

ecologia mediterranea



*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

Tome 29
Fascicule 2, 2003
ISSN 0153-8756

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Tome 29 • Fascicule 2 • 2003

Rédacteur en chef • Managing editor

FRÉDÉRIC MÉDAIL

Secrétariat • Secretariat

MICHELLE DOUGNY

Rédacteurs • Editors

LAURENCE AFFRE
THIERRY DUTOIT
JÉRÔME ORGEAS

PHILIP ROCHE
THIERRY TATONI
ERIC VIDAL

Fondateur • Founder

PROFESSEUR PIERRE QUÉZEL

Comité de lecture • Advisory board

ARONSON J., CEFE-CNRS, Montpellier

BARBERO M., IMEP, Université Aix-Marseille III

BEAULIEU J.-L. DE, IMEP, Université Aix-Marseille III

BROCK M., University of New England, Armidale, Australie

CHEYLAN M., EPHE, Montpellier

DEBUSSCHE M., CEFE-CNRS, Montpellier

FADY B., INRA, Avignon

GRILLAS P., Station biologique Tour du Valat, Arles

GUIOT J., CEREGE-CNRS, Aix-en-Provence

HOBBS R. J., CSIRO, Midland, Australie

KREITER S., ENSA-M-INRA, Montpellier

LE FLOC'H E., CEFE-CNRS, Montpellier

MARGARIS N. S., University of the Aegean, Mytilène, Grèce

OVALLE C., CSI-Quilamapu, INIA, Chili

PEDROTTI F., Universita degli Studi, Camerino, Italie

PLEGUEZUELOS J. M., Université de Grenade, Espagne

PONEL P., IMEP, CNRS, Marseille

PRODON R., EPHE, Montpellier

RIDCHARSON D. M., University Cape Town, Afrique du Sud

SANS F. X., Université de Barcelone, Espagne

SHMIDA A., Hebrew University of Jérusalem, Israël

TROUMBIS A., University of the Aegean Mytilene, Grèce

URBINATI C., Agripolis, Legnaro, Italie

Ecologia mediterranea

Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie, case 461

F-13997 Marseille, cédex 20, France

Tél. : + 33 04 91 28 85 35 – Fax : + 33 04 91 28 80 51

email : f.medail@univ.u-3mrs.fr – URL : <http://www.ecologia.fst.u-3mrs.fr>

Éditions Édisud

La Calade, 3120 route d'Avignon, 13090 Aix-en-Provence

Tél. : 00 33 04 42 21 61 44 – Fax : 00 33 04 42 21 56 20

email : <http://www.edisud.com> – Internet : info@edisud.com

© Édisud, 2003, tous droits réservés.

Abonnements • Subscription (contacter Edisud)

Un an : 2 numéros • One year : 2 issues

— France : 61 € + 9,12 € de frais de port

— Europe : 61 € + 12,2 € de frais de port

— Amérique, Afrique, Asie : 61 € + 18,3 € de frais de port

ISSN 0153-8756

ecologia mediterranea

*Revue internationale
d'écologie méditerranéenne*

*International Journal
of Mediterranean Ecology*

Tome 29 • Fascicule 2 • 2003

Vegetation along an elevation gradient in Al-Jabal Al-Akhdar, Libya

Organisation de la végétation le long d'un gradient altitudinal dans le Jbel Al-Akhdar, Libye

Y. M. Al-Sodany¹, M. N. Shehata² & K. H. Shaltout³

1. Biological & Geological Sciences Department, Faculty of Education at Kafr El-Sheikh, Tanta University, Kafr El-Sheikh, Egypt

2. Botany Department, Faculty of Science at Banha, Zagazig University, Banha, Egypt

3. Botany Department, Faculty of Science, Tanta University, Tanta, Egypt

Abstract

Al-Jabal Al-Akhdar is an upland region which lies at the northeast part of Libya, in Cyrenaic. The study area is an N-S transect of about 30 km between El-Hamamah (near the sea level: 33° 53' N and 21° 39' E) to El-Bydda in the south (600 m above the sea level: 33° 17' N and 21° 50' E). This area is characterized by a wide physiographic variation that leads to distinguish of many habitats such as coastal saline sand flats, sand dunes, sand flats and hills, and inland plateau with terraces and wadis. 165 stands were sampled to analyze the vegetation of this area. 119 plant species were recorded (43 annuals and 76 perennials) including six endemic species. The composites have the highest contribution to the total flora, followed by the grasses and legumes. The application of two-way indicator species analysis (TWINSPAN) resulted in agglomerating of 30 vegetation groups at the level seven and six major ones at the levels three and two of this classification: *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum* that occupies a wide elevation gradient, *Crucianella maritima* – *Suaeda vermiculata* along the seaward direction of the coastal hills, *Retama raetam* in the coastal sand flats, *Pancratium maritimum* – *Ammophila arenaria* in the coastal sand dunes, *Cichorium spinosum* and *Limoniastrum monopetalum* in the saline sand flats of the coastal plain. The application of the detrended correspondence analysis (DECORANA) indicates reasonable segregation between these vegetation groups. *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum* group is the most prominent vegetation type in the study area (i.e. Mediterranean matorrals) where its diversity and cover increases with elevation reaching the Mediterranean forests at the highest elevated sub-humid zones.

Key-words

Mediterranean region, Libya, Cyrenaic, matorrals, vegetation classification, ordination, plant diversity, phytogeography.

Résumé

Le jbel Al-Akhdar représente une région de montagne située au nord-est de la Libye, en Cyrénaïque. Le secteur d'étude s'étend selon un transect nord-sud d'environ 30 kilomètres, entre El-Hamamah (près du niveau de la mer : 33° 53'N et 21° 39'E) et El-Bydda au sud (600 m au-dessus du niveau de la mer : 33° 17'N et 21° 50'E). Ce secteur se caractérise par une variation physiographique importante qui conduit à distinguer beaucoup d'habitats tels que les étendues sablonneuses et salées de la côte, les dunes de sable, les escarpements et les collines de sable, et le plateau interne comportant des terrasses et des oueds. 165 relevés ont été effectués pour analyser l'organisation de la végétation de ce secteur. 119 espèces végétales ont été recensées (43 annuelles et 76 pérennes) dont six espèces endémiques. Les composées ont la contribution la plus élevée vis à vis de toute la flore, suivies par les graminées et les légumineuses. L'application de l'analyse bi-directionnelle d'espèces indicatrices (TWINSPAN) aboutit à l'agglomération de 30 groupes de végétation au niveau sept et six : la communauté à *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum* qui occupe un gradient altitudinal important, la communauté à *Crucianella maritima* – *Suaeda vermiculata* des collines côtières soumises aux influences marines, la communauté à *Retama raetam* des étendues sablonneuses côtières, la communauté à *Pancratium maritimum* – *Ammophila arenaria* des dunes de sable, et la communauté à *Cichorium spinosum* et *Limoniastrum monopetalum* des étendues sablonneuses et salées de la plaine côtière. L'application de l'analyse de correspondance de type DECORANA indique une ségrégation correcte entre ces divers groupes de communautés. La communauté à *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum* (i.e. les matorrals méditerranéens) constitue le type de végétation le plus fréquent dans la zone d'étude ; ces matorrals se caractérisent par une augmentation de la diversité et du recouvrement parallèlement avec l'altitude, et ils entrent au contact des forêts méditerranéennes dans les secteurs sub-humides de plus haute altitude.

Mots-clés

Région méditerranéenne, Libye, Cyrénaïque, matorrals, classification de la végétation, ordination, diversité végétale, phytogéographie.

INTRODUCTION

Numerous studies had been published on the flora of Libya, but few have dealt with its vegetation. Earlier studies are those of Maire (1952-1977), Keith (1965), Boulos (1971) on the wild trees and shrubs of Libya and Boulos (1972) that presented a bibliography on the flora and vegetation of this country. On the other hand, several check-lists of Libyan flora have been published such as Boulos (1977, 1979a, b). Greuter *et al.* (1984, 1986, 1989) made a partial inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries including the flora of Libya. Scholz (1974) made an exhaustive study on the grasses of Libya, Ali and Jafri (1976), Jafri and El-Gadi (1978), Pratov and El-Gadi (1980), Qaiser and El-Gadi (1984) and El-Gadi (1988) studied the floristic composition of the pasture zone of the Libyan Jamahiraya. More recently, Brullo and Furanari (1994) have performed a detailed phytosociological analysis of the vegetation of A-Jabal Al-Akhdar; Edrawi and El-Naggar (1995) published a note on the natural vegetation of Libya, whereas Ebrahem (1999) studied the vegetation and flora of a sector from Tobruk to Egyptian border and El-Kady (2000) studied the vegetation along Slouk-Musus road in southeastern Benghazi.

The present study aims at analyzing the vegetation along a 30 km N-S transect in Al-Jabal Al-Akhdar in the northeast of Libya using multivariate analysis and identifying the plant communities that characterize the different habitats and elevations. It assesses the effects of the elevation and environmental factors on the species diversity of the identified plant communities in the study area.

The study area

Al-Jabal Al-Akhdar uplands represent a plateau formed as a result of tectonic elevation of a primary plain of marine accumulation. The maximum absolute height of the upland is 878 m. Due to its morphometric features, it is attributed to the type of low plateaux and partially, to those of a medium height (Chemekov *et al.*, 1972). The study area is a N-S transect of about 30 km between El-Hamamah (near the sea level: 33° 53' N and 21° 39' E) to El-Bydda (600 m above the sea level: 33° 17' N and 21° 50' E) passing through El-Wesaitah (300 m above the sea level: 33° 25' N and 21° 40' E). This area is characterized by a wide physiographic variation such as the coastal plain, coastal hills, inland plateau and wadis (see Shishov, 1980). The coastal plain extends for about 1 km from the Mediterranean and composed of

marine accumulation and three main habitats can be distinguished: saline sand flats, sand dunes (up to 50 m high) and sand flats. The coastal hills (up to 100 m high) are generally confined to marginal parts of the coastal plain. It is possible to distinguish a seaward direction where the soil is shallow and the rocky substratum, sometimes is not covered by any soil except in notches and crevices, and a leeward direction which is covered by a relative thin mantle of alluvial deposits and slightly dissected by water runnels.

The inland plateau was formed as a result of tectonic elevation of the primary plain of marine accumulation. The marginal parts of the plateau have a deep erosional dissection which adds to the relief features of the mountainous. The plateau appears in the form of three steps (terraces): the first is up to 400 m above the sea level at Ras El-Hilal, the second up to 600 m above at El-Bydda and the third one up to 880 m at Sletnah. These terraces are characterized by considerable thickness of alluvial deposits, and deeply dissected by several wadis, runlets and dells. Wadis which are confined to the different parts of the plateau extend in the south-north direction and are covered with shallow sandy loam soil. They can be distinguished into south-east and north-east facing slopes, and wadi beds. Under such conditions, many valleys are developed. These valleys are characterized by irregularity and sheeriness, but others are chinks-like, narrow and have

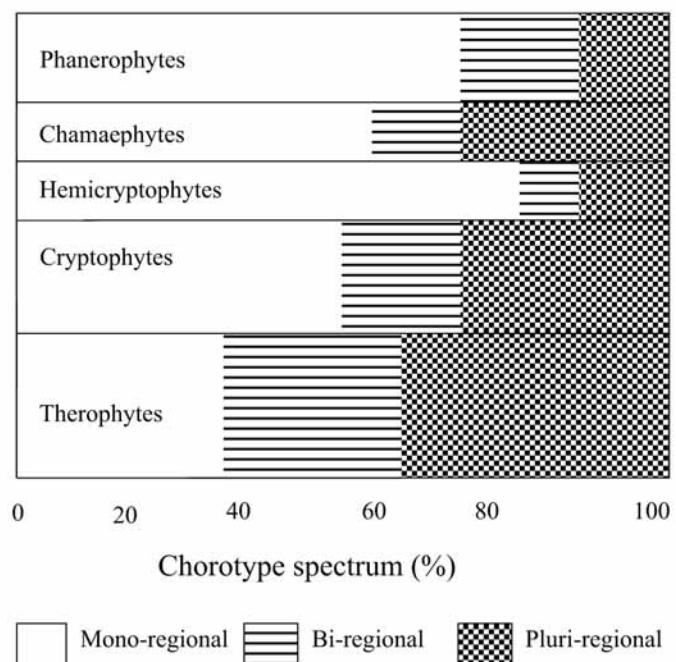


Fig. 1. Layer diagram of life form and chorotype spectra of the vegetation of the study area in Al-Jabal Al-Akhdar.

V-shaped. The depth of valley reaches 300 m and the slopes may be strongly developed vertically or often very steep. The fluffy cover on the slopes is thin, rock outcrops and structural terraces are widespread.

The study area belongs to the Mediterranean climate in the belt of subtropical alternate atmospheric circulation. The calculation of aridity index indicates that three types of bioclimates exist in the study area: an arid bioclimate in the littoral plain ($Q = 1.3$), a semi-arid bioclimate characterizing the lower terrace ($Q = 2.0$) and a sub-humid bioclimate for the upper terrace ($Q = 2.8$). The annual mean temperatures decrease from 19.9 °C at El-Hamamah (sea level) to 16.4 °C at El-Bydda (600 m). The annual rainfalls increase in the same direction from 323.6 to 567.1 mm/year; the wind velocity from 42.7 km/hr to 72.7 km/hr; and evaporation from 5.9 mm/day to 10.5 mm/day, while the relative humidity decreases in the same direction from 73 % to 68 % (table 1).

METHODS

One hundred and sixty-five stands were selected to represent the variation in three elevations (0 m, 300 m and 600 m above sea level), four main habitats which distinguish into microhabitats as follows (coastal plain: saline sand flats, sand dunes and sand flats; coastal hills: seaward and leeward slopes; inland plateau: first and second terraces; and wadis: north-east and south-east facing slopes and wadi beds) and prevailing plant communities in the

study area. The area of the stand was about 150 m x 150 m. In each stand, the plant species were recorded. Nomenclature is according to Ali and Jafri (1976) and Täckholm (1974), and the Latin names were updated following Boulos (1977, 1979a, b and 1995). The species cover was estimated quantitatively using the line intercept method by laying out 5 parallel lines (each of 150 m long) in each stand (Canfield, 1941).

Two-way indicator species analysis (TWINSPAN), as a classification technique, and detrended correspondence analysis (DECORANA), as an ordination one, were used to analyze the data of the cover estimates of 119 species in 165 stands according to the computer programs of Hill (1979 a, b). The setup parameters for TWINSPAN program were as follow: the maximum number of indicators per division = 7, the maximum level of division = 8 and the minimum group size for division = 5.

Species richness (alpha diversity) was calculated for each vegetation group as the average number of species per stand. Species turnover (beta diversity) was calculated as a ratio between the total number of species in a certain vegetation group and its alpha diversity. Relative evenness (Σ : Shannon-Weiner index) and the relative concentration of dominance (C: Simpson's index) were expressed according to these equations:

$$\Sigma = -\sum^s p_i (\log p_i), C = \sum^s (p_i)$$

where s is the total number of species and p_i is the relative importance value (relative cover) of the i th species (Pielou, 1975; Magurran, 1988).

Three soil samples were collected as profiles (0-50 cm) from each sampled stand for estimating their physical and

Metereological variables		El-Hamamah		El-Wesaitah		El-Bydda		
		Lat.	Long.	Lat.	Long.	Lat.	Long.	
		33° 53' (N)	21° 39' (E)	33° 25' (N)	21° 40' (E)	33° 17' (N)	21° 50' (E)	
Altitude	m (a.s.l.)	Range	Mean	Range	Mean	Range	Mean	
Temperature	Min.	10.7 – 23.2	16.4	5.2 – 16.1	10.4	6.1 – 19.9	12.0	
	Max.	°C	17.5 – 29.1	23.5	15.8 – 31.6	24.4	12.6 – 28.0	20.8
	mean		14.1 – 26.2	19.9	10.5 – 23.9	17.4	9.4 – 23.2	16.4
Total rainfall	mm/yr	----	323.6	----	417.5	----	567.1	
Relative humidity	%	67.0 – 80.0	73.0	57.0 – 70.0	65.0	56.0 – 80.0	68.0	
Wind velocity	km/hr	29.9 – 57.8	42.7	39.1 – 62.1	50.4	63.2 – 88.6	72.7	
Evaporation	mm/day	----	5.9	----	8.8	----	10.5	

Table 1. Long-term annual averages (1970-1990) of the metereological data of 3 stations within Al-Jabal Al-Akhdar area (data obtained from metereological stations at Shahat: personal communication).

chemical properties. Fine fractions (<0.09 mm) were estimated using a series of sieves and moisture content of soil was determined by drying 1 gm soil in oven at 105 °C. Bicarbonates were estimated by titration against HCl using methyl orange as indicator, chlorides by titration against silver nitrate using 5% potassium chromate as indicator, and sulphates using the gravimetric with ignition of residue method. Soil-water extracts (1:5) were prepared for the estimation of electrical conductivity (EC in mS/cm) using electric conductivity meter, and soil reaction (pH) using pH-meter. Flame photometer was used for the determination of Na, K and Ca. Mg was determined using atomic absorption (Allen *et al.*, 1989).

The relationships between the community and soil variables were tested using simple linear correlation coefficient (*r*). One way analysis of variance was applied to assess the significance of variations in soil and community variables in relation to the vegetation groups identified after TWINSPAN. Simple linear regressions were calculated to predict the relationship between the elevation on one hand, and species diversity and cover on the other hand (SAS, 1985).

RESULTS

One hundred and nineteen species were recorded in the study area: 43 annuals (36.1%) and 76 perennials (63.9%). These species belong to 44 families and 105 genera. The composites and grasses have the highest contribution to the total flora (each of 13.5%), followed by the legumes (10.1% of the total species). Ten species were recorded in more than 70% of the studied habitats: *Asphodelus ramosus*, *Cynodon dactylon*, *Juniperus phoenicea*, *Marrubium vulgare*, *Medicago rigidula*, *Phlomis floccosa*, *Pistacia lentiscus*, *Poa annua*, *Poa bulbosa* and *Sarcopoterium spinosum*. On the other hand, six species were recorded in only one habitat: *Cichorium spinosum*, *Eleocharis palustris*, *Juncus rigidus* and *Tamarix africana* in the saline sand flats, and *Lycium europaeum* and *Lycium shawii* in the sand flats (appendix 1). Regarding the life form spectra (fig. 1), therophytes have the highest contribution (36.1%), followed by cryptophytes (19.3%), phanerophytes (17.6%), chamaephytes (13.5%) and hemicyclopediae (13.5%). Considering the global floristic regions, most of the species belong to the Mediterranean (55 mono-regionals including 7 endemics + 19 bi-regionals + 31 pluri-regionals including 6 cosmopolitans). In general, 59 species are mono-regionals (49.6% of the total

species), 23 bi-regionals (19.3%) and 31 pluri-regionals (26.1%) (fig. 1). The seven endemic species are: *Arbutus pavarii*, *Arum cyrenaicum*, *Bellis sylvestris* var. *cyrenaica*, *Cyclamen rholsianum*, *Cynara cyrenaica*, *Onopordum cyrenaicum* and *Romulea cyrenaica*.

The application of the two-way indicator species analysis (TWINSPAN) to the data set of cover estimates of 119 species in 165 stands, resulted in agglomerating of 30 vegetation groups at the level seven and 6 major ones at the levels three and two of this classification (fig. 2A). The application of the detrended correspondence analysis (DECORANA) indicates reasonable segregation between these vegetation groups (fig. 2B). They are named according to their dominant species as follows (table 2): *Juniperus phoenicea* - *Sarcopoterium spinosum* group (I) that occupies a wide elevation gradient, *Crucianella maritima* - *Suaeda vermiculata* group (II) along the seaward direction of the coastal hills, *Retama raetam* group (III) in the coastal sand flats, *Pancratium maritimum* - *Ammophila arenaria* group (IV) in the coastal sand dunes, *Cichorium spinosum* and *Limoniastrum monopetalum* groups (V, VI) in the saline sand flats of the coastal plain.

Juniperus phoenicea - *Sarcopoterium spinosum* group (I) had the highest total number of species (113 species), species richness (22.3 species/stand), species turnover (5.1) and relative evenness (2.25), but the lowest relative concentration of dominance (0.01) (table 3). On the other hand, *Cichorium spinosum* and *Limoniastrum monopetalum* groups (V, VI) had the lowest total number of species (11 species) and relative evenness (0.99). *Pancratium maritimum* - *Ammophila arenaria* group (IV) had the lowest species richness (5.0 species / stand) and the highest relative concentration of dominance (0.13).

The soil of saline sand flats had the highest values of moisture content (8.60 %), EC (2.40 mS / cm), pH (8.70), sodium (0.95 mg / 100 gm), calcium (1.87 mg / 100 gm) and magnesium (0.65 mg / 100 gm), but the lowest of bicarbonates (0.19 %). The soil of the coastal sand flats had the highest of fine fraction (59.4 %), bicarbonates (0.59 %) and chlorides (5.50 %) (table 4). On the other hand, the soil of south-east facing slopes of the wadis had the lowest of pH (7.43), chlorides (0.28 %), sulphates (0.24%), sodium (0.08 mg / 100 gm) and magnesium (0.15 mg / 100 gm), while that of seaward direction of the coastal hills had the lowest of fine fractions (1.40%), moisture content (1.48 %) and EC (0.39 mS / cm). The soil of leeward direction of the coastal hills is characterized by the lowest value of potassium (0.02 mg / 100 gm) and that of the wadi beds had the highest of potassium (0.50 mg / 100 gm) and the lowest of calcium (0.25 mg / 100 gm).

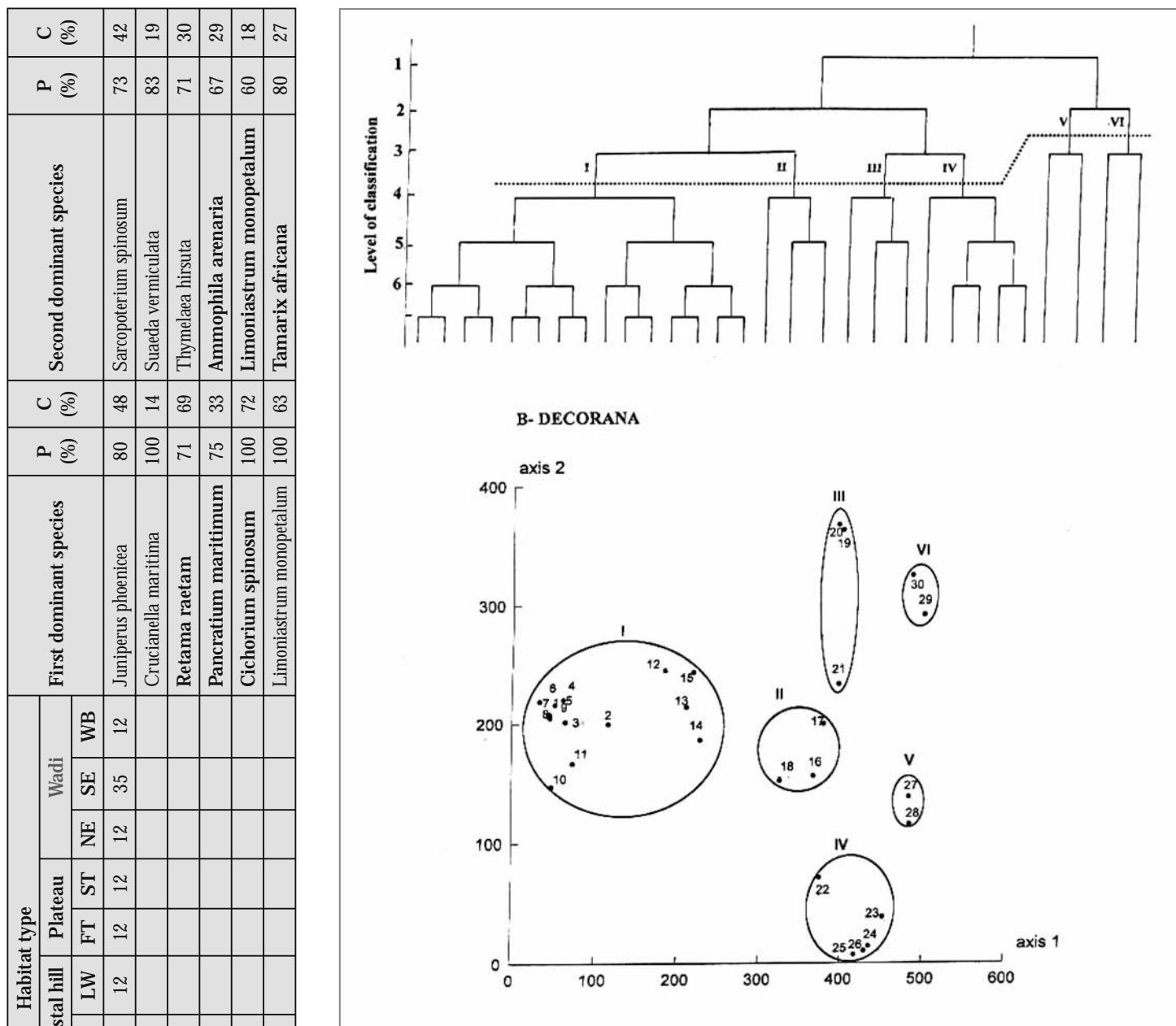


Fig. 2. The relationship between the 6 vegetation groups generated after application of TWINSPAN (A) and their cluster centroids on the first and second axes of DECORANA (B). The vegetation groups are: I: *Juniperus phoenicea* - *Sarcopoterium spinosum*, II: *Crucianella maritima* - *Suaeda vermiculata*, III: *Retama raetam*, IV: *Pancratium maritimum* - *Ammophila arenaria*, V: *Cichorium spinosum*, VI: *Limoniastrum monopetalum*.

Table 2. Characteristics of the 6 vegetation groups (VG) derived after the application of TWINSPAN on the vegetation of Al-Jabal Al-Akhdar area. N: number of stands, G/P: the percentage of the stands representing each vegetation group in relation to the total sampled stands, P: presence of species (%), C: absolute cover of species (m²/100 m). The vegetation groups are: I: *Juniperus phoenicea* - *Sarcopoterium spinosum*, II: *Crucianella maritima* - *Suaeda vermiculata*, III: *Retama raetam*, IV: *Pancratium maritimum* - *Ammophila arenaria*, V: *Cichorium spinosum*, VI: *Limoniastrum monopetalum*. The habitats of coastal plain are: SS: saline sand flats, SD: coastal sand dunes, SF: sand flats; those of coastal hill are: SW: seaward slope and LW: leeward slope; those of the plateau are: FT: first terrace and ST: second terrace; and those of wadis are SE: south-east slope, NE: north-east slope and WB: wadi bed.

Community variables	Soil variables									
	Fine fraction	Moisture content	EC	pH	Cl	SO ₄	Na	K	Ca	Mg
Total species	0.38	0.18	0.04	0.15	0.71*	-0.53	0.67*	0.47	-0.54	0.80
Species richness	0.50	0.35	0.19	0.32	-0.65*	-0.42	-0.46	0.73*	-0.48	0.36
Species turnover	-0.36	-0.37	-0.36	-0.70*	0.33	0.64*	-0.14	-0.65*	0.23	-0.36
Relative conc. of dominance (C)	-0.46	-0.26	-0.32	-0.47	0.19	0.96***	0.11	-0.29	0.15	0.15
Relative evenness (H')	0.46	0.23	0.18	0.32	-0.47	-0.82**	-0.40	0.38	-0.38	0.12

Table 5. Matrix of simple linear correlation coefficients between the soil and community variables of the Al-Jabal Al-Akhdar area.
Significant r values are indicated as follows: * P ≤ 0.05, ** P ≤ 0.01, *** P ≤ 0.001.

Table 3. Variation in some diversity indices calculated for the 6 vegetation group and the 10 types of habitat identified in Al-Jabal Al-Akhdar area.

The vegetation groups are:

I: *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum*,

II: *Crucianella maritima* – *Suaeda vermiculata*,

III: *Retama raetam*,

IV: *Pancratium maritimum* – *Ammophila arenaria*,

V: *Cichorium spinosum*,

VI: *Limoniastrum monopetalum*.

The habitats of coastal plain are:

SS: saline sand flats,

SD: coastal sand dunes and

SF: sand flats; those of coastal hill are

SW: seaward slope and

LW: leeward slope; those of plateau are

FT: first terrace and

ST: second terrace; and those of wadis.

are SE: south-east slope, NE: north-east slope, and

WB: wadi bed.

Component	Total species	Species richness	Species turnover	Relative conc. of dominance (C)	Relative evenness (H')
Vegetation group					
I	113	22.3	5.1	0.01	2.25
II	17	7.8	2.2	0.08	1.174
III	16	5.3	3.0	0.09	1.13
IV	14	5.0	2.8	0.13	1.00
V	11	5.4	2.0	0.11	0.99
VI	11	5.7	1.9	0.11	0.99
Total mean	30.3	8.6	2.8	0.09	1.25
S. D.	40.6	6.8	1.2	0.04	0.49
Habitat					
Coastal plain	SS	13	5.3	1.9	0.12
	SD	6	2.4	4.2	0.36
	FP	20	6.1	2.5	0.07
Coastal hill	SW	18	7.1	1.4	0.12
	LW	67	21.2	0.7	0.04
Plateau	FT	91	49.1	0.3	0.05
	ST	91	53.7	0.5	0.05
Wadi	SE	80	21.7	3.7	0.06
	NE	52	27.8	0.5	0.07
	WB	52	27.9	0.5	0.08
Total mean	49	22.2	1.6	0.10	1.27
S. D.	33.0	18.1	1.4	0.09	0.34

The calculation of simple linear correlation coefficients between the soil and community variables (table 5) indicated that sulphate had highly positive correlations with relative concentration of dominance ($r = 0.96$, $p < 0.001$), and negative correlation with relative evenness ($r = -0.82$, $p < 0.01$). The correlation between the elevation

and species diversity indicated significant positive correlation with total number of species ($r = 0.84$, $p < 0.01$), relative evenness ($r = 0.71$, $p < 0.05$) and species richness ($r = 0.90$, $p < 0.001$) (fig. 3A). On the other hand, the correlation between the elevation and plant cover indicated a significant positive correlation with the total cover

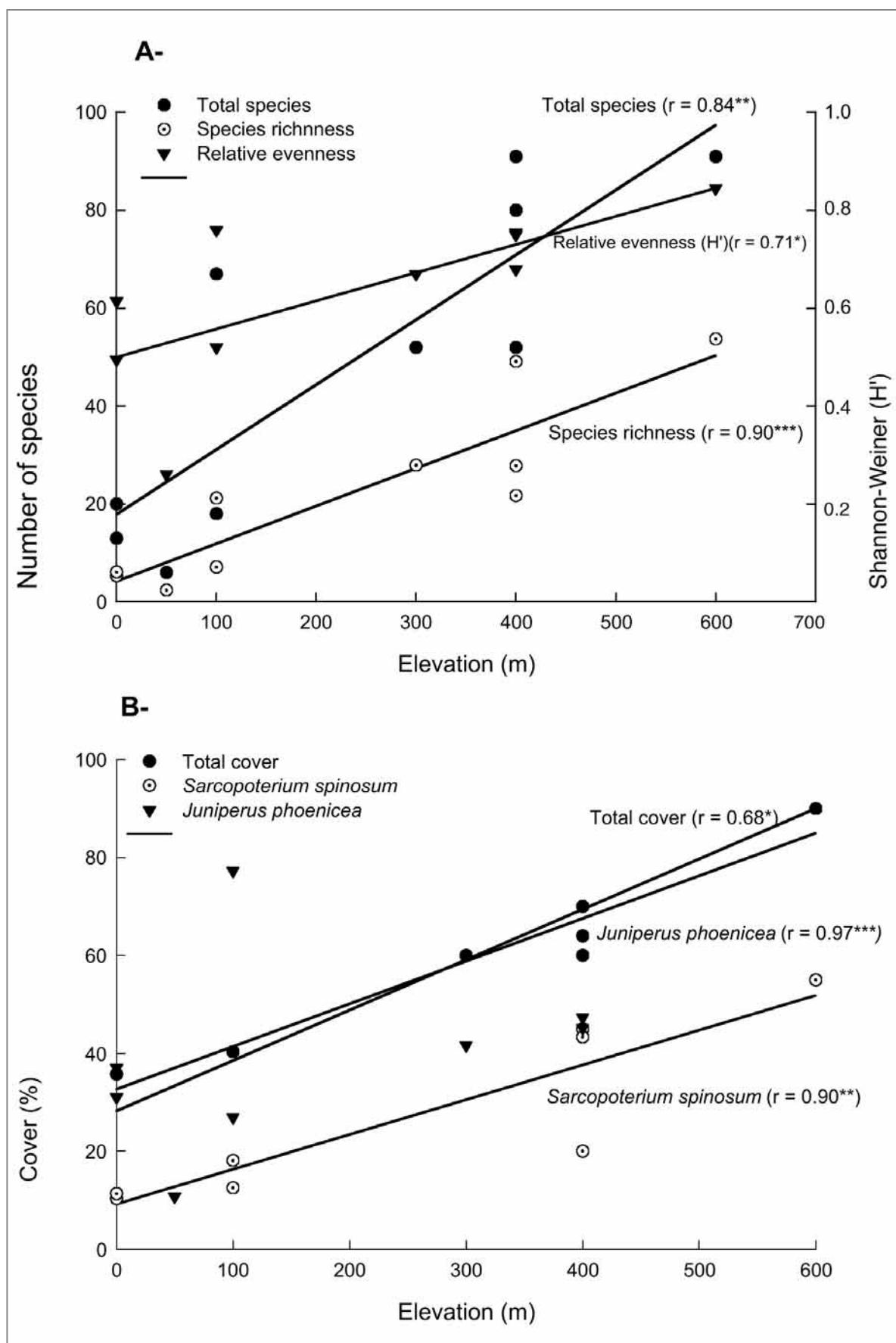


Fig. 3. Simple linear regression between the elevation and species diversity of the vegetation (A) and simple linear regression between the elevation and the total cover and cover of some species (B) of the study area in Al-Jabal Al-Akhdar.

Soil variables		Habitat type										Total mean	F-value		
		Coastal plain			Coastal hill		Plateau		Wadis						
		SS	SD	SF	SW	LW	FT	ST	SE	NE	WB				
Fine fractions	(%)	36.40	10.30	59.40	1.40	21.30	65.70	45.50	20.47	41.50	50.20	32.76	5.96		
Moisture content		8.60	2.70	3.50	1.48	3.60	5.10	6.70	3.10	4.20	5.60	4.23	4.17		
EC	(mS/cm)	2.40	0.49	1.40	0.39	0.99	1.60	1.40	0.57	0.89	1.30	1.05	9.88*		
pH		8.70	7.50	8.40	7.60	8.30	8.70	8.10	7.43	8.70	8.60	8.08	1.22		
HCO ₃	(%)	0.19	0.29	0.59	0.27	0.43	0.42	0.46	0.32	0.50	0.37	0.37	0.72		
Cl		5.47	2.05	5.50	1.50	0.88	0.22	0.62	0.28	0.69	0.78	1.55	162.52***		
SO ₄		1.33	5.53	0.72	0.25	0.27	0.47	0.64	0.24	0.37	0.34	0.89	150.44***		
Na	mg/ 100gm	0.95	0.51	0.83	0.64	0.55	0.40	0.49	0.08	0.45	0.59	0.47	72.82**		
K		0.24	0.07	0.05	0.04	0.02	0.50	0.40	0.04	0.30	0.50	0.19	27.15**		
Ca		1.87	0.63	0.97	0.37	0.50	0.35	0.48	0.35	0.45	0.25	0.58	17.25*		
Mg		0.65	0.32	0.50	0.19	0.25	0.59	0.61	0.15	0.30	0.49	0.36	6.91		

Table 4. Means of some characters of soil samples representing the main habitats in Al-Jabal Al-Akhdar area. The habitats of coastal plain are SS: saline sand flats, SD: coastal sand dunes and SF: sand flats; those of coastal hill are SW: seaward slope and LW: leeward slope; those of plateau are FT: first terrace and ST: second terrace; and those of wadis are SE: south-east slope, NE: north-east slope, and WB: wadi bed. *: P ≤ 0.05, **: P ≤ 0.01 and ***: P ≤ 0.001 according to F-test.

(r = 0.68, p < 0.05) and the cover of *Juniperus phoenicea* (r = 0.97, p < 0.001) and *Sarcopoterium spinosum* (r = 0.90, p < 0.001) (fig. 3B).

DISCUSSION

The composites and grasses followed by the legumes had the highest contribution to the flora of the present study. This trend is similar to that of the pasture zone in north Libya, as well as the total Libyan flora (Qaiser & El-Gadi, 1984). Regarding the biological spectrum in the present study, therophytes are the most frequent (36.7%), followed by the cryptophytes (19.2%) and phanerophytes (17.6%). This resembles the biological spectrum of some Mediterranean territories (Archibold, 1995), but greatly differs from that of Egyptian Mediterranean region where the therophytes contribute 58.7% and the phanerophytes 3.2% (Hassib, 1951). Therophytes are particularly well adapted to the seasonal region of mild moist winters and dry summers, and often account for 40-50% of the species present in the Mediterranean region. Cryptophytes are also well adapted to the Mediterranean climate where they survive the dry summer below ground as bulbs, corms or rhizomes, and produce leaves and flowers

during the winter and spring (Raven, 1973). The phanerophytes are mainly represented in the present study by evergreen sclerophyllus shrubs (1-3 m in height) where they dominate the plant cover, although they were represented by relatively low number of species comparing with the therophytes and cryptophytes. This life form gives the landscape of Al-Jabal Al-Akhdar its special beauty and charm (Boulos, 1971).

From the phytogeographical viewpoint, the Mediterranean elements are the most represented chorotype taking the following sequence: mono-regionals > bi-regionals > pluri-regionals. The Saharo-Arabian elements come in the second order, while the other elements show a minor representation. There are no doubts about the existence of biogeographical links between Mediterranean, Saharo-Arabian and Irano-Turanian elements. Relics of the Mediterranean flora also persist in the high mountains of the Sahara (see Quézel, 1978; Di Castri, 1981). On the other hand, the occurrence of many common western Mediterranean elements (e.g. *Viburnum tinus*, *Rhamnus lycioides*, *Olea europaea*, *Myrtus communis*, *Rosmarinus officinalis*, *Cichorium spinosum*, *Quercus coccifera* and many others) indicate more affinities with the flora of Crete and west Mediterranean region rather than the much closer east Mediterranean territory (Zohary, 1973; Qaiser & El-Gadi, 1984).

Al-Jabal Al-Akhdar could be considered the center of endemic species in Libya. Among 134 endemic species in the Libyan flora, approximately 50% of them are found in Al-Jabal Al-Akhdar (Qaiser & El-Gadi, 1984; Beentje *et al.*, 1994). Of the 59 endemics recorded in this region (Qaiser & El-Gadi, 1984), only 7 ones were recorded in the studied area. The concentration of the endemic species in Al-Jabal Al-Akhdar could be due to its peculiar physiography and climate comparing with most of the country. It is surrounded by the sea from the north and west sides, and by the desert from the south and east sides. These physiographic and climatic barriers have provided an excellent ecological refugia and contributed to restriction of many endemic taxa.

Six vegetation groups were generated after the application of the multivariate analysis (Hill 1979, a, b) to the cover estimates of 119 species in 165 stands (four groups mainly inhabit the coastal plain habitats and one inhabits the hilly and upland terrain). Two of the coastal plain groups inhabit the saline sand flats (*Cichorium spinosum* and *Limoniastrum monopetalum* groups), two inhabit the sand dunes and flats (*Pancratium maritimum* – *Ammophila arenaria* and *Retama raetam*), and one inhabits the seaward slopes of the coastal hills (*Crucianella maritima* – *Suaeda vermiculata*). Comparable groups (except that of *Cichorium spinosum*) were identified in the habitats of the coastal plain in the adjacent Egyptian Mediterranean region (Ayyad, 1973; Ayyad & El-Ghareeb, 1982; Shaltout & El-Ghareeb, 1992; Shaltout & Ayyad, 1994). The species diversity of these groups is low (5.0 – 7.8 species / stand) and resemble those of the inland desert along Slouk – Msus road south (3.7 – 8.6 species / stand) of Al-Jabal Al-Akhdar region (El-Kady, 2000), in spite of the low floristic similarity between both regions.

The group of *Juniperus phoenicea* – *Sarcopoterium spinosum* mainly inhabits the hilly and upland terrain, including the terraces and wadis of Al-Jabal Al-Akhdar plateau. This group is the most prominent vegetation type (i.e. Mediterranean matorrals) in the study area where its diversity and cover increases at high elevations reaching the Mediterranean forests at the sub-humid zones of rainfall ranges between 600 and 800 mm/year (*sensu* Le Houérou, 1984). A sub-group is splitted from this major group at level four of classification and characterized by *Sarcopoterium spinosum* shrub which could be considered as a degraded stage of forest or matorral extending predominantly at relatively low elevations, between 300 and 400 m, where it tends to become a disclimax similar to the phryganas of Greece and the “bathas” of the near east (Zohary, 1973; Le Houérou, 1984; Dallman, 1998).

The communities of wadis in Al-Jabal Al-Akhdar area are completely different to those of wadis of the western Mediterranean region of Egypt. Most of the recorded species in the study area were not recorded in the wadis of the western Mediterranean region of Egypt (Kamal & El-Kady, 1993). This may be due to the fact that the wadis of the western Mediterranean region of Egypt are relatively shallow and are geologically more recent. The shallow wadis differ from mature great ones of the study area in several aspects. Those of the study area are characterized by their wide and deep with developed prominent valleys. These valleys are characterized by irregularity and sheerness, but others are chinks-like, narrow and have V-shaped. The depth of valley reaches to 300 mm and the slopes may be strongly developed vertically or often steep.

This spot of Libyan Mediterranean vegetation which approximates an area of 500 km² (Azzawm, 1995) is considered as a unique vegetation type inside an extending gap between south pasture and the western border of Libya in which the Saharo-Arabian belt closely approaches the Mediterranean coast (Zohary, 1973; Brullo & Furnari, 1994; Mady *et al.*, 2002). Generally much of the matorrals has been heavily grazed for thousands of years. Unfortunately, this vegetation type in Libya has been subjected to severe disturbance for changing it into agricultural land through the “Agricultural Project of Al-Jabal Al-Akhdar” (Azzawam, 1995). Recent efforts have been done by the governmental authorities for stopping the clearance of the natural vegetation in this region, and rehabilitating some places which are not suitable for agricultural purposes. International efforts should be done for declaring this region as a “Biosphere Reserve”.

References

- ALI, S.I. & JAFRI, S.M.H. 1976. *Flora of Libya*. Vols 1-24. Department of Botany, El-Faateh Univ., Tripoli.
- ALLEN, S., GRIMSHAW, H.M., PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C. 1989. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Sci. Publ., London. 565 p.
- ARCHIBOLD, O.W. 1995. *Ecology of World vegetation*. Chapman & Hall, London. 510 p.
- AYYAD, M.A. 1973. Vegetation and environment of the western Mediterranean coastal land of Egypt. I. The habitat of sand dunes. *J. Ecol.*, 61: 509-525.
- AYYAD, M.A. & EL-GHAREEB, R.E. 1982. Salt marsh vegetation of the Western Mediterranean desert of Egypt. *Vegetatio*, 49: 3-19.
- AZZAWAM, S.M. 1995. *Al-Jabal Al-Akhdar: A study in physical geo-*

- graphy. Publication of University of Qar Younis of Benghazi, Libya. 139 p. (in Arabic).
- BEENTIE, H.J., ADAMS, B. & DAVIS, S.D. 1994. Regional overview: Africa. In: Davis, S.D., Heywood, V.H. & Hamilton, AC. (eds.). *Centres of plant diversity*. Oxford.
- BOULOS, L. 1971. The flora of Libya project. *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 10: 14-16.
- BOULOS, L. 1972. Our present knowledge on the flora and vegetation of Libya. *Webbia*, 26: 365-400.
- BOULOS, L. 1977. A check-list of the Libyan flora. 1. Introduction and Adiantaceae - Orchidaceae. *Public. Cairo Univ. Herb.*, 7/8: 115-141.
- BOULOS, L. 1979a. A check-list of the Libyan flora: 2. Salicaceae to Neuradaceae. *CODEN: CNDLAR*, 34: 21-48.
- BOULOS, L. 1979b. A check-list of the Libyan flora: 3. Compositae. *CODEN: CNDLAR*, 34: 307-332.
- BOULOS, L. 1995. *Flora of Egypt: Checklist*. Al-Hadara Publications, Cairo. 283 p.
- BRULLO, S. & FURNARI, F. 1994. La vegetazione del Gebel el-Akhdar (Cirenaica settentrionale). *Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat.*, 27: 197-412.
- CANFIELD, R. 1941. Application of the line-intercept method in sampling range vegetation. *J. Forestry*, 39: 288-394.
- CHEMEKOV, YU F., GANESHIN, G.C., SOLOVIEV, V.V., BOITSOV, M.N., SELIVERSTOV, YU.P., & PLOTNIKOVA, T.I. 1972. *Manual on geomorphological investigations*. "Nedra" Publishing House, Leningrad.
- DALLMAN, P.R. 1998. *Plant life in the World's Mediterranean climates*. California Native Plant Society. University of California Press, Berkeley. 258 p.
- DI CASTRI, F. 1981. Mediterranean-type shrublands of the World. In: F. di Castri, D.W. Goodall and R.L. Specht (eds.). *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, 1-52.
- EBRAHEM, M.E. 1999. *Vegetation and flora of a sector along Mediterranean coast of Libya from Tobruk to Egyptian border*. M. Sc. Thesis, Fac. Sci., Univ. Qar Younis, 165 p.
- EDRAWI & EL-NAGGAR. 1995. Natural plant life of Libya. *Assuit J. Environ. Studies*, 9: 149-160. (in Arabic).
- EL-GADI, A.A. 1988. *Flora of Libya*. Vol. 145. Department of Botany, El-Faateh Univ., Tripoli.
- EL-KADY, H.F. 2000. Vegetation analysis along Slouk-Msus road in southeastern Benghazi, Libya. *El-Minia Sci. Bull.*, 13: 61-71.
- GREUTER, W., BURDET, H. & LONG, G. (EDS). 1984, 1986, 1989. *Med-Checklist. A critical inventory of vascular plants of the circum-Mediterranean countries*. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Genève.
- HASSIB, M. 1951. Distribution of plant communities in Egypt. *Bull. Fac. Sci. Fouad I Univ.*, 29: 59-261.
- HILL, M.O. 1979a. *DECORANA - a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Cornell Univ., Ithaca, N.Y. 90 p.
- HILL, M.O. 1979b. *TWINSPAN - a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca, N.Y. 52 p.
- JAFRI, S.M. & EL-GADI, A. 1978. *Flora of Libya*. Vols. 25-144. Department of Botany, El-Faateh Univ., Tripoli.
- KAMAL, S.A. & EL-KADY, H.F. 1993. Vegetation analysis of some wadis in the Egyptian Mediterranean desert. *Feddes Repert.*, 104: 537-545.
- KEITH, H.G. 1965. *A Preliminary check-list of Libyan flora*. 2 vols. The Government of Libyan Arab Republic, Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, Tripoli.
- LE HOUÉROU, H.N. 1984. An outline of the bioclimatology of Libya. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, *Actual bot.*, (2/3/4): 157-178.
- MADY, M.I., SHALTOUT, K.H. & SHARAF EL-DIN, A. 2002. Flora of the coastal sand dunes of Gaza strip, Palestine. *Proc. 2nd Int. Conf. Biol. (ICBS), Fac. Sci., Tanta Univ.*, 2: 64-78.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 179 p.
- MAIRE, R. 1952-1977. *Flore de l'Afrique du Nord*, vol. 1-14. Encyclopédie Biologique Lechevalier, Paris.
- PIELOU, E.C. 1975. *Ecological diversity*. A Willy-Interscience Publ. 165 p.
- PRATOV, U. & EL-GADI, A. 1980. On floral composition of the pasture zone of the Libyan Jamahiriya. *Libyan J. Sci.*, 10B: 19-43.
- QAISSER, M. & EL-GADI, A. 1984. A critical analysis of the flora of Libya. *Libyan J. Sci.*, 13: 31-40.
- QUÉZEL, P. 1978. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 65: 479-534.
- RAVEN, P.H. 1973. The evolution of Mediterranean floras. In F. di Castri & H.A. Mooney (eds.). *Mediterranean type ecosystems: origin and structure*. Springer, New York, 213-224.
- SAS 1985. *SAS / STAT User's Guide*. SAS Institute Incorporation, Cary, NC. 956 p.
- SCHOLZ, H. 1974. Liste der gräse Libyens. *Willdenowia*, 7: 419-458.
- SHALTOUT, K.H. & EL-GHAREEB, R. 1992. Diversity of the salt marsh plant communities in the western Mediterranean region of Egypt. *J. Univ. Kuwait (Sci.)*, 19: 75-83.
- SHALTOUT, K.H. & AYYAD, M.A. 1994. Phytosociological behavior of *Thymelaea hirsuta* (L.) Endel. in Egypt. *Flora*, 189: 193-199.
- SCHISHOV, L.L. 1980. *Soil Studies in the Eastern Zone of the Socialist People's Libyan Arab Jamahiriya*. Soil-Ecological Expedition V/O "Selkhozpromexport", Tripoli. 392 p.
- TÄCKHOLM, V. 1974. *Students Flora of Egypt*. Cairo Univ. Press, Cairo. 888 p.
- ZOHARY, M. 1973. *Geobotanical foundations of the Middle East*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 739 p.

Appendix 1. Characteristics of the recorded plant species in Al-Jabal Al-Akhdar area.

The floristic categories are: ME: Mediterranean, COSM: cosmopolitan, SA: Saharo-Arabian, TR: tropical, SU: Sudanian, ES: Euro-Sibarian, IT: Irano-Turanian. The vegetation groups are: I: *Juniperus phoenicea* - *Sarcopoterium spinosum*, II: *Crucianella maritima* - *Suaeda vermiculata*, III: *Retama raetam*, IV: *Pancratium maritimum* - *Ammophila arenaria*, V: *Cichorium spinosum*, VI: *Limoniastrum monopetalum*. The habitats of coastal plain are SS: saline sand flats, SD: coastal sand dunes and SF: sand flats; those of coastal hill are SW: seaward slope and LW: leeward slope; those of plateau are FT: first terrace and ST: second terrace; and those of wadis are SE: south-east slope, NE: north-east slope, and WB: wadi bed.

Species	Family	Floristic category	Vegetation groups	Habitats
Phanerophytes (<i>sensu lato</i>)				
<i>Arbutus pavarii</i> Pamp.	Ericaceae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Callicotome villosa</i> (Poir.) Link in Schrad	Leguminosae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Ceratonia siliqua</i> L.	Caesalpiniaceae	ME	I	FT,ST,SE,WB
<i>Cupressus sempervirens</i> var. <i>horizontalis</i> (Mill.) Gord.	Cupressaceae	Endemic	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Euphorbia characias</i> L.	Euphorbiaceae	ME	I	LW,FT
<i>Euphorbia dendroides</i> L.	Euphorbiaceae	ME	I	FT, ST
<i>Juniperus phoenicea</i> L.	Cupressaceae	ME	I, III	SF,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Lycium europaeum</i> L.	Solanaceae	ME	I, III	SF
<i>Lycium shawii</i> Roemer & Schultes	Solanaceae	SA+SU	I, III	SF
<i>Myrtus communis</i> L.	Myrtaceae	ME+IT+ES	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Olea europaea</i> L.	Oleaceae	ME	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Phlomis fruticosa</i> D. Don	Labiateae	ME+IT	I, II	All habitats except SS,SD
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Pinaceae	ME	I	FT,SE,NE,WB
<i>Pistacia lentiscus</i> L.	Anacardiaceae	ME	I, III	SF,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Quercus coccifera</i> L.	Fagaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE
<i>Retama raetam</i> (Forssk.) Weeb	Leguminosae	ME+IT+SA	I, III, IV	SD,SF
<i>Rhamnus lycioides</i> subsp. <i>oleoides</i> (L.) Jahand. & Maire	Rhamnaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE
<i>Rhus tripartita</i> (Bernard. da Ucria) Grande	Anacardiaceae	ME+IT+SA	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Rosmarinus officinalis</i> L.	Labiateae	ME	I	LW,FT,ST
<i>Tamarix africana</i> Poir.	Tamaricaceae	ME+SA	I, V, VI	SS
<i>Thymelaea hirsuta</i> (L.) Endl.	Thymelaeaceae	ME+SA	I, II, III, V, VI	SS,SF,SW,LW
<i>Viburnum tinus</i> L.	Caprifoliaceae	ME	I	FT,ST
Chamaephytes				
<i>Centaurea ragusina</i> L.	Compositae	ME	I, II, III, IV	SD,SW,LW,FT,ST
<i>Cichorium spinosum</i> L.	Compositae	ME	V,VI	SS
<i>Cistus incanus</i> L.	Cistaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE
<i>Conyza bonariensis</i> (L.) Cronquist	Compositae	COSM	I	LW,FT,ST,SE
<i>Ecballium elaterium</i> A. Rich.	Cucurbitaceae	ME	I	FT,ST
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Sp.	Cistaceae	ME	I	FT,ST,SE
<i>Globularia alypum</i> L.	Globulariaceae	ME+SA	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Helianthemum salsifolium</i> (L.) Mill	Cistaceae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,SE
<i>Helianthemum stipulatum</i> (Forssk.) Christens.	Cistaceae	ME+SA+SU	I	LW,FT,ST,SE
<i>Helichrysum stoechas</i> (L.) Moench. Meth.	Compositae	ME	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Limoniastrum monopetalum</i> (L.) Boiss.	Plumbaginaceae	ME	I, III, V, VI	SS,SF
<i>Malva sylvestris</i> L.	Malvaceae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,NE,WB
<i>Sarcopoterium spinosum</i> (L.) Spach.	Rosaceae	ME	I, II, V	All habitats except SD
<i>Suaeda vermiculata</i> Forssk. ex J.F. Gmel.	Chenopodiaceae	SA+SU	I, II, III, IV, VI	SS,SF,SW
<i>Thymus capitatus</i> (L.) Link	Labiateae	ME	I	FT,ST
<i>Withania somnifera</i> (L.) Dunal	Solanaceae	ME+IT+TR	I	FT,ST,SE,NE

Hemicryptophytes				
<i>Ajuga iva</i> (L.) Schreb.	Labiatae	ME	I	LW,FT,ST
<i>Anchusa undulata</i> L.	Boraginaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Asteriscus spinosus</i> (L.) Sch. Bip.	Compositae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Bellis sylvestris</i> var. <i>cyrenaica</i> Beg.	Compositae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	Convolvulaceae	COSM	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Cressa cretica</i> L.	Convolvulaceae	ME+IT+TR	II, III, IV, V, VI	SS,SE,SW
<i>Crucianella maritima</i> L.	Rubiaceae	ME	II, III, IV	SE,SW
<i>Marrubium vulgare</i> L.	Labiatae	ME+IT	I, II, IV	SF,SWLW,FT,ST,SE,NE
<i>Medicago marina</i> L.	Leguminosae	ME	I, II, III, IV, V	SS,SE,SW,LW
<i>Piptatherum miliaceum</i> (L.) Coss.	Gramineae	ME+IT+SA	I	LW,FT,ST
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth.	Compositae	ME	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Satureja thymbla</i> L.	Labiatae	ME	I	FT,ST,SE
<i>Stachys tournefortii</i> Poiret	Labiatae	ME	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Thapsia garganica</i> L.	Umbelliferae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Tolpis virgata</i> (Desf.) Bertol.	Compositae	ME	I	FT,ST,SE
Cryptophytes				
<i>Ammophila arenaria</i> (L.) Link.	Gramineae	ME	III, IV	SD,SE,SW
<i>Arum cyrenaicum</i> Hurby	Araceae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Asparagus aphyllus</i> L.	Liliaceae	ME	I	FT,ST
<i>Asphodelus ramosus</i> L.	Liliaceae	ME	I	SF,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Barlia robertiana</i> (Loisel.) Greuter	Orchidaceae	ME	I	FT,ST,NE,WB
<i>Bellevalia mauritanica</i> Pomel	Liliaceae	ME+IT+SA	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Cyclamen rholsianum</i> Aschers.	Primulaceae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	Gramineae	COSM	II, IV, V, VI	All habitats except SF
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Gramineae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Eleocharis palustris</i> L. Roem & Schult.	Cyperaceae	ME+IT+ES	I, V, VI	SS
<i>Gagea fibrosa</i> (Desf.) Schult. & Schult.	Liliaceae	ME+SA	I	FT,ST,SE
<i>Gagea trinervia</i> (Viv.) Greuter	Liliaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Gladiolus italicus</i> Mill.	Iridaceae	ME+IT	I	LW,FT,ST
<i>Juncus rigidus</i> Desf.	Juncaceae	ME+IT+ES	V, VI	SS
<i>Oxalis pes-caprae</i> L.	Oxalidaceae	TR	I	LW,FT,ST
<i>Pancratium maritimum</i> L.	Amaryllidaceae	ME	I, II, III, IV, V, VI	SS,SD,SE,SW
<i>Polygonum maritimum</i> L.	Polygonaceae	ME+ES	I, II, III	SW,LW,FT,ST
<i>Ranunculus asiaticus</i> L.	Ranunculaceae	ME+IT	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Ranunculus paludosus</i> Poir.	Ranunculaceae	ME+ES	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Romulea cyrenaica</i> Beguinot	Iridaceae	Endemic	I	FT,ST,SE,NE
<i>Scirpus maritimus</i> L.	Cyperaceae	COSM	I, VI	SS,SF
<i>Smilax aspera</i> L.	Liliaceae	ME	I	FT,ST
<i>Urginea maritima</i> (L.) Baker	Liliaceae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
Therophytes				
<i>Aegilops kotschy</i> Boiss.	Gramineae	IT+SA	I	FT,ST,SE
<i>Ammi majus</i> L.	Umbelliferae	ME+IT+ES	I	FT,ST
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link in Schrad.	Gramineae	ME+IT+ES	I	FT,ST,SE
<i>Beta vulgaris</i> L.	Chenopodiaceae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Biscutella didyma</i> L.	Cruciferae	ME+IT	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Brassica deserti</i> Danin & Hedge	Cruciferae	SA	I	FT,ST,SE

<i>Briza maxima</i> L.	Gramineae	ME	I	FT,ST,SE,WB
<i>Bromus alopecuros</i> Poir.	Gramineae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Bromus rubens</i> L.	Gramineae	ME+IT+SA	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Carduus argentatus</i> L.	Compositae	ME+IT	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Carthamus lanatus</i> L.	Compositae	ME	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.	Chenopodiaceae	COSM	I	SF,LW,FT,ST,WB
<i>Chrozophora tinctoria</i> (L.) Adjuss	Euphorbiaceae	ME+IT	I	FT,ST,NE,WB
<i>Conyza aegyptiaca</i> (L.) Dryand.	Compositae	SA	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Crepis libya</i> (Pamp.) Shab.	Compositae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE
<i>Cynara cyrenaica</i> Maire & Barratte	Compositae	Endemic	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Cynosurus coloratus</i> Lehm. ex Nees	Gramineae	ME	I	SF,LW,FT,ST
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Euphorbiaceae	ME+IT+ES	I, II, IV	SW,LW,FT,ST,SE
<i>Euphorbia peplis</i> L.	Euphorbiaceae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST
<i>Fedia cornucopiae</i> (L.) Gaetner	Valerianaceae	ME	I	LW,FT,ST,WB
<i>Hordeum murinum</i> L.	Gramineae	ME+IT	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Lathyrus aphaca</i> L.	Leguminosae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Lotus ornithopodioides</i> L.	Leguminosae	ME+ES	I	FT,ST,SE
<i>Lotus tetragonolobus</i> L.	Leguminosae	ME	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Medicago rigidula</i> (L.) All.	Leguminosae	ME+IT	I, II	SW,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Onobrychis crista-galli</i> (L.) Lam.	Leguminosae	IT+SA	I	FT,ST,SE,WB
<i>Ononis pendula</i> Desf.	Leguminosae	ME	I, II, III	SW,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Onopordum cyrenaicum</i> Maire & Weill.	Compositae	Endemic	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Plantago arenaria</i> Waldst. & Kit.	Plantaginaceae	ME	I	LW,FT,ST
<i>Plantago lagopus</i> L.	Plantaginaceae	ME+IT	I	LW,FT,ST
<i>Poa annua</i> L.	Gramineae	ME+IT+ES	I, II, IV	All habitats except SS,SF
<i>Poa bulbosa</i> L.	Gramineae	ME+IT+ES	I, II, IV	SW,LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) desf.	Gramineae	COSM	I	LW,FT,ST,SE
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All.	Cruciferae	ME+IT+ES	I	FT,ST
<i>Rumex simpliciflorus</i> Murb.	Polygonaceae	—	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Scorpiurus muricatus</i> L.	Leguminosae	ME+IT	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Solanum nigrum</i> L.	Solanaceae	SA	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Compositae	COSM	I	FT,ST
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	Leguminosae	ME+IT+ES	I	FT,ST,SE,NE,WB
<i>Trisetaria macrochaeta</i> (Boiss.) Maire	Gramineae	SA	I	LW,FT,ST,SE,WB
<i>Trisetaria linearis</i> Forssk.	Gramineae	ME+SA	I	LW,FT,ST
<i>Urtica urens</i> L.	Urticaceae	ME+IT+ES	I	LW,FT,ST,SE,NE,WB
<i>Vicia laxiflora</i> Brot.	Leguminosae	ME	I	LW,FT,ST,SE

Vegetation analysis of the down-stream part of Wadi Gaza, Palestine

Analyse de la végétation de la partie aval d'un oued dans la bande de Gaza, en Palestine

M. A. El-Sheikh¹, M. E. Mady² & K. H. Shaltou³

* Botany Department, Faculty of Science, Al-Azhar University (Assuit Branch), Assuit, Egypt. P.O. Box 71524,
E-mail: el_sheikh_eg@yahoo.co.uk. Tel. +968-9228663, Fax: +968-820160

** Department of Biology and Geology, College of Education, Al-Aqsa University, Gaza, Palestine.

*** Botany Department, Faculty of Science, Tanta University, Tanta, Egypt

139

Abstract

The analysis of the life form and chorotype spectra of the vegetation of the down-stream part of Wadi Gaza, Palestine, indicated that the Mediterranean component was the highest represented chorotype in most life forms. A data set of 41 stands was analyzed using multivariate techniques (TWINSPAN and DCA) to classify the vegetation of this wadi, and to determine the relationship between the identified plant communities and the prevailing environmental factors. Seven habitat types were distinguished and six plant communities represented by 12 indicator species were identified after TWINSPAN analysis. The axes of the DCA-ordination separated the halophytic species of the moist saline sites of the wadi bed from those of the relatively dry wadi terrace (along the soil moisture, salinity, chloride, carbonate, bicarbonate, silt and K gradients). The species diversity of the plant communities and habitat types were assessed and discussed.

Key-words

Gaza strip, halophytic vegetation, wadi vegetation

Résumé

L'analyse des types biologiques et chorologiques de la végétation de la partie aval d'un oued dans la bande de Gaza en Palestine, indique que les éléments méditerranéens sont les types chorologiques les plus représentés pour la plupart des types biologiques considérés. Un jeu de données concernant 41 stations a été analysé grâce aux techniques d'analyses multivariées (TWINSPAN, ACD) pour classer la végétation de cet oued et pour déterminer les relations entre les communautés végétales identifiées et les facteurs environnementaux prédominants. Sept types d'habitats et six communautés végétales représentées par 12 espèces indicatrices ont été identifiés après réalisation des analyses multivariées (TWINSPAN). Les axes de l'ordination de l'ACD (Analyse des Correspondances Dépendante) séparent les espèces halophiles des sites les plus humides et salins présentes dans le lit de l'oued de celles des terrasses relativement sèches (le long du gradient d'humidité ; gradients de salinité, chloration, carbonates, bicarbonates, limons et potassium). La diversité spécifique des communautés végétales et des types d'habitat a été estimée et discutée.

Mots-clés

Bande de Gaza, végétation halophile, végétation des oueds

INTRODUCTION

Special interest in the down-stream part of Wadi Gaza arose from several view points: (i) it is a RAMSAR site with great international importance for migratory as well as resident birds; (ii) its phytogeographical location, straddles the boundaries of Saharo-Arabian and Irano-Turanian flora in the south and the Mediterranean flora in the north; and (iii) it is considered the only wetland site with unique habitats in Gaza Strip. Few floristic and vegetation studies are available on Gaza Strip; among them is that of Boulos (1959). Danin (1983) gave a short account on the plant communities of Gaza Strip in his study of the desert vegetation of Israel and Sinai. After the initiation of the National Palestinian Authority, some recent studies have been carried out such as that of Mady (2001a) and Mady *et al.* (2002) on the flora of the coastal sand dunes of Gaza Strip.

140

The present study aims at analyzing the vegetation of the down-stream part of wadi Gaza, by how do the biotic and abiotic features of the environment shape the distribution and structure of the plant communities. It provides also a general description of the floristic and ecological features of the different habitats in the study area which is considered one of the most diverse sites in Gaza Strip, presumably due to the greater amounts of run-off water collecting in it.

Study site

The term 'wadi' designates a dried water course in the desert. It has the features of a natural drainage system evolved under less arid conditions. The wadi comprises a main channel and a number of tributaries which receive runoff water from the branched affluents (Batanouny, 1973). Wadi Gaza has a length of about 150 km and a width ranging between 150 and 500 m. It flows from the Hebron mountains in the south, passing the Negev plateau and crosses the middle part of the Gaza strip for a distance of 8 km where its mouth ends in the Mediterranean Sea. It is the unique source of surface water in Gaza strip (Mady, 2001b) (fig. 1). Its drainage system constitutes one main tributary which is connected to many subsidiary ones and can be compared to the classical drainage lines of other arid and semiarid regions. Near the Mediterranean coast, its mouth has been closed by soil embankment; so, a pond of free water has been established. The study area was located in the down-stream part of wadi Gaza (about 8 km in length) where the following habitats are distinguished: terrace, slope and bed of the main channel;

bank and water edge of the mouth pond; sand sheets and sand dunes that surrounded the mouth pond. The wadi bed of the main channel is composed of a variety of rocks and fine texture soil. However, the alluvial deposits of the wadi itself are mainly composed of gravel and alluvium mixed with drifted sand.

The mean air temperature of Gaza strip varies between 16.3 °C (with mean minimum of 10.0 °C and mean maximum of 23.8 °C) at Gaza in the north, and 20.2 °C (with mean minimum of 14.5 °C and mean maximum of 25.8 °C) at Rafah in the south. In general, January is the coldest month of the year with a minimum temperature of 9.7 °C, while July and August are the hottest with a minimum of 22.5 °C. The minimum relative humidity was 67 % during November, while the maximum was 75 % during July-August period. The effective rainy period is January (113 mm), with total amount (340 mm) per year.

METHODS

Forty-one stands representing the different habitats of wadi Gaza were selected systematically in stratified way to represent seven types of habitat in the study area: 10 stands on the terrace (T), 7 stands on the slope (O) and 13 stands in the bed (B) of the main channel; 6 stands on the bank (L) and 2 stands at the water edge (W) of the mouth pond; 2 stands on sand sheets (S) and one stand on sand dunes (D) that surrounded the mouth pond. The size of the stand ranges from 1500-2000 m² at least and the number of stands per habitat varied (between 2 and 13 stands) depending on the habitat heterogeneity. In each stand, all plant species were recorded and identified according to Zohary (1966, 1972) and Feinbrun-Dothan (1978, 1986). Life forms (following Raunkiaer, 1937) and chorotypes following Zohary (1966, 1972) and Feinbrun-Dothan (1978, 1986) were recorded. Cover values of all species were estimated using the line intercept method (Canfield, 1941). Three soil samples, down to 50 cm depth (most of the plant roots and available nutrients are abundant in this depth), were collected from each stand and mixed as a composite sample; air dried and analyzed for soil texture using Bouycqos hydrometer method (Allen *et al.*, 1974). Calcium carbonate and bicarbonate were estimated by titration method, pH on the soil water extract by pH meter with KCl electrode, electric conductivity (EC) by conductivity meter and chloride by titration method, nitrate (NO₃) was estimated using

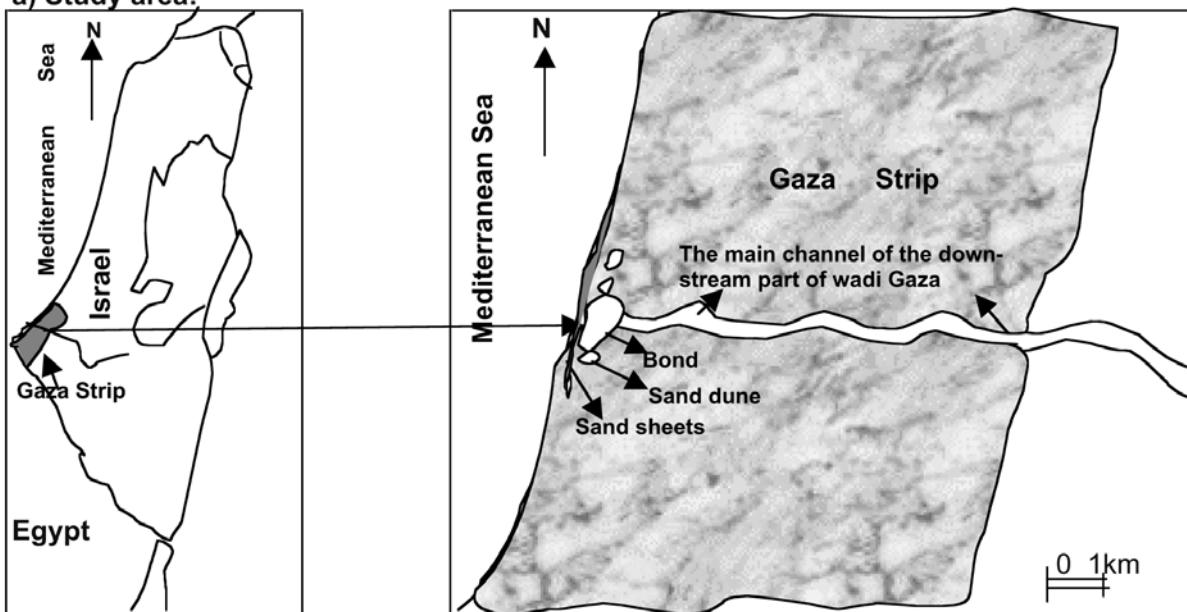
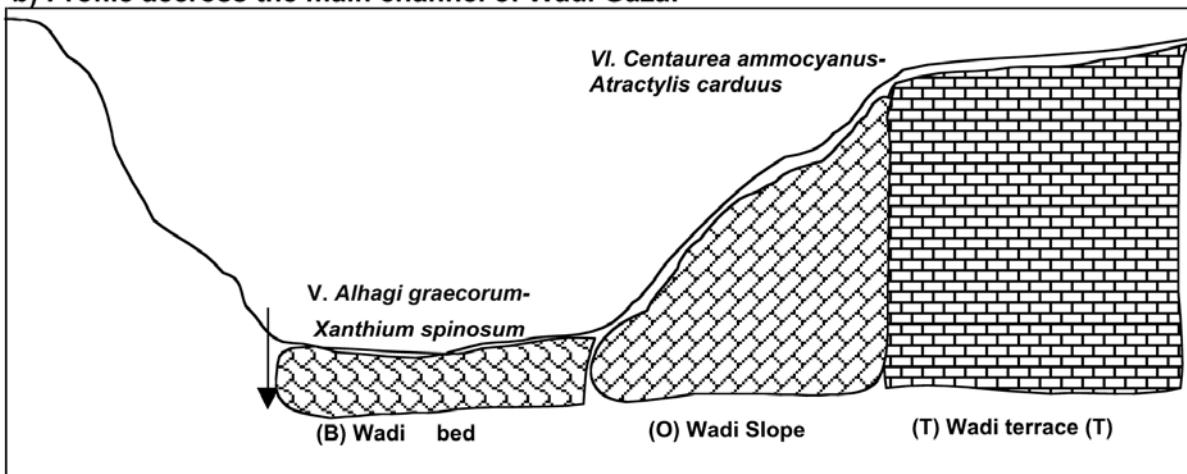
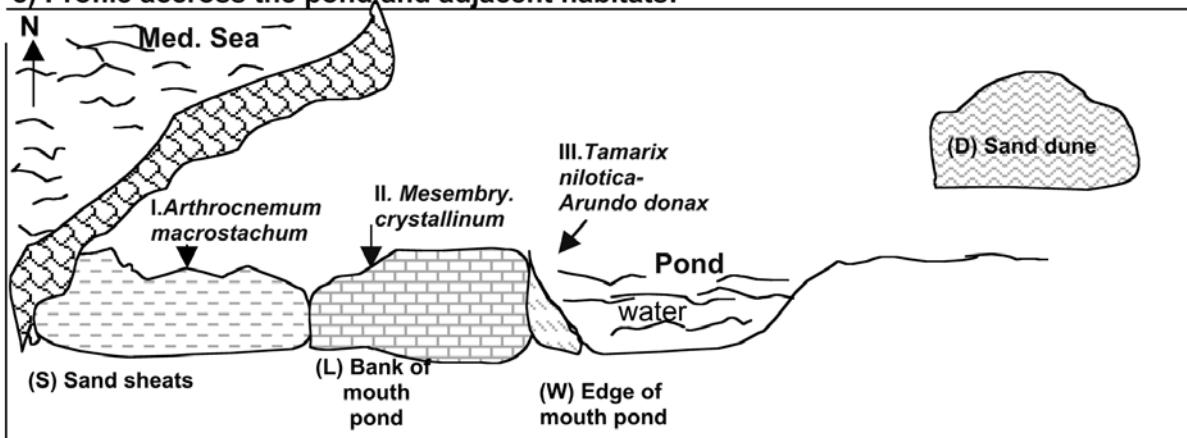
a) Study area:**b) Profile accross the main channel of Wadi Gaza:****c) Profile accross the pond and adjacent habitats:**

Fig. 1. Location map of the study area (a) and profiles across the main channel of wadi Gaza (b) and the pond (c) located at the end of wadi showing the environmental and topographic situation of the vegetation units in the down-stream part of wadi Gaza.

the micro-Kjeldahl method and Na⁺, K⁺ and Ca⁺⁺ cations using flame photometer (Allen *et al.*, 1974).

The vegetation data set (cover estimates of 55 plant species in 41 stands) was classified using TWINSPAN (Hill, 1979a). The type of matrix was as follows: number of samples 41, number of species 55 and length of array 735. This procedure simultaneously classifies both stands and species directly, constructing an ordered two-way table to exhibit the relationship between them as clearly as possible. Detrended correspondence Analysis (DCA) (Hill, 1979b) was used to verify the identified vegetation units. The significance of variation in the edaphic variables of the habitats and vegetation units was tested using one-way ANOVA, and the relationship between the edaphic and community variables was assessed using simple linear correlation. Stepwise multiple regression was used to analyze the relationship of the environmental and community variables with the DCA axes in order of their relative reduction of the sum of squares (the variable that reduced most of the sum of squares was entered first, followed by each of the others in descending order of relative contribution); this technique enables the elimination of insignificant variables, only those with the

most important correlations with dependent variables were selected (SAS, 1985).

The species richness (α -diversity) of each habitat and vegetation unit was calculated as the average number of species per stand. The species turnover (β -diversity) was calculated as the ratio between the total number of species recorded in a certain habitat or vegetation cluster and its α -diversity. Shannon-Wiener index ($H = -\sum p_i \log p_i$) for the relative species evenness, and Simpson index ($C = \sum p_i^2$) for the relative concentration of species dominance were calculated for each habitat and vegetation unit based on the relative cover (p_i) of species (Whittaker, 1972; Pielou, 1975).

RESULTS

A total of 55 species (51 % annuals and 49 % of perennials) belonging to 27 families were recorded in the various habitats of the lower-stream part of wadi Gaza (table 1). The families with the highest number of species were Asteraceae (14 = 26 %) and Poaceae (7 = 13 %). Monoregional species were highly represented in most

Species	Life forms	Chorotype	Habitat	I	II	III	IV	V	VI	P %
Species No				8	11	23	22	29	34	
Aizoaceae										
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	Th	Me, ES	L,W,D		30	0.2	0.2			17.1
<i>Carpobrotus edulis</i> L.	He	---	W				0.4			2.4
AMARYLLIDACEAE										
<i>Pancratium maritimum</i> L.	Ge	Me	L			0.2				4.9
BORAGINACEAE										
<i>Anchusa humilis</i> (Desf.) I. M. Johnst.	Th	Me	L						0.1	2.4
CARYOPHYLLACEAE										
<i>Silene succulenta</i> Forssk.	He	Me	L,S	0.2		0.1				4.9
CHENOPodiaceae										
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (L.) Moq.	Th	Me	L,S	45		1.3				12.2
<i>Salsola kali</i> L.	Th	Cosm	L,S,W,D	0.1	2.7	0.5	0.3			17
ASTERACEAE										
<i>Artemisia monosperma</i> Del.	Ch	SA, Me	T,O						4.4	7.3
<i>Atractylis carduus</i> (Forssk.) C. Chr.	He	--	B,T,O				0.3	1.4	6.1	51.2
<i>Centaurea ammocyanus</i> Boiss.	Th	Me	L,W,B				0.6		8.3	31.7
<i>Cichorium pumilum</i> Jacq.	Th	Me, IT	W,B,T,O				0.1	0.2	0.2	14.6
<i>Launaea nudicaulis</i> (L.) Hook. fil.	He	SA, IT	L,T		1.0	0.4			0.5	14.6
<i>Matricaria aurea</i> (Loefl.) Sch. Bip.	Th	---	B					0.3		4.9

Species	Life form	Chorotype	Habitat	I	II	III	IV	V	VI	P %
<i>Onopordum carduiforme</i> Bioss.	He	Me	W,B,T			0.7	0.2	1.4		19.5
<i>Otanthus maritimus</i> (L.) Hoffm. & Link	Ch	Me	L,B,O,D		0.3		0.3			12.2
<i>Reichardia tingitana</i> (L.) Roth	Th	Me, SA, IT	W,T,O			0.3		0.1	7.3	
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	Ch	Me	B,T,O			0.2	0.2	0.2		19.5
<i>Senecio glaucus</i> L.	Th	Me, SA, IT	B,O				0.1	0.2		4.9
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	Th	Cosm	L,W,B,T,O		0.4	1.7	0.6	1.1		49
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Th	ES, Me, IT	L,T,O		0.2		0.1	0.1	7.3	
<i>Xanthium spinosum</i> L.	Th	Cosm	W,B,T,O			1.7	7.0	0.1		41.5
CONVOLVULACEAE										
<i>Cuscuta campestris</i> Yunck.	Pa	Me	B,T,O				0.5	0.1	9.8	
BRASSICACEAE										
<i>Cakile maritima</i> (Scop.) Willd. Nyman	Th	Me, ES	L,D	2.0	0.2			0.1		14.6
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagreze-Fossat	Th	Me, IT	L					0.1		2.4
<i>Sisymbrium irio</i> L.	Th	Me, ES, IT	L					0.1		2.4
EUPHORBIACEAE										
<i>Ricinus communis</i> L.	Ch	SU	W			0.8	0.5			2.4
POACEAE										
<i>Arundo donax</i> L.	Ge	Me, ES, IT	L,S,W,B,T,O	4.3	2.7	8.1	14.8	0.2		31.7
<i>Avena fatua</i> L.	Th	Cosm	B,T,O				0.1	0.1	12.2	
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	Ge	Trop	L,S,B,T,O,D	0.8		4.1	0.5	1.1	2.8	53.7
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Ge	Cosm	W,O				11.7			4.9
<i>Polypogon maritimus</i> Willd.	Th	Me, IT	L,S,W,B,T,O	0.3		0.1	0.3	0.2	0.2	24.4
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	Th	Cosm	L,B,T,O		3	0.3		0.1	0.3	22.9
GERANIACEAE										
<i>Erodium arborescens</i> (Desf.) Willd.	He	SA	L,B,T,O			0.1		0.5		12.2
LAMIACEAE										
<i>Marrubium vulgare</i> L.	Ch	Me, IT	B,T				0.2	0.1	12.2	
FABACEAE										
<i>Alhagi maurorum</i> Boiss.	Ch	Trop	W,B,T,O			0.3	5.1	0.7		26.8
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	Th	Me	L,W		0.8		0.2			4.9
MALVACEAE										
<i>Malva parviflora</i> L.	Th	Me, IT	L,B,T,O			0.1		0.1	1.2	14.6
MORACEAE										
<i>Ficus sycomorus</i> L.	Ph	Cult.	O						4.4	2.4
MYRTACEAE										
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh.	Ph	Cult.	T			5.0		2.1		7.3
NEURADACEAE										
<i>Neurada procumbens</i> L.	Th	SA, SU	B,O		0.4	0.3	5.6			26.8
OROBANCHACEAE										
<i>Orobanche aegyptiaca</i> Pres.	Pa	SA, Me	L	0.7						2.4
PLANTAGINACEAE										
<i>Plantago lagopus</i> L.	Th	Me, IT	T,O					0.2		7.3

Species	Life form	Chorotype	Habitat	I	II	III	IV	V	VI	P %
POLYGONACEAE										
<i>Polygonum equisetiforme</i> Sibth. et Sm.	Ch	Me, IT	L, S, B, T, O	0.4		1		0.4	1.0	46.3
<i>Rumex dentatus</i> L.	Th	Me, IT, ES	L			0.1			1.6	4.9
<i>Rumex pictus</i> Forssk.	Th	Me, ES	B, T			0.4		0.1		7.3
RANUNCULACEAE										
<i>Anemone coronaria</i> L.	Ge	Me	W, B, T, O					0.1		2.4
RHAMNACEAE										
<i>Ziziphus spina-christi</i> (L.) Desf.	Ph	SU, Me, ITSA	L		0.4					2.4
SOLANACEAE										
<i>Nicotiana glauca</i> Grahm.	Ch	Trop	L, W, B, T, O		0.4		5.0	2.0		34.1
<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	He	Trop	B, T					2.1	3.3	12.2
TAMARICACEAE										
<i>Tamarix nilotica</i> (Ehrenb.) Bge.	Ph	SA	L, S, W, B, T, O	10	0.4	10.1	21	1.0	1.0	70.7
<i>Tamarix aphylla</i> (L.) Karst.	Ph	Me	L						0.1	2.4
APIACEAE										
<i>Pimpinella anisum</i> L.	Th	Me	B, T					0.8		4.9
URTICACEAE										
<i>Urtica pilulifera</i> L.	Th	Me, IT, ES	B					0.1		2.4
ZYGOPHYLLACEAE										
<i>Zygophyllum album</i> L.f.	He	SU	L, D	0.2						4.9

Table 1. Characteristics of the recorded species in the down-stream part of Wadi Gaza.

Life forms are: Ph: phanerophyte, Ch: chamaephyte, He: hemicryptophyte, Ge: geophyte and helophyte, Th: therophyte and P: parasite. Chorotypes are: Me: Mediterranean, ES: Euro-Siberian, IT: Irano-Turanian, Cosm: Cosmopolitan, SA: Saharo-Arabian, SU: Sudanian, Trop: Tropical, Cult: Cultivated. Vegetation units are: I: *Arthrocnemum macrostachyum*, II: *Mesembryanthemum crystallinum*, III: *Tamarix nilotica* - *Arundo donax*, IV: *Tamarix nilotica*, V: *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum*, VI: *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus*. Habitats are: T: wadi terrace, O: wadi slope, B: wadi bed, L: bank of mouth pond, W: water edge of mouth pond, S: sand sheets, D: sand dune.

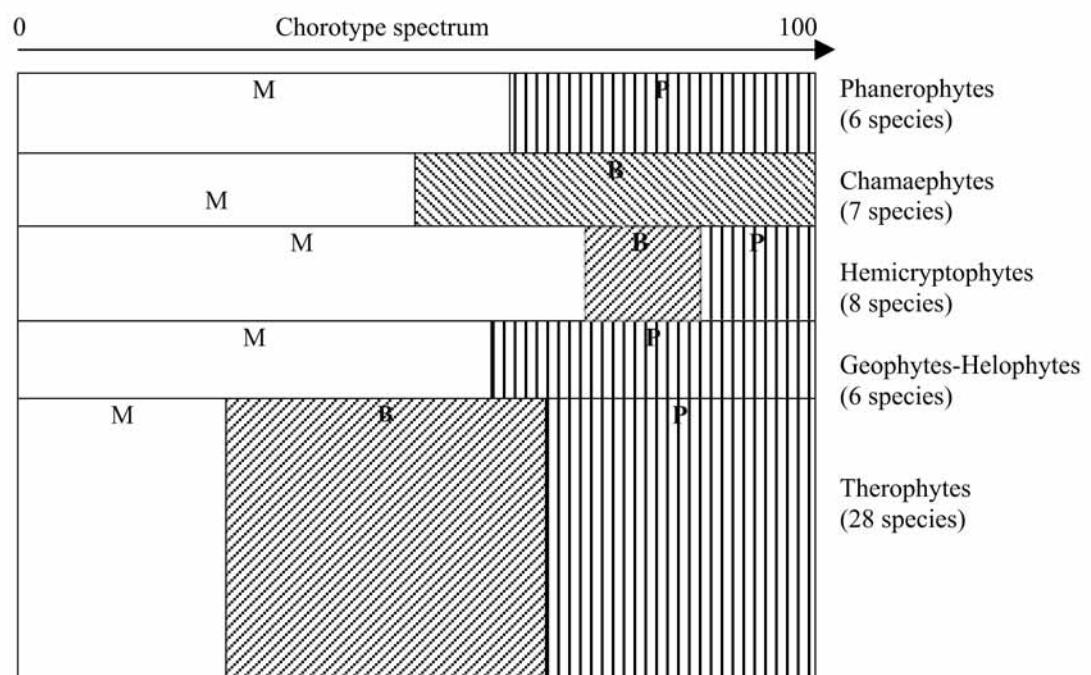


Fig 2. Layer diagram and chorotype spectrum of the vegetation of the downstream part of wadi Gaza. M: monoregional, B: biregional and P: pluriregional species.

Vegetation unit	I	II	III	IV	V	VI	TWIN division level
Stand			1 4	12333 13	122311112213	4 222233233	
<i>Species</i>	78	56	31231	55027908	6233127891444	04607816959	
<i>Nicotiana glauca</i> Graham	--	-1	----	111-11-2	112-12---11-	-----	00000
<i>Carpobrotus edulis</i> L.	--	--	----	----1-	-----	-----	000010
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	--	--	----	----4-7	-----	-----	000010
<i>Ricinus communis</i> L.	--	--	----	----1--	-----	-----	000010
<i>Matricaria aurea</i> (Loefl.) Sch. Bip.	--	--	----	-----	1-1-----	-----	000011
<i>Neurada procumbens</i> L.	--	--	----	1-----	111---1111-71	-----	000011
<i>Pimpinella anisum</i> L.	--	--	----	-----	2—1-----	-----	000011
<i>Urtica pilulifera</i> L.	--	--	----	-----	-----1--	-----	000011
<i>Xanthium spinosum</i> L.	--	--	1---	11---11-	1-1-311111413	--1-----	000011
<i>Alhagi maurorum</i> Boiss.	--	--	----	----1-	531---1---1--	---111-1—1	0001
<i>Marrubium vulgare</i> L.	--	--	----	-1-----	---11-----1-	--1-----	0001
<i>Scolymus hispanicus</i> L.	--	--	----	1-11---	11---1-----	--1---1---	0001
<i>Cuscuta campestris</i> Yunck.	--	--	----	-----	---1-----1	-----1---1-	00100
<i>Senecio glaucus</i> L.	--	--	----	-----	-----1-----	-----1---	00100
<i>Solanum elaeagnifolium</i> Cav.	--	--	----	-----	-----1-3—1-	--41-----	00100
<i>Atractylis carduus</i> (Forssk.) C. Chr.	--	--	----	-1-11---1	-1111-11111--	--122411-11	00101
<i>Eucalyptus camaldulensis</i> Dehnh.	--	--	----	--5----	-----	-----2-1--	00101
<i>Onopordum carduiforme</i> Biess.	--	--	----	-1---1--	---1---1-1--	--11-2----	00101
<i>Cichorium pumilum</i> Jacq.	--	--	----	----1--	-----1---1--	--11---1---	00101
<i>Reichardia tingitana</i> (L.) Roth	--	--	----	----1--	-----	-----11-	001100
<i>Anemone coronaria</i> L.	--	--	----	-----	-----	--1-----	001101
<i>Artemisia monosperma</i> Del.	--	--	----	-----	-----	-----142	001101
<i>Ficus sycomorus</i> L.	--	--	----	-----	-----	6-----	001101
<i>Anchusa humilis</i> (Desf.) I. M. Johnst.	--	--	----	-----	-----	-1-----	001101
<i>Tamarix aphylla</i> (L.) Karst.	--	--	----	-----	-----	-1-----	001101
<i>Avena fatua</i> L.	--	--	----	-----	1-----	--1—1—11-	001101
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagreze-Fossat	--	--	----	-----	-----	-1-----	001101
<i>Plantago lagopus</i> L.	--	--	----	-----	-----	-----11-	001101
<i>Sisymbrium irio</i> L.	--	--	----	-----	-----	-1-----	001101
<i>Centaurea ammocyanus</i> Boiss.	--	--	----	-1-1—1-	-----	1111511-111	00111
<i>Polygonum equisetiforme</i> Sibth. et Sm.	1-	--	-111-	-----	-11-111-111--	-11111-11--	0100
<i>Malva parviflora</i> L.	--	--	---1-	-----	---11---11--	-2-----	0100
<i>Polypogon maritimus</i> Willd.	1-	--	--1--	----1-	----111—1---	---11-1---	0100
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	--	--	11-1-	--1-11-1	-111—11-111-	1—1-111---	0100
<i>Erodium arborescens</i> (Desf.) Willd.	--	--	--1--	-----	-----1-----	-1-----11-	0101
<i>Arundo donax</i> L.	11	-1	411--	2-1-9-11	---1-----1	-----	011
<i>Tamarix nilotica</i> (Ehrenb.) Bge.	12	-1	1151-	64321132	1-1-111111111	-1-111----	011
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	1-	--	11112	-1-----	---11111-11-	-111-1-211	100
<i>Paspalum distichum</i> L.	--	--	--11-	-----	--1---1-----	-----	100
<i>Rumex pictus</i> Forssk.	--	--	1----	-----	-----11	-----	100
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	--	--	--1--	-----	-----1	--1-----	100

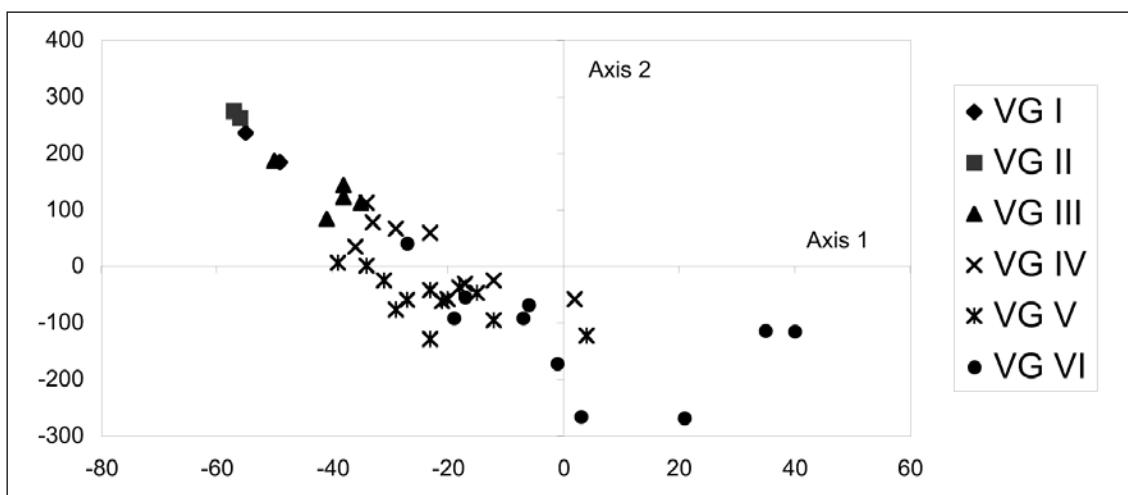
<i>Rumex dentatus</i> L.	--	--	--1--	-----	-----	-2-----	101
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	--	1-	-111-	-----	---1-----	--1-1-11--	101
<i>Launaea nudicaulis</i> (L.) Hook. fil.	--	1-	-111-	-----	-----	-11-----	11000
<i>Otanthus maritimus</i> (L.) Hoffm.&Link	--	--	11-11	-----	-----1	-----	11001
<i>Pancratium maritimum</i> L.	--	--	--11-	-----	-----	-----	11001
<i>Zygophyllum album</i> L.f.	--	--	--11	-----	-----	-----	11001
<i>Cakile maritima</i> (Scop.) Willd. Nyman	--	1-	-1111	-----	-----	-1-----	11001
<i>Ziziphus spina-christi</i> (L.) Desf.	--	-1	----	-----	-----	-----	11010
<i>Mesembryanthemum crystallinum</i> L.	--	43	111-1	----11-	-----	-----	11010
<i>Orobanche aegyptiaca</i> Pres.	--	-1	----	-----	-----	-----	11010
<i>Salsola kali</i> L.	--	11	--11	----11-	-----	-----	11010
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (L.) Moq.	46	--	-111-	-----	-----	-----	11011
<i>Silene succulenta</i> Forssk.	1-	--	-1---	-----	-----	-----	11011
<i>Trifolium tomentosum</i> L.	--	1-	----	----1--	-----	-----	111
TWINSPAN division level 1	11	11	11111	00000000	0000000000000000	000000000000	
	2	11	00	00000	11111111	11111111111111	000000000000
	3		11	00000	11111111	00000000000000	111111111111
	4			01111	00000111	0000111111111	0111111111
	5				00001	000000001	000000111
	6					00000001	011111

Table 2. Species composition of the six vegetation units (I-VI) identified after the application of TWINSPAN to the vegetation data of 41 stands along the down-stream part of Wadi Gaza. The cover levels are coded as follows: 1, $\leq 10\%$; 2, 10-20%; 3, 20-30%; 4, 30-40%; 5, 40-50%; 6, 50-60%; 7, 60-70%; 8, 70-80%; 9, $\geq 90\%$. Vegetation units are: I: *Arthrocnemum macrostachyum*, II: *Mesembryanthemum crystallinum*, III: *Tamarix nilotica* - *Arundo donax*, IV: *Tamarix nilotica*, V: *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum*, VI: *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus*.

life forms, except for the therophytes where the biregionals were highly represented (fig. 2). The Mediterranean components were the highest among the monoregionals (about 25 %) in most life forms, while the Mediterranean-Irano-Turanian were the highest among the biregionals (50 %) (table 1).

TWINSPAN divided the set of 41 stands into six vegetation units at level 3. They are named after the characteristic species (which had highest values of presence percentage and/or cover percentage) as follows: *Arthrocnemum macrostachyum* (I), *Mesembryanthemum crystallinum* (II), *Tamarix nilotica* - *Arundo donax* (III),

Fig. 3. Relation between the six vegetation units resulting from DCA application. The eigen values for DCA of axis 1 was 0.763 and for axis 2 was 0.581. Vegetation units are: VG I: *Arthrocnemum macrostachyum*; VG II: *Mesembryanthemum crystallinum*; VG III: *Tamarix nilotica* - *Arundo donax*; VG IV: *Tamarix nilotica*; VG V: *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum*; VG VI: *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus*.



Number of quadrats	Habitats							Total mean ± SD	F-value
	T 10	O 7	B 13	L 6	W 2	S 2	D 1		
Percentage of first dominant species in habitats									
I. <i>Arthrocnemum macrostachyum</i>	--	--	--	--	--	100	--		
II. <i>Mesembryanthemum crystallinum</i>	--	--	--	100	--	--	--		
III. <i>Tamarix nilotica, Arundo donax</i>	--	--	20	60	--	--	20		
IV. <i>Tamarix nilotica</i>	38	25	12	--	25	--	--		
V. <i>Alhagi graecorum Xanthium spinosum</i>	15	8	77	--	--	--	--		
VI. <i>Centaurea ammocyanus Atractylis carduus</i>	46	36	9	9	--	--	--		
Community variables									
Total cover	38.7	47.1	35.1	40.4	57.8	59.3	12.2	40.6±18	0.72
Total number of species	30	28	30	29	17	8	6	21±10.6	--
Species richness (spp./stand)	7.8	6.4	9.2	11.2	10.5	5.5	6.0	8.5±2.5	2.08
Species turnover	10	7	12.9	6	2	2	1	5.8±4.4	--
Shannon index	0.59	0.41	0.55	0.64	0.78	0.33	0.28	0.55±0.1	1.43
Simpson index	0.47	0.54	0.47	0.33	0.25	0.60	0.70	0.46±0.1	1.03
Soil variables									
Sand	79.6	74.6	68.4	93.3	94.0	96.0	90	79.2±12	1.79
Silt	15.0	18.0	23.6	5.3	6.0	4.0	6.0	15.5±8.9	1.89
Clay (%)	5.4	7.4	7.9	1.3	0.0	0.0	4	5.29±4	1.01
CaCO ₃	11.3	10.7	11.6	7.2	7.4	7.8	4.8	10.2±1.8	3.93**
EC (mS/cm)	1.9	7.5	6.1	12.5	5.2	2.0	1.8	5.9±4.2	2.01
pH	7.78	7.75	7.64	8.02	8.11	7.76	8.1	7.79±0.2	1.51
NO ₃ (mg/l)	474	859	627	368	126	229	43	534±439	0.51
Cl	8.6	41	38	100	39	26	14.4	39.4±31	2.4*
HCO ₃	5.6	6.1	5.8	6.6	5.6	11.0	4.0	6.1±2.9	0.65
Ca (meq/l)	23.7	80.3	62	201	31	27	13.4	71.8±25	1.29
Na	11.7	37	37.3	48.7	53.3	28	11.6	32.5±35	1.15
K	2.2	1.9	1.1	5.6	2.1	2.8	1.0	2.3±2.4	1.01

Table 3. Percentage of the characteristic species of 6 vegetation units in habitats,

mean of the community and soil variables of the main habitats in the down-stream part of wadi Gaza.

T: wadi terrace, O: wadi slope, B: wadi bed, L: bank of mouth pond, W: water edge of mouth pond, S: sand sheets, D: sand dune.

SD: standard deviation, * p ≤ 0.05, ** p ≤ 0.01, according to one-way ANOVA.

Tamarix nilotica (IV), *Alhagi graecorum - Xanthium spinosum* (V) and *Centaurea ammocyanus - Atractylis carduus* (VI). The second DCA axis revealed clear salinity, and land form (topographic) gradients from the bank of the mouth pond to the terrace of the main channel (fig. 3, table 2).

The bank of the mouth pond had the highest values of species richness (11.2 spp./stand), salinity (12.5 mS/cm), Cl (100 meq/l) and cations Ca, Na and K (201, 48.7 and 5.6 meq/l, respectively). The sand sheets had the highest values of total cover (59.3 %), Simpson index (0.60), sand (96 %), bicarbonates (11.0 meq/l), and the lowest

of species richness (5.5 spp./stand), Shannon-Wiener index (0.33), silt (4.0 %) and clay (0.1 %). The bed of the main channel had the highest values of silt (23.6 %), clay (7.9 %) and CaCO₃ (11.6 %); and the lowest of plant cover (35.1 %), sand (68.4 %) and K (1.1 %). On the other hand, the terrace of the main channel had the highest values of total species (30) and the lowest of salinity (1.9 mS/cm), Cl, HCO₃, Ca and Na (8.6, 5.6, 23.7, and 11.7, respectively) (table 3).

The *Arthrocnemum macrostachyum* unit (I) had the highest values of sand (98 %), salinity (21.7 mS/cm), pH (8.14), Cl (168 meq/l), Ca (452 meq/l), Na (1338

VARIABLE	Vegetation group						Total mean ± SD	F-value
	I	II	III	IV	V	VI		
Community variables:								
Total cover	43.6	27.3	59.3	66.3	31.7	37.1	40.6±18	3.32**
Total number of species	8	11	23	22	29	34	21±9.8	--
Species richness (Spp/stand)	5.5	6.5	5.5	7.0	9.0	9.3	8.5±2.7	2.04
Species turnover	1.4	1.7	4.1	3.1	3.2	3.7	2.9±1.0	--
Shannon index	0.47	0.51	0.33	0.56	0.59	0.59	0.55±0.1	0.80
Simpson index	0.49	0.49	0.60	0.46	0.47	0.38	0.46±0.1	0.67
Soil variables:								
Sand	98	77.6	96.0	87.0	67.8	85.6	79.6±13	2.06
Silt (%)	0.9	14.0	3.0	10.3	24.8	11.4	15.5±9.5	2.61
Clay	1.1	8.4	1.0	2.8	8.7	3.0	5.3±4.9	1.30
CaCO ₃	5.2	10.2	7.9	9.8	11.4	10.1	10.1±2.4	1.66
EC (m mhos/cm)	21.7	6.5	2.0	3.4	6.0	5.0	5.9±6.7	2.61*
pH	8.14	7.77	7.76	7.89	7.62	7.89	7.97±0.2	1.25
NO ₃ (mg/l)	301	609	229	141	548	837	533±523	0.85
Cl	168	51.0	25.5	22.7	37.6	27.9	39.4±50	2.96
HCO ₃	6.0	5.5	11.0	3.8	6.8	5.4	6.1±3.0	3.6**
Ca (meq/l)	452	75.5	27.0	31.0	64.3	46.7	71.8±132	4.25**
Na	1338	47.3	28.0	26.4	37.7	27.4	96.5±61	5.81***
K	13.2	1.4	2.8	1.7	1.7	1.4	2.3±3.7	5.09***

Table 4: Means of the community and soil variables of the six vegetation units identified in the down-stream part of wadi Gaza.

I. *Arthrocnemum macrostachyum*, II. *Mesembryanthemum crystallinum*, III. *Tamarix nilotica* – *Arundo donax*, IV. *Tamarix nilotica*, V. *Alhagi gracorum* – *Xanthium spinosum*, VI. *Centaurea ammocyanus* – *Atractylis carduus*.

SD: standard deviation * p ≤ 0.05, ** p ≤ 0.01, *** p ≤ 0.001, according to one-way ANOVA.

Step	Variables	Partial-R** ²	Model-R** ²	F-value	r
DCA AXIS 1					
1	HCO ₃	0.202	0.202	9.89**	0.45**
2	Simpson index	0.055	0.258	2.83	0.23
3	Species number	0.033	0.290	1.96	- 0.24
4	pH	0.027	0.318	1.44	- 0.06
5	Silt	0.058	0.375	3.25	0.26
DCA AXIS 2					
1	CO ₃	0.232	0.232	11.80***	- 0.48***
2	K	0.076	0.307	4.14*	0.35*
3	Clay	0.065	0.373	3.89*	- 0.11
4	Species number	0.066	0.440	4.25*	- 0.26
5	NO ₃	0.017	0.457	1.12	- 0.22
6	Cl	0.015	0.473	1.01	0.37**
7	EC	0.128	0.601	10.67**	0.31*
8	Silt	0.015	0.617	1.31	- 0.34*

Table 5. Stepwise multiple regression (forward selection) of the DCA axes 1 and 2 on the soil and community variables.

* p ≤ 0.05, ** p ≤ 0.01, *** p ≤ 0.001. r = simple linear correlation coefficient.

meq/l) and K (13.2 meq/l); and the lowest value of total species (8), species richness (5.5 spp/stand), silt (0.9 %), clay (1.1 %) and CaCO_3 (5.2 %) (table 4). The *Mesembryanthemum crystallinum* unit (II) had the lowest values of total cover (27.3 %) and K (1.4 meq/l). The *Tamarix nilotica* unit (IV) had the highest value of total cover (66.3 %) and the lowest values of NO_3 , Cl, HCO_3 and Na (141, 22.7, 3.8 and 26.4 meq/l, respectively). The *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum* unit (V) had the highest values of clay (8.7 %) and CaCO_3 (11.4 %), and the lowest of sand (67.8 %) and pH (7.62). The *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus* unit (VI), had the highest values of total species (33), species richness (9.3 spp./stand), Shannon-Wiener index (0.59) and NO_3 (837 meq/l); and the lowest value of Simpson index (0.38).

According to stepwise multiple regression (table 5), HCO_3 is the variable correlated positively with DCA axis 1. This variable contributes significantly to the regression model of this axis and explains about 20 % of the total variation (model $R^2 = 0.202$). Axis 2 correlated positively with K, Cl and salinity, and negatively with CO_3 and silt. CO_3 and K are the factors contributing most to the regression model of this axis, and explain about 31 % of the total variation (model $R^2 = 0.307$). The species evenness (Shannon-Wiener index) correlated positively with the total cover ($r = 0.61$) and pH ($r = 0.31$), and negatively with nitrate ($r = -0.33$). On the other hand, the concentration of species dominance (Simpson index) correlated positively with NO_3 ($r = 0.33$) and negatively with the total cover ($r = -0.46$) and pH ($r = -0.34$).

DISCUSSION

The study area which is located in the east Mediterranean subregion of the Mediterranean floristic region is rich in monoregional Mediterranean species. Zohary (1973) estimated the percentage of this chorotype in Palestine as 38 %. The Irano-Turanian species were highly represented in the biregional categories which may be due to the fact that the study area (East Mediterranean subregion) is strongly influenced by the adjacent Irano-Turanian region whose representatives have streamed into various sites in which the primary vegetation was destroyed. These intruders greatly augmented the proportion of the Mediterranean-Irano-Turanian biregional species in the East Mediterranean flora (see Zohary, 1973; Madi *et al.*, 2002).

The application of TWINSPAN and DCA techniques (Hill, 1979a,b) on the vegetation data of the present study

led to distinguish six vegetation units. The vegetation units *Arthrocnemum macrostachyum*, *Mesembryanthemum crystallinum* and *Tamarix nilotica* - *Arundo donax* are comparable to the communities obtained by Eig (1939), Zohary (1973) and Danin (1983) on the salt desert and coastal saline sand formation habitat of the Mediterranean Sea. The *Tamarix nilotica* unit is very similar to the Tamaricetum niloticae attained by Zohary (1973) and to *Tamarix nilotica* vegetation unit attained by El-Kady & El-Shourbagy (1994) in Wadi Al-Arish and its tributaries (near to the study area).

The application of stepwise multiple regression technique supports the effect of some variables on the whole vegetation, particularly salinity, Cl, HCO_3 , silt and land form. Thus we conclude that, the sequence of the vegetation units along DCA axis 2 represents gradient of salinity, Cl, CO_3 , where the vegetation of low diversity was located on the upper end of this gradient, and those vegetation types of high diversity were located at its lower end. In general, the distribution pattern of these plant associations in the down-stream part of wadi Gaza are believed to have the following generalized sequences: at the terraces and slopes of the main channel of the wadi, *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus* unit dominates, followed by *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum* unit which inhabits the lower part of the slope near the bed of the main channel of the wadi. At the bank and water edge of the mouth pond, where the rainy water is collected in a small pond, the *Tamarix nilotica* - *Arundo donax* and *Mesembryanthemum crystallinum* units are the prominent vegetation types. At the saline sand sheets, the *Arthrocnemum macrostachyum* unit becomes dominant. On the other hand, the *Tamarix nilotica* unit has a wide ecological distribution in the study area without clear zonation (fig. 1b,c).

The *Centaurea ammocyanus* - *Atractylis carduus* unit which inhabits the wadi terrace and slope had the highest species richness and the lowest concentration of dominance. This unit contains many psammophytic annual species (as Mediterranean grasslands), which dominate in the rainy winter season. These species are adapted to dryness, low salinity and tolerate extreme edaphic and climatic conditions (Grime, 1979; Kutiel & Danin, 1987; Kadmon & Danin, 1999). These heterogeneous dry habitats support a large number of species due to the variation in topography where species are restricted to small areas in patchy distribution, such as the small depressions and cracks between rocks, where additional runoff water avoid evaporation by reserve to plant under rocks. The proportion of these areas is small in arid ecosystems but may be of ecological interest (Waisel, 1971; Noy-Meir,

1973; Danin, 1983). Therefore, there is a high species richness, especially in annual plants, and this pattern is the product of relatively rapid development of plants under stress conditions induced by drought (Naveh & Whittaker, 1979; Kadmon & Danin, 1999).

The *Arthroclemum macrostachyum* and *Mesembryanthemum crystallinum* units which inhabit the saline humid habitat (sand sheets and bank of mouth pond) have low species diversity and high values of salinity and cations. The ensuing spatial variation in soil moisture has significant effects on diversity and production in arid zones. The most humid sites have the highest shrub abundance and the lowest diversities, and the most xeric sites have the lowest shrub abundance and the highest diversities. The over-all trend is one of increasing diversity with increasing drought (see Noy-Meir, 1973; Naveh & Whittaker, 1979). The halophytic species growing in this habitat have high internal osmotic potentials and efficient mechanisms for salt uptake, transport and secretion (Noy-Meir, 1973). The salinity is the stress factor for growth of many species and hence relatively poor vegetation. A similar conclusion was depicted by Shaltout and El-Ghareeb (1992) in their study on salt marsh plant communities in the western Mediterranean region of Egypt.

The *Alhagi graecorum* - *Xanthium spinosum* unit that inhabits the wadi bed had the highest fine texture, carbonate and low vegetation cover. The high percentage of clay and carbonates often leads to impermeable layers in the soil profile, which modify the vertical distribution by causing accumulation of water above them. However, in hard rocks and calcified horizons there are enough cracks to allow (or even facilitate) the passage of water and roots, thus seemingly shallow soils on such substrates in arid zones may in fact be deep soils ecologically (Noy-Meir, 1973). The fact that fine texture in Wadi bed is common results from their depositions from the soil surface of the wadi terrace and slope by the wind action. These fine deposit reduce the evaporation of water and create favorable microsites for support many plant species. The dominance of *Tamarix* in the *Tamarix nilotica* - *Arundo donax* unit (inhabiting the bank of the mouth pond) is caused by the elevation of the wadi banks, allowing for an accumulation of underground waters near the banks (see Noy-Meir, 1973; Zohary, 1973; Kadmon & Danin, 1999). The present study indicates that the *Tamarix nilotica* unit has no clear distribution. This could be interpreted in the view of the wide ecological amplitude of *Tamarix* (it grows on both saline and non saline soils) and/or its interspecific heterogeneity (see Zohary, 1973; Baum, 1978; Batanouny, 1994; Springuel, 1997).

Correlation analysis in the present study indicates that the species diversity (relative evenness) increases with the increase of total cover. Similar results were reported in Kutiel and Danin (1987). In their study, Naveh and Whittaker (1979) obtained the same correlation in open woodlands. In such cases, the woodland with its mosaic of light and partial shade, relatively abundant light for the undergrowth, and less dense occupation of soil by tree roots than in forest, offers a great range of resources that may be divided among plant niches as a basis of understorey diversity. Shaltout and El-Ghareeb (1992) noted an inverse relation between diversity and productivity. The existing literature contains conflicting evidence on the relationship between species diversity and phytomass (or plant cover). The direction of correlation between both community properties appears to depend on the position of a given stand on the production scale (Grime, 1979; Kutiel & Danin, 1987). On the other hand, concentration of dominance (Simpson index) correlated positively with nitrates (fertility). Therefore the diversity decreases as the fertility increases. However, when the environment becomes more favorable, competitive exclusion occurs and therefore the number of species is reduced. Similar conclusions were attained by Grime (1979) and Tilman (1982).

References

- ALLEN S. E., GRIMSHAW H. M., PARKINSON J. A. & QUARMBY C., 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 565 p.
- BATANOUNY K. H., 1973. Habitat features and vegetation of deserts and semi-deserts in Egypt. *Vegetatio*, 27: 181-199.
- BATANOUNY K. H., 1994. Halophytes and halophytic plant communities in the Arab region. In: Squires, V. R. & Ayoub, A. T. (eds.). *Halophytes as a resource for livestock and for rehabilitation of degraded lands*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 139-163.
- BAUM B. R., 1978. *The genus Tamarix*. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 209 p.
- BOULOS L., 1959. *A contribution to the flora of Gaza zone*. General Organization for Government Printing Offices, Cairo. 32 p.
- CANFIELD R., 1941. Application of line intercept method in sampling range vegetation. *J. Forest.*, 39: 288-394.
- DANIN A., 1978. Plant species diversity and ecological districts of the Sinai desert. *Vegetatio*, 30: 83-93.
- DANIN A., 1983. *Desert Vegetation of Israel and Sinai*. Ph. D. Thesis, Department of Botany, The Hebrew University, Jerusalem, Cana, Publish. House. 148 p.
- EL-KADY H. F. & EL-SHOURBAGY M. N., 1994. Vegetation changes in North Sinai within three decades. *J. Coastal Res.*, 10: 978-986.

- EIG A., 1939. The vegetation of the light soils belt of the Coastal Plain of Palestine. *Palestine J. Bot.* Jerusalem Ser. 1: 255-308.
- FEINBRUN-DOTHAN N., 1978. *Flora Palaestina*, vol. 3. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 481 p.
- FEINBRUN-DOTHAN N., 1986. *Flora Palaestina*, vol. 4. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 462 p.
- GRIME J.-P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley. 222 p.
- HILL M. O., 1979a. *DECORANA-A FORTRAN Program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Ithaca, NY. Cornell University. 52 p.
- HILL M. O., 1979b. *TWINSPAN-A FORTRAN Program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Ithaca, NY. Cornell University. 90 p.
- KADMON R. & DANIN A., 1999. Distribution of plant species in Israel in relation to spatial variation in rainfall. *J. Veg. Sci.*, 10: 421-432.
- KUTIEL P & DANIN A., 1987. Annual species diversity and above ground phytomass in relation to some soil properties in the sand dunes of the northern Sharon plains, Israel. *Vegetatio*, 70: 45-49.
- KUTIEL P, DANIN A. & ORSHAN G., 1979/80. Vegetation of the sandy soils near Caesarea, Israel. *Israel J. Bot.*, 28: 20-35.
- MADY M. I., 2001a. *Wild Plants of the Coastal Sand Dunes of Gaza Strip*. UNDP and Palestinian Association for Wild Life Conservation and Development, Gaza. 105 p.
- MADY M. I., 2001b. *Phytoecology of Wadi Gaza*. Report submitted to Med Wet Coast, Gaza. 86 p.
- MADY M. I., SHALTOUT K. H. & SHARAF EL-DIN A., 2002. Flora of the coastal sand dunes of Gaza Strip, Palestine. *Proc. 2nd Int. Conf Biol. (ICBS)* Fac. Sci. Tanta Univ. 27-28 April vol. 2.
- NAVEH Z. & WHITTAKER R. H., 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in north Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio*, 41: 171-190.
- NOY-MEIR I., 1973. Desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 25-51.
- PIELOU E. C., 1975. *Ecological diversity*. Wiley Interscience, New York. 165 p.
- RAUNKIAER C., 1937. *Plant life forms*. Clarendon, Oxford. 104 p.
- SAS 1985. *SAS User's Guide: Statistics*. Cary , NC: Institute. 956 p.
- SHALTOUT K. H. & EL-GHAREEB R. 1992. Diversity of the salt marsh plant communities in the western Mediterranean region of Egypt. *J. Univ. Kuwait (Science)*, 19: 75-84.
- SPRINGUEL I., 1997. Vegetation, land use and conservation in the south Eastern desert of Egypt. In: Barakat, H. N. & Hegazy, A. K. (eds.). *Review in ecology: desert conservation and development*. Metropole, Cairo, 177-206.
- TILMAN D. L., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press. 130 p.
- WAISEL Y., 1971. Pattern of distribution of some xerophytic species in the Negev, Israel. *Israel J. Bot.*, 20: 101-110.
- ZOHARY M., 1966. *Flora Palaestina*, vol. 1. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 346 p.
- ZOHARY M., 1972. *Flora Palaestina*, vol. 2. Israel Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem. 489 p.
- ZOHARY M., 1973. *Geobotanical foundations of the Middle East*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 739 p.
- WHITTAKER R. H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.

Interpreting germination results based on seed size, mass and ecological correlates under laboratory and uniform environments

Interprétation de résultats de germinations basées sur la taille des graines, leur masse et leurs attributs écologiques, en laboratoire et sous environnements uniformes

L. M. M. Bidak

Botany Department, Faculty of Science, Alexandria University, Egypt. E-mail Heneidy1@hotmail.com

153

Abstract

The hypothesis that large seed size provides an advantage for seedling establishment in dry and /or low moisture was tested in the present study. The work was conducted in laboratory under uniform conditions using an important range of species (66 taxa) with different seed sizes and masses representing a variety of habitats. The study demonstrated that the ecology of the species especially water regime, definitely affect seed sizes. For example, the most favorable water treatments increased significantly the seed size of the plant species. While the unfavorable moisture regime produced species with smaller seeds. Despite its general acceptance in the literature, evidence for association between large seed size and mass and dry habitat is quite limited.

Key-words

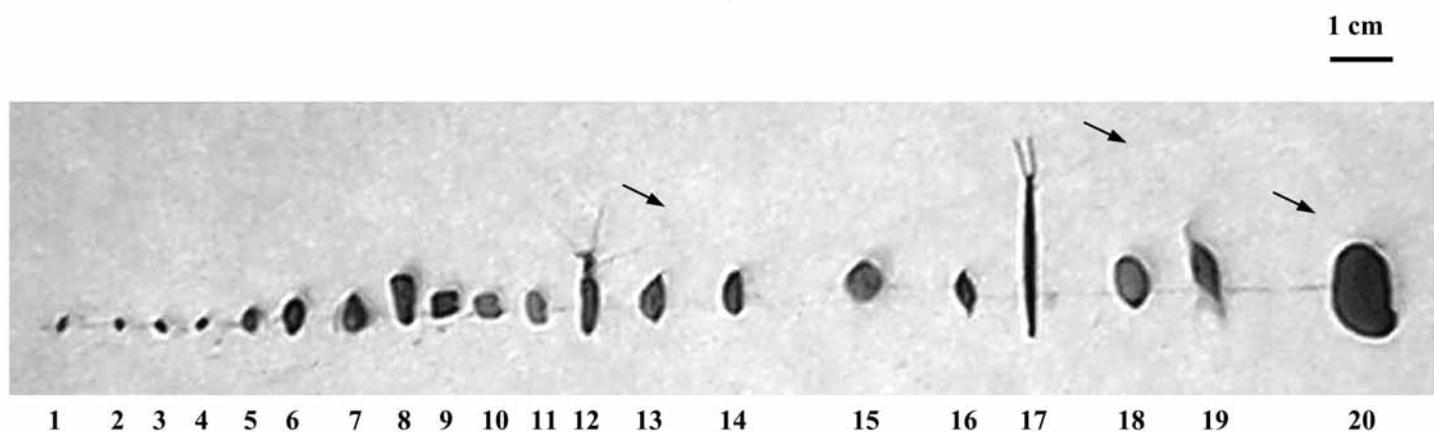
Germination, moisture availability, seed size and mass, breaking dormancy.

Résumé

L'hypothèse que les grosses graines favorisent la germination en milieu sec ou faiblement humide a été testée dans cette étude. Ce travail a été réalisé en laboratoire, sous des conditions environnementales uniformes, en utilisant un nombre important d'espèces (66 taxons) qui possèdent des tailles et des masses différentes, et qui sont caractéristiques d'habitats différents. L'étude a démontré que les facteurs écologiques, et plus particulièrement le régime hydrique, affecte significativement la taille des graines. Ainsi, le traitement hydrique le plus favorable accroît significativement la taille des graines, tandis que le régime hydrique le plus défavorable produit des espèces avec des graines plus petites. Contrairement aux indications bibliographiques, la mise en évidence d'une relation entre les graines de grosse taille ou de poids important et leurs présences dans des habitats arides apparaît peu concluante dans le cadre de cette étude.

Mots-clés

Germination, disponibilité en eau, taille et poids des graines, levée de dormance.



154 Figure 1. Variability in seed morphology, shape and size of some of the studied species

- | | | |
|------------------------------------|-----------------------------------------------------|---------------------------------|
| 1. <i>Juncus acutus</i> | 2. <i>Spergularia maritima</i> | 3. <i>Kickxia aegyptiaca</i> |
| 4. <i>Deverra tortuosa</i> | 5. <i>Trigonella stellata</i> | 6. <i>Salvia lanigera</i> |
| 7. <i>Cyperus capitatus</i> | 8. <i>Ranunculus sceleratus</i> | 9. <i>Astragalus hispidulus</i> |
| 10. <i>Astragalus annularis</i> | 11. <i>Astragalus asterias</i> subsp. <i>stella</i> | 12. <i>Carduus getulus</i> |
| 13. <i>Asphodelus fistulosus</i> | 14. <i>Plantago ovata</i> | 15. <i>Cleome amblyocarpa</i> |
| 16. <i>Polygonum equisetiforme</i> | 17. <i>Bidens bipinnata</i> | 18. <i>Cenchrus ciliaris</i> |
| 19. <i>Forsskalea tenacissima</i> | 20. <i>Lygos raetam</i> | |

* Arrows refer to the characteristic dispersal structures

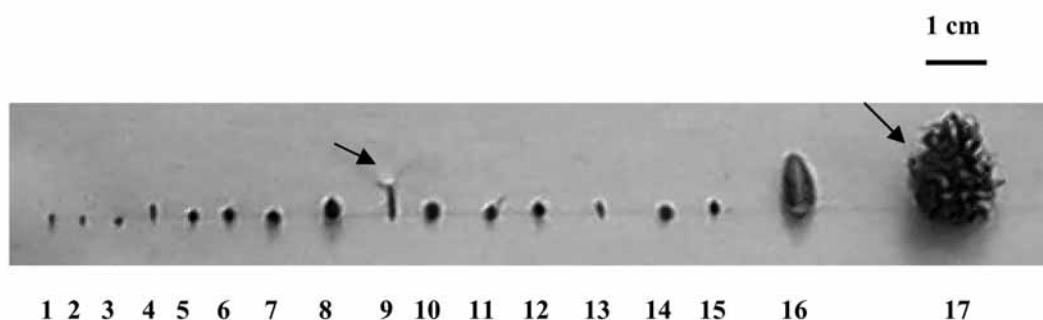


Figure 2. Variability in seed morphology, shape and size of some of the studied species

- | | | |
|------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| 1. <i>Dactyloctenium aegyptium</i> | 2. <i>Polypogon monospermiensis</i> | 3. <i>Lotus creticus</i> |
| 4. <i>Senecio aegyptius</i> | 5. <i>Amaranthus paniculatus</i> | 6. <i>Vaccaria hispanica</i> |
| 7. <i>Chenopodium album</i> | 8. <i>Euphorbia retusa</i> | 9. <i>Crepis bulbosa</i> |
| 10. <i>Lycium shawii</i> | 11. <i>Silene conoidea</i> | 12. <i>Chenopodium murale</i> |
| 13. <i>Pulicaria incisa</i> | 14. <i>Hyoscyamus muticus</i> | 15. <i>Lotus glaber</i> |
| 16. <i>Silybum Marianum</i> | 17. <i>Calligonum comosum</i> | |

* Arrows refer to the characteristic dispersal structures

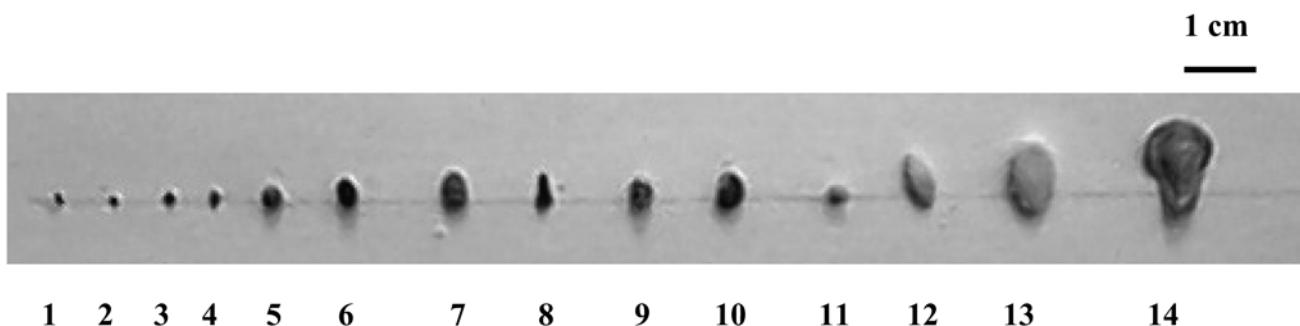


Figure 3. Variability in seed morphology, shape and size of some of the studied species

- | | | |
|-----------------------------------|---------------------------------|--------------------------------|
| 1. <i>Euphorbia prostrata</i> | 2. <i>Fagonia latifolia</i> | 3. <i>Portulaca oleracea</i> |
| 4. <i>Lavandula coronopifolia</i> | 5. <i>Lotus polyphyllus</i> | 6. <i>Convolvulus lanatus</i> |
| 7. <i>Astragalus spinosus</i> | 8. <i>Peganum harmala</i> | 9. <i>Euphorbia granulata</i> |
| 10. <i>Datura innoxia</i> | 11. <i>Adonis dentata</i> | 12. <i>Cucumis prophetarum</i> |
| 13. <i>Citrullus colocynthis</i> | 14. <i>Pergularia tomentosa</i> | |

155

INTRODUCTION

Most studies on the evolution or ecological significance of seed size begin with two observations. Firstly, across the global flora, seed size varies over some 10 orders of magnitude, and secondly, within species, seed size is remarkably constant (Harper *et al.*, 1970; Silvertown, 1989). An explanation for the apparent constancy within species was provided by the theoretical treatment of Smith and Fretwell (1974), who assumed that a plant has fixed amount of resources to allocate for reproduction (reproductive efforts) and that a decision must therefore be made concerning both the number and size of the offspring.

Differences in seed size among species may represent an adaptation to different types of micro-sites (Silvertown, 1989). If species compete for establishment sites, large seeded species must have some advantage to counterbalance the reduction in their seed production (Lindsay *et al.*, 1999). This advantage could take a number of forms: (i) small-seeded species could suffer higher levels of predation, (ii) large-seeded species being the best competitor for all sites, (iii) safe-micro-sites for the large-seeded species being much more frequent than those for small-seeded species. The latter form is

in agreement with numerous experimental studies that have shown that larger-seeded species are better able to establish and survive under a wide range of conditions (Westoby *et al.*, 1997).

There are a number of arguments as to why large seeds should be advantageous in low moisture conditions. Baker (1972) and Salisbury (1975) argued that the large seed weight may enable the seedling to allocate proportionately more to root development and so produce extensive root system quickly. For example, in Central Australia seedlings issued from larger seeds had larger roots up to 10 days after germination than seedlings from smaller seeds of 32 species (Jurado & Westoby, 1992). Several studies have shown that intra-specific mortality rates in the field are higher for smaller seedlings under water stress (Parker, 1982; Cook, 1980). Thus, the larger root systems of seedlings from large seeds may provide an advantage by allowing access to soil moisture at deeper levels. The final argument concerning the likely advantage of large seed size concerns the energetic cost of tolerating low moisture conditions. Large seeds provide a larger metabolic reserve for seedlings than small seeds. Morphological and physiological characteristics, which confirm drought tolerance, are energetically expensive, so that the probability of establishment in low soil moisture

conditions should be a function of seed reserve and size (Solbrig *et al.*, 1977).

The present study is initiated to achieve two main objectives:

(i) to test the hypothesis that large seed size provides an advantage for seedlings establishing in conditions of low soil moisture content. A range of species of different seed sizes and growth forms collected from different habitats and geographical regions are used to test the hypothesis;

(ii) to evaluate the germination efficiency of the studied species, in order to have a better knowledge on seed ecology of these species.

156 MATERIALS AND METHODS

The studied species

The seeds of sixty-six species (36 annuals and 30 perennials) belonging to 27 families representing different habitats and life forms (table 1) were collected for the present study. The study species were identified following Täckholm (1974) and the nomenclature updated according to Boulos (1995).

Soil analysis

Three soil samples were collected from each habitat. These samples were pooled, air dried and passed through a 2 mm sieve to eliminate the gravel and debris and used for the determination of texture, water holding capacity, electric conductivity and pH. Soil texture was determined by the Hydrometer method and soil water extracts of 1:5 were prepared and used in the determination of electric conductivity (EC) and pH by an electrical conductivity meter (LF 65) and a glass electrode pH meter. All these procedures were followed Allen *et al.* (1974). Soil description of the studied habitats is provided in table 2.

Seed measurements

The dry seed mass was taken as the reserve mass of seed (i.e. the embryo, endosperm, seed coat, excluding seed dispersal structure like pappus). This provides the best measure of the amount of available resources to the developing seedlings (Westoby & Leishman, 1994). Seed mass (mg) was the average of 20 air-dried seeds. Seeds smaller than 0.1mg were weighed in 10 groups of twenty seeds each. In most species seed length (L) and seed width (W) were measured by the micrometer and

the multiplication of "L x W" was considered to represent the size of the seed in the present study.

Germination experiments

At first, some seeds have been treated to promote germination and/ or to break dormancy by incubation at 30-35 °C, cold incubation, dipping in dilute H₂SO₄ or scarification prior to planting. The different treatments applied to break dormancy or promote germinations of the seeds of some of the studied species are mentioned in table 3. Emergence of radicle was taken as the criterion of successful germination. As species differ in their speed of germination, seeds were first left to germinate in Petri dishes in the laboratory. At varying times prior to planting to asses whether they need pretreatment. Germination was carried out with moist filter paper and 12-hours days at 27 °C. however, seeds used in the germination experiments were not pretreated except those seeds of *Juncus acutus*, *Bidens bipinnata*, *Carduus getulus*, *Calligonum comosum*, *Kickxia aegyptiaca*, *Peganum harmala*, *Polygonum equisetiforme*, *Roemeria hybrida* and *Forsskalea tenacissima*.

In preliminary experiments the soil collected from the sand dunes was mixed with potting compost (John Innes no. 2 compost) by a ratio of 1:3 weight/weight in plastic pots (each of 25 cm diameter and 10 cm height) resulting a mixture which had adequate drainage to improve soil and seed germination. Later on all the experiments were done with natural sandy soil collected from sand dunes to investigate the effect of different water regimes on germination and survival. All seeds were sowed at the same depth (so that no seed was at more favorable soil moisture level than the other) in the laboratory under normal condition of light and temperature. Emergence and survival of seedlings were monitored daily until 18 days after planting, where mortality has ceased (see table 4). Preliminary experiments have been done to determine the water field capacity of the soil. All pots were kept moist on the first two days, then two water regimes were applied by the rate of 100 ml/pot/day; representing full water treatment (favorable moisture), and 50 ml/pot/day: representing half water treatment (low moisture availability). Each treatment was represented by 4 replicates.

RESULTS

Of the main physiographic factors taken into consideration by the present study was the presence of gravel near

Habitat	Species	Family	Life-form	Location	Size (mm)	Mass (mg)	Values of correlation between habitat, seed mm and mg	No. of species
Canal banks	<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.	Gramineae	Th.	Cultivated ground along channels, Edko	0.544	0.249	0.98**	5
	<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	Compositae	Ch.	Edko	23.89	21.010		
	<i>Cyperus capitatus</i> Vand.	Cyperaceae	Geo.	Canal & marshy places, Edko	1.082	1.73		
	<i>Senecio aegyptius</i> L.	Compositae	Th.	Edko	0.148	0.290		
	<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.	Chenopodiaceae	Th.	Edko	0.316	0.435		
Fallow field or cultivated area	<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	Gramineae	Th.	Cultivated area, Rosetta	3.263	4.23	0.74**	12
	<i>Polygonum equisetiforme</i> Sm.	Polygonaceae	Ch.	Fallow field, Rosetta	0.544	2.67		
	<i>Trigonella stellata</i> Forssk.	Leguminosae	Th.	Fallow field, Rosetta	0.563	0.95		
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd	Gramineae	Th.	Cotton fields, gardens	0.126	0.608		
	<i>Silene conoidea</i> L.	Caryophyllaceae	Th.	Fallow field, Edko	1.378	2.913		
	<i>Chenopodium album</i> L.	Chenopodiaceae	Th.	Cultivated fields, Rosetta	0.587	0.999		
	<i>Polypogon viridis</i> (Gouan.) Breistr	Polygonaceae	Ch.	Cultivated area, Baheig	0.0875	0.188		
	<i>Amaranthus paniculatus</i> L.	Amaranthaceae	Th.	Cultivated area, Rosetta	0.285	0.698		
	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Euphorbiaceae	Th.	Fallow field, Rosetta	1.943	2.049		
	<i>Euphorbia prostrata</i> Anton.	Euphorbiaceae	Th.	Fallow field, Rosetta	4.25	0.425		
	<i>Chenopodium murale</i> L.	Chenopodiaceae	Th.	Wast ground, sandy soil, Rosetta	0.641	3.881		
	<i>Vaccaria hispanica</i> (Mill) Rauschert	Caryophyllaceae	Th.	Cultivated area, Baheig	1.5441	0.249		
Wadi	<i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad.	Cucurbitaceae	Ch.	Wadi bed of Ferran, south Sinai	12.267	3.52	0.92**	12
	<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav.	Liliaceae	Th.	Wadi Ferran, south Sinai	1.04	2.25		
	<i>Astragalus hispidulus</i> DC.	Leguminosae	Th.	Wadi Ferran, south Sinai	1.267	1.86		
	<i>Cleome amblyocarpa</i> Barratte & Murb.	Cleomaceae	Th.	Wadi Ferran, south Sinai	2.222	2.52		
	<i>Forsskalea tenacissima</i> L.	Urticaceae	Th.	Wadi Ferran, south Sinai	1.018	4.36		
	<i>Salvia lanigera</i> Poir.	Labiateae	Ch.	Wadi Habis, Matrouh	0.653	1.44		
	<i>Lotus glaber</i> Mill.	Leguminosae	Th.	Along roads, wadis	0.485	3.956		
	<i>Phagnalon barbeyanum</i> Asch. & Schweinf.	Compositae	Ch.	Wadi beds , south Sinai	0.103	0.433		
	<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	Th.	Wadi Saghir, south Sinai	0.40	0.493		
	<i>Euphorbia granulata</i> Forssk.	Euphorbiaceae	Th.	Wadi beds , south Sinai	4.8	15.436		
	<i>Pergularia tomentosa</i> L.	Asclepiadaceae	Ch.	Wadi bed of wadi Saghir,,south Sinai	12.0	42.704		
	<i>Cucumis prophetarum</i> L.	Cucurbitaceae	Ch.	Wadi Ferran, south Sinai	4.25	8.765		
Catchment area, desert road, railways	<i>Astragalus spinosus</i> (Forssk.) Muschl.	Leguminosae	Ch.	Catchment area, desert road	6.2	16.124	0.65	8
	<i>Hyoscyamus muticus</i> L.	Solanaceae	Ch.	Sandy places, Elshatby Cemetery, Alexandria	0.643	1.128		
	<i>Hyoscyamus albus</i> L.	Solanaceae	Ch.	Sandy places, road plateau, Matrouh	0.182	0.601		
	<i>Datura innoxia</i> Mill.	Solanaceae	Th.	Fallow field, Rosetta	6.001	5.535		
	<i>Bassia indica</i> (Wight) A.J. Scott	Chenopodiaceae	Th.	Rail way road, Rosetta	0.551	3.049		
	<i>Crepis bulbosa</i> (L.) Tausch	Compositae	Ch.	Sandy places, El Hammam	0.158	1.043		
	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	Gramineae	Th.	Catchment area&, road side, south Sinai	0.164	0.677		
	<i>Euphorbia retusa</i> , Forssk.	Euphorbiaceae	Ch.	Fallow field, Rosetta	0.927	2.104		
Non-saline depression	<i>Helianthemum lippii</i> (L.) Dum.	Cistaceae	Ch.	El-Omayed	0.204	0.889	0.89**	6
	<i>Artemisia monosperma</i> Del.	Compositae	Ch.	El-Omayed	0.16	1.184		
	<i>Adonis dentata</i> Del.	Ranunculaceae	Th.	El-Omayed	0.7111	0.950		
	<i>Lycium shawii</i> Roem. et Sch.	Solanaceae	Ch	El-Omayed	1.498	6.778		
	<i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad.	Cucurbitaceae	Ch.	Matrouh	12.267	3.52		
	<i>Convolvulus lanatus</i> Vahl	Convolvulaceae	Ch.	El-Omayed	4.6	1.044		

Habitat	Species	Family	Life-form	Location	Size (mm)	Mass (mg)	Values of correlation	No. of species
Inland plateau	Bidens bipinnata L.	Compositae	Th.	El Dabaa	1.23	3.18	0.19	6
	Carduus getulus Pomel.	Compositae	Ch.	El-Hammam	0.489	2.23		
	Deverra tortuosa (Desf.) DC.	Umbelliferae	Ch.	El-Omayed	0.334	0.56		
	Plantago ovata Forssk.	Plantagonaceae	Th.	Rosetta	1.649	2.31		
	Peganum harmala L.	Zygophyllaceae	Ch.	Matrouh	0.769	5.778		
	Pulicaria incisa (Lam.) DC.	Compositae	Th.	Matrouh-Salum road	0.0679	0.961		
Saline depression	Cyperus capitatus L.	Cyperaceae	Geo.	Edko lake, shore line	1.082	1.73	0.44	5
	Juncus acutus L.	Juncaceae	Geo.	South Sinai	0.158	0.24		
	Ranunculus sceleratus L.	Ranunculaceae	Th.	Edko lake, shore line	0.503	1.85		
	Spergularia maritima (All.) Chiov.	Caryophyllaceae	Ch.	Saline soil, Edko	0.094	0.39		
	Lotus creticus L.	Leguminosae	Ch.	Maritime sand, Edko	0.625	0.206		
Sand dunes	Lygos raetam (Forssk.) Heywood	Leguminosae	Ph.	Wadi Saal, South Sinai	20.857	13.23	0.09	8
	Ononis vaginalis Vahl	Leguminosae	Ch.	El-Omayed	2.576	8.0		
	Reseda decursiva Forssk.	Resedaceae	Th.	El-Omayed	0.028	1.184		
	Asphodelus tenuifolius Cav.	Liliaceae	Th.	South Sinai	1.04	2.25		
	Astragalus annularis Forssk.	Leguminosae	Th.	Edko	1.268	1.95		
	Kickxia egyptiaca (L.) Nabelek	Scrophulariaceae	Ch.	South Sinai	0.089	0.45		
	Calligonum comosum L.	Polygonaceae	Ch.	South Sinai	51.175	0.238		
	Lotus polyphyllus E.D	Leguminosae	Ch.	El-Omayed	4.545	8.928		
Rocky cliffs & stony soil	Lavandula coronopifolia Poir.	Labiateae	Th.	South Sinai	0.25	1.544	0.70	4
	Roemeria hybrida (L.) DC.	Papaveraceae	Th.	Stony soil, south Sinai	0.133	0.293		
	Fagonia latifolia Del.	Zygophyllaceae	Th.	Rocky cliffs, south Sinai	0.091	0.629		
	Pulicaria arabica (L.) Cass.	Compositae	Th.	Rocky cliffs, El-Omayed	0.0295	0.155		

** Correlation is significant at 0.01 probability level

Table 1. List of the studied species restricted to each habitat, with indications related to their family, life-forms, location and the number of species represented each habitat. Ch. = chamaephytes, Geo. = geophytes, P. = perennials, and Th. = therophytes.

Habitat	Water holding capacity (%)	pH	EC (mmhos/cm)	Soil texture			Soil type
				Sand	Silt	Clay	
Canal banks	66.24±3.08	7.8± 0.19	0.46±0.11	39.5±2.48	26.1±1.43	34.4±2.01	Sandy clay loam
Fallow fields	76.14±4.01	7.7 ± 0.29	0.14± 0.1	80.6 ± 4.31	18.8 ± 3.85	0.65 ± 0.46	Loamy sand
Wadis	65.07±2.33	8.2 ± 0.7	0.43 ± 0.13	94.93 ± 4.58	1.69 ± 1.9	3.38 ± 0.46	Loamy sand
Catchment areas, railway, Desert road	42.59±3.01	7.9±0.56	0.54±0.02	81.2±2.42	1.5±0.04	17.30±0.16	Sandy soil
Non-saline depression	53.69±4.2	7.8±2.1	0.03±0.01	88.9±5.01	2.35±0.1	8.75±0.22	Loamy Sand
Inland plateau	53.63±5.1	8.3 ± 0.18	0.47 ± 0.26	93.58 ± 5.58	3.3 ± 1.28	3.08 ± 0.68	Loamy sand
Saline soil	38.99±4.03	8.61 ± 0.17	2.93 ± 1.0	81.7 ± 4.4	17.7 ± 3.9	3.6 ± 0.46	Loamy sand
Sand dunes	62.52±6.01	8.0 ± 0.05	0.27 ± 0.07	96.96 ± 0.11	0.95 ± 0.1	2.09 ± 0.14	Sandy soil
Rocky cliffs & stony soil	34.69±3.11	7.2±2.1	0.71±0.04	98.34±3.33	1.14±0.3	0.52±0.02	Sandy Soil

Table 2. Mean (± SE) of some soil characteristics and types of different habitats in the present study.

Treatment	Species
H_2SO_4 Refrigeration	<i>Artemisia monosperma</i> Del
	<i>Calligonum comosum</i> L.
H_2SO_4	<i>Deverra tortuosa</i> (Desf.) DC.
	<i>Juncus acutus</i> L.
	<i>Ranunculus sceleratus</i> L.
Refrigeration	<i>Bidens bipinnata</i> L
	<i>Cucumis prophetarum</i> L
	<i>Salvia lanigera</i> Poir
Incubation	<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav.
	<i>Crepis bulbosa</i> (L.) Tausch
	<i>Amaranthus paniculatus</i> L.
	<i>Carduus getulus</i> Pomel.
	<i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad
	<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn
	<i>Euphorbia granulata</i> Forssk.
	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.
	<i>Forsskaolea tenacissima</i> L.
	<i>Kickxia aegyptiaca</i> (L.) Nabelek
	<i>Peganum harmala</i> L
	<i>Polypogon viridis</i> (Gouan.) Breistr.
	<i>Cleome amblyocarpa</i> Barratte & Murb
	<i>Cyperus capitatus</i> Vand
	<i>Lygos raetam</i> (Forssk) Heywood
	<i>Polygonum equisetiforme</i> Sm.
Scratching	

Table 3. Treatments applied for breaking dormancy used in the laboratory experiments for some of the studied species

the soil surface. It is well known that these gravels serve not only to protect the underlying soil from water and wind erosion but also reduce moisture loss. Classification of the natural habitats from which the seeds of the present investigation were collected is presented in table 2. Nine habitats are arranged according to their moisture availability. The habitat of fallow fields attained the highest water holding capacity ($76.14\% \pm 4.01$) followed by that of canal banks ($66.24\% \pm 3.08$). The soil reaction (pH) in the habitats of the study area was generally alkaline, where the value ranged from a maximum of 8.61 in the saline soil to a minimum of 7.2 in the rocky cliffs and stony soil. Concerning the soil texture, three soil types were distinguished: loamy sand (five habitats); sandy clay loam (two habitats) and sandy soil (two habitats).

Twenty-four plant species out of the sixty-six studied species were treated to break dormancy and to promote germination (table 3). Twelve of the treated species which attained highest germination percentage when incubated at $28-32$ °C in the laboratory were those collected from the wadis (shallow gullies draining from northward to the sea, where a drainage system collecting water in amount that could be much greater than the recorded rainfall) or fallow fields. On the other hand, plant species containing mucilage materials on their seed coat or had leathery or woody coat were treated with H_2SO_4 . In general, seeds of *Cleome amblyocarpa*, *Citrullus colocynthis*, *Lygos raetam*, and *Calligonum comosum* were the hardest to germinate.

Some of the morphological variabilities in the seed form, shape and size of the studied species are illustrated in figures (1-3). As cited by many authors (e.g. Mayer and Poljakoff-Mayber, 1980; Baskin & Baskin, 1998) adhering fruit structure covers the dispersal units (seeds) of some families (e.g. Cyperaceae, Polygonaceae and Umbelliferae). These figures also show some of the characteristic seed dispersal structures such as the woolly structure surrounding the seeds of *Forsskaolea*, the two retrorsebarbed bristles of *Bidens* achen, the pappus of simple hairs of *Carduus*, the woolly appearance of *Cleome* seeds and the tuff appendages of *Calligonum*.

The mean seed size (mm) of the sixty-six species in this study as shown in table 1 are ranged from a minimum of 0.028 mm for *Reseda decursiva* collected from sand dune and 0.029 mm for *Pulicaria arabica* collected from rocky cliffs and stony soil to a maximum of 23.89 mm for *Silybum marianum* collected from canal banks. Seed mass ranged from a minimum of 0.155 mg for *Pulicaria arabica* collected from rocky cliffs and stony soil to a maximum of 42.704 mg for *Pergularia tomentosa* collected from wadis. It is worthy mentioned that freshly harvested seeds of most perennials were kept for a period of time before germination can take place.

Generally, the germination percentage of seeds germinated in Petri dishes was notably higher than that germinate in pots under half and full water supply. Furthermore, germination on filter paper was relatively rapid and was completed in 2-5 days. However small seeded plants emerged radicles earlier than large seeded plants.

The studied species were divided into two group based on their life forms; annuals, represented by 36 plant species (table 4) and perennials represented by 30 plant species.

Results of germination under different water regimes (table 4) showed that at increasingly favorable moisture conditions the difference between small and large seed

Species	Seed parameters		Germination efficiency (%)			Days of survival	
	Size	mass	Petri-dish	Pot		Petri	Pot with (HFC)
				HFC	FC		
Annual species							
<i>Adonis dentata</i> Del.	0.7111	0.950	83	72	70	4	6
<i>Amaranthus paniculatus</i> L.	0.285	0.698	32	37	24	3	3
<i>Asphodelus tenuifolius</i> Cav	1.04	2.25	60	60	56	6	9
<i>Astragalus annularis</i> Forssk.	1.268	1.95	80	45	53	4	5
<i>Astragalus hispidulus</i> DC.	1.267	1.86	80	50	64	5	7
<i>Astragalus asterias</i> Steven	0.404	1.99	100	49	82	3	8
<i>Bidens bipinnata</i> L.	1.23	3.18	67	45	51	8	7
<i>Carduus getulus</i> Pомel	.489	2.23	43	28	35	10	10
<i>Cenchrus ciliaris</i> L.	3.263	4.23	60	67	63	10	11
<i>Chenopodium album</i> L.	0.587	0.999	82	79	89	4	5
<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.	0.316	0.435	71	74	80	2	2
<i>Chenopodium murale</i> L.	0.641	3.881	83	81	86	3	7
<i>Cleome amblyocarpa</i> Barratte & Murb.	2.222	2.52	60	36	46	11	13
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	0.126	0.608	21	30	24	2	4
<i>Datura innoxia</i> Mill.	6.001	5.535	60	71	83	4	8
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	0.164	0.677	20	25	25	1	1
<i>Euphorbia granulata</i> Forssk.	4.8	15.436	61	70	69	8	9
<i>Euphorbia helioscopia</i> L.	1.943	2.049	37	41	38	3	5
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton	4.25	0.425	42	39	40	6	8
<i>Fagonia latifolia</i> Del.	0.091	0.629	65	54	58	2	1
<i>Bassia indica</i> (Wight) A.J. Scott	0.551	3.049	41	47	51	4	6
<i>Lavandula coronopifolia</i> Poir.	0.25	1.544	42	43	38	3	1
<i>Polypogon monspeliensis</i> (L.) Desf.	0.544	0.249	40	27	30	4	4
<i>Polypogon viridis</i> (Gouan.) Breistr.	0.0875	0.188	41	37	39	1	2
<i>Plantago ovata</i> Forssk.	1.649	2.31	52	60	66	9	8
<i>Portulaca oleracea</i> L.	0.40	0.493	70	82	85	5	7
<i>Pulicaria arabica</i> (L.) Cass	0.0295	0.155	52	44	41	2	1
<i>Pulicaria incisa</i> (Lam.) DC.	0.0679	0.961	41	48	50	2	1
<i>Ranunculus sceleratus</i> L.	0.503	1.85	43	17	28	6	5
<i>Reseda decursiva</i> Forssk.	0.028	1.184	41	45	52	3	3
<i>Roemeria hybrida</i> (L.) DC.	0.133	0.293	57	38	40	2	1
<i>Senecio aegyptius</i> L.	0.148	0.290	70	73	70	3	4
<i>Silene conoidea</i> L.	1.378	2.913	64	71	73	5	4
<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.	23.89	21.010	43	41	40	10	14
<i>Trigonella stellata</i> Forssk.	0.563	0.95	75	41	70	5	8
<i>Vaccaria hispanica</i> (Mill.) Rauschert.	1.5441	0.249	24	31	29	4	3
Perennial species							
<i>Astragalus spinosus</i> (Forssk.) Muschl.	6.2	16.124	84	76	72	5	9
<i>Artemisia monosperma</i> Del.	0.16	1.184	37	45	39	2	3
<i>Crepis bulbosa</i> (L.) Tausch	0.158	1.043	42	43	39	3	2
<i>Calligonum comosum</i> L.	51.175	0.238	32	41	35	9	14

<i>Citrullus colocynthis</i> (L.) Schrad.	12.267	3.52	43	52	70	10	13
<i>Convolvulus lanatus</i> Vahl	4.6	1.044	69	74	80	10	12
<i>Deverra tortuosa</i> (Desf.) DC	0.334	0.56	41	47	50	6	7
<i>Cucumis prophetarum</i> L.	4.25	8.765	43	31	32	6	9
<i>Cyperus alopecuroides</i> Rottb.	0.072	0.472	35	50	56	1	2
<i>Cyperus capitatus</i> Vand.	1.082	1.73	67	47	58	8	6
<i>Euphorbia retusa</i> Forssk.	0.927	2.104	45	30	42	4	4
<i>Forsskaolea tenacissima</i> L.	1.018	4.36	40	49	37	7	10
<i>Juncus acutus</i> L.	0.158	0.24	64	44	63	3	5
<i>Helianthemum lippii</i> (L.) Dum.	0.204	0.889	60	71	69	4	6
<i>Hyoscyamus albus</i> L.	0.182	0.601	54	70	74	3	5
<i>Hyoscyamus muticus</i> L.	0.643	1.128	56	60	62	5	7
<i>Kickxia aegyptiaca</i> (L.) Nabelek	0.089	0.45	43	13	38	5	4
<i>Lotus coronopifolia</i> Poir.	0.485	3.956	65	70	74	5	3
<i>Lotus creticus</i> L.	0.625	0.206	72	70	69	6	6
<i>Lotus glaber</i> Mill.	0.485	3.956	71	72	68	5	6
<i>Lotus polyphyllus</i> E.D.	4.545	8.928	81	80	89	8	7
<i>Lycium shawii</i> Roemer et Sch.	1.498	6.778	52	53	47	5	7
<i>Lygos raetam</i> (Forssk.) Heywood	20.857	13.23	67	71	64	11	15
<i>Ononis vaginalis</i> Vahl	2.576	8.0	70	65	63	10	6
<i>Peganum harmala</i> L.	0.769	5.778	32	30	42	2	4
<i>Phagnalon barbeyanum</i> Asch. & Schweinf.	0.103	0.433	60	42	55	2	3
<i>Polygonum equisetiforme</i> Sm.	0.544	2.67	63	57	54	4	6
<i>Pergularia tomentosa</i> L.	12.0	42.704	44	50	57	9	10
<i>Salvia lanigera</i> Poir.	0.653	1.44	63	37	43	6	5
<i>Spergularia maritima</i> (All.) Chiov.	0.094	0.39	67	37	60	5	6

Table 4. Measurements of two seed parameters, germination efficiency (%) and days of survival of the annuals and the perennials collected from different habitats.
HFC: Half field capacity, FC: Field capacity

size is reduced and germination percentages were nearly similar. In other words, under adequate water supply the germination percentage was 64% for the large-seeded species, *Lygos raetam* that was very close to the percentage attained by the small-seeded *Juncus acutus* (63%) and *Spergularia maritima* (60%).

Large- seeded species, which are supposed to have more available resources (e.g. *Lygos raetam*, *Cenchrus ciliaris*, *Carduus getulus* and *Cleome amblyocarpa*), provide much chances for establishment of their seedlings to survive longer days after emergence on both Petri dishes and also in soil substrate especially under low water treatment (table 4). On the other hand, small-seeded species showed short period of persistence after emergence (e.g. *Spergularia maritima*, *Juncus acutus* and *Kickxia aegyptiaca*). Correlation between seed mass and seed size as well as the period of survival from emergence

(table 5) revealed highly significant degree of association for annuals when their seeds are germinated at different moisture levels. On the contrary, no significant correlation ($p > 0.05$) was noticed between neither seed mass, or size and the period of survival for perennials under shortage of water, which in turn revealed that those seeds are less sensitive to such factor than annuals.

Attempts have been made to show whether there is any relation between moisture availability of the habitat and the weight and size of seeds. Catchment area, inland plateau and rocky cliffs were distinguished by the presence of coarse gravels near the soil. It was notable that a proportional increase in the seed mass was associated to the increase of moisture availability of the habitat.

Pearson's two-tailed correlation was applied on each set of data representing each habitat. Results showed positive highly significant correlations between seed size

Value of correlations	Seed mass	Seed size
Germination %		
Petri-dish	-0.136	0.031
Half- water (HFC)	0.024	0.147
Full water (FFC)	-0.063	0.096
Number of Days of survival		
Petri- dish for annuals	0.866**	0.470**
Petri- dish for perennials	0.520*	0.371*
Half-Water for annuals	0.700**	0.587**
Half-Water for perennials	0.194	0.348

** Correlation is significant at the 0.01 probability level.

* Correlation is significant at the 0.05 probability level.

Table 5. Values of Pearson's two-tailed correlation.

162

and seed mass especially when water is available in the habitats (e.g. canal bank, fallow fields, wadi & catchment area). When availability of water decreased and habitats tend to be drier, no significant correlation is obtained (e.g. the inland plateau, saline depression, sand dunes and rocky cliffs). These results are confirmed by the correlation value between seed size and mass of plant species collected from the catchments areas, desert and railway roads, where occasional availability of water occurs depending on the rain or other sources.

DISCUSSION

The size and shape of the studied seeds are extremely variable. These characteristics depend on the form of the ovary, the condition under which the parent plant is grown and obviously on the species. Other factors, which determine the size and the shape of seeds, are the size of the embryo and the amount of the endosperm. Several authors (e.g. Mott, 1972; Pate & McComb, 1981) have argued that the germination events in arid and semi-arid regions are triggered by large rainfall events and so the developing seedlings may not face water stress for some time. Many species showed adaptations to ensure germination only under favorable soil moisture conditions and may have characteristics such as mucilaginous gel or hairs which improve the soil-seed contact to maximize water uptake (Pate & McComb, 1981).

Habitats can be classified along a spectrum from environments permitting fast growth rate to environments permitting only slow growth rate, due to low soil

nutrients or moisture or to other impediments to plant growth. Species occupying slow growth habitats tend to have naturally slow relative growth rate even when given favorable conditions (e.g. Grime, 1974, 1977; Chapin, 1980, 1991). In the present study, results of germination and growth performance of the plant species collected from the saline and inland plateau habitats revealed that seedling growth, emergence, germination and establishment of seeds were more affected than those collected from other habitats. This may be attributed to the stressful effect of the habitat and this seems to be in agreement with the finding trend suggested by Grime (1974, 1977) and Chapin (1980, 1991).

Resources in the embryo and endosperm of a seed are deployed during germination to construct a seedling. Different plant species provision their seeds with different quantities of resources to support seedling establishment. Species span a range of seed mass from less than 10^{-6} to more than 10^4 g (Harper, 1977). Differences across species in seed coat thickness, dispersal structures, water contents and mineral nutrient concentrations reflect a wide range in the dry mass of resources provided by the mother plant to each of its offspring (Westoby *et al.*, 1992). Results obtained in the present study demonstrate that large seeds could allow seedling to survive for longer days after emergence. On the other hand, small size offer short period of persistence from emergence, which is in agreement with the results obtained by Westoby *et al.* (1992). The present study also indicates that it is not likely to relate the seed size to the seed mass. In other words, large seeds are not always heavy and small seeds are not necessarily light (e.g. *Rununculus* and *Carduus*).

Results of several comprehensive studies (e.g. Schimpf, 1977; Sorenson & Miles, 1978; Stronberg & Patten, 1990) have suggested that plants in xeric habitats tend to have larger seeds, and consequently larger seeds might provide an advantage for seedling establishing in dry conditions. However, this study showed that xeric habitats tend to have smaller seeds. The advantage of large seeds in the arid and semi-arid habitats may be due to the fact that large seeds disperse over smaller distance and may attract herbivores (Westoby & Leishman, 1994). A seed may be large because it encloses an embryo (and endosperm) which have genotypes that are able to attract a greater than average supply of nutrient resources (Mogie *et al.*, 1990). However, the number of seeds and their size in the present study seem to be largely determined by the ecology of the species.

It is evident that very few species could tolerate more than 2% of NaCl solution (Chapman, 1966). This con-

firmed by Zahran (1975) in his studies on *Juncus rigidus* seeds that succeeded to germinate at salinity level of 3% NaCl solution. Accordingly, he reported that the success or failure of seed germination in saline soil might be an indicator for the success or failure of seed propagation of salt tolerant plant in saline soil.

Annuals in desert ecosystems exploit top centimeters of the soil, and are abundant only when surface moisture is relatively high. Moisture conditions of the surface soil vary less spatially than they do temporally (Olsvig-Whittaker *et al.*, 1983). Hence, spatial heterogeneity of annuals as a response to local environmental variation may be relatively low, although countered by biologically caused patterning. Baker (1972) compared seed weight of the California flora with moisture availability of each habitat. He reported that among herbaceous species there was a significant negative correlation between moisture availability and seed weight. Westoby *et al.* (1992) argued that Baker's data should be regarded cautiously. However, in the present study, there was a highly significant correlation between seed weight, seed size of annuals and the moisture availability of the natural habitats they collected from as well as the water supply allowed in the laboratory experiments. This trend is disagreeing with Baker (1972). On the other hand, Mazer (1989) working on Indian Dunes flora reported no significant association between seed mass and moisture availability. This trend is also noted in this study where there is no significant correlation between moisture level and seed mass of the species collected from xeric and dried habitats, such as the inland plateau, saline depressions, sand dunes and rocky cliffs habitats (see values of correlation in table 1). Similarly, Telenius and Torstensson (1991) did not find any association between seed weight and moisture availability in 48 species from the genus *Spergularia*. However, the comparative evidence for an association between large seed mass and dry habitats is quite limited, despite its general acceptance in the literature. On the other hand, Guerrero-Campo and Fitter (2001) reported that plant species with shallow or thin main root had smaller seeds than plants with fibrous or other adventitious roots. They concluded that seed size was related to plant height, but this association was weaker than that between seed size and root depth. Their results suggested that traditional ecological explanation do not explain the relation between seed and adult plant size, and they proposed that deep-rooted plants have large seeds because of allometric and developmental constraints, which means that only large seeds can produce the thick roots that can grow rapidly to depth. The abundant literature that demonstrates the

adaptation of plants to the conditions prevailing in their habitats showed that natural selection operates, at a very fine level, genotypes that are most efficient at gathering the resources of the local habitats (Heslop-Harrison, 1964). The changes in moisture and salinity in different habitats are reflected in the changes of the produced progeny (seeds). It seems that with the greater austerity in available moisture resources most of the plant species directed to produce small seeds. As stated above larger seed size is not necessarily associated with larger mass. It is unlikely that the advantage of large seeds was due to the ability to emerge from greater depth in the soil, where soil moisture is more favorable. Experimentation on the behavior of the studied species should be the next step in clarifying the mode of that behavior and its relevant to the habitats.

ACKNOWLEDGMENTS

The author sincerely wishes to thank Dr. Nabil El-Hadidi, Professor of plant taxonomy and flora & the keeper of Cairo University Herbarium for the identification of the plant specimens. The author also acknowledges the valuable comments of Dr. M. Abdel-Razik & Dr. S. El-Darier, Professors of plant ecology and Dr. S.Y. Barakat, emeritus Professor of plant physiology, Faculty of Science Alexandria University. I wish to thank my colleague Dr. H. Deif for his kind help in preparing the photographs.

References

- ALLEN S., GRIMSHAW H. M., PARKINSON J. A. & QUARMBY C., 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and London. 565 p.
- Baker H.G., 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53: 997-1010.
- Baskin J.M. & Baskin C.C., 1992. Seed germination biology of the weedy biennial *Alliaria petiolata*. *Nat. Areas J.*, 12: 191-197.
- Blat e G.M., Peart D.R. & Leight on M., 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. *Oikos*, 82: 522-538.
- Boulos L., 1995. *Flora of Egypt: Checklist*. Al-Hadra Publishing, Cairo. 286 p.
- Chapin F.S. III., 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233-260.

- CHAPIN F.S. III., 1991. INTEGRATED RESPONSES OF PLANTS TO STRESS. *BioScience*, 41: 29-36.
- Chapman, V.J. 1966. Vegetation and Salinity. In: *Salinity and Aridity*. Dr.W Junk, The Hague, pp. 23-42.
- Cook R.E., 1980. Germination and size-dependent mortality in *Viola blanda*. *Oecologia*, 47: 115-117.
- Grime J.-P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250:26-31.
- Grime J.-P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111: 1169-1194.
- Guerreiro-Campo J. & Fitter A. H., 2001. Relation between root characteristics and seed size in two contrasting floras. *Acta Oecol.*, 22: 77-85.
- Harper, J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York, USA.
- Harper J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G., 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1: 327-356.
- Hespel-Harrison J., 1964. Forty years of genecology. *Adv. Ecol. Res.*, 2: 159-247.
- Jackson K. L., 1973. *Soil chemical analysis*. Constable and Co. Ltd., London. 394 p.
- Jurado F. & Westoby M., 1992. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. *J. Ecol.*, 80: 407-416.
- Lindsay A.T, Mark R. & Michael J.C., 1999. Seed mass and competition / colonization trade-off: a sowing experiment. *J. Ecol.*, 87: 899-912.
- Mayer A.M. & Poljakoff-mayber A., 1982. *The Germination of seeds*. 3rd edition. Pergamon Press, 211 p.
- Mazer S.J., 1989. Ecological, taxonomic and life history correlates and seed mass among Indian dune angiosperms. *Ecol. Monogr.*, 59: 153-175.
- Mogie M., Lat ham J.R. & War man E.A., 1990. Genotype-independent aspects of seed ecology in *Taraxacum*. *Oikos*, 59: 175-182.
- Mott J.J., 1972. Germination studies on some annual species from an arid region of Western Australia. *J. Ecol.* 60:293-304.
- Olsvig-Whittaker, L. Shachak, M. & Yair, A., 1983. Vegetation patterns related to environmental factors in a Negev Desert watershed. *Vegetatio*, 54: 153-165.
- Parker, M.A., 1982. Association with mature plants protects seedlings from predation in an arid grassland shrub *Gutierrezia microcephala*. *Oecologia*, 53: 276-280.
- Pat e J.S. & Mccomb A.J., 1981. *The Biology of australian plants*. Univ. of Western Australia. Perth.
- Salisbury E.J., 1975. Seed size and mass in relation to environment. *Proceed. Royal Soc. London*, B. 186: 83-88.
- Schimpf D.J., 1977. Seed weight of *Amaranthus retroflexus* in relation to moisture and length of growing season. *Ecology*, 58: 450-453.
- Silvertown J., 1989. The paradox of seed size and adaptation. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 24-26.
- Smit h C.C. & Fret well S.D., 1974. The optimal balance between size and number offspring. *Am. Nat.*, 108: 499-506.
- Solbrig O.T, Barbour M.A., Cross J., Gol dst ein G., Lowe C.H., Morello J. & Wang T.W., 1977. The strategies and community patterns of desert plants. In: G.H. Orians & O.T. Solbrig (eds.). *Convergent evolution in warm deserts*. US/IBP Synthesis Series 3, Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsberg, 67-106.
- Sorenson F.C. & Mil es R.S., 1978. Cone and seed weight relationships in angiosperms. II. Seeds and seedlings. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 2: 237-260.
- Stronberg J.C. & Pat t en D.T., 1990. Variation in seed size of a southwestern riparian tree. Arizona Walnut (*Juglans major*). *Am. Midland Nat.*, 124: 269-277.
- Täckhol m V., 1974. *Student's flora of Egypt*. Cairo University Press, Cairo. 888 p.
- Telenius A. & Rst ensson P., 1991. Seed wings in relation to seed size in the genus *Spergularia*. *Oikos*, 61: 216-222.
- Turnbul l L. A., Rees M. & Cr awley M.J., 1999. Seed mass and the competition / colonization trade-off: a sowing experiment. *J. Ecol.*, 87: 899-912.
- Westoby M. & Leishman M.R., 1994. The role of seed size in seedling establishment in dry soil conditions; experimental evidence from semi-arid species. *J. Ecol.*, 82: 249-258.
- Westoby M., & Saver imut t u T., 1996. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. *J. Ecol.*, 84: 681-689.
- Westoby M., Jurado E. & Leishman M.R., 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 368-372.
- Westoby M., Leishman M. & Lord J., 1997. Comparative ecology of seed size and dispersal. In: J. Silvertown, M. Franco & J.L. Harper (eds.). *Plant life histories, ecology, phylogeny and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 143-162.
- Zahran M.A., 1975. On the germination of seeds on *Juncus rigidus* C.A. Mey and *J. acutus* L. *Bull. Fac. Sci. Mansoura Univ.*, 3: 75-84.

Potentiel hydrique et phénologie de deux arbustes de la Tunisie saharienne

Water potential and phenology of two shrubs in the Saharan zone of Tunisia

Lotfi Abdallah¹, Mohamed Chaieb¹ et Edouard Le Floc'h²

1. UR-Biologie & écophysiologie des milieux arides, Département de biologie, Faculté des sciences de Sfax, BP 802, 3018 Sfax, Tunisie.

2. Centre d'écologie fonctionnelle & évolutive, 1919, route de Mende, F-34293 Montpellier, France.

Auteur correspondant : Pr. Mohamed Chaieb, email : mohamed.chaieb@gnet.tn

165

Résumé

Ce travail concerne l'étude de la relation entre le potentiel hydrique, et la phénologie de la croissance chez *Spartidium saharae* et *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*, deux arbustes de la zone saharienne de la Tunisie. Il s'intègre aussi dans le cadre d'un vaste programme de réhabilitation des écosystèmes dégradés, par réintroduction de ressources phytogénétiques, autochtones et raréfierées.

Les principaux résultats obtenus montrent que sous ces conditions climatiques, le potentiel hydrique des taxons est relativement élevé. On observe cependant une certaine différence au niveau du rythme de leur croissance. La relation entre le potentiel hydrique et les précipitations chez *Spartidium saharae* n'est pas évidente, alors qu'elle est visible chez *Calligonum polygonoides*, justifiant que cette espèce dispose d'un système racinaire plutôt superficiel. En outre, l'elongation des rameaux chez *Spartidium saharae*, a lieu même durant la saison de faibles précipitations. Sous ces conditions, la fructification est par contre affectée.

Mots-clés

Spartidium saharae, *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*, potentiel hydrique, croissance, phénologie, zone saharienne de Tunisie.

Abstract

An experimental study of the relationship between water potential, plant phenology and climatic conditions was performed in a Saharan ecosystem in south of Tunisia on two shrub species, *Spartidium saharae* and *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*. This work concerned a large program of ecosystem restoration with autochthonous phytogenetic resources. The results showed that water potential of both species remained strongly higher unlike several desert shrubs. However, relations between water potential of *Spartidium saharae* and rainfall were not evidently outlined and access to a permanent ground water supply may be the main factor of this decoupling. Conversely, water potential and biological activity of *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum* was closely related to rainfall, suggesting that this species have a superficial root system. Although shoot elongation of *Spartidium saharae* can occur beside the wet season period whereas fruit production decreased.

Keywords

Spartidium saharae, *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*, water potential, growth, phenology, Tunisian Saharan zone.

Abridged English version

During the last few decades, arid and desert ecosystems were subjected to high and continuous human pressure. Overgrazing, clearing and deforestation were the main causes of degradation. This caused phylogenetic erosion to occur and several species to become endangered. In addition to human pressure, altering climatic conditions, marked by decreasing rainfall and increasing of potential evapotranspiration, contributed to the ecological unbalance in these arid and desert regions. Faced with these phenomena, several specialists of these regions suggested setting up restoration programs to improve ecosystem health. Many questions were put on the agenda before any action, for example which kind of phylogenetic sources could be used for restoration?

Within this frame, we studied the phenology and ecophysiology of two shrub species from Saharan Tunisia. The study was carried out *in natura* near the town of Nefta (33°55' N, 8°08' E ; south-west Tunisia). This site is characterized by a Mediterranean climate, upper Saharan biogeographic zone. The vegetation is a continental steppe, dominated by chamaephytes and nanophanerophytes such as *Spartidium saharae*, *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*, *Cornulaca monacantha*, *Retema raetam*, *Stipagrostis pungens*. Soil is a shallow coarse, very filtering sandy top gypsum crust. Average annual rainfall is generally lower than 100 mm.

Our study dealt with the phenology and water potential (Ψ_H) of two Saharan shrubs, *Spartidium saharae* (Fabaceae) and

Calligonum polygonoides subsp. *comosum* (Polygonaceae). The observations took place in 1999, 2000 and 2001 on a monthly basis. The two species were often able to maintain a high Ψ_H . For the duration of the study, midday water potential (Ψ_{min}) was generally greater than -2.5 MPa and predawn water potential (Ψ_B), were never below -1.3 MPa for *Spartidium saharae* and -2.3 MPa for *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*.

In addition to a lower (Ψ_B) and a larger difference water potential ($\Delta\Psi = \Psi_B - \Psi_{min}$), plant phenology suggested that *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum* is likely to be more efficient in controlling water transfer than *Spartidium saharae* is. The low $\Delta\Psi$ values measured during all seasons are likely to explain the low biologic activity of *Calligonum comosum*. As a matter of fact, this species showed relative sensitivity to drought that inhibited its photosynthetic activity and caused its leaves to fall.

As *Spartidium saharae* developed a strong drawing and swiveling root system, it seemed more efficient in using the low rainfall generally encountered under arid climate. In the same way, the scaly foliage of this species is likely to allow adjustments in water transfer while the remaining photosynthesis is progressed by stems.

In conclusion, planting a mixture of these two local species on Tunisian rangelands from the arid and Saharan zones could insure reasonable plant production. This will improve the plant cover that can better stabilize sand dunes and prevent desertification.

INTRODUCTION

Malgré de nombreux travaux (Killian, 1949 ; Le Houérou, 1959, 1969 ; Floret *et al.*, 1978 ; Floret & Pontanier, 1982 ; Chaieb, 1989, 1993 ; Neffati, 1994), les connaissances relatives à la phénologie des espèces nord-africaines sont encore très fragmentaires. Ce constat est largement valable pour d'autres taxons des biomes sahariens et désertiques, à travers le monde (Nilsen *et al.*, 1983). Dans ce contexte, les opérations de restauration suggérées (Aronson *et al.*, 1993) ne peuvent qu'imparfaitement englober un potentiel phytogénétique mal connu bien qu'écologiquement adapté à ces milieux. En effet à l'heure actuelle, en milieu aride, on assiste à un processus continu de dégradation des écosystèmes, ainsi qu'une érosion phytogénétique accrue. La manifestation courante des phénomènes de désertification et de perte de la biodiversité dans le paysage naturel constitue l'un des soucis majeurs des spécialistes de ces régions. L'idée de la restauration artificielle par réintroduction d'espèces (Aronson *et al.*, 1993) dans ces écosystèmes, pourrait atténuer ces phénomènes. Toutefois, le succès de telles actions de restauration nécessite le recours aux espèces locales (Chaieb *et al.*, 1992 ; Ourcival *et al.*, 1994), en raison de leur adaptation au contexte écologique des sites à réhabiliter. Si plusieurs études relatives au comportement hydrique des espèces des zones arides tunisiennes ont été réalisées (Floret & Pontanier, 1978 ; Le Houérou, 1984 ; Monroy-Ata, 1989 ; Chaieb *et al.*, 1992 ; Zâafouri, 1993 ; Ourcival *et al.*, 1994), les espèces sahariennes de ce pays demeurent par contre peu étudiées. Dans ce contexte, nous citerons parmi les espèces potentiellement intéressantes : *Spartidium saharae*, *Henophyton desertii*, *Helianthemum confertum*, *Ephedra alata* subsp. *alenda*, *Stipagrostis pungens*, *Calligonum polygonoides*, subsp. *comosum*. Ces espèces présentent un grand intérêt écologique en zone saharienne, i.e. fixation du sable et lutte contre l'érosion éolienne, amélioration de la teneur du sol en matière organique, accroissement de la productivité biologique du milieu, etc. En effet, outre leur qualité pastorale, elles sont fixatrices de sable et donc susceptibles d'aider à la lutte contre la désertification. Par leur présence en milieu naturel, elles garantissent une nette amélioration du bilan hydrique du sol, en atténuant l'aridité édaphique (Floret & Pontanier, 1984), en particulier sous les touffes. Dans le même contexte, certaines Fabaceae normalement réputées comme étant fixatrices d'azote (*Spartidium saharae*, *Retama raetam*, *Anthyllis sericea*, *Astragalus gombo*, etc.) contribuent au maintien de la fertilité du sol (Belsky *et al.*, 1993). Ces conditions permettent une nette amélioration

de la productivité des herbacées sous couvert (Grouzis, 1991 ; Grouzis et Akpo, 1996), ce qui constitue un excellent modèle de maintien de l'équilibre écologique.

Compte tenu des multiples usages des espèces précitées, ce travail constitue une contribution à l'écologie de la restauration des écosystèmes dégradés en milieu saharien nord-africain en général, et tunisien en particulier. C'est aussi, une étude basée sur une approche écophysiologique de deux espèces clés de voûte (Aronson *et al.*, 1993) des biotopes sahariens de Tunisie que sont *Spartidium saharae* (Fabaceae) et de *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum* (Polygonaceae). L'intérêt de cette dernière espèce, couramment employée pour la fixation des sables et la lutte contre la désertification, fût aussi signalé en Libye par Gintzburger (1986) qui constata que ce taxon préfère plutôt les sables profonds et surtout les petites dunes dont il assure la fixation.

Notre approche a donc pour objectif le suivi de la phénologie ainsi que l'état hydrique des deux taxons au sein de leur écosystème d'origine, le milieu saharien. Les connaissances acquises concernant leur comportement permettront d'améliorer l'efficacité des futurs programmes de restauration des écosystèmes dégradés, pour les milieux où ils seraient susceptibles d'être réintroduits. Ces expérimentations visent donc une meilleure connaissance de ces deux espèces, en particulier leur comportement écophysiologique en milieu saharien afin de pouvoir les considérer comme espèces candidates pour la restauration des écosystèmes, l'amélioration du couvert végétal et l'accroissement de la production pastorale, notamment en zones sahariennes. Enfin, en Tunisie ces espèces localisées au niveau du Grand Erg oriental (Le Houérou, 1959), sont recherchées par la population nomade et sédentarisée, en raison de l'excellente qualité de leur charbon de bois.

MATÉRIEL & MÉTHODES

- *Site d'étude*

La présente étude a été menée *in natura* dans un site localisé à proximité de Nefta, Tunisie (figure 1), soit aux coordonnées géographiques 33°55' Nord et 8°8' Est. La station météorologique de référence est celle de Tozeur, distante de 28 km à l'est du site d'étude. Cette station bénéficie de longues séries d'observation des paramètres bioclimatiques (Le Houérou, 1959, 1969). Le bioclimat pour ce site est méditerranéen-saharien, sous-étage supé-

rieur (au sens d'Emberger, 1952 ; Le Houérou, 1959). La pluviosité moyenne annuelle est de l'ordre 89 mm, et le plus souvent irrégulièrement réparties durant l'hiver et le printemps (décembre à avril). La température moyenne annuelle enregistrée au niveau de la station de Tozeur est de 20 °C. La température moyenne des maxima du mois le plus chaud (août) est de 45 °C et la moyenne des minima du mois le plus froid (janvier) de 6,2 °C.

Sur le site, le sol est sableux, de structure grossière, très filtrant, peu profond, reposant sur une croûte gypseuse. Il s'agit également d'un site de géomorphologie plate, avec une pente négligeable.

Enfin, la végétation du site est une steppe continentale, dominée par des chaméphytes et des nanophanérophytes comme *Spartidium saharae*, *Calligonum comosum*, *Cornulaca monacantha*, *Retama raetam*, *Stipagrostis pun-gens*, *Astragalus armatus*, etc. Ces espèces occupent une place importante au sein de la physionomie de la végétation de la zone, dont le couvert végétal est d'environ 5 à 10 %. Cette physionomie est aussi formée globalement de deux strates d'espèces végétales. Une strate de nanophanérophytes dont la hauteur n'excède pas deux mètres et une strate de chaméphytes n'excédant pas 0,5 mètre de hauteur. Concernant l'usage, le site d'étude est mis en défens depuis environ une dizaine d'années, en vue de la collecte des semences des espèces existantes.

• Matériel végétal et modes d'études

Pour chacun des deux taxons étudiés, trois individus adultes ont été choisis pour observations. Ces individus ont approximativement entre 5 et 10 années d'âge, une hauteur comprise entre 1,5 et 2 m et un diamètre de la couronne réduit, puisque n'excédant pas 1 m. Le suivi concerne la croissance phénologique ainsi que la variation du potentiel hydrique sur la période allant d'octobre 1999 à mai 2001. Ces deux paramètres ont été observés et mesurés mensuellement, durant toute la durée de l'étude.

Le potentiel hydrique des espèces (Ψ_h) est représenté ici par le potentiel du xylème des rameaux, mesuré par la bombe Scholander (Scholander *et al.*, 1965). Les mesures concernent 7 rameaux par individu, soit un total de 21 rameaux par taxon et par mois. Il faut signaler que durant toute la période des expérimentations, le nombre total de rameaux, prélevés pour l'observation du potentiel hydrique, ne semble pas affecter la biologie de la plante. En effet, ces espèces se caractérisent par des feuilles très réduites en écailles, et la fonction de la photosynthèse est assurée par ces rameaux sous forme d'aiguillons, qui sont d'ailleurs très nombreux au niveau des individus.

Ces rameaux sont choisis sur le pourtour de la cyme et à différentes expositions.

Pour les deux taxons, le potentiel de base (Ψ_B) a été mesuré avant le lever du soleil tandis que le potentiel hydrique minimum (Ψ_{min}) l'a été au midi solaire soit entre 12 h et 14 h. Ce choix horaire du midi solaire a été fait consécutivement à un suivi de la cinétique du potentiel durant une journée entière (12.10.1999), qui a révélé une chute considérable de la valeur de ce paramètre au milieu de la journée. En zone aride de Tunisie, cette chute de potentiel hydrique au milieu de la journée (couramment appelée dépression de midi) est d'ailleurs signalée par Abdallah (1996) pour *Acacia raddiana* et par Zâafouri (1993) pour plusieurs autres arbustes autochtones. Pour Ψ_B et Ψ_{min} , nous retenons comme résultats des mesures pour une date donnée, la valeur moyenne des 21 répétitions, ainsi que l'erreur standard (e.s) qui lui est associée.

Concernant la phénologie de ces taxons, nous avons tenté de mettre en évidence la relation qui existe entre la durée et l'intensité de la floraison, de la fructification ainsi que de la croissance (longueur des rameaux) et les facteurs climatiques. Pour cela, nous nous sommes inspirés d'un modèle adopté par Grouzis (1991) en zone aride subsaharienne. Ce modèle consiste à suivre les différentes phénophases marquant le plus la biologie de l'espèce (feuillaison, floraison et fructification).

Chaque phase est subdivisée ici en trois stades différents (début, maximum et fin du processus) qui se distinguent par l'épaisseur du trait marquant la longueur de la phase considérée.

Le protocole permet aussi de préciser les éventuelles modifications phénologiques (durée et intensité des phénomènes), liées à l'adaptation des taxons au climat saharien, et en comparaison avec leur comportement dans d'autres stations plus pluvieuses.

RÉSULTATS

1. Caractéristiques pluviométriques de la période d'observation

Le bioclimat saharien sous-étage supérieur du site d'étude est habituellement caractérisé par des précipitations annuelles totalisant en moyenne 100 mm. Durant toute la période d'observation, les précipitations enregistrées sur le site sont généralement faibles par rapport à cette moyenne (tableau 1). Ceci a probablement influencé le comportement des taxons étudiés.

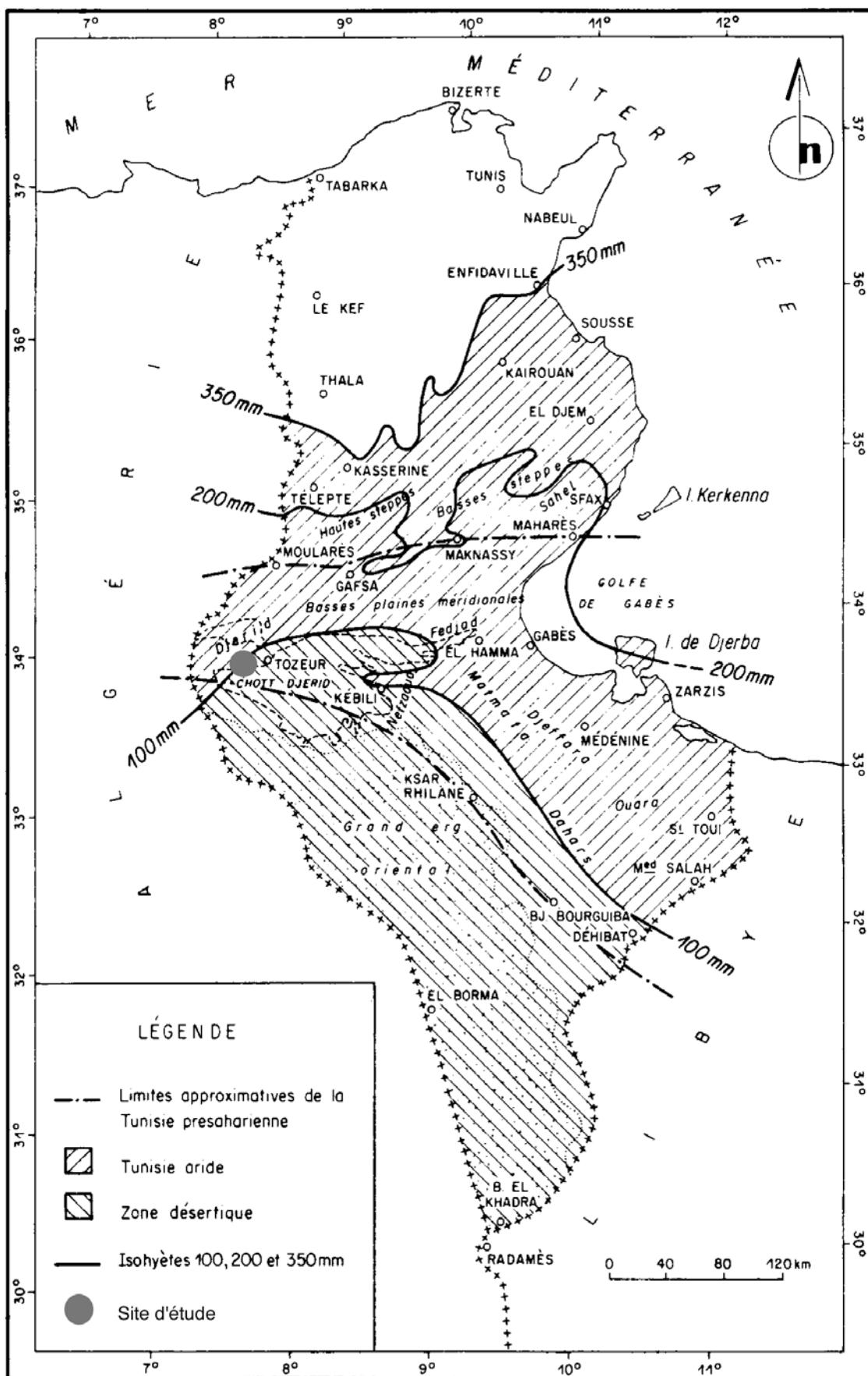


Figure 1. Localisation du site d'étude.

Figure 1. Location of the study site.

Mois / Année	J	F	M	A	M	J	Jt	A	S	O	N	D	Total	Nombre de jours de pluie
1999	31.8	0.5	9	0	3	0	3.8	0.3	12.7	0.4	28	2.9	92.4	23
2000	0	0	1.7	1.5	12.2	0	0	0	2	0.7	0	1.7	19.8	13
2001	5.5	0	0	42	0.3	0	0	0	9.8	0.8	0	13.1	71.5	18

Tableau 1. Répartition des précipitations enregistrées sur le site durant la période des expérimentations.

Table 1. Rainfall distribution of the study site during the experiment.

Bien que les observations soient réalisées durant les années 1999, 2000 et 2001, il faut signaler que l'année 2000, exceptionnellement sèche, est celle qui permettra de caractériser le plus le comportement hydrique des espèces. C'est aussi l'année où il y a eu le maximum d'observations relatives à ce paramètre.

170

2. Comportement hydrique des espèces

- Comportement hydrique de *Spartidium saharae*

Il faut noter que durant toute la période d'observations, les deux paramètres hydriques (Ψ_B et Ψ_{min}), présentent globalement deux périodes de fortes valeurs alternant avec deux périodes de valeurs plus faibles (fig. 2). Cette alternance laisse apparaître deux pics de Ψ_H , correspondant normalement aux deux saisons hivernales que couvre notre expérimentation. Les allures des courbes de Ψ_B et de Ψ_{min} sont inversées par rapport à celles des températures minimale et maximale.

Au cours de juin 2000, les courbes de Ψ_B et de Ψ_{min} deviennent asynchrones. En effet, à cette époque, les valeurs du Ψ_{min} chutent tandis que celles du Ψ_B continuent plutôt de croître. Contrairement à *C. comosum*, *Spartidium saharae* ne semble pas réagir aux précipitations d'avril 2001 (42 mm). En dépit de ces précipitations qui représentent 47% de la moyenne annuelle habituelle du site, le Ψ_H de cette espèce continue de chuter.

- Comportement hydrique de *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum*

L'interprétation de la figure 3 permet de distinguer un comportement hydrique (Ψ_B et Ψ_{min}) de ce taxon conforme à la répartition des précipitations au niveau du site. Une première phase est caractérisée par une augmentation à la fois du Ψ_B et du Ψ_{min} suite aux précipitations du mois de novembre 1999 (28 mm), dans un contexte de températures relativement favorables. Cet état hydrique ne dure pas longtemps puisque le Ψ_H cesse d'augmenter un mois après cette dernière pluie. L'épuisement progressif des réserves hydriques ainsi que l'augmentation des températures ont occasionné une chute du Ψ_H mais encore

plus au niveau de Ψ_{min} qui décroît d'environ 1,5 MPa en deux mois. Le Ψ_B continu lui aussi à décroître jusqu'au mois de juin alors que le Ψ_{min} accuse une remontée rapide mais momentanée à la suite d'une pluie de 9 mm qui a eu lieu vers la fin mai 2000. Une telle pluie, coïncidant avec les hautes températures estivales et provoquant une reprise par évaporation, ne semble suffire à garantir une alimentation hydrique adéquate de la plante. Durant juin 2000, les valeurs du Ψ_H demeurent relativement faibles. Au cours du printemps suivant, marqué par des températures relativement faibles, on observe un très lent accroissement du Ψ_H durant une période de quatre mois. Les précipitations de mai 2001 (42 mm) ont à nouveau provoqué la remontée du Ψ_H (fig. 3).

3. Comportement phénologique des taxons

- Phénologie du *Spartidium saharae*

Les observations phénologiques ont débuté en mars 1999, alors que ce taxon dont les feuilles sont réduites en écailles, avait déjà entamé sa croissance (émergence de nouveaux rameaux). Cette croissance s'est poursuivie au cours du printemps et même durant toute la période estivale (fig. 4). De nouveaux rameaux apparaissent vers le début de septembre (1999) et la croissance végétative se poursuit avec un rythme soutenu pour atteindre son maximum au cours du mois d'octobre. De même, pour l'année 2000, la croissance est attestée presque tout le long de l'année avec à nouveau un maximum au cours du mois d'octobre. Pour l'année 2001, le maximum de croissance a été plus précisément mis en évidence durant le mois de mai. Ce phénomène est probablement lié à des précipitations survenues durant ce mois, alors que les températures étaient déjà élevées.

La chronologie des phases de floraison et de fructification a été la même durant les trois années d'observations, février correspondant à l'apparition des bourgeons puis au début de la floraison (fig. 4). L'intensité maximale de la floraison se situe toujours au printemps, et plus parti-

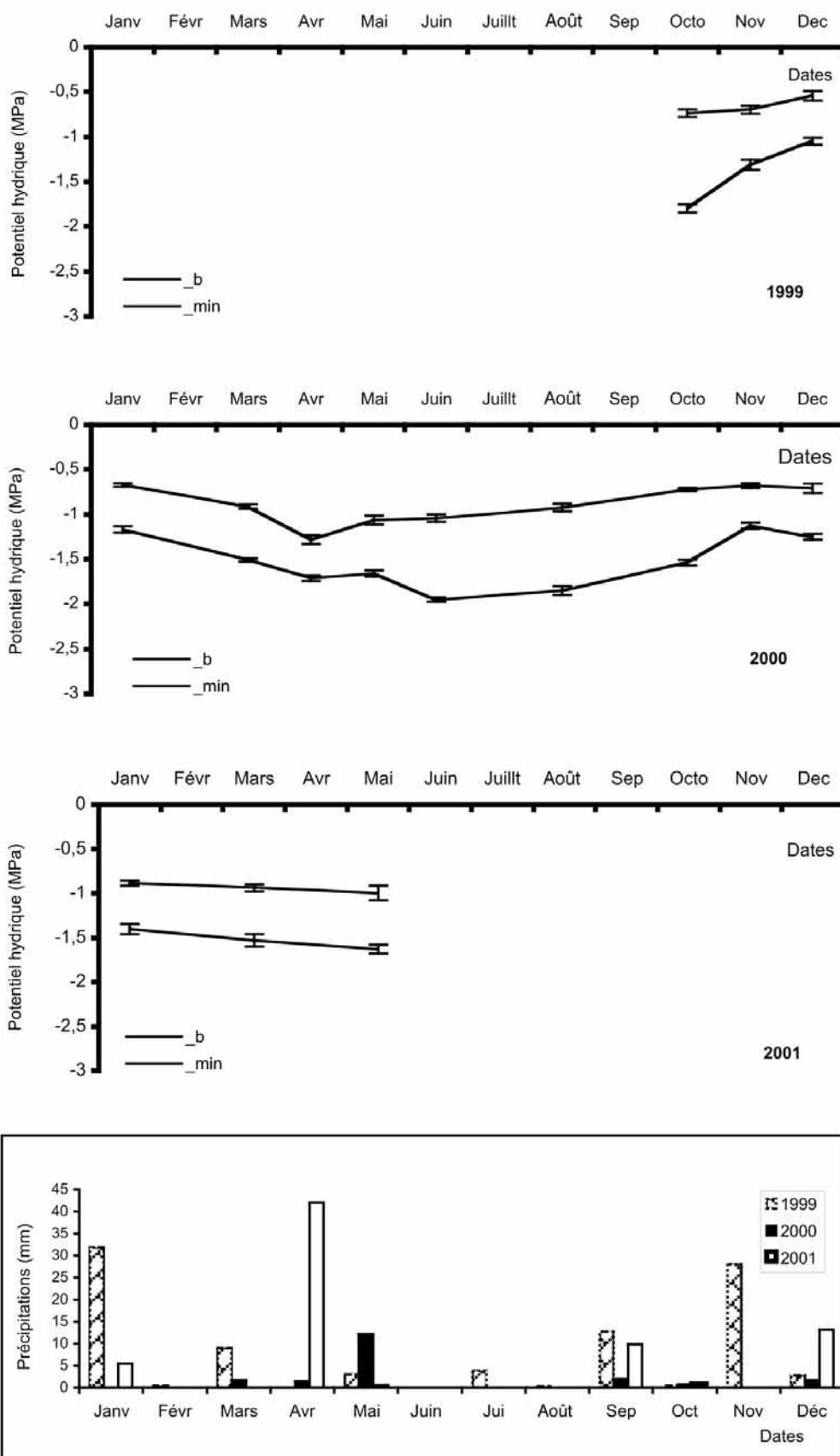
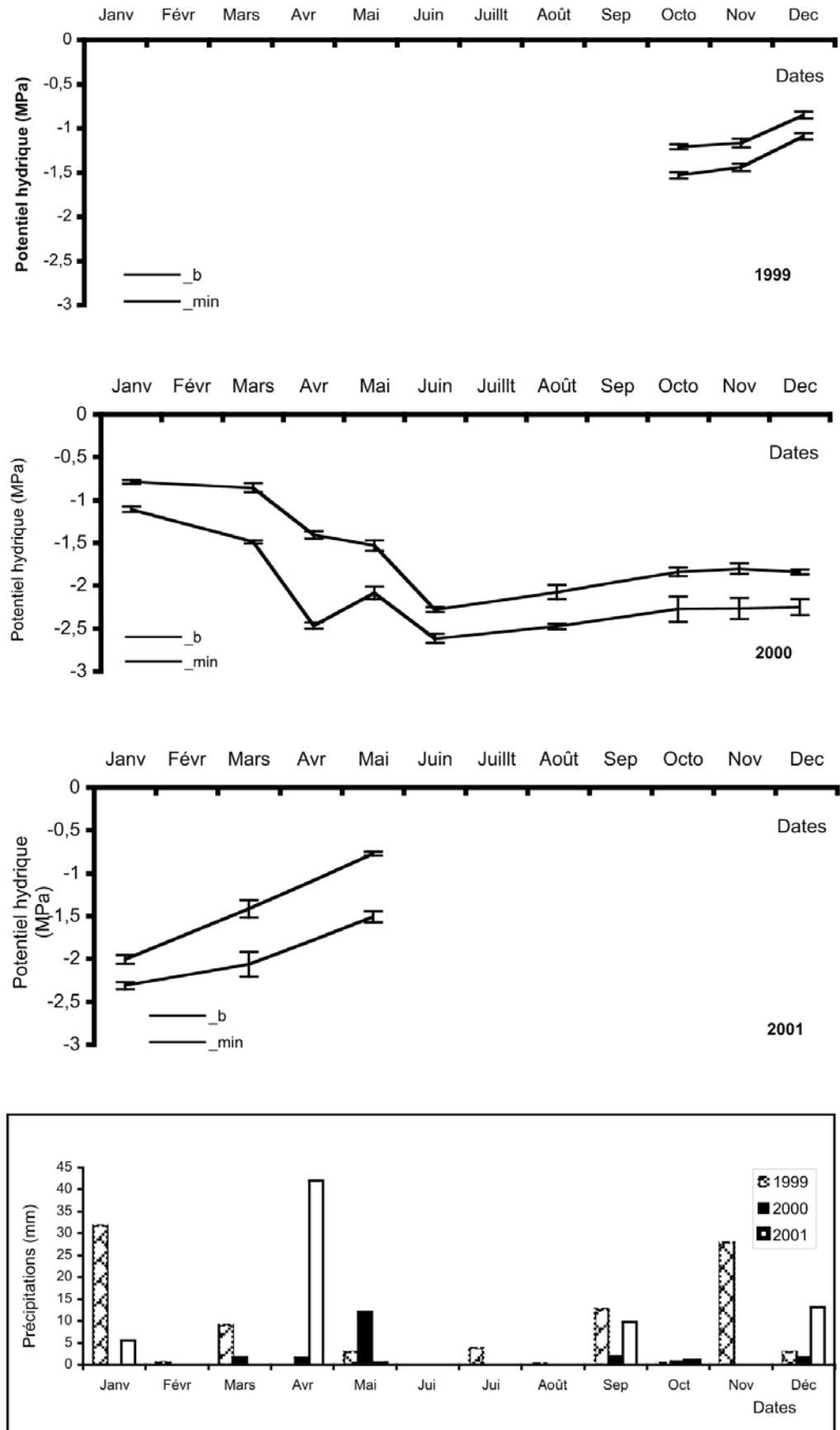


Figure 2. Variation du potentiel hydrique (moyenne \pm e.s.) de *Spartidium saharae* en fonction des précipitations durant la période d'observation.

Figure 2. Variation in predawn and midday water potential of *Spartidium saharae* during the study period in relation with rainfall.

Figure 3. Variation de l'état hydrique (moyenne \pm e.s.) de *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum* en fonction des précipitations durant la période d'observation.

Figure 3. Variation in predawn and midday water potential of *Calligonum polygonoides* subsp. *comosum* during the study period in relation with rainfall.



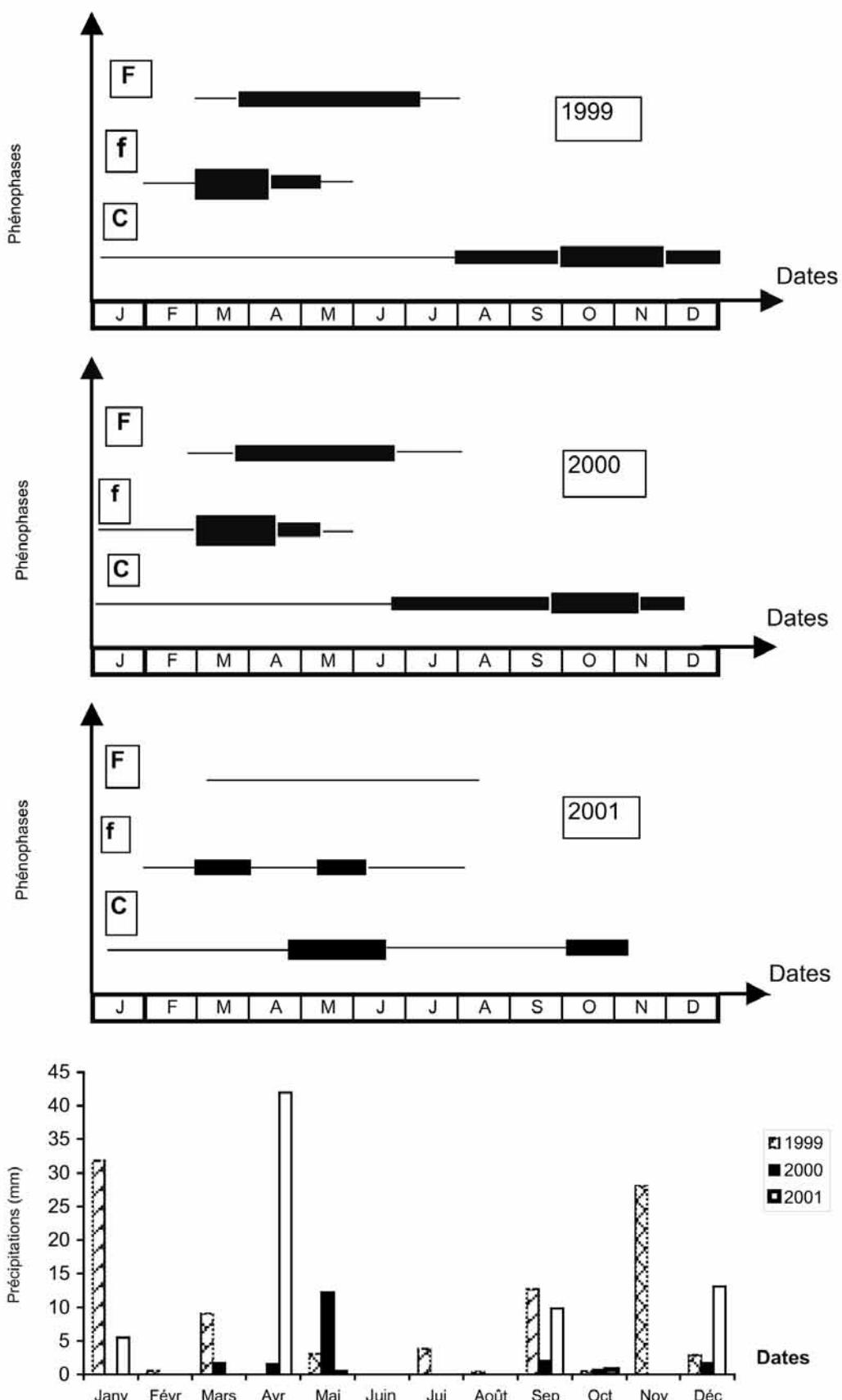
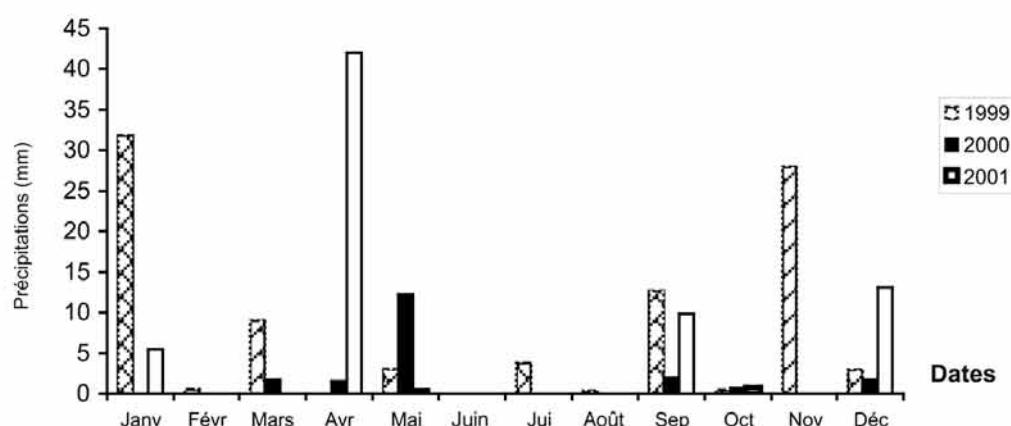
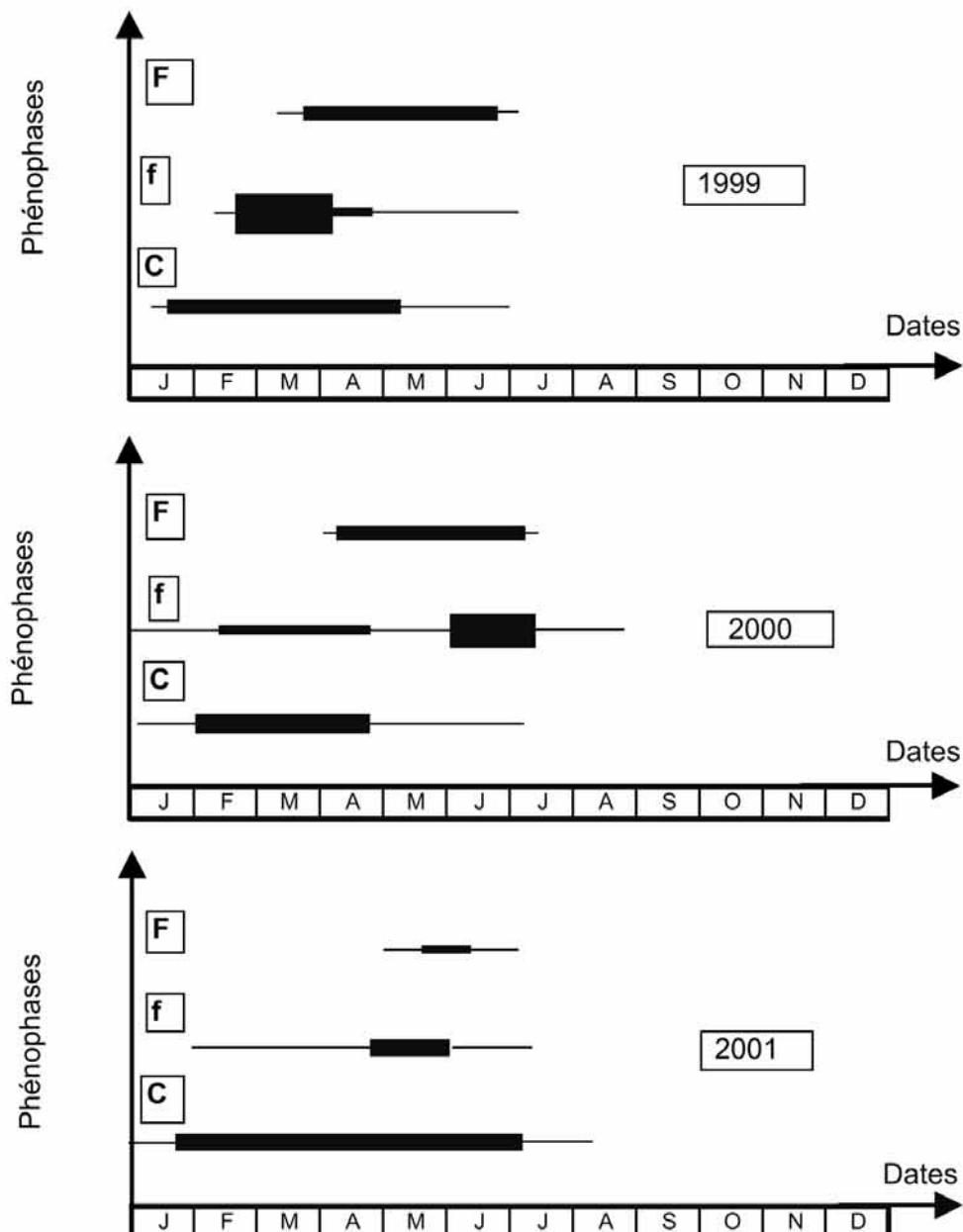


Figure 4. Cycle de vie de *Spartidium saharae* à Nefta en fonction des précipitations.
C = croissance végétative ; *f* = floraison ; *F* = fructification ; trait fin = début et fin de la phénophase ; trait épais=pleine phénophase. L'épaisseur du trait renseigne sur l'importance de la phénophase.

Figure 4. Phenological phases of vegetative growth (*c*), flowering (*f*) and fruiting (*F*) of *Spartidium saharae* in relation with rainfall.

Figure 5. Cycle de vie de Calligonum polygonoides subsp. comosum à Nefta en fonction des précipitations. C = croissance végétative ; f = floraison ; F = fructification ; trait fin = début et fin de la phénophase ; trait épais = pleine phénophase. L'épaisseur du trait renseigne sur l'importance de la phénophase.

Figure 5. Phenological phases of vegetative growth (c), flowering (f), and fructification (F) of Calligonum polygonoides subsp. comosum in relation with rainfall.



culièrement au mois de mars. Elle se poursuit au cours d'avril. La nouaison se produit au fur et à mesure et les gousses des premières fleurs apparaissent aussi en mars. Dans ce contexte, le maximum de fructification a lieu vers la fin du mois d'avril.

La dissémination se déroule de mai à juin et le temps qui s'écoule entre l'apparition d'une gousse et sa maturation est d'environ deux mois.

- Phénologie du *Calligonum comosum*

Contrairement à *Spartidium saharae*, la durée de la croissance végétative annuelle du *Calligonum comosum* est relativement courte et ne se déroule pas toujours à la même période. Ceci est probablement lié au régime pluviométrique, en particulier aux faibles quantités des précipitations enregistrées durant la période des expérimentations (tableau 1). Ainsi au cours de l'automne et de l'hiver, ce taxon a subi une défoliation et a été privé d'une proportion non négligeable des rameaux de l'année. L'apparition des nouveaux rameaux a eu lieu en novembre pour l'année 1999 et en août pour l'année 2000. En revanche, pour les trois cycles d'observation, l'allongement de ces rameaux a atteint son maximum vers le début du printemps pour régresser ensuite vers la fin de cette saison. La période estivale coïncide avec le dessèchement de la majorité des rameaux de l'année et de leur chute. L'apparition des bourgeons floraux a lieu vers la deuxième décennie de février, immédiatement suivie par la floraison (fig. 5), qui atteint son apogée en mars. La fructification qui suit la nouaison des fleurs a eu lieu au fur et à mesure de leur apparition. Enfin, la dissémination des fruits débute dès la première décennie d'avril pour s'achever vers la mi-mai. L'irrégularité du rythme des précipitations entraîne parfois une modification importante du rythme phénologique.

DISCUSSION

Le fait le plus remarquable est l'état hydrique de ces deux taxons sahariens caractérisés par des valeurs le plus souvent élevées, de leur Ψ_H . En zone aride, les valeurs du potentiel hydrique des espèces végétales sont souvent plus faibles au cours de la période de stress hydrique. C'est le cas par exemple pour *Prosopis glandulosa*, arbuste du désert de Sonora, pour lequel Nilsen *et al.* (1981) signalent les valeurs du Ψ_H minimum communément inférieures à -4 MPa. Pour cette même espèce, Ansley *et al.* (1992) observent pour le Texas des valeurs du Ψ_B et Ψ_{min} comprises entre -1,6 MPa et -3,2 MPa. Arce et

Balboa (1991) ont travaillé sur *Prosopis chilensis*, arbre des zones hyper-arides à semi arides de l'Amérique du sud. Ils observent un changement brusque du Ψ_H qui régresse de -1,2 MPa durant la période favorable à -3,7 MPa durant la période défavorable. Ces valeurs se révèlent plus faibles que celles que nous avons mesurées, souvent supérieures à -2,5 MPa, alors que ces taxons sahariens sont logiquement censées avoir une valeur de Ψ_H plus basse.

Le même constat est à faire pour le Ψ_B dont les valeurs souvent élevées, ne chutent pas en dessous de -1,3 MPa pour *S. saharae* et -2,3 MPa pour *C. comosum*, et ce pour toute la durée de l'étude. Ceci peut justifier l'architecture pivotante et traçante du système racinaire de *S. saharae*, apte à bien valoriser avec efficacité les eaux pluviales, ainsi qu'un probable ajustement de son transfert hydrique. Par contre, pour une espèce désertique comme *Ephedra nevadensis*, Smith *et al.* (1995) ont dans le désert de Mojave (U.S.A) enregistré des valeurs du Ψ_B nettement plus faibles, puisque atteignant -6,5 MPa. Selon Franco-Vizcaino (1994), en conditions de stress hydrique, il est généralement difficile de pouvoir mesurer le potentiel hydrique sur des espèces arbustives du désert du Sonora. Ceci ne semble pas s'appliquer pour le cas de nos taxons. Ces derniers se caractérisent par un potentiel élevé, même en période de stress et montrent donc une stratégie adaptative forte vis-à-vis de la sécheresse. Cette stratégie est signalée par Ritchie & Hinckley (1975), et elle consiste en un ajustement de leur transfert hydrique. Elle se vérifie d'ailleurs par l'amplitude de variation journalière du potentiel hydrique ($\Delta\Psi = \Psi_B - \Psi_{min}$) qui reflète l'aptitude de ces taxons à la fermeture stomatique et donc le contrôle de l'intensité transpiratoire (Aussenac & Granier, 1978). Il apparaît d'ailleurs que *Calligonum comosum* est plus apte à contrôler son transfert hydrique que *Spartidium saharae*. Les faibles valeurs du $\Delta\Psi$ observées durant toutes les saisons pour *Calligonum comosum* (fig. 3) justifient sa faible activité biologique. Ceci est confirmé par la phénologie, et notamment la chute progressive de jeunes pousses, pouvant se poursuivre jusqu'à ce que la plante prenne une apparence blanchâtre, suite à l'abscission complète de toutes les ramilles.

Spartidium saharae maintient pour la majeure partie de l'année une amplitude ($\Delta\Psi$) journalière moyennement élevée. L'activité somatique qui en découle est supposée être intense et traduit à son tour une forte activité photosynthétique, permettant une croissance végétative se poursuivant sur presque toute l'année (fig. 4). Chez *S. saharae*, cette activité photosynthétique, continue dans le temps, est *a priori* due soit à un possible ajustement osmotique, tel qu'il a été démontré par Ourcival (1992)

sur d'autres espèces xérophiles, soit au système racinaire à la fois superficiel, traçant et pivotant, permettant d'explorer un volume de sol maximum (Turner, 1982) et de bénéficier d'un apport d'eau suffisant même en zone aride et saharienne (Shmida & Burgess, 1988).

Ce caractère permet donc à l'espèce de se comporter comme une arido-active (Evenari *et al.*, 1982). Cette stratégie est connue chez d'autres espèces de la famille des Fabaceae, et plus précisément chez *Retama raetam* et *Astragalus armatus* subsp. *armatus* (Chaieb, 1997). Toutefois, après une longue période sèche (6 à 10 mois), le rythme biologique du *S. saharae* est profondément affecté par le stress, et les précipitations qui succèdent à cette période sèche ne semblent pas réussir à remédier à l'effet antécédent du stress. L'arrêt de croissance se poursuit alors durant quelques semaines encore. Cet effet a également été constaté par Ansley *et al.* (1992) chez *Prosopis glandulosa* et qualifié de phénomène d'"histoire de stress".

Le système racinaire de *C. comosum* n'est ni traçant ni pivotant et ce taxon se révèle plutôt relativement sensible vis-à-vis du déficit hydrique, par comparaison avec son comportement en conditions plus pluvieuses. L'architecture et la structure de son système racinaire ne lui permettant pas de subvenir aux besoins transpiratoires de sa phytomasse aérienne ; il se comporte alors en arido-passif (Evenari *et al.*, 1982), en perdant à priori toute possibilité de photosynthèse durant la saison défavorable.

Ce constat est conforté par les mesures attestant de la chute de son potentiel hydrique même suite à certaines précipitations qui, trop faibles, n'humectent que les couches superficielles du sol, dépourvues de racines traçantes. Il faut cependant signaler la réponse immédiate du *C. comosum* aux précipitations supérieures à 10 mm. Cette réponse apparaît à travers l'augmentation brusque de son potentiel hydrique, qui cependant chute à nouveau après la pluie. Sous conditions d'humidité saturante, Ourcival *et al.* (1994) ont constaté le même phénomène d'augmentation brusque du potentiel hydrique chez *Anthyllis sericea* subsp. *henoniana* dans le sud de la Tunisie. Ceci n'est à priori pas rare en zones aride et saharienne, mais mérite cependant d'être vérifié par d'autres séries d'observations. Le même constat a été fréquemment observé par Zâafouri (1993), qui signale une brusque augmentation du potentiel hydrique chez les genres *Prosopis* et *Acacia*, suite à des faibles précipitations en zone aride de Tunisie. Sous ce même bioclimat, Chaieb (1989, 1993) a constaté le même phénomène, mais sur des graminées pérennes et non pas sur des arbustes. D'après cet auteur, le potentiel hydrique de

Stipa lagascae augmente de -2 MPa à -0,5 MPa suite à une pluviosité de quelques millimètres seulement. Le système racinaire semble jouer un rôle important au niveau du statut hydrique des xérophytes. Ce système racinaire présente chez la plupart des espèces de la zone aride (Ben Dali, 1987) un dimorphisme marqué, par la présence de racines très superficielles qui exploitent même l'humidité provenant de la condensation nocturne de la vapeur d'eau, et de racines pivotantes aptes à aller chercher l'eau dans les couches profondes du sol.

La sensibilité du *C. comosum* vis-à-vis de la sécheresse (par comparaison avec *S. saharae*) se traduit également par sa réponse phénologique. La croissance ainsi que la floraison de ce taxon sont limitées à la période favorable (humidité suffisante dans le sol et température adéquate). En revanche, *S. saharae* a un rythme biologique qui coïncide plutôt avec la période chaude (Badalotti *et al.*, 2000). La coexistence de ces deux taxons au sein d'un même écosystème pourrait être signe d'une complémentarité fonctionnelle. Cette complémentarité garantit un partage adéquat des ressources en eau du sol dans un environnement marqué par le déficit hydrique permanent. Les bienfaits de ce partage sont recherchés en écologie de la restauration, dans la mesure où il constitue une condition nécessaire pour le maintien de l'équilibre écologique et surtout le succès des éventuelles actions de restauration (Aronson *et al.*, 1994).

CONCLUSIONS

En dépit du manque d'information relative à la variation spatio-temporelle du stock hydrique du sol ainsi qu'à la conductance stomatique, le suivi de la phénologie de *S. saharae* et de *C. comosum* et la caractérisation de leur état hydrique ont permis d'établir des stratégies propres d'adaptation de ces deux taxons aux conditions climatiques hyper-arides, qui prévalent dans la zone d'étude.

S. saharae, grâce à son système racinaire à la fois traçant et pivotant, semble mieux valoriser les faibles précipitations qui apparaissent occasionnellement dans cette région saharienne. Pourvue des feuilles réduites en écailles, *S. saharae* n'a qu'une surface transpirante réduite, lui permettant d'ajuster son transfert hydrique tout en restant actif sur le plan photosynthétique durant presque toute l'année. Ce taxon constitue ainsi une certaine réserve pastorale pour les animaux, et par son aptitude à fixer l'azote atmosphérique, contribue à l'amélioration de la fertilité du sol.

C. comosum, taxon également saharien, manifeste une certaine sensibilité vis-à-vis de la sécheresse prolongée qui provoque l'arrêt de l'activité photosynthétique, puis une perte totale du feuillage et une entrée en dormance durant une longue période de l'année. S'agissant également d'une espèce préférant les sables des lits d'oueds ainsi que les zones dépressionnaires (nappes d'interflow plus ou moins profondes), *C. comosum* modifie son comportement quand il existe sur du sable fixé des milieux dunaires comme c'est le cas de notre site d'observation. Enfin, le décalage que manifestent les deux taxons au niveau de leur phénologie peut constituer en milieu saharien, où le niveau trophique est faible, un facteur favorable au partage des ressources et par conséquent aux possibilités de la restauration écologique du milieu.

Le semis en mélange de ces deux espèces locales sur des parcours dégradés garantira une certaine production pastorale. Il améliorera aussi le couvert végétal dans ces régions désertiques, en assurant la fixation du sable mobile et par conséquent la lutte contre la désertification. Enfin, la richesse du *S. saharae* en matières azotées digestibles améliorera aussi la valeur pastorale des ces parcours, souvent réputés pour leur médiocre qualité.

Bibliographie

- ABDALLAH L., 1996. Comportement écophysiologique d'*Acacia raddiana* ssp. *tortilis* dans son écosystème d'origine à l'intérieur du parc national du Bou Hedma. DEA de Physiologie végétale. Faculté des Sciences de Tunis. 95 p.
- Ansl ey R.J., Jacoby P.W. & Meadors C.H., 1992. Soil and leaf relations of differentially moisture-stressed honey mesquite (*Prosopis glandulosa* Tor.). *J. Arid Environ.*, 22 : 147-159.
- Aronson J., Fl or et C., Le Fl oc'h E., Ovalle C. & Pontanier R., 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. II . Case studies in southern Tunisia, central Chile and northern Cameroon. *Restor. Ecol.*, 1: 168-186.
- Arce J.P. & Balboa O., 1991. Seasonality in rooting of *Prosopis chilensis* cuttings and in-vitro micropropagation. *Forest Ecol. Manage.*, 40 : 163-173.
- Aronson J., Ovalle C., Aguilera L. & León P., 1994. Phenology of an 'immigrant' savanna tree (*Acacia caven*, Leguminosae) in the Mediterranean climate zone of Chile. *J. Arid Environ.*, 27 : 55-70.
- Aussenac G. & Granier A., 1978. Quelques résultats de cinétique journalière du potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.*, 35 : 19-32, 348-353.
- Badalot i A., Anfodillo T. & Grace J., 2000. Evidence of osmo-regulation in *Larix decidua* at alpine treeline and comparative responses to water availability of two co-occurring evergreen species. *Ann. For. Sci.*, 57 : 623-633.
- Bel sky A.J., Mwonga S.M., Amondson R.G., Duxbury J.M. & Al i A.R., 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-and low-rainfall savannas. *J. Appl. Ecol.*, 30 : 143-145.
- Ben Dal i F., 1987. *Dynamique de la végétation et mobilité du sable en Jeffara tunisienne*. Thèse de doctorat, Univ. Montpellier, 243 p.
- Chaieb M., 1989. *Influences des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne*. Thèse de doctorat, Univ. Montpellier II, 298 p.
- Chaieb M., 1993. *Réponse écophysiologique de trois graminées pérennes soumises à des conditions écologiques contrastées en milieu aride de Tunisie. Etude en conditions naturelles, semi-contrôlées et contrôlées*. Doctorat ès Sciences Naturelles. Univ. Sfax, Tunisie, 238 p.
- Chaieb M., 1997. Comportement biologique comparé d'*Astragalus armatus* Willd. subsp. *tragacanthoides* (Desf.) M. et de *Rhanterium suaveolens* Desf. sur la steppe sableuse dégradée de la zone aride tunisienne. *Ecol. Medit.*, 23 : 45-52.
- Chaieb M., Fl or et C., Le Fl oc'h E. & Pontanier R., 1992. Life history strategies and water resource allocation in five pasture species of Tunisian arid zone. *Arid Soil Res. Rehabi.*, 6 : 1-10.
- Emberger L., 1952. Sur le quotient pluviothermique. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 234 : 2508-2510.
- Evenari M., Shanan L. & Tadmor N., 1982. *The Negev: the challenge of a desert*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 2nd . ed., 437 p.
- Fl or et C., Le Fl oc'h E. & Pontanier R., 1978. Relation climat - sol - végétation dans quelques formations végétales spontanées du Sud tunisien (production végétale et bilan hydrique des sols). *Inst. Reg. Arides - DRES Tunis*; Doc. Tech., 1 : 96 p. + annexes.
- Fl or et C. & Pontanier R., 1982. *L'aridité en Tunisie pré-saharienne*. Travaux et documents de l'ORSTOM, n° 150, Paris, 540 p.
- Fl or et C. & Pontanier R. 1984. Aridité climatique, aridité édaphique. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 131, *Actual. Bot.*, 2/3/4 : 265-275.
- Franco-Vizcaino E., 1994. Water regime in soils and plants along an aridity gradient in central Baja California, Mexico. *J. Arid Environ.*, 27 : 309-323.
- Gintzburger G., 1986. Seasonal variation in above-ground annual and perennial phytomasse of an arid rangeland in Libya. *J. Range Manage.*, 39 : 348-353.
- Grouzis M., 1991. Phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes aspects méthodologiques et influence des facteurs du milieu. In : *Physiologie des arbres et arbustes en zone arides et semi-arides*. Groupe d'étude de l'arbre, Paris.
- Grouzis M. & Akpo L.E., 1996. Influence of tree cover on herbaceous above-and below-ground phytomass in the sahelian zone of Senegal. *J. Arid Environ.*, 34 : 1-12.
- Killian Ch., 1949. Observations sur la biologie des végétaux des pâturages mis en défens en Algérie. *Ann. Inst. Agric. Algérie*, 4 : 27 p.

- LE HOUÉROU H.N., 1959. *Recherches écologiques et floristiques sur la végétation de la Tunisie méridionale*. 2nd partie. Inst. de Rech. Sah, Mémoire n° 5. Alger, 229 p.
- Le Houérou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec référence aux végétations analogues d'Algérie, de Libye et du Maroc). *Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie*, 42 : 1-624.
- Le Houérou H.N., 1984. Rain-use efficiency: a unifying concept in arid-land ecology. *J. Arid Environ.*, 7 : 213-247.
- Monroy-Ata A., 1989. *Installation de plantes pérennes de la zone aride soumises à des contraintes hydriques contrôlées et à des coupes*. Thèse de doctorat, Univ. Montpellier II, 166 p.
- Neffati M., 1994. *Caractérisation morpho-biologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implication sur l'amélioration pastorale*. Thèse de doctorat, Univ. Gent, Belgique, 185 p.
- Nil sen E.T., Rundel P.W. & Sharifi M.R., 1981. Summer water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* in the Sonoran desert of southern California. *Oecologia*, 50 : 271-276.
- Nil sen E.T., Rundel P.W. & Sharifi M.R., 1983. Diurnal and seasonal water relations of *Prosopis glandulosa*, a desert phreatophyte in southern California. *Ecology*, 64 : 1381-1393.
- Ourcival J.-M. 1992. *Réponses de deux chamephytes de la Tunisie Pré-saharienne à différentes contraintes et perturbations*. Thèse de doctorat, Univ. Montpellier II, 178 p.
- OURCIVAL J.-M., FLORET C., LE FLOC'H E. & PONTANIER R., 1994. WATER RELATIONS BETWEEN TWO PERENNIAL SPECIES IN THE STEPPES OF SOUTHERN TUNISIA. *J. Arid Environ.*, 28 : 333-350.
- Ritchie G., & Hinckley T.M., 1975. The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.*, 9: 165-254.
- Scholander P.F., Hammel N.T., Bradstreet E.D. & Hommingsen E.A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148 : 339-346.
- Shmida A., & Burgess T.L., 1988. Plant growth-form strategies and vegetation types in arid environments. In : M.J.A. Werger, P.J.M. Van Der Aart & J.T.A. Ver Deven. (Eds), *Plant form vegetation structure*. Academic Publishing, The Hague, 211-241.
- Smit h S.D., Herr C.A., Leary K.L. & Piorkowski J.M., 1995. Soil-plant water relations in a Mojave Desert mixed shrub community: a comparison of three geomorphic surfaces. *J. Arid Environ.*, 29: 339-351.
- Turner N.C., 1982. The role of shoot characteristics in drought resistance of crop plants. In : *Drought Resistance in crops with emphasis on rice*. 15-134. International Rice Research Institute: Los Baños.
- Zâafouri M., 1993. *Contraintes du milieu et réponses de quelques espèces arbustives exotiques introduites en Tunisie pré-saharienne*. Thèse doctorat, Univ. Aix-Marseille III, 200 p.

Phenotypic and phenological behaviours of clones of three natural populations of *Atriplex halimus* L. grown in a common garden

Comportements phénotypique et phénologique des clones de trois populations naturelles d'Atriplex halimus L. plantées dans une parcelle commune

Abbad A.¹, El Hadrami A.^{1,2} & Benchaabane A.¹

1. Laboratoire d'écologie végétale

2. Laboratoire de physiologie végétale, équipe de biotechnologie, université Cadi-Ayyad,
faculté des Sciences Semlalia, département de Biologie BP 2390, Marrakech, Maroc.

Auteur correspondant : Abbad Abdelaziz : tél. : +212 4443 4649 (poste 535) – Fax : +212 4443 7412 – E-mail: abbad@ucam.ac.ma

179

Abstract

*The distribution of the different phenological stages, the characters of flowerings, fruiting and the morphological features have been studied for clones of three natural populations of *Atriplex halimus*. The clones were planted in irrigated and non-irrigated portions of a common garden. The study has shown an important variability in phenotypic and phenological behaviours of the three populations. According to the mode of treatment (irrigation), Sidi Bouzid population have showed an important variation of the floral sex ratio (MF/FF). On the contrary, the Idelssen population have presented a less important variation. Floral sex ratio variations were generated by an important reduction of the female flowers. Less water availability affects also fruiting by a reduction of the seed weight and the variation of the phenotypic aspect expressed by H max/CS max.*

Key-words

**Atriplex halimus* L., irrigation treatment, flowering, fruiting, phenotypic traits.*

Résumé

*La répartition des différents stades phénologiques, les paramètres liés à la floraison et à la fructification, ainsi que les caractéristiques morphologiques ont été étudiés pour des clones de trois populations naturelles d'*Atriplex halimus*. Les clones des trois populations ont été placés dans des portions irriguées et non irriguées d'une parcelle d'expérimentation commune. L'étude a relevé une variabilité importante dans le comportement phénotypique et phénologique des trois populations. En fonction du mode de traitement (irrigation), la population de Sidi Bouzid a montré une variation importante du rapport floral (FM/FF). Au contraire, la population de Idelssen a présenté une variation moins importante. Cette variation du rapport floral est engendrée par une réduction importante des fleurs femelles. La non disponibilité de l'eau affecte également la fructification par une réduction de la taille des graines et la variation de l'aspect phénotypique exprimée par le rapport H max/CW max.*

Mots-clés

**Atriplex halimus* L., irrigation, floraison, fructification, caractères phénotypiques.*

INTRODUCTION

The fodder plants, which are susceptible to develop spontaneously in conditions of saltiness and edaphical aridity, raised a particular interest during recent years (Choukr-Allah, 1996). Among these plants, the saltbush *Atriplex halimus* had a great importance in Mediterranean regions. The species is a xerohalophyte, native of arid and semi-arid Mediterranean regions. Its palatability and its satisfactory appetability make it a very appreciated fodder to camels, ovines and caprines essentially in drought seasons (Kinet *et al.*, 1998). Its ligneous wood constitutes a very interesting energizing source. Endowed with an important aerial biomass and a complex root system, The species represent an efficient and relatively little expensive tool in the rehabilitation of degraded lands and in fighting against erosion and desertification (Le Houérou, 1992; Wills *et al.*, 1990; Chisci *et al.*, 1991). Considering these qualities, several studies have been achieved on these species essentially with genetic (Haddioui & Baaziz, 2001) as well as ecophysiological aspects (Zid & Boukhris, 1977; Ben Ahmed *et al.*, 1995; Hdadou, 1996). Little information are available on the phenological behaviour and the action of certain environmental factors on the distribution and the installation of the various phenological stages at the species. Phenological data represent a very important topic concerning the programs of the degraded land restoration. It has been shown that the content in nitrogenous matters, which represent one of a major criterion of a fodder value, is variable according to the different phenological stages of the species (Boudet & Rivière, 1968; Frank & Hofman, 1989).

In this perspective, an analysis of the phenological and phenotypic behaviour of the clones of the three natural populations of *Atriplex halimus* subjected to two mode of treatment (irrigated and non irrigated treatment) has been achieved. In this phenological survey, particular attention

has been given to the flowering (male and female flower production) and the fruiting (weight of the produced seeds, infestation and immature seed rates). Other phenotypic parameters have also been studied.

MATERIALS AND METHODS

In an aridity gradient along an axis north-west south-east orientation, we sampled three stations: a littoral semi arid station (Sidi Bouzid station in the region of Safi), a semi continental arid station (Marrakech station) and a continental Saharan station (Idelssen station in the region of Ouarzazate) (fig. 1). The climatic characteristics of the three stations are reported in the table 1. At each station, a natural population of *Atriplex halimus* was sampled. In March 1999 we sampled randomly 10 plants, from each population, from which we took six cuttings per plant. Cuttings were treated with indole-butyric acid (4 g l⁻¹) and placed in a greenhouse at the National Institute of Agronomic Researches of Marrakech for rhizogenesis. The choice of the classic cuttings aims at preserving the genetic identity of every population (Gorenflo, 1994). After two months, the shoots (individuals) have been transplanted into polyethylene bags containing 2 part sands and 1 part peat and placed in a shade house for acclimatization. In September, the young individuals were transplanted into common garden in Marrakech. Half the individuals (cuttings) of each clone were assigned to a non-irrigated portion of the garden while the other half were irrigated. Within a treatment individuals were placed at random. At each portion of the garden, we have 30 individuals (3 cuttings per plant / population). Individuals in the irrigated treatment were irrigated at a rate 5 liters / individuals once per week for the duration of the experiment. In the non-irrigated treatment, individuals were

Stations	Lat. N.	Long. W	Altitude (m)	Mean annual rainfall (mm)	M (°C)	m (°C)	M-m (°C)	HR %		Mean annual evaporation (mm)
								max	min	
Sidi Bouzid (Safi)	32° 18'	9° 15'	15	353	29,7	8,4	21,3	80	70	1800
Marrakech	31° 37'	8° 02'	470	242	38,3	4,5	33,8	73	30	2700
Idelssen (Ouarzazate)	30° 56'	6°54'	1135	115	39,4	1,0	38,4	-	-	-

* Abbreviations: Lat. N: latitude north ; Long. W: longitude west ; M: Average temperature of the warmest month ; m: Average temperature of the coldest month, M - m: Thermic amplitude ; HR: maximal (max) and minimal (min) relative humidity.

Table 1. Climatic characteristics of the surveyed stations.*

watered at the same rate for four months to aid in their establishment, and then not watered at all. In one of these parcels, clones have been irrigated in a continuous way at a rate of once per week (5 liters / individual). Individuals were monitored weekly to determine their phenological stage. The beginning of every phenological stage was noted when more than 70% of individuals presented specific features (floral buds, flowering and fruiting). In September of 2001 and 2002, five inflorescences of each individual were harvested following the four cardinal orientations. For each inflorescence, the length of inflorescence (LI), the number of secondary ramifications in every inflorescence (NR) and the number of male (MF) and female (FF) flowers formed were determined. The maximum height (H max), the maximum (CW max) and minimum (CW min) crown diameter, the circumference (Cir) and the number of inflorescences (IN) for each individual were also measured only during the first year (2001). On November of the years (2001, 2002) fruits were collected from each individuals. For every one, we estimated the percent of fruits infested with insect (IR), the percent of immature seed (IS) and dry weight of 100 seeds chosen randomly (SW).

The data were analysed using SPSS for Windows analysis (SPSS, 1994). The multivariate analysis of variance

was used (ANOVA). The main effects population (3), year (2), treatment (2) and individuals (30) were treated as a fixed factors. $P < 0.05$ was used to define statistical significance. If a significant difference was determined among means, a Student-Neuman-Keuls (SNK) test was used to determine significant difference between pairwise comparison between treatment. The percent data were arcsine transformed before analysis to ensure homogeneity of variance.

RESULTS

Phenological variability

Direct observations showed that individuals of the three populations placed in the same climatic conditions exhibited variable phenology. Floral buds formation, in both irrigated and non-irrigated individuals was earlier for the Idelssen population (mid June), and late for those of Marrakech and Sidi Bouzid populations (end of June). However, the bursting of these floral buds is earlier for individuals of Sidi Bouzid and Marrakech populations. These floral buds generally give rise to male flowers (protandrous species). The female flowers appeared around

F						
Source of variance	df	MF	FF	MF/FF	LI	NR
Population	2	668.70***	254.76***	688.91***	580.32***	176.85***
Year	1	0.235	0.000	1.27	0.000	0.04
Treatment	1	8382.7***	6701.85***	1267.4***	7060.41***	2332.56***
Individual	29	3.005***	3.47***	1.4	5.23***	4.36***
Population by Year	2	0.044	0.001	1.445	0.000	11.96***
Population by treatment.	2	934.51***	690.92***	708.94***	178.07***	50.96***
Population by Individual	1	2.92***	4.19***	6.706***	5.19***	3.187***
Year by treatment	58	0.555	0.001	1.665	0.000	0.502
Year by individual	29	0.612	0.000	0.513	0.000	0.802
Treatment by Individual .	29	3.103***	3.068***	1.999**	5.93***	5.53***
Population by Year by treatment	2	0.434	0.000	7.105***	0.000	0.933
Population by year by individual	58	0.546	0.001	0.606	0.000	0.830
Population by treatment by individual	58	3.268***	4.803***	6.968***	4.979***	2.743***
Year by treatment by individual	29	0.583	0.000	0.599	0.000	0.935
Population by year by treatment by individual.	58	0.636	0.001	0.712	0.000	0.843

** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$).

Table 2. Analyse of variance of flowering parameters (number of male (MF) and female flowers (FF), floral sex ratio (MF/FF), length of inflorescence (LI) and number of secondary ramification per inflorescence (NR)).

Treatment			
Parameters measured	Population	Irrigated treatment	Non irrigated treatment
MF	Sidi Bouzid (Safi)	1766.25 ± 588.65a	641.25 ± 381.82c
	Marrakech	1479.45 ± 887.28b	419.87 ± 311.63d
	Idelssen (Ouarzazate)	970.77 ± 467.74d	682.6 ± 391.79d
FF	Sidi Bouzid (Safi)	1188.87 ± 535.44a	190.32 ± 133.57d
	Marrakech	820.03 ± 444.94b	245.7 ± 159.96d
	Idelssen (Ouarzazate)	788.52 ± 381.22b	497.72 ± 269.1c
MF/FF	Sidi Bouzid (Safi)	1.57 ± 0.33b	3.769 ± 1.29a
	Marrakech	1.769 ± 0.21b	1.68 ± 0.249b
	Idelssen (Ouarzazate)	1.24 ± 0.259c	1.41 ± 0.39bc
LI	Sidi Bouzid (Safi)	39.32 ± 10.34a	18.11 ± 8.17c
	Marrakech	27.74 ± 7.136b	16.74 ± 6.02c
	Idelssen (Ouarzazate)	27.4 ± 7.17b	12.7 ± 4.68d
NR	Sidi Bouzid (Safi)	13.35 ± 4.62a	8.1 ± 4.2c
	Marrakech	12.74 ± 5.638a	5.525 ± 3.707d
	Idelssen (Ouarzazate)	10.6 ± 4.76b	6.86 ± 3.899cd

Table 3. Mean values and standard error of the numbers of male (MF) and female (FF) flowers, floral sex ratio (MF/FF), length of inflorescence (LI) and number of secondary ramification per inflorescence (NR) of three surveyed populations.

the middle August for the individuals of Sidi Bouzid and Marrakech populations and at the end of August for those of the Idelssen population. For the latter, we have observed a shorter flowering period and a more precocious fruiting.

male flowers (table 3). The individuals of the Idelssen population (Ouarzazate) has presented the weakest values, whereas those of Marrakech population have shown intermediate values. For the Sidi Bouzid and Marrakech populations in non-irrigated conditions, significant reduction ($P < 0.05$) of number of male flowers were observed (table 3).

REPRODUCTIVE PARAMETERS

Highly significant difference were observed ($P < 0.001$) for the five reproductive parameters (MF, FF, MF/FF, LI and NR (table 2). This variability is mainly due to the population (origin of the material plant), the mode of treatment (irrigated or not) and to the interactive effect of the population by treatment, population by individual and Treatment by individual. Except for the floral sex ratio (MF/FF), the individual factor generate a significant variation for other reproductive parameters, whereas, the year factor did not generate any significant variability (table 2).

Male Flowers

For the irrigated individuals, those of the Sidi Bouzid population has presented, the most elevated number of

Female Flowers

In irrigated treatment, Sidi Bouzid poputalion has presented the significantly high number of female flowers. In non-irrigated treatment, a significantly reduction of number of female flowers was observed for the three populations. Sidi Bouzid and Marrakech populations showed the highest decrease in this number with about 84% and 70% respectively, while Idelssen populations showed 37% of reduction. This has affected the floral sex ratio (MF/FF), which reached 3.769, 1.41 and 1.68, for Sidi Bouzid, Idelssen and Marrakech populations, respectively (table 3).

Inflorescence length

In irrigated treatment, the Sidi Bouzid population produced much longer inflorescences than the other

two population. Marrakech and Idelssen populations did not differ significantly ($P < 0.05$) in their inflorescence length. In non-irrigated treatment, the length of inflorescence was decreased significantly for the three populations (table 3).

Number of inflorescence ramifications

Inflorescence ramification number differ significantly between the treatment. In irrigated treatment, the three population presented a hight number of inflorescence ramifications than in non-irrigated treatment. Sidi Bouzid and Marrakech populations presented the highest values (table 3).

FRUITING

The statistical data showed that the population (origin of the plant material) and the interaction of population by treatment generates a highly significant variability ($P < 0.001$) for the rate of immature seeds and the rate of infestation (table 4). Treatment generates a highly significant effect of Individuals for the mass of 100 mature seeds. Marrakech and Sidi Bouzid populations have presented the most important rates of immature seeds (table 5) in irrigated treatment. In non-irrigated treatment, the immature seeds decreased significantly in Marrakech population, while they increased significantly in Idelssen population. For the rates of infestation, the

Source of variance	df	F		
		IR	IS	SW
Population	2	68.289***	295.648***	2.85
Year	1	0.68	0.572	0.759
Treatment	1	4.02*	0.392	22.27***
Population by year	2	1.125	0.09	0.367
Population by Treatment	2	36.03***	83.60***	2.309
Year by treatment	1	4.66*	0.017	0.572
Population by year by Treatment	2	0.18	0.23	0.736

* ($P < 0.05$); ** ($P < 0.01$); *** ($P < 0.001$)

Table 4. Analyse of variance (ANOVA) of parameters: infestation (IR), immature seeds (IS) and dry weight of 100 seeds (SW) of individuals of the three surveyed populations.

Table 5. Mean values and standard error of parameters : infestation rate (IR), immature seeds rate (IS) and dry weight of 100 seeds (SW) of three surveyed populations. Means followed by the same letter are not different significantly at the 0.05 level.

		Treatment	
		Irrigation	Non irrigated
IR (%)	Sidi Bouzid (Safi)	3.099 ± 2.16b	1.42 ± 0.81b
	Marrakech	4.64 ± 2.059ab	6.71 ± 4.5a
	Idelssen (Ouarzazate)	2.017 ± 1.49b	3.58 ± 1.91b
IS (%)	Sidi Bouzid (Safi)	42.67 ± 12.63a	40.28 ± 12.87a
	Marrakech	38.98 ± 15.42a	23.34 ± 5.84b
	Idelssen (Ouarzazate)	4.14 ± 1.72c	21.7 ± 16.48b
SW (g)	Sidi Bouzid (Safi)	0.092 ± 0.004a	0.069 ± 0.011b
	Marrakech	0.086 ± 0.018ab	0.066 ± 0.0044b
	Idelssen (Ouarzazate)	0.097 ± 0.007a	0.069 ± 0.01b

Source of variance	df	F					
		H max	CW max	CW min	H max/ CW max	Cir	IN
Population	2	14.19***	2.13	7.67**	32.18***	2.07	69.23***
Treatment	1	11.33**	39.67***	35.67***	105.79***	38.06***	42.87***
Population by treatment	2	14.2***	13.71***	7.25**	12.80***	5.09**	7.61**

** (P<0.01); *** (P<0.001).

Table 6. Analyse of variance (ANOVA) for phenotypic parameters (maximal height (H max), the height per unit crown diameters (Hmax / CWmax), the maximum crown diameters (CWmax), the minimum crown diameters (CWmin), circumference (Cir) and number of inflorescences (IN)).

highest values were observed in the Marrakech population for both treatment. In non-irrigated treatment, the mass of 100 seeds decreases for the three populations. This reduction is highly significance for the Idelssen population whereas it is not significant for the two others populations (table 5).

PHENOTYPIC VARIABILITY

For the vegetative parameters, only the measurements taken in first year (2001) were retained in the variance analysis. The three populations had a significant phenotypical variability in relation to the mode of treatment. The population (origin of plant material) highlighted significant effects for H max, CW min, H max/CW max and IN (table 6). The mode of treatment and the interaction of population by treatment generates highly significant variability for all vegetative parameters (H max, CW max, CW min, H max/CW max, Cir and IN) (Table 6).

Height

The Sidi Bouzid population has presented variable behaviour according to the mode of treatment. Indeed, in irrigated treatment the height was decreased significantly, whereas the Idelssen and Marrakech populations did not respond to the mode of treatment (table 7).

Crown diameter

In irrigated treatment, the Marrakech and Idelssen populations presented the largest crown diameter (CW max et CW min). These two population presented a significant reduction in their crown diameter in non-irrigated treatment with a remarkable reduction for the Marrakech

population. This reduction affects the ratio H max/C max which increases significantly in non-irrigated treatment (table 7).

Circumference

Marrakech and Idelssen populations presented the highest values of circumference in irrigated treatment. For these two populations, the circumference decreased significantly in non-irrigated treatment whereas, the Sidi Bouzid population was less response to the mode of treatment (irrigation).

Inflorescence number

The Sidi Bouzid population produced the most inflorescence, but did not increase that number when irrigated, whereas with irrigation the other two populations increased their number of inflorescences.

DISCUSSION

The three populations of *Atriplex halimus* grown in a common garden and in the same climatic conditions exhibited different behaviours. The effects of population and population by treatment are important in this variability. The simplest interpretation is that these population have diverged genetically and represent three different ecotypes. Ferchichi *et al.* (1997) and Chalbi *et al.* (1997) reached a similar conclusion for the natural populations of *Atriplex halimus* in Tunisia. According to some morphological data, the similar observation has been raised by Sanderson *et al.* (1990) in the United States for the species *Atriplex confertifolia*. For the reproductive traits, the three populations respond differently to the availability

Table 7. Mean values and standard error of phenotypic parameters (maximal height (H_{max}), the height per unit crown diameters (H_{max} / CW_{max}), the maximum width crown diameters (CW_{max}), the minimum crown diameters (CW_{min}), circumference (Cir) and number of inflorescences (IN)). Means followed by the same letter are not different significantly at the 0.05 level.

		Treatment	
Growth parameters	Populations	Irrigated	Non-irrigated
H_{max} (cm)	Sidi Bouzid (Safi)	$90.4 \pm 3.21bc$	$104.93 \pm 16.07a$
	Marrakech	$92.56 \pm 2.28b$	$97.03 \pm 3.02b$
	Idelssen (Ouarzazate)	$87.72 \pm 2.4bc$	$82.13 \pm 2.22c$
CW_{max} (cm)	Sidi Bouzid (Safi)	$163.56 \pm 3.06b$	$162.93 \pm 2.72b$
	Marrakech	$181.23 \pm 4.5a$	$144.25 \pm 4.52c$
	Idelssen (Ouarzazate)	$180.79 \pm 3.6a$	$159.96 \pm 5.56b$
CW_{min}	Sidi Bouzid (Safi)	$134 \pm 3.2b$	$132.66 \pm 2.7b$
	Marrakech	$153.23 \pm 3.89a$	$128.80 \pm 4.68b$
	Idelssen (Ouarzazate)	$154.13 \pm 2.56a$	$130.3 \pm 4.17b$
H_{max}/CW_{max}	Sidi Bouzid (Safi)	$0.55 \pm 0.016b$	$0.64 \pm 0.013a$
	Marrakech	$0.51 \pm 0.016bc$	$0.68 \pm 0.022a$
	Idelssen (Ouarzazate)	$0.48 \pm 0.011c$	$0.52 \pm 0.012bc$
Cir (cm)	Sidi Bouzid (Safi)	$459.46 \pm 17.74b$	$435 \pm 14.52b$
	Marrakech	$509.63 \pm 13.83a$	$411.22 \pm 15b$
	Idelssen (Ouarzazate)	$521.86 \pm 9.31a$	$430.16 \pm 16.79b$
IN	Sidi Bouzid (Safi)	$112.43 \pm 9.81a$	$104.9 \pm 8.06a$
	Marrakech	$70.1 \pm 6.26b$	$25.22 \pm 2.87c$
	Idelssen (Ouarzazate)	$70.31 \pm 4.02b$	$28.46 \pm 3.5c$

of water. Irrigation improves in a highly significant way the production of the number of male and female flowers, the elongation of inflorescences and more ramifications of an inflorescence. For the three studied populations, the coastal Sidi Bouzid population showed more susceptibility to water irrigation than the Idelssen Saharan population. At the Sidi Bouzid population, in the non-irrigated treatment, it is the formation of female flower which is most affected as showed by much elevated floral sex ratio (FM/FF). The variation of the floral sex ratio in relation to water availability occurs in several species (Minina, 1952; Hartmann & Panetsos, 1961; Freeman *et al.*, 1981). The variation of the floral sex ratio in response to water availability is believed to be related to alteration of the endogenous phytohormonal levels (Heslop-Harrison, 1972; Pharis *et al.*, 1975; Chailakhyan, 1979; Freeman *et al.*, 1980; Barker *et al.*, 1982; Freeman & Vital, 1985) and the reduction of the available resources (Freeman & Harper, 1980; Delph, 1990; Pendleton *et al.*, 1992; Pendleton *et al.*, 2000), leading to a more male-biased floral sex ratio under adverse conditions and a more female-biased floral sex ratio under optimal conditions. In perennial species, the

reduction in the female sexual function in resource-limited environments may be because of competition between vegetative and reproductive growth. This last hypothesis seems to be adapted to our study and may give an explanation to the reduction of male and female flowers number and the variation of the floral sex ratio (FM/FF) observed. Flowering at *Atriplex halimus* occurs essentially during the summery period (June, July and August) that coincides with the dry seasons in the Mediterranean regions. In these conditions, the competition between reproduction and vegetative growth may be very important which will probably affect the vegetative growth and the production of flowers (males and female). Indeed, in the non-irrigated treatment, the three studied populations showed a reduction of the circumference and the crown diameters in parallel to significant reduction of the numbers of male and female flowers. However, the reduction of the phenotypic features is more marked for the populations of the arid regions (Marrakech and Idelssen) than those of the less arid regions (Sidi Bouzid), reciprocally for the reproductive traits. This makes sense when looking at life history theory. The populations of the more arid zones

have a greater flexibility for the phenotypic feature than for the reproductive activity what probably ensures to species its preservation and its existence under harsh conditions. The important reduction of the number of female flowers compared to the male ones observed for the non-irrigated treatment may be due to the protandry of the species. While male flower formation occurs in June and July, female flowers formation essentially occurs during the month of August just prior to the onset of the rainy season. Given limited water availability during female flowers production, it is significant that the proportion of female flowers was lower in the non-irrigated treatment. The response of the three studied populations to this water availability is variable. The population from the mesic site (Sidi Bouzid) responded most to irrigation by producing more female flowers while the population from the Saharan site responded the least. Thus, larger variation of the floral sex ratio in Sidi Bouzid population comparatively to the Idelssen and Marrakech populations. In the light of these data, it appears that the variation of the floral sex ratio within the studied populations is largely dependant of the population and consequently is of a genetic origin. Nevertheless, it remains influenced by the environmental conditions. This hypothesis is in agree with what is reported for other plant species (Freeman *et al.*, 1981; McArthur & Freeman, 1982; McArthur *et al.*, 1992).

Irrigation also affects the weight of the seeds. In fact, non-irrigated individuals (of all three populations) produced seeds of lesser weights than they did in the irrigated treatment. Ferchichi (2002) observed similar findings for *A. halimus* in Tunisia, and the phenomenon is known for other *Atriplex* (Ungar, 1987; Mandak, 1999). In our survey, the variation of the seed weight that is expressed by a variation of the size appears to be epigenetic and linked to environmental conditions. This is in agreement with observations made by other authors for other plant species (Pitelka *et al.*, 1983; Hendrix, 1984; Mandak, 1999). In contrast, the rate of insect infestation and the production of immature seeds depend more on the population with the lowest rate of immature seeds recorded for the Saharan Idelssen population. That appears like a selective adaptation of the Saharan ecotype to the harsh conditions. Indeed, the ecotype face to resources limited in its natural environment produces less female flowers. This situation would be compensated by a relatively low rate of infestation what enables him to ensure a greater production of mature seeds. The susceptibility of plants to predation is well known to have a strong genetic component (Cobb *et al.*, 2002) and thus we are not surprised to

find that the rate of insect infestation had a large genetic component in this study.

On the phenotypic traits, the irrigation treatment stimulates the vegetative development with a tendency to develop the width of the crown, marked by low values of H max/CW max. Inversely, in non-irrigated treatment, the growth in height was more important than in width. The same observation has been made by Pendleton *et al.* (1992) for the hermaphroditic individuals of the species *Atriplex canescens* in the United States. In our case, this phenotypic parameter seems to depend solely on the mode of treatment (irrigation) and represent therefore a reaction of the species to an edaphical aridity. In agreement with what was shown for the species *Calendula micrantha* (Gardocki *et al.*, 2000), the irrigation increase significantly the number of inflorescence. However, only the population of the arid regions (Marrakech and Idelssen) respond significantly to this irrigation.

This work support the idea of the existence of a very important polymorphism within the natural population of *Atriplex halimus* in Morocco. This polymorphism would be generated in part by the genetic diversity resulting from an ecotypic differentiation of the species. In addition, there is a great evidence that environmental factors cause changes in phenological and phenotypic characteristics in this species. The widening of the survey on several natural populations of *A. halimus*, *in situ* as well as in a common garden, for more years, can bring other arguments that can sustain some hypotheses advanced in these preliminary study.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was financially supported by the European Community within the framework of INCO project (Program ERB IC18 CT98 0390).

References

- BARKER P.A., FREEMAN D.C. & HARPER K.T., 1982. Variation in the breeding system of *Acer grandidentatum*. *For. Sci.*, 28: 563-572.
- BEN AHMED H., ZID E., EL GAZZAH M. & GRIGNON C., 1995. Croissance et accumulation ionique chez *Atriplex halimus* L. *Cahiers Agricul.*, 5: 367-372.
- BOUDET G. & RIVIÈRE R., 1968. Emploi pratique des analyses fourragères pour l'appréciation des pâturages tropicaux. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, 21: 227-266.

- CHAILAKHYAN M.K.H., 1979. Genetic and hormonal regulation of growth, flowering and sex expression in plant. *Am. J. Bot.*, 66: 717-736.
- CHALBI N., BEZZAOUIA M.A. & EL GAZZAH M., 1997. Résultats préliminaires sur le polymorphisme morphogénétique et la répartition des populations naturelles de l'espèce *Atriplex halimus* en Tunisie. In: *Etude de la diversité biologique de l'Atriplex halimus pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones*. Projet STD.3 N° TS 3 CT 940264. Rapport annuel, Paris, 12 p.
- CHOUKR-ALLAH R., 1996. The potential of halophytes in the development and rehabilitation of arid and semi-arid zones. In: Choukrallah R., Malcolm CV., Hamdy A. (eds), *Halophytes and biosaline agriculture*, New York : 3-13.
- CHISCI G., STRINGI L., MARTINEZ V., AMATO G. & GRISTINA L., 1991. Ruolo degli arbusti foraggeri nell'ambiente semi-arido Siciliano : 2. Funzione protettiva contro l'erosione idrometeorica. *Riv. Agro.*, 25: 332-340.
- COBB N.S., TROTTER R.T. & WHITHAM T.G., 2002. Long-term sexual allocation herbivore resistant and susceptible Pinyon Pine (*Pinus edulis*). *Oecologia*, 130: 78-87.
- DELPH L.F., 1990. Sex differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 71: 1342-1351.
- FERCHICHI O.H., HARZALLAH H., BOUZID S. & REJEB N., 1997. Contribution à l'étude de la biologie florale chez *Atriplex halimus*: influence des facteurs environnementaux sur la phénologie de la floraison. In: *Etude de la diversité biologique de l'Atriplex halimus pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones*. Projet STD 3 N° TS 3 CT 940264. Rapport annuel, Paris, 6 p.
- FERCHICHI O.H., 2002. Effet de l'environnement sur la taille des plantes chez *Atriplex halimus* L. In: El Hadrami I. (eds). *Biotechnologies végétales : valorisations pour une agriculture durable*. VIIIème Journées Scientifiques du Réseau « Biotechnologie, amélioration des plantes et sécurité alimentaire » 7-9 Octobre Marrakech, Maroc : 449-451.
- FRANK A.B. & HOFMAN L. 1989. Relationship among grazing management, growing degree-days and morphological development for native grasses on the northern Great plains. *J. Range Manage.*, 42 : 199-202.
- FREEMAN D.C. & HARPER K.T., 1980. A relationship between competition and sex ratio of Shadscale. *J. Range Manage.*, 33: 236-237.
- FREEMAN D.C., HARPER K.T. & CHARNOV E.L., 1980. Sex change in plants: Old and new observations and new hypotheses. *Oecologia*, 47: 222-232.
- FREEMAN D.C., McARTHUR E.D., HARPER K.T. & BLAUER A.C., 1981. Influence of the environment on the floral sex ratio of monoecious plants. *Evolution*, 35: 194-197.
- FREEMAN D.C., & VITALE J.J., 1985. The influence of environment on the sex ratio and fitness of spinach. *Bot. Gaz.*, 146: 137-142.
- GARDOCKI M.E., HEATHER Z., EL KELAWY A. & FREEMAN D.C., 2000. Heterocarpy in *Calendula micrantha* (Asteraceae): The effects of competition and availability of water on the performance of offspring from different fruit morphs. *Evol. Ecol. Res.*, 2: 701-718.
- GORENFLOT R., 1994. *Biologie végétale. Plantes supérieures, 1. appareil végétatif*. Masson, Paris, 248 p.
- HADDIOUI A. & BAAZIZ M., 2001. Genetic diversity of natural populations of *Atriplex halimus* L. in Morocco: An isoenzyme-based overview. *Euphytica*, 121: 99-106.
- HDADOU H., 1996. *Contribution à l'étude des proxydases de l'Atriplex en relation avec la tolérance de la plante à la salinité*. Thèse de 3^e cycle, Univ. Cadi Ayyad, Marrakech.
- HARTMANN H.T. & PANETSOS C., 1961. Effect of soil moisture deficiency during floral development on fruitfulness in the olive. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.*, 78: 209-217.
- HENDRIX S.D., 1984. Variation in seed weight and its effects on germination in *Pastinaca sativa* L. (Umbelliferae). *Am. J. Bot.*, 71: 759-802.
- HELSOP-HARRISON J., 1972. Sexuality of angiosperms. In : Steward F.C. (ed), *Plant physiology. Vol. 6C. Physiology and development from seeds to sexuality*. Academic Press, New York : 133-289.
- KINET J.M., BENREBIHA F., BOUZID S., LAILHACAR S. & DUTUIT, P., 1998. Biodiversity study on *Atriplex halimus* for in vitro and in vivo detection of plants resistant to harsh environmental conditions and for potential micropropagation. *Cahiers Agricul.*, 7: 505-509.
- LAPEYRONIE A., 1982. *Les productions fourragères méditerranéennes. Techniques agricoles et productions méditerranéennes ; généralités caractères botaniques et biologiques*. Maisonneuve & Larose, Paris. 397 p.
- LE HOUÉROU H.N., 1992. The role of saltbushes (*Atriplex spp.*) in arid grazing land rehabilitation in the Mediterranean Basin : A review. *Agrofor. Systems*, 18: 107-148.
- MANDAK B. & PYSEK P., 1999. Effects of plant density and nutrient levels on fruit polymorphism in *Atriplex sagittata*. *Oecologia*, 119: 63-72.
- MININA E.G., 1952. *Sex shifts in plants induced by environment factors*. Moscow Acad. Sci. USSR Publishing House, Moscow.
- MCARTHUR E.D., 1977. Environmentally induced change in sex expression in *Atriplex canescens*. *Heredity*, 38: 97-105.
- MCARTHUR E.D. & FREEMAN D.C., 1982. Sex expression in *Atriplex canescens*: genetics and environment. *Bot. Gaz.*, 143: 476-482.
- MCARTHUR E.D., FREEMAN D.C. & LUCKINBILL L.S., 1992. Are trioeicy and sexual lability in *Atriplex canescens* genetically based? Evidence from clonal studies. *Evolution*, 46: 1708-1721.
- PENDLETON B.K., FREEMAN D.C., MCARTHUR E.D. & PENDLETON R.L., 1992. Life history features of three sexual morphs of *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) clones grown in common garden. *Am. J. Bot.*, 79: 376-382.

- PENDLETON R.L., FREEMAN D.C., McARTHUR E.D. & SANDERSON S.C., 2000. Gender specialization in hetero-dichogamous *Graya brandegi*. *Am. J. Bot.*, 87: 508-516.
- PHARIS R.P., WAMPLE R.L. & KAMIENSKA A., 1975. Growth, development and sexual differentiation in *Pinus* with emphasis on the role of the plant hormone, gibberellin. In: Baumgartner D.M. (ed.), *State University Cooperation Extension Service*, Pullman : 106- 134
- PITELKA J.F., THAYER M.E. & HANSEN S.B., 1983. Variation in achene weight in *Aster acuminatus*. *Can. J. Bot.*, 61: 1415-1420.
- SANDERSON S.C., STUTZ H.C. & McARTHUR E.D., 1990. Geographic differentiation in *Atriplex confertifolia*. *Am. J. Bot.*, 77: 490-498.
- SPSS, 1984. *SPSS: SPSS 6.1 for windows Update*. SPSS Inc., Chigago, IL.
- UNGAR I.A., 1987. Population ecology of halophytes seeds. *Bot. Rev.*, 53: 301-334.
- WILLS B.J., BEGG J.S.C. & BROSNAN M., 1990. Forage shrubs for the south Island dry hill country : 1. *Atriplex halimus* L. (Mediterranean Saltbush). *Proceed. New Zealand Grassland Assoc.*, 52: 161-165.
- ZID E. & BOUKHRIS M., 1977. Quelques aspects de la tolérance de l'*Atriplex halimus* L. au chlorure de sodium : multiplication, croissance, composition minérale. *Oecol. Plant.*, 12: 351-362.

Variabilité morphologique et allozymique de trois populations naturelles d'*Atriplex halimus L.*

Morphology and allozyme variability of three natural populations of Atriplex halimus L.

Abdelaziz Abbad, Mohamed Cherkaoui & Abderrazzak Benchaabane

Université Cadi Ayyad Marrakech, Faculté des sciences Semlalia, Département de biologie BP 2390, Maroc

Auteur correspondant : Abbad Abdelaziz. Tél. : +212 4443 4649 (poste 535) ; fax : +212 4443 7412 ; e-mail: abbad@ucam.ac.ma

189

Résumé

Trois populations naturelles d'*Atriplex halimus L.*, situées dans trois contextes climatiques différents, ont été analysées à l'aide des caractéristiques foliaires (surface foliaire, rapport foliaire, largeur moyenne des feuilles et rapport feuilles sur rameaux) et des marqueurs iso-enzymatiques. L'étude a montré l'existence d'une variabilité morphologique hautement significative qui est d'autant plus importante que les populations sont éloignées géographiquement et situées sous des climats différents. Le caractère graduel de cette variabilité morphologique le long d'un gradient climatique, indique qu'il s'agit d'une différenciation clinale. D'autres part, des clones obtenus à partir de boutures semi-ligneuses prélevées au niveau de chaque population et placés dans une parcelle commune ont maintenu les mêmes caractéristiques foliaires que les populations sources supposant l'existence d'une base génétique à cette variabilité. L'étude de quatre systèmes iso-enzymatiques confirme l'existence de cette variabilité. Ainsi, le pourcentage de locus polymorphes (P), le taux d'hétérozygotie théorique (He) et le nombre moyen d'allèles par locus (A) ont été estimés respectivement à 85.71 %, 0.360 et 2.14. L'indice de différenciation génétique de Nei (Gst) moyen est de 0.11 et l'indice de fixation Gis moyen est de -0.271. La migration associée à la sélection des populations pour leur adaptation aux conditions locales et/ou un goulot d'étranglement récent peuvent provoquer l'excès d'hétérozygotie obtenu et aussi contribuer à la mise en place de la variation écoclinale observée.

Mots-clés

Atriplex halimus, allozymes, variabilité morphologique, variation clinale

Abstract

Three natural populations of *Atriplex halimus L.*, located in three different climatic contexts, were studied using leaf characteristics (leaf area, leaf length to maximum width ratio, average width of the leaves and leaves to branches ratio) and iso-enzymatic markers. The study showed the existence of a highly significant morphological variability. This variability is more significant as the populations are geographically distant and located in different climates. The gradual character of this morphological variability along a climatic gradient, indicates that it is about a clinal differentiation. Clones obtained from semi-woody cuttings taken on the level of each population and placed in a common parcel have maintained the same leaf characteristics as the population sources, suggesting the genetic origin of this variability. The study of four iso-enzymatic systems confirms the existence of this variability. Thus, the percentage of polymorphic loci (P), the expected heterozygosity (He) and the mean number of alleles per locus (A) are of 85.71 %, 0.360 and 2.14, respectively. The Nei genetic differentiation index (Gst) obtained is of 0.11 and the fixation index Gis is of -0.271. The migration associated with a selection for their adaptation to the local conditions and/or the recent population bottlenecks can contribute to heterozygosity excess and to the installation of this ecoclinal variation observed.

Key-words

Atriplex halimus, allozymes, morphological variability, clinal variation

Abridged version

Atriplex halimus L. (*Chenopodiaceae*) is a xero-halophyte, spontaneous, perennial species of the arid and semi-arid Mediterranean regions. Owing to its ecological (reducing erosion), energetic (firewood) and fodder qualities, *A. halimus* is a choice shrub material for the rehabilitation of the degraded lands in arid and semi-arid areas. The species is characterized by an important polymorphism. Few studies have been conducted until now on the evaluation of this polymorphism, which is necessary for its good management and valorisation. In that way, an analysis was carried out on the morphological and allozyme variability of three natural populations of *A. halimus* located in three different climatic contexts: semi arid bioclimate (Sidi Bouzid in the Safi region), arid bioclimate (Marrakech region) and Saharan bioclimate (Idelssen in the Ouarzazate region; table 1). In each population, individuals were sampled randomly with 28, 16, 16 individuals for the population of Sidi Bouzid, Idenssen and Marrakech, respectively. The leaf area (SF), the leaf length to maximum width ratio (RF), the average width of the leaf (lm) and the leaves to branches ratio (F/R) were determined. The same data were analysed on clones having three years old resulting from semi woody cuttings taken from the three natural populations and placed in a common garden in Marrakech. The genetic varia-

bility was evaluated by an isoenzymatic analysis with four systems on 36 seedlings for each population.

The study showed a highly significant morphological variability between individuals of the three studied populations (table 2). This variability is more significant as the populations are distant geographically and located in different climates. The Sidi Bouzid-population individuals showed the highest leaf area and leaf length to maximum width ratio (table 3). Their leaves were longer and less broad giving a typically lanceolate form. The leaves to branches ratio was also higher (table 4). For the population of Idenssen station, the individuals have presented the smallest leaf area and leaf length to maximum width ratio : the leaves are broader and less long giving a generally ovate to obovate form and the leaves to branches ratio is very low. The Marrakech population individuals showed intermediate values for all the studied parameters. The gradual character of this morphological variability along this climatic gradient, have indicates a clinal differentiation than ecotypic. The clones of each population placed in a common garden have maintained the same leaf characteristics as the population sources, suggesting a genetic fond of this variability. The study of the isoenzymatic markers have confirmed this variability ($P = 85.71\%$; $H_e = 0.360$; $A = 2.14$ and $Gst' = 0.11$).

	Lat. N.	Long. W	Altitude (m)	P (mm)	M (°C)	m (°C)	M-m (°C)	HR %		Evaporation moyenne annuelle
								max	min	
Sidi Bouzid (Safi)	32° 18'	9° 15'	15	353	29,7	8,4	21,3	80	70	1800
Marrakech	31° 37'	8° 02'	470	242	38,3	4,5	33,8	73	30	2700
Idelssen (Ouarzazate)	30° 56'	6° 54'	1135	115	39,4	1,0	38,4	ND	ND	ND

Lat. N : Latitude Nord ; Long W : Longitude Ouest ; P : Précipitations moyennes annuelles ; M : Moyenne des maxima du mois le plus chaud ; m : Moyenne des minima du mois le plus froid ; M - m : Amplitude thermique extrême moyen ; HR : Humidité maximale (max) et minimale (min) relative ; ND : Non déterminé.

Lat. N : North latitude ; Long. W : West longitude ; P: Mean annual rainfall ; M : Average temperature of the warmest month ; m : Average temperature of the coldest month ; M - m: Thermic amplitude ; HR: maximal (max) and minimal (min) relative humidity ; ND: Not determined.

Tableau 1. Caractéristiques climatiques des stations des trois populations étudiées.
Table 1. Climatic characteristics of the stations of the three surveyed populations.

INTRODUCTION

Atriplex halimus (Chenopodiaceae) est une xérophylle pérenne, indigène dans les régions méditerranéennes arides et semi-arides. En condition naturelle, l'espèce se développe sous une tranche pluviométrique allant de 100 mm à 600 mm de précipitations annuelles moyennes, et une gamme thermique allant de 0 °C à 10 °C de moyenne des minima du mois le plus froid de l'année (m) (Le Houérou, 2000). Sur le plan édaphique, l'*A. halimus* s'accorde surtout de sols à texture limoneuse et il est généralement absent des sols lourds ou sableux. Du fait de sa palatabilité et son appétibilité très satisfaisantes, l'espèce constitue un fourrage très apprécié par les camélidés, les ovins et les caprins, particulièrement en période de sécheresse et de soudure (Kinet *et al.*, 1998). Riche en protéines brutes, elle constitue une source importante pour le cheptel en matière azotée (Choukr-Allah, 1991 ; El Shatnawi & Mohawesh, 2000). Dotée d'une biomasse aérienne et racinaire assez importante, l'espèce a été préconisée comme un outil efficace et relativement peu coûteux dans la lutte contre l'érosion et la désertification et dans la réhabilitation des terres dégradées (Le Houerou, 1992 ; Wills *et al.*, 1990 ; Chisci *et al.*, 1991). Pour ces raisons, l'*Atriplex halimus* a été utilisé dans plusieurs programmes d'aménagement et de restauration des parcours dégradés où le niveau de salinité excessive et l'aridité édaphique sont les principaux facteurs limitant la croissance de plantes et où il y a également un besoin de fournir à l'animal du fourrage, pendant la période de sécheresse (Le Houérou, 1992 ; Bajji *et al.*, 2002). En effet, l'espèce a été plantée sur plusieurs milliers d'hectares dans de nombreuses régions méditerranéennes telles que la Syrie, l'Egypte, l'Arabie Saoudite, la Libye et la Tunisie (Le Houérou, 2000). Afin de préserver ses ressources génétiques et de valoriser les programmes de restauration des populations, la description de la variabilité génétique adaptative et neutre de l'espèce ainsi que la mise en place de marqueurs permettant de la discriminer sont actuellement une priorité.

A. halimus a été souvent cité comme une espèce très polymorphe (Ferchichi *et al.*, 1997 ; Chalbi *et al.*, 1997 ; Kinet *et al.*, 1998 ; Le Houérou, 2000), probablement en raison de sa grande amplitude écologique et de sa reproduction allogame dominante (Haddioui & Baaziz, 2001). Cependant, peu d'études ont porté jusqu'à présent sur l'évaluation de son polymorphisme. Les seules données disponibles ont concerné la variabilité iso-enzymatique de 9 populations naturelles situées dans deux contextes climatiques différents : aride et semi-aride (Haddioui

& Baaziz, 2001). Cette étude a révélé l'existence d'une importante diversité génétique chez l'espèce et une structuration génétique en relation avec les distances géographiques. Cette structuration paraît aussi être corrélée avec les conditions climatiques des stations : les groupes de populations qui présentent une identité génétique importante sont généralement celles dont les stations présentent des conditions climatiques très proches. Cela suppose que cette variabilité génétique est en relation avec la diversité des habitats qui caractérise l'aire de répartition très large de l'espèce.

Pour apporter une meilleure compréhension de cette variabilité, nous avons étudié sur la base de caractères morphologiques et iso-enzymatiques, trois populations naturelles d'*Atriplex halimus* situées dans trois contextes climatiques différents ; semi-aride, aride et saharien (Sidi Bouzid dans la région de Safi, Oudaya dans la région de Marrakech et Idelssen dans la région de Ouarzazate). L'étude morphologique a porté essentiellement sur les caractéristiques foliaires et sur l'importance de leur développement compte tenu de leur contribution à l'expression phénotypique et à la valeur fourragère de l'individu (Lapeyronie, 1982 ; Gorenflo, 1994).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les populations d'*A. halimus* étudiées ont été choisies dans trois stations différentes selon un gradient d'aridité croissant et orienté nord-ouest/sud-est. Il s'agit de la station de Sidi Bouzid située dans la région de Safi à climat semi-aride, de la station de l'Oudaya dans la région de Marrakech à climat aride et de la station de Idelssen dans la région de Ouarzazate à climat saharien. Le tableau 1 donne les caractéristiques climatiques de ces stations.

Dans le but d'évaluer la variabilité morphologique de ces populations, nous avons pris au hasard 28 individus dans la station Sidi Bouzid (Safi), 16 individus dans la station de l'Oudaya (Marrakech) et 16 individus dans la station de Idelssen (Ouarzazate). Sur chaque pied, 20 rameaux feuillés (des deux dernières années) d'orientations différentes ont été prélevés. Ces rameaux ont été enroulés dans des bandes en jutes imbibées d'eau et placés dans des glaciaires afin de maintenir l'état hydraté des feuilles et des rameaux. Au laboratoire, la surface foliaire (SF), le rapport de la longueur de la feuille sur sa largeur maximale (RF) et la largeur moyenne des feuilles (lm) ont été déterminés. Ces données ont été obtenues

à l'aide d'un planimètre (Portable Area Meter, LI-COR Inc., USA). Le rapport du poids sec moyen des feuilles sur le poids sec moyen des rameaux correspondants (F/R) a été également déterminé pour chaque individu. Ces paramètres ont été extraits des études morphométriques réalisées sur des espèces du genre *Atriplex* (Sanderson *et al.*, 1990 ; Pendleton *et al.*, 1992 ; Stringi *et al.*, 1994 ; Martiniello *et al.*, 1994).

Afin d'évaluer la base génétique de cette variabilité morphologique, six boutures semi-ligneuses ont été prélevées au niveau de 10 individus pris au hasard dans chaque population pendant le mois de mars 1999 (60 boutures/population). Le choix des boutures a été fait dans l'objectif de conserver l'identité génétique de chaque population (Gorenflo, 1994). Les boutures après pré-traitement avec de l'acide indole butyrique (AIB à 4 g/l), ont été placées dans une serre à l'INRA (Institut National de Recherche Agronomique) de Marrakech pour une phase de rhyzogenèse. Après deux mois, les jeunes boutures ont été transplantées dans des sachets en polyéthylène contenant du sable et du terreau (2 : 1, v/v) et placées dans une ombrière pour une phase d'accimatation. Au mois de septembre de la même année, les jeunes individus ont été transplantés au hasard dans une parcelle aménagée à la Faculté des Sciences Semlalia de Marrakech. Après 3 années de culture (au mois de septembre de l'année 2002), deux rameaux émergeants de la base de 45 arbustes ont été prélevés selon les quatre orientations cardinales. Sur l'ensemble des rameaux, nous avons déterminé la SF, RF, lm et le rapport F/R. Ces données morphologiques ont fait l'objet d'une analyse de variance (ANOVA). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SPSS Windows 6.1 (SPSS, 1984). Pour l'étude de la variabilité génétique, une campagne de terrain a permis de récolter des graines sur un ensemble d'individus représentatifs de chaque population (environ une trentaine de plantes choisies au hasard dans l'aire de la station). De chacun des lots constitués, un échantillon aléatoire de graines a été mis en germination dans une ombrière. Après germination, les feuilles de 36 jeunes semis pris au hasard au niveau de chaque population ont été analysées par électrophorèse. Quatre systèmes iso-enzymatiques constituant des marqueurs neutres ont été utilisés : L-Alanine aminopeptidase (Aap), L-Leucine aminopeptidase (Lap), Glutamate oxaloacétate transaminase (Got) et Shikimate déshydrogénase (Skdh). Les méthodes d'extraction et d'électrophorèse utilisées ont été celles développées par Bendiab (1992), Haddiou et Baaziz (2001). L'analyse génétique a été appréciée par les indices suivants : les paramètres classiques de mesure

de la variabilité intra-population (nombre moyen d'allèles par locus (A), proportion de locus polymorphes (P) et taux d'hétérozygotie théorique (He)), la distance génétique de Nei (Nei, 1978) et les indices de différenciation génétique non biaisés G de Nei [Gst et Gst', estimateurs du Fst et Gis, équivalent du Fis de Wright (Nei, 1987)]. Les paramètres classiques de mesure de la variabilité intra-population et la distance génétique inter-population ont été calculés à l'aide du logiciel Popgene version 1.31 (Yeh & Boyle, 1997) ; les indices G de Nei ont été obtenus par le logiciel Fstat (Goudet, 1995 ; Goudet, 2001). L'intérêt de cet indice est qu'il ne nécessite pas que l'hypothèse de Hardy-Weinberg soit vérifiée (Goudet *et al.*, 1996).

RÉSULTATS

Variabilité phénotypique

Les individus des trois populations ont montré une variabilité phénotypique très importante. Les effets de l'origine géographique (station), de l'arbuste et des interactions (origine x arbuste) obtenus par analyse de variance hiérarchisée des paramètres foliaires mesurés sont hautement significatifs ($P < 0,001$; tableau 2). Au niveau de la population de Sidi Bouzid, les individus ont présenté en moyenne la surface et le rapport foliaire les plus élevés (tableau 3) : feuilles plus longues et moins larges donnant une forme typiquement lancéolée avec un rapport feuilles sur rameaux qui exprime un développement foliaire très important (tableau 4). Pour la population de la station de Idelssen (station saharienne), les individus ont présenté en moyenne la surface et le rapport foliaire les plus faibles : feuilles plus larges et moins longues donnant une forme généralement ovale à obovale dont le rapport feuilles sur rameaux est très faible. Les individus de la population de Marrakech ont présenté des valeurs intermédiaires.

Placés dans les mêmes conditions, les clones des trois populations possèdent également une variabilité très importante des caractères foliaires. Cette variabilité est liée de façon hautement significative ($P < 0,001$) à l'origine géographique du matériel végétal, à l'arbuste et à leur interaction (tableau 2). Bien que les valeurs enregistrées soient relativement plus importantes, les clones ont gardé le caractère graduel de la variation des indices foliaires observé au niveau de leurs populations d'origine. Ainsi, les clones provenant de la population de Idelssen (station

F				
Source de variation	ddl	SF	RF	lm
(a) Populations				
Origine	2	329,30***	899,52***	45,21***
Arbuste	27	21,49***	7,63***	20,06***
Origine x arbuste	30	8,26***	6,78***	5,53***
(b) Clones				
Origine	2	4032,7***	1463,9***	483,66***
Arbuste	44	3,28***	5,96***	3,22***
Origine x arbuste	88	3,18***	6,09***	3,45***

ddl : degré de liberté ; SF : surface foliaire ; RF : rapport foliaire ; lm : largeur moyenne des feuilles ; (***): probabilité significative à P < 0,001.

ddl : degree of freedom; SF : Leaf area; RF : leaf length to maximum width ratio; lm: average width; (***): probability significance at P < 0.001.

saharienne) ont présenté les valeurs de surface foliaire, du rapport foliaire et du rapport feuilles sur rameaux les plus faibles alors que les clones originaires de la population de Sidi Bouzid (station semi-aride) ont présenté les valeurs les plus élevées. Les clones originaires de la population de Marrakech ont montré des valeurs intermédiaires (tableau 3 et 4).

Variabilité iso-enzymatique

Sept locus ont été révélés sur les 4 systèmes enzymatiques étudiés (tableau 5). A l'exception du locus *Got-1* (monomorphe pour les populations de l'Oudaya et de Sidi Bouzid) et du locus *Lap-1* (monomorphe pour la population de l'Oudaya), les autres locus se sont révélés très polymorphes (tableau 5 et 6). Le pourcentage moyen de locus polymorphes (P) obtenu pour les trois populations étudiées a été estimé à 85,71 % avec un maxima de 100% pour la population de Idelssen et un minima de 71,43% pour la population de Marrakech. Le nombre moyen d'allèles par locus varie entre 1,857 pour la population de Marrakech et 2,428 pour la population de Idelssen (Ouarzazate). Le taux d'hétérozygotie théorique moyen (He) a été évalué à 0,360. L'indice de fixation Gis montre que sur les 7 locus étudiés, 6 ont un indice négatif (tableau 7). L'indice Gst' observé présente une valeur de 0,11, indiquant une différenciation des populations. Un test, conduit sur Fstat, par permutation des génotypes multilocus entre les populations (sans faire l'hypothèse de Hardy-Weinberg), montre que cette différenciation

est significative ($p = 0,0002$). Les valeurs de Gst' les plus élevées sont celles qui ont été détectées au niveau des locus *Got-1*, *Got-2* et *Aap-3*. La matrice des distances génétiques de Nei entre les trois populations sur les sept locus étudiés (tableau 8) montre que les distances obtenues sont assez faibles. Les deux populations les plus proches génétiquement sont celles de Marrakech et de Sidi Bouzid et les plus éloignées sont celles de Marrakech et d'Idelssen. Contrairement aux données morphologiques, les marqueurs allozymiques favorisent l'hypothèse d'un groupe Marrakech/Sidi Bouzid différencié de la population d'Idelssen avec Sidi Bouzid en position intermédiaire.

DISCUSSION

L'étude morphologique de ces trois populations confirme l'existence, au sein de l'espèce *A. halimus*, d'une grande variabilité et d'une différenciation qui est d'autant plus importante que les populations sont éloignées géographiquement et poussent sous un climat différent. Ce résultat est comparable à celui obtenu, pour la même espèce, en Tunisie, pour des populations naturelles situées dans un axe d'orientation nord-sud (Chalbi *et al.*, 1997), ainsi qu'à ceux obtenus pour de nombreuses autres espèces végétales (Hopkins, 1983 ; Sanderson *et al.*, 1990 ; Volis *et al.*, 2002a, b). Ces auteurs ont évoqué la notion d'écotypie pour ces populations naturelles, morphologiquement et géographiquement distinctes. Dans cette différenciation phénotypi-

Tableau 2. Résultats de l'analyse de la variance des paramètres foliaires de trois populations naturelles d'*A. halimus* (a) et de leurs clones placées dans la parcelle commune (b).

Table 2. Analysis of the variance of leaf parameters of three natural populations of *A. halimus* (a) and their clones placed in the common parcel (b).

*Tableau 3. Paramètres foliaires moyens de trois populations naturelles d'*A. halimus* (a) et de leurs clones placés dans une parcelle commune (b).*

*Table 3. Leaf parameter means of three natural populations of *A. halimus* (a) and their clones placed in the common parcel (b).*

	SF (cm)	RF	Lm (cm)
(a) Populations			
Sidi Bouzid (Safi)	1,42 ± 0,61 a	2,268 ± 0,41 a	0,628 ± 0,145 a
Marrakech	1,00 ± 0,29 b	2,00 ± 0,29 b	0,639 ± 0,12 a
Idelssen (Ouarzazate)	0,958 ± 0,35 b	1,55 ± 0,399 c	0,57 ± 0,08 b
(b) Clones			
Sidi Bouzid (Safi)	3,82 ± 0,71 a	1,9 ± 0,23 a	1,139 ± 0,29 a
Marrakech	3,438 ± 0,631 b	1,76 ± 0,24 b	1,187 ± 0,15 b
Idelssen (Ouarzazate)	1,73 ± 0,25 c	1,42 ± 0,23 c	0,9 ± 0,14 c

Les valeurs de la même colonne d'un même facteur (populations ou clones) avec des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 %. SF : surface foliaire, RF : rapport foliaire, lm : largeur moyenne des feuilles.

Values within the same column for the same factor (populations or clones) carrying the same letter were not significantly different at the level of 5%. SF : leaf area, RF : leaf length to maximum width ratio, lm : average width.

Rapport feuilles sur rameaux (F/R)		
Stations	Populations	Clones
Sidi Bouzid (Safi)	0,631 ± 0,109 a	1,17 ± 0,317 a
Marrakech	0,33 ± 0,087 b	0,73 ± 0,300 bc
Idelssen (Ouarzazate)	0,23 ± 0,066 c	0,69 ± 0,206 c

Les valeurs de la même colonne avec des mêmes lettres ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

Values within the same column with the same letters were not significantly different at the level of 5%.

que, l'environnement occupe une place très importante. En effet, parallèlement à ce gradient d'aridité climatique, une réduction de la surface et de la densité foliaire a été observée. Cette réduction a été reportée comme une adaptation morphologique aux conditions d'aridité climatique chez plusieurs espèces végétales (Sutcliffe, 1979 ; Ristic & Cass, 1991 ; Teklehaimanot *et al.*, 1998 ; Mandak & Pysek, 1998). Dans notre étude, la reproductibilité des caractères morphologiques au niveau des clones des trois populations placées dans une parcelle commune, laisse supposer qu'il s'agit beaucoup plus d'une différenciation génétique que d'une plasticité phénotypique. En effet, plusieurs auteurs ont soulève que la variabilité phénotypique causée par la plasticité est limitée par la culture des individus dans un même environnement dont l'homogénéité est contrôlée (Shultz *et al.*, 1996 ; Sorci *et al.*, 1996 ; Lorenzon *et al.*, 2001). Ceci permet de supposer que cette différenciation

entre les trois populations est probablement induite par une pression sélective de l'environnement en faveur de génotypes adaptés aux conditions climatiques locales. Cette hypothèse a été également émise pour d'autres espèces animales et végétales présentant une grande amplitude écologique (Jordan, 1992 ; Prout & Barker, 1993 ; Long & Singh, 1995 ; Bennington & Mc Graw, 1996 ; Karhu *et al.*, 1996 ; Kuittinen *et al.* 1997 ; Stanton & Galen, 1997 ; Jaramillo-Correa *et al.*, 2001). Le caractère graduel des indices foliaires (SF, RF et F/R) observés au niveau des trois populations étudiées (tableau 3) placées le long d'un gradient climatique, permet de suggérer que cette différenciation est de type clinale. Notons que le concept de cline est attribué généralement à des populations qui présentent des variations morphologiques continues en relation avec un changement environnemental le long d'un transect (Lundqvist, 2002). Cette variation clinale a été observée

*Tableau 4. Rapport de poids sec des feuilles sur rameaux (F/R) au niveau de trois populations naturelles d'*A. halimus* et de leurs clones placés dans une parcelle commune.*

*Table 4. Dry weight of Leaves to branches ratio (F/R) of three natural populations of *A. halimus* and their clones placed in a common parcel.*

Populations			
LOCUS	Marrakech (Oudaya)	Idelssen (Ouarzazate)	Sidi Bouzid (Safi)
<i>LAP-1</i>			
a	0,000	0,139	0,000
b	1,000	0,778	0,944
c	0,000	0,083	0,056
<i>LAP-2</i>			
a	0,500	0,653	0,656
b	0,500	0,347	0,344
<i>GOT-1</i>			
a	1,000	0,806	1,000
b	0,000	0,194	0,000
<i>GOT-2</i>			
a	0,500	0,071	0,015
b	0,200	0,500	0,515
c	0,300	0,429	0,470
<i>SKDH-2</i>			
a	0,726	0,917	0,691
B	0,274	0,083	0,309
<i>Aap-1</i>			
a	0,000	0,171	0,029
B	0,764	0,629	0,471
c	0,236	0,200	0,500
<i>Aap-3</i>			
a	0,500	0,833	0,456
B	0,500	0,167	0,544

Les allèles a,b et c ont été définis dans le sens inverse de la migration des bandes.
a, b and c alleles were designated according to the opposite band migration sense.

chez de nombreuses espèces (Kalisz & Wardle, 1994 ; Long & Singh, 1995 ; Li *et al.*, 1998). L'analyse iso-enzymatique confirme en partie ces données morphologiques. En effet, le polymorphisme de l'espèce est indiqué par un taux de locus polymorphes et une hétérozygotie moyenne assez élevés. L'indice de fixation moyen des locus, négatif, exprime la présence en excès d'individus hétérozygotes dans les populations par rapport au taux d'hétérozygotie attendue sous l'hypothèse de panmixie. Plusieurs causes peuvent contribuer à ce déséquilibre, en particulier la migration (dispersion des graines sur une plus grande distance par le cheptel, repeuplement de certains paysages par cette

espèce...), associée à la sélection pour des adaptations aux conditions environnementales locales (Berg & Hamrick, 1997) et/ou à un goulot d'étranglement récent. En effet, une réduction des effectifs démographiques provoque la perte des allèles de faible fréquence sans entraîner de diminution immédiate de l'hétérozygotie, d'où un excès en hétérozygotes (Luikart et Cornuet 1998). Vu l'histoire récente d'*A. halimus*, cette interprétation mérite d'être prise en considération et approfondie.

Par ailleurs, les données allozymiques ne réfutent pas l'hypothèse d'une différenciation clinale supportée par les données morphologiques, car d'une part elles montrent

Tableau 5. Fréquences alléliques de 7 locus enzymatiques déterminées pour trois populations naturelles d'*A. halimus*.

Table 5. Allelic frequencies of 7 enzyme loci determined for 3 natural populations of *A. halimus*.

Populations	N	A	P	He	H _o
Marrakech	70	1,857 (0,690)	71,43 %	0,339 (0,246)	0,527 (0,479)
Idelssen	69	2,428 (0,534)	100,00 %	0,380 (0,146)	0,498 (0,270)
Sidi Bouzid	65	2,143 (0,690)	85,71 %	0,360 (0,215)	0,363 (0,337)
Moyenne	68	2,141 (0,637)	85,71 %	0,360 (0,202)	0,465 (0,363)

A : nombre moyen d'allèles par locus ; P : pourcentage de locus polymorphes au seuil de 95 % ; He et H_o : l'hétérozygotie théorique et observée ; N : moyenne par locus du nombre d'allèles révélés sur les 36 individus étudiés. Les écarts sont donnés entre parenthèses.

A: mean number of alleles per locus ; P : mean percentage of polymorphic locus at 95 % criterion ; He and H_o : mean expected and observed heterozygosity ; N: average by locus of the number of alleles revealed on the 36 studied individuals. Standard errors were given within the parentheses.

Tableau 6. Variabilité génétique de trois populations naturelles d'*A. halimus* estimée à l'aide de 7 locus enzymatiques.

Table 6. Genetic variability of three natural populations of *A. halimus* using 7 enzyme locus.

196

Tableau 7. Indices de différenciation génétique (*G* de Nei) estimés sur 7 locus enzymatiques au niveau de trois populations naturelles d'*A. halimus*.

Table 7. Genetic differentiation index (*Nei G* statistics) estimated using 7 enzyme locus for three natural populations of *A. halimus*.

G de Nei (1987)						
Locus	H _o	H _s	H _t	G _{st}	G _{st'}	G _{is}
<i>Lap-1</i>	0,130	0,161	0,173	0,073	0,106	0,193
<i>Lap-2</i>	0,588	0,473	0,481	0,015	0,022	-0,242
<i>Got-1</i>	0,130	0,106	0,122	0,132	0,186	-0,228
<i>Got-2</i>	0,971	0,567	0,639	0,112	0,159	-0,711
<i>Skdh-2</i>	0,405	0,330	0,347	0,049	0,072	-0,228
<i>AAP-1</i>	0,413	0,483	0,515	0,063	0,092	0,144
<i>AAP-3</i>	0,604	0,429	0,483	0,111	0,158	-0,407
Total	0,463	0,364	0,394	0,076	0,110	-0,271

H_o : hétérozygotie observée ; H_s : diversité génétique moyenne calculé dans les populations ; H_t : diversité génétique globale ; G_{st} = (H_t-H_s)/H_t, estimateur du Fst de Wright ; G_{st'} = D_{st'}/H_{t'}, estimateur indépendant du nombre de populations où D_{st'} = np/np-1 (H_t-H_s) et H_{t'} = H_s + D_{st'}, np étant le nombre de populations ; G_{is} = (H_s-H_o)/H_s, équivalent du Fis de Wright.

Population	Marrakech	Idelssen	Sidi Bouzid
Marrakech	****	0,9113	0,9401
Idelssen	0,0929	****	0,9307
Sidi Bouzid	0,0617	0,0718	****

Similarités génétiques de Nei (1978) au-dessus de la diagonale, et distances génétiques en dessous.

qu'il y a bien une différenciation génétique entre les populations ($Gst' = 0.11$), et d'autre part il semble que la population d'Idelssen, la plus aride ($P = 115$ mm) soit la plus éloignée du point de vue génétique. Il n'est pas étonnant que ces deux types de données ne coïncident pas de façon exacte puisque les allozymes dépendent plus de l'équilibre entre la dérive génétique et les flux de gènes que des phénomènes de sélection. La découverte d'un marqueur, sous l'effet de l'adaptation par l'aridité ou lié à un gène sous l'effet d'une telle sélection, nécessite l'étude d'un grand nombre de locus balayant tout le génome, grâce à l'utilisation de techniques de marquage multilocus telles que l'AFLP, ou la RAPD.

En conclusion, il convient de dire qu'il ne s'agit ici que d'une étude préliminaire qui a permis d'avancer quelques hypothèses sur la triple relation entre la variabilité phénotypique, le polymorphisme génétique et l'amplitude écologique d'*A. halimus*. L'analyse génétique et phénotypique d'un réseau dense de populations le long de ce gradient climatique, combinée à l'étude des relations entre des marqueurs génétiques multilocus (AFLP ou RAPD) et des caractères quantitatifs sélectionnés, apporterait des arguments pouvant soutenir ou contredire ces hypothèses.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre du projet INCO (ERB IC18 CT98 0390) financé par l'Union Européenne. Les auteurs remercient vivement le personnel de l'INRA et de la FSSM de Marrakech qui ont contribué à la réalisation de ce travail. Un remerciement tout particulier est adressé aux relecteurs anonymes de la revue *Ecologia Mediterranea*, qui par leurs suggestions ont amélioré qualitativement et quantitativement cet article.

Bibliographie

- BAJI M., KINET J.M. & LUTTS S., 2002. OSMOTIC AND IONIC EFFECTS OF NACL ON GERMINATION, EARLY SEEDLING GROWTH, AND ION CONTENT OF *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae). *Can. J. Bot.*, 80 : 297-304.
- BEG E. & HAMRICK J.L., 1997. Quantification of genetic diversity at allozyme loci. *Can. J. For. Res.*, 27 : 415-424.
- BENDIAB K., 1992. Contribution à l'étude de la variabilité enzymatique et protéique chez le palmier dattier (*Phoenix dactylifera L.*) : apport dans l'amélioration génétique de la plante. Thèse 3^{ème} cycle. Univ. Cadi Ayyad, Marrakech.
- BENNINGTON C.C. & MCGRAW J.B., 1996. ENVIRONMENTAL DEPENDENCE OF QUANTITATIVE GENETIC PARAMETERS IN *Impatiens pallida*. *Evolution*, 50 : 1083-1097.
- CHALBI N., BEZZAOUIA M.A. & EL GAZZAH M., 1997. Résultats préliminaires sur le polymorphisme morphogénétique et la répartition des populations naturelles de l'espèce *Atriplex halimus* en Tunisie. In : *Etude de la diversité biologique de l'Atripex halimus pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones*. Rapport annuel du projet STD3 N° TS 3 CT 940264, Paris, 12 p.
- CHISCIO G., STRINGI L., MARTINEZ V., AMATO G. & GRISTINA L., 1991. Ruolo degli arbusti foraggeri nell'ambiente semi-arido Siciliano : 2. Funzione protettiva contro l'erosione idrometeorica. *Riv. Agron.*, 25 : 332-340.
- CHOUKR-ALLAH R., 1991. The use of halophytes for the agriculture development of the south of Morocco. In : Choukr-Allah R. (ed), *Proceeding of International Conference of Agricultural Management of salt affected areas*, Agadir, Morocco, 25 April : 377-386.
- EL-SHATNAWI M.J. & MOHAWESH Y., 2000. Seasonal chemical composition of saltbush in semiarid grassland of Jordan. *J. Range Manage.*, 53 : 211-214.
- FERCHICHI O.H., HARZALLAH H., BOUZID S. & REJEB N., 1997. Contribution à l'étude de la biologie florale chez *Atriplex halimus*: influence des facteurs environnementaux sur la phénologie de la floraison. In : *Etude de la diversité biologique de l'Atripex halimus pour le repérage in vitro et in vivo d'individus résistants à des conditions extrêmes du milieu et constitution de clones*. Rapport annuel du projet STD 3 N° TS 3 CT 940264, Paris, 6p.
- GORENFLOT R., 1994. *Biologie végétale, plantes supérieures, 1. appareil végétatif*. Masson, Paris. 248 p.
- GOUDET J., 1995. FSTAT (vers. 1.2): a computer program to calculate F-statistics. *J. Hered.*, 86 : 485-486.
- GOUDET J., RAYMOND M., DEMEERS T. & ROUSSET F., 1996. Testing differentiation in diploid populations. *Genetics*, 144 : 1933-1940.
- GOUDET J., 2001. *FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)*.
- HADDIOUI A. & BAAZIZ M., 2001. Genetic diversity of natural populations of *Atriplex halimus* L. in Morocco : an isoenzyme-based overview. *Euphytica*, 121 : 99-106.
- HOPKINS H.C., 1983. The taxonomy, reproductive biology and economic potential of *Parkia* (Leguminosae, Mimosoidae) in Africa and Madagascar. *Bot. J. Linn. Soc.*, 87 : 135-167.
- JARAMILLO-CORREA J.-P., BEAULIEU J. & BOUSQUET J., 2001. Contrasting evolutionary forces driving population structure at expressed sequence tag polymorphisms, allozymes and quantitative traits in white spruce. *Mol. Ecol.*, 10 : 2729-2740.
- JORDAN N., 1992. Path analysis of local adaptation in two ecotypes of the annual plant *Diodia teres* Walt. (Rubiaceae). *Am. Nat.*, 140 : 149-165.

- KALISZ S. & WARDLE G.M., 1994. LIFE HISTORY VARIATION IN *Campanula americana* (Campanulaceae) : population differentiation. *Am. J. Bot.*, 81 : 521-527.
- Karhu A., Hurme P., Karjalainen M., Karvonen P., Karkkainen K., Neale D. & Savolainen O., 1996. Do molecular markers reflect patterns of differentiation in adaptative traits of conifer ? *Theor. Appl. Genet.*, 93 : 215-221.
- Kinet J.M., Benrebiha E., Bouzid S., Laihacar S. & Dutuit P., 1998. Biodiversity study on *Atriplex halimus* for *in vitro* and *in vivo* detection of plants resistant to harsh environmental conditions and for potential micro-propagation. *Cahier Agricult.*, 7 : 505-509.
- Kuitinen H., Mattila A. & Savolainen O., 1997. Genetic variation at marker loci and in quantitative traits in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Heredity*, 79 : 144-152.
- Lapeyronie A., 1982. *Les productions fourragères méditerranéennes. Techniques agricoles et productions méditerranéennes. Généralités, caractères botaniques et biologiques*. Maisonneuve & Larose, Paris. 397 p.
- Le Houérou H. N., 1992. The role of saltbushes (*Atriplex* spp.) in arid grazing land rehabilitation in the Mediterranean basin : a review. *Agroforestry Systems*, 18 : 107-148.
- Le Houérou H. N., 2000. Utilisation of fodder trees and shrubs (trubs) in the arid and semi-arid zones of western Asia and northern Africa (WANA): History and perspectives. A review. *Arid Soil Res. Rehab.*, 14 : 1-37.
- Li B., Suzuki J.I. & Hara T., 1998. Latitudinal variation in plant size and relative growth rate in *Arabidopsis thaliana*. *Oecologia*, 115 : 293-301.
- Long A.D. & Singh R., 1995. Molecules versus morphology : the detection of selection acting on morphological characters along a cline in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 74 : 569-581.
- Lorenzon P., Clöber J. & Massot M., 2001. The contribution of phenotypic plasticity to adaptation in *Lacerta vivipara*. *Evolution*, 55 : 392-404.
- Luikart G. & Cornuet J.M., 1998. Empirical evaluation of a test for identifying recently bottlenecked populations from allele frequency data. *Conserv. Biol.*, 12 : 228-237.
- Lundqvist E., 2002. *Genetics and ecology of natural populations*. Division of Genetics, Department of Molecular Biology, Umeå University, Sweden, 148 p.
- Mandak B. & Pysek P., 1998. History of spread and habitat preferences of *Atriplex sagittata* (Chenopodiaceae) in the Czech Republic. In : Starfinger U., Edwards K., Kowarik I. & Williamson M. (eds), *Plant invasions: ecological mechanisms and human responses*. Backhuys Publishers, Leiden : 209-224.
- Martinello P., Baviollo G. & Lamascese N., 1994. Phenotypic variability for morphological and yield parameters in woody forage accessions of saltbush (*Atriplex halimus* L.) and tree-medic (*Medicago arborea* L.). *J. Genet. Breed.*, 48 : 175-182.
- Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, 89 : 583-590.
- Nei M., 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.
- PENDLETON B.K., FREEMAN D.C., McARTHUR E.D. & PENDLETON R.L., 1992. LIFE HISTORY FEATURES OF THREE SEXUAL ORPHS OF *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) clones grown in common garden. *Amer. J. Bot.*, 79 : 376-382.
- Prout T. & Barker J.S.F., 1993. F-statistics in *Drosophila buzzatii*: selection, population size and inbreeding. *Genetics*, 134 : 369-375.
- Ristic Z. & Cass D.D., 1991. Leaf anatomy of *Zea mays* L. in response to water shortage and high temperatures : a comparison of drought-resistant and drought-sensitive lines. *Bot. Gaz.*, 152 : 173-185.
- Sander son S.C., Stutz H.C. & Mc Arthur E.D., 1990. Geographic differentiation in *Atriplex confertifolia*. *Amer. J. Bot.*, 77 : 490-498.
- Shultz E.T., Reynolds K.E. & Conover D.O., 1996. Countergradient variation in growth among newly hatched *Fundulus heteroclitus* geographic differences revealed by common environment experiments. *Funct. Ecol.*, 10 : 366-374.
- Sorci G., Clöber J. & Belichon S., 1996. Phenotypic plasticity of growth and survival in the common lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.*, 65 : 781-790.
- SPSS, 1984. *SPSS: SPSS 6.1 for windows Update*. SPSS Inc., Chicago, IL
- Stanton M.L. & Galen C., 1997. Life on the edge: adaptation versus environmentally mediated gene flow in the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Am. Nat.*, 150 : 143-178.
- Stringi L., Giambalvo D., Accardo A. & Amato G., 1994. Characterization of progeny clones belonging to natural Sicilian *Atriplex halimus* population. In : Squires V.R. & Ayoub A.T. (eds), *Halophytes as a resource for livestock and for rehabilitation of degraded lands*, Kluwer Academic Publishers.
- Sutcliffe J.F., 1979. *Plants and water*. 2nd ed. Edward Arnold, London.
- Teklehaimanot Z., Lanek J. & Tomlinson H.F., 1998. Provenance variation in morphology and leaflet anatomy of *Parkia biglobosa* and its relation to drought tolerance. *Trees*, 13 : 96-102.
- Volis S., Mendlinger S. & Ward D., 2002a. Adaptative traits of wild barley plants of Mediterranean and desert origin. *Oecologia*, 133 : 131-138.
- Volis S., Mendlinger S., Turuspekov Y. & Esnazarov U., 2002b. Phenotypic and allozyme variation in Mediterranean and desert populations of Wild Barley, *Hordium spontaneum* Koch. *Evolution*, 56 : 1403-1415.
- Willis B.J., Begg J.S.C. & Brosnan M., 1990. Forage shrubs for the south Island dry hill country : 1. *Atriplex halimus* L. (Mediterranean Saltbush). *Proceed. New-Zealand Grassland Assoc.*, 52 : 161-165.
- Yeh F.C. & Boyle T.J.B., 1997. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. *Belg. J. Bot.* 129 : 157.

Diversité génétique des populations naturelles de *Rosmarinus officinalis* L. (Lamiaceae) en Tunisie

Genetic diversity of wild populations of Rosmarinus officinalis L. (Lamiaceae) in Tunisia

Y. Zaouali, C. Messaoud & M. Boussaïd

Laboratoire de Biotechnologie Végétale. Institut national des sciences appliquées et de technologie, BP676, 1080 Tunis Cedex, Tunisie
E-mail : bossdmohd@insat.rnu.tn. Téléphone : (216) 71 703 829(929) – Fax : (216) 1.71704 329.
Auteur pour la correspondance : Boussaïd Mohamed

199

Résumé

*En Tunisie, les populations naturelles de romarin (*Rosmarinus officinalis* L.) se développent, essentiellement au centre et au nord-ouest du pays, dans les étages bioclimatiques s'étendant du sub-humide à l'aride supérieur. Cette espèce se reproduit principalement par propagation végétative. Dans toutes les populations, la régénération à partir des graines est extrêmement rare du fait de la production d'un nombre élevé de nucules non viables et du faible taux d'installation des plantules. La destruction des habitats liée aux activités humaines (ouverture du milieu, surpâturage, collecte, distillation des huiles essentielles), associée au faible pouvoir de régénération d'individus à partir de semis, conduisent progressivement à une diminution du nombre et de la taille des populations.*

Dix-neuf populations de romarin, prospectées dans différents étages bioclimatiques de la Tunisie, ont fait l'objet d'une analyse du polymorphisme de huit systèmes isoenzymatiques afin d'évaluer leur diversité génétique et mesurer le niveau de leur différenciation.

Pour les dix loci polymorphes détectés, l'espèce a présenté une diversité génétique intra-population importante, malgré la prédominance de son mode de reproduction végétative et le faible taux d'établissement des plantules. L'importante diversité génétique dans la population d'origine et les modalités de reproduction allogame pourraient expliquer cette variabilité génétique élevée.

Une moyenne de 11,3 % de variation est répartie entre les populations ce qui indique un niveau de différenciation important entre les populations. Au sein de chacun des trois groupes écologiques, la différenciation des populations s'est révélée significative. L'éloignement géographique des populations, s'accordant généralement avec leur localisation bioclimatique et le degré de dégradation des habitats, joueraient un rôle important dans cette structuration.

La structuration des populations appartenant à des étages bioclimatiques contigus s'est révélée moins importante que celle observée pour les populations se développant dans des étages séparés.

Les valeurs des distances génétiques de Nei (1972), pour l'ensemble des paires de populations, se sont révélées être faibles ($0,005 < D < 0,232$), particulièrement entre populations géographiquement proches. Le dendrogramme, établi à partir de ces indices, a montré la formation de deux ensembles réunissant respectivement (i) les populations du sub-humide et du semi-aride supérieur et (ii) les populations de l'aride supérieur. L'agrégation des populations au sein du premier groupe s'opère selon leur proximité géographique. La forte similarité génétique des populations et leur différenciation substantielle témoigneraient d'une récente isolation des populations sous l'influence des facteurs environnementaux (climatiques et édaphiques) et anthropiques (destruction des habitats intermédiaires).

La conservation de l'espèce, in situ, doit concerner dans un premier temps les populations présentant des allèles particuliers. Elle doit s'appuyer sur la multiplication d'individus à l'intérieur de chaque population et la restauration de la végétation forestière, selon le bioclimat, par des essences associées normalement au romarin. La conservation ex-situ, pourrait être abordée par la collecte d'un maximum d'individus au sein des populations caractérisées par des allèles particuliers et leur multiplication dans des conservatoires multilocaux au niveau des différents étages bioclimatiques.

Mots-clés

Rosmarinus officinalis, diversité génétique, populations naturelles, isoenzymes, bioclimat, distance géographique, conservation, Afrique du Nord.

Abstract

Rosmarinus officinalis L. is widespread in Central and North-Western Tunisia on sites belonging to sub-humid, semi arid superior and arid superior bioclimatic levels. This plant species reproduces exclusively by vegetative propagation. In all populations, regeneration from seeds is extremely rare because of abortion during nutlets maturation and the low rate of seedling establishment.

The habitat destruction linked to human activities (vegetation clearing, overgrazing, over-collecting and oils exploitation) and the rarity of new plants establishment via seeds had led to a decrease in population number and size.

Using starch gel electrophoresis, we analyzed the polymorphism of 19 Tunisian natural populations belonging to three bioclimatic stages (sub humid, semi arid superior and arid superior) to determine their genetic diversity and structuring.

At ten polymorphic loci, the species maintained high levels of genetic variation within populations, despite its predominant vegetative reproduction and the low rate of seedling establishment. The high genotypical diversity of genets, in the starting population, and the outcrossing breeding system should act in favor of this high genetic variability.

An average of 11.3% of the variation resides among populations, indicating a substantial level of interpopulational differentiation. A significant population differentiation was observed within each of the three ecological groups. The level of structuring varied in relationship with the population separation and the quality of sites. Differentiation between continuous groups was lower than that

observed for discontiguous ones.

Nei's (1972) genetic distance values between pairs of populations were low ($0.005 < D < 0.232$), particularly between close geographic populations. The UPGMA dendrogram, established through Nei's genetic distances, exhibited two groups of populations. The first one includes populations of sub humid and semi arid superior. Populations within this group clustered according to their geographical proximity. The second group was represented by the arid superior populations geographically close.

The high level of genetic similarities between populations and their high differentiation indicated recent population isolation mainly due to environmental (climatic and edaphic) and human (destruction of intermediate sites) factors.

Efforts to preserve populations in situ must be made, particularly for the disturbed ones which had shown particular alleles. Moreover, conservation must rely on multiplication of individuals within each population and rehabilitation of forest, according to the bioclimate, with plant species linked to Rosmary populations. Ex situ conservation could be performed by collecting a high number of individuals within populations that showed particular alleles. These individuals should be multiplied via cuttings in multilocal conservatory parks in relationship with the bioclimate.

Key-words

Rosmarinus officinalis, natural populations, genetic diversity, isozymes, bioclimate, geographical distance, conservation, North Africa.

Abridged english version

Rosmarinus officinalis L., a diploid ($2n=2x= 24$) and outcrossing species, is well represented in the Mediterranean basin. The species is exploited for the quality of its essential oils used mainly in traditional medicine and in pharmaceutical and cosmetic industries.

In Tunisia, wild Rosmary populations grow in Central and North Western Tunisia in sub-humid, semi-arid superior and arid superior bioclimatic stages, under a rainfall ranging between 150 and 700 mm/year. Populations developed in different sites (forests and garrigues) are often disturbed by human activities (overgrazing, clearing, over collecting...).

The species exhibits either vegetative or sexual reproduction. The first reproductive mode is predominant. Regeneration of genets from seeds is extremely rare because of the low survival rate of embryos in mature seeds and of the difficulty of seedling survival, mainly

consequent to the low habitat quality (i.e. climatic factors, soil degradation...).

Previous studies carried out on the phenotypical variability of Rosmary in Tunisia, showed a high average of variation within and between populations according to their bioclimatic distribution (Khiari & Boussaid, 2000a, b). Isozyme and molecular polymorphism markers analyses could help to better estimate the genetic diversity within and among populations, and to elaborate conservation programs.

In this study, we analyzed the polymorphism of eight isozymes (Pgi, Pgm, Lap, Got, Icd, 6-Pgd, Adh and Est) by starch gel electrophoresis for 19 Tunisian populations belonging to three ecological groups (sub-humid, semi-arid superior and arid superior).

Parameters used to estimate genetic diversity including the mean alleles per polymorphic loci (Ap), the percentage of polymorphic loci (P), the observed (Ho) and

the expected (H_e) heterozygosities were calculated by the program BIOSYS-1 (version 1, Datatype 2 ; Swofford et Selander, 1981) using genotypical frequencies as a data. Wright's (1951) F-statistics (F_{IT} , F_{ST} and F_{IS}) were calculated, for each polymorphic locus and for all loci among populations, according to Weir and Cockerham's (1984) estimates using the computer program FSTAT version 2.9.3 (Goudet, 2002). The levels of significance were obtained by randomization based procedures. The evaluation of gene flow among populations in relationship with their geographical distances is performed by Slatkin's (1993) method using the equation $\log_{10} Nm = a \log_{10} (d) + b$, where $Nm = \frac{(1 - F_{ST})}{4F_{ST}}$, d = geographical distance between populations. The significance of regression coefficient is estimated at $P < 0.05$. The correlation between F_{ST} and geographical distances for all pairs of populations was evaluated by a Mantel test (Manly, 1985). The significance was estimated after randomization at $P < 0.01$.

To estimate the divergence between populations we also used Nei's (1972) genetic distance (D) for all population pairs calculated by the program BIOSYS-1 (version 1; Swofford and Selander, 1981). A phenogram (UPGMA cluster) using D values was generated for the 19 populations analyzed.

For the eight isozymes and for all populations, ten polymorphic loci were detected, and allelic frequencies varied among populations. Particular alleles ($Pgm-1b$, $Pgm-3b$) were found in two populations (18 and 19) belonging to the arid superior bioclimatic stage.

Despite its predominant vegetative propagation and the low rate of seedling establishment, the species exhibited a high level of genetic variation within populations. The mean number of alleles per polymorphic locus is $A_p = 1.85$. The mean percentage of polymorphic loci is $P = 65.26\%$ and means of observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosity are respectively 0.246 and 0.263. The high diversity in the starting population and the outbreeding system may play an essential role in this diversity.

Mean F_{IS} , representing average deviation from Hardy-Weinberg equilibrium within populations was 0.064. Seven populations (3, 4, 7, 9, 13, 16 and 18) (37%) showed significant deviation from panmixia by a deficiency of heterozygotes. A significant excess of heterozygosity was observed only for population 1 (Dj. Abderrahmane).

Mean values of F_{IS} for populations within each of the three climate groups varied from 0.009 (populations of sub-humid) to 0.125 (population of arid superior) indicating various levels of inbreeding for each ecological group.

The mean of F_{ST} value calculated for all populations and all polymorphic loci is 0.113 ($P < 0.001$) indicating a substantial structuring among populations. A high level of differentiation between pairs of populations, geographically isolated and coincident with their different bioclimatic situation, was observed. The correlation between F_{ST} and geographical population distance estimated by Mantel's test is significant ($r = 0.76$; $P = 0.002$).

The level of differentiation for populations within each ecological group varied mainly in relationship with their geographical separation. F_{ST} values were respectively 0.114, 0.042 and 0.051 for the sub-humid (separated populations), semi-arid superior and arid superior groups (neighboring populations). The F_{ST} estimated between groups showed that the differentiation between contiguous bioclimatic stages is less important than that observed for discontinuous ones.

Nei's (1972) genetic distance values (D) established for pairs of populations were generally low and ranged from 0.005 to 0.232 with a mean of 0.039, indicating a low genetic heterogeneity between populations. Those belonging to the same bioclimatic stage and which were geographically near have low genetic distance values (mean $D = 0.040$).

The phenogram established by the UPGMA cluster analysis showed at $D = 0.040$, two subgroups. The first one is represented by sub-humid and semi-arid superior populations. Within this aggregate, grouping of populations is often realized in respect to geographic distances. The second subgroup contains the arid superior populations which are close from a geographical point of view.

The high level of genetic identity between populations and their substantial differentiation indicated recent population isolation. Climatic variation factors and human activities had led to this fragmentation.

Substantial efforts to establish ex situ and *in situ* conservation programs must be made. Efforts to preserve populations *in situ* would firstly concern the disturbed ones, particularly those with particular alleles. Moreover, rehabilitation of sites by primary forest species would help ameliorate the site quality and favor seed germination to maintain these populations. Factors restricting the success of sexual reproduction and the establishment of individual from seeds need to be analyzed. The multiplication of genets via cuttings from individuals belonging to the same population would be considered. *Ex situ* conservation could be performed by collecting a high number of genets mainly within populations that showed particular alleles. These individuals should be multiplied in multilocal conservatory parks under the different bioclimates.

INTRODUCTION

Le romarin (*Rosmarinus officinalis* L.), Lamiacée pérenne, diploïde ($2n = 2x = 24$) et allogame (Khiari & Boussaïd, 2000a et b) est bien représenté à l'état spontané dans le bassin méditerranéen, du Portugal à la Turquie, au nord, et depuis l'est du Maroc jusqu'à la Cyrénaïque au sud (Khiari & Boussaïd, 2000b). Il est très exploité pour la qualité de ses huiles essentielles utilisées dans les industries pharmaceutique, agroalimentaire et cosmétique (Granger *et al.*, 1973 ; Inatani *et al.*, 1982 ; Le Floc'h, 1983 ; Svobada & Deans, 1992). Cependant, l'espèce n'a pas fait l'objet d'une véritable culture et la majorité du matériel destiné à la distillation provient donc des populations naturelles.

En Tunisie, le romarin se développe dans les étages bioclimatiques s'étendant du sub-humide à l'aride supérieur (Emberger, 1966 ; Bortoli, *et al.*, 1969), sous des précipitations annuelles moyennes comprises entre 150 et 700 mm et sur des substrats peu humifères, marneux, marno-calcaire ou gréseux (Pottier-Alapetite, 1979 ; Le Houérou & Le Floc'h, 1995). Il fait partie du cortège floristique des forêts de pin d'Alep (*Pinus halepensis* L.), genévrier de phénicie (*Juniperus phoenicea* L.) et thuya de Berberie (*Tetraclinis articulata* L.).

Le romarin se multiplie aussi bien par propagation végétative que par voie sexuée. La multiplication végétative prédomine dans tous les sites étudiés. Toutefois, ce mode de reproduction n'est appréciable qu'en années pluvieuses, chez les populations se développant dans des forêts où la dégradation n'est pas très avancée. La régénération d'individus à partir de semences, dans toutes les populations, est très faible (< à 1 %) voire absente. Le très faible taux d'individus issus de semences ne résulte pas seulement de contraintes climatiques (insuffisance et irrégularité de la pluviométrie) ou édaphiques (faible niveau de fertilité des sols), entravant la germination et le développement des plantules. Il serait dû aussi à la faible production de semences viables, suite à l'avortement excessif des embryons au cours de la maturation des nucules.

La floraison dépend essentiellement de la pluviométrie automnale. Une absence totale de floraison peut être observée durant plusieurs années de sécheresse (de 1998 à 2002 par exemple). L'espèce produit, en conditions favorables (pluviométrie essentiellement) de nombreuses inflorescences en grappes axillaires, à nombre de fleurs variables (3 à 8). Les fleurs à corolle blanche, violette ou pourpre sont toutes hermaphrodites et renferme chacune deux étamines saillantes et un style très prohéminal. La

précocité de floraison varie d'une population à une autre (Khiari & Boussaïd, 2000b). Les populations de l'étage bioclimatique sub-humide fleurissent 3 à 4 semaines après celles appartenant à l'étage aride supérieur. Au sein d'une même population (particulièrement pour celles se développant dans des garrigues localisées dans les étages semi-aride et aride), le début et l'intensité de la floraison sont tributaires de la situation spatiale des individus. Ceux situés dans des ravins ou dans des lits d'oueds temporaires, fleurissent avant ceux se développant sur des terrains érodés par les eaux de ruissellement. Les fleurs entomogames sont fréquemment visitées par les abeilles et les bourdons. Les polliniseurs restent longtemps sur l'individu et butinent beaucoup de fleurs sur chaque inflorescence. La fécondation conduit à la formation de quatre nucules qui renferment chacun un embryon bien structuré après la fécondation. Toutefois, chez tous les individus et dans toutes les populations prospectées en Tunisie, la majorité des embryons dégénère progressivement au cours de la maturation des nucules. Le pourcentage de nucules renfermant des embryons viables ne dépasse pas 3% (Zaouali *et al.*, 2003).

Le défrichement des forêts, particulièrement dans les étages bioclimatiques semi-aride et aride supérieur, a conduit à la formation de garrigues à romarin (couvrant au total 385 000 ha), d'étendues variables et relativement isolées les unes des autres (Le Houérou & Le Floc'h, 1995). Les populations de romarin les mieux conservées, se cantonnent actuellement à des forêts de pin d'Alep relativement protégées (Khiari & Boussaïd, 2000b). L'exploitation excessive des garrigues pour la distillation traditionnelle, le surpâturage et l'irrégularité et l'insuffisance de la pluviométrie ont conduit à une dégradation de la végétation accompagnée d'une érosion du sol. Plus de 45% des garrigues sont ainsi dégradées (Ben M'hamed, 1992). De nombreuses populations sont actuellement représentées par des individus épars dominés par des espèces steppiques (*Astragalus armatus* Willd., *Stipa tenacissima* L., *Artemisia herba-alba* Asso, *A. campestris* L.,...). Les activités humaines (défrichement des habitats, surpâturage, prélèvements non contrôlés) et le faible pouvoir de régénération de la végétation à partir de semis réduisent le nombre et la taille des populations, influencent la dynamique de leur évolution et peuvent conduire à une érosion génétique importante.

Une analyse de la variabilité de 10 caractères morphologiques (se rapportant à l'appareil végétatif et à la fleur), effectuée chez des populations naturelles collectées dans différentes régions de la Tunisie, a révélé un niveau élevé de polymorphisme intra- et inter-populations. La struc-

turation morphologique des populations s'opère selon les étages bioclimatiques (Khiari *et al.*, 1998 ; Khiari & Boussaid, 2000b).

L'analyse du polymorphisme isoenzymatique des populations naturelles de romarin en Tunisie constitue une étape complémentaire à l'étude de la variabilité phénotypique. Elle devrait permettre de mieux évaluer la diversité génétique intra et inter-populations, estimer leur niveau de différenciation et aiderait à l'élaboration de programmes de conservation de ces populations (Soltis *et al.*, 1992 ; Ge *et al.*, 1997 ; Gao *et al.*, 2000 ; Sarthou *et al.*, 2001).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Populations analysées et échantillonnage

Dix-neuf populations de romarin, prospectées dans l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce en Tunisie (étages bioclimatiques sub-humide à aride supérieur), ont été analysées. Le choix des populations a été effectué en fonction du bioclimat, qui s'accorde souvent à l'éloignement géographique des populations (Emberger, 1966) et à la nature des sites (garrigues, forêts, maquis) (fig. 1, tableau 1).

Les populations, de taille variable (1000 à 10 000 individus), ont été collectées à des distances qui varient de 20 à 500 km. Elles se développent sous une pluviométrie annuelle comprise entre 150 et 700 mm/an et à des altitudes qui varient de 400 à 1000 m. Le substrat est variable, calcaire, marno-calcaire ou gréseux. Les populations se développant dans des forêts peu défriichées, sont assez denses (3-5 ind./m²) et présentent des individus assez ramifiés. La taille des plantes peut dépasser 1,5 m. Celles, prospectées dans des garrigues, sont surpâturées et surexploitées pour la distillation des essences. Elles poussent sur un substrat caillouteux et très pauvre en matière organique. Les espèces dominantes dans ces sites sont des chamaephytes pérennes de nature variable selon le bioclimat et la nature du substrat (*Stipa tenacissima* L., *Ampelodesmos mauritanicus* (Poir.) Dur. et Sch., *Artemisia herba-alba* Asso., *Cistus salviifolius* L., *C. monspeliensis* L., *Fumana thymifolia* L., *Calicotome villosa* (Poir.) Link., *Genista* L. ssp,...). Les individus sont très épars (2-3 ind. / 30m²) et réduits à l'état de buisson (20-60 cm de hauteur).

Selon la taille des populations, vingt à quarante individus ont été repérés au hasard dans chaque site selon

des gradients sud-nord et est-ouest, sur des superficies comprises entre 4 à 10 ha. Les individus ont été choisis à des distances supérieures à 20 m pour éviter de collecter des échantillons d'un même individu puisque l'espèce se multiplie de façon végétative. Sur chaque plante ont été prélevés des rameaux végétatifs avec des feuilles jeunes. Les échantillons ont été mis dans des sacs en plastique dans de la glace et transportés au laboratoire.

Electrophorèse et systèmes enzymatiques analysés

Pour chaque individu, 0,75g de feuilles jeunes ont été broyées, à froid, dans 1ml de Tris HCl (0,1M ; pH 7,5), contenant du β-mercaptopropanoïde (1% v/v) et de BSA (sérum albumine bovine) (1,5% w/v) additionné de 10% w/v de PVP40 (polyvinylpyrrolidone 40 000). Les extraits sont stockés à -80°C jusqu'à leur utilisation.

Huit isozymes, révélées par électrophorèse horizontale sur gel d'amidon à 13%, ont été testés pour évaluer la variabilité génétique des populations. Nous avons analysé la Phosphoglucoisomérase (Pgi ; EC 5.3.1.9), la Phosphoglucomutase (Pgm ; EC 2.7.5.1), la leucine aminopeptidase (Lap ; EC 3.4.11.1), la Glutamate oxaloacétate transaminase (Got ; EC 2.6.1.1), l'Isocitrate déshydrogénase (Icd ; EC 1.1.1.42), la 6-Phosphogluconate déshydrogénase (6-Pgd ; EC 1.1.1.44), l'Alcool déshydrogénase (Adh ; EC 1.1.1.1) et les estérases (Est ; EC 3.1.1.1). La Pgi, la Pgm, l'Icd, et la 6-Pgd, ont été révélées en utilisant un tampon de migration à base d'histidine citrate (0,065 M.L⁻¹ L-histidine et 0,02 Mol.L⁻¹ d'acide citrique, pH 6,8) (Stuber *et al.*, 1977). La migration, anodique, se déroule sous un ampérage constant de 50 mA pendant 6 heures à 4°C. Un tampon lithium borate (0,04 mol.L⁻¹ hydroxyde de lithium et 0,19 mol.L⁻¹ acide borique à pH 8,3) a été utilisé pour révéler la Got, la Lap, l'Est et l'Adh. Le tampon de gel est un mélange de neuf parties du tampon de migration pour une part d'un tampon Tris-acide citrique (0,05 mol.L⁻¹ Tris et 0,007 mol.L⁻¹ acide citrique à pH 8,3). La migration se déroule pendant 7 heures à une intensité de courant constante (40 mA).

La révélation des isozymes a été effectuée selon les procédures préconisées par Soltis *et al.* (1983), Wendel et Weeden (1989), Zaouali *et al.* (2003).

Analyse des données

L'interprétation génétique des zymogrammes a été réalisée selon les principes avancés par Pernes (1984), Wendel et Weeden (1989), Hannan et Orick (2000) et



Populations	Code	Etages bioclimatiques et variantes*	Altitude (m)	Pluviométrie annuelle (mm/an)	Substrat	Nature des sites et état de dégradation
Dj. Abderrahmane	1	Sh, d	420	500-600	gréseux	F (+)
Dj. Ezzit	2	Sh, d	350	500-600	griséous	F (++)
Béja	3	Sh, d	480	500-600	griséous	G1 (++)
Korbous	4	Sh, c	400	400-500	griséous	G2 (+)
Dj. Zaghouan	5	Sh, d	970	500-500	calcaire	F (+++)
Bahra	6	Sas, f	1000	400-500	marno-calcaire	F (++)
El Amayam	7	Sas, d	600	400-500	calcaire	G3 (-)
Sakeit Sidi Youssef	8	Sas, f	475	400-500	marno-calcaire	G4 (-)
Bargou	9	Sas, f	865	400-500	calcaire	F (++)
Dj. chahid	10	Sas, t	650	400-500	calcaire	G2 (+)
Jendouba	11	Sas, d	100	400-500	calcaire	G4 (-)
El Ayoun	12	Sas, f	660	400-500	calcaire	G3 (-)
Kbouch	13	Sas, f	830	400-500	marneux	F (+++)
Touïref	14	Sas, t	1000	400-500	marno-calcaire	F (++)
Kesra	15	Sas, f	890	400-500	marno-calcaire	F (-)
Ksar Lemsa	16	Sas, f	710	400-500	calcaire	F (++)
Dj. Chaambi	17	Sas, f	1000	400-500	calcaire	F (+++)
Toujène	18	As, t	600	100-150	calcaire	G5 (-)
Matmata	19	As, t	354	100-150	calcaire	G5 (-)

* Les étages bioclimatiques sont définis selon le coefficient pluviothermique d'Emberger (1966) $Q_2 = 2000 \times P / M^2 - m^2$ où P est la moyenne annuelle en mm de la pluviométrie, M est la moyenne des températures les plus élevées du mois le plus chaud de l'année et m est la moyenne des températures les plus basses du mois le plus froid de l'année. Sh: sub-humide $70 < Q_2 < 120$; Sas: semi-aride supérieur $45 < Q_2 < 70$; As: aride supérieur $23 < Q_2 < 35$. f, d, t : variante à hivers frais et doux ($0 < m < 3$), tempéré ($3 < m < 5,5$) et chaud ($5,5 < m < 7$).

F : forêt de *Pinus halepensis* et de *Juniperus phoenicea*

G1 : garrigue reboisée en *Pinus halepensis* et *Pinus* ssp. (introduit), dominée par *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Lavandula stoechas* et *Cistus monspeliensis*.

G2 : garrigue en marge d'une forêt de *Pinus halepensis* et de *Juniperus phoenicea*, dominée par *Pistacia lentiscus*, *Cistus* sp. et *Calicotome villosa*.

G3 : garrigue dominée par *Thymelaea hirsuta*, *Fumana* ssp., *Stipa tenacissima*, *Thymus capitatus*.

G4 : garrigue à *Calicotome villosa*, *Thymus algeriensis*, *Cistus monspeliensis*, *Cistus salvifolius*, *Pistacia lentiscus*, *Juniperus phoenicea*.

G5 : garrigue surpâturée dominée par une végétation steppique (*Stipa tenacissima*, *Artemisia campestris*, *Artemisia herba-alba*, ...)

+++ : conservé, ++ : peu conservé, - : dégradé

Tableau 1. Caractéristiques écologiques essentielles des 19 populations de *Rosmarinus officinalis* analysées en Tunisie.

Table 1. Main ecological traits of the 19 Tunisian *Rosmarinus officinalis* populations analyzed.

Bartlett *et al.* (2002). Pour chaque système enzymatique, les loci identifiés sont désignés respectivement par les chiffres 1,2,3..., selon leur vitesse de migration anodique. Les allèles, pour chaque locus, sont désignés successivement par des lettres a, b, c,... La bande isoenzymatique à migration anodique la plus rapide est désignée par la lettre a.

Pour chaque système enzymatique et pour l'ensemble des populations analysées nous avons calculé les fréquences génotypiques. La matrice des données a été traitée par le programme Biosys 1 (Swafford & Selander, 1981) pour calculer les fréquences alléliques, le nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (Ap), le pourcentage de loci polymorphes (P), les taux moyens d'hétéro-

zygotie observée (Ho) et attendue (He) sous l'équilibre de Hardy-Weinberg. Des F statistiques F_{IS} (paramètre de différenciation dans les populations), F_{IT} (paramètres de différenciation globale) et F_{ST} (paramètre de différenciation entre les populations) de Wright (1951) ont été calculés selon Weir et Cockerham, (1984) par le programme FSTAT (Goudet, 2002 ; version 2.9.3). La signification des valeurs des différents indices a été effectuée après randomisations par le Jackknife. La corrélation entre les F_{ST} et les distances géographiques a été estimée par le test de Mantel après randomisations (Manly, 1985).

La divergence entre les populations a été également estimée par les distances génétiques de Nei (1972). Un dendrogramme UPGMA (Unweighted Pairs Group Method

Populations																		
Etage bioclimatique		Sub-humide						Semi-aride supérieur						Aride supérieur				
Locus		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Icd-1</i>	(N)	22 0,045	21 0,095	20 0,000	20 0,025	21 0,000	38 0,171	27 0,130	20 0,050	19 0,211	17 0,118	20 0,025	21 0,214	21 0,711	18 0,222	21 0,143	31 0,161	38 0,026
	a	0,955	0,905	1,000	0,975	1,000	0,829	0,870	0,950	0,789	0,882	0,975	0,786	0,929	0,778	0,857	0,839	0,974
<i>Icd-2</i>	(N)	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 0,975	21 0,881	38 0,987	27 0,926	20 0,950	19 0,895	17 0,735	20 0,975	21 0,857	21 0,881	18 0,889	21 0,929	31 0,968	38 0,974
	a	0,000	0,000	0,000	0,025	0,119	0,013	0,074	0,050	0,105	0,265	0,025	0,143	0,119	0,111	0,071	0,032	0,026
<i>Pgd-1</i>	(N)	26 0,500	19 0,605	20 0,725	18 0,639	21 0,500	20 0,675	22 0,682	19 0,711	30 0,600	16 0,563	20 0,525	20 0,775	21 0,548	19 0,658	21 0,667	27 0,648	29 0,828
	a	0,500	0,395	0,275	0,361	0,500	0,325	0,318	0,289	0,400	0,438	0,475	0,225	0,452	0,342	0,333	0,352	0,172
<i>Pgd-2</i>	(N)	26 0,404	19 0,474	20 0,350	18 0,278	21 0,405	19 0,447	22 0,409	19 0,289	30 0,283	16 0,250	20 0,350	20 0,325	21 0,310	19 0,421	21 0,476	27 0,352	29 0,379
	a	0,596	0,526	0,650	0,722	0,595	0,553	0,591	0,711	0,717	0,750	0,650	0,675	0,690	0,579	0,524	0,648	0,621
<i>Pgm-1</i>	(N)	29 0,000	38 0,013	20 0,025	20 0,000	21 0,048	19 0,158	21 0,071	20 0,075	19 0,026	17 0,118	19 0,132	19 0,184	21 0,000	39 0,090	21 0,167	30 0,050	17 0,324
	a	0,724	0,592	0,275	0,700	0,524	0,632	0,405	0,175	0,184	0,294	0,658	0,605	0,524	0,346	0,643	0,550	0,441
	b	0,276	0,395	0,700	0,300	0,429	0,211	0,524	0,750	0,789	0,588	0,211	0,476	0,564	0,190	0,400	0,235	
<i>Pgm-3</i>	(N)	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000							
	a	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
<i>Pgi-1</i>	(N)	29 0,000	37 0,000	39 0,000	41 0,000	40 0,000	38 0,000	27 0,000	20 0,000	39 0,000	17 0,000	21 0,000	27 0,000	21 0,000	39 0,013	21 0,000	20 0,000	34 0,000
	a	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,026	0,000	0,037	0,024	0,024	0,064	0,000	0,000	0,059
	c	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,090	0,000	0,037	0,048	0,026	0,000	0,000	0,015	
	d	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,900	0,885	1,000	0,926	0,929	0,897	1,000	1,000	0,926	
<i>Lap-1</i>	(N)	20 0,000	20 0,000	20 0,075	21 0,000	20 0,053	38 0,000	20 0,000	20 0,000	21 0,310	20 0,125	20 0,150	20 0,048	20 0,025	19 0,000	20 0,000	20 0,048	
	a	1,000	1,000	0,200	0,857	0,925	0,855	0,550	0,975	0,690	0,850	0,750	0,881	0,825	0,921	0,950	0,925	0,881
	b	0,000	0,000	0,725	0,143	0,075	0,092	0,450	0,025	0,000	0,025	0,100	0,071	0,150	0,079	0,050	0,075	0,071
<i>Got-1</i>	(N)	39 0,859	38 0,882	40 0,988	20 1,000	41 0,890	37 0,946	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	20 1,000	
	a	0,141	0,118	0,013	0,000	0,110	0,054	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	
<i>Est-1</i>	(N)	19 0,000	18 0,056	20 0,075	20 0,075	17 0,059	19 0,053	20 0,050	16 0,094	21 0,048	20 0,125	17 0,088	19 0,053	28 0,000	11 0,000	13 0,077	20 0,000	20 0,000
	a	0,421	0,500	0,525	0,600	0,235	0,421	0,575	0,344	0,571	0,325	0,382	0,447	0,500	0,364	0,192	0,425	0,475
	b	0,579	0,444	0,400	0,325	0,706	0,526	0,375	0,563	0,381	0,550	0,529	0,500	0,500	0,636	0,731	0,575	0,525

Tableau 2. Fréquences alléliques des 10 loci polymorphes détectés chez les 19 populations de *Rosmarinus officinalis* analysées.Table 2. Allelic frequencies of the 10 polymorphic loci detected in the 19 *Rosmarinus officinalis* populations analyzed.

Using Arithmetic Average), établi à partir de ces distances, a été construit pour l'ensemble des populations.

La corrélation entre flux de gènes et éloignement géographique des populations a été testée selon la méthode de Slatkin (1993) par le programme Genepop (Raymond & Rousset, 1995).

RÉSULTATS

1. Variabilité génétique intra-population

Pour les huit systèmes enzymatiques analysés, 13 loci ont été détectés. Dix d'entre eux (*Icd-1*, *Icd-2*, *Pgd-1*, *Pgd-2*, *Pgm-1*, *Pgm-3*, *Pgi-1*, *Lap-1*, *Got-1* et *Est-1*) se sont avérés polymorphes (tableau 2). Les loci *Adh-1*, *Pgm-2* et *Pgm-4* sont monomorphes.

Les fréquences alléliques sont variables selon les populations (tableau 2). Des allèles rares (*Pgm-3b* et *Pgi-1a*) caractérisent certaines populations. L'allèle *Pgm-3b* n'a été retrouvé que chez les populations 18 (Toujène) et 19 (Matmata), géographiquement proches (éloignées de 20 km l'une de l'autre) et appartenant à l'étage bioclimatique aride supérieur. L'allèle *Pgi-1a*, en plus des populations 18 et 19, a été rencontré chez la population 14 (Touiref).

L'allèle *Pgm-1a* n'a pas été retrouvé chez les populations 1 (Dj. Abderrahmane), 4 (Korbous), 13 (Kbouch), 18 (Toujène) et 19 (Matmata), tandis que l'allèle *Pgm-1c* est absent chez les populations 18 et 19.

L'espèce présente un niveau de diversité génétique intrapopulation élevé (tableau 3). Le nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (Ap) varie de 1,6 (population 1, Dj. Abderrahmane) à 2,2 (population 12, El Ayoun) et le nombre moyen d'allèles (Ap) pour l'ensemble des populations est de 1,85. Le pourcentage de loci polymorphes (P) est compris entre 50, (populations 1, 3, 4 et 11) et 80% (populations 9, 12, 13 et 14). Le pourcentage moyen pour toutes les populations est égal à 65,26%. Les moyennes d'hétérozygotie observée (*Ho*) et attendue (*He*) sous l'équilibre de Hardy-Weinberg sont respectivement 0,246 et 0,263.

2. Structure génétique et divergence entre les populations

Les valeurs des *F_{IS}* pour chaque locus et chaque population et leur signification (après 3800 randomisations) figurent dans les tableaux 3 et 4. Pour l'ensemble

des populations le *F_{IS}* moyen est de 0,079. Un déficit significatif en hétérozygotes caractérise les populations 3 (Béja), 4 (Korbous), 7 (El Amayem), 9 (Bargou), 13 (Kbouch), 16 (Ksar Lemsa), 18 (Toujène) (tableau 3). Le niveau d'homoygotie au niveau du groupe des populations de l'aride supérieur est plus élevé (*F_{IS}* = 0,125). Les loci, accusant un défaut d'hétérozygotie, sont *Pgm-1* (populations 18 et 19), *Pgm-2* et *Lap-1* (pour l'ensemble des populations excepté la population 14) (tableau 4). L'excès en hétérozygotie n'a été observé qu'au niveau de la population 1 (Dj Abderrahmane) (tableau 3).

Pour l'ensemble des populations la valeur de *F_{ST}* est de 0,113 (tableau 4). Elle témoigne d'un niveau de différenciation significatif, résultant de la variation des fréquences alléliques observées.

La comparaison des valeurs de *F_{ST}* entre paires de populations met en évidence des variations significatives (*P* = 0,0003 après 3420 permutations) (tableau 5), particulièrement entre paires de populations géographiquement éloignées et n'appartenant pas souvent au même étage bioclimatique. C'est le cas par exemple de tous les couples associant la population 18 ou 19 (de l'aride supérieur). Au sein de chaque groupe écologique, la différenciation génétique des populations est significative (tableau 4). Les valeurs de *F_{ST}* sont respectivement de 0,042, 0,051 et 0,114 pour les populations du semi-aride supérieur, l'aride supérieur et le sub-humide. Les populations de l'aride supérieur sont ouvertes (absence de barrières topographiques ou forestières) et peu éloignées géographiquement (20 km). Les populations du sub-humide sont distantes et trois d'entre elles (1, 2, 5) sont situées dans des forêts.

Le *F_{ST}* entre les trois groupes, englobant chacun les populations d'un même étage climatique, est de 0,109. Une structuration éco-géographique importante semble donc caractériser les populations.

La différenciation entre les groupes écologiques prises deux à deux est significative (tableau 4). Toutefois, le niveau de structuration observé entre populations appartenant à deux étages climatiques contigus est moins important (*F_{ST}* = 0,117 et 0,061¹⁾) que celui calculé entre groupes éloignés (*F_{ST}* = 0,209 ; entre le sub-humide et l'aride supérieur) (tableau 4).

La comparaison des matrices des *F_{ST}* et des distances géographiques, par le test de Mantel, pour l'ensemble des populations montre une corrélation significative entre ces deux paramètres (*r* = 0,76 ; *P* = 0,002 après 1000 permutations).

1. Les valeurs ne s'écartent pas significativement de celles calculées par la formule $F_{ST} = 1/(4Nm + 1)$ où $n = (n/(n-1))^2$ et n est le nombre des populations (Gao *et al.*, 2000) pour les petits nombres de populations.

Groupe écologique	Code Pop.	Nombre moy. individus/ population	Nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (Ap)	Pourcentage de loci polymorphes (P)	Moyenne d'hétérozygotie		$F_{IS}/pop.$
					Obs. (Ho)	Att. (He)	
<i>Sub-humide</i>	1	25,0 (2,0)	1,6 (0,2)	50	0,261 (0,116)	0,224 (0,073)	-0,168*
	2	25,1 (2,8)	1,8 (0,2)	60	0,265 (0,106)	0,246 (0,078)	-0,085
	3	23,9 (2,6)	1,9 (0,3)	50	0,192 (0,091)	0,236 (0,078)	0,188*
	4	21,8 (2,2)	1,8 (0,2)	50	0,183 (0,088)	0,221 (0,071)	0,177*
	5	24,3 (2,7)	1,8 (0,2)	60	0,252 (0,102)	0,243 (0,076)	-0,041
	Moy.	24,02 (2,46)	1,78 (0,22)	54	0,231 (0,100)	0,259 (0,075)	0,009ns
<i>Semi-aride supérieur</i>	6	28,6 (3,1)	2,1 (0,2)	70	0,268 (0,099)	0,274 (0,074)	0,022
	7	22,6 (1,0)	1,9 (0,2)	70	0,251 (0,094)	0,293 (0,077)	0,146*
	8	19,4 (0,4)	2,1 (0,2)	70	0,216 (0,076)	0,227 (0,067)	0,049
	9	23,8 (1,5)	2,1 (0,2)	80	0,610 (0,082)	0,298 (0,060)	0,128*
	10	18,0 (0,6)	2,0 (0,2)	70	0,317 (0,100)	0,294 (0,074)	-0,083
	11	19,7 (0,3)	2,0 (0,3)	50	0,256 (0,105)	0,260 (0,081)	0,014
	11	20,8 (0,3)	2,2 (0,2)	80	0,263 (0,065)	0,290 (0,065)	0,095
	13	21,4 (0,7)	2,0 (0,2)	80	0,210 (0,075)	0,276 (0,065)	0,244*
	14	22,2 (2,9)	2,1 (0,3)	80	0,271 (0,093)	0,291 (0,066)	0,070
	15	19,9 (0,8)	2,0 (0,2)	70	0,258 (0,081)	0,260 (0,069)	0,007
	16	24,7 (1,6)	1,8 (0,2)	60	0,233 (0,094)	0,275 (0,074)	0,156*
	17	26,6 (2,5)	2,1 (0,2)	60	0,241 (0,078)	0,241 (0,075)	0,003
	Moy.	22,3 (1,3)	2,03 (0,21)	70	0,254 (0,086)	0,285 (0,070)	0,085**
<i>Aride supérieur</i>	18	19,9 (0,3)	2,0 (0,2)	60	0,234 (0,072)	0,280 (0,073)	0,170*
	19	22,5 (2,1)	1,9 (0,3)	70	0,258 (0,101)	0,274 (0,079)	0,082
	Moy.	21,2 (1,2)	1,95 (0,25)	65	0,245 (0,086)	0,258 (0,076)	0,125**
Moy. pop		25,8 (1,65)	1,85 (0,22)	65,26	0,246 (0,090)	0,263 (0,073)	0,079**

Tableau 3. Nombre moyen d'allèles par locus polymorphe (Ap), pourcentage de loci polymorphes (P) et taux d'hétérozygotie observée (Ho) et attendue (He) sous l'équilibre de Hardy-Weinberg chez les 19 populations de *Rosmarinus officinalis* analysées. Les écarts types figurent entre parenthèse. $F_{IS}/pop.$: moyenne de F_{IS} par population. Moy. pop. : moyenne pour toutes les populations. Un locus est considéré polymorphe si la fréquence de l'allèle le plus fréquent ne dépasse pas 95 %. Les erreurs standard figurent entre parenthèse. * : significatif à $P < 0,05$; ** : hautement significatif à ($P < 0,01$) (après randomisations par le Jackknife).

Table 3. Mean number of alleles by polymorphic locus (Ap), percentage of loci polymorphic (P) and observed (Ho) and expected (He) heterozygosities in *Rosmarinus officinalis* populations. Standard deviations were indicated within parenthesis. $F_{IS}/pop.$: mean F_{IS} per population.

L'estimation du flux de gènes entre les populations en relation avec leur éloignement géographique par la méthode de Slatkin (1993) révèle une corrélation négative entre le \log_{10} (Nm) et le \log_{10} (distances géographiques) ($R = -0,56$, $P = 0,0005$) (fig. 2). La corrélation entre ces deux paramètres pour les populations d'un même groupe n'est significative que pour celles du sub-humide ($R = -0,72$, $P = 0,02$).

Les distances génétiques de Nei (1972) (D) entre les populations varient de 0,005 à 0,232 avec une moyenne de $D = 0,039$ (tableau 6). La plus grande valeur de D a été observée entre les populations 3 et 19 (Béja et Matmata) éloignées géographiquement l'une de l'autre ($>$

500 km). La valeur de (D), la plus faible, est notée entre les populations 1 et 2 (Dj. Abderrahmane et Dj. Ezzit) géographiquement proches et de même bioclimat.

Le dendrogramme établi à partir des distances génétiques de Nei fait ressortir, à $D = 0,120$, deux grands groupes de populations :

— le premier ensemble, constitué par dix-sept populations appartenant aux étages sub-humide et semi-aride supérieur, peut être subdivisé en deux sous groupes. Le premier est représenté par 15 populations regroupées en petits agrégats selon la proximité géographique des populations. Le deuxième sous-ensemble regroupe, les populations 3 et 7 éloignées géographiquement ;

Locus	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}
Icd-1	-0,100 (0,022) *	0,050 (0,014) **	-0,157 (0,021) ns
Icd-2	-0,061 (0,014) ns	0,046 (0,028) **	-0,112 (0,038) ns
Pgd-1	-0,483 (0,063) ns	0,032 (0,014) **	-0,532 (0,061) ns
Pgd-2	-0,262 (0,092) ns	0,013 (0,009) *	-0,279 (0,085) ns
Pgm-1	1,000 (0,000) **	0,586 (0,315) **	1,000 (0,000) **
Pgm-2	0,829 (0,042) **	0,154 (0,054) **	0,798 (0,050) **
Pgi-1	0,299 (0,139) **	0,361 (0,132) **	-0,097 (0,067) ns
Lap-1	0,809 (0,060) **	0,231 (0,122) **	0,751 (0,059) **
Got-1	0,008 (0,051) ns	0,056 (0,013) **	-0,052 (0,046) ns
Est-1	0,097 (0,067) **	0,042 (0,018) **	0,058 (0,064) ns
Total pop.	0,183 (0,213) **	0,113 (0,039) **	0,079 (0,213) **
Entre les groupes			
Sh-As-Sas	0,221 (0,211) **	0,109 (0,047) **	0,125 (0,198) **
As-Sas	0,203 (0,194) **	0,117 (0,043) **	0,097 (0,190) **
Sh-Sas	0,122 (0,239) **	0,061 (0,026) **	0,065 (0,235) **
As-Sh	0,265 (0,222) **	0,209 (0,078) **	0,071 (0,224) **
Au sein des groupes			
Sh	0,122 (0,293) **	0,114 (0,078) **	0,009 (0,290) ns
Sas	0,123 (0,223) **	0,042 (0,018) **	0,085 (0,216) **
As	0,169 (0,229) **	0,051 (0,056) **	0,125 (0,217) **

Tableau 4. *Fstat de Wright* (F_{IT} , F_{ST} , F_{IS}) (Weir & Cockerham, 1984) pour les loci analysés chez les 19 populations et pour les différents groupes écologiques. Les erreurs standard obtenues par le Jackknife sont entre parenthèse. Sh, Sas et As : populations des bioclimats sub-humide, semi-aride supérieur et aride supérieur. ns : non significatif ; * : significatif à $P < 0,05$; ** : hautement significatif à $P < 0,01$.

Table 4. *Wright Fstat* (F_{IT} , F_{ST} , F_{IS}) (Weir & Cockerham, 1984) for the analyzed loci in the 19 populations and for the different subdivisions.

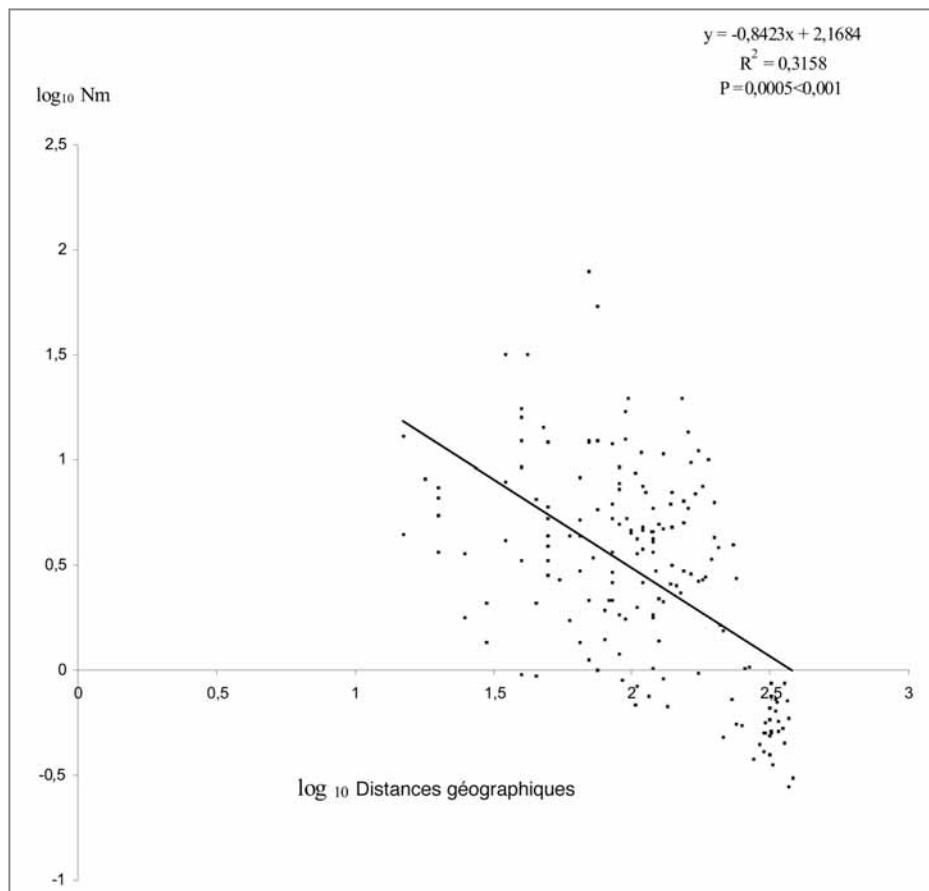


Figure 2. *log de Nm* (estimation du flux de gènes) en fonction des distances géographiques (en kilomètres) pour toutes les paires des populations.

Figure 2. Plot of the log of estimated gene flow (Nm) against the log of geographic distances (kilometers) for all pairs of populations.

	Etage bioclimatique																		
	Sub-humide									Semi-aride supérieur									
Pop	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	****	0,004	0,263*	0,032	0,014	0,016	0,111	0,120*	0,142	0,087**	0,015	0,025	0,060	0,037	0,047	0,076	0,225*	0,318**	
2	****	0,219*	0,019	0,025	0,004	0,070	0,079	0,093	0,065	0,026	0,031	0,013	0,029	0,041	0,033	0,047	0,232**	0,324**	
3		***	0,182	0,239*	0,189*	0,029	0,190	0,139**	0,173*	0,178*	0,196*	0,138*	0,167	0,230*	0,155	0,195*	0,412**	0,476**	
4		***	0,070	0,018	0,182	0,108	0,106*	0,077	0,011	0,022	0,003	0,068	0,072*	0,037	0,046	0,259**	0,354**		
5		***	0,036	0,105	0,062	0,114*	0,031	0,027	0,058	0,019	0,026	0,025	0,048	0,074	0,242*	0,330*			
6		***	0,052	0,091	0,107	0,065	0,001	-0,007	0,019	0,024	-0,003	0,011	0,012	0,203**	0,304				
7		***	0,083	0,058	0,064	0,058	0,056	0,022	0,045	0,045	0,097	0,049	0,067	0,293**	0,370**				
8		***	0,038	0,019	0,105	0,081	0,038	0,009	0,108*	0,070	0,074	0,301**	0,388**						
9		***	0,025	0,103	0,091	0,041	0,038	0,135*	0,042	0,115*	0,330**	0,400**							
10		***	0,053	0,045	0,010	0,010	0,010	0,066	0,034	0,075	0,282**	0,358**							
11		***	0,022	0,007	0,051	0,011	0,007	0,038	0,221**	0,310**									
12		***	0,018	0,021	0,013	0,018	0,005	0,192**	0,301**										
13		***	0,007	0,045	0,011	0,045	0,045	0,239**	0,323**										
14		***	0,032	0,024	0,042	0,231	0,320												
15		***	0,021	0,037	0,189*	0,294*													
16		***	0,041	0,235*	0,326*														
17		***	0,233*	0,341*															
18		***	0,051																
19		***																	

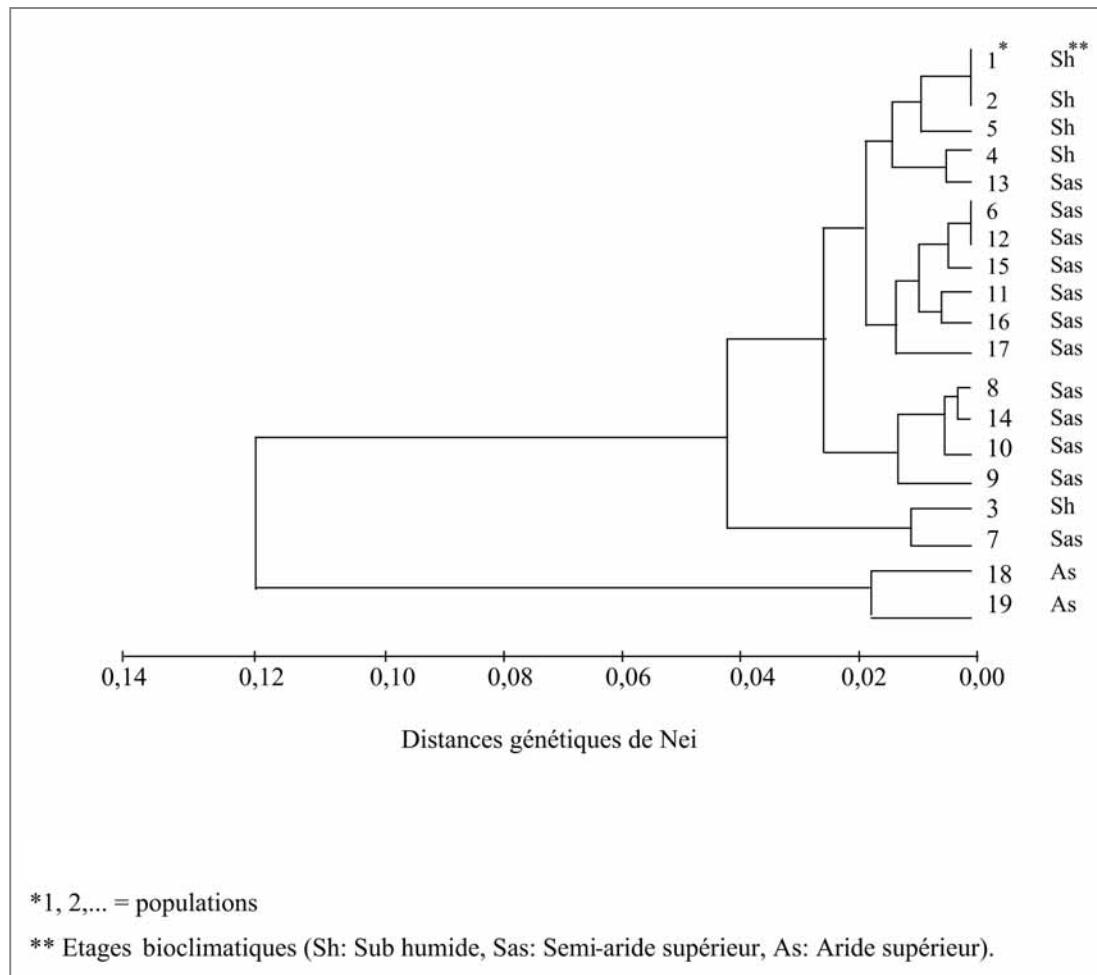
Tableau 5. Valeur de F_{ST} entre paires de populations et leur signification.

* significatif à 5% après 3 420 randomisations ; les chiffres non suivis d'astérisque ne sont pas significativement différents.

Table 5. F_{ST} value between pairs of populations and their signification.

Figure 3. Dendrogramme établi à partir des distances génétiques de Nei (1972) pour l'ensemble des populations analysées.

Figure 3. Cluster analysis based on Nei's (1972) genetic distances for all analyzed populations.



— le second groupe est formé par les populations 18 et 19 de l'étage bioclimatique aride supérieur. La distance géographique minimale séparant les populations de ce groupe de celles du premier est de 230 km.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'analyse du polymorphisme isoenzymatique chez le romarin, en Tunisie, révèle un niveau de variabilité intra-population aussi élevé que celui rapporté chez de nombreuses herbacées, allogames, pérennes et à large aire de répartition (Hamrick & Godt, 1989 ; Tarayre & Thompson, 1996 ; Gitzendanner & Soltis, 2000). Le nombre d'allèles par locus polymorphe est de 1,85 et le pourcentage de loci polymorphes est de 65,26%. La fréquence des loci détectés varie selon les populations. Des allèles particuliers *Pgm-3b* et *Pgi-1a*, à des fréquences élevées, ont été détectés chez deux populations (18 et 19)

de l'aride supérieur. La présence de ces allèles, pourrait être corrélée à l'adaptation de ces populations aux conditions environnementales locales (températures estivales élevées, écarts thermiques importants, insuffisance et irrégularité de la pluviométrie, sols squelettiques). En outre, ces deux populations, très dégradées (sols très érodés par l'érosion hydrique et éolienne) sont situées en limite d'aire de répartition de l'espèce et diffèrent des autres par la morphologie de la fleur (corolle pourpre, étamines très saillantes) et des feuilles (réduites et grisâtres) (Khiari & Boussaid, 2000b).

Le niveau élevé de la variabilité intra-population, en dépit de la prédominance de la multiplication végétative de l'espèce résulterait d'une forte hétérogénéité des individus de la population de départ associée ou non à un apport exogène de nouveaux génotypes via une dispersion de graines à partir de populations adjacentes (Ellstrand & Roose, 1987 ; Hamrick & Godt, 1989 ; Mc Lellan *et al.*, 1997 ; Sarthou *et al.*, 2001). Chez les populations de romarin la régénération, à partir de semences,

Etage bioclimatique																			
Pop	Sub-humide							Semi-aride supérieur							Aride supérieur				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
1	****																		
2	0,005	****																	
3	0,087	0,073	****																
4	0,013	0,010	0,058	****															
5	0,008	0,011	0,082	0,024	****														
6	0,009	0,077	0,066	0,011	0,016	****													
7	0,039	0,027	0,016	0,020	0,039	0,022	****												
8	0,036	0,024	0,060	0,033	0,021	0,032	0,031	****											
9	0,050	0,035	0,051	0,038	0,042	0,041	0,026	0,018	****										
10	0,030	0,025	0,062	0,028	0,015	0,026	0,028	0,012	0,016	****									
11	0,009	0,013	0,061	0,009	0,014	0,007	0,025	0,035	0,040	0,023	****								
12	0,020	0,015	0,071	0,013	0,024	0,005	0,025	0,030	0,037	0,022	0,014	****							
13	0,012	0,010	0,048	0,008	0,012	0,012	0,014	0,017	0,020	0,011	0,009	0,014	****						
14	0,022	0,014	0,061	0,026	0,014	0,014	0,022	0,010	0,020	0,011	0,022	0,014	0,010	****					
15	0,015	0,017	0,082	0,026	0,013	0,006	0,037	0,036	0,052	0,027	0,010	0,011	0,021	0,017	****				
16	0,018	0,015	0,055	0,016	0,020	0,009	0,022	0,026	0,020	0,017	0,009	0,012	0,010	0,014	0,012	****			
17	0,024	0,017	0,064	0,017	0,025	0,009	0,026	0,024	0,041	0,027	0,016	0,008	0,019	0,018	0,016	0,017	****		
18	0,079	0,086	0,180	0,092	0,087	0,076	0,126	0,117	0,148	0,120	0,084	0,075	0,096	0,095	0,071	0,096	0,083	****	
19	0,123	0,133	0,232	0,142	0,130	0,127	0,177	0,169	0,197	0,167	0,128	0,131	0,142	0,144	0,119	0,146	0,138	0,023	

Tableau 6. Distances génétiques de Nei (1972) pour l'ensemble des populations de *Rosmarinus officinalis* analysées.
 Table 6. Nei's (1972) genetic distances calculated among the analyzed populations of *Rosmarinus officinalis*.

est très faible voire absente dans la presque totalité des sites. L'installation à l'intérieur des populations d'individus nouveaux à partir de semences est limitée par des facteurs faisant intervenir des mécanismes complexes de la reproduction sexuée (dégénérescence des embryons au cours de la maturation des nucules), et probablement environnementaux (dégradation du substrat, conditions défavorables à la germination et au développement des plantules). En dépit de cette faible installation, les populations contiennent un niveau appréciable de polymorphisme. Des analyses complémentaires sur la biologie de la reproduction (pollinisations libres, auto et allopollinisations artificielles, sauvetage *in vitro* d'embryons,...) et l'évaluation de la proportion des individus issus de germinations par population permettraient sans doute de mieux expliquer la diversité génétique intra-population.

Pour la majorité des populations et pour l'ensemble des loci, une conformité par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg est observée. L'écart à l'équilibre de Hardy-Weinberg par déficit d'hétérozygotes, constaté au niveau de sept populations (3, 4, 7, 9, 13, 16 et 18), ne peut être dû uniquement à la prédominance d'individus issus de la propagation végétative ou à un défaut d'échantillonnage. Il peut être aussi expliqué par l'existence, conjointement à l'allogamie, d'une autogamie (ou de géitonogamie) potentielle chez l'espèce. En effet, chez toutes les populations analysées, nous avons constaté que les polliniseurs restent longtemps sur le même individu et visitent de nombreuses inflorescences de la même plante, ce qui peut favoriser une autogamie et/ou une géinotogamie. L'homozygotie élevée ($F_{IS} = 0,125$) dans l'étage aride supérieur résulterait du niveau élevé de dégradation de

ces populations, l'irrégularité de la floraison et l'absence d'individus régénérées à partir de semences.

Une différenciation substantielle entre les populations est observée. La valeur du F_{ST} calculée pour l'ensemble des loci polymorphes et pour l'ensemble des populations est de 0,113. Les populations appartenant à un même étage bioclimatique manifestent des degrés de différenciation variables. Les valeurs de F_{ST} entre les populations de l'aride supérieur et du semi aride supérieur sont respectivement de 0,051 et 0,042. La différenciation des populations de l'étage sub-humide est relativement plus importante ($F_{ST} = 0,144$). Le romarin, au niveau de cet étage, se développe souvent sous des forêts de pin d'Alep séparées par des Djebels à végétation dégradée. Les populations appartenant à des étages séparés (populations du sub-humide et de l'aride supérieur) présentent une différenciation génétique plus importante que celle observée entre étages bioclimatiques contigus et proches géographiquement.

De nombreux facteurs, tels que des variations climatiques, les pressions anthropiques influencent la différenciation génétique des populations (Karron, 1987 ; Hamrick & Godt, 1989 ; Holsinger & Gottlieb, 1991 ; Ellstrand & Elan, 1993 ; Gitzendanner & Soltis, 2000). Chez le romarin, la structuration des populations ne résulte pas uniquement de leur éloignement géographique (limitant les flux des gènes) dû à la destruction des habitats intermédiaires sous l'influence des fluctuations climatiques anciennes qui ont affecté la disparition de forêts abritant le romarin (Le Houérou, 1969 ; Le Floc'h, 1995 ; Le Houérou & Le Floc'h, 1995) ou des activités humaines (sur exploitation des nappes) amorcées depuis des centaines d'années. Elle devrait être également attribuée aux facteurs écologiques, corrélées aux distances géographiques, définissant les différents sites (proches ou distants) et influençant le développement des individus. En effet, la nature asynchrone de la floraison qui s'opère plus ou moins précocement selon les étages bioclimatiques (et/ou son absence durant de longues périodes de sécheresse pour les populations de l'aride supérieur et du semi aride supérieur) limite les flux génétiques entre les populations. Toutefois, les facteurs écologiques utilisés dans notre étude (pluviométrie annuelle et écarts entre température maximale et minimale) ne peuvent définir à eux seuls les conditions réelles régissant le développement des individus. D'autres facteurs physiques (évapotranspiration potentielle, répartition saisonnière et régime de la pluviosité...) et édaphiques en relation avec l'isolement géographique des populations devraient être pris en considération pour mieux appréhender cette différenciation.

Les distances génétiques de Nei (1972) sont faibles (0,005 à 0,232) ; elles restent dans la gamme des valeurs rapportées pour des populations conspécifiques (Hamrick & Godt, 1989 ; Bartlett *et al.*, 2002). La distance moyenne est de 0,039, ce qui témoignerait d'une faible hétérogénéité génétique entre les populations. Les distances les plus faibles ont été observées entre les populations proches géographiquement et souvent situées dans le même étage climatique

La forte structuration des populations de romarin et leur faible divergence génétique témoigneraient de leur isolation récente sous l'influence des pressions anthropiques et des facteurs climatiques (et/ou édaphiques) caractérisant les sites. La conservation *in situ* ou *ex situ* de l'espèce devrait tenir compte de facteurs biologiques (potentialités de la reproduction sexuée et végétative de l'espèce, taille des populations) et environnementaux (climatiques, édaphiques et activités humaines) caractérisant chaque groupe. La situation de nombreuses populations, celles de l'aride supérieur notamment, est précaire car les habitats de ces populations sont très dégradés. La multiplication végétative du romarin est faible dans ce cas, et la floraison est épisodique. La conservation *in situ* de ces populations, à allèles rares, est prioritaire. Le reboisement à l'aide d'essences forestières (*Pinus halepensis* et *Juniperus phoenicea*) et la limitation des collectes contribuerait à la réhabilitation des sites. La transplantation d'individus, issus de boutures prélevés sur des plantes au sein de ces populations, devrait contribuer au maintien de ces dernières.

La conservation *ex situ* de l'espèce devrait passer par la collecte d'un maximum d'individus à l'intérieur des populations et leur multiplication à partir de boutures dans des « parcs à clones ». La conservation à partir des semences ne peut être envisagée pour le moment, vu le faible taux de production de semence viables. Des analyses supplémentaires (sauvetage d'embryons par culture *in vitro*, allo et autopollinisation artificielle, fertilité du gamétophyte femelle) devraient amener à des informations dans ce domaine.

Le polymorphisme isoenzymatique révélé par cette étude peut masquer des variations génétiques et/ou physiologiques qui correspondraient à des adaptations particulières. Des analyses du polymorphisme moléculaire (RAPD, AFLP, microsatellites,...) combinées à des analyses sur la biologie florale, le comportement des polliniseurs et l'installation des individus à partir de semences à l'intérieur des populations affineraient nos conclusions sur la diversité génétique du romarin et les possibilités d'une conservation durable de l'espèce.

Bibliographie

- BARTLETT E., NOVAK S.J. & MACK R. N., 2002. GENETIC VARIATION IN *Bromus tectorum* (Poaceae): differentiation in the Eastern United States. *Am. J. Bot.*, 89 : 602-612.
- Ben M'hamed M., 1992. *Parcours et forêts de l'Afrique du Nord*. Programme Ceinture Verte, Edit. ALESCO, Tunisie, 280 p.
- Bortoli L., Gounot M. & Jacquinot J.-C., 1969. Climatologie et bioclimatologie de la Tunisie septentrionale. *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr. Tunisie*, 42 : 1-235.
- Elistrand N.C. & Roose M.L., 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *Am. J. Bot.*, 74 : 123-131.
- Elistrand N.C. & Elan D.R., 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 24 : 17-242.
- Emberger L., 1966. Une classification biogéographique des climats. *Recherches et Travaux des Laboratoires de Géologie, Botanique et Zoologie, Faculté des Sciences Montpellier (France)*, 7 : 1-43.
- Gao L.Z., Ge S. & Hong D.Y., 2000. Low levels of genetic diversity within populations and high differentiation among populations of wild Rice (*Oryza granulata*) Nees et Arn. ex Watt. from China. *Intern. J. Plant Sci.*, 161 : 691-697.
- Ge S.D.Z., Wang H.Q. & Rao Y., 1997. Allozyme variation in *Ophiopogon xylorrhizus*, an extreme endemic species of Yunan, China. *Conserv. Biol.*, 11 : 562-565.
- Gitzendamer M.A. & Soltis P.S., 2000. Pattern of genetic variation in rare widespread congeners. *Am. J. Bot.*, 87 : 783-792.
- Goudet J., 2002. *FSTAT, a computer program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3)*.
- GRANGER R., PASSET J. & ARBOUSSET G., 1973. L'HUILE ESSENTE DE *Rosmarinus officinalis*. Influence des facteurs écologiques et industriels. *Parf. Cosm. Sav.*, 3 : 307-312.
- Hamrick J.L. & Godt M.J., 1989. Allozyme diversity in plant species. In : Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. & Weir B.S. (eds.), *Plant population genetics, breeding and genetic resources*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass. pp 43-63.
- Hannan G.L. & Orlick M.W., 2000. Isozyme diversity in *Iris cristata* and the threatened glacial endemic *I. lacustris* (Iridaceae). *Am. J. Bot.*, 87 : 153-168.
- Holsinger K.E. & Gottlieb L.D., 1991. Conservation of rare and endangered plants: principles and prospects. In : Falk D.A. & Holsinger K.E. (eds.), *Genetic and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York, pp. 195-208.
- Inatani R., Nkhatani N., Fuwa H. & Seto H., 1982. Structure of new antioxydative phenolic diterpenes from *Rosmarinus officinalis* L., *Agric. Biol. Chem.*, 46: 1661-1666.
- Karron J.D., 1987. A comparison of levels of genetic polymorphism and self compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners. *Evol. Ecol.*, 1 : 283-292.
- KHIARI D., MANAI M., BEN FADHEL N., CHEMLI R. & BOUSSAID M., 1998. MORPHOLOGICAL FLOWER PIGMENTATION AND BIOLOGICAL PROPERTIES ANALYSIS IN TUNISIAN ROSEMARY POPULATIONS. *1st International meeting of aromatic and medicinal Mediterranean plants*. Conimbriga (Portugal, 1998), pp. 24-26.
- Khiari D. & Boussaid M., 2000a. Analyse de la pigmentation florale chez le romarin. *Revue de l'INAT, Tunisie*, 15 : 101-108.
- Khiari D. & Boussaid M., 2000b. Diversité phénotypique de quelques populations de romarin (*Rosmarinus officinalis* L.) en Tunisie. *Tropicultura*, 18 : 203-207.
- Le Floc'h E., 1983. *Contribution à une étude ethnobotanique de la flore tunisienne*. Edit. I.O.R Tunisie, 542 p.
- Le Floc'h E., 1995. Les écosystèmes des zones arides du Nord de l'Afrique : orientations pour l'établissement d'un réseau de Réserves de Biosphère. In : *Essai de synthèse sur la végétation et la phytoécologie tunisiennes*. Vol. 5 et 6. Edit. I.O.R Tunisie, pp. 490-507.
- Le Houérou H.N., 1969. La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, en Algérie et la Libye). *Ann. Inst. Nat. Rech. Agr. Tunisie*, 42 : 1-642.
- Le Houérou H.N. & Le Floc'h E., 1995. La végétation de la Tunisie centrale et méridionale : flore et dynamique à long terme de la végétation tunisienne. In : *Essai de synthèse sur la végétation et la phytoécologie tunisiennes*. Vol. 2 et 3. Edit. I.O.R. Tunisie, pp. 355-388.
- Manly B.J.F., 1985. *The statistics of natural selection*. Chapman and Hall, London.
- McLellan A.J., Prati D., Kaltz O. & Schmid B., 1997. Structure and analysis of phenotypic and genetic variation in clonal plants. In : Kroon H. & Groenendal J. (eds.), *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 185-210.
- Nei M., 1972. GENETIC DISTANCE BETWEEN POPULATIONS. *Am. Nat.*, 106 : 68-80.
- PERNÈS J., 1984. *Gestion des ressources génétiques des plantes*, tome II. Edit. Lavoisier Tech. et Doc., Paris, 346 p.
- Pottier-Alapetite G., 1979. *Flore de la Tunisie, Angiospermes dicotylédones. Apétales- Dialypétales*. I.O.R. Tunisie, 654 p.
- Raymond M. & Rousset F., 1995. GENEPOL (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity*, 86 : 248-249.
- SARTHOU P.S., SAMADI S. & DUBAYLE M., 2001. GENETIC STRUCTURE OF THE SAXICOLE *Pitcairnia geyskesii* (Bromeliaceae) on inselbergs in French Guiana. *Am. J. Bot.*, 88 : 861- 868.
- SLATKIN M., 1993. ISOLATION BY DISTANCE IN EQUILIBRIUM AND NON-EQUILIBRIUM POPULATIONS. *Evolution*, 47 : 264-279.
- Soltis D.E., Hauffler C.H., Darlow D.C. & Gastony G.J., 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *Am. Fern J.*, 63 : 9-27.

- Soltis P.S., Soltis D.E., Tucker T.L. & Lang F.A., 1992. Allozyme variability is absent in the narrow endemic *Bensonialla oregana* (Saxifragaceae). *Conserv. Biol.*, 6 : 131-134.
- Stuber C.W., Goodman M.M. & Johnson F.M., 1977. Genetic control and racial variation of β -glucosidase isozymes in Maize (*Zea mays*). *Biochem. Genet.*, 15 : 383-394.
- Svoboda K.P. & Deans S.G., 1992. A study of variability of Rosmary and sage and their volatile oils on the British market: the antioxidoative properties. *Flavour and Fragrance Journal*, 7 : 81-87.
- Swofford D.L. & Selander R.B., 1981. Biosys-1: A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Illinois Natural History Survey, Champaign, IL, USA.
- Tarayre M. & Thompson J.D., 1996. Population genetic structure of the gynodioecious *Thymus vulgaris* (Labiatae) in Southern France. *J. Evol. Biol.*, 10 : 157-174.
- Weir B.S. & Cockerham C.C., 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, 38 : 1358-1370.
- Wendel J.F. & Weeden N.F., 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In : D.E. Soltis & P.S. Soltis (eds.), *Isozymes in plant biology*. Discorides Press, Portland, Oregon, USA, pp. 5-45.
- Wright S., 1951. The genetic structure of populations. *Annals of Eugenics*, 15 : 323-354.
- Zaouali Y., Ben Fadhel N. & Boussaid M., 2003. Diversité génétique des populations naturelles de l'*Argyrolobium uniflorum* Jaub. et Spach. (Fabaceae) en Tunisie. *Ecol. Medit.*, 28 : 23-37.

Notice de la carte de la végétation du Parc national du Mercantour au 1/100 000

Répartition des séries dynamiques de la végétation dans le contexte biogéographique des Alpes-Maritimes et de la Haute-Provence

Marcel Barbero

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP, UMR CNRS 6116), université d'Aix-Marseille III,
Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, case 461, F-13397 Marseille cedex 20, France

217

Résumé

L'auteur présente les principales séries de végétation du Parc national du Mercantour (Alpes-Maritimes), en insistant sur leurs relations avec les facteurs bioclimatiques et géopédologiques. Il évalue dans une deuxième partie les tendances sylvigénétiques préforestières ou potentielles qui s'organisent autour des patrons dynamiques spatiaux. Cet aspect concerne plus particulièrement les résineux (pin sylvestre, pin à crochets, mélèze,...). Enfin, les listes des espèces végétales « patrimoniales » et des endémiques des Alpes maritimes et ligures sont présentées en fonction des étages de végétation.

Mots-clés

Dynamique de la végétation, forêts de montagne, phytogéographie, Alpes maritimes et ligures, Mercantour, rare plants

Abstract

The author indicates the main vegetation series of the Mercantour National Park (Maritime Alps), and the relationships between these vegetation units and the bioclimatic and pedological parameters. In a second part, an evaluation of the sylvigenetic tendencies is performed, notably for the preforests and the potential plant communities. This approach is focused on the coniferous forests dominated by Pinus sylvestris, Pinus uncinata or Larix decidua. Finally, a checklist of the plant species with a « patrimonial » value and of the endemics from Maritime and Ligurian Alps is provided, in relation to vegetation levels.

Key-words

Vegetation dynamics, mountain forests, phytogeography, Maritime and Ligurian Alps, Mercantour, plantes rares

Ce travail constitue la notice explicative de la « Carte de la végétation du parc national du Mercantour au 1/100 000 ; répartition des séries dynamiques de la végétation dans le contexte biogéographique des Alpes-Maritimes et de la Haute-Provence » réalisée par M. Barbero, J. Claudin, A. Lacoste et P. Ozenda et éditée en 1988 par le Parc national du Mercantour.

INTRODUCTION

Une « série de végétation » représente l'ensemble des groupements végétaux se succédant, dans une même zone climatique et en fonction de caractéristiques édaphiques écologiques stationnelles, depuis des stades de pelouses jusqu'à un ou plusieurs stades forestiers d'équilibre, représentés par un groupement forestier qualifié de « potentiel ».

Les cartographies des différents stades de la succession « pelouses – fruticées – forêts » constituent un moyen commode de représentation de la dynamique spatiale de la végétation. Mais, très souvent, des groupements intermédiaires très hétérogènes produisent des structures de transition qu'il est très difficile de distinguer à l'échelle de la carte. Un approfondissement particulier a cependant été recherché dans ce travail au niveau de la représentation des stades forestiers avec la distinction de deux groupes :

♦ Les ensembles préforestiers représentant des structures transitoires de la dynamique forestière, destinés à être remplacés par les essences potentielles. Participant à ces groupements la plupart des conifères des modèles expansionnistes :

- une partie des pinèdes de pin d'Alep à l'étage méditerranéen,
- le pin sylvestre aux étages supraméditerranéen et montagnard *sensu lato*,
- les peuplements de mélèze aux étages montagnard et subalpin.

♦ Les ensembles forestiers potentiels peuvent être encore constitués par des essences expansionnistes comme le pin sylvestre et le mélèze (dans des situations de stress climatique : aire de continentalité, climat méditerranéo-montagnard d'adret, d'altitude), mais aussi par des essences caducifoliées (chêne, hêtre) ou des conifères plus exigeants quant à leur écologie (sapin, épicea, pin de montagne s.l. ou arole).

Il faut également noter que le groupement potentiel est caractérisé par une composition floristique relativement stable traduisant des conditions écologiques peu variables. Pour une même composition floristique, l'essence forestière peut être différente. Le cas le plus commun est celui de la hêtraie-sapinière avec ses types à sapin, à hêtre ou plus rarement à sycomore (Piémont), de la pessière-sapinière avec ses types à sapin et à épicea et surtout de la série du pin cembro et du mélèze avec ses types à mélèze, arole, pin à crochets, pin mugho.

Dans ce travail, le terme de « faciès » a été généralement employé pour regrouper à la fois les stades transi-

toires de séries et aussi les stades potentiels lorsqu'il s'agit de séries multiformes.

La représentation cartographique des peuplements forestiers aux stades de « séries potentielles », beaucoup plus nombreux que les climax forestiers, se justifie d'autant plus :

- que l'expression locale des facteurs topographiques, de l'exposition et de la nature des roches, conduisent à des pédogenèses très différentes, dans l'espace et dans le temps, dans des zones soumises aux mêmes caractéristiques climatiques générales ; ce qui a pour conséquence d'accentuer la diversité ;
- que les études diachroniques, actuellement en cours sur l'ensemble des Alpes maritimes, montrent qu'une partie des groupements forestiers, considérés comme potentiels il y a 20 à 30 ans, sont en transformation, avec même dans certains cas des substitutions d'essences (remplacement, par exemple, d'une partie des pinèdes de pin sylvestre et des peuplements de mélèze par des essences plus exigeantes comme le sapin, l'épicéa, et l'arole).
- qu'une bonne partie des forêts fruitières (comme les châtaigneraies) et des forêts parcourues (comme les mélizins) sont en abandon d'usages. Seule une étude floristique approfondie de leurs structures permet de définir quelques tendances qui sous-tendent la dynamique générale de ces formations.
- qu'enfin beaucoup de systèmes préforestiers sont très jeunes (30 à 50 ans) et résultent d'une colonisation, plus ou moins rapide, de parcelles d'anciennes cultures sur terrasses ou de parcours dans des zones généralement colonisées par les espèces de fruticées.

La rapidité de la sylvigénèse dans les Alpes maritimes, en relation avec les abandons d'usage permet de dégager des tendances phytodynamiques importantes :

- développement de l'ostrya et du chêne pubescent dans l'étage supraméditerranéen,
- développement du sapin et de l'épicéa à l'étage montagnard mésophile et ainsi que dans une partie du subalpin, développement du pin sylvestre sur les adrets xérophiles,
- développement de l'arole dans le subalpin supérieur.

Il est donc certain, qu'en l'absence de perturbation, la végétation a tendance à retrouver les grandes zonations qui étaient celles du Subboréal tardif (1500-800 av. J.-C.) :

- développement de chênaies mixtes au collinéen : aujourd'hui beaucoup de chênaies piémontaises fraîches et abandonnées sont envahies par *Tilia cordata*, *Ulmus montana*, *Acer div.sp.* ;
- développement de sapinières entre 600 et 1600 m d'altitude : une partie des pinèdes de pin sylvestre se sont étendues aux dépens du sapin ;
- présence au subalpin, vers 1800 m jusqu'à 2200-2300 m, de sapinières surmontées par le pin cembro. L'extension subalpine du sapin, ainsi que celle de l'arole, est en cours au nord du Mercantour.

Ce sont les agressions au Subatlantique ancien, à l'âge du fer entre 800 et 0 avant J.-C., qui ont eu raison d'une bonne partie des sapinières montagnardes :

- développement du pin sylvestre au sud, de la chaîne et du hêtre au nord,
- développement de l'épicéa sur le sapin dans les parties les plus continentales des vallées (Ubaye, Haute-Tinée, Haute-Stura) à la faveur de la dégradation,
- intensification de l'exploitation pastorale qui abaisse la limite des forêts, morcelle la cembraie et facilite l'extension du mélèze jusqu'à y compris dans l'étage montagnard.

Il faut préciser qu'au Préboréal, le pin sylvestre jouait un rôle très important sur tous les massifs des Alpes maritimes. Durant les glaciations, les avant postes préalpins, non englacés, constituaient des zones refuge où se trouvaient en mélange les éléments steppiques, présteppiques et méditerranéens. Ces éléments ont participé, à partir du Préboréal (entre 8200 et 6200 av. J.-C.), à la recolonisation forestière des principales vallées libérées par les glaciers.

DESCRIPTION DES SÉRIES DE VÉGÉTATION

Dans la zone étudiée la variété des terrains, des substrats et des climats, comme la richesse de la flore, entraînent une complexité extrême de la végétation. Nous ne reprendrons pas, ici, l'analyse détaillée de toutes les séries de végétation décrites et nous renverrons, en particulier pour les principaux groupements végétaux participant aux différents stades de ces séries, aux notices successives des cartes de Viève-Cuneo, Nice et Castellane où figure un index détaillé, pour chaque série, des groupements connus avec, pour chacun d'eux, les références précises se rapportant à la bibliographie citée en fin de notice.

Nous insisterons sur la place et le rôle des principales essences forestières lorsqu'elles participent à des forêts potentielles ou à des stades préforestiers. Nous mettrons en relief les influences biogéographiques majeures qui se manifestent au sein des principaux ensembles dynamiques. Par contre, nous développerons plus en détail les séries propres à la carte au 1/100 000 de Barcelonnette qui fait ici l'objet d'une étude originale.

1. ÉTAGE MÉDITERRANÉEN

Dans les Alpes maritimes, cet étage est connu par de nombreux travaux phytosociologiques, notamment ceux de R. Loisel (1968, 1976) et de O. de Bolos (1970), et cartographiques de P. Ozenda (1962, 1966), M. Barbero,

G. Bono et G.-P. Mondino (1973). Trois séries principales sont représentées.

1.1. La série du pin d'Alep

Elle occupe les bassins de la Roya, des Paillons et du Var où elle s'étire sur les adrets calcaires et marneux jusqu'autour de 400 m.

- ° Le groupement arborescent potentiel est une pineraie (*Quercopinetum halepense*) dans laquelle le chêne vert (en extension continue depuis le début du siècle dans les Alpes maritimes (1908 : 5307 ha, 1977 : 10125 ha, 1986 - et malgré les incendies - 10809 ha) est subordonné ; se rencontrent comme principales caractéristiques : *Pistacia lentiscus*, *Myrtus communis*, *Phillyrea angustifolia*, *Smilax aspera* var. *mauretanica*, *Arisarum vulgare*, *Simethis mattiazzii*. Le pin mésogén constitue de fréquents faciès, surtout sur calcaires dolomitiques .
- ° Les fruticées hautes sur sols calcimorphes sont à base de romarin, *Calicotome spinosa*, *Rhamnus alaternus*, *Pistacia lentiscus* et sur sols siliceux à *Erica arborea*, *Erica scoparia* tandis que les pelouses à chaméphytes montrent : *Dorycnium pentaphyllum*, *Euphorbia spinosa*, *Thymus vulgaris*, *Helichrysum stoechas*, *Staelina dubia*.
- ° Les pelouses elles-mêmes sont constituées, sur calcaire par *Melica ciliata* subsp. *magnolii*, *Trigonella monspeliaca*, *Hyparrhenia hirta*, *Andropogon distachyos*, et sur silice par les acidophiles annuelles *Tuberaria guttata*, *Bromus div.sp.*, *Vulpia div.sp.*, *Trifolium div.sp.*, *Medicago div.sp.*

L'occupation agricole du sol a été très forte sur ce territoire jusqu'après la première guerre mondiale avec des oliveraies, des vignobles et des cultures maraîchères et florales.

1.2. La série du chêne vert et du genévrier de Phénicie

Elle est très polymorphe et caractérisée sur la zone cartographiée par deux sous-séries :

- 1.2.1. La sous-série rupicole où domine le genévrier de Phénicie dont les peuplements se développent entre 200 et 1000 m environ. Elle se rencontre surtout sur calcaire mais pénètre aussi sur substrats gréseux et pélitiques (Roya, Var, Cians) et même sur roches gneissiques comme dans la Tinée vers St-Sauveur et Mollières où elle se développe en association avec des espèces comme *Erica arborea* et *Juniperus thurifera* (se rencontre dans cette partie de la vallée la rarissime ptéridophyte *Notholaena marantae*).

Dans les brousses à genévrier de Phénicie sont associés le buis, l'alaterne, le turbith (*Globularia alypum*), le lenticisque, le térébinthe.

De nombreuses espèces endémiques des Alpes maritimes caractérisent ce niveau : *Saxifraga cochlearis*, *Ballota*

frutescens, *Potentilla saxifraga*, *Primula allionii*, *Centaurea procumbens*, etc.

- **1.2.2. La sous-série normale.** Elle est indifférente au substrat et réunit les taillis de chêne vert très morcelés sur le territoire cartographié, mais surtout bien développés dans la partie occidentale des Alpes maritimes.

Deux types sont distingués qui répondent aux affinités biogéographiques des groupements potentiels dont la dégradation donne lieu à de belles pinèdes de pin d'Alep :

- un faciès occidental constitué par des taillis de chêne vert à *Phillyrea latifolia*, *Ruscus aculeatus*, *Rubia peregrina*, *Rosa sempervirens* et qui marque la limite vers l'est de peuplements de chênesverts bien développés entre la Catalogne et la Provence (diverses structures du *Quercetum ilicis*) ;
- un faciès oriental où les feuillus sont largement présents avec *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus*, associés à *Hippocratea emerus* subsp. *emeroides*, *Cytisophyllum sessilifolium* et représentant la limite occidentale des forêts sclérophylles méso-xérophiles bien développées entre la vallée du Var et l'Adriatique (*Orno-Quercetum ilicis*) ;
- les fruticées de dégradation sont constituées par *Rosmarinus officinalis*, *Cistus albidus*, *Pistacia terebinthus*, *Jasminum fruticans*, *Juniperus oxycedrus* ;
- les pelouses sont dominées par *Brachypodium pinnatum*, *Brachypodium retusum*, *Bituminaria bituminosa*, *Dianthus balbisii*.

1.3. La série méditerranéenne du chêne pubescent

Elle relaie en altitude, entre 300 et 700 m environ, les séries du chêne vert et du genévrier de Phénicie et celle du pin d'Alep. Cette série pénètre très en amont dans les vallées du Var, de la Vésubie, de la Tinée et de la Roya.

Au stade potentiel, elle est caractérisée par *Lathyrus latifolius*, *Cephalanthera div. sp.*, *Tanacetum corymbosum* (*Lathyro-Quercetum pubescens*) auxquels sont associés des éléments sclérophylles : *Rubia peregrina*, *Ruscus aculeatus*, *Phillyrea latifolia* et *Phillyrea angustifolia*, *Viburnum tinus*. Cette série et ses différents faciès à pin d'Alep, à pin mésogéen, se dégradent en des fruticées à *Spartium junceum* sur calcaires et sur sols siliceux à *Erica arborea*, *Erica scoparia*, *Calluna vulgaris*.

Les pelouses sont à base de *Brachypodium pinnatum* et *Brachypodium phoenicoides*.

1.4. Groupements spécialisés : la série du peuplier blanc

Elle est présente à l'état de quelques lambeaux, dans la vallée du Var où elle a été largement affectée par les

aménagements importants réalisés là (réseau routier, carrières, gravières, zones d'entreprises).

Le groupement potentiel est une peupleraie à *Populus alba*, *Populus nigra*, *Salix alba*, *Ulmus minor* (*Populetum albae*). Dans les parties les plus fraîches se développe l'aulne glutineux.

Ces forêts riveraines discontinues jouxtent des pelouses à *Arrhenatherum elatius*, *Calamagrostis epigejos*, *Prunella grandiflora*, *Gaudinia fragilis*, *Anthriscus sylvestris* (*Gaudinio-Arrhenatheretum*).

2. ÉTAGE COLLINÉEN SUPRA-MÉDITERRANÉEN

Au sein de cet étage, les influences nord-ouest méditerranéennes et nord-est méditerranéennes s'expriment au niveau du tapis végétal avec le développement de quatre séries de végétation dont trois ont des affinités méditerranéennes orientales :

- La première correspond à la série occidentale du chêne pubescent dont les forêts potentielles s'encartent dans le *Buxo-Quercion*.
- Les trois autres sont successivement : la série orientale du chêne pubescent, la série du chêne chevelu et la série de l'ostrya dont les forêts potentielles appartiennent à l'*Ostryo-Carpinion*.

2.1. La série occidentale du chêne pubescent

Elle se rencontre dans toute la vallée du Verdon, dans le Var, la Tinée, la Vésubie. Elle est, par contre, plus morcelée en Roya (Bendola de Saorge) où la série orientale est déjà développée et en Piémont méridional où elle apparaît encore en Valle Grana et, plus au nord du territoire cartographié, en Valle Maira. Son amplitude altitudinale très large, surtout dans la partie occidentale du territoire cartographié, entre 700 et 1 100 parfois 1 300 m, a permis de distinguer deux sous-séries :

- **2.1.1. une sous-série inférieure** où s'infiltrent les éléments thermophiles méditerranéens : *Juniperus oxycedrus*, *Rhamnus alaternus*, *Phillyrea latifolia*, *Juniperus phoenicea* ;
- **2.1.2. une sous-série normale** où le genévrier thurifère peut se développer en faciès importants (Verdon, Maira, Tinée).

La forêt potentielle est une chênaie pubescente à buis (*Buxo-Quercetum pubescens*) dans la strate arborescente de laquelle participent *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*, *Acer monspessulanum*. Cette formation se présente généralement en taillis mais, dans les quelques futaies encore en

place, apparaissent des espèces nettement plus méso-philes : *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia platyphyllos* ; sur marnes se développent dans la série d'importants faciès à tremble (vallées du Var et du Verdon, par exemple).

En altitude, le chêne est souvent associé à *Acer opalus* qui occupe jusqu'à 50 % de la strate arborescente et à *Quercus sessilis* et *Quercus x-streimii*. Localement, ces forêts ont fait place à d'importantes pinèdes de pin sylvestre, surtout en amont des vallées, beaucoup plus développées aujourd'hui qu'au début du siècle. En effet, essence du modèle expansionniste, le pin sylvestre a colonisé les parcours à buis et à genêt cendré qui constituaient la dégradation de la série respectivement sur calcaires compacts, calcaires marneux et marnes. Ce niveau altitudinal inférieur des buxaies et lavandaies est marqué par la présence d'espèces méditerranéennes comme *Euphorbia characias*, *Osyris alba*, *Jasminum fruticans*, *Helichrysum stoechas*, *Staehelina dubia*, *Thymus vulgaris*.

Les pelouses sont extrêmement différentes en fonction des substrats :

- à *Anthyllis montana*, *Coronilla minima*, *Ononis striata*, *Koeleria vallesiana* sur calcaires dolomitiques et calcaires durs ;
- à *Festuca gr. ovina*, *Festuca gr. glauca*, *Deschampsia media*, *Plantago serpentina* sur calcaires marneux ;
- à *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Koeleria pyramidalis* sur sols plus profonds.

2.2. La série orientale du chêne pubescent

Elle occupe, par place, les bassins de la Bevera, de la Roya et, en Piémont, se rencontre en Valle Stura et en Valle Gesso. Elle est constituée, comme la précédente, par deux sous-séries :

- 2.2.1. une sous-série inférieure où pénètrent, notamment en zone subrupicole et rupicole, des éléments méditerranéens comme le genévrier de Phénicie qui touche l'Italie dans les basses vallées du Gesso et de la Stura, en association d'ailleurs avec *Juniperus thurifera* (stations du col de Tende, de Valdieri et de Moiola).
- 2.2.2. une sous-série normale qui atteint en moyenne 1100 m parfois 1400 m, dans la Haute Roya.

Le groupement potentiel est une chênaie à *Fraxinus ornus* à laquelle participent des espèces orientales comme *Hippocratea emerus* subsp. *emeroides*, *Campanula bononiensis*, *Sesleria argentea* (en Bevera et Roya) et évidemment par pieds isolés *Ostrya carpinifolia*.

La dégradation de ces chênaies a conduit, comme précédemment, à d'importants faciès à pin sylvestre installés sur des lavandaies à genêt cendré sur calcaires marneux. Sur sols profonds généralement sur schistes, grès et cal-

caires se développent au contraire des fruticées à *Cotinus coggygria*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Cornus sanguinea*. Au niveau de cette série sur substrats siliceux, le châtaignier a été étendu par l'homme et constitue localement des forêts fruitières. C'est le cas notamment en Roya, mais aussi en Vésubie et en Tinée.

2.3. La série du chêne chevelu

Elle se développe de façon très fragmentaire dans la basse Valle Stura où elle représente avec deux autres petits boisements, en Valle Grana et Valle Maira, l'ultime partie de l'aire occidentale de formations bien développées plus à l'est dans les Langhe, le Montferrat ainsi que sur l'Apennin.

Le chêne chevelu est cependant présent par place, associé au chêne pubescent sur grès d'Annot, dans la série précédente au col de Braus, au col de Brouis et sur l'adret de la cime de Peira-Cava.

Ces chênaies se développent autour de 500 m sur des sols bruns, acides à mull et leur limite altitudinale supérieure dans la zone d'étude se situe autour de 700 m. Le groupement potentiel est une chênaie de belle venue dans laquelle l'espèce la plus constante est *Physospermum cornubiense* associé à *Sympyrum bulbosum* et parfois *Campanula bononiensis*, *Potentilla alba*, *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus* (*Physospermo-Quercetum cerridis*). On peut penser que sur sols profonds colluviaux du Piémont une bonne partie des cultures a été étendue aux dépens de la série, au même titre que certaines châtaigneraies fruitières. Mais il est difficile d'établir là un zonage précis. Beaucoup de lieux dits « Cerreto » indiquent la présence ancienne du *Cerro* (*Quercus cerris*).

La dégradation de ces chênaies conduit à des landes du *Cytiso hirsuti-Callunetum* (*Calluna vulgaris*, *Chamaecytisus hirsutus*, *Cytisus villosus*, *Genista germanica*, *Genista pilosa*).

Les pelouses sont essentiellement dominées par *Bromus erectus*, *Festuca rubra* subsp. *falax*, *Peucedanum schottii*, *Dianthus seguieri*, *Polygala nicaeensis*.

2.4. La série de l'ostrya

Elle est bien répartie dans la partie française de la carte, entre 600 et 1100 m, mais elle s'amenuise de l'est vers l'ouest. Aussi, dans la vallée du Var, les ultimes ostryaies significatives se retrouvent dans la région d'Entrevaux tandis qu'en Tinée, la dernière ostryaie vers le nord colonise les blocs morainiques de la base du vallon de Mollières. En Bevera et en Roya, l'ostrya est bien déve-

loppé avec, dans cette dernière vallée, une pénétration jusque vers St-Dalmas-de-Tende.

En Piémont, le charme-houblon apparaît sur les calcaires durs du Gesso, de Valdieri et d'Entraque ainsi que dans la Stura. Il se rencontre aussi dans la partie basse de Valle Vermenagna.

L'ostryaie, au stade potentiel de taillis évolué, est une formation mixte à *Ostrya carpinifolia*, *Fraxinus ornus*, *Acer opalus* qui se présente sous plusieurs états structuraux :

- sur fortes pentes, bien drainées sur rendzines brunifiées, rajeunies en permanence par drainage latéral, se développe l'ostryaie à graminées : *Sesleria argentea*, *Calamagrostis varia*, *Poa nemoralis*, *Brachypodium sylvaticum*, *Sesleria caerulea* sont les espèces dominantes du tapis herbacé ;
- sur pentes plus douces, la pédogenèse conduit au contraire à des sols bruns forestiers à mull et, parmi les espèces caractéristiques, se rencontrent deux endémiques des Alpes maritimes ; *Leucanthemum virgatum* et *Euphorbia hyberna* subsp. *canuti* auxquels s'associent *Mercurialis perennis*, *Campanula medium*, *Melica uniflora*, *Clematis recta*.

La dégradation des ostryaies conduit à des peuplements à *Cotinus coggygria*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus spinosa*, *Prunus mahaleb*, *Rubus caesius*, *Cornus sanguinea*, *Coriaria myrtifolia*.

Le pin sylvestre, quoique présent, est, à ce niveau, moins important que dans les chênaies pubescentes.

L'étage collinéen d'affinités méditerranéennes est donc très original. Non seulement le partage spatial entre séries méditerranéennes occidentale et orientale est bien tranché, mais encore, les gradients de thermicité permettent, au moins pour le chêne pubescent, de distinguer deux sous-éries, l'une thermophile inférieure infiltrée d'éléments méditerranéens comme le genévrier de Phénicie, l'oxycèdre, l'alaterne, mais aussi une sous-série normale qui, surtout dans la partie occidentale des Alpes maritimes (dans le Verdon) voit s'exprimer de beaux peuplements de genévrier thurifère. Cette espèce est présente mais très rare dans le Var, près de Châteauneuf-d'Entraunes, et en Tinée, où ses peuplements assez importants sont de découverte récente (L. Borel et J.L. Polidori), au même titre que ceux du Col de Tende (R. Settimo, M. Barbero) et de Valdieri et de Moiola en Piémont ainsi que de Saorge en moyenne Roya. Le partage ubac-adret entre les ostryaies et les chênaies est partout bien assuré. L'ostrya est en pleine progression tandis que le pin sylvestre s'étend en faciès sur de très nombreuses fruticées et sur les restanques abandonnées. Les châtaigneraies fruitières occupent les stations les plus humides dans l'ambiance bioclimatique des chênaies pubescentes de la série orientale et de l'ostryaie.

Les Alpes piémontaises méridionales sont encore largement marquées par les influences supra-méditerranéennes.

3. Étage collinéen interne

Les groupements de cet étage répondent à une caractérisation de deux ordres :

- géographique : bassins continentaux fermés au pied de crêtes importantes engendrant des sites très protégés ;
- et climatique :
 - été sec ($P < 2T$), subsec ($P < 3T$) pour la région qui nous intéresse ;
 - précipitations d'automne qui ne bénéficient plus à la végétation et d'hiver sous forme de neige qui sera restituée par irrigation aux groupements de l'étage collinéen au moment des périodes critiques ;
 - forts contrastes thermiques saisonniers, étés chauds et secs, températures élevées le long des adrets rocheux, fréquentes inversions des températures en hiver.

Dans la zone cartographiée, seule l'Ubaye répond clairement à ces critères climatiques. La recolonisation post-glaciaire de cette vallée, à la fin du Würm, s'est faite à partir d'espèces méditerranéennes steppiques et orientales qui ont pris progressivement place en même temps que le pin sylvestre dans les zones libérées (*Astragalus alopecuroides*, *Astragalus austriacus*, *Astragalus onobrychidis*, *Artemisia alba*) auxquelles se sont jointes spécialement des espèces plus méditerranéennes comme *Stipa capillata*, *Koeleria vallesiana*, *Festuca vallesiaca*, *Poa perconcinna*, *Astragalus vesicarius*, *Carex nitida*, *Carlina acanthifolia*, *Laserpitium gallicum*.

L'arrivée de la chênaie pubescente s'était faite au début de la période Atlantique dans les bas de versants, pour l'essentiel, sur sols plus profonds mais ce chêne n'a jamais été très agressif sur le pin sylvestre qui a probablement partagé avec lui le territoire. Les pressions humaines précoce ont dégradé les forêts climaciques d'adret, largement exploitées par les activités agropastorales. L'abandon actuel des pentes cultivées et parcourues facilite, de nouveau, l'extension des plantes xérophiles.

La zone interne, sur les adrets entre le Collinéen et le Montagnard (voire le Subalpin), est caractérisée par les critères biologiques suivants :

- les forêts sont de type pré-steppique, c'est-à-dire qu'au stade potentiel actuel se retrouvent en mélange des espèces de pelouses, de fruticées, d'éléments pré-forestiers et très peu d'espèces sylvatiques. L'absence totale de charmaies et de hêtraies doit être relevée ;
- les espèces dominantes des fruticées supra-méditerranéennes font défaut. Tel est le cas, en particulier en Ubaye, pour

le buis et le genêt cendré. Ces deux espèces remontent le Verdon, pratiquement jusqu'à Allos, le Var, jusqu'au-dessus d'Entraunes, la Tinée jusqu'à Bouzeyas, et toutes les vallées sur calcaire des Alpes ligures. En piémont, le genêt cendré atteint l'Argentera. Par contre, pour remplacer le buis et le genêt cendré, se développent de façon importante dans les zones internes, des arbustes peu fréquents en zone pré-alpine. Il s'agit de *Hippophäe rhamnoides* subsp. *fluviatilis* et de *Berberis vulgaris* dans le Collinéen et le Montagnard et de *Juniperus sabina* surtout dans le Montagnard. L'absence de concurrence du genêt cendré et du buis favorise littéralement aussi l'explosion de *Juniperus hemisphaerica* qui est souvent l'élément arbustif dominant des pineraies mais qu'on rencontre également en zone pré-alpine.

- Une remontée altitudinale importante des limites des étages; il en est ainsi de la chênaie pubescente qui atteint 1450 m à 1 500 m (à la Malune, au nord du col d'Allos par exemple).

3.1. La série interne du chêne pubescent

La série est encore développée en Ubaye où la chênaie pubescente a été cependant largement dégradée par l'action humaine, sur les profils adoucis des flysch de l'Ubaye, qui a étendu ses implantations agropastorales. Les plus beaux lambeaux se retrouvent dans la zone de la Malune vers le col d'Allos.

La forêt potentielle est une chênaie pubescente mais les faciès à pin sylvestre de substitution sont très importants ainsi que ceux à *Populus tremula* localisés sur les sols hydromorphes des marnes suintantes. La chênaie est caractérisée par *Sorbus aria*, *Acer campestre*, *Acer opalus* auxquels sont associés *Hippocratea emerus*, *Prunus mahaleb*, *Colutea arborescens*, *Helleborus foetidus*, *Primula veris* subsp. *columnae*, *Campanula trachelium* (*Campanulo-Quercetum pubescens*). Les espèces herbacées les plus fréquentes associées sont *Festuca vallesiana*, *Carex nitida*, *Anthericum liliago*, *Brachypodium pinnatum*. Les fruticées sont constituées par *Berberis vulgaris*, *Hippophäe rhamnoides*, *Prunus spinosa*, *Rosa tomentosa*.

Les pelouses sont caractérisées par *Festuca vallesiana*, *Koeleria vallesiana*, *Carex nitida*, *Astragalus monspessulanum*, *Dichanthium ischaemum*.

4. ÉTAGE COLLINÉEN DE TYPE MÉDIOEUROPEEN

Il est représenté par trois séries principales dont la série de la chênaie acidophile et la série du charme (ou des bois mixtes) sont communes aux versants français et italien de la chaîne.

4.1. La série de la chênaie acidophile

Elle domine en Piémont sur les adrets siliceux oligotrophes chauds et secs, entre 300 et 1 000 m. Sur le flanc sud de la chaîne axiale des Alpes maritimes, elle se rencontre à l'intérieur des vallées sur substrats primitifs ou sur grès d'Annot. C'est le cas en divers points de la Vésubie et de la Tinée, dans la région d'Annot et au nord de la Montagne de Miolans, dans les régions de Saint-Pierre et Saint-Antonin.

Cette série très polymorphe est constituée de plusieurs faciès :

- l'un de substitution réunit les châtaigneraies fruitières sous lesquelles, suivant les expositions et la qualité des sols, étaient pratiquées des cultures céréaliers ou le régime de prairies de fauche souvent irriguées ;
- l'autre, de faciès thermophiles à *Quercus pubescens*, en Piémont surtout, et à *Betula pendula* sur rochers superficiels ou moraines fixées ;
- les autres, enfin, à pin sylvestre dans les zones d'abandon plus récent.

Le groupement potentiel est le *Castaneo-Quercetum sessiliflorae* caractérisé par *Festuca filiformis*, *Lathyrus linifolius* subsp. *montanus*, *Hieracium sabaudum*, *Hieracium umbellatum*, *Centaurea balbisiana* subsp. *jordaniana* (endémique des grès d'Annot).

Les landes de dégradation sont généralement basses avec *Calluna vulgaris*, *Chamaecytisus hirsutus*, *Genista germanica*, *Genista pilosa*, *Genista tinctoria* (*Cytiso hirsutum*) ; *Cytisus scoparius* est absent.

Les pelouses sont dominées par *Danthonia decumbens*, *Festuca gr. ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Origanum vulgare*, *Dianthus seguieri* sur sols superficiels sablo-limoneux et par *Bromus erectus*, *Arrhenatherum elatius*, *Centaurea nigra*, *Peucedanum oreoselinum* sur sols plus profonds.

4.2. La série du charme ou mésophile des bois mixtes

Cette série, en ce qui concerne sa répartition géographique, est calée sur la précédente. Elle occupe les ubacs entre 300 et 800 m. C'est une série très polymorphe représentée par plusieurs faciès :

- un faciès à châtaignier, de beaucoup le plus répandu dans la partie piémontaise, correspond à des taillis ;
- un faciès à charme, très rare en Piémont et présent aussi dans la région de Saint-Pierre, Saint-Antonin au sud d'Entrevaux, où se rencontrent le chêne pédonculé et le frêne *Fraxinus excelsior* (*Salvio-Fraxinetum*) ;
- un faciès mixte à érables (*Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*), *Tilia cordata*, *Ulmus scabra* (*Tilio-Aceretum*).

La dégradation de ces formations aboutit à des fruticées du *Prunion fructicae* (à *Prunus mahaleb*, *Rosa tomentosa*, *Rosa villosa*, *Cornus sanguinea*) ou du *Sambucion ebuli* (*Sambucus ebulus*, *Epilobium angustifolium*, *Eupatorium cannabinum*). Les pelouses se rapportent à l'*Arrhenatherion elatioris*.

224

4.3. La série du chêne pédonculé

Cette série fait défaut au sud de la chaîne. Elle occupe, en quelques boisements fragmentaires, les sols alluviaux de la plaine padane très largement cultivés. Quelques rares chênaies donnent une idée de la composition floristique des peuplements potentiels développés sur des sols bruns eutrophes à mull où la strate herbacée est dominée par des espèces à bulbe : *Arum maculatum*, *Polygonatum multiflorum*, *Anemone nemorosa*, *Corydalis div.sp.*, *Paris quadrifolia*, etc.

Les fruticées sont aujourd’hui bien caractérisées au niveau du système des haies bocagères, avec : *Crataegus monogyna*, *Viburnum opalus*, *Lonicera caprifolium*, *Sambucus ebulus*).

Les pelouses se rapportent aux alliances de l'*Arrhenatherion elatioris* et du *Cynosurion*.

4.4. Les groupements spécialisés

4.4.1. La série de l’aulne blanc

Elle constitue surtout les ripisylves des rivières à débits contrastés sur pentes plus fortes. Cette série pénètre largement dans l’étage montagnard et deux types sont observables :

- des aulnaies pionnières à *Alnus incana*, *Salix elaeagnos*, *Salix purpurea*, *Melilotus albus*, *Calamagrostis epigejos*, *Artemisia vulgaris* en bord de berges ;
- des aulnaies évoluées, sur alluvions consolidées par des sables et limons, avec *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior*, *Ligustrum vulgare*, *Crataegus monogyna*, *Humulus lupulus*, *Galeopsis tetrahit*.

4.4.2. La série de l’aulne glutineux

Sur la zone cartographiée, l’aulne glutineux se rencontre dans deux types principaux de situations écologiques :

- en ripisylve où il est associé à *Fraxinus excelsior*, *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxycarpa*, *Salix alba*, *Populus nigra* sur des sols alluviaux à éléments grossiers. Deux groupements se succèdent en bordure de la rivière : en position de contact direct avec l’eau, le *Saliceto-Populetum* et à l’arrière, l’*Alno-Fraxinetum excelsiori* ;

- dans les zones alluviales à éléments fins, dans le Piémont, se développent, sur des sols à gleys de bas marais, des aulnaies à *Prunus padus*, *Salix viminalis*. Il s’agit de l’*Alnetum glutinosae*.

5. Étage montagnard

L’étage montagnard des Alpes maritimes et piémontaises est très diversifié avec un ensemble de 8 séries auxquelles doivent être associées des séries de végétation à déterminisme édaphique, regroupant les formations riveraines et les forêts hydromorphes de versants (cf. séries de l’aulne blanc et de l’aulne glutineux ; idem étage collinéen).

Les 8 séries se répartissent en trois complexes de signification biogéographique et écologique différentes :

- le complexe méditerranéo-montagnard où les formations forestières et de dégradation renferment dans leurs structures de nombreux éléments mésogéens ;
- le complexe interne où se rencontrent des unités de végétation où les influences steppiques et méditerranéennes sont très importantes compte tenu des conditions climatiques des vallées encadrées par des massifs montagneux importants ;
- le complexe médioeuropéen avec des séries de végétation où les feuillus comme le hêtre et plus en altitude les résineux comme le sapin sont bien développés.

La séparation de ces différents complexes fait appel aux caractéristiques principales et aux affinités biogéographiques des espèces participant à l’expression des différentes structures de végétation.

Cet étage montagnard est également quelquefois découpé en trois zones :

- Une zone préalpine marquée par le développement important du hêtre, associé, dans la région, fréquemment au sapin, exceptionnellement à l’épicéa. On sait que le hêtre s’est développé au milieu du Subboréal, entre 2500-800 avant J.-C., et que la propagation de ses peuplements aux dépens du sapin aurait été facilitée par les défrichements. Dans les Alpes maritimes, entre le Var et la Roya, la seule hêtraie importante est celle de la Cabanette et beaucoup d’ostryaies, dans ce territoire, ont des caractères montagnards, puisqu’elles occupent la niche écologique du hêtre,
- une zone intermédiaire où le hêtre fait défaut et où le sapin, associé à l’épicéa, occupe l’étage montagnard d’ubac ainsi que le pin sylvestre qui individualise une série mésophile. Sur les adrets, aux chênaies subméditerranéennes à buis et genêt cendré succèdent les pinèdes méditerranéo-montagnardes de la série supérieure du pin sylvestre ;
- une zone interne où la limite supérieure des forêts montagnardes est élevée et où se retrouvent, aux ubacs, certaines

séries internes à base de sapin, d'épicéa et de pin sylvestre mais dans lesquelles les éléments des *Fagetalia* deviennent très rares et où dominent largement les éléments des *Vaccinio-Piceetea*. Sur les adrets, le pin sylvestre, associé au pin à crochets et plus rarement à l'épicéa dans la zone d'étude, organise des séries originales où les éléments steppiques sont bien développés et où les éléments méditerranéens encore présents n'ont plus, au niveau du tapis végétal, l'importance qui est la leur dans la zone méditerranéo-montagnarde.

Pour des raisons de commodité dans la rédaction de la notice, nous avons préféré choisir un plan prenant en compte les principales séries organisées par les essences dominantes majeures : hêtre, sapin, épicéa et pin sylvestre.

5.1. Végétation à hêtre dominant

Le hêtre est abondant sur toute la partie piémontaise soumise à un régime de précipitations élevées. Il pénètre très haut dans la vallée de la Stura de Demonte, ainsi que dans la plupart des vallées de l'Argentera drainées par le Gesso, où il occupe la place du pin sylvestre qui ne constitue qu'un petit îlot dans la vallée Grana et n'apparaît de façon significative que dans la Haute-Stura. Le hêtre est absent à l'Est du Var, à l'exception de la très belle hêtraie de la Cabanette sur grès d'Annot. Par contre, le hêtre est bien développé dans le bassin du Var, jusqu'à la hauteur de Daluis, dans les hautes vallées de la Vaire et du Coulomb et, dans le Verdon, jusqu'à la hauteur de Thorame, ainsi que dans toutes les Préalpes de Grasse et de Castellane.

5.1.1. La série mésophile du hêtre

Elle réunit la plus large majorité des hêtraies d'ubacs situées au sud de la chaîne axiale dans l'aire du buis et du genêt cendré qui en représentent les stades de dégradation principaux. En Piémont, cette série occupe les adrets et le buis est présent (Valle Vermenagna, Valle Grana) ou pas (Valle Stura) où, par contre, le genêt cendré est bien développé. Cette série atteint localement 1 700-1 800 m.

Le groupement potentiel est une hêtraie à buis d'affinités ibéro-provençales (*Buxo-Fagetum*) dans laquelle les éléments de chênaies pubescentes sont encore importants. Là où *Buxus sempervirens* est absent les structures herbacées sont très diversifiées : hêtraie à *Sesleria caerulea*, *Calamagrostis varia* (*Seslerio-Fagetum*), hêtraie à céphalanthères (*Cephalanthero-Fagetum*). A noter la présence de l'endémique *Androsace chaixii* dans les hêtraies préalpines occidentales et d'*Euphorbia hyberna* subsp. *canuti* dans la hêtraie de la Colle-Saint-Michel en vallée du Haut-Verdon.

Plusieurs faciès de dégradation avec dominance de pin sylvestre apparaissant surtout dans la partie française de l'aire. D'autres ensembles peuvent être distingués dans l'aire de cette série :

- le premier à charme-houblon réunissant les ostrayaies montagnardes de l'*Ostryo-Campanuletum persicifoliae* ;
- le second à sapin qui regroupe les sapinières à buis méridionales riches en Orchidées des Préalpes de Grasse et où *Abies alba* représenterait une race s'apparentant au sapin de l'Aude (*Buxo-Abietetum*).

Les groupements de dégradation de la série sont des buxaies et des lavandaies à genêt cendré.

Les pelouses sur calcaires compacts sont constituées par des Papillionacées *Anthyllis montana*, *Anthyllis vulneraria*, *Astragalus monspessulanum*, *Coronilla minima*, et par *Koeleria vallesiana*, *Festuca gr. ovina*. Sur sols plus profonds, sur marnes, les groupements sont à *Festuca glauca*, *Prunella hyssopifolia*, *Plantago serpentina* ; partout ailleurs, on est en présence de formations à *Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Bupleurum falcatum*.

5.1.2. La série acidophile du hêtre

Elle occupe la majorité des adrets sur silice dans les Alpes piémontaises. Au Sud, elle est bien exprimée sur les placages de grès d'Annot au bois du Fau dans le Haut Coulomb. Il s'agit d'une hêtraie à luzules (*Luzula sylvatica*, *L. nivea*, *L. pedemontana*, *L. luzuloides*) ; la myrtille *Vaccinium myrtillus* est présente partout et *Vaccinium vitis-idaea* se rencontre dans la hêtraie de Brau sur grès d'Annot.

Des faciès à bouleau sont fréquents sur pentes fortes et éboulis, ainsi qu'à pin sylvestre souvent dans les zones de recolonisation d'anciens parcours. Les ensembles de dégradation sont semblables, à quelques variations près, à ceux de la série acidophile des chênes.

5.1.3. La série de la hêtraie-sapinière

Sous son faciès à hêtre, cette série est très développée dans le Piémont, aux ubacs, en constituant une bande presque continue entre 800 m et 1200-1300 m. Dans la partie française, elle est très localisée, du moins sous son faciès à hêtre (îlots de la Montagne au Sud d'Allos, du bois du Fau au Coulomb), de Gourdon sur Entrevaux et de la Cabanette).

Par contre, la partie inférieure de la plupart des sapinières dans le Verdon, le Var, la Tinée, la Vésubie et la Roya, en pleine zone intermédiaire, est encore caractérisée, en l'absence du hêtre, par le développement d'espèces des *Fagetalia* (*Euphorbia dulcis*, *Mercurialis perennis*, *Campanula trachelium*, *Melica uniflora*, *Brachypodium sylva-*

*ticum, Hepatica nobilis, Paris quadrifolia, Galium odoratum, Hordelymus europaeus). Ceci nous a conduit à ranger ces formations dans la hêtraie-sapinière. Les faciès à *Picea abies* sont rares ainsi que ceux à *Acer platanoides* et *Acer pseudo-platanus*; ceux à *Pinus sylvestris* sont plus importants.*

Les groupements potentiels se développent sur des sols bruns bien drainés, désaturés en surface. Dans la zone du hêtre, ils répondent :

- à l'*Asperulo-Fagion* très riche du point de vue floristique avec les mésophiles du mull (*Cardamine heptaphylla, C. pentaphyllos, C. bulbifera, Geranium nodosum, Corydalis solida, Corydalis cava, Hordelymus europaeus, Asarum europaeum, Galium rotundifolium, Galium odoratum, Melica nutans, Actaea spicata*) ;
- à l'*Abieti-Fagion* dans la zone du sapin avec disparition des dentaires et des corydales, l'abondance des fougères (*Dryopteris gr. filix-mas, Polystichum aculeatum, Athyrium filix-femina*) et des acidiphiles du moder (*Trochiscanthes nodiflorus, Senecio ovatus* subsp. *ovatus, Oxalis acetosella, Orthilia secunda, Prenanthes purpurea, Luzula nivea*).

En altitude, surtout en Piémont, s'observent des peuplements riches en érables (*Acerion pseudoplatani*) avec les espèces du *Fagion* et des aulnaies (*Salix appendiculata, Sambucus racemosa, Alnus alnobetula, Ranunculus aconitifolius, Heracleum sphondylium*).

Les groupements de dégradation sont des fruticées à *Rosa div.sp.* du *Prunion fruticosae*, à épilobes de l'*Epilobion spicatae* et à *Sambucus racemosa, Sambucus ebulus, Salix glaucoerulea, Salix capraea* du *Sambucion ebuli*. Citons aussi des mégaphorbiaies à *Cacalia alliariae* et *Cirsium montanum* de l'*Adenostylo-Cirsietum*.

Les pelouses appartiennent au groupe des prairies de fauche du *Triseto-Polygonion bistortae*.

5.2. Les séries à sapin et épicea dominants

Si, dans le secteur cartographié, le sapin se rencontre de la zone préalpine à la zone interne, l'épicéa par contre se développe dans les zones intermédiaire et interne. C'est le cas dans la partie piémontaise et sur les Alpes maritimes et ligures, au sud des grands cols et dans la zone interne en Ubaye. Le sapin est très rare dans la zone préalpine à la différence de ce qui se produit en particulier dans les Alpes du Nord. Deux grandes séries de végétation sont distinguées : la série de la pessière-sapinière, et la série interne de l'épicéa à raisin d'ours *Polygala chamaebuxus*.

5.2.1. La série de la pessière-sapinière

En Piémont, cette série se situe, pour l'essentiel, dans la partie amont des vallées où elle relaye en altitude

les faciès à sapin des hêtraies-sapinières. Au sud de la chaîne, cette série est bien développée en Moyenne- et Haute-Roya, avec seulement des faciès à sapin sur les hautes crêtes gréseuses des massifs de l'Authion et du Tournairet et sur la Haute-Vésubie où l'épicéa est déjà très abondant.

On retrouve la série en divers points de la Tinée où elle s'infiltra à l'intérieur des hauts vallons avec, localement, de beaux faciès à épicea ainsi que, dans la haute vallée du Var (région d'Entraunes), où elle est plus fragmentaire.

Les deux sous-séries sont bien différenciées :

- la sous-série intermédiaire est marquée par le développement encore significatif d'espèces de plus vaste amplitude écologique caractéristiques des *Fagetalia* qui sont ici des transgressives : *Festuca heterophylla, Hepatica nobilis, Euphorbia dulcis, Melica uniflora, Galium odoratum, Polygonatum odoratum, Trochiscanthes nodiflorus, Geranium nodosum* ;
- La sous-série interne montre, par contre, un développement plus important d'espèces qui n'étaient présentes qu'à l'état isolé dans la sous-série précédente : *Luzula sieberi, Lonicera nigra, Lonicera caerulea, Homogyne alpina, Rosa pendulina, Sorbus chamaemespilus*.

Ces pessières-sapinières présentent des variantes en fonction de la roche-mère :

- sur roches carbonatées et sur schistes lustrés, se développent des sols bruns qui peuvent être plus ou moins acidifiés. Le groupe écologique dominant du mull est constitué par *Melampyrum velebiticum, Campanula persicifolia, Digitalis lutea, Geranium robertianum, Anemone trifolia* (Pas de l'Arpette, Pas de Muratone).
- sur silice, au contraire, existent des sols colluviaux acidifiés, plus ou moins lessivés, en voie de brunification, où apparaissent comme différentes des espèces du moder : *Luzula nivea, Phyteuma betonicifolium, Maianthemum bifolium, Melampyrum pratense*.

5.2.2. La série interne de l'épicéa (pessière à raisin d'ours)

Cette série est extrêmement peu développée sur le territoire cartographié. Elle se localise exclusivement dans la zone interne mais dans des situations où les facteurs hydriques sont moins contraignants, c'est-à-dire en Ubaye et hors de l'axe de cette vallée, au niveau de certains adrets, en amont des vallons. C'est le cas, par exemple, dans le vallon du Lavercq et dans le Bachelard, où les précipitations estivales sont plus importantes que dans l'Ubaye proprement dite.

Le groupement potentiel de cette série, qui sera plus développé dans les Alpes du Nord, est une pessière ouverte à *Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri, Berberis vulgaris, Arctostaphylos uva-ursi, Silene rupestris*, dans

laquelle *Juniperus hemisphaerica* est encore fréquent. Des faciès à sapin et épicea apparaissent. Les pessières les plus évoluées sont riches en *Vaccinium*, *Polygala chamaebuxus*, *Goodyera repens*.

Les pelouses de dégradation au bas des pentes entrent encore dans le *Triseto-Polygonion*.

5.3. Végétation à pin sylvestre dominant

Le pin sylvestre est un élément important de la végétation de la zone cartographiée. Son amplitude altitudinale fait qu'il occupe les groupements de l'étage collinéen supra-méditerranéen en faciès et qu'il se retrouve dans l'étage montagnard des vallées internes et intermédiaires mais aussi dans les massifs d'altitude, notamment en zone pré-alpine, où la pinède limite l'étage sylvatique. Plusieurs séries ont été distinguées en adrets et en ubac :

- les séries xérophiles du pin sylvestre dont les peuplements potentiels appartiennent à la classe des *Pino-Juniperetea* :
- la série supérieure du pin sylvestre qui caractérise l'étage montagnard-méditerranéen et se situe pour l'essentiel en zone préalpine et intermédiaire ;
- la série interne du pin sylvestre est exclusive de la zone interne et se développe en Ubaye.
- la série mésophile du pin sylvestre qui occupe la zone préalpine dans l'aire de la série mésophile du hêtre et s'encarte dans la classe des *Erico-Pinetea*.

5.3.1. La série supérieure du pin sylvestre

Elle se développe en Piémont sur les adrets calcaires de la haute Valle Stura di Demonte, entre 1 500 et 1 800 m, où elle est infiltrée aussi de pin à crochets.

On la retrouve au sud des grands cols, sur les Alpes tendasques, puis dans le massif de l'Authion, la vallée de la Gordolasque, les adrets de la vallée de la Tinée, le Dôme de Barrot, la haute Vallée du Var, le mont St Honorat, les massifs du Haut-Verdon. Plus au sud, on la retrouve sur tous les massifs des Préalpes de Grasse et de Castellane.

Cette série présente des faciès à pin sylvestre et à pin à crochets qui cependant, compte tenu de la forte dégradation liée à l'exploitation pastorale, ne parviennent pas à constituer des peuplements importants en superficie. Quelques faciès à mélèze existent aussi. Le stade potentiel est une pinède à *Juniperus hemisphaerica*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cytisophyllum sessilifolium*, dans laquelle apparaissent encore *Pyrola chlorantha*, *Epipactis atrorubens* et *Epipactis gr. helleborine* ainsi que, souvent sur pente, *Sesleria argentea* en tapis et *Polygala calcarea*.

Les stades de dégradation sont largement dominants. *Juniperus hemisphaerica* est l'espèce principale, associée à

Juniperus sibirica, *Juniperus sabina* (Stura, Tinée, Verdon) et à *Rosa pimpinellifolia*, *Rosa montana*, *Rhamnus alpina*. *Juniperus thurifera* s'infiltra en faciès dans cette série (Verdon, Tinée, Vaire, Haute Bendola). Il convient de signaler le développement très important de la garide à genêt cendré qui, sans atteindre un recouvrement continu comme dans le supra-méditerranéen, n'en présente pas moins des coefficients d'abondance-dominance significatifs. La dégradation conduit à des pelouses écorchées :

- à *Astragalus sempervirens*, *Ononis cristata*, *Eryngium spinalba* sur rendzines ;
- à *Helictotrichon sempervirens*, *Helictotrichon setaceum*, *Lilium pomponium*, *Centaurea triumfetti* sur éboulis fixés ou dalles de calcaires lapiazés à fortes pentes.

Dans les pelouses-fruticées de cette série, à Saint-Dalmas-le-Selvage, se développe une belle population de *Dracocephalum austriacum*.

5.3.2. La série interne du pin sylvestre

Elle occupe exclusivement le bassin de l'Ubaye où elle montre un développement important sur tous les adrets jusqu'à 1 400 m et même 1 600 m. Elle représente la vicariante interne de la série supérieure du pin sylvestre et, malgré des gradients thermiques favorables, n'atteint jamais l'altitude de celle-ci. L'association principale en Ubaye se présente sous deux aspects principaux :

- la pinède à *Ononis* : *Ononis spinosa*, *O. rotundifolia*, *O. fruticosa*, *O. cenisia* qui occupe le montagnard inférieur ;
- la pinède à *Juniperus sabina*, *Cotoneaster nebrodensis*, *Amanlanchier ovalis* subsp. *embergeri* qui occupe plus particulièrement le montagnard supérieur. C'est le cas dans les adrets du Bachelard où *Astragalus alopecuroides* est présent.

Il convient de noter l'existence sur marnes suintantes de faciès à *Populus tremula*. Dans les deux types, *Juniperus hemisphaerica* est abondant. La dégradation de ces formations conduit à des fruticées arbustives hautes à *Juniperus hemisphaerica*, *Juniperus sabina*, *Rosa montana*, *Rosa tomentosa*, *Hippophaë rhamnoides*, puis à des fruticées basses à *Artemisia alba*, *Artemisia absinthium*, *Lavandula angustifolia* (*Lavandulo-Artemision*). Enfin, il convient de signaler aussi toutes les pelouses steppiques du *Stipo-Poion xerophilae* avec des variantes sur sols superficiels dans lesquelles les Papillionacées et les Labiées jouent un grand rôle.

5.3.3. La série mésophile du pin sylvestre

C'est celle qui présente indiscutablement la plus grande amplitude écologique sur le territoire de la zone cartographiée. Trois grandes unités se dégagent de ces pinèdes d'ubacs :

- une unité préalpine incluse dans l'aire des hêtraies mésophiles et sapinières à buis. C'est le cas dans toute la zone des Préalpes de Castellane et de Grasse. Ce type de pinède est riche en espèces des *Fagetalia* (*Melica uniflora*, *Euphorbia dulcis*, *Polygonatum odoratum*, *Mercurialis perennis*) ;
- une unité intermédiaire bien représentée au sud de tous les grands cols et dans une enclave de la Valle Grana en Piémont ;
- une unité interne exclusivement représentée en Ubaye.

Plusieurs types de pinèdes se développent dans les deux sous-séries décrites : la sous-série normale sur substrats calcaires (qui présente des faciès à mélèze, à tremble, à érable) et la sous-série acidophile.

5.3.3.1. La sous-série normale (*Erico-Pinion*)

— Les pinèdes à *Erica carnea*

Elles recouvrent, dans les deux unités géographiques où elles se rencontrent (Haute-Roya, Valle Maira), des rendzines évoluant vers les sols bruns. Se développent dans cette pinède *Orthilia secunda*, *Moneses uniflora*, *Pyrola chlorantha* et bien sûr *Erica carnea*.

— Les pinèdes à *Calamagrostis varia*

Elles occupent de fortes pentes bien drainées, sur tout le flanc sud de la chaîne axiale, ce qui explique, à leur niveau, le développement important d'espèces xérophiles comme *Calamagrostis varia*, *Sesleria caerulea*, *Sesleria argentea*, *Carex humilis*, *Carex halleriana*.

— Les pinèdes à *Buxus sempervirens* et *Polygala chamaebuxus*

Elles ont surtout une répartition occidentale, préalpine et intermédiaire ; le buis est l'espèce constante avec *Polygala chamaebuxus* associé aux piroles, aux mousses et à de nombreuses Orchidées (*Orchido-Pinetum*).

Ces pinèdes sont souvent le siège de régénération importante du hêtre en zone préalpine, d'épicéa et du sapin en zone intermédiaire.

— Les pinèdes à piroles des zones internes avec divers faciès à tremble : elles sont très riches en mousses et montrent d'importantes colonies de *Daphne cneorum*. Leur dégradation aboutit à des fruticées à *Rosa tomentosa*, *Rosa villosa*, *Prunus brigantica* et à des pelouses du *Triseto-Polygonion bistortae*.

5.3.3.2. La sous-série acidophile : les pinèdes sur sols désaturés

Elles recouvrent les roches mères acides (quartzites, gneiss, grès) qui portent des rankers à moder. Elles s'encartent dans le *Deschampsio-Pinion* et sont caractérisées par *Deschampsia flexuosa*, *Minuartia laricifolia*, *Phyteuma betonicifolium*, *Sedum montanum*, *Silene rupes-*

tris, *Sempervivum arachnoideum*. Parmi les arbustes se rencontrent *Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri*, *Cotoneaster nebrodensis*, *Cotoneaster juranum*, *Cytisophyllum sessilifolium*. L'acidification vers l'axe de la chaîne porte souvent au développement de *Vaccinium myrtillus*. A ce niveau et en sous-étage, l'épicéa régénère bien.

Les fruticées de cette sous-série sont à base de *Calluna vulgaris*, *Genista germanica*, *Genista pilosa*.

5.4. Les groupements spécialisés : la série montagnarde de l'aulne blanc

L'aulne blanc (cf. série 4.4 du collinéen) constitue, dans toutes les hautes vallées, des peuplements importants à déterminisme édaphique sur sols alluvionnaires, riches en éléments squelettiques et limons, bien aérés. Les peuplements s'observent sur les zones de débordement des torrents, les cônes de déjection stabilisés, les bases de couloirs d'avalanches, les placages morainiques.

Le groupement est représenté par *Alnus incana*, *Salix appendiculata*, *Corylus avellana*, *Betula verrucosa*. Les arbustes présents sont *Viburnum lantana*, *Rubus caesius*, *Rubus saxatilis*, et les herbacées dominantes sont : *Petasites albus*, *Valeriana officinalis*, *Stachys sylvatica*, *Stachys officinalis*, *Aruncus dioicus*.

Sur les anciennes prairies de fauche irriguées, aujourd'hui abandonnées, sur sols argilo-limoneux se développent au contraire des groupements sylvatiques (apparaissant sur la carte en faciès de différentes séries) dans lesquels l'aulne blanc est souvent associé à *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus scabra*, *Populus tremula* (dominant sur marnes) qui constituent des bois mixtes se rapportant à l'*Acerion pseudoplatani* et où se rencontrent diverses espèces de mégaphorbiaies associées aux Ombellifères montagnardes (*Heracleum spondylium* subsp. *sibiricum*, *Chaerophyllum Angelica sylvestris*, *Myrrhis odorata*) et également des espèces du *Fagion* (*Paris quadrifolia*, *Lilium martagon*, *Lilium croceum*, *Melica nutans*, *Mercurialis perennis*).

6. ÉTAGE SUBALPIN

L'étage subalpin occupe une frange altitudinale comprise en règle générale entre 1 700-1 800 m et 2 200-2 300 m. Mais ce sont là des moyennes. La limite supérieure de cet étage, en particulier, peut présenter des fluctuations importantes notamment dans le Mercantour siliceux où des peuplements assez denses d'arole se développent en zone rupicole jusque vers 2 500 m. L'épicéa,

le sapin d'une part, les diverses espèces de pin de montagne d'autre part, et le pin cembro et le mélèze enfin, individualisent diverses séries de végétation. Celles-ci sont successivement, pour les séries d'affinités médio-européennes : la série subalpine du sapin, la série subalpine de l'épicéa et la série du pin cembro et du mélèze, et pour les séries d'affinités plus méridionales : la série du pin mugho, la série subalpine interne du pin à crochets, et la série méridionale du pin à crochets.

6.1. La série subalpine du sapin

Pour l'essentiel, cette série succède en altitude, au nord de la chaîne, aux pessières-sapinières. L'épicéa reste, surtout en formation dense, cantonné au montagnard. Le mélèze est mal adapté aux zones à fortes précipitations des reliefs de bordure des grandes vallées donnant sur la plaine du Pô : Val Gesso et Valle Stura di Demonte. Au sud de la chaîne, un lambeau de cette sapinière subalpine existe sous le mont Saint-Honorat.

La sapinière à *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca flavescens*, *Lonicera nigra*, *Huperzia selago* correspond au *Rhododendro-Abietinion*. Elle présente quelques faciès à mélèze et très localement, l'épicéa lui est associé par place. Cette formation donne une bonne idée des forêts qui, à l'Atlantique récent – entre 4 500 et 3 500 avant J.-C., devaient occuper la base de tout l'étage subalpin des Alpes maritimes au moment où dans le montagnard, *Abies alba* jouait un rôle important. Des sapinières à rhododendron existent à l'état fragmentaire en Clarée (Briançonnais). Par contre ces formations sont remarquablement étendues dans les Alpes insubriennes (Italie).

6.2. La série subalpine de l'épicéa

Cette série est développée à la fois sur la zone interne en Ubaye, dans les différentes vallées du Lavercq et du Bachelard, dans la zone intermédiaire entre les vallées du Verdon et du Var où elle est très fragmentaire, dans la Tinée et dans la Vésubie où elle atteint sa limite orientale. Les peuplements de cette série ne se sont développés que plus récemment dans les Alpes maritimes au Subatlantique ancien (800 à 0 avant J.-C.), et ils concurrencent le sapin dans les parties méridionales occidentales et centrales des Alpes maritimes. On peut distinguer :

- les pessières subalpines à myrtilles (*Vaccinio-Piceetum*) sur versants nord se présentant sous divers aspects :
 - en Ubaye sur schistes et flysch le *Piceetum subalpinum* est relativement pauvre floristiquement parlant avec *Valeriana montana*, *Valeriana tripteris*, *Veronica urticifolia* ;

• partout ailleurs sur grès, notamment dans le Lavercq, sur quartzite, granite mais en Tinée et en Vésubie, la pessière est beaucoup plus riche avec, en Tinée et en Vésubie, la présence d'espèces rarissimes dans la flore des Alpes maritimes : *Listera cordata*, *Corallorrhiza trifida*, *Epipogium aphyllum*. Dans le Boréon et le vallon de Mollières, les vieilles pessières renferment *Lycopodium annotinum* et *Lycopodium clavatum* ; présence de *Ptilium crista-castrense* dans la pessière de la Covillole (versant Vésubie).

— les pessières à hautes herbes de bas-fond : dans les combes humides à enneigement prolongé aux sols bruns acides, compacts en profondeur, et au contact de couloirs à aulne vert, se développent des pessières où abondent les espèces des *Betulo-Adenostyletea* : *Cacalia alliariae*, *Saxifraga rotundifolia*, *Rumex arifolius*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Achillea macrophylla*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Athyrium distentifolium* répondant à l'*Adenostylo-Piceetum*.

6.3. Les séries organisées par les pins de montagne

Les pins de montagne occupent aujourd'hui, dans les Alpes maritimes françaises et italiennes, une aire géographique très vaste, mais leurs peuplements sont très morcelés et ne constituent donc jamais des formations très étendues. Ces pins existent sous trois grands groupes de peuplements : le pin à crochets (*Pinus uncinata*) arbre dressé de 8 à 10 m dans les bonnes stations, le pin mugho rampant, le pin pumilio avec des populations dont les caractères des cônes rappellent le pin à crochets ou le pin mugho.

Du point de vue du substrat, les pins de montagne colonisent aussi bien les calcaires et les cargneules que les substrats siliceux (porphyres, gneiss, granites, grès, et même schistes). Enfin le pin à crochets présente une répartition altitudinale plus importante que le pin mugho et le pin pumilio qu'on ne rencontre qu'à l'étage subalpin. Le pin à crochets se développe dans le montagnard en zone intermédiaire où il organise des faciès de la série supérieure du pin sylvestre. Il occupe sur calcaire et sur schistes le subalpin interne où il individualise une série de végétation particulière. Il constitue également un ensemble d'affinité méditerranéenne en zone intermédiaire, au subalpin, où il organise la série méridionale du pin à crochets. Enfin, on le retrouve en faciès quelquefois significatifs dans la série du pin mugho.

6.3.1. La série du pin mugho

Elle occupe surtout les calcaires, parfois les terrains siliceux (entre le col de Tende et Peyrafica) sur les hau-

tes crêtes de la Roya, des Alpes ligures, de Limone, de Vernante et de la Haute-Vallée de la Stura di Demonte.

Cette pinède présente des affinités marquées avec celle des Alpes orientales et de Yougoslavie. Elle se rapporte au *Pinetum mughi ligisticum* (voisin du *Mugho-Ericetum*) caractérisé par : *Erica carnea*, *Daphne striata*, *Sorbus chamaemespilus* qui s'encartent dans la classe des *Erico-Pinetea*. Les types des adrets les plus xérophiles ne se diffèrent pas des fruticées de dégradation qui sont des junipéraies. Comme celles-ci, ils montrent *Juniperus sibirica*, *Juniperus hemisphaerica*, *Cotoneaster integrifolius*, *Cotoneaster nebrodensis*, *Chamaecytisus hirsutus* et s'encartent dans la classe des *Pino-Juniperetea*.

Les pelouses sont aussi très originales avec :

- sur les crêtes ventées, des peuplements à *Carex firma*, *Carex rupestris*, *Carex mucronata*, *Chamorchis alpina*, *Gentiana schleicheri*, *Gentiana ligustica*, *Pedicularis rosea* subsp. *allionii* ;
- sur les pentes, des pelouses écorchées à *Astragalus sempervirens*, à *Helictotrichon sedenense* dominants ;
- sur éboulis fixés, des pelouses à *Helictotrichon sempervirens*, *Helictotrichon setaceum*, *Helictotrichon parlatoe*, *Festuca dimorpha* ;
- dans les zones où un sol profond se développe avec décarbonatation possible, apparaît *Festuca paniculata* subsp. *paniculata* avec *Centaurea uniflora*, *Trifolium pannonicum*, *Paradisea liliastrum*, etc.

230

6.3.2. La série méridionale du pin à crochets

Elle représente, sur les massifs gréseux et calcaires des Alpes maritimes – à l'ouest de la Vésubie – la série vicariante occidentale de la série du pin mugho. Les peuplements arborescents qu'elle constitue sont très morcelés et répondent au vocable d'*Arctostaphylo-Pinetum uncinatae*. Il s'agit d'une pinède de pin à crochets, des *Pino-Juniperetea*, à *Epipactis atrorubens*, *Cytisophyllum sessilifolium* var. *prostratus*, *Polygala calcarea* var. *rosea*, *Pyrola minor*, *Rosa pimpinellifolia*, *Arctostaphylos uva-ursi*, avec un tapis graminéen souvent constitué par *Sesleria caerulea* et *Sesleria argentea*. Des faciès à mélèze se rencontrent localement.

Les fruticées sont des junipéraies à *Juniperus communis*, *Juniperus hemisphaerica*, *Cotoneaster integrifolius*, *Cotoneaster juranum*, *Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri*, *Genista pilosa*, dans lesquelles par places apparaît encore *Juniperus thurifera*.

Au niveau des pelouses écorchées, il faut noter une moins grande richesse floristique que dans les Alpes ligures avec cependant :

- des groupements à *Astragalus sempervirens* et *Ononis cristata* ;

- des pelouses de pentes à *Helictotrichon parlatoe* ;
- sur sols profonds et décarbonatés en surface, l'association du *Centaureo-Festucetum spadiceae*.

6.3.3. La série interne du pin à crochets

Sur calcaires durs mais aussi sur gypse et schistes, en Ubaye interne entre 1 600 m et 1 900-2 000 m, le pin à crochets parvient à constituer des peuplements importants. C'est le cas notamment dans la zone du col de Restefond et aussi dans la région de Jausiers. Ces peuplements de pentes d'adrets représentent des formations potentielles pour des raisons à la fois climatiques et édaphiques. Aucune autre essence ne peut, en effet, s'implanter sur ces rendzines humifères ou ces sols humiques décarbonatés en surface et présentant un faible pourcentage d'éléments fins. Seul le pin à crochets s'y développe. Le groupement potentiel qui appartient aux *Pino-Juniperetea* est une pinède à *Juniperus hemisphaerica*, *Juniperus sibirica* parfois *Juniperus sabina*, *Arctostaphylos uva ursi*, *Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri*, *Hippophaë rhamnoides*, *Cotoneaster integrifolius*, dans lequel les graminées (*Sesleria caerulea*, *Koeleria vallesiana*, *Festuca duriuscula*) et les Cypéracées (*Carex humilis*, *Carex halleriana*) jouent un rôle important. Localement, sur flysch, des faciès à mélèze se développent.

La dégradation donne des landes à *Juniperus* et *Hippophaë rhamnoides*, *Berberis vulgaris* où apparaissent divers *Rosa*, ainsi que, quelquefois encore sur substrats affleurants, *Juniperus sabina*, *Lavandula angustifolia*, *Artemisia alba*.

La dégradation s'opère vers des pelouses à *Ononis cristata*, *Ononis natrix*, *Ononis spinosa*, *Ononis pusilla*, *Festuca duriuscula*, *Festuca valesiaca*, *Carex nitida*, *Koeleria vallesiana*, *Astragalus monspessulanus*, *Pimpinella saxifraga*, *Asperula aristata*.

6.3.4. La série du pin cembro et du mélèze

C'est une série très largement répartie sur l'ensemble de la zone cartographiée, à l'exception de deux situations écologiques :

- les adrets des zones préalpines et intermédiaires où se développent souvent les groupements de pelouses écorchées de la série méridionale du pin à crochets ;
- et les adrets de la zone interne pour des raisons climatique, et surtout édaphique, où sur les calcaires durs et les schistes apparaissent, sur fortes pentes, les groupements de la série interne du pin à crochets.

Précisons que dans les Alpes ligures, cette série fait défaut et se développent aux adrets la série du pin mugho et aux ubacs, la série subalpine du sapin.

Cette série est caractérisée par trois sous ensembles :

- la sous-série mésophile réunissant le cembro et mélèze avec le rhododendron, en ubac ;
- la sous-série xérophile réunissant les mélézins d'adrets à genévrier nain et dont le territoire potentiel est souvent chauve et constitué de pelouses et de fruticées ;
- la sous-série mésophile inférieure représentant les mélézins méso-xérophiles de la partie occidentale des Alpes maritimes, dans les zones où le sapin et l'épicéa font actuellement défaut et où les processus de décarbonatation sur substrat calcaire ne sont pas très avancés. *Vaccinium myrtillus* apparaît par place dans ces groupements notamment dans les touffes à *Dryas octopetala* qui créent l'humus brut favorisant l'implantation de la myrtille.

Dans cette partie occidentale (Verdon, Ubaye, Var), les conditions climatiques plus méditerranéennes retardent la pédogenèse et notamment l'acidification, le rhododendron est actuellement absent des substrats calcaires et n'apparaît que sur les roches acides et notamment sur les grès.

6.3.4.1. La sous-série mésophile

Elle occupe l'ensemble des ubacs où elle est représentée par de vastes peuplements de mélèzes à rhododendrons, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Homogyne alpina*, *Sorbus chamaemespilus* (*Rhododendro-Vaccinietum*). D'importants mélézins sont encore installés sur pelouses du *Nardion* ou du *Primulion intricatae*, plus rarement du *Seslerion caeruleae* et de l'*Avenion montanae*. A noter aussi l'importance sur sols profonds de peuplements à *Festuca paniculata* résultant de la décarbonatation des substrat calcaires initiaux.

Outre le faciès à *Larix decidua*, qui est de beaucoup le plus répandu, cette sous-série est très polymorphe et se développe, pour l'essentiel, sur substrats gréseux, porphyriques ou gneissiques. En zones rocheuses où les peuplements ont été épargnés par la dégradation anthropique, soulignons la présence de beaux faciès à arole (Vallon du Lavercq en Ubaye, haute vallée de Chasse en Verdon et Bléone), quelques micro-peuplements sont présents vers Allos ainsi que dans le Haut-Var à Sanguignière, peuplement plus fourni en Tinée et sur tout le Mercantour siliceux (hauts vallons de Mollières, de Salèse, du Boréon, de la Gordolasque, des Merveilles et sur le versant italien de l'Abisso, du Gesso de Valdieri et de la Haute Stura di Demonte. Ces cembraies-mélézins correspondent au *Larici-Cembretum* des auteurs suisses ; *Calamagrostis villosa* est l'espèce la plus constante de ces formations.

Des faciès apparaissent aussi à pin à crochets, à pin mugho et à pin pumilio en divers points de la chaîne axiale. En altitude, ces formations évoluent progres-

sivement vers des rhodoraies extrasylvatiques au sein desquelles *Vaccinium uliginosum* est de loin l'espèce dominante, avec *Astrantia minor*; *Diphasiastrum alpinum* y est présent (Salèse, Addus, Archas). A noter, par place, le développement de petits coussins d'*Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* et de *Loiseleuria procumbens* (cime de la Valette, Adous, Fremamorta, Puriac, Caire Archas, etc). Il s'agit là de peuplements s'apparentant aux landines de l'*Empetrum-Vaccinietum*.

6.3.4.2. La sous-série xérophile

Sur les pentes d'adret chaudes et ensoleillées, le pin cembro, le mélèze et le pin à crochets ne constituent, dans la zone cartographiée, que des bouquets d'arbres isolés. Par contre, *Juniperus sibirica* y est l'espèce dominante, associée à *Juniperus hemisphaerica* et *Arctostaphylos uva-ursi*, *Cotoneaster integerrimus*. Ces groupements représentent successivement le *Juniper-Artostaphyletum -cembretosum, -uncinetosum, -mughetosum*.

Les pelouses de dégradation sont extrêmement variées en fonction des substrats : dans toute la partie occidentale des Alpes maritimes et sur silice quasi exclusivement, il s'agit de peuplements du *Festucion variae*, avec le *Festuco-Potentilletum valderiae* au niveau subalpin supérieur, de l'*Hieracio-Festucetum spadiceae* au niveau subalpin inférieur. Dans ces peuplements et plus particulièrement sur flysch, s'infiltra largement *Helictotrichon parlatorei* qui localement peut constituer des formations pures.

6.3.4.3. La sous-série mésophile inférieure

Elle caractérise les mélézins de la partie occidentale des Alpes maritimes. *Rhododendron ferrugineum* fait totalement défaut. Ces mélézins, encore largement parcourus, sont constitués, pour l'essentiel, par des graminées (*Poa alpina*, *Sesleria caerulea*, *Calamagrostis varia*, *Festuca rubra*) et des Cypéracées (*Carex ferruginea* subsp. *tenax*, *Carex sempervirens*). Dans les dépressions, ces formations sont colonisées par de hautes herbes (*Geranium sylvaticum*, *Myosotis gr. sylvatica*, *Rumex arifolius*, *Peucedanum ostruthium*).

Dans l'aire de ces mélézins, l'arole fait totalement défaut. Les espèces des *Vaccinio-Piceetea* qui se maintiennent sont *Vaccinium myrtillus*, *Homogyne alpina*, *Festuca flavescens*, *Lonicera nigra*, *Lonicera alpigena*.

Ces mélézins, développés surtout sur sols calcaires, sont confrontés souvent à des pelouses du *Seslerion caeruleae* et du *Primulion intricatae*.

6.4. Les groupements spécialisés

Les aulnaies vertes jouent un rôle important dans la végétation subalpine des Alpes maritimes. Très déve-

loppées sur toute la partie piémontaise, quelquefois en peuplements très étendus de versants, elles sont beaucoup plus fragmentaires sur le Mercantour siliceux méridional. Encore représentées en Roya, en Vésubie, elles s'amenuisent en Tinée pour disparaître ensuite, dans toute la partie occidentale de la chaîne.

Les aulnaies sont liées aux mélésins, aux pessières et sapinières subalpines, constituant des couloirs entre-couplant ces formations là où, précisément, coulent les avalanches ; ce qui explique, notamment, la descente de l'aulne vert dans les faciès les plus mésophiles de la hêtre-sapinière et de la pessière-sapinière jusqu'au contact des aulnaies à *Alnus incana*. L'aulne vert est donc une essence pionnière, développée sur sols acides désaturés à mull ou à moder. Ces sols, dans les zones de colluvions de bas de pentes, sont enrichis par le lessivage oblique qui assure une bonne alimentation minérale et hydrique à la formation.

L'*Alnetum viridis* est une formation à laquelle participent d'autres arbustes : *Sorbus aucuparia*, *Salix appendiculata*, *Alnus incana*, *Acer pseudoplatanus*, et parfois *Rhododendron ferrugineum*, *Vaccinium myrtillus* et diverses herbacées : *Streptopus amplexifolius*, *Cacalia alliariae*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Rumex arifolius*, *Geranium sylvaticum*, *Achillea macrophylla*, *Cicerbita alpina*.

Le passage est fréquent vers des mégaphorbiaies plus hygrophiles ripariennes à *Tephroseris balbisiana*, *Cirsium palustre*, *Cirsium montanum*, *Peucedanum ostruthium*, *Heracleum sphondylium*.

7. ÉTAGE AIPIN

7.1. Série sur calcaire et marnes

Elle est représentée par divers types de pelouses xérophièles et méso-xérophièles :

- Les pelouses xérophièles du *Seslerion caeruleae* : pelouses pionnières ouvertes sur sols superficiels à *Festuca quadrifolia*, *Helictotrichon sedenense*, *Dryas octopetala*, *Astragalus australis*, *Gentiana ligustica* (*Festuco pumilae-Seslerietum*), avec parfois, dans la Roya, des plages à *Carex firma*, *Carex mucronata*, *Carex rupestris* et *Saxifraga caesia* (*Caricetum firmae*).
- Les pelouses xérophièles de l'*Oxytropo-Elynion* : ces pelouses offrent leur optimum à partir de 2 200-2 500 m et recouvrent des pentes et croupes ventées soumises à des phénomènes de cryoturbation. Les sols sont encore des rendzines qui montrent une tendance assez nette à la décarbonatation superficielle ; la matière organique a une teneur importante. Sur flyschs et marnes, la texture est plus fine et la minéralisation de la matière organique devient

plus rapide ; les caractéristiques de l'*Oxytropo-Elynion* y sont moins représentées.

Les espèces communes aux deux substrats sont : *Kobresia myosuroides* (= *Elyna spicata*), *Carex sempervirens*, *Festuca quadrifolia*, *Erigeron uniflorus*, *Gentiana ligustica*, *Minuartia verna*, *Omalotheca supina*, *Carex nigra*, *Dryas octopetala*, *Silene acaulis*, *Veronica aphylla*, *Bartsia alpina*, *Aster bellidiastrium*.

Les espèces particulières à l'*Elynetum* sont : *Carex ornithopodioides*, *Pedicularis rosea* subsp. *allionii*, *Chamorchis alpina*.

Sur les replats plus longuement enneigés, le cortège floristique est celui de l'*Elyno-Curvuletum rosae* qui représente le vicariant du *Curvuletum* essentiellement localisé sur silice. Sont observés à ce niveau *Carex capillaris*, *Carex curvula* subsp. *rosae*, *Ligisticum mutellinoides*.

- Les pelouses mésophiles du *Primulion intricatae*. On retrouve là des espèces comme *Primula elatior* subsp. *intricata*, *Carex ferruginea* subsp. *tenax* (= *C. tendae*) associées aux caractéristiques du *Festuco-Trifolietum thalii* : *Festuca violacea*, *Trifolium thalii*, *Trifolium badium*, *Anemone narcissifolia*, *Alchemilla plicatula*, *Horminum pyrenaicum* (Roaschia). Cet ensemble représente le vicariant du *Caricion ferrugineae* des Alpes du Nord. Le passage est fréquent, par acidification au niveau de dépressions, vers les groupements du *Nardion*.

7.2. Série sur silice

- Les pelouses xérophièles. Les fortes pentes ensoleillées, dégagées précocement de la neige, montrent le développement important de pelouses à *Festuca scabriculmis* qui apparaissent aussi au subalpin. Ces pelouses, où abonde l'endémique des Alpes maritimes *Potentilla valderia*, associée à *Potentilla heptaphylla*, *Centaurea nervosa*, *Veronica allionii* s'encartent dans le *Festucion variae*. A noter dans ces formations, d'importants faciès à *Bellardiochloa variegata* (= *Poa violacea*).

- Les pelouses méso-xérophièles. Elles représentent le *Caricion curvulae*. Trois unités y sont discernables, dont l'une est extrêmement rare sur la haute chaîne du Mercantour.

- Le niveau à *Carex sempervirens* occupe l'alpin inférieur et montre encore diverses espèces du *Nardion* comme *Geum montanum* et *Trifolium pratense* subsp. *nivale*.
- Le niveau à *Festuca halleri* qui se développe au-dessus de 2 400 m avec des espèces comme *Eritrichium nanum*, *Juncus jacquinii*, *Ligisticum mutellinoides*, *Veronica bellidioides*, *Hieracium glanduliferum*, *Leucanthemopsis alpina*.
- Le niveau à *Carex curvula* extrêmement rare, si ce n'est en quelques pointements siliceux de la Haute-Tinée et de l'Argentera, au dessus de 2 600 m avec *Potentilla aurea*, *Carex curvula*, *Achillea atrata* sur des rankers superficiels à moder.

Les espèces communes à ces pelouses sont *Veronica fruticosa*, *Gentiana acaulis*, *Antennaria dioica*, *Luzula lutea*, *Luzula spicata*, *Veronica alpina*, *Minuartia recurva*, *Agrostis rupestris*, *Trifolium alpinum*, *Carex sempervirens*, *Juncus trifidus*, *Hieracium glaciale*, *Omalotheca supina*, *Avenula versicolor*.

— **Les pelouses mésophiles.** Elles répondent au *Nardion*, avec deux types de groupements :

- à *Ranunculus kuepferi* et *Alopecurus alpinus* dans les combes fortement enneigées ;
- à *Nardus stricta* et *Nigritella nigra* subsp. *corneliana* dans les zones à moins bon bilan hydrique que les précédentes.

7.3. Série sur grès

Des convergences importantes existent alors avec l'alpin sur silice, notamment avec le développement de pelouses très étendues à *Festuca scabriculmis*, *Veronica allionii*, *Centaurea uniflora*, mais *Potentilla valderia* est absent.

Il faut noter également l'extension de formations de type nardaies avec le développement significatif de pelouses à *Bellardiochloa variegata* et *Phyteuma michelii* du *Nardion*.

Par contre, les différences les plus significatives apparaissent au niveau des formations du *Caricion curvulae* : *Carex curvula* et *Festuca halleri* font défaut. *Helictotrichon sedenense*, *Festuca quadriflora* individualisent des pelouses acidophiles qui s'encartent dans le *Caricion curvuleae* et dont on retrouve entre autre nombre de caractéristiques : *Hieracium glaciale*, *Trifolium alpinum*, *Veronica fruticans*, *Silene acaulis* subsp. *bryoides*, *Luzula lutea*, *Luzula spicata*, *Avenula versicolor*, *Juncus trifidus*, *Agrostis rupestris*.

La pédogenèse, considérablement ralentie dans ces zones d'altitude, et la faiblesse en élément argileux expliquent que sur ces sols gréseux, secs en surfaces, très désaturés, l'évolution vers un *Festucetum halleri* et, *a fortiori* l'évolution vers un *Curvuletum*, est impossible.

Le groupement potentiel est une pelouse où les espèces du *Seslerion caeruleae* sont encore importantes, mais sont alors caractéristiques d'une association s'encartant dans le *Caricion curvulae*. Les espèces des *Caricetalia curvulae* dominent dans le tapis végétal.

7.4. Les groupements spécialisés

Ont été réunis dans ce groupe :

— **Les peuplements de combes à neige :**

- *Salicetum herbaceae* des montagnes siliceuses ;
- *Salicetum retuso-reticulatae* des montagnes calcaires.

— De la même manière ont été distinguées les tourbières et marécages :

- alcalins du *Caricion davallianae* ;
- acidophiles du *Caricion fuscae*.

Signalons dans ces formations l'existence de plantes très rares pour les Alpes maritimes : *Carex microglochin*, *Juncus arcticus* et *Carex bicolor* en Haute-Tinée, *Potentilla fruticosa* au lac des Sagnes du Boréon et *Eriophorum alpinum* en diverses tourbières d'altitudes, depuis la vallée des Merveilles jusqu'en Tinée.

— **Les rochers alpins sur calcaires**, qui sont caractérisés par diverses espèces rares ou endémiques des Alpes maritimes : *Artemisia glacialis*, *Artemisia umbelliformis*, *Phyteuma cordatum*, *Silene campanula*, *Primula allionii* (présent aussi dans les Alpes d'Entraque), *Micromeria marginata*, *Helianthemum lunulatum*, *Asplenium fissum* (massif du Marguareis).

— **Les rochers siliceux**, qui sont eux aussi très riches : *Saxifraga florulenta*, *Saxifraga pedemontana*, *Artemisia genipi*, *Galium tendae*, *Silene cordifolia*.

LES GRANDES TENDANCES SYLVIGÉNÉTIQUES EN RELATION AVEC LA DÉPRISE

Les phénomènes de déprise se sont produits dans les multiples compartiments spatiaux et altitudinaux mais ont été étalés sur des pas de temps différents. Ils ont affecté successivement :

- l'ensemble agraire où – compte tenu des pentes et de l'étroitesse des vallées – les grandes cultures n'ont jamais eu, dans le système montagnard des Alpes maritimes, une place d'importance. Ceci rend compte du fait qu' hormis quelques situations locales, les milieux traditionnellement cultivés, de banquettes en restanques, ont été affectés par les premières vagues d'exode rural ;
- ensuite, le système forestier dans de nombreuses forêts privées a subi des abandons d'usage, relativement anciens eux aussi. Le phénomène concerne aussi bien les taillis manifestement sous exploités aujourd'hui (chêne pubescent, charme houblon, certaines châtaigneraies) que les forêts fruitières comme la châtaigneraie et l'olivette avec pour cette dernière un regain d'intérêt récent (Entrevaux, bassin de Sospel, Roya) ;
- enfin, le système pastoral qui fait l'objet d'une situation aujourd'hui très contrastée :
 - a) écroulement dans de nombreuses vallées des versants méridional et septentrional de la chaîne ;
 - b) intensification dans d'autres (Haute-Tinée, Haut-Verdon, Haute-Ubaye).

Les effets des déprises successives ont eu des conséquences directes sur la dynamique du tapis végétal forestier. Plusieurs tendances sont perceptibles :

- constitution de systèmes préforestiers jeunes dominés par les conifères pionniers (pin d'Alep, pin sylvestre pour l'essentiel) et actuellement dans les zones de déprises pastorales d'altitude, installation de jeunes mélizins ou de jeunes bosquets de pin à crochets ou de pin mugho comme dans les Alpes ligures et sur le Mercantour siliceux ;
- régénération en sous-étage, dans certaines forêts de conifères issues de systèmes pionniers anciens ou sous-exploités depuis longtemps, d'espèces plus exigeantes que les héliophiles qui occupent la strate arborescente majeure.

Ces évolutions sont perceptibles dans tous les niveaux altitudinaux sylvatiques. C'est le cas au thermo-méditerranéen pour les pinèdes du *Querco-Pinetum halepensis* qui présentent en sous-bois, là où les incendies les ont épargnées, une strate arborescente mineure à *Olea europaea* subsp. *sylvestris*, *Laurus nobilis*, *Celtis australis* et arbustive à *Phillyrea angustifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Cneorum tricoccum* ; ces nouvelles structures montrent de larges affinités avec les forêts nord-africaines du *Querco-Oleion*. C'est le cas aussi à l'étage supra-méditerranéen sous couvert de pin sylvestre pour des régénérations de charme-houblon et chêne pubescent, qui eux aussi peuvent montrer dans certaines structures des sujets francs de pied et de belle venue. On peut encore signaler de telles tendances dans le supra-méditerranéen supérieur et le montagnard au niveau des pinèdes de pin sylvestre à buis de la zone préalpine occidentale envahies par de nombreux sujets de hêtre et de sapin (sapinières d'affinités méditerranéennes).

En altitude, des scenarii équivalents se produisent en sous-étage des mélizins pour le sapin, l'épicéa et dans les franges altitudinales supérieures pour l'arole. Les transformations des cortèges floristiques surviennent particulièrement dans certaines forêts issues du régime des taillis. Les études diachroniques effectuées en comparant des relevés floristiques pris à des pas de temps de 20 à 30 ans dans des structures qui n'ont pas subi de perturbations anthropiques majeures montrent :

- a) l'évolution de certaines ostryaies de l'*Ostryo-Carpinion* (*Quercetalia pubescens*) par augmentation en couvert des espèces caractéristiques des *Fagetalia*. Cette tendance puissante et générale caractérise les vallées de la Vésubie, de la Roya et de la Tinée, où le hêtre est peu représenté dans le tapis végétal de l'étage montagnard ;
- b) l'évolution de certaines chênaies pubescentes d'ubac (*Buxo-Quercion* et *Ostryo-Carpinion*) vers des structures rappelant le *Fraxino-Carpinion* (alliance des *Fagetalia*) ;
- c) l'évolution des taillis de châtaignier d'ubac et de certaines forêts fruitières aux mêmes expositions vers une flore qui globalement s'apparente à celle des bois mixtes du *Fraxino-Carpinion* dans les taillis en voie de vieillissement. Se cons-

titue alors un sous-étage arborescent, structuré autour d'essences anémochores et ornithochores : *Populus tremula*, *Acer div. sp.*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Sorbus*, *Rhamnus* ;

- d) installation dans les près-bois de mélizins envahis progressivement par les myrtilles et le rhododendron, de régénéérations significatives d'arole du fait de l'abandon du parcours.

La sous-utilisation pastorale explique aussi les profondes transformations que subissent les pinèdes des zones internes. Nombre de ces pinèdes de pin sylvestre autrefois parcourues au printemps et en automne par les transhumants développaient une strate herbacée riche en graminées et en Fabacées (*Ononis div. sp.*, *Astragalus div. sp.*, *Hippocrepis*, ...) structurant l'alliance de l'*Ononio-Pinion*. Les abandons d'usage conduisent à l'installation dans ces pinèdes, s'apparentant nettement aujourd'hui aux communautés des *Pino-Juniperetalia*, de ligneux arbustifs : *Arctostaphylos uva-ursi*, *Juniperus sabina*, *Juniperus hemisphaerica*, *Berberis vulgaris*, *Hippophaë rhamnoides*, *Cotoneaster div. sp.*, *Amelanchier ovalis* subsp. *embergeri*.

Ainsi, compte tenu de la forte dynamique sylvigénétique, les substitutions et successions d'essences dans le couvert arboré dominant des Alpes maritimes n'en sont qu'à leur début. Toutefois, ce sont deux grands compartiments forestiers qui devraient se transformer le plus dans les prochaines décennies, les pinèdes de pin sylvestre et les mélizins, notamment dans la zone d'interface subalpin-alpin. Les tendances prévisibles sont les suivantes :

Pinèdes de pin sylvestre

- Pinèdes pionnières supra-méditerranéennes : évolution vers des chênaies pubescentes ou des ostryaies ;
- Pinèdes mésophiles montagnardes :
 - à buis : évolution vers des hêtraies ou sapinières préalpines à buis,
 - à piroles et Orchidées : évolution en zone intermédiaire vers des pessières-sapinières ;
- Pinèdes à *Calamagrostis varia* ou à *Erica carnea* : probablement potentielles en zone intra-alpine.

Mélizins

On remarque une évolution des mélizins sur pré-bois montagnards vers la pessière-sapinière, en zone intermédiaire. Dans le subalpin au sens large, deux types de modifications se produisent :

- constitution de peuplements pionniers à base de conifères : mélèze ou pin à crochets sur les pelouses pastorales en sous-usage ;
- régénéérations importantes d'arole en sous-bois de mélizins transformés par l'envahissement de *Vaccinium* et *Rhododen-*

dron d'anciens prés-bois subalpins délaissés par les animaux domestiques.

La zone actuelle d'interface subalpin-alpin, notamment dans les secteurs où la déprise pastorale est relativement ancienne, voit une régénération d'essences forestières qui donne lieu à un débat sur la limite supérieure des arbres :

- soit cette implantation de mélèze, de pin sylvestre, de pin à crochets et même de sapin et d'épicéa sur les ubacs traduit une reconquête sur des territoires que les déboisements importants du Subatlantique (2800 avant J.-C.) avaient contribué à transformer en pelouses-parcours ;
- soit cette implantation progressive est liée à une amélioration des conditions climatiques.

Il est probable que les deux tendances agissent aujourd'hui. Certaines essences, comme l'arole rencontré en régénération jusqu'autour de 2 500 m dans l'Argentera-Mercantour, montrent en tout cas que les évolutions de la limite forestière supérieure dans ce secteur des Alpes du Sud n'en sont qu'à leur début. Mais il ne faut pas oublier non plus que de tels cycles d'amélioration thermique se sont produits durant l'Holocène, en particulier de 9000 à 6000 avant J.-C. (Boréal et début de l'Atlantique), période durant laquelle les températures estivales étaient de 2 à 3° plus élevées qu'aujourd'hui (optimum thermique). Dans les Alpes du Sud, de Beaulieu (1977) indiquait une remontée altitudinale forte des chênaies pubescentes (1 400-1 500 m) et des sapinières (2 000-2 100 m), traduisant bien un décalage vers le haut de l'ensemble de l'édifice végétal forestier que l'homme a attaqué durant le Subboréal final et tout le Subatlantique. On peut donc conclure qu'avec la baisse de la pression pastorale et les changements thermiques que les prévisionnistes du climat intègrent dans leurs modèles, la remontée altitudinale de la frange forestière d'interface subalpin-alpin ne fera que s'accentuer au cours des prochaines décennies et des prochains siècles.

LES ESPÈCES PATRIMONIALES

Les régions de l'Ubaye et des Alpes maritimes françaises et italiennes constituent un des secteurs les plus remarquables pour la biodiversité végétale (2750 espèces environ) et représentent 60 % de la flore française. Cette diversité s'exerce particulièrement au niveau des plantes qualifiées souvent de *patrimoniales*, d'intérêt régional, national et européen. Cette diversité se retrouve dans tous les étages de végétation, sauf peut-être dans la zone

interne dont la caractéristique principale réside dans le maintien d'un certain nombre d'espèces steppiques d'intérêt écologique majeur (*Astragalus alopecuroides* en Ubaye-Bachelard). Une soixantaine d'espèces endémiques se rencontrent, dont de nombreuses paléoendémiques qui traduisent le rôle conservatoire de cette région en ce qui concerne les paléoflores, mais aussi la plasticité d'un nombre conséquent de néoendémiques capables de modifier leur patrimoine génétique pour identifier dans les Alpes maritimes des populations particulières. Certaines espèces prestigieuses comme *Gentiana ligustica* ont ainsi laissé des colonies relictuelles aux frontières du méso- et du supra-méditerranéen et peuvent également investir dans le massif du Marguareis les limites inférieures de l'étage alpin.

Il faut aussi insister sur le rôle conservatoire des zones humides qui abritent des taxons originaux pour la flore des Alpes du Sud. Cette tendance est particulièrement affirmée en Haute-Tinée avec *Juncus arcticus*, *Carex bicolor*, *Carex microglochin*, *Trichophorum pumilum* ou encore *Hierochloë odorata* au Col de Larche, *Potentilla fruticosa* dans les Hautes Sagnes du Boréon, *Tofieldia pusilla* dans le Haut-Pesio, et *Drosera rotundifolia* dans des tourbières de la Haute-Roya (vallon de Fontanalba, vallée de la Ceva).

Des découvertes récentes ont encore enrichi le patrimoine de cette région ; tel est le cas pour une mousse en disjonction d'aire, *Ptilium crista-castrense* au col de la Couillole, pour *Buxbaumia viridis* dans l'Estéron, Mollières et le Boréon, pour *Lycopodium clavatum* dans le Boréon ou encore *Drosera rotundifolia* dans les sagnes de la Ceva, *Pinguicula hirtiflora* en Roya de Fontan, et *Dracocephalum austriacum* à Saint-Dalmas-le-Selvage.

Il restait intéressant dans ce travail de situer la répartition de ces végétaux d'intérêt patrimonial dans la zone cartographiée, en fonction des étages de végétation correspondants.

Étage thermo-méditerranéen

Pteris cretica, *Silene badaroi*, *Papaver pinnatifidium*, *Sinapis pubescens*, *Ceratonia siliqua*, *Securigera securidaca*, *Coronilla valentina* subsp. *valentina*, *Cneorum tricoccon*, *Lavatera maritima*, *Lavatera punctata*, *Moricandia arvensis*, *Vitex agnus-castus*, *Nerium oleander*, *Teucrium fruticans*, *Stachys ocymastrum*, *Centaurea leucophaea* subsp. *controversa*, *Atractylis cancellata* (zones littorales à l'Est du Var), *Hyoseris scabra*, *Picris altissima*, *Drimia maritima*, *Allium chamaemoly*, *Leucojum nicaeense*, *Ruscus hypophyllum*, *Ampelodesmos mauretanica*, *Stipa capensis*, *Heteropogon contortus*, *Chamaerops humilis*.

Étage méso-méditerranéen

Notholaena marantae (Saint-Sauveur-sur-Tinée), *Pteris cretica* (Fontan, Maglia), *Asplenium scolopendrium*, *Polystichum setiferum*, *Cryptomium fortunei* (Vallons Obscurs de Nice), *Dryopteris tyrrhena* (gorges de Paganin en Roya), *Quercus crenata*, *Helleborus niger* (Saorge !), *Ranunculus velutinus*, *Ranunculus canuti*, *Rorippa amphibia*, *Brassica montana*, *Saxifraga cochlearis*, *Potentilla saxifraga*, *Vicia melanops*, *Trigonella polyceratia*, *Medicago glomerata*, *Securigera securidaca*, *Ilex aquifolium*, *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*, *Lavatera maritima*, *Lavatera punctata*, *Viola jordanii*, *Circaeae lutetiana*, *Oenanthe aquatica*, *Primula allionii*, *Anagallis tenella*, *Sympyrum bulbosum*, *Ballota frutescens*, *Stachys palustris*, *Cephalaria transylvanica*, *Campanula albicans*, *Aster amellus*, *Onobroma caerulea*, *Picris altissima*, *Veratrum nigrum*, *Tulipa clusiana*, *Scilla hyacinthoides*, *Allium nigrum*, *Leucojum nicaeense*, *Narcissus poeticus*, *Crocus ligusticus*, *Cleistogenes serotina*, *Stipa capensis*, *Typha minima*, *Carex griuletii*, *Carex depressa* subsp. *basaricaris*, *Carex olibensis*, *Carex punctata*, *Carex mairei*, *Ophrys gr. bertolonii*, *Ophrys provincialis*, *Ophrys ciliata*, *Serapias parviflora*, *Serapias olbia*, *Serapias neglecta*, *Orchis fragrans*, *Orchis laxiflora*.

Étage supra-méditerranéen

Ophioglossum vulgatum, *Botrychium matricariifolium* (bas du vallon de Mollières), *Asplenium scolopendrium* (Mollières), *Polystichum setiferum*, *Taxus baccata*, *Quercus crenata*, *Quercus cerris*, *Arenaria cinerea*, *Moehringia lebrunii*, *Moehringia sedoides*, *Holosteum umbellatum* subsp. *hirsutum* (Préalpes de Grasse), *Delphinium fissum*, *Anemone trifolia*, *Ranunculus canuti*, *Aquilegia bertolonii*, *Paeonia officinalis* subsp. *huthii*, *Draba nemorosa* (Vallon moyen de Mollières), *Sedum fragrans*, *Saxifraga cochlearis*, *Saxifraga callosa* subsp. *catalaunica*, *Rosa gallica*, *Potentilla alba*, *Potentilla saxifraga*, *Cytisus ardoianii*, *Geranium macrorrhizum*, *Erodium rodiei*, *Dictamnus albus*, *Ilex aquifolium*, *Viola jordanii*, *Molopospermum peloponnesiacum*, *Cachrys trifida*, *Primula allionii*, *Primula marginata*, *Gentiana lutea* (rares stations de basse altitude comme près de Sospel), *Asperula hexaphylla*, *Sympyrum bulbosum*, *Myosotis speluncicola* (Saint-Auban), *Leonurus cardiaca*, *Ballota frutescens*, *Lathraea squamaria*, *Pinguicula longifolia* subsp. *reichenbachiana*, *Pinguicula hirtiflora* (Fontan), *Campanula albicans*, *Aster amellus*, *Inula bifrons*, *Centaurea alpina* (vallon de St-Julien, à Sospel), *Centaurea balbisiana* subsp. *aemilii*, *Centaurea balbisiana* subsp. *verguinii* (moyen-Var), *Gagea villosa*, *Gagea pratensis*, *Fritillaria orientalis*, *Lilium martagon*, *Lilium pomponium*, *Narcissus*

poeticus, *Iris graminea*, *Crocus ligusticus*, *Danthonia alpina*, *Ophrys gr. bertolonii*, *Orchis coriophora*, *Orchis fragrans*, *Orchis laxiflora*, *Orchis spizelia*.

Étage collinéen médio-européen

Lycopodium clavatum, *Ophioplossum vulgatum*, *Oenanthe aquatica*, *Asperula taurina*, *Lilium martagon*, *Lilium croceum*, *Muscaris botryoides*, *Convallaria majalis*.

Étage montagnard-méditerranéen

Taxus baccata, *Arenaria cinerea*, *Moehringia lebrunii*, *Moehringia sedoides*, *Delphinium fissum*, *Pulsatilla halleri*, *Aquilegia bertolonii*, *Paeonia officinalis* subsp. *huthii*, *Sedum fragrans*, *Saxifraga diapensioides*, *Potentilla alba*, *Hedysarum boutignyanum*, *Geranium macrorrhizum*, *Geranium bohemicum*, *Euphorbia variabilis*, *Eryngium spinalba*, *Molopospermum peloponnesiacum*, *Erica carnea*, *Primula allionii*, *Primula marginata*, *Gentiana lutea*, *Asperula hexaphylla*, *Dracocephalum austriacum* (Pra-Gaze, Haute-Tinée), *Phyteuma villarsii*, *Gnaphalium uliginosum*, *Stemmacantha heleniifolia* subsp. *heleniifolia*, *Centaurea balbisiana* subsp. *verguinii* (moyen-Var), *Veratrum nigrum*, *Gagea villosa*, *Gagea saxatilis*, *Gagea pratensis*, *Gagea reverchonii* (Préalpes de Grasse), *Gagea lutea* (Tinée de Bouzieryas), *Lilium pomponium*.

Étage montagnard interne

Lilium martagon, *Astragalus alopecuroides*, *Viola pinnata*.

Étage montagnard

Selaginella helvetica, *Cystopteris montana* (Piémont, Saint-Dalmas-le-Selvage), *Polystichum setiferum*, *Aconitum variegatum* subsp. *paniculatum*, *Aconitum burnatii*, *Anemone trifolia*, *Pulsatilla halleri*, *Aquilegia alpina*, *Helleborus viridis*, *Hesperis inodora*, *Rorippa amphibia*, *Cardamine asarifolia*, *Lunaria rediviva*, *Jovibarba allionii*, *Saxifraga diapensioides*, *Chrysosplenium alternifolium*, *Trifolium pannonicum*, *Geranium macrorrhizum*, *Geranium bohemicum*, *Ilex aquifolium*, *Circaeae lutetiana*, *Circaeae alpina* (le Boréon), *Primula marginata*, *Pyrola rotundifolia*, *Gentiana lutea*, *Asperula taurina*, *Tozzia alpina*, *Lathraea squamaria*, *Cirsium montanum*, *Lactuca quercina*, *Veratrum nigrum*, *Gagea minima* (Saint-Dalmas-le-Selvage et Vallon Roya en Tinée), *Fritillaria meleagris* subsp. *burnatii*, *Fritillaria tubiformis* subsp. *moggridgei*, *Lilium martagon*, *Lilium croceum*, *Muscaris botryoides*, *Convallaria majalis*, *Narcissus*

pseudonarcissus, Narcissus poeticus, Orchis coriophora, Dactylorhiza cruenta, Gymnadenia odoratissima, Listera cordata, Epipogium aphyllum, Cypripedium calceolus (Ubaye, Barcelonnette), *Drosera rotundifolia* (Roya, plateau Ceva, Piémont ligure).

Étage subalpin d'affinités méditerranéennes

Asplenium lepidum (crêtes à l'est du col de Tende), *Asplenium fissum, Pinus mugho, Sedum fragrans, Saxifraga diapensioides, Hedsarum boutignyanum, Euphorbia varia-*bilis, *Daphne striata, Helianthemum lunulatum* (est col de Tende), *Eryngium spinalba, Erica carnea, Horminum pyrenaicum, Primula marginata, Gentiana ligustica, Asperula hexaphylla, Phyteuma cordatum, Phyteuma villarsii, Leontopodium alpinum, Stemmacantha helenifolia* subsp. *helenifolia, Stemmacantha helenifolia* subsp. *bicknellii, Lilium pomponium, Carex mucronata, Campanula alpestris, Campanula stenocodon.*

Étage subalpin

Lycopodium annotinum, Huperzia selago, Diphasiastrum alpinum, Aconitum burnatii, Delphinium dubium, Pulsatilla halleri, Clematis alpina, Aquilegia alpina, Cardamine asarifolia, Jovibarba allionii, Potentilla fruticosa, Trifolium pannonicum, Eryngium alpinum (vallon Pontebernardo en Stura), *Trichophorum pumilum* (hautes vallées du Var et de la Tinée), *Dactylorhiza cruenta, Gymnadenia odoratissima, Listera cordata, Epipogium aphyllum, Betula pubescens, Campanula alpestris, Pyrola rotundifolia, Loiseleuria procumbens* (Haute-Tinée ; Haute-Vésubie : Archas, Salèse, Adours ; Pizzo d'Ormea en Ligurie), *Primula marginata, Gentiana lutea, Tozzia alpina, Leontopodium alpinum, Doronicum austriacum, Tephroseris balbisiana, Cirsium montanum, Lactuca quercina, Gagea minima* (Saint-Dalmas-le-Selvage et Vallon Roya en Tinée), *Fritillaria meleagris* subsp. *burnatii, Fritillaria tubiformis* subsp. *moggridgei, Lilium martagon, Lilium croceum, Convallaria majalis, Narcissus pseudonarcissus, Narcissus poeticus, Juncus arcticus* (hautes vallées Var et de la Tinée), *Carex curta.*

Étage alpin sur calcaires et marnes

Adonis pyrenaica (Aiguilles de Pellens, Haut-Verdon), *Ranunculus parnassifolius* (chaîne du Mounier), *Cardamine plumieri, Cardamine asarifolia, Iberis aurosica* (Mounier, Saint-Honorat, Var supérieur), *Saxifraga biflora* (revers nord Mounier), *Saxifraga diapensioides, Heracleum minimum* (hautes vallées du Var et de la Tinée), *Primula*

marginata, Androsace pubescens, Androsace helvetica, Leontopodium alpinum, Artemisia umbelliformis, Berardia subacaulis, Juncus arcticus (hautes vallées du Var et de la Tinée), *Tofieldia pusilla, Carex microglochin* (Haute-Tinée de Salso Moreno), *Carex mucronata, Carex bicolor* (hautes vallées du Var et de la Tinée), *Carex ornithopodioides, Carex firma, Chamorchis alpina* (Haute-Roya).

Étage alpin sur silice et sur grès

Cardamine asarifolia, Jovibarba allionii, Saxifraga florulenta, Potentilla fruticosa, Primula pedemontana, Androsace alpina (Tête Chalanches en Haute-Tinée), *Androsace pubescens, Androsace helvetica, Androsace vandellii, Eritrichium nanum, Artemisia genipi, Artemisia umbelliformis, Artemisia glacialis, Juncus arcticus* (hautes vallées du Var et de la Tinée), *Trisetum spicatum* subsp. *ovatifaniculatum* (cime de Burnat en Tinée), *Hierochloë odorata* (Larche).

CONCLUSION

La région cartographiée représente vraiment un carrefour d'origines biogéographiques différentes, en relation avec les conditions écologiques, qui déterminent un ensemble de séries de végétations où s'expriment les influences méditerranéennes, médio-européennes et alpines.

Les influences méditerranéennes sont bien marquées à l'étage collinéen avec, plus particulièrement, des peuplements d'affinités occidentales très nettes dans les chênaies pubescentes à buis et d'affinités orientales avec les séries du chêne chevelu orientale, du chêne pubescent, du charme-houblon. Il convient de souligner aussi l'expression originale, dans l'étage collinéen supra-méditerranéen et en général dans la partie amont des vallées du Verdon, de la Vaire, de la Tinée et de la Roya, de peuplements très significatifs à genévrier thurifère qui, sur le territoire de la feuille, touchent ainsi le plafond de l'étage méso-méditerranéen (comme c'est le cas en Tinée avec les peuplements à chêne-vert et genévrier oxycèdre). Ces formations se développent aussi beaucoup plus en altitude dans la série supérieure du pin sylvestre et même dans la série préalpine du pin à crochets (haute vallée de la Vaire notamment). Dans la zone d'étude, le genévrier thurifère ne touche pas la zone interne (à la différence du Briançonnais), représentée par les groupements de la chênaie pubescente interne à l'étage collinéen intra-alpin.

L'étage montagnard montre une grande diversité de situations avec, en particulier, l'extension importante d'un montagnard-méditerranéen très original dans toute sa séquence de pelouses écorchées, de garrigues à *Juniperus hemisphaerica* et de pinèdes de pin sylvestre localement infiltrées de pin à crochets. Les groupements qui se développent dans cet étage sont en tous points voisins de ceux de l'Espagne nord-occidentale et vicariants de ceux des montagnes des Balkans. Il faut insister sur la présence remarquable d'espèces très intéressantes du point de vue biogéographique (*Eryngium spinalba*, *Knautia mollis*, *Sesleria argentea*, *Chamaecytisus polytrichus*). Le montagnard interne est également caractérisé en Ubaye par des pinèdes à *Ononis* s'encartant dans les *Pino-Juniperetea* et des pelouses du *Stipo-Poion xerophilae* qui atteignent facilement 1900 m d'altitude, avec notamment la présence de *Astragalus alopecuroides*.

Quant au montagnard mésophile et méso-xérophile plus « classique » des Alpes, il apparaît, ici, bien caractérisé avec la diversité de ses pinèdes mésophiles riches notamment à *Erica carnea* dans les Alpes de Tende et dans les vallées Grana et Maira, ainsi que celle de la pessière-sapinière caractérisée par ses niveaux intermédiaires. A noter en Ubaye, la timide expression dans les amonts des vallées latérales, en adrets, de pessières xérophiles internes à *Arctostaphylos uva-ursi*.

L'étage subalpin offre une diversité tout aussi remarquable avec l'extension de sapinières à rhododendron dans le subalpin mésophile (surtout au nord de la chaîne), des pessières subalpines qui en sont le vicariant au sud. La série du cembro-mélèze revêt toute la diversité et le caractère multiforme qu'on lui connaît partout ailleurs dans les Alpes. Quant aux influences méditerranéennes, elles restent bien marquées au sud de la chaîne avec les peuplements de la série méridionale du pin à crochets qui présentent, à leur niveau, l'extension de belles formations de pelouses écorchées et la remontée altitudinale d'espèces comme *Lavandula angustifolia*, *Rhamnus saxatilis*, *Rhamnus alpina*, *Juniperus thurifera*, *Rosa montana*, *Rosa pimpinellifolia*. De telles situations apparaissent aussi en zone continentale de l'Ubaye, dans la série interne du pin à crochets avec des associations où se mélangent jusque vers 2200-2300 m des caractéristiques de pelouses écorchées (*Helictotrichon parlatorei*, *Astragalus sempervirens*) et des espèces xérophiles internes (*Carex nitida*, *Koeleria pyramidata*, *Helianthemum grandiflorum*, *Festuca valesiaca*). Il est évident aussi qu'on ne saurait clore cette conclusion biogéographique sans faire référence à l'originalité de la série du pin mugho, vicariante de celle des Alpes orientales et des Balkans.

Les tableaux récapitulatifs 1, 2 et 3 montrent les affinités biogéographiques des principales séries. Au delà des caractères biogéographiques originaux des Alpes maritimes, on insistera en conclusion sur les grandes tendances actuelles de la sylvigénèse en relation avec l'écroulement du système agro-sylvo-pastoral traditionnel ayant des effets sur la progression de la plupart des essences forestières et notamment, celle du pin sylvestre et du mélèze qui traduit bien ce phénomène.

Les principales cultures avaient été étendues sur restanques dans les séries du chêne pubescent et même, assez nettement, dans la série supérieure du pin sylvestre, jusque vers 1 700-1 800 m dans les Alpes maritimes occidentales et à un moindre degré dans les Alpes tendasques. Ce système cultural d'adret était complété par un système pastoral, sur les terrains les plus ingrats de basse altitude et sur l'ensemble des sols à plus haute altitude, avec quasi élimination des conifères produisant des litières à mor (comme le pin sylvestre, le pin à crochets et l'arole) et qui avaient été épargnés dans des refuges situés dans les zones subrupicoles.

Les mélésins, compte tenu de leur compatibilité avec l'existence d'une strate herbacée de qualité, avaient été traditionnellement bien protégés et étendus à basse altitude, dans les zones du sapin et de l'épicéa ; ils étaient souvent gérés en prairies de fauche avant de servir de parcours en automne. L'importance des faciès à mélèze dans différentes séries et des mélésins sur pelouses, dans la sous-série mésophile et dans la sous-série inférieure de la série du cembro-mélèze, traduit bien le poids que ces peuplements ont joué dans l'économie sylvopastorale de toutes les montagnes des Alpes maritimes.

Un autre ensemble forestier avait été également privilégié au maximum dans les Alpes maritimes : la châtaigneraie. Cet écosystème était bien développé en Piémont, dans les stations mésoxérophiles et mésophiles, avec les châtaigneraies fruitières, cultivées ou fauchées, liées à la série acidophile du chêne sessile et les taillis, plus particulièrement liées à la série du charme. Au contraire, sur le versant sud, partout où les substrats siliceux affleurent en Roya, Vésubie et Tinée, les châtaigneraies fruitières ont été favorisées avec de savants systèmes d'irrigation allant chercher l'eau partout dans la montagne. A ce niveau, le noyer avait aussi été favorisé : la prairie de fauche associée au sous-bois répondait aux exigences de nourriture du bétail de somme.

L'homme vivait en autarcie, sur des écosystèmes dans des montagnes isolées et manifestement beaucoup plus dégradées qu'aujourd'hui. D'ailleurs, la limite forestière avait été volontairement abaissée et des versants étaient

TABLEAU 1.

SÉRIES DE VÉGÉTATION D'AFFINITÉS ORIENTALES

Étage subalpin

Série du pin mugho

*Pinetum mughi ligisticum (Mugho-Ericetum)***Étage montagnard**

Série mésophile du pin sylvestre

sous-série normale

pinèdes à *Erica carnea* (*Erico-Pinetum*)

Série de l'ostrya

*Ostryo-Plagietum**Ostryo-Seslerietum*

Série du chêne chevelu

*Phykospermo-Quercetum cerridis***Étage supra-méditerranéen**

Série orientale du chêne pubescent

*Orno-Quercetum pubescens***Étage méso-méditerranéen**

Série du chêne vert, sous série normale

Faciès oriental : *Orno-Quercetum ilicis*

TABLEAU 2.

SÉRIES DE VÉGÉTATION D'AFFINITÉS OCCIDENTALES

Étage subalpin

Série méridionale du pin à crochets

Étage montagnard

Série supérieure du pin sylvestre

Faciès à *Juniperus thurifera*

Faciès à pin à crochets

Série mésophile du hêtre

*Buxo-Abietetum, Buxo-Fagetum***Étage supra-méditerranéen**

Série occidentale du chêne pubescent

*Buxo-Quercetum pubescens***Étage méso-méditerranéen**

Série du chêne vert et du genévrier de Phénicie

Sous-série rupicole

Sous-série normale : *Viburno-Quercetum ilicis, Epipactido-Quercetum ilicis*

TABLEAU 3.

SÉRIES DE VÉGÉTATION DU DOMAINE INTRA-ALPIN

Étage alpin

Séries sur calcaires et marnes, sur silice, sur grès

Étage subalpin

Série du pin cembro et du mélèze

Série interne du pin à crochets

Étage montagnard

Série interne de l'épicéa (pessière à raisin d'ours)

Série interne du pin sylvestre

Étage collinéen interne

Série interne du chêne pubescent

entièrement chauves comme c'était le cas en Tinée, dans le Var et le Verdon, avec une montagne parcourue de l'étage collinéen jusqu'à l'alpin. La haute vallée de la Vésubie, soumise à un statut de protection forestière traditionnelle et propriété de la Maison des Ducs de Savoie, était forestière jusqu'à près de 2 300 m pour les mélizins et même plus, si on prend en compte les cembraies qui atteignent facilement 2 500 m d'altitude. On est donc tout à fait dans l'incertitude pour fixer les limites inférieures réelles de l'étage alpin. Les études de pédio-anthracologie démontrent à cet égard que le subalpin avait une amplitude altitudinale nettement supérieure à celle d'aujourd'hui.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Robert Salanon (université de Nice) et Frédéric Médail (IMEP, université d'Aix-Marseille III) pour les nombreuses remarques formulées lors de la relecture de ce manuscrit. La dactylographie du manuscrit a été réalisée par Michelle Dougny (IMEP).

Bibliographie

Cette liste bibliographique regroupe les principaux travaux publiés sur la flore et la végétation des Alpes maritimes et ligures, ou ayant servi à l'élaboration du texte et de la carte de végétation du Parc national du Mercantour.

Aichinger E., 1933. *Vegetationskunde der Karawanken*. Fisher, Jena. 314 p.

Allioni A., 1879. *Flora pedemontana sive enumeratio methodica stirpium pedemontani*. Augusto Taurinaurum 1873, Turin.

Alphand J., 1994. Réflexions sur les endémiques des Alpes et de leurs corrélations avec les massifs alentours. *Monde Pl.*, 450 : 18-20.

Archiloque A. & Borel L., 1965. Une série résiduelle du genévrier thurifère dans les Alpes du Sud. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 3 : 119-132.

Archiloque A., Borel L. & Devaux J.-P., 1974. Feuille d'Entrevaux (XXXV-41) au 1/50 000. *Bull. Carte Vég. Prov. et Alpes du Sud*, 1 : 87-129.

Archiloque A., Borel L., Devaux J.-P., Lavagne A., Moutte P. & Weiss H., 1970. Vers une caractérisation phytosociologique de la série méditerranéenne du chêne pubescent. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 44 : 17-42.

Archiloque A., Borel L. & Lavagne A., 1970. Feuille de La Javie (XXXIV-40) au 1/50 000. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 8 : 35-71.

Archiloque A., Borel L. & Devaux J.-P., 1980. Notice explicative de la carte phytosociologique d'Allos au 50 000^e (feuille XXXV-40). *Rev. Biol. Ecol. médit.*, 7 : 211-248 + 1 carte h.t.

Ardoine H., 1879. *Flore analytique du département des Alpes-Maritimes*. Bertrand et Queyrot, Menton, Cauvin-Empereur, Nice. 2nd ed. XXX + 448 p.

Aubert G., Borel L., Lavagne A & Moutte P., 1965. Feuille d'Embrun-est (XXXV-38). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 3 : 61-86.

Aubert G., Barbero M. & Loisel R., 1971. Les callunaies dans le sud-est de la France et le nord-ouest de l'Italie. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 118 : 679-700.

Bannes-Puygiron G., de, 1933. *Le Valentinois méridional. Esquisse phytosociologique*. S.I.G.M.A., 19, 200 p.

Barbero M., 1966. A propos de trois espèces rupicoles endémiques des Alpes ligures. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 113 : 330-341. — 1967. L'endémisme dans les Alpes maritimes et ligures. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 114 : 179-199. — 1968. A propos des pelouses écorchées des Alpes maritimes et ligures. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 115 : 219-244. — 1969. Groupements des rochers et éboulis calcaires des Alpes ligures. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 42 : 63-86. — 1970a. A propos des hêtraies des Alpes maritimes et ligures. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 44 : 43-78. — 1970b. Les pelouses acidophiles des Alpes maritimes et ligures ; leur classification phytosociologique ; *Nardetalia strictae*, *Festucetalia spadiceae*, *Caricetalia curvulae*. *Ann. Fac. Sci.*

Marseille, 43B : 173-195. — 1972. *Études phytosociologiques et écologiques comparées des végétations orophiles alpine, subalpine et mésogéenne des Alpes maritimes et ligures*. Thèse Doct. Sci. nat. Univ. de Provence, Marseille, 418 p. + annexes.

Barbero M. & Bonin G., 1969. Signification biogéographique et phytosociologique des pelouses écorchées des massifs nord-méditerranéens occidentaux, des Apennins et des Balkans septentrionaux. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 116 : 227-246. — 1969. Groupements végétaux de la carte de Viève (Vièvola) au 1/50 000 (Alpes maritimes et ligures). *Webbia* : 513-583.

Barbero M., Bonin G. & Quezel P., 1971. Signification bioclimatique des pelouses écorchées sur les montagnes du pourtour méditerranéen, leurs relations avec les forêts d'altitude. *Coll. interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée. Perpignan* : 17-56.

Barbero M. & Bono G., 1967. Groupements des rochers et éboulis siliceux du Mercantour-Argentera et de la chaîne ligure. *Webbia*, 22 : 437-467. — 1968. Principales divisions phytogéographiques des Alpes maritimes et ligures. *Allionia*, 14 : 153-166. — 1970a. Les sapinières des Alpes maritimes, de l'Authion à la Ligurie et de la Stura au Tanaro. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Stift. Rübel Zürich*, 43 : 140-168. — 1970b. La végétation sylvatique thermophile de l'étage collinéen des Alpes apuanes et de l'Apennin ligure. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr.*, 1 : 148-182. — 1972. Les cembraies des Alpes maritimes et des Alpes cottiennes italiennes. *Allionia*, 17 : 97-120.

Barbero M., Bono G. & Ozenda P., 1970. Sur les groupements végétaux en limite d'aire dans les Alpes. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 117 : 593-608.

Barbero M., Bono G., Ozenda P. & Mondino G.P., 1973. Carte écologique des Alpes au 1/100 000 Nice-Menton (R 21) et Viève-Cuneo (R 20) ; coupe des Alpes maritimes et ligures. *Doc. Cartogr. écol.*, 12 : 49-76 + 2 cartes h.t.

Barbero M. & Charpin A., 1970. Sur la présence dans les Alpes ligures de groupements relictuels à *Carex firma* Mygind. ex Host et *Carex mucronata* All. *Fragn. Florist. Geobot.*, 16 : 197-149.

Barbero M., Gruber M. & Loisel R., 1971. Les forêts caducifoliées de l'étage collinéen de Provence, des Alpes maritimes et de la Ligurie occidentale. *Ann. Univ. Provence*, 45 : 197-202.

Barbero M. & Loisel R., 1969a. Le Carpinion dans le massif de l'Estérel (sud-est de la France). *Feddes Repert.*, 81 : 485-502. — 1971. Contribution à l'étude des pelouses à bromes méditerranéennes et méditerraneo-montagnardes. *Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles*, 28 : 91-166. — 1974. Carte écologique des Alpes au 1/100 000, feuille de Cannes (Q 22). *Doc. Cartogr. écol.*, 14 : 81-99 + 1 carte h.t.

Barbero M., Loisel R. & Poirion L., 1972. L'originalité biogéographique des Préalpes de Grasse. *Riviera sci. Nice*, 4 : 81-92.

- BARBERO M., LOISEL R. & QUEZEL P., 1972. ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE DES PEIUSES À *Anthyllis montana*, *Ononis striata*, *Sesleria coerulea* en France méridionale. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 119 : 141-168.
- Barbero M. & Quezel P., 1975. Végétation culminale du mont Ventoux, sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecol. Medit.*, 1 : 3-33. — 1975. Les forêts de sapin sur le pourtour méditerranéen ; esquisse phytosociologique, biogéographique et bioclimatique. *Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles*, 32 : 1245-1289.
- Bartoli C., 1966. Études écologiques sur les associations végétales de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. for.*, 23 : 432-751.
- Bartsch J., 1940. *Vegetationskunde des Schwarzwaldes*. Planzensoziologie, Jena, 40, 40 p.
- Baudier A. & Kupfer P., 1968. Sur les peuplements d'astragales épineux de la partie orientale de la chaîne pyrénéenne. *Bull. Soc. neuch. Sci. nat.*, 91 : 75-85.
- Benevent E., 1926. *Le climat des Alpes françaises*. Mém. Office nat. Météorol. Fr., Paris, 435 p.
- Bicknell L., 1885. *Flowering plants of the Riviera and neighbouring mountains*. London.
- Blanchar d R., 1949. *Les Alpes occidentales. V. Les grandes Alpes du Sud*. Arthaud, Grenoble, 1003 p. — 1953. *Les Alpes occidentales VI, Le versant piémontais*. Arthaud, Grenoble, 370 p. — 1966. *Les Alpes occidentales, VII, Essai d'une synthèse*. Arthaud, Grenoble, 600 p.
- Bolos O. de, 1954a. *De Vegetatio Notulae I. Collect. Bot.*, 4 : 253-286. — 1954b. Essai sur la distribution géographique des climax dans la Catalogne. *Végetatio*, 5-6 : 45-49. — 1970. A propos de quelques groupements végétaux observés entre Monaco et Gênes. *Végetatio*, 21 : 49-73.
- Bono G., 1962. La vegetazione della Valle Pesio (Alpi Marittime). *Webbia*, 16 : 195-431. — 1965. La Valle Gesso e la sua vegetazione (Alpi Marittime) 1, la flora. *Webbia*, 19 : 1-216 — 1965. Squardo sentetico sui raggruppamenti vegetali della val Gesso (Alpi marittiime). *Allionia*, 11 : 173-182. — 1967. *Ostrya carpinifolia* e *Fraxinus ornus* in Val Gesso (Alpi Marittiime). *Allionia*, 13 : 81-88. — 1969a. Carta della vegetazione della Val Gesso (Alpi Marittime). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 7 : 73-105.
- Bono G., Barbero M. & Poirion L., 1967. Groupements de *Pinus mugo* Turra (*Pinus mughus* Scop.) dans les Alpes maritimes et ligures. *Allionia*, 13 : 55-80.
- Borel A. & polidor i J.-L., 1983. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. bot. Fr. Lettres bot.*, 130 : 227-242.
- Borel L. & Serre F., 1969. Phytosociologie et analyse des cernes ligneux : l'exemple de trois forêts du Haut-Var (France). *Oecol. Plant.*, 4 : 165-176.
- Braun-Blanquet J., 1913. Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe der Rätisch-Lepontischen Alpen. *N Denskschr. D. Schweiz Naturf. Gesel.*, 48 : 28-38. — 1915. Les Cévennes méridionales (massif de l'Aigoual). *Arch. Sci. phys. nat. Genève*, 1 : 207 p. — 1919. Eine pflanzengeographische Exkursion durch das Unterengadin und in den schweizerischen National Park. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz*, 4. — 1924. Études sur la végétation méditerranéenne, III. Concentration en ions H et calcimétrie du sol de quelques associations de la garrigue languedocienne. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 71. — 1926. Le climax complexe des landes alpines (*Genisto-Vaccinion* du Cantal). *Arvernia*, 2 : 29-48. — 1932. Zur Kenntnis nordschweizerischen Waldgesellschaften. *SIGMA*, 17 et *Beih. Bot. Cbl.*, 49 : 7-42. Wald und Budeuewicklung in schweizerischen Nationalpark. *Proceed Intern. Bot Congr. Amsterdam*. — 1936. La chênaie d'yeuse méditerranéenne. *SIGMA*, 45 et *Mém. Soc. Sci. nat. Nîmes*, 5. — 1948. La végétation alpine des Pyrénées orientales. *Inst. Esp. Edaf. Ecol. Fisiol. Veg.* et *SIGMA*, 98, 306 p. — 1949-1950. Übersicht der Pflanzengesellschaften Ratiens. *Végetatio*, 2 : 20-37, 234-237, 341-360. — 1954. La végétation alpine et nivale des Alpes françaises. *SIGMA*, 125, 72 p. — 1961. *Die inneralpine Trockenvegetation, von der Provence bis zur Steiermark*. Fischer, Stuttgart, 273 p.
- Braun-Blanquet J. & Jenny H., 1926. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentral-Alpen-N. *Denskschr. D. Schweiz Naturf. Gesel.*, 63 : 183-349.
- Braun-Blanquet J. & Susplugas J., 1937. Reconnaissance phytogéographique dans les Corbières. *SIGMA*, 61 et *Bull. Soc. bot. Fr.*, 84 : 84 p.
- Braun-Blanquet J., Roussine N. & Negre R., 1954. *Les groupements végétaux de la France méditerranéenne*. CNRS, Montpellier : 294 p.
- Braun-Blanquet J., Sissingh & Vierger, 1939. Klasse der *Vaccinio-Piceetea*. *Prodromus der Pflanzengesell. Schafsten*, 6 : 45 p.
- Braun-Blanquet J., Pallmann H. & Bach R., 1954. Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. *Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz Nationalpark*, 4 : 200 p.
- Breistroffer M., 1948. Aperçu sur la flore de Tende et la Brigue (Alpes-Maritimes). *La feuille des Naturalistes*, 3 : 77-79.
- Bresset V., 1971. Les forêts de sapins du Boréon, étude phytosociologique et pédologique. *Riviera sci.*, 58 : 9-24.
- Briquet J., 1891-1895. *Les Labiédes des Alpes maritimes*. Genève et Bâle, H. Georg. edit., 3 vol. 1897. *Monographie des Buplèvres des Alpes maritimes*. P. Lechevalier, Paris : 131 p.
- Burnat E., 1883. *Catalogue raisonné des Hieracium des Alpes maritimes*. H. Georg edit., Genève et Bâle. — 1892-1931. *Flore des Alpes maritimes...* H. Georg edit., Genève et Bâle, 7 vol.
- Cadel G. & Gilot J.-Cl., 1963. Feuille de Briançon (XXXV-36). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 1 : 91-139.
- Cadel G., Ozenda P. & Tonnel A., 1963. Feuille de Saint-Bonnet 1/100 000. *Doc. Carte Vég. Alpes*, I : 47-89.

- CAILLIAU A., 2002. *Analyses des conséquences de la fragmentation sur la structuration génétique et sur les systèmes de reproduction de Gentiana ligustica*. Mém. Dipl. Fac. Sci. Neuchâtel, 1 vol. multigr., 66 p.
- CALLE J. & OZENDA P., 1950. LES PIÉRIDOPHYTES DES ALPES-MARITIMES. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 53-63.
- Caubel E., 1947. Note sur le sapin dans les vallées de la Tinée, de la Vésubie et de la Roya. *Congrès A.F.A.S. Nice*.
- CHARPIN A. & SALANON R., 1972. L'aire de répartition de la bruyère des neiges (*Erica herbacea* L. = *E. carnea* L.) dans la partie française de l'arc alpin. *Candollea*, 27 : 229-247.
- Charpin A. & Salanon R., 1985-1988. Matériaux pour la Flore des Alpes maritimes. Catalogue de l'herbier d'Emile Burnat déposé au Conservatoire botanique de la ville de Genève. *Boissiera*, 36 : 1-258 + 1 carte h.t., 41 : 1-339.
- Charrier G., 1951. I relitti della zona di vegetazione submediterranea nell' arco alpino occidentale. *Atti XV Congr. Geogr. It*, Torino : 4 p.
- CHOPINET, 1963. *Centaurea alpina* L. dans les Alpes maritimes françaises. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 100 : 340-341.
- Chouard P., 1950. Esquisse de la géographie botanique du plateau karstique de Caussols (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 202-224.
- Clerc J., 1964. Feuille de Grenoble (XXXII-34) au 1/50 000. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 2 : 37-68.
- Creasta P. & Martini E., 1988. *Leucojum nicaeense* Ardoino (Amaryllidaceae), specie nuova per l'Italia. *Inform. Bot. Ital.*, 20 : 665.
- Del eull G., 1954. Bibliographie botanique provençale (végétaux vasculaires). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 14 : 1-207. — 1958. Bibliographie botanique provençale (végétaux vasculaires), supplément 1. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 18 : 105-148.
- De Notaris, 1896-1908. *Repertorium de la flore de Ligurie*. Gênes.
- Dugelay A., 1948. L'*Ostrya carpinifolia* dans les Alpes-Maritimes. *Rev. forest. fr.* : 359-438.
- Duvigneaud P., 1953. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. *Les Naturalistes Belges*, 34 : 205-233.
- Emberger L., 1942. Un projet d'une classification des climats du point de vue phytogéographique. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 77 : 97-124.
- Ellenberg H., 1983. *Végétation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart, 943 p.
- FERRARINI E., 1957. FLORA E VEGETAZIONE DEI CASTAGNETTI E DEI CERRETTI DEI' ALTA VALLE DEL TAVERONE (ALTA LUNIGIANA). *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 64 : 485-640.
- Fiori A., 1929. *Nuova flora analitica d'Italia*. Firenze, 3 vol.
- Flahault Ch., 1897. *La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française*. Paris, Lechevalier : 180 p. (publié en 1937). — 1901. Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudoalpines. *Rev. Eaux et Forêts*, 40 : 389-417.
- Fourchy P., 1952. Écologie du mélèze, particulièrement dans les Alpes françaises. *Ann. Ec. nat. Eaux et Forêts*, 13, 1-137 — 1968. Notes sur le pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les Alpes françaises. *Rev. forest. fr.*, 1968 (2).
- Gandiol J.-F. & Salanon R., 2000. Données floristiques sur les Alpes maritimes franco-italiennes : l'herbier de Joseph Rodié (institut de botanique de Montpellier, MPU). *Biocosme mésogéen*, Nice, 17 : 1-195.
- Gaussien H., 1931. Carte du tapis végétal de la France. *Atlas de Fr. Com Nat. Geogr.* : 30-33. — 1954. *Géographie des plantes*. A. Colin, Paris, 224 p. — 1967. A propos du pin mugho. *Rev. forest. fr.*, 1967 (2) : 695-697.
- Gensac P., 1967. Les forêts d'épicéa de Tarentaise. *Rev. gén. Bot.*, 74 : 425-528. — 1968. Végétation des entonnoirs de gypse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 115 : 90-99. — 1970. Les pessières de Tarentaise comparées aux autres pessières alpestres. *Véröff. Geobot. Inst. ETH Rübel*, Zürich, 43 : 104-139.
- Giacomini V. & Fenaroli L., 1958. *La flora. Conosci l'Italia*, II, Touring Club Italiano, Milano : 272 p.
- Giodano A., 1955. Distribuzione e caratteristiche ecologiche del Carice sulle Alpi italiane. *Att. Cong. Naz. Selvi*, Firenze, 1954 : 371-402.
- Giodano A., Mondino G.P. & Salandin R., 1969. Suoli e vegetazione del Gran Bosco di Salbertrand. *Inst. Speriment. Selvicoltura*, Arezzo, 28-29 : .
- Gobert J. & Pautou G., 1969. Feuille de Vaison-la-Romaine (XXXI-40). Contribution à l'étude botanique du Ventoux. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 3 : 145-192.
- Gruber M., 1967. *Ostrya carpinifolia* Scop. dans le secteur préligurien. Thèse Doct. Spécialité, Univ. Aix-Marseille III, Marseille, 130 p. — 1968. *Ostrya carpinifolia* Scop. dans le secteur préligurien. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 115 : 207-218.
- Guinier Ph., 1950. Variations du *Pinus montana* Mill. du Tyrol au Briançonnais. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 98. — 1951. Aperçu géobotanique et forestier sur les Alpes françaises. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 98 : 85-92.
- Guinochet M., 1936. Quelques plantes rares et localités inédites des Alpes-Maritimes. *Riviera sci.* 23 : 23-26. — 1937. La durée d'enneigement, facteur décisif pour les associations végétales de l'étage alpin dans les Alpes maritimes. *CR de AFAS Marseille* : 22-24. — 1938. *Études sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes)*. Bosc & Riou, Lyon, 458 p. — 1970. Clé des classes, ordres et alliances phytosociologiques. *Naturalia Monspeliensis* : 79-119.
- Guinochet M. & Drouineau G., 1944. Notes sur la végétation et le sol aux environs d'Antibes (Alpes-Maritimes). *Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 1 : 22-40.
- Herve P., 1951. A propos d'une station de charme dans le département du Var. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon & Var* : 1-3.

- HOFMANN A., 1970. CONTRIBUTO ALLA CONOSCENZA DELLE FAGGETE DEI PENNISETERIONIALE. *Mitt. Ostalp. Din. Pflanzenoz. Arbeitsgem.*, 9 : 221-240. — 1970. L'Areale Italiano del Pino cembro. *Webbia*, 25 : 199-218.
- Horvat L., 1930. Vegetacijske studije o Hrvatskim planinama. *Bull. Inst. Acad. Youg. Sci. Arts Zagreb*, 24 : 96 p. — 1932. Coup d'œil sur la végétation alpine des montagnes croates. *C.R. Congr. Geog. Eth. Slaves*, Belgrade : 114-118. — 1934. Zur Erforschung der Vegetation des herzegowinisch-montenegrinischen Hochgebirges. *Bull. Inst. Youg. Sci. Arts. Zagreb* — 1937. Pregled planinske vegetacije zapadnog i srednjeg dijela Balkanskog poluotoka. *CR Congr. Geog. Slave 1936, Sofia* : 32-55. — 1950. Sumske zajednice Jugoslaviji (les associations forestières en Yougoslavie). *Inst. za sumarska Istr. Zagreb* : 65 p. — 1953. Die Vegetation der Karstdolinen. *Geogr. Glasnik.*, Zagreb, 14-15 : 25 p. — 1958. Sistematski odnos termafllnlk krastocihsuma Jugoistocne Europe Za yod za Botaniku vete- nars wbg fakultete u Zagrebu. *Biol. Glasn.*, 18 : 40 p. — 1960. Planinska vegetacija u syijetla suoremennich istrazijsnja. *Act. Mus. Makedonici Scientierum naturalium, Skopje*, 15.
- Horvat ic S., 1939. Pregled vegetacije otoka Rabasa Olednistva Biljine Sociologije. *Yugo. Akad.*, 22 : 96 p. — 1957. Pflanzengeographische Gliederung des Kartes Kroatiens und der angrenzenden Gebiete Jugoslawiens. *Act. Bot. Croatica*, 16 : 33-61. — 1963. Jzvjestaj o nastavku istrazivanja vegetacije. *Istre Ljetop. Jugosl. Akad.*, 57.
- Huber B., 1960. Im Orneto-Ostryon des mittlerell Eisac und oberen Etschtales. *Mitt. Deutsch. Dendrologischen Gesellschaft*, 62 : 15 p.
- Jakucs P., 1961. Die phytosozialen verhältnisse der Flaumeichen Buschwälder Südostmitteleuropas. *Akad. Kiado*, Budapest, 314 p.
- Kersal e P., 1998. *Cartographie floristique en réseau d'une zone de moyenne montagne : communes de la Tour-sur-Tinée, Clans et Utelle (France, Alpes-Maritimes)*. Ann. Mus. Hist. nat. Nice, 13 : 1-428, 1 transparent h.t.
- KLIKA J., 1938. XEROTHERME PFLANZENGESELLSCHAFTEN DER KARACOVER HÜGELIN DER SÜDSLAWAKEI. *Belh. Bok. Centr.*, 58 : 435-465.
- Knapp R., 1953. Studien zur Vegetation und pflanzengeographischen Gliederung Nordwestitaliens und der Südschweiz. *Kölner Geogr. Arbeiten*, 4 : 28-56.
- Kuoch R., 1954. Wälder der Schweizer Alpell im Verhreibungsgebiet der Weisstanne. *Ann. Inst. féd. Rech. forest.*, 30 : 131-261.
- Lacoste A., 1964. Premières observations sur les associations subalpines des Alpes maritimes ; étude phytosociologique des pelouses sèches basophiles. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 111 : 61-69. — 1965. Etude phytosociologique des forêts de mélèze dans les Alpes maritimes : leurs relations avec les pelouses méso-philes subalpines et les rhodoraies. *Rev. gén. Bot.*, 72 : 603-614. — 1967. Les groupements méditerranéo-montagnards à *Lavandula angustifolia* Mill. et *Genista cinerea* (Vill.) DC. dans les bassins supérieurs et moyens du Var et de la Tinée (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 114 : 95-102. — 1970. Les groupements à *Festuca spadicea* des Alpes ligures et la définition d'un *Festucetum spadiceae* des Alpes occidentales. *Ann. Litt. Univ. Besançon, Belles Lettres* : 45-62. — 1975. La végétation de l'étage subalpin du bassin supérieur de la Tinée (Alpes-Maritimes). Application de l'analyse multidimensionnelle aux données floristiques. *Phytocoenologia*, 3 : 83-345.
- Lakusic R., 1968. Vergleich zwischen der Elylo-Seslerietea Br.-Bl. der Apenninen und der Dinariden. *Mitt. Ostalp. Din. Pflanzenoz. Arbeitsgem.*, 9 : 133-143.
- Lapraz G., 1956. Recherches phytosociologiques en Catalogne. *Collect. Bot.*, 6 : 49-171.
- Lapraz G., 1979. Les forêts mésohygrophiles de basse altitude des ravins et vallées affluentes du Var, du Paillon et du Loup : l'association à *Melica uniflora* et *Ostrya carpinifolia* (*Melico uniflorae-Ostryetum*). *Riviera sci.*, 66 : 33-46.
- Lausi D., 1967. Zur Klimax-Frage der Friulanischen Ebene. *Mitt. Inst. Vér. Végek Ostalpin-Din. Sek.*, 7 : 41-46.
- Lavagne A., 1964. Le mélèze dans la vallée de l'Ubaye (Basses-Alpes). Ses groupements naturels. Le phénomène « per des-censem ». *Ann. Sci. For.*, 21 : 485-524. — 1968. *La végétation de l'Ubaye et des pays de Vars*. Thèse Doct. Etat Sci., Université de Provence, Marseille, 434 p.
- Lavagne A. & Moutte P., 1963. Note relative à la répartition et à l'écologie du pin à crochets dans la vallée de l'Ubaye (Basses-Alpes). *Rev. forest. fr.* 1963 : 659-674.
- Laverne X., 1967. La station de *Pinus mughus* Scop. ou de *Pinus pumilio* Haenke de Saint-Martin-Vésubie (Alpes-Maritimes). *Rev. forest. fr.*, 1967 (6) : 413-415.
- Lebrun P., 1957. Un siècle de floristique à travers les Alpes françaises (additions et corrections). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 104 : 339-351.
- Lejoly J., 1975. *Phytosociologie, écologie en moyenne montagne méditerranéenne, groupes écologique, associations stationnelles et séries de végétation dans une séquence bioclimatique méditerranéo-alpine de la région d'Entrevaux-Peyresq (Alpes de Haute-Provence, France)*. Thèse Doct. Sci. Univ. Libre Bruxelles. 2 vol. I-VI + 1-595 p.
- Lejoly J., 1976. Recherches écologiques en Provence et dans les Alpes maritimes. Contribution n° 3. Les pinèdes montagnardes calcicoles à *Pinus sylvestris*. *Bull. Soc. roy. Bot. Belgique*, 109 : 133-154.
- Lippmaa T., 1933. Aperçu général sur la végétation autochtone du Lautaret (Hautes-Alpes). *Act. Univ. Tartuensis (Dorpatensis)*, 24 : 108 p.
- Loisel R., 1970. Contribution à l'étude des pelouses à Andropogonées du littoral provençal. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 43 : 197-213. — 1971. Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 118 : 203-236. — 1976. *La végétation de l'étage médi-*

- terranéen dans le sud-est continental français.* Thèse Doct. Etat Sci., Univ. Aix-Marseille III, Marseille : 2 vol. : a) texte : 384 p. + annexes ; b) fig., cartes et tableaux.
- Loisel R. & Mercurin L., 1972. Les châtaigneraies des Maures. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon & Vár*, 24 : 41-55.
- Lüdi W., 1943. Ueber Rasengesellschaften und alpine zwergstrauchheide in der Gebirgen des Apennins. *Véröff. Geobot. Inst. ETH Rübel Zürich*, 12 : 23-68.
- Magrin-Gonze J., 1992. Etude des variations morphologiques de quelques gentianes calcicoles de la section *Megalanthus* Gaudin (= *Thylacites Griseb.*) en relation avec le biotope. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, 82 : 111-34. — 1998. Variations morphologiques de *Gentiana occidentalis sensu lato* (section *Megalanthus* Gaudin) en relation avec le biotope. *J. Bot. Soc. bot. Fr.*, 5 : 121-132.
- Martini E., 1982a. *Gentiana ligustica* Vilm. et Chop. (Gentianaceae). Nuova stazione, la più orientale dell'areale. *Inform. Bot. Ital.*, 14 : 293. — 1982b. Lineamenti geobotanici delle Alpi Liguri e Marittime : endemismi e fitocenosi. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr.*, n.s. 9 : 1-88 + 8 pl. h.t. — 1983. Note sulla flora e vegetazione dei monti Toraggio e Pietravecchia (Alpi Liguri meridionali). *Webbia*, 37 : 95-110. — 1992. Note critiche sulle fitocenosi di casmofite individuate nelle Alpi Marittime e corologia di specie fitogeograficamente significative. *Biogeographia*, 16 : 55-89.
- Martini E. & Reborà R., 1993. *Pinguicula reichenbachiana* Schindler (Lentibulariaceae). Specie nuova per la Liguria. *Inform. Bot. Ital.*, 25 : 56-57.
- Mathon Cl.-Ch., 1947. Les lavandaies de la montagne de Lure (Basses-Alpes). Ébauche préliminaire. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 94 : 244-248. — 1950. Appunti sulla vegetazione e in particolare sul lavandeti di Ponte di Nava. *Riv. Ecologia*, 1 : 120-143. — 1952. *Etude phytosociologique de la montagne de Lure*. Thèse Doct. Sci. Univ. Toulouse, 235 p.
- Mayer H., 1963. *Tannenreiche Wälder am nordahfall der mittleren Ostalpen*. München, B.L.V. : 208 p.
- Medail F., 2001. Biogéographie, écologie et valeur patrimoniale des forêts de pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) en région méditerranéenne. *Forêt médit.*, 22 : 5-22.
- Medail F. & Quezel P., 1996. Signification climatique et phytoclimatique de la redécouverte en France méditerranéenne de *Chamaerops humilis* L. (Palmae). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie*, 319 : 139-145.
- Migliaccio F., 1966. La vegetazione a *Pinus pumilio* della Majella. *Ann. Bot. Ital.*, 28 : 539-551.
- Molinier R., 1934. Études phytosociologiques et écologiques en Provence occidentale. *Ann. Mus. Hist. nat. Marseille*, 27 : 1-274 + 4 pl. h.t. — 1937. Les îles d'Hyères, étude phytosociologique. *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 21 : 91-129. — 1938. La végétation du massif du Luberon (Vaucluse). *Bull. Le Chêne*, 45 : 28-58. — 1954. Les climax côtiers de la Méditerranée occidentale. *Végetatio*, 6 : 284-308. — 1955. Forêt domaniale de la Sainte-Baume (Var) au 20 000. CNRS, Paris, 91-120. — 1956. La végétation de la presqu'île du Cap Sicié (Var). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 16 : 23 p. — 1958. Le massif de la Sainte-Baume ; considérations d'ensemble d'après la nouvelle carte au 1/20 000. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 18 : 45-104. — 1963. Vue d'ensemble sur la végétation du Grand et du Petit Luberon (Vaucluse). *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 23 : 5-28. — 1968. Le dynamisme de la végétation provençale. *Collect. Bot.*, 7 : 817-844.
- Molinier R. & Archiloque A., 1967. LA VÉGÉTATION DES GORGES DU VERDON. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 27 : 5-91.
- Molinier R. & Tronchet t i D., 1967. Le massif de Siou-Blanc et la forêt de Morières. Monographies phytosociologiques. *Ann. Soc. Sci. nat. Archéol. Toulon & Vár*, 19 : 84-145 + 1 carte h.t.
- Mondino G.P., 1960. Su tre entità nuove per il Piemonte : *Juniperus phoenicea* L., *Linum narbonense* L. et *Veronica jacquinii* Baumg. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 67 : 252-253. — 1964. La vegetazione della valle Grana (Alpi Cozie). *Allionia*, 10 : 115-170 et 183-264. — 1968. Carta della vegetazione della valle Grana (Alpi Cozie). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 6 : 89-105.
- Montacchini F., 1968. Il *Pinus mugo* Turra e il *Pinus uncinata* Mill. in Piemonte. La vegetazione. *Allionia*, 14 : 123-151.
- Montacchini F. & Caramiello R., 1968. Il *Pinus mugo* Turra ed il *Pinus uncinata* Mill. in Piemonte. Note critiche e distribuzione. *Giorn. Bot. Ital.*, 102 : 529-535. — 1969. La componente mediterranea della flora del Piemonte. *Archiv. Bot. Biogeogr. Ital.*, 14 : 259-283.
- Moor M., 1952. Die Fagion-Gesellschaften der Schweizer Jura. *Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz*, 31 : 1-201. — 1960. Zur Systematik der *Querco-Fagetea*. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitgem.*, 3 : 1-293.
- Muller Th., 1962. Die Saumgesellschaften der Klasse *Trifolio-Geranietea sanguinei*. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitgem.*, 9 : 95-140.
- Negrè R., 1950. Contribution à l'étude phytosociologique de l'Oisans : la haute vallée du Vénéon (massif Meije, Ecrins, Pelvoux). *Phyton*, 2 : 23-50. — 1964. Carte au 1/50 000 de Tipasa. *Inst. Cart. Vég. Algérie*, notes et document, 1-69 + 1 carte h.t.
- Negri G., 1920. La vegetazione del Monte Bracco (Saluzzo). *Mem. R. Acad. Sci. Torino*, 3, 21 : 97-197.
- Oberdorfer E., 1967. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziol. Jena*, 10 : 564 p. — 1964. Die Insubrische Vegetationskomplex, seine Struktur und Abgrenzung gegen die submediterrane Vegetation in Oberitalien und in der Südschweiz. *Beitr. Naturk. Forsch. S. W. Deutsch.*, 23 : 141-187.
- Oberdorfer E. & Hofmann A., 1967. Beitrag zur Kenntnis der Vegetation des Nordapennin. *Beitr. Naturk. Forsch. S. W. Deutsch.*, 23 : 87-106.
- Offner J. & Lebrun P., 1956-1957. Un siècle de floristique à travers les Alpes françaises. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 103 et 104.

- ORSINO F., 1969. Lineamenti geobotanici della Liguria. *Arch. Bot. Biogeogr. Ital.*, 4 : 207-234.
- OZENDA P., 1948. Aperçu sur les étages de végétation dans les Alpes maritimes. *Trav. Inst. Bot. Montpellier* : 10p. — 1950a. Caractères généraux des Alpes maritimes (relief, climat, sol, végétation). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 7-17. — 1950b. Éléments géographiques et endémisme dans la flore des Alpes maritimes et ligures. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 : 141-156. — 1950c. Les limites de la végétation méditerranéenne dans les Alpes maritimes - *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 156-164. — 1950d. L'aire de répartition de l'*Euphorbia dendroïdes* et sa valeur biogéographique. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 97 : 172-181. — 1951. *Carte de la végétation de la France au 1/200 000^e feuille 75, Antibes*. CNRS, Toulouse. — 1954a. Alpes maritimes orientales et la Côte d'Azur. *Livrets-guides des excursions du VIII^e Congrès Int. Bot.* Paris, 111 (8) : 41-63. — 1954b. Les groupements végétaux de moyenne montagne dans les Alpes maritimes et ligures. *Cart. Product. vég. sér. Alpes*, 1 : 40 p. — 1954c. La température, facteur de répartition de la végétation en montagne. *Les régions écologiques du globe* : 295-312. — 1961. La végétation des Alpes. État actuel des recherches, techniques et orientations nouvelles. *Bull. trim. Union Natur. Ens. Publ.*, 48 : 148-162. — 1962. Carte de la végétation de la France au 1/200 000^e, feuille 68, Nice. CNRS, Toulouse. — 1963. Principes et objectifs de la cartographie de la végétation des Alpes à moyenne échelle. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 1 : 5-16. — 1966. Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographiques des Alpes du Sud. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 4 : 1-198 + 5 cartes coul. h.t. — 1969. Sur la valeur biogéographique des groupements à pin mugho dans les Alpes occidentales. *C.R. Séanc. Soc. Biogéogr.*, 404/406 : 190-194. — 1970. L'originalité phytogéographique des Alpes occidentales. *Véöff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich*, 43 : 3-15. — 1971a. La cartographie la végétation dans les Alpes piémontaises. *Webbia*, 28 : 481-493. — 1971b. Sur une extension de la notion de zone et d'étage sub-méditerranéens. *C.R. Soc. Biogeogr.*, 413/415 : 92-103. — 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris, VIII + 344 p. + 1 carte h.t.
- OZENDA P., REPIROT J., RICHARD L. & TONNEL A., 1964. Feuille de Domène (XXXIII-34) 1/50 000^e. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 2 : 69-118.
- Pawlowski B., 1970. Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Végetatio*, 21 : 181-243.
- PAIERO P., 1965. I boschi della bassa pianura friuliana. *Ann. Acc. Ital. Sci. forese*, 14 : 137-164.
- PEGUY Ch.-P., 1961. *Précis de climatologie*. Masson, Paris, 347 p. — 1971. Carte bioclimatique de la France 1/250 000^e, Gap. CNRS, Paris. — 1973. Carte bioclimatique de la France 1/250 000^e, Nice. CNRS, Paris.
- PITSCHMANN H., REISIGL H. & SCHIECHTL H., 1959. *Bilderflora der Südalpen vom Gardasee zum Comersee*. Stuttgart : 278 p.
- POIRION L., 1950. Le massif de Grasse. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 195-203. — 1954. La flore de la vallée moyenne du Boréon. *Riviera Sci.*, 41 : 23-26. — 1956. La flore de la haute-vallée et du bassin supérieur du Boréon. *Riviera sci.*, 42/43 : 6-11. — 1957. La falaise du Pic de Courmettes (Alpes-Maritimes), étude de la végétation. *Riviera sci.*, 44 : 1-5. — 1961. La végétation du karst des Préalpes de Grasse. *Riviera sci.*, 46/48 : 35-65. — 1960. *Avena sempervirens* Vill. dans les Préalpes de la Côte d'Azur. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 107 : 200-202. — 1970. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Dans le Mercantour. *Riviera sci.*, 57 : 88.
- POIRION L. & BARBERO M., 1967. Répartition des éléments biogéographiques au sein de la végétation des Alpes maritimes et ligures. *Riviera sci.*, 54 : 54-81. — 1968. Les espèces en limite d'aire dans les Alpes maritimes et ligures. *Riviera sci.*, 55 : 18-40.
- POIRION L., BONO G. & BARBERO M., 1967. Ptéridophytes de la Côte d'Azur, des Préalpes, de la haute chaîne des Alpes maritimes. *Webbia*, 22 : 21-37.
- POLIDORI J.-L. & POLIDORI C., 1997. Précisions sur la répartition d'espèces arctico-alpines des bas-marais de la Haute-Tinée (Parc National du Mercantour) et des régions limitrophes. *Monde Pl.*, 460 : 10-13.
- POLIDORI J.-L. & SALANON R., 2003. *Gentiana ligustica* R. de Vimorin et Chopinet, endémique des Alpes austro-occidentales franco-italiennes : analyse bibliographique, morphologie, aire de distribution et principaux biotopes. *Bull. Soc. linn. Provence*, 54 : 81-117.
- PONTIER L., 1958. La Ceneta di Pietra Palomba sulla riva senistra dell'Ofanto presso Montevede. *Nuov. Giorn. Bot. Ital.*, 5 : 425-451.
- QUEZEL P., 1950a. Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 181-192. — 1950b. Les mégaphorbiaies de l'étage sub-alpin dans massif du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 192-195. — 1951. L'association à *Galium baldense* var. *tendae* et *Saxifraga florulenta* (Guinochet) dans le massif de l'Argentera-Mercantour. *Monde Pl.*, 274-275 : 3-4. — 1971. La haute montagne méditerranéenne. Signification phytosociologique et bioclimatologique générale. *Coll. interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée*. Perpignan : 1-15.
- RAYNAL J., 1966. *Lycopodium annotinum* L. dans les Alpes-Maritimes et sa répartition en France. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 113 : 402-406.
- REGEL C. de., 1950. Les Alpes maritimes et la limite entre l'Europe centrale et la région méditerranéenne. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 97 : 164-171.
- REY P., 1960. *Essai de phytocinétique biogéographique*. Thèse Fac. Sci., Toulouse, 399 p.
- RICHARD L., 1966. *L'aune vert : relation entre la répartition, la biologie et l'écologie d'une espèce subalpine et son groupement*. Thèse Doct Etat Sci., Univ. Grenoble I. — 1967. L'aire de

- répartition de l'aune vert (*Alnus viridis* Chaix). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 5 : 81-83. — 1968. Écologie de l'aune vert (*Alnus viridis*), facteurs climatiques et édaphiques. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 6 : 107-158. — 1969. Une interprétation éco-physiologique de la répartition de l'Aune vert (*Alnus viridis*). *Doc. Carte Vég. Alpes*, 7 : 9-23. — 1970. Les séries de végétation dans la partie externe des Alpes nord-occidentales. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich*, 43 : 65-103. — 1971. Feuille de Montmélian (XXXIII-33) au 1/50 000. *Doc. Carte Vég. Alpes*, 11 : 9-78.
- RIOUX J. & QUEZEL P., 1949. CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES GROUPEMENTS RUPICOIQUES ENDÉMIQUES DES ALPES-MARITIMES. *Végetatio*, 2 : 1-13 + 2 tabl., 1 pl. h.t.
- Rivas-Goday S., 1956. Übersicht über Vegetationsgürtel der Iberischen Halbinsel: kennzeichnende Arten und Gesellschaften. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich*, 31 : 32-69. — 1959. Contribucion estudio de la Quercetea ilicis hispanica. *Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles*, 17 : 285-406.
- Rivas-Goday S. & Borja Carboneill J., 1961. Estudio de la vegetación y florula del Macizo de Gudar e Javalambre. *Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles*, 19 : 550 p.
- Rivas-Martinez S., 1969. La vegetacion de la alta montaña española. *Publ. Univ. Sevilla* (Vº Simposio Flora Europaea) : 53-80
- Rubel E., 1912. Pflanzengeographische Monographie des Bernmägebietes. Leipzig. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich* : 615 p.
- Saint-Yves, 1888. *Catalogue des Festuca des Alpes maritimes*. H. Georg Edit., Genève, Bâle & Lyon.
- Salanon R., 1999. *Carex grioletti* Roemer dans l'Estérel (Alpes-Maritimes et Var). *Monde Pl.*, 465 : 17-19.
- Salanon R., 2000. *Gentiana ligustica*. *Soc. Ech. Pl. Vasc. Bass. Medit. Bull.*, 28 : 26.
- Salanon R. & Gandiol J.-F., 1991. Cartographie floristique en réseau des vallons et des ravins côtiers ou affluents du Var dans les environs de Nice, Alpes-Maritimes. *Biocoème mésogéen*, Nice, 8 : 71-394.
- Salanon R. & Kulcsa V., 1998. *Mémento de la flore protégée des Alpes-Maritimes*. Office national des forêts édit., Nice, 284 p.
- Salanon R., Gandiol J.-F., Kulcsa V. & Pintaud J.-C., 1994. La flore littorale des Alpes-Maritimes : évolution depuis le xixe siècle et bilan actuel. *Biocoème mésogéen*, Nice, 11 : 53-329.
- Salanon R., Offerhaus B. & Rymarczyk F., 2002. *Carex acuta* L. et *Carex disticha* Hudson dans les Préalpes de Grasse et de Castellane (Alpes-Maritimes et Alpes-de-Haute-Provence). *Riviera sci.*, 86 : 39-44.
- Sandoz H., 1987. *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux Conifères subalpins des Alpes : mélèze d'Europe, pin cembro, pin à crochets et pin mugho*.
- Etudes de terrain centrées sur les Alpes maritimes et ligures (région du Parc national du Mercantour)*. Thèse Doct. Etat Sci., Univ. Aix-Marseille III, 650 p.
- SAPPA F., 1943. UN SETTORE DELLE ALPI MARITIME NEL SUO PAESAGGIO BOTANICO. *Trav. Inst. Bot. Turin*, 28. — 1950. La val Pesio e la sua vegetazione. *Webbia*, 7 : 353-458. — 1952. La vegetazione dell'Langhe (subapennino piemontese). *Allionia*, 1 : 91-144. — 1955. Carta della vegetazione forestale delle Langhe. *Allionia*, 2 : 269-292.
- Sappa F. & Charrrier G., 1949. Saggio sulla vegetazione della val Sangone (Alpi Cozie). *Nuov. Giorn. Bot. Ital.* 56 : 106-167.
- Schmid G., 1936. Die Reliktföhrenwälder der Alpen. *Beitr. Geobot. Landesaufnahme der Schweiz*, 21 : 190 p.
- Serra L., 1966. Ricerche geobotaniche su «*Erica cinerea*» in Italia. *Webbia*, 21 : 801-837.
- Solichon J.-M., 1985. *Evolution des mélèzeins du massif de l'Authon (Alpes-Maritimes). Etude cartographique : 1890-1984 ; étude floristique : 1963-1985*. Univ. Aix-Marseille III et Nice, 1 vol., 39 + XII p. + 2 tabl. h.t.
- Solichon J.-M., 1993. *Structuration et évolution des mélèzeins des Alpes-Maritimes à partir de méthodes diachroniques comparatives ; régénération et dynamique spatiale*. Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III, 90 p. + 7 p.
- Stefanovic V. & Fabijanic, 1969. Zerreiche und Waldgesellschaften mit Zerreiche des dinarischen und apenninischen Gebietes. *Mitt. Ostalp.-Din. Pflanzenoz. Arbeitsgem.*, 9 : 287-299.
- Tchou Y.T., 1947. La végétation riveraine dans le Bas-Languedoc. *Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier*, 3 : 55-58.
- Tomaselli R., 1948. La pelouse à aphyllanthes (Aphyllantion) de la garrigue montpelliéraise. *Att. Univ. Pavia*, 5, VII. — 1967. Boschi del Ticino Pavese. *Pavia Economica*, 22 : 60-64. — 1968. Boschi reletti dell'alta Pianura Padana. *Natura e Montagna*, 3 : 43-46. — 1970. Interesse storico del boschi del Ticino Pavese. *Boll. Soc. Pavese Storia Patria*, 47, 1-13.
- Tregubov S., 1957. Prebiralni gozdovina Snežniku. *Inst. Gozd. in les gospod. Slovenije*, 4 : 37-42.
- Vanden-Bergen C., 1963. Etude sur la végétation des grands Causses du Massif Central de la France. *Mém. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 265 p.
- Vilmorin R. de & Chopinet R., 1956. Sur une station à *Centaura alpina* L. et à *Gentiana ligustica* R. Vilmorin et Chopinet (sp. nov.) dans les Alpes-Maritimes françaises. *8^e Congr. Intern. Bot. 1954, Paris. C.R.. Séanc., Rapp. Comm.*, Sect. 21-27 : 165-169.
- Wraaber M., 1966. Über eine thermophile Buchenwaldgesellschaft (*Ostryo-Fagetum*) in Slowenien. *Angew. Pflanzensoziol.* 18/19 : 279-288.
- Zeller W., 1958. Etude phytosociologique du chêne liège en Catalogne. *Pireneos*, 47 : 5-194.

Faits de conservation en Méditerranée

Mediterranean Conservation News

IUCN criterions meet reality (or how to classify little known species): the case of Balearic Shearwater

When in October 2001 I was deciding (among a dozen of colleagues) the updated status of seabirds for the new Red Book of Spanish Birds, I realized that IUCN criterions* are not always simple to apply, especially when very sparse and little data is available for a certain species. The most striking case was that of Balearic shearwaters *Puffinus mauretanicus*, formerly considered a subspecies of Levantine shearwaters *P. yelkouan*. After a Life-Nature Project dealing with several conservation aspects of the species and lasting for four years, the information suitable to use with IUCN criterions was sadly very little. Let me give you some examples: does the population decrease more than 90% in the last 10 years or three generations? To respond this question, a further (and without response either) question aroused: how many years represent a generation time in Balearic shearwaters? Is distribution area lower than 100 km²? What is a "location" in a species such as Balearic shearwaters: a sea cliff, a cave, an islet, a whole archipelago? With the information available at that moment, the species could only be classified as "Vulnerable", the



Adult Balearic shearwater (*Puffinus mauretanicus*). [Photo D. Oro]

249

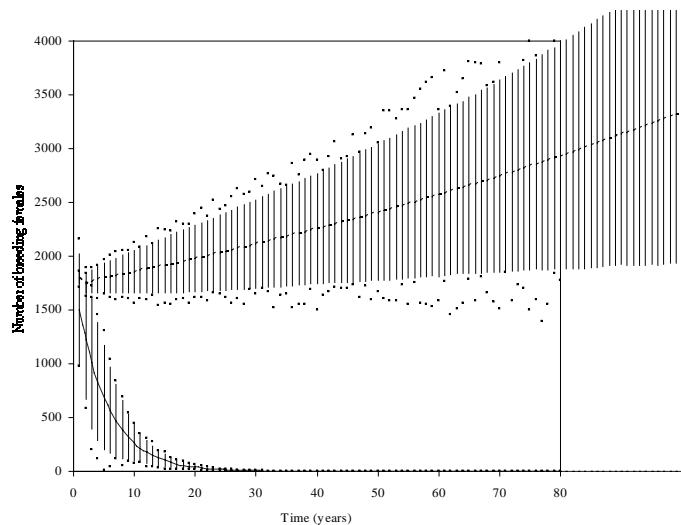


Figure. Time of extinction of Balearic shearwaters for the whole world population through simulated Monte Carlo population trajectories. Solid line shows the mean trajectory with estimated adult survival at the study colonies, and dashed line with a theoretical adult survival for the species of 0.90. Bars represent two times the standard deviation (2σ) of the mean, and dots the maximum and minimum population value for each time step.

same category it had in the last Red Book more than 10 years ago. Nevertheless, we knew that the species was jeopardized by a number of threats, and we suspected that numbers have dramatically declined in the last decades. What I decided to do at that point was to plunge into demographic modelling trying to estimate the probabilities of extinction of the species: if the probability of extinction was at least 50% within 10 years or three generations, the species would classify as Critically Endangered, the highest threatening category for a species in the wild. For projecting this fate, I had to estimate first a number of demographic parameters, and I was particularly interested in adult survival, the most sensitive parameter in the dynamics of long-live species such as seabirds. Thousands of shearwaters have been ringed in the Balearic colonies since the 70's, but only since 1997 a sufficient number of recaptures was available in a couple of sites. Adult survival was estimated at 78%, much far from the expected value of at least 90%, typical of most Procellariiformes**. With this adult survival, the world population would decrease at an annual rate of 7%, and mean extinction time would be around 40 years (see figure). Raising adult survival to a normal value and keeping the other parameters (fecundity, age at first reproduction, immature survival) equal, extinction probabilities were nil (see figure). The analysis however, did not identify the causes of adult mortality, that are by sure (data was collected in colonies free of predators) at sea. Long-lining mortality, low food availability, mortality at oil spills, pollution, an unknown factor or a combination of these

can be responsible of this decline. Conservation measures are difficult to apply in a species that can forage in the Ligurian Sea or in the coasts of Algeria while breeding and that migrate to the Biscay Gulf after reproducing. The priority now is to identify how and especially where the adults are dying, a difficult task that involves altogether scientists and conservation agencies.

* Have a look on IUCN criterions:
www.iucn.org/themes/ssc/redlists/redlistcatsenglish.pdf

** Have a look on our article in Biological Conservation:
http://www.imedea.uib.es/natural/goi/seabirds/biol_cons_Puffinus.pdf

DANIEL ORO
 Institut mediterrani d'estudis avançats IMEDEA
 CSIC-UIB – Miquel Marques 21
 07190 Esporles, Mallorca, Spain
 e-mail: d.oro@uib.es –
 web: <http://www.imedea.uib.es/natural/goi/seabirds/>

250

Distribution of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) in Doñana National Park (Spain) and displacement of native ant species.

Argentine ant (*Linepithema humile*) is native to South America, but it is colonizing new areas, mostly areas characterised by a Mediterranean climate (included in Europe, the Americas, Australia and South Africa), which seem to be particularly susceptible to biological invasions. Although these areas have quite different ant communities depending on zoogeographical distribution of species and other factors, they share in common large scale anthropogenic disturbances including urban and agricultural development, which have threatened many species with extinction. The Argentine ant is another problem to confront as it *is an economic and ecological pest*.

For this reason and because Argentine ant was found in Doñana National Park (Huelva, south-western Spain), an area well known for its conservation value and ecological vulnerability, we planned a study firstly to determine the distribution of *Linepithema humile* in the National Park and to identify factors associated with the presence of this species, with respect to human dwellings, vegetation and native ant fauna; secondly, to assess the impact of Argentine ant on native ant species.

The study lasted four years (1990-1993) and the principal method to analyse the ant community was the use of pitfall traps. We found that the invasive Argentine ant was in the close vicinity of inhabited houses (ranger's houses) located in various xerophytic or hidrophytic ecotopes of the Park. Some of the ecological characteristics that have been associated with the susceptibility of communities to invasion by exotic species are low species richness and the presence of empty niches due to habitat disturbance by man. Nevertheless, in this study we found that richness and diversity in ants around houses of the Park were similar to those in natural areas, except in the cases where the Argentine

ant was very abundant, where these values were considerably lower. Anyway, the species composition of ants in the immediate vicinity of every house was similar and very different from those of the surrounding natural habitats. Ant species around houses were typically generalists, opportunists or open habitat specialists. Many of these species are considered dominant in that they are characterised by having large nests, aggressive behaviour and mass recruitment in response to attack. However, these species are displaced by the Argentine ant when introduced. That is way, we suggest that the Argentine ant is found in these sites due to passive importation by man, but as to respect of native ant fauna, has the potential to spread into surrounding favourable natural habitats, as we discovered in later studies.

Not all the species show the same response to invasion by the Argentine ant, and some of them, such as *Cardiocondyla batesii*, *Oxyopomyrmex saulcyi* or *Cataglyphis floricola*, may be able to persist for a period following the arrival of Argentine ant. These native species are characterised by small nests and submissive behaviour, and may survive by avoiding conflict with the invasive species, although we verified that Argentine ant lastly displaced even these species.

Reference

- CARPINTERO, S., REYES-LÓPEZ, J. & ARIAS DE REYNA, L., 2004. IMPACT OF HUMAN DWELLINGS ON THE DISTRIBUTION OF THE EXOTIC ANT ARGENTINE ANT: A CASE STUDY IN THE DOÑANA NATIONAL PARK, SPAIN. *Biological Conservation*, 115: 279-289.

Sol edad Car pint ero
 Departamento de Ciencias Ambientales (Área de Zoología). Universidad
 Pablo de Olavide. Ctra. de Utrera km 1- 41013 Sevilla (Spain). e-mail:
scarort@dex.upo.es

The Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) and the evergreen buckthorn seeds: a case of seed dispersal process disruption.

Argentine ant (*Linepithema humile* Mayr) is native to South America and has spread into areas with Mediterranean-type climates throughout the world and probably implies the disruption of a native ant species and the ant dispersal processes. The influence of argentine ant invasion on the seed dispersal process of evergreen buckthorn (*Rhamnus alaternus* L.) was evaluated in Gavarres Mountains (Northeast Spain). This massif is a woodland silicic area, with cork-oak forest and has a Mediterranean subhumid climate. Evergreen buckthorn has a mature fleshy fruit eat by birds, and whose seeds have an elaiosome attractive to some native ants. These plant-animal interactions generate two mutualism processes where birds and ants take part as seed dispersers. For this reason, evergreen buckthorn can to be included as a diplochorous plant. The observations and experiments were made during the fruit ripening and seed dispersal period of this plant (late spring



Argentine ants cutting up a cicada [photo S. Carpintero]

and summer) in two study plots of this area (one invaded and the non invaded plot by *Linepithema humile*). The non-invaded plot served as control plot to evaluate the effects of *Linepithema humile* invasion on ant dispersal of *Rhamnus alaternus* seeds. We detected an important reduction in ant species richness in the invaded plot studied compared with the non-invaded plot. *L. humile* represented near all of ants captured in the invaded plot. Also, the presence of *Linepithema humile* in invaded area was associated with a reduction of seed transport to ant nests, a shorter seed dispersal distance, an increase in seed retention time on the soil surface and increased vulnerability to seed predation. In addition, there was lower probability of seedling emergence, due to little elaiosome removal from the seeds. These results, similar to findings obtained in South African fynbos and results for other mediterranean myrmecochores, confirm that the Argentine ant invasion influence the *Rhamnus alaternus* seed dynamics and can strongly affect ecosystem processes in the Mediterranean biome.

For more information read:

- GÓMEZ, C., PONS, P. AND BAS, J.-M.,
2003. EFFECTS OF THE ARGENTINE ANT *Linepithema humile* ON SEED DISPERSAL AND SEEDLING EMERGENCE OF *Rhamnus alaternus*. *Ecography*, 26: 532–538.

Josep M. Bas & Crisant o Gómez
Departament de Ciències Ambientals.
Universitat de Girona.

Campus de Montilivi. E-17071-Girona. Spain.

E-mail address: crisanto.gomez@udg.es.

Website: www.udg.es/rectorat/Grupsrecerca/GRCT18/mirmecologia/

La colonisation de mares temporaires méditerranéennes par les ligneux menace la survie à court terme d'une ptéridophyte très rare et menacée, l'isoète sétacé (*Isoetes setacea* Lam.)

Les mares temporaires dulçaquicoles et oligotrophes sont classées parmi les écosystèmes de plus grand intérêt biologique et biogéographique en région méditerranéenne. La forte diversité végétale combinée au nombre très important d'espèces rares et menacées explique que les enjeux de conservation s'avèrent particulièrement élevés pour les végétaux caractéristiques des mares, soumis de plus à l'imprévisibilité des conditions climatiques méditerranéennes. En France méditerranéenne, une vingtaine de "secteurs-phares" ont été identifiés et le bilan des menaces d'origine anthropique et le nombre imposant de végétaux rares et en régression rapide (une cinquantaine de taxons) révèlent l'impérieuse nécessité de dresser des plans de conservation et de gestion de la globalité des écocomplexes comportant des mares temporaires.

Une telle démarche est actuellement menée dans le cadre d'un programme européen LIFE « *Conservation des mares temporaires méditerranéennes* » (voir C. Perennou, 2003. *Ecologia Mediterranea*, 29 (1) : 112) dont un volet concerne la restauration de mares menacées par l'eutrophisation ou la progression des ligneux. La Réserve Naturelle de Roque-Haute (Hérault) comporte environ 205 mares temporaires sur basalte; elle abrite l'une des rares populations d'isoète sétacé (*Isoetes setacea* Lam.), ptéridophyte méditerranéenne très rare et localisée en quelques populations disjointes de Méditerranée occidentale (Maroc, Péninsule ibérique et France). Avant même son classement en Réserve Naturelle en 1975, le site de Roque-Haute a connu une exclusion du pâturage par les ovins ce qui a favorisé l'envahissement rapide des mares par divers ligneux (*Ulmus minor*, *Fraxinus angustifolia* subsp. *oxy-carpa*...) et hélophytes (*Scirpus maritimus*, *Typha latifolia*...). Ces végétaux expansionnistes engendrent un ombrage important, à priori néfaste pour le maintien de la végétation oligotrophe et héliophile de ces mares.

L'objectif de cette étude est: (i) d'évaluer l'impact des ligneux sur la dynamique des populations d'*Isoetes setacea*, (ii) de tester expérimentalement l'effet de l'ombrage sur la croissance et la reproduction sexuée, et (iii) d'examiner les potentialités de restauration écologique (débroussaillage) des mares envahies par les ligneux, notamment grâce à la banque de diaspores du sol.

L'âge des ligneux dans les mares est compris entre 1 et 40 ans, avec un maximum pour la classe jeune (âge < 10 ans : 86 % des individus chez *Fraxinus* et 58 % chez *Ulmus*), preuve d'un processus de colonisation récent. Après débroussaillage en novembre 2000, la fréquence d'*Isoetes setacea* était significativement supérieure en mai 2001 dans la zone débroussaillée (160 m²), par rapport à la situation en mai 2000, mais aussi par rapport à la zone témoin (176 m²) non-débroussaillée ; les deux secteurs présentant à l'origine des caractéristiques de peuplement en ligneux similaires et une banque de spores d'isoète non significativement



252

*Frondes d'Isoetes setacea Lam. au sein
d'une mare temporaire de Roque-Haute (Hérault). [Photo F. Médail]*

différente. Si on considère le nombre de quadrats avec *Isoetes setacea*, ce nombre passe de 23 quadrats initialement, à 33 quadrats après débroussaillement. Par ailleurs, la fréquence de l'isoète est significativement plus élevée après l'enlèvement de la litière dans la zone débroussaillée ($X^2 = 31,34$, dF = 1; $p < 0,001$) que dans la zone témoin ($X^2 = 2,85$, dF = 1; $p = 0,13$).

L'expérimentation portant sur les conséquences de l'ombrage artificiel (réduction de 0 %: contrôle, 15 %, 50 %, et 75 % de la lumière en condition standard, sous serre, $n = 60$ réplicats) souligne les effets déterminants de l'ombre : (i) sur la croissance végétative : réduction significative de la longueur des sporophylles et du gain en poids des bulbes dès que la lumière est diminuée de 15 %, mais le nombre de sporophylles ne diminue qu'avec une réduction drastique de lumière de 75 % ; (ii) sur la reproduction sexuée : le nombre de macrosporanges et de microsporanges par plante est significativement plus faible avec une réduction de lumière de 75 %, le poids des macrospores est affecté à partir d'une diminution de lumière de 50 % mais celui des microspores n'est significativement plus faible qu'avec une réduction de lumière de 75 % ; enfin, le diamètre des macrospores diminue avec une réduction d'éclairement de 50 à 75 %, ce qui limite la fitness de l'espèce en affectant sa survie dans le sédiment ou en provoquant des avortements lors des stades précoce de développement.

Ainsi, la rapide progression des ligneux met sérieusement en péril le maintien à court terme des populations d'*Isoetes setacea*, en raison des effets d'ombrage directs (par la canopée) ou indirects (par l'épaisse litière produite) qu'ils causent. L'ombre affecte à la fois la production végétative et la reproduction sexuée de l'isoète. Toutefois, grâce à la présence d'une banque de spores dans le sol, le débroussaillement et l'enlèvement de la litière conduisent à une augmentation significative du nombre d'individus de cette fougère rare. La combinaison de ces deux approches représente donc une technique efficace pour restaurer les mares temporaires à isoète sétacé envahies par les ligneux.

Pour en savoir plus lire :

— Rhazi M., Grillas P., Charpentier A. & Médail F., 2004. Experimental management of Mediterranean temporary pools for conservation of the rare quillwort *Isoetes setacea*. *Biological Conservation*, sous presse.

FRÉDÉRIC MÉDAIL

INSTITUT MÉDiterranéen d'ECOLOGIE ET DE PALEOECOLOGIE

(IMEP, CNRS UMR 6116),

UNIVERSITÉ D'AIX-MARSEILLE III, EUROPÔLE MÉDiterranéen de l'ARBOIS,

BP 80. F-13545 AIX-EN-PROVENCE CEDEX 04, FRANCE.

EMAIL: F.MEDAIL@UNIV.U-3M.RS.FR

Is the Red-crested Pochard *Netta rufina* really Endangered in France ?

In a recent past, the Red-crested Pochard, a Eurasian diving duck, has received strong conservation concern both in Europe and in France. Although numbers now seem to be increasing and are estimated by Wetlands International at a record 50 000 individuals in Western Europe and Mediterranean, the species is considered Endangered in France. It is classified as such in the French Red List of threatened birds on the basis of a population size estimated to be declining and below 250 breeding pairs.

The Camargue is a vast wetland area of major importance for the conservation of West-Mediterranean biodiversity. It is situated on the Mediterranean coast, at the deltaic mouth of the Rhône River. Along with the Dombes and Forez, it is the main French reproduction stronghold for Red-crested Pochard with an estimate of 80-100 breeding pairs produced from a 1991 field census. Field censuses often rely on the implicit assumption that observed bird numbers correspond to real population size and thus that detection probability is equal to 1.

In 2001, a new breeding survey was conducted within the entire Camargue taking into account detection probability and habitat use. A first step was to estimate detection probability, which proved rather low, with only 57.5% of individual families detected. A random sample of lakes was then surveyed to estimate family densities in the Camargue. Observed densities were then

adjusted with detection probability and extrapolated to the entire surface area of preferred habitat in the Camargue estimated from a GIS to obtain abundance estimates of the brood population. A minimum estimate of 559 breeding pairs was obtained (95% confidence interval: 436–855). This estimate is much higher than previous ones (80–100 pairs for the Camargue, 250 pairs for France), and indicates strong underestimation of the population size when not taking into account detectability.

Our results suggest that the Red-crested Pochard may require a reassessment of its conservation status for France and Europe. In particular, Red-crested Pochard may not qualify any more to an Endangered status in the French Red List of threatened birds, which might contribute to focus stronger conservation efforts on a narrower list of Endangered species, or to switch these conservation efforts to another species of higher conservation concern. Nevertheless, the Red-crested Pochard can be classified as Vulnerable in France: its conservation thus still requires protection of its wetland habitat and sound population and harvest monitoring.

Contact : Pierre Defos du Rau
ONCFS, Délégation régionale, 10bis route d'Ax, 31120 Portet/
Garonne, France, e-mail: p.defosduru@oncfs.gouv.fr,
tél. : 335 62 20 75 55 – fax : 335 62 20 75 56

For more information, read :

— DEFOS DU RAU, P., BARBRAUD, C. & MONDAIN-MONVAL, J.Y.,
2003. Estimating breeding population size of the Red-Crested
Pochard (*Netta Rufina*) in the Camargue (Southern France) taking
into account detection probability: implications for conservation.
Animal Conservation, 6 : 379–385.

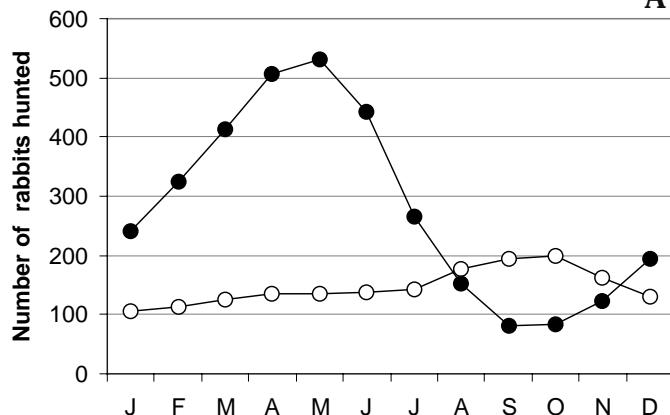


Figure 1. A. Number of adult rabbits (white circles) and juveniles (black circles) that can be hunted in a simulated population.

When is the best time to hunt if we want to have a lot of rabbits? Modelling an answer

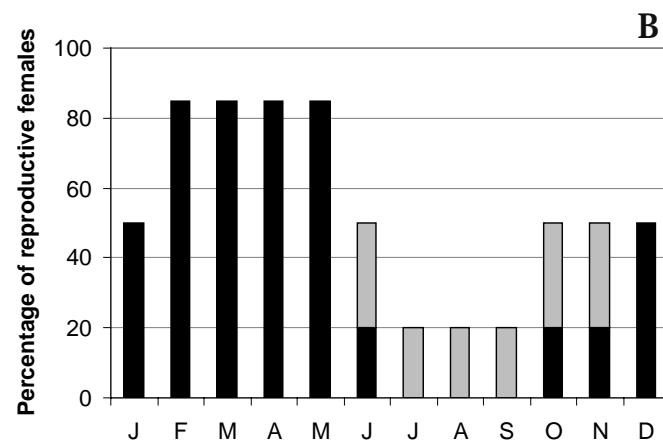
The wild rabbit as a pest: hunting as a control measure

In the 10th century BC the Phoenicians referred to Spain as the ‘Land of the Rabbits’, such was the abundance of this lagomorph: rabbits were so common and such prolific breeders that they were considered as pests that needed controlling. Since then, the most traditional and frequent control method used was hunting and rabbits came to constitute one of the main natural and economic resources in rural areas in Spain and most of the rest of southwest Europe.

Rabbit abundance varies with the seasons. The reproductive period begins in autumn when food supplies allow females to reach adequate physical condition, although activity may be interrupted during winter. Activity continues with renewed vigour in spring, until food scarcities in summer cause a gradual decrease in breeding behaviour (fig. 1). As a result, rabbit abundances show a seasonal pattern, with an increase after reproduction and a decline towards the beginning of autumn and the start of the next reproductive period.

So, given this yearly pattern of rabbit abundance, when is the best time to hunt if the aim is to control rabbit populations? The answer is, logically, when rabbit abundance is at its lowest. Hunting when fewest rabbits are alive, most of which will be adults, will reduce overall reproductive capacity for the next season. And so it comes as no surprise that hunting was traditionally practised from October to December and that this pattern continued in Spain throughout the last century.

Months of the year



B. Percentage of reproductive females in a Spanish population (black bars) and the possible percentage increase under favourable conditions (grey bars).

**The decline in rabbit numbers:
what if we change the timing of hunting?**

Currently, wild rabbit populations in Spain are at their lowest ever recorded levels. Over the last decade a number of populations at the edge of the original distribution range have become extinct. The main causes seem to be, firstly, changes in the landscape in the last century and, secondly, the arrival of two diseases (Myxomatosis in the 1950s and Rabbit Haemorrhagic Disease in the 1990s). Subsequently, pressure from hunters and predators have put a brake on the recovery of rabbit populations. Given this situation of low rabbit abundance and the need to conserve their populations, one wonders if it might not be better to hunt rabbits at a different time of year.

We have tried to solve this question by means of a mathematical model of rabbit population dynamics. The model is based on data obtained from a rabbit population in southwest Spain. We have simulated the effect of hunting at different times of year and the effect of different degrees of hunting pressure. Mortality rates of three age-classes (newly-born, juvenile and adult rabbits), the proportion of reproductive females and their fecundity were implemented with Stella software and run on a monthly time step. Hunting is included as an additional cause of mortality and was applied during three consecutive months of the year. We used three juvenile survival rates (high, medium and low) to simulate different levels of population abundance.

As expected, results from our model indicated that the current timing of the hunting season (October to December) probably contributes greatly to the decline in rabbit populations given that this period happens to be the best time to control rabbit populations. On the other hand, late spring hunting optimises hunting success and leads to rabbit conservation. The number of rabbits hunted is greatest when hunting is performed in late spring rather than in autumn. In addition, since number of adults and juveniles vary throughout the year, more adults are killed when controls are carried out in autumn, whereas more young rabbits are killed when controls are performed in late spring (fig. 1).

The benefits of hunting in late spring are more marked when the population abundance is high. On the other hand, if populations are low, hunting pressure affects rabbit populations more significantly than the timing of the hunting period. Thus, in areas of low rabbit abundance it is especially important for hunters to reduce hunting pressure to encourage the recovery of rabbit populations.

Modelling leads to a simplification of real situations and thus the results of such exercises should be analysed with care. Some important assumptions were made to simplify the model. For example, we assumed that hunters shoot rabbits of different ages according to the proportion of each age group in the population, thereby ignoring a variety of factors such as age-related differences in the detection of rabbit by hunters and rabbit behavioural characteristics that influence the selection of hunted animals. We are currently carrying out further research into potential biases affecting the hunting of rabbits and their effects on the timing of hunting.

For more information, read:

- ANGULO E., VILLAFUERTE R., 2003. Modelling hunting strategies for the conservation of wild rabbit populations. *Biological Conservation*, 115: 291–301.

ELENA ANGULO
UNIVERSITÉ PARIS-SUD XI
LAB. ECOLOGIE, SYSTÉMATIQUE ET ÉVOLUTION (BAT-362)
F-91405 ORSAY CEDEX, FRANCE
E-MAIL ADDRESS: EIENA.ANGULO@ESE.U-P SUD.FR

**GIS analyses guide the reintroduction strategy
for the Mallorcan midwife toad**

In the late 1970s a small toad that was thought to be extinct was found breeding in a remote torrent in the Serra de Tramuntana mountains of Mallorca. Identified as the Mallorcan midwife toad (*Alytes muletensis*) or 'Ferreret', this remarkable discovery precipitated a wider survey and recovery programme for the species. Toads were subsequently found to be breeding in several limestone gorges within the mountains, but were absent from lower-lying areas where fossil evidence suggested they once occurred. Although loss of breeding habitat associated with development across the island has undoubtedly contributed to the toad's current highly restricted distribution, introduced predators and competitors have also impacted significantly on toad populations. Notable among these are the amphibian-eating viperine snake (*Natrix maura*) and the green frog (*Rana perezi*). It appears that introduced snakes and frogs may have exterminated the Mallorcan midwife toad from much of its former range. Although these predators continue to impact on toad populations in some upland areas, toads may now be confined to areas that are sub-optimal for these aliens. A GIS analysis of the landscapes in which toad populations occurred revealed that their breeding pools were associated with steep surrounding slopes. Further analyses showed that the presence of alien predators in these areas was negatively related to altitude. Toads produced more tadpoles in breeding pools at higher altitudes, and the productivity of the toad populations was related to the number of breeding pools at each site. The Mallorcan midwife toad is the subject of an ongoing captive breeding and reintroduction programme, and these results suggest that optimal sites for releasing toads should be high-altitude torrent pools surrounded by steep slopes.

For more information, read:

- MOORE, R.D., GRIFFITHS, R.A. & ROMAN, A., 2004. DISTRIBUTION OF THE MALLORCAN MIDWIFE TOAD (*Alytes muletensis*) in relation to landscape topography and introduced predators. *Biological Conservation*, 116: 327–332.

Richard A. Griffiths,
The Durrell, Institute for Conservation and Ecology,
University of Kent, Canterbury, Kent CT2 7NS, UK
R.A.Griffiths@kent.ac.uk

The Sardinian newt: an endemic on the brink of extinction?

In the last few decades, there has been evidence of a widespread decline of amphibian populations, often without obvious correlation to human impact and environmental degradation. Mediterranean regions comprise almost intact areas as well as heavily impacted habitats, and a biodiverse and rich in endemism herpetofauna, represented also by rare and endangered species. One example is the Sardinian mountain newt, *Euproctus platycephalus* (also known as Sardinian brook salamander), classed by IUCN as critically endangered and also listed in Appendix II/Annexe II of the Bern Convention. Despite its critical conservation status, the Sardinian newt is poorly known and, until recently, poorly studied. I have dedicated three years of research to highlight the actual distribution (Lecis & Norris, 2003), the habitat ecology, and the population genetic structure (Lecis & Norris, 2004a,b) of this endemic species, found only in streams, small lakes and pools of the mountains of Sette Fratelli, Gennargentu and Limbara on the island of Sardinia (Italy).

In the paper recently published in *Biological Conservation* (Lecis & Norris, 2004a), we describe the application of habitat-based statistical models relating patterns of presence and absence of this species to habitat variables, trying to understand the causes of newt population declines. Habitat protection and the preservation of entire ecosystems are of prime importance for maintaining amphibian populations. Habitat suitability has a direct influence on the survival and reproduction of individuals, and consequently on the viability of populations. Our ecological study represents a first attempt to statistically relate habitat characteristics to Sardinian newt occurrence and persistence, in Mediterranean areas where human impact is still overall limited although present. Reported declines of newt populations are not yet supported by quantitative data, however, they are perceived or suspected across the species' historical range. Possible local threats to the species are the drainage and fragmentation of the habitat, due to prolonged drought (many streams in Sardinia are partially or completely dry during the summer), and the reduction of water level on the island due to increasing demand for human use; also the introduction of trout (*Salmo trutta*) in the majority of water courses for fishing purposes (trout may predate on newt larvae and eggs) could play a role, as well as the use of illegal fishing methods, and water pollution. Herpetological reserves should be created to protect sites inhabited by newts in each mountain system, and a monitoring program should be promoted to support the local conservation of this endemic urodele.

For more information, read:

- LECIS R., NORRIS K., 2003. Geographical distribution of the endemic Sardinian brook salamander *Euproctus platycephalus* and implications for its conservation. *Herpetological Journal*, 13(3): 121-124.
- LECIS R., NORRIS K., 2004a. Habitat correlates of distribution and local population decline of the endemic Sardinian newt *Euproctus platycephalus*. *Biological Conservation*, 115, 303-317.

— LECIS R., NORRIS K., 2004b. Population genetic diversity of the endemic Sardinian newt *Euproctus platycephalus*: implications for conservation. *Biological Conservation* in press.

ROBERTA LECIS

VIA STEFANO CAGNA 66, 09126, CAGLIARI, ITALY
LAB. GENETICA, ISTITUTO NAZIONALE FAUNA SELVATICA,
VIA CA FORNACETTA 9, 40064, OZZANO (BO), ITALY
TEL: +393282779966
EMAIL: ROBY112@YAHOO.COM

Summarizing five years of a hacking programme for the conservation of Audouin's gull in the Valencian region

In 1998, the government of the Valencian region (Eastern Spain) was partially granted by the EU to implement a LIFE-nature project addressed to the restoration of island habitat and the protection of five seabird species of conservation concern in Europe. One of the main actions of the project was the launching of a hacking programme to establish a new colony of Audouin's gull *Larus audouinii* at the island of Benidorm. This small (6.5 ha.) island, located right off the city of Benidorm (Alicante), was chosen owing to its strategic location between two large colonies of the species, those of the Ebro Delta (Tarragona) and Grossa Island (Murcia). Considering that roughly 70% of the known world population of Audouin's gull is concentrated in just two colonies (Ebro Delta and Chafarinas Islands), it is important to count with a large number of small colonies as it reduces the vulnerability of the species making less likely a possible extinction if main colonies face stochastic catastrophic events. The hacking programme started in 1999 and has been implemented annually since that date. During the first two years chicks came from eggs from the Columbretes archipelago colony (Castellón), reared in captivity. However, from 2001 on, eggs and chicks come from the Ebro Delta colony and the latter remain in captivity a short period before being moved to the hacking facilities on the island. Overall, 183 fledglings have been successfully released so far. Considering only the cohorts of 1999 and 2000, because birds released do not recruit typically until their third year of age, 20% of the birds released have been observed back in the island. Birds seem to be homing to the traditional wintering quarters of the species because two ringed birds were recovered at Morocco and Senegal. However, recruits seem to show a low fidelity to the island as the percentage of birds resighted in a given year is only half the number of birds resighted the previous year. This low haunt for the island is probably caused by the unfavourable ratio of returning Audouin's gulls to breeding yellow-legged gulls *Larus cachinnans* (ca. 500 pairs). Some four-year birds have shown displays and even tried to build a nest but agonistic interactions by yellow-legged gulls probably prevent their settlement. A new LIFE project has been granted recently to the Valencian government

with the aim of protecting Audouin's gull colonies and tasks to be implemented will include some sort of control of the local population of yellow-legged gulls. Likewise, hacking activities will be continued until 2006. A second hacking programme has started to be applied at the Columbretes Islands colony in 2003 and will also go on until 2006. The accidental foundation of a new colony (6 pairs) of the species at the Albufera de Valencia Nature Park in 2003, from captive-bred birds released at a nearby recuperation centre, suggests that our programme might be successful. It is worth to point out that there is little experience of hacking with gulls, and hence this is a good chance to test the reliability of this method that could be applied to gull and tern species from other regions of the planet.

ALEJANDRO MARTÍNEZ-ABRAÍN¹, ELENA VILLUENDAS²,
BLANCA SARZO², JOSEP CARDÀ³ & D.ORO¹

1. IMEDEA (CSIC-UIB),
MIQUEL MARQUÈS 21, 07190 ESPORLES, MAJORCA.
2. CRF GRANIA DE ELSAIEIR,

AVDA. DE LOS PINARES 106, 46012 ELSAIEIR, VALENCIA.

3. PROYECTO LIFE 02/E/8608

CONSERVACIÓN DE *Larus audouinii* en la Comunidad Valenciana.
Conselleria de Territori i Habitatge, Francesc Cubells 7,
46011, Valencia, Spain.

256

Collecting and captivity of the spur-thighed tortoises (*Testudo graeca graeca*): a cultural problem in southeastern Spain

Many species of tortoises in the world face conservation problems induced by humans, which have even caused the recent extinction of some species. In most cases, threatening factors are the alteration or loss of suitable habitats and the collection of animals for food or for the pet trade.

Collection of tortoises for pet trade with commercial target is certainly an important threatening factor for the different species of *Testudo* genus in the Mediterranean area and Asia Minor. In fact, consolidation of pet trade during the 19th century has led to an international export trade involving thousand of animals per year of circummediterranean species (Lambert, 1979).

Testudo graeca graeca, commonly named spur-thighed tortoise, is distributed throughout North Africa, and in little patches in the Doñana Biological Reserve (Southwest Spain), in Mallorca island and in the Southeast of Spain (provinces of Murcia and Almería) (fig. 1). In the Southeast Spain, where the main distribution area of *T. g. graeca* in Europe is, the species inhabits littoral semiarid mountains where vegetation is basically a sparse scrub with little patches of dry crops (fig. 2).

In Spain the trade of tortoises for pet did not reach an international magnitude as in others mediterranean areas. However, it was established a regular national trade from the natural range

of the species (*Testudo graeca graeca* from southeastern Spain and *Testudo hermanni* from Balears island) towards urban centres as Madrid and Barcelona (López-Jurado *et al.*, 1979). Actually, *T. g. graeca* has a high status of international, national and local protection, and its collection and trade is legally forbidden. However in Southeastern Spain keeping tortoises in captivity is a long-established custom.

Our study, based on inquiries made to children in the province of Murcia, reveals that this practice continues to be a common activity, and estimates a captive population in the order of tens of thousand of tortoises, but, at present, the capture of *T. g. graeca* for trade is a marginal issue in southeastern Spain. The way most tortoises reach captivity is by direct collection from wild populations through chance encounters by local inhabitants, and not through active search for the species with commercial objectives in mind. Also, there is quite an important stock of tortoises that breed in captivity, and a significant flow of tortoises from one person to another, but few individuals are donated to organisations or wildlife protection institutions.

The custom of keeping tortoises in captivity is maintained by popular belief regarding its benefits and, above all, by their attraction as pets. This custom was firmly rooted in rural areas before being exported to urban centres by street sellers. At present, through notable rural depopulation and the development of legislation concerning the conservation of wild animals, the regular collection and trade in tortoises has gradually declined in Southeastern Spain. However, the demand of tortoises for pet from other parts of Spain where wild tortoises do not occur may be supplied at present by animals from other countries mainly from north Africa where commerce and export are still common activities.



Distribution of *Testudo graeca* in the Mediterranean area



Typical habitat for *Testudo graeca* in South Spain

The high proportion of people who collect tortoises from wild populations in Southeastern Spain suggests that this disturbance of *T.g. graeca* populations may have demographic consequences which may include local extinction in areas around villages. Furthermore, the release of captive tortoises into the wild without any institutional control may also severely affect established populations by disease transmission or by genetic mixture (Seigel & Dodd, 2000).

Conservation strategies for *T.g. graeca* have focussed on the control of trade in the species and on re-introduction programmes of captive tortoises. In the first case, national and international strategies designed to combat pet traffic have been essential in the past and in Spain have almost ended the trade in tortoises. In the second case, re-introductions seems irrelevant when compared to threats such as habitat destruction (Giménez *et al.*, 2001) and continued chance collection. Besides, the effectiveness of these techniques of manipulation are debatable, and need significant economic and human resources (Kleiman *et al.*, 1994, Seigel & Dodd, 2000).

In contrast, the custom of keeping tortoises in captivity reveals a social perception of the spur-thighed tortoise as a pet and the lack of popular knowledge about its legal situation and the threatened status of the species. We suggest that all of this implies a need to develop environmental education programmes towards a perception of the tortoise as a wild animal and to conserve and to value the spur-thighed tortoises as a typical element of semiarid landscapes of southeast Spain.

For more information read: PÉREZ I.; GIMÉNEZ, A.; SÁNCHEZ-ZAPATA J.A.; ANADÓN, J.D.; MARTÍNEZ, M. & ESTEVE, M.A., 2004. Non commercial collecting of tortoises (*Testudo graeca graeca*): a cultural problem in southeastern Spain. *Biological Conservation*, in press.

References

- Giménez, A.; Esteve, M.A.; Anadón, J.D.; Martínez, J.; Martínez, M. & Pérez I., 2001. *Estudios básicos para una estrategia*

de conservación de la tortuga mora en la Región de Murcia. Consejería de Agricultura, Agua y Medio Ambiente.

— Kleiman, D.G.; Price, M.R.S. & Beck, B.B., 1994. Criteria for reintroductions. In *Creative Conservation: Interactive management of wild and captive animals* (Onley, P.J.S.; Mace, G.M. & Feistner, A.G.C. ed.). Chapman and Hall, London, UK.

— Lambert, M.R.K., 1979. Trade and the mediterranean tortoises. *Oryx* 15, 81-82.

— López-Jurado, L.F.; Talaver a Torralba, P.A.; Ibáñez González, J.M.; MacIvor, J.A. & García Alcaraz, A., 1979. Las tortugas terrestres *Testudo graeca* y *Testudo hermanni* en España. *Naturalia hispanica* 17, 1-63.

— Seigel, R.A. & Dodd Jr, C.K., 2000. Manipulation of turtle populations for conservation. Halfway technologies or viable options? In *Turtle conservation* (Klemens, M.W. ed.). Washington and London: Smithsonian Institution Press.

Irene Pérez¹, Andrés Giménez²,

José Antonio Sánchez-Zapata², José Daniel Anadón², Marcelo Martínez¹ & Miguel Ángel Esteve¹

1. Dpto. Ecología e Hidrología. Facultad de Biología. Universidad de Murcia. Campus de Espinardo. 30100 Espinardo (Murcia). Spain. ireperez@um.es

2. Área de Ecología. Dpto. Biología Aplicada. Universidad Miguel Hernández. Campus de Orihuela. 03312 Orihuela (Alicante). Spain. agimenez@umh.es

Conservation of Cetaceans and Sea Turtles of Andalusia and Murcia.

Life Nature Project LIFE02NAT/E/8610

In November of 2002, three research teams of the Universities of Barcelona, Valencia and Madrid and the NGO ALNITAK with the collaboration of the Spanish cetacean Society – SEC presented the results of a three year project of the Spanish Environment Ministry for the “Identification of Areas of Special interest for the Conservation of Cetaceans in the Spanish Mediterranean” (Mediterranean Project). The results of this project highlighted the relevance of the Alboran sea and its adjacent Mediterranean and Atlantic waters for the conservation of cetaceans and sea turtles in Europe and in all Mediterranean biogeographic region. Based on these results and over ten years of research in this region, the Spanish Cetacean Society has developed a series of proposals for the design of marine protected areas (mpa's) within the frameworks of the European Union's Habitat Directive, the Barcelona Convention and the Bonn Convention (ACCOBAMS). In order to develop the last phase of the mpa design and the creation of management schemes, the Spanish Cetacean Society (SEC) is at present coordinating a LIFE Nature project in cooperation with relevant authorities, fishermen and other stakeholders.

This LIFE project focuses on three species, the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) and the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) as priority species for the European Union. However, the project has

been structured with a global approach in which these species are considered useful tools for the conservation of biodiversity in general. Our intention is to move away from the excessive attention on emblematic species in order to make sure we address the origin of the pressures that have made the populations of these species vulnerable in Europe and the Mediterranean biogeographic region.

The philosophy of the project is based on the positive and negative experiences of mpa's both in Spain and worldwide. Our global goal is to get the local "users" of this maritime region, and specially the fishermen, to appreciate and understand that MPAs can benefit them as mechanisms for the conservation of biodiversity and regeneration of natural resources.

Ten years of work on site have resulted in the establishment of good relations with several of the fishermen brotherhoods of the region. Six of these brotherhoods have in fact signed the LIFE Nature project proposal in support of the Spanish Cetacean Society. Even if this may seem a minor detail with respect to the long list of relevant authorities that are also integrated in the project, it actually constitutes the key part of it as it makes the global goal of the project realistic.

258

The project will be developed at three levels

• 1. Management

The main outcome of the project will be a management plan for the conservation of the target species and their habitats. The main relevant authorities are integrated in the project and have signed their compromise to adopt and implement the necessary measures established by the Spanish Cetacean Society. The Spanish Cetacean Society will on the other hand work on the identification of all the possible "stakeholders" in order to implicate them in the design and management of MPAs.

Some specific management actions will be developed in cooperation mainly with the six fisherman brotherhoods that have agreed to carry out the project. These include actions as:

- cooperation with the long-lining fleet to find solutions to the problem of sea turtle by-catch (studying migration routes with satellite tracking, recovering sea turtles to extract hooks, developing a communication system with the long-lining fleet to reduce the number of sea turtles caught).

- recovery and recycling of plastic debris caught by bottom trawlers.

- develop alternative economic activities in support of traditional fisheries traditional fishing tourism, wooden boat building courses, etc.).

• 2. Monitoring

Following up from research carried out on cetacean populations in the region since 1992, the Spanish Cetacean Society will work on developing a monitoring programme that can supply the management schemes with the necessary feedback to adapt to the requirements of the conservation of the species and their habitats.

In addition, the development of different types of research within the monitoring plan should allow to establish cost - effective monitoring tools that could be used also in similar projects in other maritime regions of Europe.

• 3. Public awareness

Public awareness will be developed at different levels. An educational programme for schools will be developed in order to contribute to the cultural change required to make a long lasting change in the way we treat our marine ecosystems. Specific courses will be developed for fishermen, navigators and maritime authorities in order to implicate them directly in the management schemes. For the general public, the project will develop a series of activities as conferences, itinerant exhibitions and volunteering programmes.

Contact : RICARDO SAGARMINAGA, Project co-ordinator, Sociedad Española de Cetáceos, Nalón 16. La Berzosa. E-28240 Hoyo de Manzanares, Spain. www.cetaceos.com

Dead trees mean life to Italian barbastelle bats

Should a biodiversity championship take place among living mammals, no doubt bats (order Chiroptera) would feature among the winners: with about 1 100 species, they are outnumbered only by rodents. Many bats are seriously threatened at a global scale, and European species too are put in danger by human action altering preferred foraging habitats and roosting sites. Bat protection represents a major issue for conservation biologists and organisations devoted to environmental preservation. Detailed knowledge of bat roosting and foraging preferences is needed to develop effective conservation strategies.

Although most people know that bats shelter in caves as well human-made structures such as buildings, bridges etc., few imagine that many species roost in trees. The barbastelle (*Barbastella barbastellus*) is among the rarest European bat species. Because its roost trees have been often overlooked, the barbastelle has long been described as roosting mainly in buildings in summer. Modern technology has provided bat researchers with a new powerful tool, minute radio-tags which may be temporarily fixed to the bats with a non-toxic glue: such devices emit radio-signals allowing the investigators to track the bats to their feeding grounds and roosts. The procedure is completely harmless to the bats, which display a fully normal behaviour soon after tagging. Thanks to precious collaboration from colleagues Luca Cistrone (Università della Tuscia, Viterbo, Italy), Gareth Jones (Bristol University, U.K.) and Stefano Mazzoleni (Università di Napoli Federico II, Italy), I have recently investigated summer roost selection in a tree-dwelling population of barbastelle. The study, about to be published (Russo *et al.*, in press), took place in one of the most spectacular wilderness areas of the central Italian Apennine: the Abruzzo, Lazio and Molise National Park. Funding was provided by the Park authorities



Picture 1. A barbastelle bat close-up (photo G. Jones).

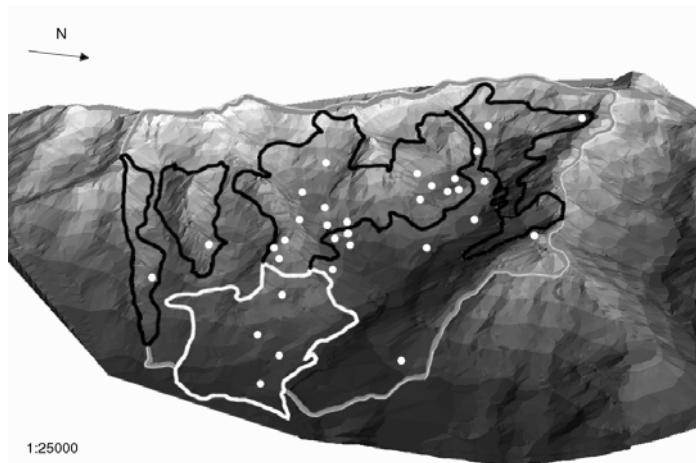


Figure 1. A digital terrain model of the study area (700 ha) showing the location of barbastelle roost trees (white dots). Areas surrounded by a black line = unmanaged woodland; white line = shelterwood-harvested woodland; grey line = pasture+woodland. Most roosts occurred within the unmanaged woodland area.



Picture 2. Barbastelle nursery colonies typically roosted in dead beech trees (photo G. Jones).



Picture 3. Erecting a mist-net near a cattle trough to capture drinking barbastelles (photo G. Jones).

and the Nando Peretti Foundation. Over 30 barbastelles, mostly lactating females, were caught at night at their favourite drinking sites (cattle troughs), radio-tagged and tracked to their roosts. All the study subjects roosted in trees – mostly dead beeches; none used buildings, although these were common in the nearby urban areas. Roost trees mainly occurred in areas of unmanaged beech woodland, among the best preserved forest sites of the study area. It was somewhat surprising to see that preferred roosts consisted of a fragile piece of loose bark, delimiting a narrow space where up to about 20 lactating females sheltered with a cluster of tiny juveniles. Roost cavities were taller, and more frequently facing south, than a sample of random cavities in trees of the same area. This was probably because they were more easily warmed by the sun. A warm roosting environment is important to nursing females: lactation requires the bats to maintain homoeothermy, and high ambient temperatures help the bats to control their body temperature with reduced energy expenditure.

The barbastelles frequently moved from one roost to another, and over a week a given bat could use several trees, even a different

one each day. Amazingly, lactating females could fly long distances – in some cases over a kilometre – carrying their young (whose weight would have constituted a considerable percentage of the mother's!) to the new site. The function of roost-switch behaviour, occurring in many bat species which roost in trees or rock crevices, is unclear. This behaviour may be valuable to avoid predation, search for a more favourable microclimate, disrupt parasite cycles or respond to social needs. Undoubtedly, by travelling between alternate trees the bats update knowledge of roost locations, so that they are prepared to head immediately for another tree should they need to leave the roost because of an approaching predator, sudden damage to roost structure etc. In such circumstances, moving without hesitation to a better site may make the difference between life and death.

Our study shows that barbastelle protection requires the preservation of large areas of untouched woodland. Dead trees, often removed by traditional forestry practices in Italy and elsewhere because erroneously deemed harmful to woodland, should be retained. Barbastelles need large numbers of dead trees since these bats frequently switch roost and form small summer colonies (averaging a dozen individuals) scattered over large woodland areas. Old living trees must be preserved too as they will replace the dead ones which are continuously destroyed by

mechanical and biological agents. Today, mature woodlands are progressively rarer in Italy, as in much of Europe, and intensive forest management gives barbastelles few chances to survive. It is hoped that international and national protection policies, such as the "Agreement on the Conservation of Populations of European Bats" recently ratified by Italy and aiming to encourage bat conservation in Europe, will help invert the trend and ensure survival of old forests, home to barbastelles as well as to an astonishing number of other fascinating, fragile and often poorly known creatures.

For more information, read :

— RUSSO, D., CISTRONE, L., JONES, G. AND MAZZOLENI, S., 2004. ROOSTSELECTION BY BARBASTELLE BATS (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biological Conservation*, 117: 73-81.

Danilo Russo

Laboratorio di Ecologia Applicata, Dipartimento AR.BO.PA.VE., Università degli Studi di Napoli Federico II, Via Università 100, I-80055 Portici (Napoli), Italy, Email: danruoso@unina.it
& School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Rd, BS8 1UG, Bristol, UK

Histoire du paysage français : de la préhistoire à nos jours

Jean-Robert Pitte

Tallandier Editions, Paris : 444 p. (2003)

Ce livre de Jean-Robert Pitte est la troisième édition (revue et augmentée) d'un ouvrage publié pour la première fois en 1983 et qui avait reçu les prix Broquette-Gonin (1984) de l'Académie Française, Edme-François Jomard (1984) de la Société de Géographie et le Prix Jean Sainteny (1984) de la Fondation de la Nature et de l'Environnement. Ces prix ne sont que la juste récompense d'un travail magistral sur l'histoire de nos paysages.

Le livre de Jean-Robert Pitte se distingue tout d'abord par une écriture très accessible. Une fois la lecture commencée, nul doute que vous irez de la première à la dernière page. La deuxième force de cet ouvrage est la considérable érudition de l'auteur qui lui permet de rendre vivant le concept de paysage alors que son appréhension fait encore l'objet de débats animés au sein de la communauté scientifique.

C'est bien sûr en tant que géographe que Jean-Robert Pitte; professeur à l'Université de Paris IV-Sorbonne, aborde le sujet dont les définitions sont présentées en avant-propos dans les pages 7 à 19. Si l'auteur y montre bien que les paysages sont des objets complexes, il manque cependant des références aux apports récents des recherches en écologie du paysage.

La première partie (pp. 21-191) couvre la période qui s'étend du début du Quaternaire à la fin du Moyen-Âge. Les chapitres consacrés à l'installation des premières pâtures et des premiers champs sont particulièrement intéressants, ainsi que ceux consacrés à l'influence romaine et aux fameuses centuriations dont l'existence supposée fait encore actuellement débat dans la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France). Les chapitres consacrés à la naissance de la mosaïque parcellaire et des limites entre paysages ouverts (nord de la France) et bocagers (parcellaire breton) s'avèrent également passionnantes car ces structures sont à la base de nos paysages actuels et peu de données sont disponibles sur leur mise en place.

La seconde partie (pp. 192-354) couvre la période qui s'étend de la Renaissance à nos jours. Cette partie passe un peu

rapidement sur les XVII^e et XVIII^e siècles pour s'intéresser surtout aux bouleversements survenus aux XIX^e et XX^e siècles. Elle se termine par des considérations intéressantes sur les notions de protection et conservation des paysages, mais il manque une véritable conclusion générale faisant état des débats qui agitent aujourd'hui notre société sur la perception et l'avenir de nos paysages.

Tout écologue du paysage devrait cependant lire l'ouvrage de Jean Robert Pitte car il apporte des connaissances et un regard nouveau sur notre objet d'étude. De même, l'ouvrage constitue un bel équilibre entre parties consacrées aux paysages ruraux et urbains. Cette structure permet de dégager certaines constantes dans nos attitudes vis-à-vis des paysages. Ainsi, il est clair que certaines politiques appliquées aux paysages ruraux proviennent de « recettes » appliquées en premier lieu aux paysages urbains. L'« *haussmanisation* » de la campagne française apparaît ainsi particulièrement saisissante ainsi que l'application des concepts de patrimoine paysager ou de restauration paysagère.

En conclusion, le livre de Jean-Robert Pitte est d'une lecture très agréable, et il apportera des connaissances complémentaires aux personnes dont le paysage représente surtout un niveau d'organisation des systèmes biologiques où l'influence anthropique n'est pas toujours suffisamment prise en compte.

THIERRY DUTOIT
UMR INRA-UAPV 406
Ecologie des Invertébrés, Université d'Avignon
Site Agroparc, Domaine Saint-Paul
84914 Avignon Cedex

Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France ; forêts métropolitaines

Daniel Vallauri (coord.)

Editions Tec & Doc, Paris : 261 p. (2003)

Les relations entre l'homme et la forêt sont complexes, changeantes selon les époques, et elles déterminent pour une bonne part les dynamiques paysagères. Les perceptions normatives du

paysage, notamment la dualité entre forêts et milieux ouverts ont aussi profondément évolué au fil des civilisations, en étant d'abord contraintes par les nécessités de survie des populations humaines (défrichement pour l'agriculture, la chasse, l'urbanisation), puis d'exploitation forestière généralisée et plus récemment de fonctionnalité écologique.

Face à la progression exponentielle des territoires boisés et à la régression concomitante des milieux ouverts (pelouses, prairies), de multiples mesures pour la gestion et la conservation de ces derniers furent mises en place à l'échelon européen et national à partir des années 1970, mais surtout dans les années 1980-1990. La « biodiversité des milieux ouverts » fût alors vigoureusement mise en exergue et la conservation des pelouses sèches considérée comme « une urgence historique ». Assiste-t-on actuellement à un « retour de tendance », sans doute en partie salutaire car permettant une vision plus nuancée de la conservation de la nature ? Il est sans doute trop tôt pour se prononcer, mais la prise en compte de plus en plus fréquente de la protection des forêts tempérées par des organismes emblématiques comme le WWF-Fonds Mondial pour la Nature signe-t-elle aussi le retour inconscient vers le « sauvage », la quête de la « forêt-vierge » ?

La démarche engagée par le WWF-France depuis quelques années procède de cette volonté de mieux évaluer l'état de conservation des forêts françaises afin de promouvoir des aménagements sylvicoles assurant un maintien durable des diverses communautés et guildes qui peuplent ces forêts. Destiné à un public assez vaste, cet ouvrage coordonné par Daniel Vallauri regroupe les contributions de 18 auteurs dont l'objectif était de dresser un bilan simple et accessible sur la biodiversité, le fonctionnement, la protection et les politiques de gestions des espaces forestiers métropolitains à caractère « naturel ». Cette synthèse se divise en 6 parties et 24 chapitres.

La première partie (« *Etat des connaissances sur les forêts méditerranéennes* ») commence par un rappel bien utile sur les diverses définitions liées au critère de naturalité, puis sont succinctement abordées l'évolution des forêts françaises depuis le post-glaciaire et les conséquences possibles des changements climatiques. Les notions de base sur le fonctionnement des forêts à caractère naturel sont ensuite passées en revue ; le rôle des perturbations spontanées, la place des grands herbivores, l'importance du bois mort dans les cycles sylvigénétiques et celle des cavités naturelles vis-à-vis de la faune sont mis en exergue. Les chapitres suivants traitant de la naturalité et de la fragmentation des paysages forestiers restent trop généraux et ils auraient mérité une approche plus fouillée.

La deuxième partie (« *Etat de la protection des forêts et de la biodiversité* ») examine les lacunes dans la protection des forêts en Europe, puis en France ; le chapitre sur la biodiversité comparée de quelques forêts naturelles a le mérite de souligner cette forte richesse, fruit d'une entomofaune omniprésente qui représente, en moyenne, les deux tiers des taxons recensés dans une forêt évoluée.

Les parties suivantes concernent plus spécialement les orientations de gestion (troisième partie : « *Etat de la gestion des forêts protégées* »), les perceptions socio-anthropologiques de la « forêt sauvage » (quatrième partie : « *Etat des cultures* »), l'historique et les enjeux économiques de la protection forestière (cinquième partie : « *Etat des politiques et de l'économie* ») et des propositions pour améliorer l'efficience de la conservation des forêts en favorisant la maturité d'une gamme variée de types forestiers (sixième partie : « *Orientations pour l'action* »).

Certes, la diversité des thèmes traités n'autorise pas une restitution fouillée de toutes les informations présentes dans la littérature et certains chapitres ne sont que de rapides survols des données existantes. L'écologue méditerranéen pourra aussi regretter la portion congrue relative aux forêts méditerranéennes « naturelles », mais il faut reconnaître que les connaissances demeurent très limitées sur ces types forestiers. Conserver un réseau significatif de forêts méditerranéennes à caractère naturel s'impose pourtant, et l'« analyse des lacunes » (*gap analysis*) développée par le WWF-Méditerranée (2001) suggère que la couverture forestière post-glaciaire (steppes arborées comprises) représentait environ 82 % de la surface totale des pays méditerranéens, mais seulement 17 % de ce patrimoine forestier subsiste de nos jours...

En regard des carences dans la protection du patrimoine forestier national, la parution d'un tel ouvrage était salutaire. Les objectifs des auteurs et du WWF-France seront donc atteints si les forestiers, les politiques et les gestionnaires de milieu naturel perçoivent les forêts dans toutes leurs complexités biologiques et fonctionnelles.

FRÉDÉRIC MÉDAIL
Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie
(IMEP, UMR CNRS 6116),
Université d'Aix-Marseille III, Europôle de l'Arbois,
BP80. F-13345 Aix-en-Provence cedex 04

La brousse et le berger : une approche interdisciplinaire de l'embroussaillement des parcours

Marianne Cohen (coord.)

CNRS éditions (collection espaces et milieux) Paris :
356 p + annexes (2003)

Le livre coordonné par Marianne Cohen (UMR LADYSS, Université de Paris VII) peut être considéré comme une synthèse des travaux de plusieurs équipes de recherches dont certains ont commencé au début des années 80 (thèse M. Cohen, 1984). Ces recherches ont eu pour principaux objectifs l'appréhension des phénomènes de boisement spontané sur le Causse Méjean

(Lozère) suite aux différentes évolutions des pratiques agricoles depuis le début du 19e siècle. C'est un sujet d'actualité traité un peu partout en Europe, mais l'originalité des travaux publiés ici demeure dans l'approche véritablement interdisciplinaire et réunissant agronomes, géographes, biogéographes, statisticiens, écologues, sociologues et anthropologues autour des phénomènes de boisement spontané, de leurs conséquences et de leurs perceptions. Ce livre fait donc tout d'abord état d'une démarche méthodologique interdisciplinaire réussie. Bien que l'auteur en souligne les limites, cette approche est aboutie car de nouvelles connaissances transversales apparaissent et viennent enrichir les résultats de chaque discipline. Cet ouvrage fait donc état d'un des rares cas en France où l'interdisciplinarité n'est pas seulement un discours mais une démarche accomplie...

Ainsi, si l'impact des cultures anciennes (XIX^e siècle) sur la composition et la dynamique de la végétation actuelle est un phénomène déjà connu, les inter-relations constantes entre perceptions sociales de l'embroussaillement et les pratiques pastorales apparaissent comme un élément nouveau que devront prendre en compte les écologues lorsqu'ils voudront discriminer les facteurs responsables de la diversité des faciès d'embroussaillement rencontrés (composition spécifique des ligneux, structure des landes, vitesse de colonisation, etc.).

Après une importante présentation des phénomènes d'embroussaillement sur le Causse Méjean et de la démarche interdisciplinaire, trois cas sont traités en détails en fonction de leur situation géographique selon un gradient paysager et de pratiques agricoles qui va du Causse boisé (Rieisse, Rouveret) au Causse nu (Valbelle, Drigas). Si la présentation de ces cas peut paraître quelquefois trop détaillée, les auteurs ont cependant proposé une lecture à plusieurs niveaux grâce à la présence d'encadrés, d'une typographie avec plusieurs tailles de caractères et de nombreuses annexes. Des figures, cartes et photographies couleurs de bonne qualité viennent également renforcer le texte. En effet, l'interprétation des résultats a été effectuée grâce à la mise en place de Systèmes d'Informations Géographiques (SIG) qui permettent de spatialiser et de croiser les résultats issus de différentes disciplines. Certaines cartes pourront paraître complexes en raison des nombreuses classes choisies et de la mosaïque des faciès d'embroussaillement ou d'utilisations pastorales. Une importante bibliographie permet également au lecteur d'approfondir certains aspects, mais il semblerait cependant qu'un décalage entre la réalisation de l'ouvrage et sa parution n'ait pas permis d'intégrer les références les plus récentes sur le sujet.

La conclusion est axée sur un bilan des trajectoires d'embroussaillement du Causse Méjean en relation avec les pratiques agricoles et les perceptions sociales ; viennent ensuite des propositions de modélisation des résultats à d'autres sites. Enfin, un bilan très intéressant sur la démarche interdisciplinaire termine l'ouvrage. Nous recommandons donc fortement la lecture de ce livre aux géographes, biogéographes, agronomes, pastoraux, écologues, anthropologues et sociologues concernés par

les phénomènes de déprise agricole et leurs conséquences au niveau paysager, agronomique et social. Cet ouvrage est également accessible aux étudiants de troisième cycle universitaire possédant un minimum de connaissances sur certaines analyses statistiques (analyses multivariées) et sur les pratiques d'élevage dont la présentation et le vocabulaire ne sont pas toujours très accessibles aux néophytes.

THIERRY DUTOIT
UMR INRA-UAPV 406
Ecologie des invertébrés, université d'Avignon
Site Agroparc, domaine Saint-Paul
84914 Avignon Cedex

The Birds of Morocco

Thévenot M., Vernon R. & Bergier P.

British Ornithologists' Union and the British Ornithologists' Club.
594 p. (2003) £45

Avec la parution de ce nouvel opus, la célèbre collection des *B.O.U. checklists* s'enrichit d'un volume particulièrement conséquent (près de 600 pages) et qui traite d'un pays qui a fait fantasmer et courir des générations d'ornithologues européens : le Maroc. Et l'on ne peut que remercier et féliciter les trois auteurs, grands connaisseurs de l'avifaune marocaine, de nous avoir livré cette synthèse si riche et si complète qui comble enfin un manque flagrant dans la bibliographie ornithologique méditerranéenne. Dans la tradition des « checklists » déjà publiées, cet ouvrage passe en revue le statut de l'ensemble des espèces d'oiseaux présentes ayant déjà été observées au Maroc, depuis les espèces nicheuses ou hivernantes régulières, jusqu'au espèces qui n'y sont que migratrices, voire visiteuses exceptionnelles. Ainsi, ce n'est pas moins de 452 espèces qui sont traitées dans ce livre, dont 209 sont reproductrices et plusieurs constituent des éléments endémiques remarquables (généralement des sous-espèces). Après une analyse biogéographique et écologique du peuplement, les auteurs présentent, en une longue liste systématique occupant plus de 400 pages, une synthèse du statut, de la distribution et de la phénologie de présence de chacune des espèces. Si la plupart des espèces sont traitées en une demi-page seulement, certaines, du fait de leur caractère symbolique ou prestigieux, ont fait l'objet d'une rédaction plus fouillée, telle la Sarcelle marbrée (3 pages) ou l'Ibis chauve (plus de 5 pages). Un cahier de 16 pages occupe le centre de l'ouvrage qu'il égaye de 80 photographies en couleur, présentant tantôt les principaux écosystèmes marocains, tantôt certaines espèces représentatives de l'avifaune de ce pays. Différentes annexes sont livrées avec ce livre, en particulier un intéressant bilan des oiseaux bagués au Maroc. Comme il est de

tradition, une bibliographie conséquente (plus de 700 références) conclut l'ouvrage et constitue un véritable tour d'horizon de l'ornithologie marocaine. A noter qu'un problème technique a sans doute été à l'origine de la non-impression des 20 dernières références qui sont disponibles à l'adresse internet suivante : www.bou.org.uk/pubchkl.html.

Voilà donc en conclusion, un ouvrage qui était très attendu par la communauté ornithologique du Paléarctique (aucun ouvrage de synthèse n'était paru depuis les années 1960) et qui ne déçoit pas ses lecteurs. A la lecture fine de certains commentaires des auteurs, on est cependant frappé par la fragilisation récente de nombreux groupes tout entiers, dont le braconnage, la chasse intensive ou la dégradation des milieux semblent devoir avoir bientôt raison. L'effondrement des populations de nombreuses espèces de rapaces diurnes en particulier, semble en ce sens particulièrement critique et terriblement préoccupant.

264

ERIC VIDAL

*Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie
(IMEP, UMR CNRS 6116),
Université d'Aix-Marseille III, Europôle de l'Arbois,
BP80. F-13545 Aix-en-Provence cedex 04*

Invasion biology: critique of a pseudoscience

David I. Theodoropoulos

Avvar Books, Blythe (California), 237 p. (2003) www.avvar.com

David I. Theodoropoulos' book draws attention to the importance given by today's scientific community to the phenomenon of biological invasions. Currently, biological invasions are often cited as the second most important menace to the world's biodiversity, a view adamantly countered by Theodoropoulos. Some of his more notable conclusions include that, all to the contrary, anthropogenic dispersal is ecologically beneficial, increases

biological diversity, speeds evolution, and protects taxa from extinction. He criticises invasion biologists for unjustifiably extrapolating from non-representative or poorly constructed field conditions, and demonstrating extremism. In addition, he states that "*faulty categories, emotionalism, and fundamental processes of human psychology lie at the root of the spread of invasion fears, and have caused the misperceptions and misattributions from which the ideology of invasion biology is constructed.*" He has even connected invasion biology to the Nazis and financial support from destructive corporations !

Ironically, his black-and-white analysis of the debate appears as extreme or more so than the present behaviour of the scientific community, where farfetched psychological links should not enter into play (one hopes). Notably, his strong, blanket assertions, some of which are exemplified above, are just as untenable as their opposites. In addition, the literature on the subject, especially that dealing with plant invasions, is permeated with studies examining the role of human disturbance in the invasion process, and explicitly states that only a fraction of exotic species are considered as pests. This does not seem nearly as extreme as Theodoropoulos' finger pointing makes it out to be. Furthermore, a casual glance at the causes of rarity given in several red lists indicates that there definitely is a problem associated with biological invasions. Now, to what extent this problem is restricted to islands, or is comparable to or interacts with something like habitat loss, or other causes of rarity, is more difficult to say. Theodoropoulos' provocation is useful and welcome in that it incites the scientific community to deepen the basis for what is currently regarded as a global problem. A meta-study ranking documented causes of rarity/extinction and studying their interaction would be a good start. However, to casually dismiss the biological invasion phenomenon is senseless; one has only to remember the havoc wreaked on Australia.

CAREY M. SUEHS

*Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie
(IMEP, UMR CNRS 6116),
Université d'Aix-Marseille III, Europôle de l'Arbois,
BP80. F-13545 Aix-en-Provence cedex 04*