début, augmente régulièrement tout en jouant un rôle secondaire. Les chênes à feuillage caduc enregistrent leur pourcentage le plus faible (20%), ces taux très bas sont peut être dûs à une forte production pollinique locale des Graminées, mais ils pourraient aussi traduire une certaine ouverture de la chênaie elle-même. Il en est de même pour les grains de pollen du houx qui continuent à diminuer pour disparaître presque entièrement à la fin de cette phase.

Comme dans la zone a, le pourcentage relativement élevé de *Cedrus* indiquerait sa présence tout près du site. L'ouverture de la chênaie caducifoliée aurait favorisé une extension et une meilleure expression pollinique du cèdre dans la région. Cette ouverture de la chênaie est suivie d'une augmentation de la fréquence du chêne liège et l'apparition de quelques plantes rudérales (*Rumex*, *Plantago*, *Centaurea*, *Sanguisorba minor*, Ombellifères, Chénopodiacées, ...).

- **Zone e** : Cette phase est limitée par le niveau 135 cm marqué par la chute de la subéraie et un développement important de l'aulnaie.

Le pourcentage de A.P./T augmente et se maintient autour de 60%. Le taux de la chênaie à feuillage caduc reste stationnaire avec un pourcentage pollinique variant entre 30 et un peu

moins de 50%. Le houx et le lierre connaissent un développement qui suit celui de l'aulnaie, mais cette extension est moins importante qu'en phase b, le pic de l'aulne indiquerait des conditions hydriques localement favorables. Le cèdre se retire, il n'est présent qu'à un seul niveau et avec un pourcentage pollinique très faible.

Les Graminées restent aussi abondantes que précédemment et l'osmonde enregistre un optimum vers la fin de cette phase, juste au début de l'ouverture de l'aulnaie.

- **Zone f** : Cette zone marque le début du troisième pic d'*Alnus*. La chute des Graminées (niveau 90) limite cette zone de la précédente. Un hiatus peut exister à ce niveau.

Cette phase est surtout caractérisée par une reprise importante de l'extension de la zénaie qui domine beaucoup le faible apport pollinique du chêne liège du voisinage, une diminution du rôle joué par le houx, l'épuisement des apports lointains comme *Corylus* et *Betula*, ainsi que le développement relativement important des spores trilètes.

A.P./T reste constamment supérieur à 50%. La chênaie à feuillage caduc marque un développement important, semblable à celui de la phase a où le pourcentage pollinique voisine et dépasse 50%. L'aulnaie reprend son développement vers un autre optimum ; ce développement est suivi de celui de l'osmonde et des Cypéracées. La régression de la subéraie et l'extension de la zénaie durant cette phase peuvent signifier un changement du climat correspondant à une augmentation des pluies et une baisse des températures.

- **Zone g** : Les zénaies très denses demeurent dominantes. L'aulnaie poursuit son extension.

Le rapport A.P./T est toujours supérieur à 50%.

La fréquence des Graminées est faible, semblable à celle de la première phase. *Artemisia* apparaît en courbe continue.

Le niveau 60 peut être pris comme limite supérieure à cause de l'augmentation des fréquences polliniques d'*Erica*, d'*Olea* et la fin du pic des Monolètes.

- **Zone h** : Dans la dernière phase du diagramme se note la première apparition importante d'*Olea*, celle de *Pinus* type *halepensis* et un pic d'*Erica arborea*. Le taux A.P./T reste toujours supérieur à 50%. La chênaie caducifoliée

s'ouvre légèrement par rapport à ce qu'elle était précédemment, mais les apports polliniques provenant de la subéraie restent modérés. L'aulnaie marque son troisième et dernier optimum de la séquence.

Les Graminées de type céréale et les armoises sont présentes en courbe continue ; nous observons également la présence de *Rumex*, des Chénopodiacées, signes évidents d'une action anthropique régionale importante qui commence à se manifester pendant cette période proche de l'Actuel ; cependant, cette action affecte peu la forêt localement stable, comme en témoigne son état présent.

DISCUSSION

Le diagramme de la Châtaigneraie indique que le site est envahi périodiquement par *Alnus glutinosa* qui présente 3 phases de développement maximum. Tout autour de la tourbière, la chênaie caducifoliée marque une stabilité permanente depuis 9000 ans. Le détail des vicissitudes des courbes polliniques est difficile à interpréter dans la mesure où beaucoup de taxons stationnels (*Alnus*, *Ilex*, *Hedera*, *Osmunda*, Graminées) peuvent masquer l'évolution des phénomènes régionaux. Le diagramme enregistre, cependant, un bon écho des formations de l'étage de *Quercus suber* auquel semble être associé *Erica arborea* dont les notations sont représentées depuis la base du diagramme avec des pourcentages de 2 à 3%, ce qui montre bien que le sous-bois d'*Erica arborea* n'est pas dû à une ouverture anthropique de la subéraie mais en constitue un élément naturel et confirme, dans un contexte très différent, les observations sur le rôle important qu'a pu jouer ce taxon dans la végétation méditerranéenne faites par REILLE (1975 et 1988) en Corse. Selon cet auteur *Erica arborea* n'est pas à considérer, en Corse, comme un faciès de dégradation de la forêt d'Yeuse, mais comme un arbuste climacique. Cette subéraie subit une réduction postérieurement à 6340 BP.

En nous appuyant sur les courbes polliniques et les datations au ¹⁴C nous proposons la chronologie suivante où nous résumons pour un site de «moyenne» altitude (Châtaigneraie) les principaux traits de chaque période.

Au Boréal, la fréquence pollinique du chêne à feuillage caduc diminue au détriment d'une meilleure expression du houx ; nous ne connaissons pas dans la littérature d'exemples de taux aussi élevés de ce taxon réputé peu apte à disperser son pollen ; ces taux apparaissent aussi très exceptionnels par comparaison avec la représen-

tativité pollinique locale actuelle de *Ilex* dans les échantillons de surface : <1% pour une abondance dominante de 1 relativement significative pour ce taxon peu abondant dans toutes les forêts algériennes. Se remarque également un développement du lierre et du saule.

L'aulnaie enregistre son premier pic de développement. La courbe de l'osmonde, moins marquée signale aussi une première phase de développement. Cette zone évoque une laurisylve dans une ambiance plus humide et peut-être plus chaude que l'Actuel. A la fin du Boréal s'observe un deuxième épisode à cèdre antérieur à 8000 BP qui marquerait une brève détérioration du climat local. Les causes de sa disparition après cette date ne sont pas encore explicables à partir de un seul diagramme.

Cette période enregistre l'optimum climatique qui est plus marqué en début de phase. En fin de phase, une ouverture de la chênaie pourrait être attribuée à un événement accidentel tel qu'un incendie, assez fréquent dans l'étage thermoméditerranéen.

L'Atlantique est caractérisé par la disparition définitive du cèdre et le développement des chênaies (chêne à feuillage caduc et chêne liège). Un deuxième pic d'*Ilex*, moins important que le premier, est enregistré. L'aulnaie et l'osmonde marquent une deuxième phase de développement. Si A.P./T n'est pas aussi élevé que durant le début du Boréal, une augmentation des précipitations peut être déduite de la reprise du développement de la chênaie caducifoliée, du deuxième pic d'*Ilex* et de l'optimum de l'aulnaie.

Un problème est posé par la relative abondance des notations de *Corylus* (jusqu'à 3%) depuis la base jusqu'à la fin de l'Atlantique. Dans un environnement aussi boisé des apports lointains d'une telle importance sont à peine concevables. Cependant nous ne pouvons expliquer comment ce taxon, s'il avait été indigène en Afrique du Nord au début de l'Holocène, n'y aurait pas survécu jusqu'à nos jours ; aucune variation climatique n'étant susceptible de le chasser des montagnes perhumides et son intérêt alimentaire devant favoriser sa protection par les populations préhistoriques. L'extrême abondance du noisetier en Europe au Boréal et dans la première moitié de l'Atlantique demeure donc jusqu'à plus amples informations la meilleure explication en faveur de l'hypothèse plus raisonnable d'apports lointains sans analogues possibles dans l'Actuel

Faute d'arguments contradictoires les deux dates 6340±70 BP et 300±60 BP sont acceptées

comme valides ; dans ce cas, leur proximité suggère un hiatus qui n'est pas clairement identifiable ni dans la séquence stratigraphique ni dans les courbes polliniques, il pourrait cependant se situer vers le niveau 90 (régression des Graminées). Il est peu probable qu'un tel hiatus soit dû à un assèchement vu l'abondance du pollen d'*Alnus* de part et d'autre de ce niveau. De nouvelles études devront préciser si ce hiatus est présent sur toute la tourbière. Le fait que la courbe d'*Olea* débute au dessus de la date 300±60 BP suggère que la période romaine, qui correspond généralement en Afrique du Nord à une phase importante de culture de l'olivier n'est pas représentée (REILLE, 1977 ; BERNARD *et al.*, 1987). Dans ce cas le hiatus couvrirait la chronozone subboréale et le début du Subatlantique.

5.2. Le site de l'Agoulmine du Col de Tagma

5.2.1. Description du site

Ce site se trouve à 8 km à l'Est de la ville de Yakouren, en contre bas de la route nationale n°12 (de Tizi-Ouzou à Béjaia) dans une forêt mixte de chêne liège et de chêne zeen à une altitude de 925m (figure 5).

Il a fait l'objet d'une première description par GAUTHIER-LIEVRE (1931) ; si la végétation n'a pas connu de grands changements, on notera cependant dans la liste floristique de cet auteur la confusion d'*Arundo*, qui ceinture actuellement une grande partie du lac, avec *Phragmites*. Il existe également une jonçaie avec divers *Juncus*, *Rumex crispus*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Lythrum graefferi*, *Peplis portula*, *Laurentia michelii*, *Mentha pulegium*, *Galium elongatum*, une sparganiaie et au bord de l'eau une mince ceinture à *Polygonum* en mélange avec *Arundo*, *Lycopus europeus* et *Sparganium*.

Tout autour du lac, domine une forêt mixte de chêne liège et chêne zeen avec *Cytisus triflorus*, *Erica arborea*, *Chrysanthemum fontanesii*, *Satureja vulgaris*, *Galium ellipticum*, etc.

5.2.2. Diagramme de Tagma

En dépit d'une épaisseur de sédiments qui paraissait prometteuse, le diagramme (figure 6) ne retrace que l'histoire très récente du site marqué essentiellement par l'évolution des chênes (chêne liège et chêne à feuillage caduc), alors que le chêne vert et les autres taxons arborés ne jouent aucun rôle important dans la région. Une action anthropique drastique se manifeste dès la base du diagramme d'un âge qui remonterait à un millénaire.

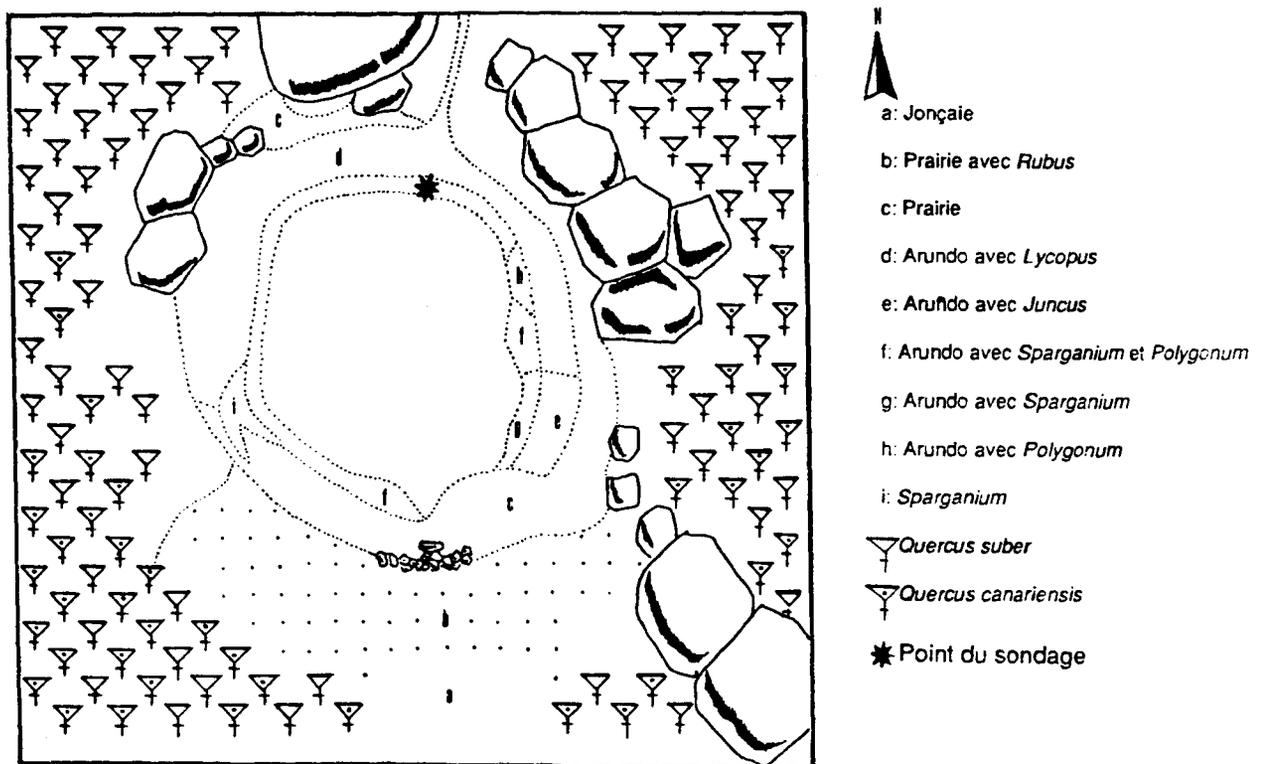


Figure 5.- Description schématique de la végétation du site de Tagma

A part quelques hygrophiles, les Graminées dominant de loin le cortège des herbacées. La jeunesse du lac laisse à penser que son origine est anthropique. La zonation du diagramme est assez difficile à établir, il se dégage néanmoins 4 grandes zones principales dont la supérieure s'achève au niveau 100 cm correspondant à la profondeur de l'eau du lac à l'endroit du sondage en plus de 50 cm de vase très hydratée qui n'ont pu être prélevées.

-Zone a : Cette zone correspond au pic d'*Erica*. Sa limite supérieure est située à 715 cm.

A.P. évolue en dents de scie et varie de 30 à

60%. En fin de phase, *Salix* marque son unique optimum ; ses fréquences signifieraient qu'il devrait être sur les bords du lac ; dans les spectres suivants il disparaît presque complètement. La courbe d'*Erica arborea* atteint son optimum au moment de l'ouverture de la forêt qui s'accompagne de notations élevées de *Pistacia*.

Le pic de *Potamogeton* au début de cette phase indiquerait une première étape du remplissage du lac dans une zone d'eaux ouvertes (sédiments argileux). A part le pic de *Potamogeton*, on constate que parmi les herbacées, les Graminées sont les mieux représentées. Les Chicoroi-

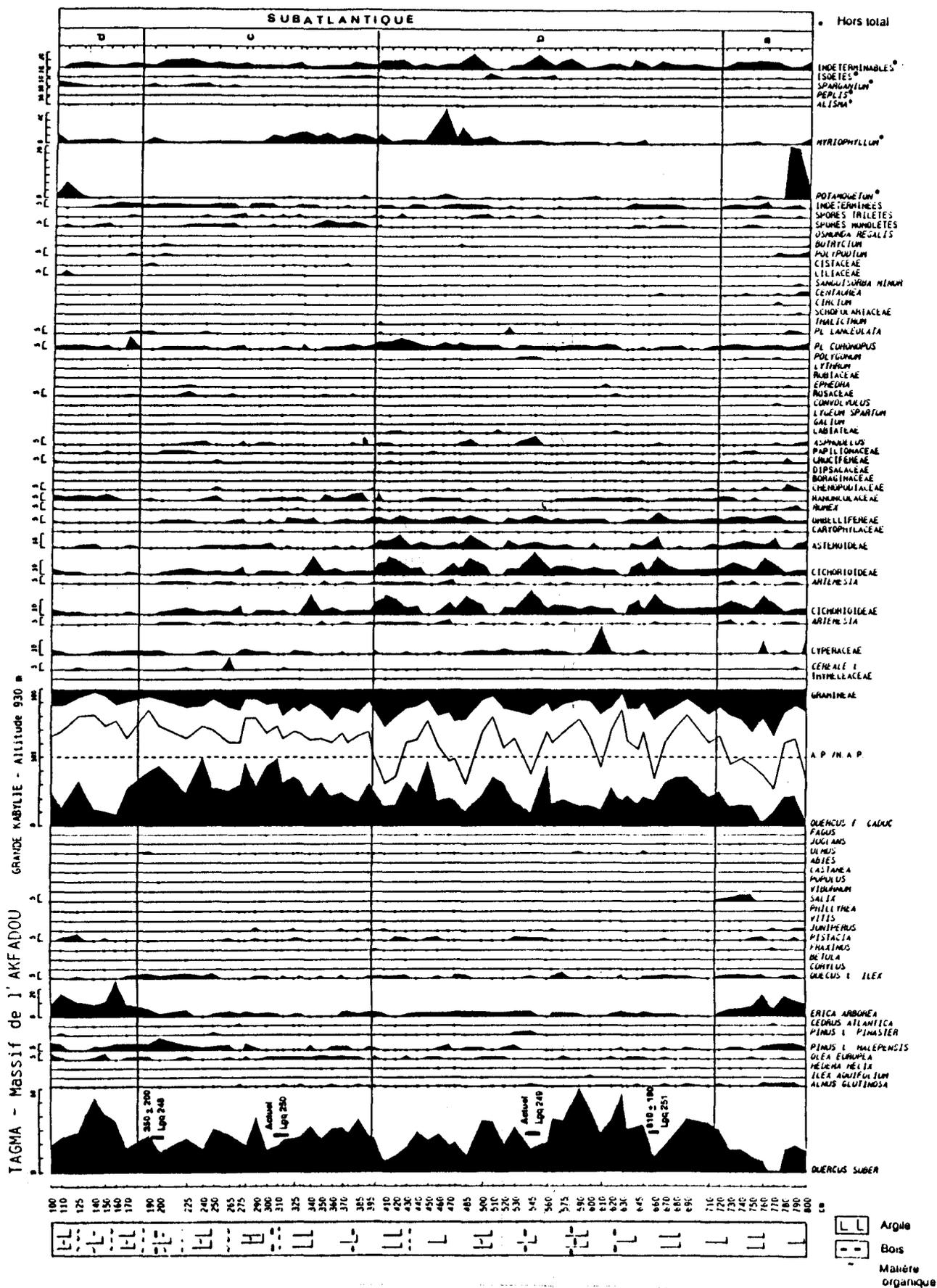


Figure 6.- Diagramme pollinique de Tagma

dées, les Astéroïdées, les Umbellifères, *Plantago* type *coronopus*, sont présents en courbe continue. L'observation de nombreux débris charbonneux microscopiques dans certains niveaux (800 cm et 770 cm) constituent des signes supplémentaires de cette intense activité anthropique qui débute par la mise à feu des forêts pour une exploitation pastorale puis agricole.

L'ouverture de la forêt permet un meilleur écho pollinique de *Cedrus*, *Fraxinus* et *Juniperus*. En fin de phase nous assistons à une reconstitution de la forêt qui reste néanmoins assez ouverte.

- **Zone b** : Elle correspond à une certaine baisse du chêne liège et une diminution importante des Composées et des Umbellifères. La limite de cette zone fixée au niveau 395 cm,

Le rapport A.P./T est très variable. Des phases de reconstitution de la forêt (augmentation des fréquences polliniques des chênes et augmentation de A.P.) se succèdent à des phases de déforestation caractérisées par un faible pourcentage de A.P. qui permet une meilleure expression pollinique de *Pistacia*.

Les herbacées telles que les Cichorioidées, Astéroïdées, Umbellifères et *Plantago* type *coronopus* jouent un rôle important. *Myriophyllum* enregistre son optimum au niveau 460 cm. Le développement des plantes aquatiques indiquerait un agrandissement du plan d'eau.

En fin de phase le rapport A.P./T est à un niveau bas, la fréquence des chênes diminue ; les aquatiques régressent, et les herbacées (Graminées, Composées, *Artemisia*, *Plantago coronopus*,...) marquent également une baisse de leur fréquence pollinique vers la limite séparant la zone suivante.

- **Zone c** : Les deux chênes maintiennent des fréquences polliniques notables. La limite supérieure 200 indique une phase où le chêne zeen connaît une certaine dominance vis-à-vis du chêne liège,

Les notations de *Pistacia* sont moins importantes, celles de *Pinus* type *halepensis* s'élèvent en fin de phase.

La fréquence pollinique de certains N.A.P. (*Artemisia*, Cichorioidées, Astéroïdées, Umbellifères et *Plantago coronopus*) marque une diminution. Les spores monolètes d'abord puis *Sparganium* ensuite enregistrent un optimum durant cette phase.

Le rapport A.P./T reste constamment élevé (60%). Tout au tour du site, la forêt se reconstitue, se referme et se stabilise. Les activités anthropiques, toujours présentes, diminuent ou s'éloignent.

Les incendies indiqués par la présence de débris charbonneux vers la fin de la zone n'ont pas eu l'impact initial sur le rapport A.P./T qui est resté supérieur à 60% grâce au taux élevé du chêne zeen moins sensible au feu que le chêne liège.

- **Zone d** : Dans cette dernière zone très proche de l'état actuel de la végétation, nous enregistrons un recul de la zéenaie devant la subéraie à *Erica* qui connaît un développement plus important que durant la première phase. *Olea* et *Pinus* type *halepensis* sont présents en courbe continue avec des fréquences plus élevées.

Les fréquences des Graminées diminuent légèrement. La courbe des Cypéracées se maintient. Les fréquences des Cichorioidées, Astéroïdées, Umbellifères continuent à diminuer dans ce milieu encore forestier. *Potamogeton* et *Sparganium* enregistrent un léger développement en fin de diagramme.

La régression de la chénaie caducifoliée devant la subéraie n'a pas changé la physionomie du paysage qui reste un milieu forestier plus ou moins ouvert, marqué par la dominance d'une chénaie mixte à *Erica*. malgré la présence d'incendie, la pression humaine continue d'être moins importante qu'en a et b.

DISCUSSION

Les quatre datations au ¹⁴C montrent bien que cette séquence sédimentaire du lac Tagma se situe au dernier millénaire. Les variations de A.P./T dans le diagramme traduisent des successions de périodes d'exploitation et d'abandon des forêts autour du marais dans un environnement régional jamais très fortement déboisé comme c'est encore le cas de nos jours.

Du fait de la prédominance de l'action de l'homme, il est à peu près impossible de tirer des indications climatiques évidentes d'un tel diagramme. Cependant la zone c montre d'abord une augmentation des taxons aquatiques du plan d'eau, puis une progression des chênes à feuillage caduc au détriment de *Quercus suber*. Durant cette période plus forestière, la fréquence des herbacées est plus faible qu'initialement et la sédimentation devient plus organique. Ceci pourrait être interprété comme un indice d'une augmentation des précipitations.

Le diagramme témoigne d'un apport pollinique lointain d'origine septentrionale (*Corylus*, *Betula* et *Fagus*), un autre taxon d'origine essentiellement méridionale (*Lygeum spartum*, qui est une graminée steppique) est également noté.

CONCLUSIONS

Dans la mesure où les diagrammes présentés constituent les toutes premières analyses polliniques au nord de l'Algérie, leur interprétation détaillée, notamment en termes d'éventuels changements climatiques, demande une grande prudence, faute d'éléments de comparaison suffisamment proches, d'autant que le diagramme de la Châtaigneraie montre un cas exceptionnel d'une stabilité dynamique d'une formation forestière, la chênaie caducifoliée, qui est restée dominante depuis au moins neuf millénaires ; cela indiquerait que le site est resté dans le même étage bioclimatique perhumide en dépit de quelques variations du milieu peu aisées à interpréter. Ceci oppose les montagnes kabyles aux régions septentrionales de la Méditerranée où ce n'est parfois qu'à la fin du Préboréal que la chênaie caducifoliée progresse et où surtout à moyenne altitude les taxons montagnards relaient la chênaie après 8000 BP (TRIAT-LAVAL, 1978).

La présence d'une cédraie près du site est attestée durant deux épisodes antérieures à 7960±150 BP. L'étage de végétation du cèdre existait donc dans l'Akfadou et son retrait du massif s'est effectué dès le début de l'Atlantique. Si l'on compare ces données à celles existant dans les autres régions du Maghreb, nous pouvons déduire que ceci constitue le plus vieux témoignage de la présence du cèdre au Maghreb. Dans le Rif (REILLE, 1977) la cédraie est signalée depuis ce qui est supposé fin Boréal jusqu'au Subboréal (Diagramme de la Daya Abartète). Dans le Moyen Atlas (LAMB *et al.*, 1989) la cédraie ne s'installe qu'à partir de 4000 BP (diagramme de Tigalmamine). A Dar-Fatma en Kroumirie (BENTIBA et REILLE, 1982), si le cèdre n'est pas présent durant le Subatlantique et le Subboréal, les notations d'*Abies* et de *Cedrus* enregistrées antérieurement à 19640±530 BP suggèrent une pérennité d'îlots de peuplements de ces arbres en Afrique du Nord pendant le dernier glaciaire.

Entre les deux épisodes à cèdre, le houx surtout et le chêne à feuillage caduc en partie enregistrent un important développement qui indique une phase tempérée particulièrement humide.

Durant l'Atlantique, la subéraie progresse légèrement, les précipitations sont importantes mais probablement moins élevées que durant le Boréal. Vers 6000 BP cette situation va s'inverser et s'amorce une régression de la subéraie et un développement optimal de la chênaie caducifoliée qui peut indiquer une baisse des températures ou une modification du régime. Le problème posé par un hiatus de plusieurs millénaires entre 6000 BP et 300 BP à la Châtaigneraie ne pourra être résolu que par une étude plus poussée de ce site clef. En effet l'hypothèse d'un assèchement du marais, en accord avec des observations de BERNARD et REILLE (1988) dans le Haut Atlas marocain ou de RITCHIE (1984) dans les hauts-Plateaux orientaux d'Algérie s'accorde mal avec le diagramme pollinique.

En tout état de cause la confrontation avec l'ensemble encore modeste des données disponibles en Afrique du Nord montre que les modèles climatiques établis pour les zones sahéliennes plus méridionales, indiquant une crise d'aridité entre 18000 BP et 6000 BP (ROGNON, 1987), puis un optimum humide entre 6000 BP et 4000 BP (LAMB *et al.*, 1989 ; RITCHIE, 1984) ne peuvent être transposées aux chaînes côtières. Cette divergence montre bien l'importance d'une extension des recherches pollenanalytiques au Maghreb.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre d'accords de coopération interuniversitaires associant l'URBT et le Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie de l'Université d'Aix-Marseille III ;

Mes vifs remerciements vont à toute l'équipe marseillaise avec qui j'ai eu le plaisir de travailler et de discuter ; j'exprime ma gratitude à Mr J.-L. de BEAULIEU qui a sondé avec nous et suivi de près toutes les étapes de notre travail. Mr REILLE nous a consacré beaucoup de son temps pour la détermination du pollen et l'interprétation des spectres.

Je remercie Mr FONTUGNES, du Laboratoire des Faibles Radioactivités (CNRS) au CEA de Gif-sur-Yvette et Mr LAFONT, de l'Institut de Géologie du Quaternaire de Marseille-Luminy pour leurs indispensables datations radiométriques.

Je remercie également Mr MESSAOUDENE, responsable de la station de YACOUREN (INRF), qui nous a guidé dans la région et avec qui nous avons découvert ce rare site clé de la Châtaigneraie.

BIBLIOGRAPHIE

- AIME S., BONIN G., LOISEL R. & SAOUDI H., 1986.- Notes phytosociologiques nord africaines ; contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien. *Ecol. Mediterranea*, XIII (3-4), 113-131.
- BAGNOULS L. & GAUSSEN G., 1953.- Saison sèche et indice xérothermique. *Bull. Soc. Hist. Nat.*, Toulouse, 88 : 193-239.
- BARRY J.P., CELLES J.C. & FAUREL L., 1976.- Notice de la carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques, feuille d'Alger, éch. 1/1000000, C.R.B.T., Alger, 42 p.
- BASTIN B. & COUTEAUX M., 1966.- Application de la méthode de Frenzel à l'extraction des pollens dans les sédiments archéologiques pauvres. *L'Anthropologie*, 70(1-2) : 201-203.
- BEAULIEU J.-L. de & REILLE M., 1978.- Quelques moyens de sondage en usage chez les pollenanalystes : étude comparative de diagrammes. *Ann. des Mines de Belgique*, 6 : 137-145.
- BENTIBA B. & REILLE M., 1982.- Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*, VIII (4) : 75-86.
- BERNARD J. & REILLE M., 1987.- Nouvelles analyses polliniques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. *Pollen et Spores*, XXIX (1-2-3) : 225-240.
- EMBERGER L., 1955.- Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Géol. Bot. Zool. Fac. Sc. Montpellier*, (7), 3-43.
- ERDTMAN G., 1936.- New methods in pollenanalysis. *Svensk. bot. Tidskr.*, 30-2 : 154-164.
- FRENZEL B., 1964.- Zur pollenanalyse von losen. Untersuchungen der loess-profile von Oberfellabrunn und tillfried (Niedoroster reich). *Eiszeitalter u. gegenwart*, (15) : 5-39.
- GAUTHIER-LIEVRE L., 1937.- Recherche sur la flore des eaux continentales de l'Afrique du Nord. *Bull. Hist. Nat. de l'Afr. Nord*, mém. h.s., 299 p.
- KHELIFI H., 1987.- Contribution à l'étude phytocéologique et phytosociologique des formations à chêne liège dans le NE algérien. Thèse magister, USTHB, Alger, 151 p.
- GOEURY C. & BEAULIEU J.-L. de, 1979.- A propos de la concentration du pollen à l'aide de la liqueur de thoulet dans les sédiments minéraux. *Pollen et Spores*, 21 (1) 2 : 239-251.
- LAPIE G., 1909.- Etude phytogéographique de la Kabylie du Djurdura. Thèse de Doct. ès Sc., Paris, 156 p.
- LAMB H.H., 1965.- The early medieval warm epoch and its sequel. *Paleogeogr., Paleoclimat., Paleoecolo.*, (1) : 13-37.
- LAMB H.F., EICHER U. & SWITSUR V.R., 1989.- An 18000 year record of vegetation, lake-level and climatic change from Tigalmamine, Middle Atlas, Marocco. *Journal of biogeogr.*, 16 : 65-74.
- LE ROI LADURIE E., 1967.- Histoire du climat depuis l'an mil. Flammarion, Paris, 376 p.
- QUEZEL P., 1956.- Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuillages caducs d'Algérie. *Mem. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord*, 1.
- REILLE M., 1975.- Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation de la montagne corse. Thèse ès sc., AIX-MARSEILLE, 206 p., 44 diagr., 5 pl.
- REILLE M., 1976.- Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains : premiers résultats. *Suppl. Bull. AFEQ*, 50 : 53-76.
- REILLE M., 1977.- Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). *Suppl. Bull. AFEQ*, 50 : 53-76.
- REILLEM., 1988.- Recherches pollenanalytiques sur le littoral occidental de corse, région de Galeria : la place naturelle d'*Erica arborea* et

- de *Quercus ilex*. Tr. sc. du parc nat. régional de Corse, n° 18 : 53-75.
- RITCHIE J.C., 1984.- Analyse pollinique de sédiments holocènes supérieurs des Hauts - Plateaux du Maghreb oriental. *Pollen et Spores*, 26 : 489-496.
- SAADI F., 1988.- Image pollinique récente des steppes à armoises marocaines. DEA d'écologie méditer. (Palynologie), Univ. Aix-Marseille III, 52 p.
- SALAMANI M., 1990.- Contribution à l'étude de la végétation actuelle et passée (holocène) du massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie) Algérie. Thèse de Magister, USTHB, Alger, 154 p.
- SELTZER P., 1946.- Le climat de l'Algérie. *Trav. Inst. Météor. et Phys. du Globe*, Alger, 219 p.
- TRIAAT-LAVAL H., 1978.- Contribution pollénalytique à l'histoire tardiglaciaire de la végétation de la basse vallée du Rhône. Thèse Doc. ès Sc., Univ. Aix-Marseille III, 343 p., 3 tabl., 29 diag.
- ZERAIA L., 1981.- Essai d'interprétation comparative des données écologiques, phénologiques et de production subéro-ligneuse dans les forêts de chêne liège de Provence cristalline et d'Algérie. Thèse Aix-Marseille III, 367 p., annexes.
-

Phytosociological investigation of vegetation of wind-eroded areas of Eastern Anatolia

Adem TATLI*

ABSTRACT

Three new associations were described in the area : *Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae*, *Stipagrostido plumosae-Ephedretum majoris* and *Oligochaeto divaricati-Lepidietum vesicarii*. All of these associations were attached to a new alliance : *Euphorbio armeni-Oligochaetion divaricatae*, in the order *Onobrychido-Thymetalia leucostomi* Akman, Ketenoglu and Quézel 1986, belonging to the class *Astragalo-Brometea* Quézel 1973. The relationship of the vegetation units of their environment is outlined.

KEY WORDS : Eastern Anatolia, vegetation, wind-eroded, phytosociology

RESUME

Trois nouvelles associations ont été décrites dans la région : l'*Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae*, le *Stipagrostido plumosae-Ephedretum majoris* et l'*Oligochaeto divaricati-Lepidietum vesicarii*. Toutes ces associations sont à rattacher à une nouvelle alliance : l'*Euphorbio armeni-Oligochaetion divaricatae*, lui-même appartenant à l'ordre de l'*Onobrychido-Thymetalia leucostomi* Akman, Ketenoglu et Quézel 1986, dépendant de la classe de l'*Astragalo-Brometea* Quézel 1973. Les relations entre ces unités de végétation et leur environnement est souligné.

MOTS-CLES : Est de l'Anatolie, végétation, érosion éolienne, phytosociologie

INTRODUCTION

There are two areas strongly influenced by wind-erosion in Turkey were studied. One is the Karapinar vicinity around the Great Konya Basin in the Central Anatolia plateau and the other is Dogu Igdır plain in Eastern Anatolia.

Because vegetation plays a very important role in stabilising sand dunes, some ecological and phytosociological investigations have been made on the wind-eroded area in Central Anatolia (BIRAND, 1969 et 1970; KHAN, 1976; CETIK 1985). However, no phytosociological or phytocological studies have yet been conducted in wind-eroded areas of Eastern Anatolia.

A brief description of the area

The studied area is located in the eastern part of Anatolia. It is surrounded by the Russian border to the north, and the Aras Valley and Persian border to the south-east. The Zor (2869 m) and Agri (5165 m) mountains form the southern

border (figure 1). The altitudinal range of the area varies between 800 and 1000 m.

Igdır plain is divided into two parts by lava flows from Agri mountain to the north at Tasburun village. The eastern part is named «Dogu Igdır Ovasi», and the western part is named «Bati Igdır Ovasi». Wind erosion takes place from the south-eastern part of the Dogu Igdır plain to the northern foot of Agri mountain.

Because, most of the protective plant cover on the sandy soils has been damaged by locals collecting fuel for cooking and heating their houses, as well as by overgrazing, the area is susceptible to severe wind erosion. This area of severe erosion covers approximately 13500 hectares (CELEBI, 1981).

The soil Survey Department of the Agriculture Ministry started a project in 1971 to control erosion on the Igdır plain. Some parts of the area are fenced with barbed wire. Grazing and removal of woody plants are forbidden.

* Seluk Univer. Fen Fak. Biyoloji Bl. Konya/Türkiye.

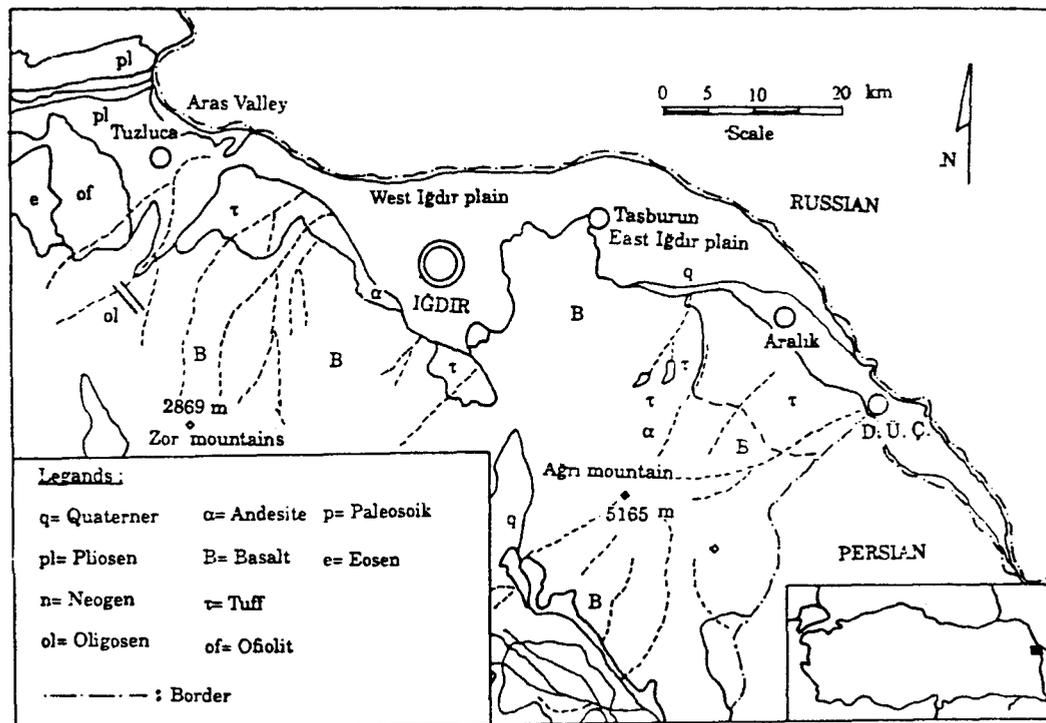


Figure 1.- Geological map of the studied area

MATERIALS AND METHODS

Vegetation types were described in the field, and association tables constructed using the traditional methods of Braun-Blanquet (BRAUN-BLANQUET, 1964). The units described were classified according to the system of vegetation nomenclature advocated by BARKMAN *et al.* (1986). Nomenclature for flowering plants follows DAVIS (1965-1988). The meteorological data presented in Table 1a and 1b were obtained from Meteoroloji Genel Müdürlüğü (1984). Soil samples were collected from the top 75 cm of profiles in the different vegetation types, where sociological relevés had been taken. The samples

were air-dried and subjected to a preliminary mechanical analysis to determine the percentages of gravel and coarse particulate materials. After mixing and homogenizing through a sieve with a 2 mm mesh diameter, the following methods were used to analyse the various mechanical and chemical characteristics of the samples: texture, using the hydrometer method of BOUYOCOS (1962); pH, using a Beckman pH meter and a 1:2.5 soil to water suspension; available phosphate by the Olsen Method (BLACK *et al.* 1965) using sodium bicarbonate extracts; and organic matter by the SMITH-WELDON (1941) method. The results of the analyses are presented in Table 2.

Table 1a
The average and extreme climatic values of Igdir in the period from 1940 to 1980

Meteorological elements	Observation periods (years)	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Yearly
Mean temperature (C°)	40	3.6*	1.0*	5.4	12.2	17.9	21.7	25.6	24.8	19.2	12.0	5.6	0.3*	11.6
Maximum mean temp.	40	13.01	15.86	21.03	28.81	32.13	36.08	38.12	37.97	34.66	27.68	19.56	13.74	26.55
Minimum mean temp.	40	24.54*	22.79*	9.42*	2.74*	4.22	7.49	11.65	10.16	5.46	3.29*	8.76*	17.84*	4.21*
Mean rainfall (mm)	44	16.2	13.5	19.5	26.2	43.0	31.3	12.0	9.0	11.7	22.3	16.7	12.4	233.8
Mean rel. humidity (%)	19	71	66	60	59	58	55	53	54	60	68	73	76	63

* Minus values (-).

Table 1b
Seasonal distribution of rainfall

Station	Observation period	Spring		Summer		Autumn		Winter		Yearly (mm)
		total (mm)	%							
Igdir	40	88.5	29.5	52.2	22.3	50.7	21.7	42.3	18.1	233.8

Table 2
Soil characteristics of the vegetation in the wind eroded area

Vegetation types	Sample n°	Depth cm	E.C. x10 ³ in extract	pH	CaCO ₃ %	P ₂ O ₅ kg/dk	Boron ppm	Org. matter %	Sand % of <2mm	Silt %	Clay %
Achillo-	47	0-15	1.00	7.15	0.16	0.30	0.90	0.76	83.78	12.04	4.18
		15-30	1.25	7.14	0.10	0.30	1.50	1.04	81.75	14.07	4.18
		30-60	1.30	6.83	0.16	2.05	1.60	0.93	87.79	8.03	4.18
	59	0-15	0.70	7.74	0.16	5.55	1.68	1.04	77.71	14.08	8.21
		15-30	0.50	7.38	0.16	9.71	1.74	1.97	73.55	16.38	10.07
		30-60	1.10	7.21	0.48	0.30	0.83	0.87	75.63	18.16	6.21
	62	0-15	1.00	7.30	0.16	0.41	1.60	0.87	91.48	4.18	4.34
		15-30	0.83	7.20	0.10	0.41	0.45	0.81	91.81	4.01	4.18
		30-60	0.60	7.02	0.16	2.05	0.45	0.76	89.80	8.03	2.17
Ephedretum distachyae atraphaxetosum	63	0-15	4.49	6.95	0.10	2.41	0.50	0.87	77.10	17.42	5.48
		15-30	5.39	7.13	0.10	2.55	0.90	0.46	70.98	21.50	7.52
		30-45	3.59	7.41	0.10	1.22	1.40	0.67	54.74	29.63	15.63
spinosae	64	0-15	5.39	7.34	0.10	2.16	1.20	0.81	73.12	21.40	5.47
		15-30	4.87	7.56	0.10	1.72	1.32	0.80	79.13	17.41	3.46
		30-45	4.99	7.42	0.10	0.80	1.50	0.73	54.80	35.66	9.54
	116	0-5	4.33	7.73	0.63	0.30	1.30	0.10	93.83	3.29	2.88
Stipagrostido-Ephedretum majoris	127	5-75	5.33	7.88	0.63	1.64	0.40	0.10	87.80	9.32	2.89
0-5		5.11	7.84	0.63	1.03	1.10	0.10	77.78	17.33	4.89	
5-75		5.67	7.95	0.58	1.23	0.80	0.10	81.66	15.44	2.90	
	104	0-5	3.89	7.74	0.63	0.41	1.50	0.12	75.67	21.43	2.90
		5-30	3.89	7.85	0.48	1.03	0.32	0.10	71.61	21.45	6.94
	106	0-10	5.44	7.65	0.63	0.30	0.53	0.10	77.72	15.36	6.92
Oligochaeto-Lepidietum vesicarii	108	0-5	4.11	7.76	0.32	1.03	1.10	0.10	77.70	15.37	6.92
5-30		4.78	7.67	0.48	1.23	1.00	0.10	77.67	15.40	6.93	
	113	0-5	3.89	7.82	0.32	1.03	0.80	0.10	81.80	13.31	4.90
		5-15	4.00	7.70	0.48	0.30	1.20	0.10	75.57	15.45	8.98

CLIMATE AND SOILS

The climate of the area differs from the climate of Eastern Anatolia. It is one of the driest parts of Turkey. The average annual precipitation is very low (233.8 mm). About 29 % of the rainfall occurs in spring. During the growing season, the amount of rainfall normally varies from 52 to 88 mm and is not sufficient for plant growth. On the highest mountain, Agri (5165 m), snow lies throughout summer. The mean annual temperature is 11.6°C. The highest absolute maximum and lowest minimum mean temperatures, in July/August and December/January respectively, are given in Table 1a. The drought indices of De Martonne are 11.9 in Iğdir and 10.7 in D.U.C. (Devlet Uretme Ciftligi). Rainfall is least in winter; the precipitation regime is therefore; «Spring-Summer-Autumn-Winter». Emberger's drought index shows an arid Mediterranean character (AKMAN and KETENOGLU, 1986). The main frost period extends from December to February, but frost may occur as early as October and as late as May. In summer, relative

humidity is about 37 %, and often reaches 81 % in winter at Iğdir. In D.U.C., the relative humidity is low (31 %) and evaporation is high. In D.U.C. the dominant wind direction is from the northwest, which causes dust storms that are disagreeable and destructive. While in Iğdir southwestern and W.N.W. winds occur. Westerly storms occur mainly in winter and in summer and cause a steady move of the shifting sand dunes. The wind attains speeds of 27 m/sec or more.

Annual and seasonal evaporation is of utmost importance in Iğdir. Evaporation in a certain period depends on temperature, relative humidity and wind velocity. Because of the dry air and the warm summer days, evaporation is high. Annual total evaporation from a free water surface is about 1094 mm in Iğdir.

Soils of the area studied are mainly volcanic ash, but where the slope angle increases, skeletal lithosols predominate. Structure of the soil is generally sandy and loamy. Chemical characte-

ristics of the soils are of particular interest (Table 2). The pH ranges from mildly acidic values of 7.0 to moderately basic values of 8.0. Most of the plant associations are confined to poor soils with insufficient phosphorus pentoxide and organic matter and low salt contents. However, soils of D.U.C. are mainly alluvial alternating with volcanic ash. Also, most of the Igdir plain, except the east part, has soils which show clear differentiation, are rich in salt, and are calcareous.

The active sand dunes have very little vegetation and are very dry sand-desert like areas.

VEGETATION

The studied area lies in the Irano-Turanian region of East Anatolia, and is dominated by Irano-Turanian elements.

The area of Aralik and Tasburun is occupied by halophytic vegetation which has been grouped into six associations (TATLI and ISTANBULLUOGLU, 1986).

Abundance and coverage of the vegetation in the area mostly depends upon the total annual precipitation and upon grazing. Xerophytic plant communities are widespread. Some dwarfed, sparsely scattered shrubs, such as *Tamarix parviflora*, *Rhamnus pallasii* and *Trachomitum venetum* subsp. *sarmatiense* are found near the Aras Valley and around the buildings of D.U.C., while *Ephedra distachya*, *E. major*, *Noaea mucronata* subsp. *mucronata* and *Atraphaxis spinosa* are common in the wind eroded area.

In the studied area some irrigated plantations such as *Robinia pseudacacia*, *Elaeagnus angustifolius*, *Cerasus vulgaris*, *Pinus sylvestris*, *Ulmus* sp. and *Fraxinus oxyphylla* have been planted.

Three sand dune communities and one subassociation were described in the area studied. Detailed descriptions of these associations are given :

1. *Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae* ass. nova (Table 3)

This association occurs on the volcanic ash and tuffs south and southwest of Kulukent and Gödekli villages (figure 2). The soils of the association are sandy and loamy in texture, and have a slightly alkaline character. Organic matter is poor.

This association is characterized by the dominance of *Ephedra distachya*, *Achillea tenuifolia*, and presence of *Nepeta meyeri*, *Astragalus shel-*

kovnikovii, *Scrophularia nachitschevanica*. The two main components of the alliance *Euphorbio-Oligochaetion divaricatae* are *Stipa hoheackeriana* and *Stipagrostis plumosa* (Table 3).

Herb cover varies from 5 to 40 % and their height averages about 80 cm. Both the herbaceous and shrub cover are much greater in stands occurring in protected areas than in open places exposed to cutting and grazing. However, the number of species in the open area is greater than in the protected areas.

In phytogeographical terms, 71.4 % of the species are representative of the Irano-Turanian element and 28 % are of common distribution. In all, 17.6 % of the total species recorded in the stands of the association are members of the Gramineae, 17.6 % of the Compositae, 10.7 % of the Chenopodiaceae, 10.7 % of the Cruciferae, 7.2 % of the Boraginaceae.

Holotype : Table 3, quadrat n° 47.

This association has one subassociation *atraxetum spinosae* localized south of Karahacili and Kulukent villages, and is more widespread on the more stable soils than the typical subassociation. The soils of the subassociation are sandy loam and loamy sand with a mean pH value of 7.3.

The subassociation is characterized by *Atraphaxis spinosa* and *Helichrysum arenarium* subsp. *rubicundum*. The cover of the shrub layer varies between 10 and 45 %, and herb cover is about 15 %. The life form structure of the subassociation is dominated by perennial herbs (52.2 %), the therophytes and the nanophanerophytes percentages are 34.8 % and 13 % respectively contribution of the Irano-Turanian element is 69.6 %.

Holotype : Table 3, quadrat n° 66.

2. *Stipagrostido plumosae-Ephedretum majoris* ass. nova (Table 4)

This association developed on the north-facing slopes south of Gödekli and Emince villages at altitudes between 860-900 m (figure 2). It is characterized by *Ephedra major* and *Stipagrostis plumosa* and the characteristics of the higher units such as *Euphorbia armena*, *Erysimum tomentosum* and *Noaea mucronata*.

Cover of the shrub layer reaches 25 % in many places, while the herb coverage ranges from 5 to 15 %. Forty-seven percent of the species in the association are annual. The number of species in each stand varies between 3 and 10 with members of the Compositae, Gramineae

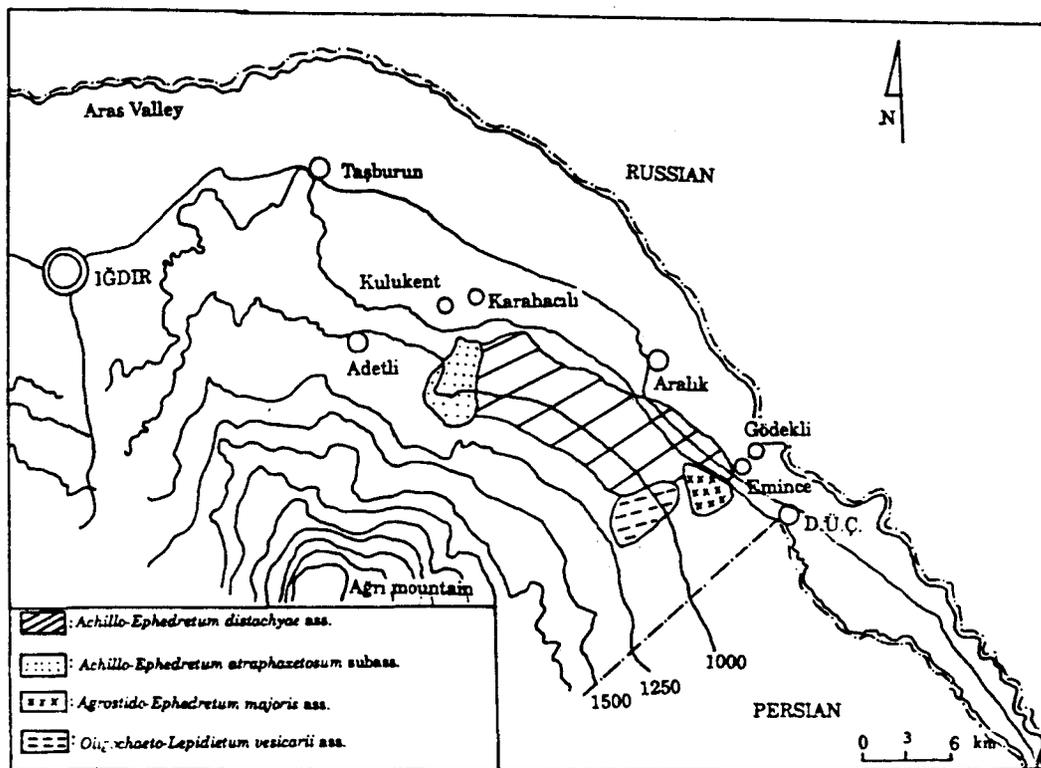


Figure 2.- The distribution of the associations at the wind eroded area

and Chenopodiaceae occurring in approximately same ratios (20 %). Sixty percent of the species in the association are Irano-Turanian.

Holotype : Table 4, quadrat n° 126.

3. *Oligochaeto divaricati-Lepidietum vesicarii* ass. nova (Table 5)

This association occurs on the north and north-west-facing slopes with moderate inclinations to the south of Gödekli village, at about 950 m (figure 2). The soil of the association is loamy and sandy in texture. The soil is moderately alkaline and pH varies from 7.7 to 7.9.

Species such as *Oligochaeta divaricata* and *Lepidium vesicarium* characterize this association. In this group the characteristic *Astragalobrometea* is well represented with a higher degree of constancy and cover abundance.

Twenty-one percent of the total species of the association are members of the Gramineae. Coverage of the shrub and herb layers varies from 5 to 20 % and 5 to 15 % respectively. The life form structure of the association is dominated by perennial herbs (53 %). Average species number in the stands of the association is 9.

Holotype : Table 5, quadrat n° 107.

DISCUSSION

The stands of the *Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae* were chosen from protected and open places. Cover percentage of the shrub and herb layers reach 80 and 40 % in the protected vegetation, while they reach 45 and 10 % respectively, in the unprotected localities because of cutting and grazing. However, the average species number in the unprotected stands is more than in the closed districts. This larger species number may be due to greater sand movement, and to animals mixing seeds with soil in the barren areas.

The *Achillo-Ephedretum distachyae* is well developed on volcanic ash. In this association, *Ephedra distachya* occurs in the form of a small bush 1-2 m high and covering about 4 m², and has proven to be a good soil binder.

The *Achillo-Ephedretum atraphaxetosum spinosae* is found on the comparatively higher, stony, sandy soils, which are more stabilized than the typical subassociation. The *Stipagrostido-Ephedretum majoris* is confined to poor sandy soils, and the average species number in its stands is less than in the other associations.

The *Oligochaeto-Lepidietum vesicarii* was

Table 3
Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae ass. nova

Quadrat n°	45	46	47	48	49	50	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	51	
Area (m ²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	
Altitude (m)	830	830	830	830	830	835	850	860	860	860	865	870	865	870	860	850	850	930	910	890	880	860	840	
Shrub cover (%)	65	55	80	50	80	50	80	50	30	45	25	25	45	35	60	70	85	10	15	45	45	40	65	
Herb cover (%)	20	40	40	30	40	35	40	25	40	15	20	10	10	10	40	35	25	15	5	15	5	15	25	
Species number	10	9	11	12	12	6	13	14	10	10	12	12	14	16	13	8	13	13	14	14	13	9	9	
Characteristic species of the association																								
<i>Ephedra distachya</i>	34	34	44	34	44	33	44	33	23	23	23	23	33	23	34	44	34	.	12	23	12	22	33	
<i>Achillea tenuifolia</i>	12	12	+2	+2	22	+2	12	12	+2	12	12	+2	+2	+2	.	22	12	+2	+2	.	+2	+2	+2	
<i>Nepeta meyeri</i>	+1	+1	.	.	+1	+1	.	.	+1	+1	
<i>Astragalus sheikovnikovii</i>	.	.	+1	+2	.	+1	+2	
<i>Scrophularia nachitschewanica</i>	+1	+1	+1	.	.	+1	
Characteristic species of the subassociation																								
<i>Atraphaxis spinosa</i>	12	22	23	32	22	12
<i>Helichrysum arenarium</i> subsp. <i>rubicundum</i>	+2	+2	12	+2	.	.
Characteristic of the alliance <i>Euphorbio-Oligochaetion</i>																								
<i>Oligochaeta divaricata</i>	.	.	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	.	+1	+1	.	+1
<i>Stipa hohemackeriana</i>	.	.	+2	+2	.	.	12	12	22	+2	+2	.	.	.	+2	+2	.	+2	.	.	.	+2	.	.
<i>Euphorbia armena</i>	+1	+1	+1	+1	+2	+2	.	+2	+2	.	+2	+2	.
<i>Trinia scabra</i>	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1
<i>Erysimum torulosum</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.
<i>Stipagrostis plumosa</i>	12	12	12	12	.	.	.	+2	+2	12	12
Characteristics of the <i>Onobrychido-Thymetalia leucostomi</i>																								
<i>Noaea mucronata</i>	.	.	+1	+2	+2	.	.	+2	+2	+2	+2	+2	+2	.
Companions																								
<i>Bromus tectorum</i>	12	22	12	22	21	12	21	11	21	21	11	11	11	11	11	21	21	+1	11	21	11	.	11	.
<i>Erodium hoefianum</i>	.	+1	+1	+1	+1	11	11	+1	11	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	.	+1	+1	.	.	11
<i>Siumbium loeselii</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	11
<i>Apera interrupta</i>	22	22	12	.	12	22	+2	12	12	+2	+2	.	+2	.
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+2	+2	+1	+2	+2	.	.	+2	+2	.	.
<i>Logfia arvensis</i>	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	.
<i>Heliotropium dolosum</i>	+1	.	.	+1	+1	+1
<i>Senecio vernalis</i>	+1	+1
<i>Tripleurospermum elongatum</i>
<i>Centaurea pulchella</i>	+1
<i>Crepis foetida</i> subsp. <i>foetida</i>
<i>Crepis sancta</i>	+1	+1	+1	+1
<i>Kochia prostrata</i>
<i>Noaea caspica</i>
<i>Ziziphora taurica</i> subsp. <i>taurica</i>	.	.	.	+1	.	.	.	+1
<i>Allium</i> sp.
<i>Alhagi pseudoalghi</i>	+2
<i>Chenopodium botrys</i>	+1
<i>Eremopyrum orientale</i>	11
<i>Hordium turkestanicum</i>

Table 4
Stipagrostido plumosae-Ephedretum majoris ass. nova

Quadrat n°	116	117	118	119	120	121	122	125	126	127
Size of the quadrats (m ²)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Altitude (m)	860	865	870	875	875	880	880	890	895	900
Shrub cover (%)	15	15	10	15	20	20	25	10	25	15
Herb cover (%)	5	5	10	10	15	10	10	15	15	10
Species number	5	4	3	9	10	8	7	7	9	8
Characteristics species of the association										
<i>Ephedra major</i>	22	22	22	22	32	32	32	22	32	22
<i>Stipagrostis plumosa</i>	.	.	.	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1
Characteristics of the alliance <i>Euphorbio-Oligochaetion</i>										
<i>Euphorbia armena</i>	+2	+2	+2	+2	+2	.	.	+1	+1	+1
<i>Erysimum torulosum</i>	+1	+1	.	+1	+1	+1
<i>Oligochaeta divaricata</i>	+1	.
Characteristics of the <i>Onobrychido-Thymetalia leucostomi</i>										
<i>Noaea mucronata</i>	+1	+1	.	+2	+2	+2	+2	+2	+2	+2
Companions										
<i>Tribulus terrestris</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Bromus tectorum</i>	+2	+2	.	+1	+1	+2
<i>Senecio vernalis</i>	.	.	.	+1	+1	+1	+1	.	+1	.
<i>Heliotropium dolosum</i>	+1	.	+1	.	.	+1
<i>Ceratocarpus arenarius</i>	+1	.	.	+1
<i>Poa bulbosa</i>	+2	+2
<i>Ephedra distachya</i>	+2
<i>Salsola tragus</i>	.	.	.	+1

Table 5
Oligochaeto divaricati-Lepidietum vesicarii ass. nova

Quadrat n°	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	115
Size of the quadrats (m ²)	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
Altitude (m)	1010	1005	1000	995	990	985	980	960	930	920	910	890	880	880
Shrub cover (%)	15	10	15	10	5	20	15	20	15	10	5	5	5	15
Herb cover(%)	10	10	10	15	10	15	15	15	10	10	5	10	5	10
Species number	6	7	9	8	9	8	13	9	6	8	13	11	12	6
Characteristics species of the association														
<i>Oligochaeta divaricata</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Lepidium vesicarium</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	.	.	+1	.	.	.
Characteristic of the alliance <i>Euphorbio-Oligochaetion divaricatae</i>														
<i>Euphorbia armena</i>	+1	+2	+2	+2	.	.	.	12	+2	+1
<i>Erysimum torulosum</i>	.	+1	+1	+1	.	.	.	+1	+1	+1
<i>Trinia scabra</i>	.	.	+1	+1	+1	.	.	+1	.	.	+1	.	.	.
<i>Stipa hohenackeriana</i>	+2	+2	.	.	.	+2	+2	.	.
Characteristic of the alliance <i>Euphorbio-Thymetalia leucostomi</i>														
<i>Noaea mucronata</i>	21	21	21	21	12	22	22	22	22	22	12	12	12	22
Companions														
<i>Heliotropium dolosum</i>	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Senecio vernalis</i>	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1	+1
<i>Logfia arvensis</i>	+1	11	+1	+1	+1	+1	+1	.	+1	+1	+1	.	.	.
<i>Kochia prostrata</i>	.	.	+1	+2	+2	+2	+2	+2	+2	.
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	11	.	.	.	+2	.	+2	+2	+2	+2	+2	.
<i>Helichrysum arenarium</i> subsp. <i>rubicundum</i>	+2	.	+2	.	.	+2	+2	.	+2	.
<i>Carex stenophylla</i> subsp. <i>stenophylla</i>	12	+2	.	.	+2	.	.	.
<i>Tribulus terrestris</i>	+1	+1	+1	.
<i>Salsola tragus</i>	+1	+1	.
<i>Schismus arabicus</i>	+2	+2
<i>Dianthus crinitus</i>	+1	.
<i>Nepeta meyeri</i>	.	.	.	+1

found on sandy soils with pebbles. *Ephedra major* which is the characteristic species of the *Stipagrostido-Ephedretum majoris*, also occurs in the *Ephedro-Stipetum pulcherrimae* on serpentine rocks in Central Anatolia, while *Noaea mucronata* also characterizes the *Noaetum mucronatae* at Karapinar (KHAN, 1976 ; CETIK, 1985). Floristic similarities are very few between these associations.

From the phytosociological point of view, these three associations were included in the *Euphorbio-Oligochaetion divaricatae* alliance. The characteristic species of this new alliance show a higher constancy and dominance within the as-

sociations. The following species characterize the alliance :

<i>Oligochaeta divaricata</i>	<i>Lepidium vesicarium</i>
<i>Stipagrostis plumosa</i>	<i>Erysimum torulosum</i>
<i>Stipa hohenackeriana</i>	<i>Euphorbia armena</i>
<i>Trinia scabra</i>	

In these associations, some characteristics of *Onobrychido-Thymetalia leucostomi* and of *Astragalo-Brometea* such as *Noaea mucronata*, are the same here as in Central Anatolia (KETENOGLU *et al.*, 1983 ; AKMAN *et al.*, 1984 ; AKMAN, 1986). Therefore these associations should be included in these units. The classification is as follows :

Class : *Astragalo-Brometea* Quézel, 1973

Order : *Onobrychido armeni-Thymetalia leucostomi* Akman et al., 1984

Alliance : *Euphorbio armeni-Oligochaetion divaricatae* all. nova

Associations :

- 1) *Achillo tenuifoliae-Ephedretum distachyae* ass. nova
Achillo-Ephedretum atraphaxetosum spinosae subass. nova
- 2) *Stipagrostido plumosi-Ephedretum majoris* ass. nova
- 3) *Oligochaeto divaricati-Lepidietum vesicarii* ass. nova.

REFERENCES

- AKMAN, Y., KETENOGLU, O., QUEZEL and DEMIRORS, M. (1984). A syntaxonomic study of steppe vegetation in Central Anatolia. *Phytocoenologia*, 12 (4), 563-584, Stuttgart.
- AKMAN, Y. KETENOGLU, O. and QUEZEL, P. (1986). A new syntaxon from Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea*, Tome XI (Fascicule 2/3).
- AKMAN, Y. and KETENOGLU, O. (1986). The climate and vegetation of Turkey. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 89 B, 123-134.
- BARKMAN, J.J., MORAVEC, J. and RAUSCHERT, S. (1986). Code of phytosociological nomenclature. *Vegetatio*, 67 : 145-195.
- BIRAND, H. (1969). Karapinar olayı ve erozyonu. *Ankara Univ. yayinlari*, n° 66.
- BIRAND, H. (1970). Die Vermutung der Artemisia steppe bei Karapinar in Zentralanatolien. *Vegetatio*, 20 : 21-47.
- BLACK, C.A., EVANS, D.D., ENSMINGER, L.E., WHITE, J.L. and CLARK, F.E. (eds.) (1965). Methods of soil analysis. Part. 2. Chemical and microbiological properties. *Amer. Soc. Agron. Madison*.
- BOUYOUCOS, G. J. (1962). Hydrometer method improved for making particle size analysis of soils. *Agron. J.*, 54 : 464-465.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der vegetationskunde*, 3 rd ed. Springer. Wien-New York, 865 pp.
- CELEBI, H. (1981). Iğdir Devlet Üretim Ciftliği Arazisinin rüzgar erozyonuna ilişkin araştırmalar. *Atatürk Univ. yay. n° 578*, Erzurum.
- CETİK, R. (1985). İç Anadolu'nun vejetasyonu ve ekolojisi. Seluk Univ. matb. Konya.
- DAVIS, P.H. (1965-1988). Flora of Turkey and East Aegean Islands, Vol. 1-10. Univers. Press. Edinburgh.
- DEVLET SU ISLERI Gn. Mdl. (1976). Iğdir ovası hidrolik etüd raporu. Ankara.
- KETENOGLU, O., QUEZEL, P., AKMAN, Y. and AYDOĞDU, M. (1983). New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. *Ecologia Mediterranea*. Tome IX, Fascicule 3-4.
- KHAN, H.M. (1976). Ecological and phytosociological studies at Konya, Karapinar, Cumra with special attention to the wind erosion of the area. Doctorate thesis (Unpublished).
- METEOROLOJİ İSL. Gn.Mdl. (1984). Ortalama, ekstrem sıcaklık ve yağış değerleri bülteni, Ankara.
- SMITH, H.W. and WELDON, M. D. (1941). A comparison of some methods for the determination of soil organic matter. *Proc. Am. Soil Sci. soc.*, 5 : 177-182.
- TATLI, A. and İSTANBULLUOĞLU, A. (1986). Iğdir ovasındaki çorak saha vejetasyonunun bitki sosyolojisi yönünden araştırılması. 8. Ulusal Biyoloji Kongresi. Vol. 1 : 54-69.

RESUMES DE THESES

Cette rubrique, nouvelle pour la Revue, est destinée à éditer les résumés de thèse des chercheurs en biologie de terrain. Ainsi, elle est ouverte aussi bien aux zoologistes, qu'aux botanistes, qu'ils traitent de l'écologie ou non, en région méditerranéenne ou non. Elle a pour but de mieux faire connaître les travaux réalisés dans le cadre des Universités.

Chaque auteur de thèse pourra présenter son travail de façon résumée, en français (ou dans les autres langues acceptées par la Revue) et en anglais, sur deux pages au total. Ces résumés doivent être accompagnés des mots-clés correspondants. Comme pour les articles soumis à la Revue, ces documents devront être fournis sur disquette, selon les mêmes normes que les articles.

Noury BENABADJI

Etude phyto-écologique de la steppe à *Artemisia herba-alba* Asso au sud de Seb dou (Oranie, Algérie)

Phyto-ecological study of the *Artemisia herba-alba* Asso steppe south of Seb dou (Oran region, Algeria)

Thèse de Doctorat (spécialité : Biologie des organismes et des populations) soutenue le 29 octobre 1991 à l'Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne, Case 461, 13397 Marseille Cedex 13, tél. 91 28 85 35)

Jury : MM. P. QUEZEL Président, C. ALCARAZ, R. LOISEL, G. METGE, L. ZERAIA

La steppe alfatière à armoise est depuis de nombreuses années en voie de régression. Les causes majeures de ce phénomène semblent être liées à une exploitation excessive des ressources offertes par cet écosystème. Ce travail, axé principalement sur les groupements à *Artemisia herba-alba* au Sud de Seb dou (Ouest algérien), repose sur la définition d'un zonage écologique tenant compte des conditions stationnelles.

L'exploitation des données climatologiques met en évidence deux saisons bien distinctes. La première longue et sèche, la deuxième brève et humide. Cette dernière se caractérise par des oscillations pluviométriques mensuelles, rythmées par de courtes périodes de sécheresse et par des chutes de pluies torrentielles. Celles-ci, enregistrées sur la plupart des stations météorologiques, augmentent avec les altitudes notamment sur la zone de Sidi Djilali. La période sèche atteint souvent une durée de neuf mois voire plus. Les effets de l'été xérotère sont atténués par l'humidité relative dont le rôle n'est pas négligeable pour l'installation d'essences xérophiles.

Ce vaste écosystème naturel est en équilibre (souvent fragile) avec le climat local, précipitations comprises entre 100 et 300 mm par an, hiver et été rigoureux. Les données climatiques de ces 20 dernières années traduisent une nette diminution des précipitations et une élévation thermique. Ces deux facteurs conjugués déplacent sensiblement l'aire des groupements à *Artemisia* vers les zones plus septentrionales. L'élevage pléthorique dans cette zone constitue un grave danger pour les dernières forêts réduites le plus souvent à des matorrals clairsemés, alors que les défrichements parfois abusifs s'intensifient. Ceci est surtout valable pour les collectivités humaines les plus importantes sur les terres les plus médiocres. Dans le domaine agricole, les conditions naturelles et humaines, foncièrement défavorables entraînent de manière significative la promotion de la mise en

valeur agro-pastoral. Les résultats toujours fort insignifiants en matière de production, malgré les efforts considérables déployés, concrétisent bien cette réalité. Partout dans la zone d'étude la sédentarisation est avancée (Seb dou-El-Aouedj-Sidi Djilali) du fait des possibilités des pratiques agricoles. Néanmoins, on peut relever que le nomadisme intégral (mouvement des troupeaux et des éleveurs) demeure la marque dominante de cette steppe.

Dominés par le nomadisme, les terrains de parcours, entrent actuellement dans une phase de déperdition qui trouve son origine dans deux pratiques humaines irrationnelles, le défrichement et le surpâturage. Nos résultats mettent en relief l'existence de trois ensembles caractéristiques de la réponse d'*Artemisia herba-alba* aux conditions écologiques locales.

En effet, la distribution des populations d'*Artemisia herba-alba*, morphologiquement différentes, n'obéit pas au hasard, mais dépend étroitement de la situation bioclimatique locale et surtout des variations de «m» (moyenne des minimas). Les expériences menées par nos soins ont bien montré que la phytomasse aérienne d'*Artemisia herba-alba* comporte un rythme de production saisonnier. L'étude concernant la phytomasse de l'Armoise révèle trois tendances de développement en relation avec les valeurs de m, la biomasse végétale atteint son maximum de production pour les valeurs de m comprises entre 0 et 3°C.

L'analyse statistique nous a permis de définir des groupes écologiques à partir de transects révélateurs de conditions locales précises. L'interprétation par l'AFC des différents groupes permet d'appréhender la complexité de l'écosystème et de préciser les affinités existant entre certains groupes écologiques. Cette analyse met en relief l'importance de la qualité des sols et du climat sur la diversité des groupes écologiques. Cette étude présente les résultats édaphologiques effectués

dans la région des hauts plateaux sud de Sebdo à ambiance bioclimatique semi-aride et aride. Si les groupes écologiques à *Artemisia herba-alba* sont liés à la nature des substrats, ils sont aussi liés au modelé topographique et microtopographique. Ce dernier exerce une action indirecte par l'intermédiaire du sol. Il semble difficile de donner un sens à tous les axes, mais il est remarquable de voir l'ensemble des éléments qui montrent fort bien la complexité des milieux steppiques.

Sur le plan édaphologique, les différentes ACP mettent en relief le rôle de la matière organique et de la granulométrie (texture fine) sur la diversité du tapis végétal, le recouvrement de ce dernier peut nuancer leur importance. La couche de battance liée à cette texture, à condition qu'elle soit recouverte d'un voile sableux, semble favorable au développement de l'espèce étudiée. Les sols permettant l'installation d'*Artemisia herba-alba* sont pour la plupart des sols d'apports. La spatialisation des différents groupes écologiques permet de réaliser la carte phyto-écologique et leur classement en fonction des facteurs fondamentaux qui les régissent.

A partir de ces données, un certain nombre de solutions susceptibles d'améliorer l'état de la zone étudiée, tout en respectant les différentes activités humaines, sont proposées. Ces solutions concernent trois secteurs ayant des productions végétales différentes (élevée, moyenne et faible), pour lesquels les groupes écologiques révèlent la possibilité de maintenir, de restaurer ou d'abandonner en l'état, les surfaces colonisées par le peuplement à *Artemisia herba-alba*. Cet appauvrissement se traduit, au niveau de la flore, par un cortège caractéristique. Nous avons pu décrire, à grande échelle, divers ensembles floristiques et, par la mise en oeuvre de transects, donc à petite échelle, 25 groupes floristico-écologiques.

Phyto-ecological study of the *Artemisia herba-alba* Asso steppe south of Sebdo (Oran region, Algeria)

The *Stipa tenacissima* and *Artemisia herba-alba* steppe has been regressing for many years. The principal causes for this phenomenon seem to be related to an excessive exploitation of the resources found in this ecosystem. This study of *Artemisia herba-alba* communities south of Sebdo (Western Algeria) is based on the definition of an ecological zoning including site conditions.

This large eco-complex is in (fragile) equilibrium with local climate which has an annual rainfall between 100 and 300 mm and harsh summers and winters. The climatic data of the past 20 years show a marked decrease in rainfall along with a thermic increase. Both of these factors have helped shift the range of *Artemisia herba-alba* towards northern regions.

The pasture lands are dominated by nomadism and are gradually being destroyed due to two irrational techniques: clearing and over-grazing. The study of *Artemisia* phytomass demonstrated three development tendencies linked with m values. Plant biomass reached its highest production for m values between 0 and 3°C. The statistical analysis made it possible to define ecological groups using transects indicating precise local conditions.

The interpretation of the different groups using correspondance analysis made it possible to understand the ecosystem's complexity and to define the affinities between ecological groups. This analysis demonstrated

On retiendra que la majeure partie d'entre eux se différencie par des espèces souvent nitrato-philes et fréquemment annuelles, témoins du degré d'évolution de la flore, donc des conditions écologiques.

Il n'en reste pas moins que l'analyse du tapis végétal associée à celle des sols a permis de montrer en particulier les liens étroits existant entre les cortèges floristiques et certaines variables édaphiques telles que l'humidité, la texture, la salinité, le taux de calcaire, etc. Nous avons également constaté que les sols de la steppe à Armoise sont caractérisés par leur pauvreté générale en éléments organiques.

La steppe à *Artemisia herba-alba* aujourd'hui, c'est donc un cortège floristique peu évolué, sur des sols pauvres, soumis à une pression humaine de plus en plus forte. Il y a donc urgence à concevoir un plan d'aménagement concerté de ces espaces, s'appuyant sur des paramètres traduisant la réalité des choses. Les cortèges floristiques, tout aussi dégradés soient-ils, témoignent des conditions biotiques et abiotiques y compris climatiques. C'est en les intégrant que nous avons avancé quelques propositions d'aménagement qui doivent être perçues comme des pistes à suivre pour tenter de sauver ce qui peut l'être encore, dans des formations végétales extrêmement fragilisées par l'homme mais qui restent indispensables pour l'avenir de celui-ci dans la région. ne serait-ce que parce qu'elles s'opposent à la progression du désert.

MOTS-CLES : Steppe à *Artemisia herba-alba*, Ouest algérien, typologie, échantillonnage stratifié, groupe écologique, carte phytoécologique, gestion raisonnée

the importance of soil quality and climate on ecological group diversity.

In an edaphologic perspective, the different principal component analyses showed the importance of organic matter and granulometry (fine texture) on plant diversity which can be modulated by plant cover. The superficial crust related to this texture seemed to be favorable to the development of the studied species if it was covered by a thin sandy layer. Most of the soils where *Artemisia herba-alba* could develop were deposit soils.

Spatialization of the different ecological groups made it possible to plot them on a phyto-ecological map and class them according to the fundamental factors which control them. From these data, a certain number of solutions were proposed for the improvement of the present state of the studied zone.

These solutions concern three areas where plant production is different: high, medium or low depending on if the ecological groups demonstrated whether the areas colonized by *Artemisia herba-alba* communities should be maintained, restored or left in their present state.

KEY WORDS: *Artemisia herba-alba* steppe, Western Algeria, typology, stratified sampling, ecological group, phyto-ecological map, appropriate management

Mohammed BOUAZZA

Etude phyto-écologique de la steppe à *Stipa tenacissima* L. au sud de Sebdou (Oranie, Algérie)

Phyto-ecological study of the *Stipa tenacissima* L. steppe south of Sebdou (Oran region, Algeria)

Thèse de Doctorat (spécialité : Biologie des organismes et des populations) soutenue le 29 octobre 1991 à l'Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, Laboratoire de Botanique et Ecologie méditerranéenne, Case 461, 13397 Marseille Cedex 13, tél. 91 28 85 35)

Jury : M. BARBERO Président, C. ALCARAZ, R. LOISEL, G. METGE, L. ZERAIA

L'état actuel de la steppe au Sud de Sebdou (Ouest algérien) résulte principalement de l'action conjuguée de l'homme et du climat. Cette étude axée sur les groupements à *Stipa tenacissima*, définit au sein de ces milieux physionomiquement homogènes, un zonage.

Les données météorologiques dont nous disposons privilégient la région de Sidi Djilali et de Sebdou situées sur les piémonts par rapport au reste de la zone étudiée, c'est-à-dire de Magoura à Mekaïdou (El-Ari-cha).

La méthode que nous utilisons est celle d'EM-BERGER et SAUVAGE ; elle tient compte des extrêmes thermiques «M» et «m» entre lesquels se déroulent la vie végétale. A ce niveau «M» et «m» peuvent être considérés comme des seuils écologiques pour telle ou telle espèce végétale. Des données de longue durée (18 et 25 années) ont été utilisées. Grâce à cette méthode on a pu réaliser une interprétation simple, à une macro ou une mésoéchelle. Le facteur hydrique qui constitue les précipitations est le principal responsable des conditions de vie et donc de la répartition des grandes séries de végétation existant dans notre zone.

L'étude bioclimatique des vingt dernières années montre clairement un déplacement de l'aire à *Stipa tenacissima*, vers les régions septentrionales en étroite relation avec les variations des Q2.

La politique de développement et de croissance accélérée des zones agro-pastorales se heurte à des contraintes spatiales. Les nouvelles options prises par le gouvernement concernant le pastoralisme, en dépit de l'ampleur des moyens mis en oeuvre, ont parfois quelques difficultés à s'inscrire dans la réalité.

Le monde des zones steppiques ne s'accommode que difficilement de l'installation des villages pastoraux et autres projets de l'Etat (Barrage vert, petites industries, urbanisation). Or, le plus souvent les contraintes spatiales ne sont pas prises en compte par les planificateurs et les différents agents économiques qui assurent la politique de développement.

Le problème des parcours pastoraux qui reste à nos yeux le premier facteur de dégradation des écosystèmes steppiques, n'a jamais été posé d'une manière sérieuse aux utilisateurs.

L'exploitation irrationnelle par l'homme de ces milieux, fragilisés par les contraintes climatiques, favorise localement la dégradation souvent irréversible de l'écosystème steppique. L'impact de ces contraintes se traduit par différents types de réponses de *Stipa tenacissima* par la réduction de l'appareil végétatif et l'augmentation de l'appareil de reproduction sur les versants humides et frais, le phénomène inverse s'observe sur les versants Sud et les plaines et peut être interprété dans ce dernier cas comme une meilleure adaptation de l'Alfa au milieu steppique.

L'étude des stratégies adaptatives de l'Alfa dans l'interprétation de l'analyse factorielle des correspondances (AFC) des groupes végétaux nous permettra de mieux apprécier les causes de ces variations.

L'AFC des groupes écologiques, des peuplements à *Stipa tenacissima* définis d'une manière statistique, révèle l'existence de deux types de stratégies adaptatives bien marqués :

- une stratégie de type r, pour les groupes réunissant des espèces caractérisées par l'importance de la

compétition inter-spécifique dans les milieux pré-forestiers ;

- une stratégie de type k, pour les groupes comprenant beaucoup d'espèces caractérisées par une faible compétition et un climat semi-aride moyen à hiver frais plus stable pour *Stipa tenacissima* ;

- une situation intermédiaire, caractérisée par une dégradation forestière plus ancienne, précise bien la complexité des tendances écologiques.

La dégradation du tapis végétal confirme bien l'avancée de la dégradation de la nappe alfatière dans la zone d'étude, l'homogénéité de quelques espèces vivaces pérennes et l'importance des annuelles n'ont pas permis de réaliser une étude phytosociologique.

Dans les zones planes, les relevés correspondant aux ensembles les plus perturbés montrent très souvent de très nombreuses touffes mortes ou moribondes. Il est manifeste que la «Mer d'Alfa» n'est plus qu'un souvenir que l'on peut voir sur les anciennes cartes géographiques. Végétation relativement homogène au niveau des espèces vivaces, relevés vraisemblablement incomplets, quant aux annuelles, nous ont conduit à ne pas réaliser une analyse phytosociologique et à ne pas tenter de les comparer aux résultats des phytosociologues ayant analysé ces types de formation mais dans de meilleures conditions.

Sur le plan édaphologique, les différentes ACP révèlent que les principaux paramètres édaphiques participant à la diversité du tapis végétal sont principalement la matière organique et la granulométrie, les influences pouvant être modulées par le recouvrement végétal.

Phyto-ecological study of the *Stipa tenacissima* L. steppe south of Sebdou (Oran region, Algeria)

The current state of the steppe south of Sebdou (Western Algeria) results primarily from both man and the climate. This study of *Stipa tenacissima* communities defined a zoning within these physiologically homogeneous environments. The bioclimatic study of the past 20 years clearly shows a shift towards northern regions within the range of *Stipa tenacissima* in correlation with variations of Q2. Man's irrational use of these environments which were already weakened by climatic stress has led locally to the often irreversible degradation of the steppe ecosystem. The impact of this stress can be seen by different kinds of adaptations by *Stipa tenacissima* ; i.e. reduction of the vegetative system and enhancement of the reproductive system on humid and cool slopes; the opposite adaptation can be observed on south facing slopes and in plains and can be interpreted in the latter case as a better adaptation of *Stipa tenacissima* to steppe environments. The factorial correspondence analysis of statistically-defined ecological groups in the *Stipa tenacissima* community revealed the existence of two well-defined adaptive strategy types:

- an R-strategy type, for groups of species characterized by the importance of between-species competition in pre-forest environments;

- a K-strategy type, for groups of numerous species characterized by low competition and a medium semi-arid bioclimate with cool winters which is more stable for *Stipa tenacissima*;

La carte phyto-écologique réalisée à partir des groupes traduit l'importance isolée ou concomitante des facteurs clés. La carte phyto-écologique et l'utilisation des groupes écologiques comme indicateurs stationnels ont permis de proposer quelques solutions concernant le maintien et la restauration de la steppe à Alfa.

Il importe rapidement de gérer ces espaces de manière raisonnée en tenant compte de ses réelles capacités de production. Certes devront être intégrées les composantes socio-économiques.

La sauvegarde du couvert végétal actuel, seul à même de s'opposer à la progression du désert vers les zones fertiles du Nord du pays, ne peut passer que par une amélioration des zones vouées au pâturage, la mise en défens temporaire de certains secteurs particulièrement fragilisés, à la limite de la rupture irréversible.

Il semble que les solutions d'aménagement de type cultures industrielles soient à proscrire. De la même façon, il ne peut être conçu une solution unique pour toute la steppe à Alfa compte tenu de son hétérogénéité.

Les propositions que nous avons faites et qui prennent en compte l'hétérogénéité du système, sont à multiplier, après évaluation des zones les plus menacées.

MOTS-CLES : Steppe à *Stipa tenacissima*, Ouest algérien, typologie, échantillonnage stratifié, groupe écologique, carte phytoécologique, gestion raisonnée.

- an intermediate situation characterized by an older forest degradation which shows the complexity of ecological tendencies.

The degradation of plant cover confirms the progression of degradation in the *Stipa tenacissima* community in the studied zone and the homogeneity of the few perennial species. The importance of annual species did not make it possible to perform any phytosociological study. In an edaphologic perspective, the different principal component analyses demonstrated that the most important edaphic parameters for plant diversity were primarily organic matter and granulometry. Their influence can be modulated by plant cover.

The phyto-ecological map drawn from the groups demonstrated the isolated or concomitant importance of key factors. The phyto-ecological map and the use of ecological groups as site indicators yielded several solutions for maintenance and restoration of *Stipa tenacissima* steppes.

KEY WORDS: *Stipa tenacissima* steppe, Western Algeria, typology, stratified sampling, ecological group, phyto-ecological map, appropriate management

Claude PERISSOL

Dynamique des communautés bactériennes de la phyllosphère et de la litière de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Approche des interrelations champignons-bactéries

Dynamics of bacterial communities on the phylloplane and the leaf litter of the evergreen oak (*Quercus ilex* L.). An approach to relationships between fungi and bacteria.

Thèse de Doctorat (spécialité microbiologie) soutenue le 31 janvier 1992 à l'Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, Laboratoire de microbiologie, Service 452, 13397 Marseille Cedex 13. Tél : 91 28 85 28). 116 pages.

Jury : MM. M. BARBERO Président, R. BARDIN, J. LE PETIT, J.-L. SERIS, F. TOUTAIN.

Les différentes communautés bactériennes susceptibles de participer à la dégradation de la litière de chêne vert sont étudiées à travers l'évolution de leur structure taxonomique et de leurs potentialités cataboliques. Les feuilles de chêne vert ont été considérées à quatre stades successifs de leur évolution : les feuilles âgées de 1 an et de 2 ans encore rattachées aux rameaux de l'arbre, les feuilles constituant la couche superficielle de litière (L_1) qui présentent un limbe encore intact et les feuilles provenant d'une chute plus ancienne (L_2), qui présentent un limbe plus ou moins nécrosé, mais sont encore aisément reconnaissables. Des échantillonnages saisonniers ont été effectués.

La répartition spatio-temporelle des 324 souches ainsi isolées révèle un nombre d'isolats provenant de la litière environ cinq fois plus élevé que celui des isolats de la phyllosphère. En revanche, la distribution quantitative saisonnière ne présente pas de grandes variations. Les similitudes entre les souches ont été déterminées sur la base de tests morphologiques, physiologiques et nutritionnels à l'aide de méthodes d'analyse numérique : la classification hiérarchique et l'analyse factorielle des correspondances (AFC). Le dendrogramme a permis le regroupement des souches en 44 phénons. Globalement, les genres *Pseudomonas* et *Bacillus* représentent chacun un tiers de la microflore bactérienne totale. Les souches du genre *Pseudomonas* sont absentes de la microflore épiphyte, alors que celles de *Bacillus* sont présentes à la fois sur la phyllosphère et sur la litière. En ce qui concerne les capacités métaboliques de ces isolats, les *Pseudomonas* utilisent de préférence comme source de carbone et d'énergie des acides aminés et des acides organiques, les *Bacillus* sont capables de dégrader des macromolécules végétales, telles que amidon, pectines et cellulose. La détermination des différentes espèces de *Bacillus* qui colonisent les feuilles de chêne vert a montré la dominance de deux espèces : *B. pumilus* et *B. cereus* dont les localisations spatiales sont différentes, la première ayant été trouvée essentiellement sur les feuilles vivantes et la

seconde sur les feuilles de litière. L'étude du transfert, puis du maintien éventuel des populations de *Bacillus* de la phyllosphère vers la litière a été abordée grâce à la méthode d'hybridation ADN/ADN sur douze souches choisies au hasard. Les résultats qui restent à compléter par d'autres expériences semblent indiquer qu'une souche de la phyllosphère pourrait se maintenir dans la litière après la chute des feuilles. Ils ouvrent une voie de recherche qui devrait conduire à déterminer les relations phylogénétiques pouvant exister entre les souches qui colonisent les feuilles vivantes et celles qui colonisent les feuilles de la litière.

La dynamique temporelle a mis en évidence une prépondérance des souches de *Bacillus* au printemps et en été et de *Pseudomonas* en automne et en hiver. Elle traduit d'ailleurs les propriétés de croissance observées *in vitro* des souches de ces deux genres en fonction de la température d'incubation. Les souches n'appartenant pas aux genres *Bacillus* ou *Pseudomonas* ont été désignées sous le vocable «autres». Leur dynamique dans le temps est très nette. Au genre *Xanthomonas* surtout présent en hiver, succède au printemps le genre *Lactobacillus* qui domine en été, tandis qu'apparaissent des souches de la famille des *Enterobacteriaceae*. Ces dernières dominent en automne. L'AFC a également permis de relier des caractères nutritionnels à des ensembles de souches limités aux genres ou aux groupes définis par le dendrogramme. Aucune souche de la phyllosphère n'est cellulolytique alors que d'autres polymères, tels que les pectines, peuvent être hydrolysés par ces souches. Le problème de l'expression de ces activités enzymatiques dans les feuilles encore fixées aux rameaux est posé.

Afin d'élargir le domaine d'activité des bactéries isolées dans le biotope chêne vert, deux souches ont été retenues pour analyser leur possibilité d'intervention dans la dégradation de la lignine, polymère aromatique de structure des feuilles. L'hypothèse de départ était la suivante : si les bactéries ne peuvent agir sur la macromo-

lécule de lignine, elles peuvent métaboliser les monomères libérés par l'action initiale du champignon et donc accélérer le phénomène de délignification. Dans ce but, un champignon, *Marasmius quercophilus*, colonisant le limbe de la feuille de chêne vert dans la litière et présentant une activité laccase - enzyme pouvant couper des liaisons chimiques au sein de la molécule de lignine -, a été associé séparément à deux souches du genre *Bacillus*, choisies pour leur aptitude à métaboliser des composés aromatiques tels que les monomères de la lignine ou leurs produits d'oxydation. L'évolution de l'activité laccase a été suivie dans les filtrats de culture du champignon seul ou associé à chacune des deux bactéries dans deux milieux de culture différents : un milieu semi-solide constitué de feuilles de chêne vert broyées donc proche des conditions naturelles et un milieu synthétique à base d'une lignine kraft commerciale. Les associations sélectionnées ne conduisent pas à une synergie d'action des deux types de microorganismes. Au contraire, la présence de l'une ou l'autre des deux bactéries provoque une diminution de l'activité laccase libérée dans le milieu de culture par le champignon. Plusieurs hypothèses expliquant la diminution de l'activité laccase ont été faites, notamment celle d'une concurrence nutritionnelle entre champignon et bactérie à l'égard des composés présents dans le milieu.

Ce travail, mené dans un biotope non encore exploré sur le plan de la microbiologie, présente donc un double intérêt :

- d'un point de vue d'écologie microbienne, la nécessité de l'étude de certaines communautés bactériennes colonisatrices des feuilles de chêne vert apparaît. En effet, les communautés de *Bacillus*, par exemple, pourraient servir de marqueurs de la dynamique bactérienne. De plus, cette étude montre qu'à une dynamique spatiale se superpose une évolution dans le temps liée aux conditions climatiques et en particulier à la température. Une analyse en composantes principales (ACP) permettrait de mieux définir le rôle de quelques facteurs abiotiques, la température, mais aussi l'humidité, le pH ou encore la nature chimique du substrat par exemple.

- d'un point de vue d'écologie fonctionnelle, la détermination des potentialités cataboliques de certaines souches de *Bacillus* à l'égard de molécules aromatiques a permis d'envisager les interrelations champignons-bactéries dans les phénomènes de dégradation de la litière. L'effet négatif de certaines souches bactériennes sur l'activité laccase d'un champignon a été mise en évidence. Le modèle choisi peut être développé en précisant les interactions qui s'exercent entre le champignon et les bactéries, en particulier les effets d'induction ou d'inhibition de la synthèse ou de l'activité des laccases.

MOTS-CLES : chêne vert, phyllosphère, litière, communautés bactériennes, biodégradation, cométabolisme, lignine, laccases fongiques.

Dynamics of bacterial communities on the phylloplane and the leaf litter of the evergreen oak (*Quercus ilex* L.). An approach to relationships between fungi and bacteria

In order to study the bacterial degradation of the evergreen oak leaf litter, the taxonomic structure of the bacterial communities has been determined during one year on both phylloplane and litter. Dynamics of these communities were described in terms of catabolic potentialities of 324 isolated strains. The data were analysed using numerical taxonomy methods: cluster analysis and factor analysis of correspondences (reciprocal averaging). The taxonomic structure displayed 44 phenetic groups. Bacterial communities on leaves were dominated by two genera: *Bacillus* on both phylloplane and litter, *Pseudomonas* only on the litter. The strains of *Bacillus* and *Pseudomonas* did not present the same reaction to environmental parameters, in particular to temperature. Possible phylogenetic relationships between *Bacillus* strains isolated from phylloplane and litter were studied using

the DNA/DNA hybridization technique. A seasonal succession relating to genera *Xanthomonas*, *Lactobacillus* and the *Enterobacteriaceae* family was found. Relationships between bacteria and fungi were also approached. Two *Bacillus* strains degrading lignin-related aromatic compounds were mixed with a fungus, *Marasmius quercophilus* colonizing leaf litter and producing laccases. It seems that this association does not promote lignin degradation. As a matter of fact, the laccase activity of the fungus is reduced when the latter is cultured together with each of the two selected bacteria.

KEY WORDS : evergreen oak, phylloplane, litter, bacterial communities, biodegradation, cométabolisme, lignin, fungal laccases.

Christiane ROLANDO

Contribution de l'analyse anthracologique à l'étude des paléoenvironnements sahéliens.

Thèse de Doctorat en Sciences (spécialité Ecologie) soutenue le 4 juin 1992 à l'Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13), 270 pages.

Jury : P. QUEZEL Président, M. BARBERO, J.-P. BARRY, M.-F. COUREL, R. LOISEL, M. THINON.

Après une présentation du Sahel actuel où une attention particulière est accordée au climat, à la flore et à la végétation, l'histoire climatique de cette région au cours de l'Holocène est retracée, ainsi que celle de son peuplement.

L'analyse anthracologique, méthode de reconstitution des paléoenvironnements végétaux, repose sur l'identification spécifique de fragments de charbons de bois sur la base de leurs caractères anatomiques. Alors qu'en régions tempérées cette méthode est utilisée depuis de nombreuses années, au Sahel aucune

tentative n'avait été faite jusqu'à présent, faute d'un outil performant et fiable. Nous avons constitué un tel outil, en l'occurrence une base de données des caractères anatomiques des ligneux sahéliens. Les premiers résultats obtenus sur des sites archéologiques sahéliens permettent de poser les jalons d'une reconstitution des paléoenvironnements de cette zone.

MOTS-CLES : Anthracologie, Sahel, Paléoenvironnements, Paléobotanique, Ecologie, Anatomie.

Anthracological contribution to the reconstruction of the palaeoenvironment in the Sahel.

The present Sahel is at first described with special reference to its climate, flora and vegetation. The history of climate and human settlement during the Holocene is traced.

Anthracocoanalysis, as a method for palaeoenvironmental reconstruction, is based on the specific identification of charcoals fragments using their anatomical features. This method has been used for many years in the temperate regions. In the Sahel, however, up to the present, no attempt

had been carried out, due to the lack of a reliable and efficient tool. We have just constructed such a tool : a database of the anatomical features of the sahelian woody species. The preliminary results from sahelian archaeological sites allow us to initiate a tentative palaeoenvironmental reconstruction of this region.

KEY WORDS : Anthracology, Sahel, Palaeoenvironment, Palaeobotany, Ecology, Anatomy.

Michel THINON

L'analyse pédoanthracologique : aspects méthodologiques et applications

Thèse de Doctorat en Sciences (spécialité Ecologie) soutenue le 4 juin 1992 à l'Université d'Aix-Marseille III (Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille Cedex 13), 315 pages.

Jury : P. QUEZEL Président, M. BARBERO, F. RAMADE, B. FRENZEL, A. RUELLAN, A. PONS, F. SCHWEINGRUBER

Ce travail présente les recherches concernant l'approfondissement méthodologique et quelques résultats d'une nouvelle discipline paléocéologique, la pédoanthracologie, fondée par l'auteur en 1978. Celle-ci s'appuie sur l'identification et la datation des fragments de charbon de bois présents dans la plupart des sols de la planète et résultant des incendies de la végétation. Elle permet de reconstituer, avec une grande précision spatiale, l'histoire de la végétation ligneuse et de ses modifications sous l'action de l'homme au cours des derniers millénaires.

Dans une première partie méthodologique, l'auteur propose un système original de détermination des charbons de bois des angiospermes dicotylédones et de la plupart des gymnospermes. L'origine, la dispersion, la fragmentation et les rapports spatiaux et temporels entre les charbons des sols (anthracocénoses) et les phytocénoses actuelles sont analysés. Les procédés d'extraction, de préparation, d'identification suivis de l'interprétation paléocéologique de ces témoins carbonisés des végétations du passé sont ensuite exposés.

La seconde partie présente quelques résultats de l'application de l'analyse pédoanthracologique, notamment à la région méditerranéenne. Ceux-ci remettent en question les schémas phytodynamiques classiques. Les chênes caducifoliés apparaissent comme une constante de la forêt méditerranéenne naturelle. Le passé forestier des étages asylvatiques des Alpes et des Préalpes méridionales est démontré, l'homme étant responsable de l'abaissement de la limite supérieure des forêts sur plusieurs centaines de mètres. Une partie de l'étage alpin semble être potentiellement favorable à la végétation arborescente. Quelques exemples pris en Tunisie, au Sénégal et dans des paléosols montrent le large champ d'application de la méthode.

MOTS-CLES : pédoanthracologie, paléocéologie, écologie, phytodynamique, histoire du paysage, charbon de bois, feu de forêt, étage de végétation, anatomie du bois, sol

Pedoanthracology - Methodological aspects and applications

In this dissertation we present research work concerning the elaboration of the methodology and some results of a new palaeoecological discipline; the pedoanthracology, founded by the writer in 1978. This discipline relies upon identification and dating of charcoals found in most soils of our planet as a result of vegetation fires. It allows a spatially precise reconstruction of the woody vegetation and its modifications under human action during the last millenia.

In the first part, concerned mainly with the methodology, the writer proposes an original system for the determination of charcoals of dicotyledonous angiosperms and most of the gymnosperms. The origin, dispersal, fragmentation and spatial and temporal relationships between soil charcoals (anthracocénoses) and the present phytocénoses are analysed. Extraction, preparation and identification procedures, followed by the palaeoecological interpretation of these carbonised witnesses of the past vegetations are considered.

In the second part we present some results of the application of pedoanthracological analysis, with special reference to the mediterranean region. These results question the validity of the classical interpretations of vegetation dynamics. Deciduous oak seems to belong to the natural mediterranean forest. The former presence of forests in the treeless belts in the alps and the southern prealps is demonstrated, man being responsible for the lowering of the original upper timberline by several hundred metres.. Part of the alpine belt seems to be potentially favourable to arborescent vegetation. Examples from Tunisia, Senegal and some palaeo-soils, show the wide field of application of this discipline.

KEY WORDS : pedoanthracology, palaeoecology, ecology, phytodynamics, landscape ecology, charcoal, forest fire, vegetation belt, wood anatomy, soils

ERRATAS

(Article de J.C. KLEIN et A. LACOSTE, *Ecologia mediterranea* 15 (3/4) 1989 : 65-93)

Les chênaies à *Quercus macranthera* F. et M. dans le Massif de l'Alborz (Iran) et les chaînes limitrophes (grand et petit Caucase)

p. 65, ajouter à la note infrapaginale no 1 sa traduction :

La crête axiale du Grand Caucase étant considérée comme la limite entre l'Europe et l'Asie, le versant méridional de ce massif, le Petit Caucase et l'Alborz se situent donc en Asie.

The main ridge of the Great Caucasus sets up the limit between Europe and Asia : therefore, the southern slope of the Great Caucasus, the Little Caucasus and Alborz are placed in Asia.

p. 66, au lieu de : these asiatic mountains, lire : these asiatic mountains¹

p. 70, au lieu de : En conséquence, un gradient de continentalité nord-est / sud-ouest apparaît d'une extrémité ..., lire : En conséquence, un gradient de continentalité nord-ouest / sud-est apparaît d'une extrémité

p. 76, au lieu de : Querco-Piceea Kuk. & Fabij. 1968, lire : Querco-Piceea Fuk. & Fabij. 1968,

p. 77, au lieu de : et *Luzula forsteri*, compagne forestière (Quercion robori-petraeae (Malc. 1929) Br.-Bl. 1931, Carpinion), *Milium vernale*, lire : *Luzula forsteri* (compagne forestière : Quercion robori-petraeae (Malc. 1929) Br.-Bl. 1931, Carpinion), *Milium vernale*,

p. 79, au lieu de : "correspond un ordre distinct, celui des Rhododendro-Fagetalia orientalis", lire : correspond un ordre distinct, celui des Rhododendro-Fagetalia orientalis

p. 86, au lieu de *Athyrium filix-mas*, lire : *Athyrium filix-femina*.

p. 87, au lieu de : (50-350 / 1.000 m, DOROSTKAR et NOIRFALISE, 1976, p. 45)¹¹, lire : (50-350 / 1.000 m, DOROSTKAR et NOIRFALISE, 1976, p. 45)¹²

p. 87, au lieu de : érables (800-1.800 / 2.000, id., p. 45)¹¹, lire : érables (800-1.800 / 2.000, id., p. 45)¹².

p. 88, au lieu de : *Quercus macranthera* (2.000-2.600 m, id., p. 50)^{11,13}, lire : *Quercus macranthera* (2.000-2.600 m, id., p. 50)^{12,13}

p. 88, au lieu de : (des sources du Liakhvi¹³ à celles du Sumgait en passant par celles de l'Alazan et du Geokchai¹⁵), lire : (des sources du Liakhvi¹⁵ à celles du Sumgait en passant par celles de l'Alazan et du Geokchai¹⁷),

Enfin, au cours de l'assemblage, les cinq espèces caractéristiques de l'association *Aceri hyrcani-Quercetum macrantherae* ont été omises. Le début du tableau correspondant est présenté à la page suivante.

ACERI HYRCANI-QUERCETUM MACRANTHERAE ass. nov. (typ. nom. : rel. 340,319,240)

Sous-association :		festucetosum (thermophile)								agropyretosum (mesophile)								polystichetosum (erophile)								
Fréquence absolue Fréquence relative No espèce	No. relevé :	338	342	335	341	340	339	336	337	307	316	319	318	308	317	311	309	320	310	314	239	313	240	237	242	241
	Localité : (Djir.=Djiritchal, Kale.=Kalenov)	Kale.	Kale.	Kale.	Kale.	Kale.	Kale.	Kale.	Kale.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.	Djir.
	Altitude (m. s. m.):	2370	2410	2670	2520	2600	2670	2630	2600	2700	2670	2650	2620	2680	2640	2760	2670	2620	2670	2700	2850	2930	2800	2760	2770	2830
	Exposition :	N	N	N-NO	N	N-NO	NO	N-NO	NO	N-NE	N	N-E	N-E	N-E	N-NE	N-NE	N	N-NE	N-E	N-E	N-E	N-E	N	N	N-NE	N-E
	Pente (°) :	40	35	33	43	38	40	24	34	36	30	33	45	35	40	30	35	30	35	30	42	30	38	53	25	36
	Surface (a2) :	300	100	70	80	150	85	80	90	20	60	120	60	80	210	60	70	80	70	100	60	30	50	100	60	50
Recouvrement arboré-arbustif (%) :	80	70	40	90	75	60	85	65	80	75	15	10	20	15	85	70	40	75	10	60	60	85	100	70	80	
Recouvrement herbacé (%) :	45	60	45	60	40	40	35	45	quelq.	80	75	90	70	90	70	100	75	95	100	75	90	65	30	60	70	
Ensemble caractéristique :																										
25	109	536	<i>Quercus macranthera</i> Fisch. & Mey.								+								+							
25	109	7	<i>Acer hyrcanum</i> Fisch. & Mey. ex Hohen.								+								+							
9	36	427	<i>Lonicera caucasica</i> Pall.								+								+							
8	32	358	<i>Hesperis hyrcana</i> Boiss. & Hohen.								+								+							
3	12	419	<i>Lilium ledebourii</i> Boiss.								+								+							
Différentielles (s/ass. festucetosum) :																										
13	52	741	<i>Festuca drymeis</i> Mert. & Koch								+								+							
9	36	228	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.								+								+							
7	28	268	<i>Epilobium montanum</i> L.								+								+							
6	24	411	<i>Viola crocea</i> (Desf.) B. Fedtschenko								+								+							
Différentielles (s/ass. agropyretosum) :																										
9	36	21	<i>Agropyrum longearistatum</i> (Boiss.) Boiss.								+								1-1							
8	32	551	<i>Tanacetum parthenium</i> (L.) Schultz								+								+							
8	32	593	<i>Salvia glutinosa</i> L.								+								+							
6	24	778	<i>Sanicula europaea</i> L.								+								+							
4	16	309	<i>Gallium aparine</i> L.								+								+							
Différentielles (s/ass. polystichetosum) :																										
9	32	552	<i>Tanacetum coccineum</i> (Willd.) Grier. subsp. <i>coccineum</i>								+								+							
6	24	532	<i>Polystichum lobatum</i> (Huds.) Chevall.								+								+							
5	24	716	<i>Silene italica</i> (L.) Pers								+								+							
5	20	498	<i>Pedicularis sibirica</i> Boiss.								+								+							
4	16	135	<i>Asplenium falcatum</i> L.								+								+							

(Article de H.N. LE HOUEROU, *Ecologia mediterranea* 15 (3/4) 1989 : 95-144)

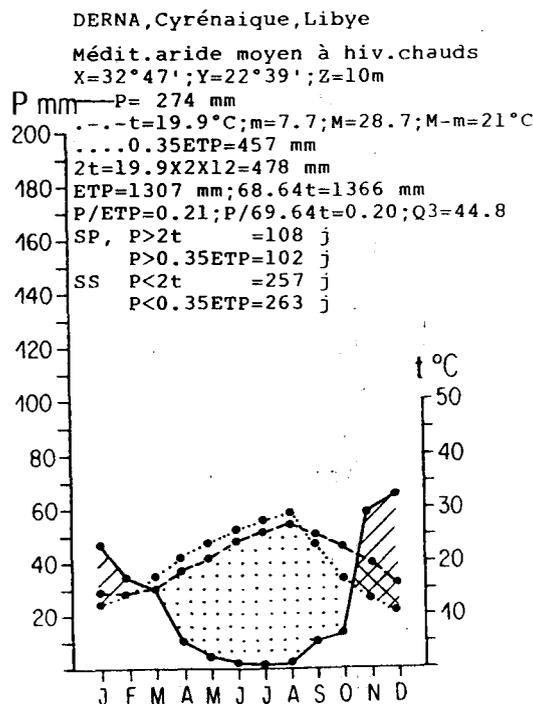
Classification éoclimatique des zones arides (s.l.) de l'Afrique du Nord

- P. 95 ,Résumé, ligne 21 lire ;"...près de 450 stations..." au lieu de"...plus de 450 stations...".
- P. 95 ,Abstract, ligne 8 , lire : "...the empiric parameter"... , au lieu de: "...the empriic parameter..."
- P. 96 , ligne 2, lire: "...nearly 450 stations..." au lieu de : "...over 450 stations..."
- P. 96 ligne 4: lire : "...length/intensity..." au lieu de : "...lenght/intensity..." .
- P. 113 Figure n° 2 : Légende:

- UA = Aride Supérieur (300<P<400mm)
- MA = Aride Moyen (200<P<300mm)
- LA = Aride Inférieur (100<P<200mm)
- UD = Hyper Aride Supérieur (50<P<100mm)
- LD = Hyper Aride Inférieur (25<P<50mm)
- E = Erémitique (0<P<25mm)

- vc = Hivers très froids (m<-1°C)
- cc = Hivers Froids (-1<m<+1°C)
- c = Hivers Frais (1<m<3°C)
- t = Hivers Tempérés (3<m<5°C)
- m = Hivers Doux (5<m<7°C)
- w = Hivers Chauds (7<m<9°C)
- ww = Hivers Très Chauds (9<m<11°C)

P. 126 ,Fig. n° 21 ,pour Derna décaler les courbes de 20mm ou 10°C vers le bas. comme ci-après.



P. 133 , Tableau n° 2 : ligne 3, colonne 4 lire:"..365..." au lieu de"...360..."
 " " " 5 " " " " " " " " "
 " " " 7 " " " " " " " " "
 " " " 9 " " " " " " " " "
 " " " 11 " " " " " " " " "

P. 136 , Tableau n° 7 sous le titre du tableau ajouter le texte suivant:

* Données thermiques interpolées, donc approximatives.

** Signification des symboles: SH = Subhumide, SAS = Semi Aride Supérieur, SAI = Semi Aride Inférieur, AS = Aride Supérieur, AM = Aride Moyen, AI = Aride Inférieur, HAS = Hyper Aride Supérieur, HAI = Hyper Aride Inférieur, ES = Erémétique Supérieur, EI = Erémétique Inférieur.; tf = Hivers Très Froids, ff = Hivers Froids, f = Hivers Frais, t = Hivers Tempérés, d = Hivers Doux, c = Hivers Chauds, cc = Hivers Très Chauds.

*** Pour le Maroc nous avons utilisé la série pluviométrique 1933-1963 (Carte des précipitations du Maroc, 1973, MARA, DMV, Direction de l'Hydraulique, Rabat).

Les chiffres de cette série sont en moyenne supérieurs de 23 mm par poste (7,6 %) à ceux de la série 1925-1949, utilisés par Sauvage (1963), pour les 122 postes communs aux deux séries et retenus dans la présente étude. Les chiffres de 1925-1949 sont plus élevés de 0,1 à 5 % dans 18 % des stations; ceux de 1933-1963 sont égaux ou plus élevés de 0,1 à 1 % dans 16 % des stations, de 1 à 5 % dans 21 % des stations, de 5 à 10 % dans 10 % des stations, de 10 à 20 % dans 2 % des stations et de plus de 20 % dans 33 % des stations. Ces faits peuvent expliquer certaines différences d'interprétation de quelques stations avec celle de Sauvage.

(****) L'ETP a été estimée par la formule $ETP = M+m/2 \times 68.64$. $M+m/2 = 1,5 + t$ en moyenne pour les 350 stations où les deux données étaient disponibles (M = moyenne des maxima journaliers du mois le plus chaud, c'est à dire Juillet ou Aout, selon les stations; m = moyenne journalière des minima du mois le plus froid, c'est à dire habituellement Janvier; t = température moyenne annuelle; Q3 = le quotient pluviométrique d'Emberger, modifié par Stewart, où $Q3 = 3,43 P / M-m$, avec M et m en °C). La différence entre $M+m/2$ et t est de 1,67°C pour le Maroc, en faveur de $M+m/2$. Cette valeur atteint 2,53°C pour l'Algérie, 1,83 °C pour la Tunisie, 1,57°C pour la Libye, 0,47°C pour l'Egypte et 0,83 °C pour la Mauritanie. La moyenne arithmétique de cette différence est de 1,48°C et la moyenne pondérée 1,79°C, soit l'équivalent en ETP de 102 et 123 mm, respectivement. La raison d'utiliser $M+m/2$ au lieu de t est que cette dernière valeur n'était pas disponible pour 73 stations, réduisant ainsi de façon significative l'intérêt du tableau 31.

P. 144 , tableau 31, pour les Iles Canaries, décaler les n° des stations de une unité: 441 - La Palmas, 442 - Valle Seco, 443 - Santa Cruz
 444 - Puerto de la Cruz, 445 - La Laguna, 446 - Izana,
 447 - Arrecife, 448 - Los Estancos."

(Article de B. FADY et M. ARBEZ, *Ecologia mediterranea* 16 (1990) : 59-72)

Amplitude et structuration de la variabilité génétique du Sapin de Céphalonie (*Abies cephalonica* Loudon)

p. 62, en bas du tableau 1; $i = \frac{F}{P+T+10}$ doit être remplacé par $i = P / (T+10)$

p. 63, colonne 2, § 4, lire $h^2 = 4/(1+F) \times \sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_w^2)$

p. 64, colonne 1, § 2, lire $2,35 \times \sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_w^2) < h^2 < 3,1 \times \sigma_f^2 / (\sigma_f^2 + \sigma_w^2)$

(Article de R. LOISEL, H. GOMILA et C. ROLANDO, *Ecologia mediterranea* 16 (1990) : 255-267)

Remplacer les pages 266 et 267 par les pages suivantes numérotées 266 à 277.

REEDITION

Essences forestières.

Chapitre 3 du Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français

D. ALEXANDRIAN, CEMAGREF Aix-en-Provence, 1988, 92 p. en 30 fiches

Enfin disponible sous la forme d'un fascicule relié, ce chapitre est avant tout une synthèse technique sur les essences forestières utilisables dans les reboisements méditerranéens; en effet, ses fiches comportent un rappel des conditions écologiques qui influencent la croissance sur le terrain. De plus, par la qualité et l'abondance de son illustration, il peut aussi très bien faire office de flore des arbres méditerranéens.

Pour chacune des essences étudiées, la fiche aborde la morphologie, l'aire de répartition, l'écologie, l'emploi comme essence de reboisement, la sylviculture et les utilisations possibles.

Vingt fiches concernent les essences feuillues (aulne à feuille en coeur, charme-houblon, châtaignier, chêne-liège, chêne pubescent, chêne rouge d'Amérique, chêne vert, érables, eucalyptus, févier d'Amérique, frênes, hêtre, merisier, micocoulier, noyer, peuplier, platane d'Orient, robinier, sorbier et alisiers, tilleuls).

Dix fiches concernent les essences résineuses (cèdre, cyprès, Douglas, pin d'Alep, pin laricio, pin maritime, pin noir d'Autriche, pin pignon, pin sylvestre, sapins).

Disponible pour 100F TTC franco auprès de :

CEMAGREF, Division Forêt Méditerranéenne,

Le Tholonet BP 31, 13612 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 01

Tel. 42.66.93.10

Techniques de reboisement.

Chapitre 7 du Guide Technique du Forestier Méditerranéen Français.

R. Marill, Compagnie Nationale d'Aménagement de la Région du Bas-Rhône et du Languedoc, CEMAGREF Aix-en-Provence, 1992, 39 p. en 7 fiches

Plus de 40 000 ha ont été reboisés au cours des dix dernières années dans les 15 départements méditerranéens. Aussi après le chapitre six consacré aux plants forestiers était-il normal que le CEMAGREF publie ce chapitre sur les techniques de reboisement.

Consacré aux techniques de reboisement applicables dans les départements méditerranéens français, ce chapitre n'est pas un catalogue de recettes mais plutôt un outil d'aide à la décision.

A partir de l'expérience des reboiseurs acquise dans les étages du chêne vert et du chêne blanc (més- et supra-méditerranéens), l'auteur a fait le point sur les techniques possibles en soulignant leurs avantages et leurs inconvénients, et en formulant un certain nombre de recommandations.

Le contenu se répartit sur 7 fiches principales :

1. techniques de reboisement
2. quels critères pour choisir les techniques
3. préparation du site à boiser
4. les techniques élémentaires
5. la mise en place des essences choisies
6. les entretiens
7. l'emploi des phytocides

En annexe : bordereau de prix-type

Disponible pour 100F TTC franco auprès de :

CEMAGREF, Division Forêt Méditerranéenne,

Le Tholonet BP 31, 13612 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 01

Tel. 42.66.93.10

SOMMAIRE

C. ALCARAZ.- Contribution à l'étude des groupements à <i>Quercus ilex</i> sur terra rossa des Monts du Tessala (Ouest algérien)	1
N. J. ALOUF.- Cycle de développement de deux <i>Rhyacophila</i> (Insecta : Trichoptera) au Liban	11
J.-P. BARRY, M.-F. COUREL, J.-N. DECONINCK, G. IPERTI, X. JAOUEN, J. MUSSO, J. RISER et C. ROLANDO.- Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara. Note XII : L'espace sahélien du Tagant méridional (Mauritanie)	19
S. CAMIZ, G. DOWGIALLO, F. LUCCHESI.- Edaphic characters of Brachypodium communities on the Alps and the Apennines	33
H. DESCIMON.- Le choix des plantes nourricières chez quelques Papilionidae et Pieridae provençaux et méditerranéens (Lepidoptera : Papilionoidea)	51
A. HADJADJ.- Les peuplements de <i>Tetraclinis articulata</i> sur le littoral d'Oran ..	63
B. HASNAOUI.- Régénération naturelle par rejets de souche et par drageonnement d'une suberaie dans le Nord-Ouest de la Tunisie	79
C. MARQUE et G. METGE.- Influence des facteurs physiques et chimiques des eaux superficielles sur la production primaire des mares temporaires (dayas) de la Meseta occidentale marocaine ; essai de typologie	89
C. MASETTI et M. MENCUCCINI.- Régénération naturelle de Pin pignon (<i>Pinus pinea</i> L.) dans la Pineta Granducale di Alberese. (Parco Naturale della Maremma, Toscana, Italie)	103
M. MESSAOUDENE et L. TESSIER.- Croissance radiale de <i>Quercus canariensis</i> Willd. et <i>Quercus afares</i> Pomel. en Kabylie (Algérie)	119
S. ROJO, et M. A. MARCOS-GARCIA.- Biología y actividad imaginal de <i>Scathophaga stercoraria</i> (Linnaeus, 1758), en un encinar mediterráneo (Diptera, Scathophagidae)	135
M. SALAMANI.- Premières données palynologiques sur l'histoire Holocène du Massif de l'Akfadou (Grande-Kabylie, Algérie)	145
A. TATLI.- Phytosociological investigation of vegetation of wind-eroded areas of Eastern Anatolia	161
RESUMES de THESES	169
ERRATAS	179

Avis aux auteurs désirant publier dans la revue

Ecologia Mediterranea

Généralités

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

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

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

Texte

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

Les articles comportant plus de 20 pages seront acceptés dans la mesure des possibilités. Les vingt premières pages des articles (incluant tableaux et figures) seront éditées à titre gracieux. Les pages excédentaires seront facturées. Il est fourni 25 tirés-à-part par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. A la demande, des tirés-à-part supplémentaires peuvent être obtenus : ils seront facturés.

Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur **texte corrigé imprimé** (en un exemplaire) et **informatisé**. Ils devront s'assurer de la correspondance entre le texte imprimé (pour contrôle) et le texte informatisé. Les figures et les photographies originales seront jointes à l'envoi. La disquette et les documents associés doivent parvenir dans les meilleurs délais au Secrétariat de la revue.

Résumé et mots-clés

Le résumé doit comporter 100 à 150 mots au maximum. Le nombre de mots-clés est limité à 5, dans la langue des résumés.

Auteurs et Adresses

L'adresse de chaque auteur sera indiquée. Chaque adresse doit être complète et comportera le numéro de téléphone ou de télécopie (fax), pour faciliter les communications avec l'auteur principal. Dans le cas où une publication est le fait de plusieurs auteurs, lors du premier envoi, l'auteur devra préciser la personne à qui doit être retourné l'article, après lecture.

Bibliographie

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues peuvent être utilisées.

Conventions

Sur le plan de la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes, de

taper le texte «au kilomètre», en respectant les conventions ci-dessous. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

Principaux titres et numérotation

Introduction, Matériel et méthodes, Résultats, Conclusion et Bibliographie seront centrés pour faciliter la lecture ; ils ne seront pas numérotés. Pour numérotter les sous-chapitres, éviter les lettres.

Abréviations

Les abréviations sont à proscrire, sauf les plus courantes. En tout état de cause, l'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition.

Citations et renvois appelés dans le texte

Les mots «figures» et «tableaux» annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. *Exemples* : ... sur la figure 3. ... comme le montre la carte (figure 3). Ne pas écrire : «voir figure 3», ni «cf. fig. 3». Pour les citations, suivre ces exemples : «ainsi que le dit DUPONT (1962)» ou, dès qu'il y a plus d'un auteur, «(DUPONT *et al.*, 1962)». La page de la citation n'est mentionnée que dans le cas où elle correspond à une citation entre guillemets.

Mots latins

Les mots latins doivent être mis en *italiques* afin de les distinguer du reste du texte (*et al.*, *a priori*, *stricto sensu*, etc.), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux (*Quercus toza* et *Q. pubescens*). Pour les plantes une seule majuscule sur le nom de genre, l'épithète reste en minuscules. Pour distinguer un nom d'espèce d'un groupement végétal en latin, il peut être utile de différencier la typographie de ce dernier par des lettres grasses.

Unités et symboles

Les unités de mesure et les symboles ne sont jamais suivis d'un point. *Exemples* : «10 °C, 100 mm, 10 s, 2 500 m, 50 FF, 50 %».

Typographie

En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Pour associer l'unité de mesure à sa valeur, utilisez l'«espace insécable» plutôt que la barre d'espacement pour éviter que, lors de la justification, la valeur ne se trouve en fin de ligne et son unité en début de la ligne suivante. De même, pour les doubles ponctuations (: ; ! ?), les faire précéder d'un espace insécable. Les ponctuations simples (, .) ne sont pas précédées d'un espace. Par contre, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. Les (parenthèses), les [crochets], les {accolades} et les «guillemets» doivent être accolés aux mots qu'ils enserrent. Le tiret «-» marquant un sous-alinéa sera avantageusement suivi d'un espace «insécable» de façon que le mot qui suit le tiret ne soit séparé que d'un seul espace.

Figures et tableaux

Les figures rassemblent tout ce qui est dessin ou photographies ; les tableaux, tout ce qui peut être écrit avec une machine à écrire. Les figures et tableaux, doivent être remis prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (format 15 x 22 cm au maximum). Les caractères utilisés doivent avoir au minimum un millimètre de hauteur tout en restant lisibles (caractères de qualité professionnelle, non manuscrits). Les figures qui ne se prêtent pas à la reproduction seront retournées. Tous les documents (figures et tableaux) devant être insérés dans le texte doivent être annoncés et numérotés dans l'ordre croissant : ils doivent comporter une légende (éviter les formules vagues telles que «pour les explications, voir dans le texte»). Les titres des figures seront inscrits là où l'auteur veut les faire apparaître, en tenant compte de la place qu'elles occuperont. En ce qui concerne les tableaux phytosociologiques, il est indispensable d'indiquer par des points les relevés où la plante ne figure pas, de façon à en permettre l'observation dans les différents relevés où elle se trouve. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes (: ou |) pour marquer les colonnes.

Les propositions de publication d'articles doivent être adressées au Secrétaire général.

PRONTO
OFFSET

(91) 48.61.84 — 22, Chemin Saint-Jean-du-Désert
13005 MARSEILLE

Dépot Légal 2ème Trimestre 1992