

# *ecologia* *mediterranea*

Vol. 33 – 2007

Revue internationale d'écologie méditerranéenne  
*Mediterranean Journal of Ecology*



Editor-in-Chief: Pr. Thierry Dutoit

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP)  
*Mediterranean Institute of Ecology and Paleoecology*

Naturalia Publications

## Éditeurs associés (UMR CNRS 6116 IRD IMEP)

D<sup>r</sup> Alex Baumel (Dynamique et génétique des populations), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Brigitte Talon (Pédo-anthracologie, écologie des écosystèmes forestiers), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Bruno Fady (Génétique des populations, écosystèmes forestiers), INRA, Avignon.

D<sup>r</sup> Cécile Claret (Écologie des invertébrés aquatiques, hydrobiologie), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Elise Buisson (Écologie de la restauration, interactions biotiques), Université d'Avignon.

D<sup>r</sup> Eric Vidal (Interactions biotiques faune-flore, ornithologie, mammalogie), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Frédéric Guittet (Palynologie), Université Paul Cézanne.

P<sup>r</sup> Frédéric Médail (Biogéographie, biologie de la conservation), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Isabelle Schwob (Bio-indicateurs, écophysiologie végétale), Université de Provence.

D<sup>r</sup> Jérôme Orgeas (Écologie des invertébrés terrestres), Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Philippe Ponel (Paléoécologie, écologie des invertébrés terrestres), CNRS, Université Paul Cézanne.

D<sup>r</sup> Raphaël Gros (Écologie et microbiologie des sols), Université Paul Cézanne.

P<sup>r</sup> Thierry Dutoit (Écologie des communautés végétales), Université d'Avignon.

P<sup>r</sup> Thierry Gauquelin (Dendroécologie, écologie méditerranéenne), Université de Provence.

## Comité de lecture

D<sup>r</sup> James Aronson, Montpellier, France

P<sup>r</sup> Marcel Barbero, Marseille, France

D<sup>r</sup> Margaret Brock, Armidale, Australie

D<sup>r</sup> Marc Cheylan, Montpellier, France

D<sup>r</sup> Max Debussche, Montpellier, France

D<sup>r</sup> Glenn A. Goodfriend, Washington, USA

D<sup>r</sup> Patrick Grillas, Arles, France

D<sup>r</sup> Joël Guiot, Marseille, France

D<sup>r</sup> Richard J. Hobbs, Midland, Australie

P<sup>r</sup> Serge Kreiter, Montpellier, France

P<sup>r</sup> Edouard Le Floch, Montpellier, France

P<sup>r</sup> N.S. Margaris, Mytilene, Greece

D<sup>r</sup> Carlos Ovalle, Chillán, Chile

P<sup>r</sup> Franco Pedrotti, Camerino, Italy

D<sup>r</sup> Juan M. Pleguezuelos, Granada, Spain

D<sup>r</sup> Philippe Ponel, Marseille, France

D<sup>r</sup> Roger Prodon, Banyuls, France

P<sup>r</sup> Dave M. Richardson, Cape Town, South Africa

D<sup>r</sup> F. Xavier Sans i Serra, Universidad de Barcelona, Spain

P<sup>r</sup> Avi Schmida, Jerusalem, Israel

D<sup>r</sup> Carlo Urbinati, Legnaro, Italy

## Instructions aux auteurs

*ecologia mediterranea* publie des travaux de recherche originaux et des mises au point sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes, à l'exception des milieux marins. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. *ecologia mediterranea* privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, écologie des communautés, biologie de la conservation, écologie de la restauration, biologie des populations, écologie génétique, écologie du paysage, écologie microbienne, écologie végétale et animale, écophysiologie, paléoclimatologie, paléoécologie. La revue accepte également la publication d'actes de colloques, d'articles de synthèse, de notes méthodologiques, de comptes rendus d'ouvrages, des résumés de thèses, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans *ecologia mediterranea*.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet, ou à des membres du Comité de lecture, ou aux éditeurs. La décision finale d'accepter ou refuser un article relève des éditeurs. L'article proposé doit être envoyé en version électronique à thierry.dutoit@univ-avignon.fr (version doc ou rtf). Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé sous 3 mois toujours sous format électronique (doc ou rtf). Passé ce délai, la seconde version sera considérée comme une nouvelle proposition. Les illustrations originales seront jointes à l'envoi. Les épreuves corrigées doivent être retournées au secrétariat de la revue sans délai. Les livres et monographies devant être analysés seront envoyés à l'éditeur en chef.

## TEXTE

Les articles (dactylographiés en double interligne, en format A4) doivent être rédigés de préférence en français ou en anglais. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux. L'article doit être complet : titres français et anglais, auteur(s) et adresse(s), résumés en français et anglais (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots clés, texte, puis remerciements, bibliographie, figures et tableaux. Le texte des articles originaux de recherche devrait normalement comporter quatre parties : introduction, méthodes, résultats, discussion. En ce qui concerne la saisie du texte, il est simplement demandé aux auteurs de distinguer clairement les titres des différents paragraphes. Les titres ne seront pas numérotés. Pour numéroté les sous-titres, éviter les lettres. Attention, l'emploi de mots soulignés est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles ( ; ? ! ) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples ( , . ). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

## AUTEURS

L'adresse de chaque auteur sera indiquée avec l'adresse courriel de l'auteur pour la correspondance. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture.

## RÉSUMÉS, MOTS CLÉS ET VERSION ABRÉGÉE

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version anglaise abrégée 1 000 mots (environ une page). Le nombre de mots clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

## BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues doivent être utilisées (sauf en cas de doute). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement.

## Article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

## Ouvrage

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.

## Chapitre d'ouvrage

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In : Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public. Oxford: 339-363.

## Actes de conférence

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds.), *Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation"*. Ghent, 18 November 1992: 121-141.

## CITATIONS ET RENVOIS APPELÉS DANS LE TEXTE

Les mots « figures » et « tableaux » annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Indiquer le nom d'auteur et l'année de publication (mais indiquer tous les auteurs dans la bibliographie). Exemples : « Since Dupont (1962) has shown that... », or « This is in agreement with previous results (Durand et al. 1990 ; Dupond & Dupont 1997)... ». Le numéro de page de la citation n'est mentionné que dans le cas où elle est entre guillemets. Si la publication est écrite par plus de deux auteurs, le nom du premier doit être suivi par *et al.*

## ABRÉVIATIONS, NOMENCLATURE ET MOTS LATINS

L'usage d'une abréviation technique doit être précédée de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, etc.), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

## FIGURES ET TABLEAUX

Les figures et tableaux (précédés des légendes correspondantes sur une feuille séparée) doivent être remis séparément du texte, prêts à l'impression, sans nécessiter de réduction (donc au maximum : format 16 x 22 cm ou 8 x 22 cm). Tous les documents devant être insérés dans le texte doivent être annoncés, numérotés dans l'ordre croissant et légendés. Les tableaux informatisés ne doivent pas comporter de signes ( : ou | ) pour marquer les colonnes.

## TIRÉS À PART

Il est fourni 25 tirés à part et un pdf par article, même lorsqu'il y a des auteurs multiples. Des tirés à part supplémentaires peuvent être obtenus à la demande : ils seront facturés.

## ABONNEMENT

(contact : [ecologia@naturalia-publications.com](mailto:ecologia@naturalia-publications.com))

1 an = 1 numéro

	Abonnement	Frais de port	Total
France	20 €	3 €	23 €
Europe	20 €	6 €	26 €
Monde	20 €	8 €	28 €

Abonnement à adresser à :

**SARL Transfaire  
Immeuble Wanad  
F-04250 TURRIERS**

Code banque	Code guichet	numéro de compte	clé RIB
19106	00839	13995626000	62
Domiciliation : CA SISTERON			
IBAN : FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062			
BIC : AGRIFRPP891			

# *ecologia mediterranea*

Revue internationale d'écologie méditerranéenne  
*Mediterranean Journal of Ecology*

Vol. 33 – 2007

## Sommaire/Contents

Éditorial – <i>Editorial</i> <i>ecologia mediterranea</i> , nouveau rythme de parution en 2007 T. DUTOIT (éditeur en chef) .....	3
Composition et distribution des assemblages d'invertébrés dans la zone hyporhéique d'une plaine alluviale de la Moyenne-Durance C. CLARET, G. LIENHARDT, V. CARTIER, E. FRANQUET, G. MIRALLES .....	5
Modélisation de la formation de l'ascocarpe de la truffe noire <i>Tuber melanosporum</i> en fonction du couple humidité-température du sol A. COQUELIN, F. TORRE, R. DEL-NÉGRO .....	15
Biodiversité floristique et gestion sylvicole dans les systèmes forestiers supraméditerranéens et montagnards de la montagne de Lure (sud-est France) M. CHEIKH AL BASSATNEH, BRUNO FADY, SYLVIE SIMON-TEISSIER, T. TATONI .....	29
Arguments fonctionnels pour la conservation de la mixité forestière méditerranéenne R. GUENON, F. RUAUDEL, R. GROS .....	43
Conséquences de l'arrêt d'un pâturage séculaire sur les communautés de coléoptères terricoles de pelouses sèches S. FADDA, J. ORGEAS, P. PONEL, F. HENRY, E. BUISSON, T. DUTOIT .....	53
Apport des lombriciens à l'estimation des éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) des sols bordant l'Oued Rhumel (Constantine) G. OUAHRANI, Z. GHERIBI-AOULMI .....	73
Évolution floristique des suberaies incendiées dans la région d'El Kala (nord-est Algérie) S. OUELMOUHOUB, S. BENHOUHOU .....	85
Comportement grégaire des cerfs de Barbarie ( <i>Cervus elaphus barbarus</i> , Bennett, 1833) présents dans la réserve de Mhebès (Tunisie) A. OUMANI, P. AISSA .....	95
Résumés de thèses – <i>Ph. D summaries</i> Sylvain FADDA, Mona COURT-PICON, Jean-François DEBRAS, Sandrine CHAUCHARD .....	100

## Remerciements

Le comité éditorial de la revue remercie les collègues qui ont participé à ce numéro pour leurs conseils, corrections et avis.

D<sup>r</sup> Raphaël GROS, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Alex BAUMEL, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Anabelle DERAM, université de Lille  
D<sup>r</sup> Brigitte TALON, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Elise BUISSON, université d'Avignon, IUT  
D<sup>r</sup> Emmanuel CORCKET, université de Bordeaux 1  
D<sup>r</sup> Éric VIDAL, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Franck TORRE, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Gabriel NÈVE, université de Provence, Marseille  
D<sup>r</sup> Jean-Jacques BRUN, CEMAGREF, Grenoble  
D<sup>r</sup> Jérôme CORTET, institut national polytechnique de Lorraine, Nancy  
D<sup>r</sup> Jérôme ORGEAS, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Philippe DREYFUSS, INRA Avignon  
D<sup>r</sup> Pierre PECH, université de Paris 1, Panthéon-Sorbonne  
D<sup>r</sup> Raphaël GROS, université Paul Cézanne, Marseille  
D<sup>r</sup> Sandrine GOMBERT, université de Bordeaux 3  
D<sup>r</sup> Virginie BALDY, université de Provence, Marseille  
M. Giuseppe GARFI, National Research Council Istituto, Palerme, Sicile, Italy  
M. Louis AMANDIER, CRPF PACA, Marseille  
P<sup>r</sup> Guillaume DECOCQ, université Jules Verne, Amiens  
P<sup>r</sup> Jean GIUDICELLI, université Paul Cézanne, Marseille  
P<sup>r</sup> Pierre MARMONIER, université Claude Bernard, Lyon 1  
P<sup>r</sup> Thierry DUTOIT, université d'Avignon, IUT

# Éditorial

---

P<sup>r</sup> Thierry DUTOIT  
Éditeur en chef

Avec le volume 33 de l'année 2007, *ecologia mediterranea* confirme son partenariat avec Naturalia Publications\*. Ce volume a également été soutenu financièrement par l'Unité mixte de recherches Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (UMR CNRS IRD IMEP) et la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Grâce au travail des membres du comité éditorial, nous sommes en mesure d'instruire maintenant rapidement tous les manuscrits déposés et nous espérons pouvoir régler les problèmes de délai à l'édition pour les volumes de 2008 et 2009. Suite à la rupture de la collaboration avec les éditions Edisud et le retard pris dans l'impression des volumes, il est logique d'avoir beaucoup moins de propositions d'articles, c'est pourquoi, il n'y aura pour l'instant qu'un fascicule pour chaque volume.

Dans les années à venir avec le renouvellement du site internet, de la mise en ligne de tous les articles de la revue et de la relance des abonnements, nous espérons dans un premier temps, relancer la soumission de propositions d'articles notamment pour les collègues travaillant sur d'autres régions méditerranéennes que le bassin méditerranéen afin de pouvoir à nouveau proposer deux fascicules par an.

Nous conservons notre ligne éditoriale d'une revue publiée en plusieurs langues, permettant l'insertion de tableaux importants et dont les articles peuvent recouvrir des aspects fondamentaux comme appliqués à la biologie de la conservation et/ou écologie de la restauration. Je vous invite donc à continuer à soumettre vos propositions pour les années futures.

---

\* <http://www.naturalia-publications.com>

# Composition et distribution des assemblages d'invertébrés dans la zone hyporhéique d'une plaine alluviale de la Moyenne-Durance

*Composition and distribution of hyporheic assemblages  
across a flood plain of a sub-mediterranean river, the Durance*

Cécile CLARET\*, Gaëlle LIENHARDT, Valentine CARTIER,  
Evelyne FRANQUET, Guillaume MIRALLES

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP,  
UMR-CNRS 6116), Université Paul-Cézanne Aix-Marseille 3 (case 441),  
13397 Marseille cedex 20, France.

courriel : cecile.claret@univ-cezanne.fr

\*Auteur pour la correspondance

## Résumé

Les plaines alluviales comptent parmi les écosystèmes les plus hétérogènes et dynamiques du monde. Cette hétérogénéité est liée à la mosaïque d'habitats aquatiques et terrestres présente en surface ainsi qu'aux relations fonctionnelles qui s'établissent entre les systèmes aquatiques de surface et de subsurface à travers la zone hyporhéique (i.e. écotone entre les compartiments benthique et souterrain).

Dans les systèmes fluviaux naturels, les perturbations engendrées par des variations du débit et de la vitesse du courant influencent la connectivité ainsi que les conditions écologiques au sein des habitats contribuant à la richesse des plaines alluviales. Cependant, la dynamique naturelle de nombreux cours d'eau est affectée par la régulation du régime hydrologique et le maintien de débits faibles qui altèrent la composition et la structure des assemblages d'invertébrés.

La Durance est un cours d'eau aménagé à débit régulé dont la faune benthique du chenal a été bien étudiée, mais dont la faune peuplant la zone hyporhéique n'a jamais été prise en compte. Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés à la composition et à la structure des assemblages d'invertébrés présents dans la zone hyporhéique sensu lato d'une plaine alluviale de la Moyenne-Durance. Cette étude nous a permis d'apporter des informations sur la biologie d'un compartiment mal connu sur ce cours d'eau soumis à des influences climatiques méditerranéennes et à une régulation liée à un grand aménagement hydroélectrique et d'irrigation.

---

**Mots clés :** souterrain, stygobies, insectes, crustacés

## Abstract

Alluvial flood plains are among the most heterogeneous and dynamic ecosystems in the world. This heterogeneity is linked to the mosaic of terrestrial and aquatic habitats in surface waters, as well as to the functional relationships between surface and subsurface waters via the hyporheic zone (i.e. the ecotone between benthic and groundwater compartments). In natural systems, discharge and flow variability influence the connectivity among habitats and ecological conditions within habitats that contribute to the richness of flood plains. However, the natural dynamics of many rivers and streams have been impacted by regulation and low residual discharge that change the composition and structure of invertebrate assemblages. In the Durance River, a regulated river in the south-east of France, the benthic fauna of the main channel has been widely studied, but the hyporheic zone has never been considered. In this study, we present some first data on the composition and the distribution of invertebrate assemblages from the hyporheic zone of an alluvial flood plain located in the middle stretch of the Durance. This study provides some biological informations on a poorly known compartment of this sub-Mediterranean system.

## Abridged version

The heterogeneity of alluvial flood plains is linked to the mosaic of terrestrial and aquatic habitats present in surface waters as well as to the functional relationships between surface and ground waters which occur through the hyporheic zone (*i.e.* the ecotone between benthic and groundwater compartments). In natural systems, discharge and flow variability influence both the connectivity among habitats and the ecological conditions within habitats that contribute to the richness of flood plains. However, the natural dynamics of many rivers and streams have been impacted by human activities such as regulation and low residual discharge which change the composition and structure of invertebrate assemblages.

In the Durance River, a regulated river under Mediterranean influence, the benthic fauna of the main channel has been widely studied, but the hyporheic zone has never been considered. Hence the goal of this study was to provide initial data on the composition and the distribution of invertebrate assemblages from the hyporheic zone of an alluvial flood plain located in the middle reach of the Durance. We sampled five habitats across the floodplain: 1) the main channel (MC), 2) a secondary channel (SC), connected with the river at both ends, 3) a backwater (BW) connected at its downstream end with the secondary channel, 4) a pool (P) located in the middle of a gravel bar and without surface connections with any channel, and 5) a lateral channel (AC) located on the floodplain margin. Two points were sampled in channels MC and SC, one located upstream of a riffle (where surface water infiltrates the sediments, location A) and one located downstream of a riffle (where interstitial water exfiltrates to the surface, location B). Invertebrates were sampled using the Bou-Rouch method at two depths (–20 and –50 cm within the sediments) in triplicates in each habitat. Average abundances were compared among habitats with a Kruskal-Wallis test. Assemblages were characterized by richness and similarity percentages (PSC) calculated from the Bray-Curtis dissimilarity.

In this study, we collected 8256 individuals and 44 taxa (table 1). Insects were dominant (44% of the assemblages) mainly represented by *Diptera Chironomidae* (65% of the insects). When this insect family was excluded,

insects and crustaceans each represented 21% of the assemblage, the remaining 58% being other taxa (*Hydra sp.*, Oligochaeta, Nematoda, Planaria, Mollusca, Hydracaria). Insect taxa were dominated by the Ephemeroptera *Caenis sp.* Groundwater Amphipoda (*Niphargidae* and *Salentinellidae*) represented 9% of the assemblage. At 20 cm depth, abundances significantly varied from 413 ( $\pm 173$ ) individuals/10L in BW to 17 ( $\pm 3$ ) individuals/10 l in MC-A (figure 1) because of significant differences between other taxon abundances (mainly Oligochaeta, Nematoda, and Mollusca) and insects (mainly Diptera). At –50 cm, abundances were not significantly different among habitats.

Richness and percentages of similarity (PSC) showed differences in composition between depths and among habitats (Tables 1 and 2). Richness was higher at –20 cm (39 taxa) than at –50 cm (25 taxa) and PSC between the two depths was intermediate. Some insect families (Gomphidae, Aeshnidae among Odonata, Polycentropodidae, Hydropsychidae among Trichoptera) were present only close to the benthic compartment. At –20 cm assemblages were dominated by Gastropoda *Hydrobiidae* (21.5%) and the Ephemeroptera *Caenidae* (18.7%); this family was also well represented at 50 cm (11%), associated with groundwater amphipods (6%). Habitat MC-A (upstream of the riffle) was the poorest with only few insects (three Coleoptera g. *Oulimnius* and two Ephemeroptera g. *Caenis*) present at –20 cm only and no Ostracoda. This habitat had a very low similarity with all other habitats, even with MC-B, the downstream point of the riffle where Crustacea (the Ostracoda *Ilyocypris bradyi* and Amphipoda *Gammaridae*, *Niphargidae*) and many juvenile Gastropoda were found. Habitats MC-B, SC-A and -B, and AC were characterized by intermediate richness; similarity percentages among these habitats were high. They shared only few taxa (*e.g.* the Ephemeroptera *Caenis sp.*, the Coleoptera *Oulimnius sp.* and the Ostracoda *I. bradyi*) but with similar abundances. Habitats BW and P harboured more than half the taxa collected in this study. The structure of the assemblages in these habitats was similar, with crenophilous taxa (*Potamocypis villosa* in both and *Psychrodromus olivaceus* in P), which demonstrated groundwater influence supported by the presence of groundwater Amphipoda.

Besides the background taxa (Nematoda, Oligochaeta, Copepoda and Diptera *Chirono-*

*midae*), the hyporheic assemblage of this Durance flood plain is characterized by large ecological valence and eurythermal taxa (e.g. *Caenis sp.* or *Oulimnius sp.*) that reflect the characteristics of benthic assemblages. Stygobites or hypogean (*i.e.* obligate groundwater) organisms were represented by two families (*Niphargidae* and *Salentinellidae*), but the identification to the genus or species level of some taxa (*e.g.* Haparticoidea or Isopoda) should increase the richness in stygobites. Richness in this flood plain is mainly due to floodplain water bodies (side channel, backwater and pool). The contribution of these habitats to floodplain biodiversity has already been highlighted for the benthic compartment in other studies, but the significance of these habitats also appears when considering the hyporheic zone. In conclusion, the hyporheic zone of the Durance flood plain is potentially rich and biodiversity should be favoured by the maintenance of various connectivity levels among surface waters and between surface- and ground-waters.

## Introduction

Les plaines alluviales comptent parmi les écosystèmes les plus hétérogènes et dynamiques du monde (Bravard *et al.* 1986 ; Amoros *et al.* 1987 ; Tockner & Stanford 2002). Cette hétérogénéité est liée à la mosaïque d'habitats aquatiques et terrestres présente en surface mais également à la zone d'interface entre les eaux de surface et les eaux souterraines (*i.e.* la zone hyporhéique) (Ward *et al.* 2002). Cette zone dynamique où s'établissent des échanges (d'eau, de nutriments et d'organismes) entre le milieu de surface et le milieu souterrain contribue à la diversité des conditions environnementales du compartiment épibenthique.

Cette interface peut atteindre plusieurs mètres de profondeur sous le cours d'eau et peut s'étendre sur plusieurs centaines de mètres de part et d'autre du chenal (Gibert *et al.* 1990 ; Boulton *et al.* 1992 ; Stanford et Ward 1993). Dans les systèmes fluviaux naturels, la variabilité du régime hydrologique influence la connectivité entre les habitats et les conditions environnementales au sein de ces habitats. Ainsi les plaines alluviales constituent des secteurs potentiellement très riches biologiquement (*e.g.* Dole & Mathieu 1984 ; Dole 1985 ; Ward *et al.* 1999 ; Robinson *et al.*

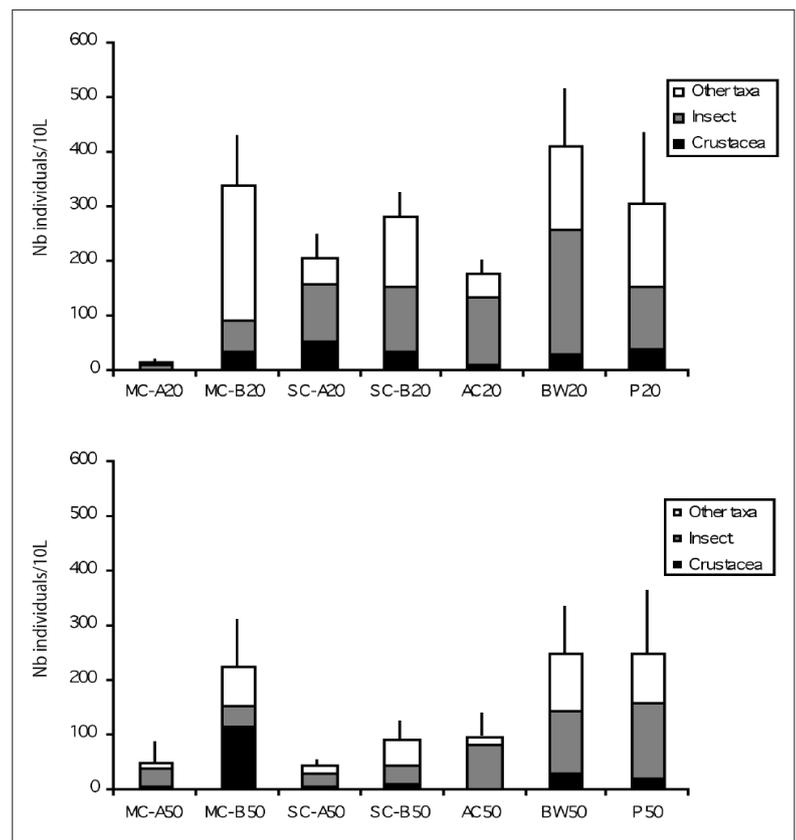


Figure 1 – Abondance moyenne totale ( $\pm$  écart-type,  $n = 3$ ) et abondances moyennes en Insectes, Crustacés et autres taxons (Oligochètes, Nématodes, Gastéropodes, Hydracariens) à chaque profondeur (en haut, 20 cm de profondeur ; en bas, 50 cm de profondeur) dans chacun des habitats en novembre 2005.

Figure 1 – Average ( $\pm$  SE,  $n = 3$ ) total abundances (ind./10L) and average abundances of Insects, Crustacea, and other taxa (Oligochaeta, Nematoda, Gastropoda, Hydracaria) in each habitat at each depth (top : - 20 cm ; bottom : - 50 cm) in November 2005.

2002 ; Arscott *et al.* 2003). Cependant on observe une érosion de la biodiversité dans de nombreuses plaines alluviales du fait des activités humaines ; par exemple, les aménagements hydrauliques induisent des modifications du régime hydrologique et donc du régime de perturbation, altérant les connexions hydrauliques et la diversité des habitats (Poff *et al.* 1997 ; Ward 1998 ; Tockner & Stanford 2002).

Sur la Durance, cours d'eau subméditerranéen à débit régulé, la faune épibenthique du chenal a fait l'objet de plusieurs études (Prevot 1984 ; Prevot *et al.* 1986 ; Cazaubon & Giudicelli 1999) mais la zone hyporhéique n'a jamais été prise en compte. Notre objectif est de caractériser les assemblages d'invertébrés dans la zone hyporhéique à l'échelle d'une plaine alluviale, afin d'apporter des premiers éléments sur l'écologie et l'hydrobiologie de ce compartiment du système durancien.

## Site d'étude et plan d'échantillonnage

La Durance (bassin versant : 14 225 km<sup>2</sup>) prend sa source à proximité du col du Mont-Genèvre (1 854 m) puis parcourt 350 km jusqu'à sa confluence avec le Rhône au sud d'Avignon (Prevot 1984). Dans son cours moyen et inférieur (aval de l'aménagement de Serre-Ponçon), la Durance a été profondément modifiée depuis le début du xx<sup>e</sup> siècle à la suite de la mise en place d'un aménagement structurant majeur qui associe la production d'énergie, l'irrigation et l'alimentation en eau potable. Les débits réservés en aval des retenues varient entre 2,5 m<sup>3</sup>/s (aval d'Espinasse, 1<sup>er</sup> aménagement en aval du barrage de Serre-Ponçon) à 4 m<sup>3</sup>/s (aval des autres retenues) ; le cours d'eau reçoit également les apports des affluents intermédiaires et les restitutions des canaux d'irrigation. Avant l'aménagement, les cours moyen et inférieur de la Durance formaient un lit en tresses ; le cours d'eau est aujourd'hui réduit à un chenal principal d'écoulement, de part et d'autre duquel subsistent dans certains secteurs quelques habitats latéraux, témoins d'un tressage relic-tuel.

La station d'étude (49° 43' N, 5° 50' E) est située sur la Moyenne-Durance (*i.e.* tronçon situé entre l'aménagement de Serre-Ponçon et l'aménagement de Cadarache), en zone de piémont, à l'est de la ville de Manosque. Différents habitats définis par des caractéristiques de surface ont été échantillonnés afin de tenir compte de l'hétérogénéité spatiale de la plaine alluviale : 1) le chenal principal (MC), 2) un chenal secondaire (SC), milieu d'eau courante, connecté à l'amont et à l'aval au chenal principal, 3) un bras mort (BW), milieu d'eau calme, connecté à l'aval au chenal secondaire, 4) une mare (P), habitat stagnant sans connexion avec les chenaux en surface situé au centre d'un banc de gravier entre le chenal principal et le chenal secondaire, 5) un chenal (AC) situé en marge de la plaine alluviale et qui présente des connexions avec le chenal principal, qui varient dans le temps, en fonction des hautes eaux. Le chenal principal (MC) et le chenal secondaire (SC) ont été échantillonnés en deux points, à l'amont d'un radier (position A où l'eau de surface s'infiltre à l'amont) et en aval (position B où l'eau a transité dans le radier avant d'être restituée au milieu de surface) du même radier, les assemblages de faune étant supposés dif-

férents (Creuzé des Châtelliers 1990 ; Mermillod-Blondin *et al.* 2000). Les prélèvements d'eau et de sédiments ont été réalisés en triplicats à 20 cm et 50 cm de profondeur dans chacun de ces habitats. Quarante et un échantillons ont été collectés au total, l'un des échantillons n'ayant pas pu être prélevé (SC-A50) en raison d'un colmatage trop important des sédiments. La campagne d'échantillonnage a été réalisée en novembre 2005.

## Matériels et méthodes

### Prélèvements sur le terrain

Les invertébrés ont été prélevés par la méthode Bou-Rouch (Bou & Rouch 1967 ; Bou 1974). Dix litres d'eau et de sédiments contenant la faune sont pompés grâce à une pompe à piston vertical adaptée sur un tube métallique crépiné (5 rangées de trous de 5 mm de diamètre sur une longueur de 15 cm) que l'on enfonce à la profondeur voulue. L'eau et les sédiments sont récupérés dans un seau, puis l'échantillon est élué (*i.e.* séparation de la fraction organique de la fraction minérale) sur un filet de 200 µm de vide de maille. Les échantillons sont conservés dans du formol (5 %) et colorés au Rose Bengal.

### Traitement des échantillons au laboratoire

Les échantillons sont lavés sur un tamis de vide de maille 200 µm puis triés sous une loupe binoculaire. Lorsque les quantités de matière organique sont trop importantes, l'échantillon est divisé en 2, 4 ou 8 sous-échantillons égaux. Les taxons les plus abondants (tels que les Diptères *Chironomidae*, les Annélides Oligochètes) sont comptabilisés dans un ou plusieurs sous-échantillons. Les autres taxons sont dénombrés dans la totalité de l'échantillon. Les organismes sont conservés dans de l'alcool à 70 % avant d'être identifiés à l'aide d'une loupe binoculaire (grossissement 10 à 63). Les déterminations ont été réalisées à l'aide de la clef des macroinvertébrés aquatiques (Tachet *et al.* 2000) et de clefs plus spécifiques. La détermination a été menée au niveau taxonomique le plus précis possible en fonction du groupe considéré (disponibilité des clefs de détermination et/ou de spécialistes), du stade de développement et de

l'état des spécimens. Le niveau de détermination n'étant pas le même pour tous les groupes zoologiques, nous parlerons de « taxon » pour désigner une unité systématique quelconque. Les abondances sont exprimées en nombre d'individus pour 10 litres d'eau et de sédiments pompés.

## Analyse des données

Les abondances moyennes ont été calculées sur l'ensemble du peuplement, puis en considérant séparément les Crustacés, les insectes et les autres taxons (*Hydridae*, Nématodes, Oligochètes, Planaires, Hydracariens, Mollusques). Les abondances ont été comparées entre habitats à chaque profondeur à l'aide du test de Kruskal-Wallis ; lorsque ce test était significatif ( $P < 0,05$ ), un test de Mann-Whitney était réalisé afin de préciser quels habitats possédaient des abondances significativement différentes. Ces tests ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica (ver. 6,0, Statsoft Inc., Tulsa, États-Unis).

Nous avons également calculé la richesse et les abondances relatives des différents taxons afin de caractériser les assemblages de chaque habitat. La similarité entre les habitats a été mesurée par le pourcentage de similarité (Psc) entre deux assemblages (Boyle *et al.* 1990). La distance de Bray-Curtis est une mesure de dissimilarité structurale qui prend en compte à la fois l'abondance et la composition taxinomique ; le Psc correspond au complémentaire de 1 de cette distance et correspond donc à la mesure de la similarité (Washington 1984). Le Psc a été calculé à l'aide du logiciel R (Vegan Package). Les Nématodes, Annélides Oligochètes, Crustacés Copépodes (Cylopidés et Harpacticidés) et Diptères *Chironomidae* ont été exclus de ces calculs car ils étaient présents dans tous les échantillons en grand nombre.

## Résultats

L'ensemble des échantillons prélevés dans cette étude a permis de récolter 8256 individus appartenant à 44 taxons (tableau 1). La classe des Insectes représente 44 % du peuplement, dont 65 % sont des Diptères *Chironomidae*. Lorsqu'on exclut cette famille d'insectes présente dans tous les habitats aux deux profondeurs, les Insectes et les Crustacés

constituent chacun 21 % du peuplement. Parmi les autres insectes, le peuplement est dominé par les Éphéméroptères du genre *Caenis* (48 % des insectes). Parmi les Crustacés, les Amphipodes souterrains (*Niphargidae*, *Salentinellidae*) constituent 9 % du peuplement. Les autres taxons (*Hydra sp.*, Oligochètes, Nématodes, Planaires, Mollusques, Hydracariens) réunissent 58 % des individus ; cette forte proportion est liée au nombre important de Gastéropodes juvéniles, d'Oligochètes et de Nématodes.

À 20 cm de profondeur, les abondances varient de 413 ( $\pm 173$ ) individus/10 l dans l'habitat BW à 17 ( $\pm 3$ ) individus/10 l dans l'habitat MC-A ( $H_{6,21} = 13,22$ ,  $P < 0,05$  ; figure 1). Ces différences sont liées aux Insectes ( $H_{6,21} = 14,41$ ,  $P < 0,05$ ) et aux autres taxons (Oligochètes, Nématodes, Mollusques) ( $H_{6,21} = 14,52$ ,  $P < 0,05$ ). Parmi les Insectes, seul le nombre de Diptères (avec ou sans les *Chironomidae*) varie significativement ( $H_{6,21} = 14,00$ ,  $P < 0,05$ ). Les abondances de Crustacés ne sont pas différentes entre les habitats ( $P > 0,05$ ). À 50 cm de profondeur, le nombre total d'individus n'est pas significativement différent entre les habitats ( $P > 0,05$ ). Les Insectes sont plus abondants dans les habitats AC, BW et P, c'est-à-dire les habitats plus ou moins connectés au milieu d'eaux courantes (MC et SC), alors que les Crustacés sont peu abondants. En revanche, le nombre moyen de Crustacés est plus élevé que les autres groupes (insectes et autres taxons) en aval du radier (MC-B) (figure 1).

Les richesses moyennes sont de même ordre entre les habitats et entre profondeurs pour chacun des habitats ( $P > 0,05$ ). Cependant, le nombre total de taxons par habitat et le pourcentage de similarité (PSC) font apparaître des différences de composition entre profondeurs et entre habitats (tableaux 1 et 2). Le peuplement à -20 cm (39 taxons) est plus riche qu'à -50 cm (25 taxons). Cette différence de richesse s'explique essentiellement par la présence de familles d'Insectes (*Gomphidae*, *Aeshnidae* parmi les Odonates, *Polycentropodidae*, *Hydropsychidae* parmi les Trichoptères) qui vivent à proximité du compartiment benthique et ne se retrouvent pas plus profondément. À -20 cm, le peuplement est dominé par les Gastéropodes *Hydrobiidae* (21,5 %) et les Éphéméroptères *Caenidae* (*Caenis sp.*, 18,7 %) ; à -50 cm, les *Caenidae* représentent encore 11 % du peuplement associés aux Crustacés Amphipodes

Tableau 1 – Taxons collectés dans la zone hyporhéique dans les différents habitats échantillonnés dans le secteur d'étude en novembre 2005.

Table 1 – Taxa collected in the hyporheic zone in the different habitats sampled in the studied sector in November 2005.

	Famille	Taxons	MC-A	MC-B	SC-A	SC-B	BW	P	AC
<b>CNIDAIRES</b>	<i>Hydriidae</i>	<i>Hydra sp.</i>			•	•	•	•	•
<b>NEMATHELMINTHES</b>									
NEMATODES		Nématodes	•	•	•	•	•	•	•
<b>PLATHELMINTHES</b>									
TURBELLARIES	<i>Dugesiidae</i>	<i>Dugesia sp.</i>				•	•		
<b>ANNELIDES</b>									
OLIGOCHETES		Oligochètes	•	•	•	•	•	•	•
<b>MOLLUSQUES</b>									
BIVALVES	<i>Sphaeriidae</i>	<i>Sphaeriidae</i>					•	•	
GASTEROPODES	<i>Physidae</i>	<i>Physidae</i>				•			
	<i>Lymnaeidae</i>	<i>Lymnaeidae</i>	•	•		•			•
	<i>Hydrobiidae</i>	<i>Hydrobiidae</i>		•	•		•	•	•
<b>ARTHROPODES</b>									
ARACHNIDES		Hydracariens	•	•	•	•	•	•	•
<b>CRUSTACÉS</b>									
Cladocères		Cladocères		•			•	•	•
Ostracodes	<i>Candonidae</i>	<i>Pseudocandona albicans</i>						•	
	<i>Candonidae</i>	<i>Pseudocandona sp.</i>						•	
	<i>Ilyocyprididae</i>	<i>Ilyocypris bradyi</i>		•	•	•	•		
	<i>Cyprididae</i>	<i>Heterocypris salina</i>						•	
	<i>Cyprididae</i>	<i>Herpetocypris reptans</i>		•				•	•
	<i>Cyprididae</i>	<i>Prionocypris zenkeri</i>			•			•	
	<i>Cyprididae</i>	<i>Psychrodromus olivaceus</i>						•	
	<i>Cyprididae</i>	<i>Cypridopsis vidua</i>					•		•
	<i>Cyprididae</i>	<i>Potamocypris villosa</i>					•	•	
Copépodes		Cyclopides		•	•	•	•	•	•
		Harpacticides		•	•	•	•	•	•
Amphipodes	<i>Gammaridae</i>	<i>Gammarus sp.</i>		•		•		•	
	<i>Niphargidae</i>	<i>Niphargidae</i>		•		•	•	•	
	<i>Salentinellidae</i>	<i>Salentinellidae</i>						•	
Isopodes		Isopodes	•	•		•			
<b>INSECTES</b>									
Coléoptères	<i>Dryopidae</i>	<i>Dryops sp.</i>		•	•	•	•	•	
	<i>Elmidae</i>	<i>Oulimnius sp.</i>	•	•	•	•	•		•
		<i>Potamophilus sp.</i>							•
		<i>Limnius sp.</i>		•	•				•
Éphéméroptères	<i>Caenidae</i>	<i>Caenis sp.</i>	•	•	•	•	•	•	•
	<i>Baetidae</i>	<i>Baetis sp.</i>			•		•		
Plécoptères		Plécoptères		•			•	•	
Trichoptères	<i>Polycentropodidae</i>	<i>Polycentropodidae</i>						•	
	<i>Hydropsychidae</i>	<i>Hydropsyche sp.</i>			•	•			
	<i>Hydroptilidae</i>	<i>Hydroptila sp.</i>					•	•	•
	<i>Sericostomatidae</i>	<i>Sericostomatidae</i>						•	
<b>Odonates</b>									
Zygoptères		Zygoptères							•
	<i>Coenagrionidae</i>	<i>Coenagrionidae</i>						•	•
Anisoptères	<i>Gomphidae</i>	<i>Gomphidae</i>					•		
		<i>Aeshnidae</i>					•	•	
<b>Diptères</b>									
Nématocères	<i>Chironomidae</i>	<i>Chironomidae</i>	•	•	•	•	•	•	•
	<i>Ceratopogonidae</i>	<i>Ceratopogonidae</i>	•	•	•	•	•	•	•
	<i>Tipulidae</i>	<i>Tipulidae</i>				•		•	
	<i>Simuliidae</i>	<i>Simuliidae</i>							•
Brachycères	<i>Empididae</i>	<i>Clinocerinae</i>		•	•		•	•	•
Mégaloptères	<i>Sialidae</i>	<i>Sialis sp.</i>				•			

souterrains (6 % du peuplement). Ces différences de peuplement entre profondeurs se traduisent par une valeur de PSC intermédiaire (tableau 2).

Dans le chenal principal, l'amont du radier (MC-A) est très pauvre aux deux profondeurs, en particulier du fait de l'absence d'Ostracodes et de la présence de quelques Insectes seulement (trois Coléoptères du genre *Oulimnius*, deux Éphéméroptères du genre *Caenis* à 20 cm). La richesse est plus élevée en aval du radier (MC-B) par la présence de Crustacés dont l'Ostracode *Ilyocypris bradyi* et d'Amphipodes épigés (*Gammaridae*) et souterrains (*Niphargidae*) qui dominent à - 50 cm (39 % des individus collectés). De nombreux juvéniles de Gastéropodes ont été collectés dans ce point. Ces différences de peuplements entre l'amont et l'aval du radier expliquent les très faibles valeurs de Psc (tableau 2). Le chenal secondaire (SC) est plus riche que le chenal principal (MC) et le nombre de taxons est du même ordre entre l'amont et l'aval du radier. Outre le genre *Caenis sp.* qui domine (33 % et 24 % en position A et B, respectivement), les échantillons des deux positions ont en commun les Coléoptères *Oulimnius sp.* (3 % en A et 12 % en B) et *Dryops sp.* (3 % et 4 %) parmi les Insectes ainsi que l'espèce *I. bradyi* (9 % en position A et 2 % en position B) pour les Crustacés. Les Amphipodes souterrains ne sont présents qu'en position B, où ils représentent 6 % du peuplement à 20 cm de profondeur et 11 % à 50 cm de profondeur. La structure du peuplement entre les positions A et B dans l'habitat SC est très similaire (tableau 2).

Les habitats BW et P sont les plus riches ; parmi les taxons communs, les Mollusques *Sphaeriidae*, l'Ostracode *Potamocypris villosa* et les Odonates *Aeshnidae* ne sont présents que dans ces habitats. En BW, les Gastéropodes *Hydrobiidae*, les Insectes *Caenis sp.* et *Oulimnius sp.* ainsi que les Amphipodes souterrains sont les taxons les mieux représentés aux deux profondeurs. Cet habitat abrite également des larves de Trichoptères *Hydroptilidae*, famille présente également dans l'habitat P. La richesse de l'habitat P s'explique par la présence de 7 des 9 espèces d'ostracodes identifiées sur la plaine alluviale ; les espèces *Heterocypris salina*, *Psychrodromus olivaceus* et *Pseudocandona sp.* ne sont présentes que dans cet habitat (tableau 1). Le peuplement est dominé par *Caenis sp.* (31 % et 51 % du peuplement à 20 et 50 cm

Tableau 2 – Richesse taxonomique par habitat, nombre de taxons communs (en haut) et pourcentage de similarité (PSC, en bas) par couple d'habitat ; nombre de taxons dans chaque habitat (cases grises).

Table 2 – Taxonomic richness per habitat, number of common taxa (top) and similarity percentage (PSC) among habitats; number of taxa in each habitat (grey).

	MC-A	MC-B	SC-A	SC-B	AC	BW	P
MC-A	8	5	3	4	4	3	2
MC-B	12%	20	8	9	8	9	8
SC-A	13%	63%	17	7	6	9	8
SC-B	17%	66%	80%	20	5	8	5
AC	19%	63%	62%	67%	20	10	9
BW	6%	64%	45%	46%	44%	25	13
P	4%	50%	45%	39%	35%	67%	30

de profondeur, respectivement), les Gastéropodes *Hydrobiidae* (37 % à - 20 cm et 15 % à - 50 cm) et l'ostracode *Herpetocypris reptans* (9 % et 12 % à - 20 cm et - 50 cm, respectivement). Les Amphipodes souterrains ne sont présents qu'à 50 cm de profondeur (6 % du peuplement). Les habitats BW et P présentent des pourcentages de similarité élevés entre eux de même qu'avec l'habitat MC-B (tableau 2), probablement dû à la présence d'*Hydrobiidae* et d'Amphipodes souterrains en quantité notable.

Le peuplement de l'habitat AC, situé sur la marge de la plaine alluviale, est dominé par les insectes *Caenis sp.* (> 30 % quelle que soit la profondeur) ; les Gastéropodes *Hydrobiidae* représente 24 % du peuplement à 20 cm de profondeur et les Coléoptères *Oulimnius sp.* constituent 19 % du peuplement à 50 cm associé aux Ostracodes *H. reptans* et *C. vidua* (14,5 % du peuplement chacun). Cet habitat présente des PSC relativement élevés avec les habitats SC-(A et B) et MC-B (tableau 2).

## Discussion

Ces premiers résultats sur les assemblages d'invertébrés de la zone hyporhéique d'un secteur de la Durance montrent que ce compartiment semble offrir des potentialités biologiques intéressantes. À l'exception de l'amont du radier dans le chenal principal (MC-A), la faune peuplant la zone hyporhéique est abondante quel que soit l'habitat, ce qui pourrait traduire des conditions environnementales satisfaisantes dans les sédi-

ments. L'augmentation du nombre d'individus entre la zone d'infiltration et la zone d'exfiltration dans les radiers est surprenante puisque de nombreuses études ont montré une diminution des abondances entre l'amont et l'aval des radiers (e.g. Williams et Hynes 1984 ; Hendricks 1993). Il semble que dans la Durance la faune soit stockée en aval des radiers, où les quantités de matière organique particulière sont plus importantes (obs. pers.).

Parmi les 45 taxons recensés, outre les Nématodes, les Annélides Oligochètes, les Crustacés Copépodes (Cylopidés et Harpacticidés) et les Diptères *Chironomidae*, le fond faunistique de ce secteur est constitué d'Insectes à large valence écologique et d'eurythermes telles que *Caenis sp.* (Éphéméroptères) ou *Oulimnius sp.* (Coléoptères *Elmidae*), alors que les Plécoptères n'étaient représentés que par quelques larvules. Ceci reflète les caractéristiques des assemblages de surface sur ce cours d'eau (Prévot *et al.* 1986 ; Giudicelli & Cazaubon 1999). Les stygobies ou organismes hypogés (*i.e.* adaptés à la vie en milieu souterrain et inféodé à ce milieu) sont représentés par deux familles d'Amphipodes, les *Niphargidae* et les *Salentinellidae*. Ceux-ci se rencontrent dans les chenaux en aval des radiers (MC-B et SC-B) où les conditions sont plus proches des caractéristiques du milieu souterrain (Dole-Olivier & Marmonier 1992) ainsi que dans l'habitat connecté au chenal secondaire et dans la mare. L'identification au niveau générique ou spécifique de certains groupes comme les Crustacés Isopodes ou Harpacticidés devrait se traduire par une augmentation de la richesse en taxons stygobies.

Les richesses permettent de distinguer trois groupes d'habitat. L'amont du radier dans le chenal principal est très appauvri probablement du fait d'une faible richesse en invertébrés en surface, la vitesse du courant (0,18 m/s au fond et 0,54 m/s à mi-hauteur de la colonne d'eau) et la granulométrie (blocs et galets) étant certainement peu favorables à l'installation des invertébrés. Cet habitat présente très peu de similarité avec les autres habitats, y compris MC-B ; seuls les taxons communs (e.g. *Caenis sp.*) à l'ensemble des habitats sont présents. Les habitats MC-B, SC-(A et B), et AC présentent des richesses intermédiaires ; les pourcentages de similarité sont élevés bien que le nombre de taxons communs entre ces habitats soit généralement faible, ce qui signifie que ces taxons ont des abondances proches dans ces différents habi-

tats (e.g. les Insectes *Caenis sp.*, *Oulimnius sp.* et l'Ostracode *I. bradyi*). Enfin, les habitats BW et P présentent plus de la moitié des taxons recensés sur cette plaine alluviale. Ces deux habitats sont similaires et possèdent des taxons crénophiles (*Potamocypris villosa* dans les deux habitats et *Psychrodromus olivaceus* en P) qui signalent la présence de zones d'eau fraîche et claire, caractéristique d'une influence des eaux souterraines, corroborée par la présence d'Amphipodes souterrains.

Ainsi, dans cette plaine alluviale, la richesse de la zone hyporhéique semble liée à la présence de taxons propres aux habitats annexes qui offrent des conditions environnementales particulières. La contribution des habitats annexes (chenaux secondaires, chenaux semilotiques et mares) à la biodiversité du compartiment benthique des plaines alluviales a été soulignée sur des systèmes naturels et régulés (e.g. Prévot *et al.* 1986 ; Castella *et al.* 1991 ; Arscott *et al.* 2005). L'importance de ces habitats apparaît également lorsqu'on prend en compte la zone hyporhéique du cours d'eau où certains taxons benthiques réalisent une partie (larves d'insectes du genre *Caenis sp.*, par exemple) ou la totalité de leur cycle (e.g. certaines populations de microcrustacés) et sont associés à des taxons souterrains qui participent à la richesse du système (Marmonier *et al.* 1993 ; Claret *et al.* 1999).

Cette première étude sur les assemblages d'invertébrés présents dans la zone hyporhéique de la Durance a permis de mettre en évidence la contribution de ce compartiment à la biodiversité du système durancien, ainsi que l'hétérogénéité de leur répartition. L'existence d'une diversité d'habitats présentant des connexions (en surface et avec les eaux souterraines) variables dans l'espace et dans le temps pourrait favoriser la richesse biologique.

## Remerciements

Nous tenons à remercier Alain Maasri pour sa participation active au travail de terrain. Nos remerciements vont également à Nicolas Chomérat pour son aide lors de l'utilisation du logiciel R, à Pierre Marmonier (Université Rennes 1) pour la détermination des Ostracodes et à Éric Pattée pour la correction du résumé et de la version abrégée en anglais.

## Références bibliographiques citées dans le texte

- Amoros C., Rostan J.-C., Pautou G. & Bravard J.-P., 1987. The reversible process concept applied to the environmental management of large river systems. *Environ. Manage.* 11: 607-617.
- Arscott D.B., Tockner K. & Ward J.V., 2003. Spatio-temporal patterns of benthic invertebrates along the continuum of a braided Alpine river. *Arch. Hydrobiol.* 158: 431-460.
- Arscott D.B., Tockner K. & Ward J.V., 2005. Lateral organization of aquatic invertebrates along the corridor of a braided floodplain river. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 24: 934-954.
- Bou C. & Rouch R., 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C. R. Acad. Sci.* 265: 369-370.
- Bou C., 1974. Les méthodes de récolte dans les eaux souterraines interstitielles. *Ann. Spéléo.* 29: 611-619.
- Boulton A.J., Valett H.M. & Fisher S.G., 1992. Spatial distribution and taxonomic composition of the hyporheos of several Sonoran Desert streams. *Arch. Hydrobiol.* 125: 37-61.
- Boyle T.P., Smillie G.M., Anderson J.C. & Beeson D.R., 1990. A sensitivity analysis of nine diversity and seven similarity indices. *Res. J. Wat. Poll. control federation* 62: 749-762.
- Bravard J.-P., Amoros C. & Pautou C., 1986. Impact of civil engineering works on the succession of communities in a fluvial system. A methodological and perspective approach applied to a section of the upper Rhône river, France. *Oikos*, 47: 92-111.
- Castella E., Richardot-Coulet C., Roux C. & Richoux P., 1991. Aquatic macroinvertebrate assemblages of two contrasting floodplains: The Rhône and Ain Rivers, France. *Reg. Rivers: Res. Manage.* 6: 289-300.
- Cazaubon A. & Giudicelli J., 1999. Impact of the residual flow on the physical characteristics and benthic community (algae, invertebrates) of a regulated mediterranean river: the Durance, France. *Reg. Rivers: Res. Manage.* 15: 441-461.
- Claret C., Marmonier P., Dole-Olivier M.-J., Creuzé des Châtelliers M., Boulton A.J. & Castella E., 1999. A functional classification of interstitial invertebrates: supplementing measures of biodiversity using species traits and habitat affinities. *Arch. Hydrobiol.*, 145: 385-403.
- Creuzé des Châtelliers M., 1991. *Dynamique de répartition des biocénoses interstitielles du Rhône en relation avec des caractéristiques géomorphologiques*. Thèse doct., Université Claude-Bernard-Lyon 1, 131 p.
- Dole M.-J. & Mathieu J., 1984. Étude de la « pellicule biologique » dans des milieux interstitiels de l'est Lyonnais. *Verh. Internat. Verein. Theor. Angew.*, 22: 1745-1750.
- Dole M.-J., 1985. Le domaine aquatique souterrain de la plaine alluviale du Rhône à l'est de Lyon. 2. Structure verticale des peuplements des niveaux supérieurs de la nappe. *Stygologia*, 1: 270-291.
- Dole-Olivier M.-J. & Marmonier P., 1992. Ecological requirements of stygofauna in an active channel of the Rhône river. *Stygologia* 7: 65-75.
- Gibert J., Dole-Olivier M.-J., Marmonier P. & Vervier P., 1990. Surface water-groundwater ecotones. In : Naiman R.J. & Décamps H. (eds). *Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones*, Man and the Biosphere Series, Paris/Carnforth, Unesco & Parthenon Publishing, 199-225.
- Hendricks S.P., 1993. Microbial ecology of the hyporheic zone: a perspective integrating hydrology and biology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 12: 70-78.
- Marmonier P., Vervier P., Gibert J. & Dole-Olivier M.-J., 1993. Biodiversity in Ground Waters. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 392-395.
- Mermillod-Blondin, F., Creuzé des Châtelliers M., Marmonier P. & Dole-Olivier M.-J., 2000. Distribution of solutes, microbes and invertebrates in river sediments along a riffle-pool-riffle sequence. *Freshw. Biol.* 44: 255-269.
- Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestgaard K.L., Richter B.D., Sparks R.E. & Stromberg J.C., 1997. The natural flow regime. *BioScience* 47: 769-784.
- Prevot R., 1984. *Hydrobiologie de la Moyenne-Durance. Étude des différents milieux et de leur peuplement de macroinvertébrés*. Thèse de troisième cycle, Aix-Marseille 3: 179 p.
- Prevot R., Prevot G., Musso J.J., 1986. Les peuplements d'Invertébrés benthiques de la Moyenne-Durance. Composition et structure des communautés. *Ecologia mediterranea* 12: 3-29.
- Robinson C.T., Tockner K. & Ward J.V., 2002. The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshw. Biol.* 47: 661-677.
- Stanford J.A. & Ward J.V., 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 12: 48-60.
- Tachet H., Richoux P., Bournaud M. & Usseglio-Polatera P., 2000. *Invertébrés d'eau douce. Systématique, biologie, écologie*. Paris, Éditions CNRS, 587 p.
- Tockner K. & Stanford J.A., 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environ. Conserv.* 29: 308-330.
- Ward J.V., 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, aquatic conservation. *Biol. Conserv.* 83: 269-278.
- Ward J.V., Tockner K., Arscott D.B. & Claret C., 2002. Riverine landscape diversity. *Freshw. Biol.* 47: 517-540.
- Ward J.V., Tockner K. & Schiemer F., 1999. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Reg. Rivers: Res. Manage.* 15: 125-139.
- Washington H.G., 1984. Diversity, biotic and similarity indices. A review with special relevance to aquatic ecosystems. *Water Res.* 18: 653-694.
- Williams D.D. & Hynes H.B.N., 1974. The occurrence of benthos deep in the substratum of a stream. *Freshw. Biol.* 4: 233-256.

# Modélisation de la formation de l'ascocarpe de la truffe noire *Tuber melanosporum*

en fonction du couple humidité-température du sol

*The modelling of the fruiting body formation  
of the black truffle *Tuber melanosporum* functions  
of the couple humidity-temperature of the soil*

A. COQUELIN<sup>1</sup>, F. TORRE<sup>1</sup>, R. DEL-NÉGR<sup>2</sup>

<sup>1</sup> IMEP, UMR-CNRS Europôle méditerranéen de l'Arbois  
Bâtiment Villemin, BP 80, 13545 Aix-en-Provence, France

<sup>2</sup> Fédération française des trufficulteurs  
7 bis, rue du Louvre, 75001 Paris, France

## Résumé

Le cycle de vie de la truffe n'est que très peu étudié et n'a jamais fait l'objet d'une modélisation mathématique à notre connaissance. Les données de productions hebdomadaires de *Tuber melanosporum* entre 1987 et 2005 complétées par des connaissances plus ou moins formalisées nous permettent de proposer un modèle de processus d'évolution du nombre d'inductions fructifères par mètre carré. Le modèle « cycle biologique de *Tuber melanosporum* » (CBTM) permet notamment de caler dans le temps les différentes phases de développement de la truffe sur la base des productions et de quelques hypothèses de travail. Les simulations ont permis au moins partiellement de relier la production aux conditions pédo-climatiques. Les conditions pour avoir une « bonne saison » sont donc une température du sol comprise entre 7,5 et 11 °C en début d'induction et une humidité du sol en permanence supérieure à 16 %. Ce travail participe au renouvellement de l'approche quantitative sur ce type particulièrement recherché de champignon et à la proposition d'une méthodologie de culture dans un contexte de déclin important de la trufficulture depuis plus d'un siècle.

## Abstract

The life cycle of the truffle has not been extensively studied and its mathematical modelling has never been proposed. Weekly production data of *Tuber melanosporum* (1987-2005) along with pedoclimatic data allow us to propose a process-based model of the number of fruit induction per square meter. The "Cycle biologique de *Tuber melanosporum*" (CBTM) model outputs give sound indications to locate in time the main stages of the development based on production data and some working hypothesis. Relationships with some pedo-climatic events are studied. Conditions for a "good season" are a soil temperature from 7.5 to 11°C at the start of the induction period and a soil moisture above 16% all season long. This paper offers a renewed quantitative approach on the production of this particularly appreciated fungus and an agricultural methodology in the context of the decline of trufficulture for more than a century.

---

**Keywords:** *Tuber melanosporum*, Process-based model, Truffiere, Truffle production, Pedoclimatic conditions.

## Abridged version

### Introduction

Edible mycorrhizal fungi (*i.e.* *Tuber melanosporum* Vitt.) are of economical and ecological values in Mediterranean mountain ecosystems (Garcia-Montero *et al.* 2006). During the last century, truffle production declined from 1000-1500 t/y (Chatin 1869) to around 15 t/y nowadays. Most studies on *Tuber melanosporum* fail to supply statistical data on carophore production and other quantitative data associated with truffle ecology, such as the development of its burns. Our purpose is to suggest a process-based model of the life cycle of *Tuber melanosporum* related to pedoclimatic events such as classified levels of annual production (very bad, bad, average, good). Furthermore, our objective is to locate in time the successive cycle periods to help to plan corrective cultural actions and to forecast production given the environmental constraints.

### Material and Methods

*Tuber melanosporum* is a Hypogeous ascomycete living in symbiosis with tree species (*Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Quercus robur* in southern France, *Quercus coccifera*, *Corylus sp.* et *Tilia sp.* as in other areas). The autonomy of ascocarp bodies soon after mycorrhization suggests the importance of its dependency on edaphical constraints and helps to justify its use as of an element of the life cycle model.

Weekly production as registered by “le Service national des marchés” (SNM) are representative of the French truffle trade. For the purpose of our study, production from year 1987 to 2005 were considered (figure 1) and retrospectively, four levels of production were defined: less than 5t (“very bad”); 5 to 10 t (“bad”); 10 to 17t (“average”); over 17 t (“good”). Corresponding weekly above-ground temperature and moisture were made available by “le Centre d’information régional d’agrométéorologie” (CIRAME, Figure 2).

Statistical procedures as well as the original model CBTM were implemented within R software environment (R Development Core Team 2006).

The model CBTM inputs are weekly production, initial values for the set of parameters. The model outputs are the estimated values for production along with the number of ascocarps induced, developed or removed per week. The script is available from the authors (F. Torre).

Induction and disappearance are defined by initial, final and maximum time where a peak of value is observed. Evolution curves were approximated using a parabolic equation (“bum” curves). Aromatisation stage is described by the inflexion point and slope of a sigmoid function (S-shaped curve). The model is retrospectively parameterised according to the observed peak of harvest at the end of the cycle (Figure 4).

### Results

The fitting to the observed production determines the duration and time of developmental stages or processes. “Good seasons” are characterised by an early peak of production or induction. Induction stage of “good seasons” is lengthy (Table 1). “Average seasons” have a lower peak of induction as well as a higher level of disappearance and most of them have a delayed aromatisation process.

Despite its simplicity – parabolic equations could be changed to more flexible curves – the CBTM model outputs help to relate the different stages to some edaphical events. As a result, it appears that conditions for a “good season” are a soil temperature from 7.5 to 11°C at the start of the induction period and a soil moisture above 16% all season long.

This paper is a first attempt to locate in time the development stages and processes of *T. melanosporum* and to relate stage characteristics to edaphic events. Data processed were exclusively indirect measurements (commercial data to evaluate truffle production and agrometeorological *ex situ* records for environmental conditions). A more flexible model as well as *in situ* environmental and production measurements should help to better understand the functioning of a burn.

## Introduction

Au cours du dernier siècle, la production de truffes a chuté dramatiquement et est passée de 1 000-1 500 tonnes/an (Chatin 1869) à environ 15 tonnes ces dernières années. Cette observation dénote la nécessité d'une relance de la trufficulture afin d'assurer (1) la récupération de zones en voie de désertification pour y relancer l'activité économique, (2) la récupération des paysages typiques des régions trufficoles.

Malgré des études et des expérimentations nombreuses on ne connaît pas de façon précise les conditions optimales d'humidité et de température du sol où « naît », survit, se développe et mûrit l'ascocarpe de truffe, ni la relation qui existe entre ces conditions et la récolte réalisée d'une truffière.

On se propose de mettre au point une modélisation des processus intervenant dans le déroulement du cycle annuel du champignon *Tuber melanosporum* et de définir quelles sont les plages de variations de l'humidité et de la température du sol qui conduisent à des récoltes quantitativement très mauvaises, mauvaises, moyennes ou bonnes.

## Biologie et cycle de vie de *Tuber melanosporum*

*Tuber melanosporum* est un Ascomycète hypogé qui vit en symbiose avec un arbre (*Quercus pubescens*, *Quercus ilex*, *Quercus robur* en particulier dans le sud-est de la France, et *Quercus coccifera*, *Corylus sp.* et *Tilia sp.*) dans d'autres régions ; cette symbiose se produit au travers d'hyphes qui mycorhizent les racines. L'induction fructifère se reproduit selon deux modalités, sexuée et asexuée (Pacioni 1992 ; Giovanetti *et al.* 1992 ; Callot *et al.* 1999a ; Laberche 1999), pour donner des *primordia* dès le mois d'avril et jusqu'en début d'été (Kulifaj 1994). Le corps fructifère serait autonome dès les premiers stades de développement, ce qui lui conférerait une grande dépendance vis-à-vis des conditions pédologiques (Barry *et al.* 1993).

Les ascocarpes de truffe ont une durée de vie comprise entre 200 et 290 jours et peuvent subir au cours de cette période de nombreux aléas tels que le manque ou l'excès d'eau et/ou de température, la prédation et le manque d'aération du sol ; ces aléas peuvent être dus aux conditions pédoclimatiques, à la

flore, à la micro- et mésofaune, au gel, etc., qui influencent favorablement ou défavorablement leur nombre et leur qualité (Kulifaj 1994).

## Exigences édaphiques de *Tuber melanosporum*

Selon Callot *et al.* (1999b), les sols où se développe *T. melanosporum* sont profonds, poreux, drainants avec un sous-sol perméable au contact d'un substratum calcaire et, selon Delmas et Poitou (1973), ils ont un comportement physico-chimique homogène, dû à la prédominance de calcaire, un pH égal ou supérieur à huit, et un rapport C/N voisin de dix. Dans ces conditions, *T. melanosporum* est présent dans la fine couche de rendzine (Calcaric Leptosol) (Bragato *et al.* 1999), sol pauvre en nutriments mais présentant une activité biologique intense. La taille moyenne des agrégats du sol et la composition en fer et manganèse réduits décroissent là où on observe un brûlis (Bragato *et al.* 2000). Le calcaire actif est très important pour *T. melanosporum* parce qu'il régule le pH (Delmas *et al.* 1981) du sol et la quantité de calcium disponible, et il participe à l'organisation et à la maintenance de la structure du sol. Il joue aussi un rôle dans la nutrition des truffes (García-Montero *et al.* 2006).

Il y a toujours un niveau très élevé d'activité faunique dans les sols potentiellement très producteurs en truffes. En participant à la formation de l'humus, la microfaune contribue à la formation du complexe argilo-humique dont dépend la stabilité structurale du sol, mais aussi la fertilité et la réserve en eau (Callot *et al.* 1999b).

## Exigences climatiques de *Tuber melanosporum*

La production truffière est observée sous des climats tempérés de type méditerranéen dans des régions comprises entre le 40° et le 47° parallèle (Olivier *et al.* 1996).

D'après Olivier *et al.* (1996), *T. melanosporum* a besoin de chaleur et d'humidité au printemps afin que se produise l'initiation truffière, c'est-à-dire la naissance des *primordia*. Des gelées printanières tardives peuvent soit compromettre les naissances, soit détruire les jeunes truffes en surface. L'hypothèse d'un stress thermique qui préside à la naissance des truffes n'est pas démontrée.

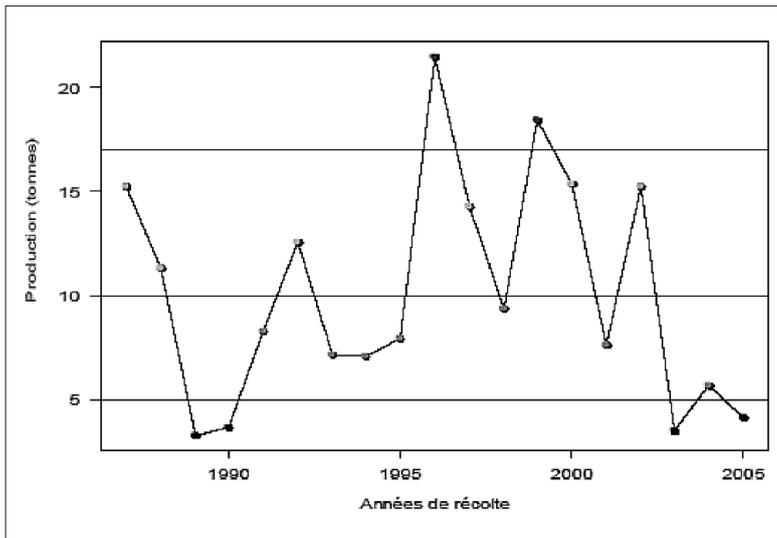


Figure 1 – Variations de la production annuelle de truffes (1987-2005). « 1987 » correspond à la saison 1987-1988, etc. Source : Service national des marchés (SNM).

Figure 1 – Variability of annual truffle production (1987-2005). « 1987 » stands for season 1987-1988, etc. Source : Service national des marchés (SNM).

L'expérience du terrain montre qu'un manque ou un excès d'humidité ou/et de température du sol durant des périodes de plusieurs semaines conduisent à une mauvaise récolte en quantité et/ou en qualité selon la nature des terrains. En effet, ces manques ou ces excès conduisent durant la phase de développement des ascocarpes soit à la disparition des truffettes, soit à un ralentissement de leur croissance, et durant la phase de maturation à un défaut de mélanisation et/ou d'aromatisation.

En hiver, les longues périodes de froid prononcé conduisent au gel des ascocarpes et les rendent impropres à la consommation.

L'objectif est ici de simuler les différentes phases du cycle annuel du champignon afin d'aider au diagnostic de la situation à un moment donné du cycle, de définir des actions culturelles correctrices éventuelles, et de faire un pronostic pour la qualité de la récolte à venir.

## Matériel et méthodes

### Nature des données exploitées

Pour mener cette étude, nous avons utilisé les récoltes hebdomadaires de truffes de dix-neuf années (1987 à 2005) fournies par le Service national des marchés (SNM). Les données concernent les apports sur les marchés de Carpentras, Richerenches et Grignan évalués

chaque semaine par le correspondant du SNM. Nous considérons que cette zone de récolte représente significativement la vallée du Rhône (France), qui constitue l'essentiel de la production nationale de *T. melanosporum*. Les apports hebdomadaires sont cohérents entre les marchés retenus ; c'est la raison pour laquelle nous nous sommes basés sur la somme des apports, soit annuels, soit hebdomadaires ; indépendamment de leurs fluctuations qui permettent de classer les saisons en diverses catégories. Ils présentent un maximum vers la mi-janvier qui varie avec la classe de la saison examinée. Nous remarquons dans le graphique des productions annuelles de 1987-1988 à 2005-2006 (figure 1) des groupes de productions distincts les uns des autres. Nous distinguons ainsi quatre classes de production :

- les très mauvaises saisons : de zéro à cinq tonnes,
- les mauvaises saisons : de cinq à dix tonnes,
- les saisons moyennes : de dix à 17 tonnes,
- les bonnes saisons : plus de 17 tonnes.

L'analyse des apports sur les marchés et l'expérience du terrain montrent que :

- les quantités commercialisées, donc les quantités produites, sont irrégulières d'une année sur l'autre avec des écarts importants de cinq à sept tonnes ;
- les apports sur les marchés permettent de classer les saisons de récolte en : mauvaises, moyennes et bonnes saisons selon les tonnages commercialisés ;
- une périodicité de l'ordre de quatre à cinq ans semble se produire ;
- s'il y a eu trop ou pas assez de pluie, s'il y a eu des températures trop basses ou trop élevées durant plusieurs semaines, les récoltes ne sont pas bonnes. Ce résultat a été constaté, que ces manques ou ces excès de température et/ou d'humidité aient été simultanés ou successifs, qu'ils aient eu lieu séparément ou concomitamment ;
- les apports hebdomadaires sont plus précoces les années où les conditions climatiques ont été plus favorables, plus tardifs les années où elles ont été défavorables.

Le Centre d'information régional agrométéorologique (CIRAME) de Carpentras nous a communiqué des relevés d'humidité et de température pris à différentes profondeurs dans le sol. Au titre de notre étude nous n'avons retenu que les valeurs prises à une profondeur de dix centimètres dans un sol viticole près de Visan (Vaucluse), de 1990 à 2003. Le lieu de prélèvement est situé au

centre d'une région truffière. Considérant que la plupart des sols sont producteurs de truffes dans la vallée du Rhône, le sol où ont été effectués ces prélèvements est considéré comme représentatif d'un sol truffier. Sur la figure 2, nous avons reporté les valeurs hebdomadaires de l'humidité (en trait plein) et de la température (en pointillés) prises à 10 cm dans le sol pour la meilleure saison (1996-1997, en gras) et pour la plus mauvaise (2003-2004, en maigre).

### Méthodes statistiques

L'ensemble des analyses dont les résultats sont mentionnés dans cet article a été fait dans l'environnement logiciel R (R Development Core Team 2006).

Pour les besoins de l'étude, nous avons également développé une routine spécifique permettant de simuler le cycle biologique de *Tuber melanosporum*. Les phases d'induction, de disparition, d'aromatisation et de sénescence du cycle de la truffe ont ainsi été simulées à l'aide d'un script R qui optimise l'ajustement aux données hebdomadaires de production par la méthode des moindres carrés sous contraintes de Nelder-Mead (Lange 2001). Cette méthode ne requiert pas d'expression explicite du gradient de la fonction à optimiser. Le script est disponible auprès de l'un des auteurs (F. Torre).

Les arguments à rentrer sont les apports hebdomadaires, les contraintes sur les paramètres et les valeurs initiales de ces paramètres. On récupère en sortie de fonction les valeurs optimisées de paramètres, les valeurs des inductions cumulées, des disparitions cumulées, de l'aromatisation, des truffes présentes dans le sol à chaque semaine, des truffes détectées, et les apports hebdomadaires des marchés.

### Modélisation du cycle biologique de *Tuber melanosporum* (modèle CBTM)

#### Conception du modèle

*Tuber melanosporum* est un champignon mycorrhizien pérenne dans le sol ; il se développe en fonction des évolutions du système racinaire de son arbre hôte, du sol, de l'écosystème qui l'entoure et des conditions climatiques qui influent sur tous les constituants de ce que nous appellerons le « système truffier », à savoir : le sol, l'arbre, l'écosystème et le champignon lui-même (figure 3).

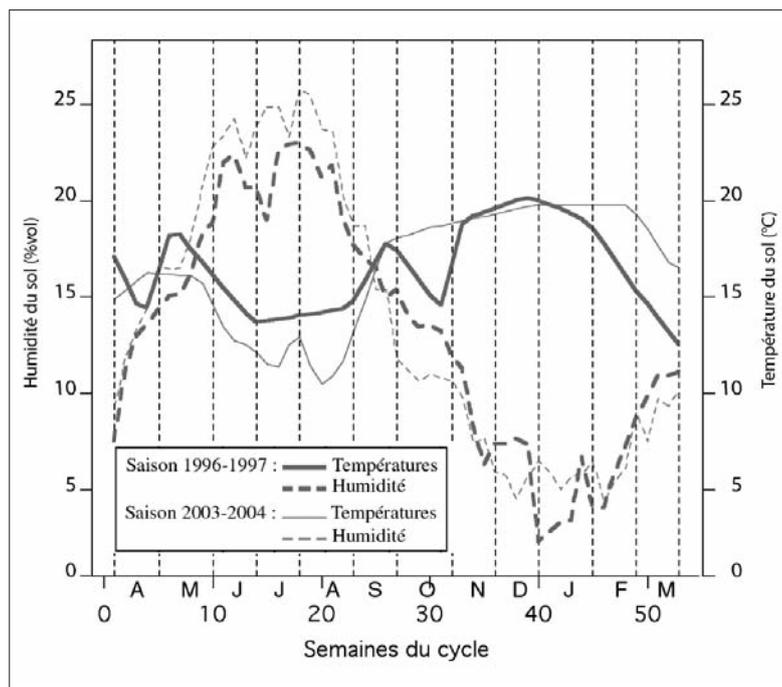


Figure 2 – Humidité et température hebdomadaires de la saison de plus forte (1996-1997) et de plus faible production truffière (2003-2004).

Figure 2 – Weekly soil moisture and temperature of the season with strongest (1996-1997) and weakest truffle production (2003-2004).

L'ascocarpe de *T. melanosporum* se détache des filaments mycéliens du champignon mère qui ont conduit à son induction.

Nous distinguerons quatre phases au sein du cycle annuel de l'ascocarpe, qui se déroule du 1<sup>er</sup> avril de l'année n au 31 mars de l'année n + 1 :

- l'induction (ou la « naissance »), au printemps ;
- le développement du 1<sup>er</sup> juillet à la mi-octobre ;
- la maturation qui comprend deux phénomènes : l'aromatisation et la mélanisation de mi-octobre à fin décembre ;
- la sénescence, en hiver, au cours de laquelle se produit la récolte de la semaine. Au moment de la récolte un certain nombre d'ascocarpes sont laissés dans le sol et vont libérer les spores qu'ils contiennent ; lesquelles vont enrichir le milieu et participer aux inductions des années ultérieures. Ceci dans des conditions non encore élucidées à ce jour.

L'ascocarpe de *T. melanosporum* « se nourrit » par des filaments mycéliens qui font quelques microns de diamètre et quelques millimètres de longueur ; ceci signifie que la fructification de la truffe survit, se développe et mûrit là où elle a été induite. Donc la plupart de ses nutriments doivent lui être appar-

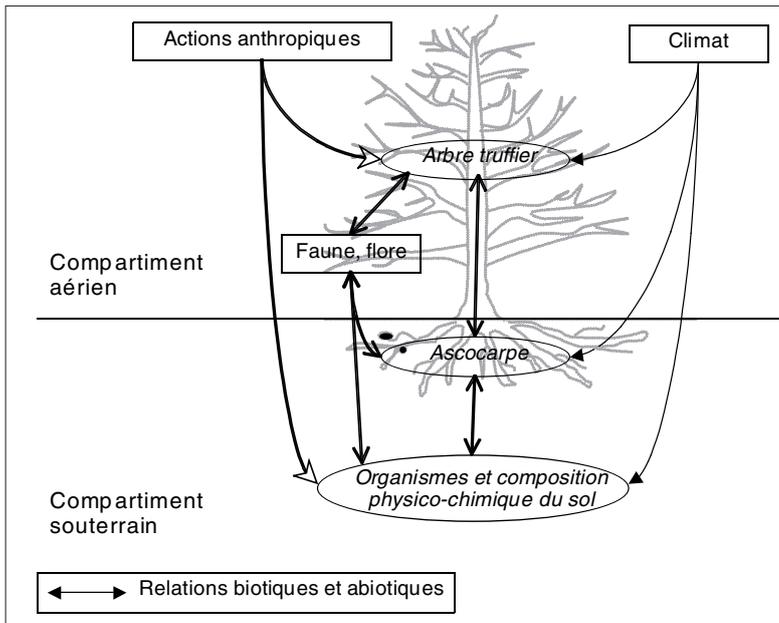


Figure 3 – Interactions biotiques et abiotiques dans une truffière.  
 Figure 3 – Biotic and abiotic interactions in a truffiere.

tés par les mouvements de la solution nutritive du sol, ce qui la rend totalement dépendante des conditions pédoclimatiques, en particulier de l'humidité et de la température du sol.

Il est admis qu'une bonne année il « naît » une centaine de truffettes au mètre carré ; par contre, la récolte ne concerne que quelques ascocarpes au mètre carré de truffière, d'où l'importance de connaître les effets pédoclimatiques qui provoquent cette réduction drastique du nombre des truffettes après leur naissance.

Pour en faire l'analyse on décompose la récolte ou la production qui lui est proportionnelle en ses composantes principales que sont les naissances, les disparitions et le nombre des ascocarpes qui restent dans le sol, qui y sont récoltés. Nous négligerons les ascocarpes laissés dans le sol pour le réensemencement.

Le nombre d'ascocarpes qui se trouvent à un instant  $t$  dans un mètre carré de truffière est donné par :

$$n(t) = n_b(t) - n_d(t)$$

Avec  $n_b(t)$  le nombre d'inductions par  $m^2$  qui se produisent à l'instant  $t$ , et  $n_d(t)$  le nombre de disparitions par  $m^2$  qui se produisent à l'instant  $t$ .

Soit :

- $N$  la capacité productrice maximale par  $m^2$  de truffière,
- $b$  : le taux de naissance des ascocarpes par  $m^2$  de truffière,

–  $d$  : le taux de disparition des ascocarpes par  $m^2$  de truffière.

En admettant que  $N$ ,  $b$  et  $d$  sont constants pour un cycle donné, on montre que l'on a :

$$n_b(t) = N(1 - e^{-bt})$$

$$n_d(t) = [N/(b - d)].[b(1 - e^{-dt}) - d(1 - e^{-bt})]$$

et par différence :

$$n(t) = N.[b/(b - d)].[(1 - e^{-bt}) - (1 - e^{-dt})]$$

où  $e^{-bt}$  et  $e^{-dt}$  désignent la fonction exponentielle appliquée respectivement à  $-bt$  et  $-dt$ . Le temps  $t$  est exprimé en semaines.

En différenciant les deux premières expressions et en prenant la semaine comme unité de temps nous obtenons :

– le nombre des naissances hebdomadaires, soit :

$$\frac{dn_b(t)}{dt} = Nbe^{-bt}$$

– le nombre des disparitions hebdomadaires, soit :

$$\frac{dn_d(t)}{dt} = N \frac{bd}{b - d} = (e^{-bt} - e^{-dt})$$

Pour ces différentes expressions les conditions aux limites doivent être conformes au cycle biologique, à savoir :

- à  $t = 1$ , elles sont toutes nulles ;
- à la fin de la phase d'induction,  $n_b(t)$  est maximale, les naissances hebdomadaires sont nulles ;
- à la fin du cycle,  $n(t)$  égale le nombre de truffes récoltées, les disparitions hebdomadaires sont nulles.

Ce sont les expressions des naissances et des disparitions hebdomadaires qui vont être modélisées.

Il s'agit de simuler la dynamique du nombre hebdomadaire d'ascocarpes par mètre carré durant les phases naturelles du cycle de l'ascocarpe, soit l'induction, la disparition et l'aromatisation, puis durant la période de récolte. La variable modélisée est le nombre d'individus par mètre carré. Les types de fonctions envisagés sont la parabole (induction, disparition) et la sigmoïde (aromatisation).

Les paragraphes suivants donnent les spécifications du modèle CBTM (figure 4).

### Phase des inductions

Le pas de temps considéré est la semaine et on note le nombre d'inductions instantané. On peut représenter les inductions hebdomadaires par une courbe parabolique définie sur la période allant de  $t_{0i}$  (pour temps initial d'in-

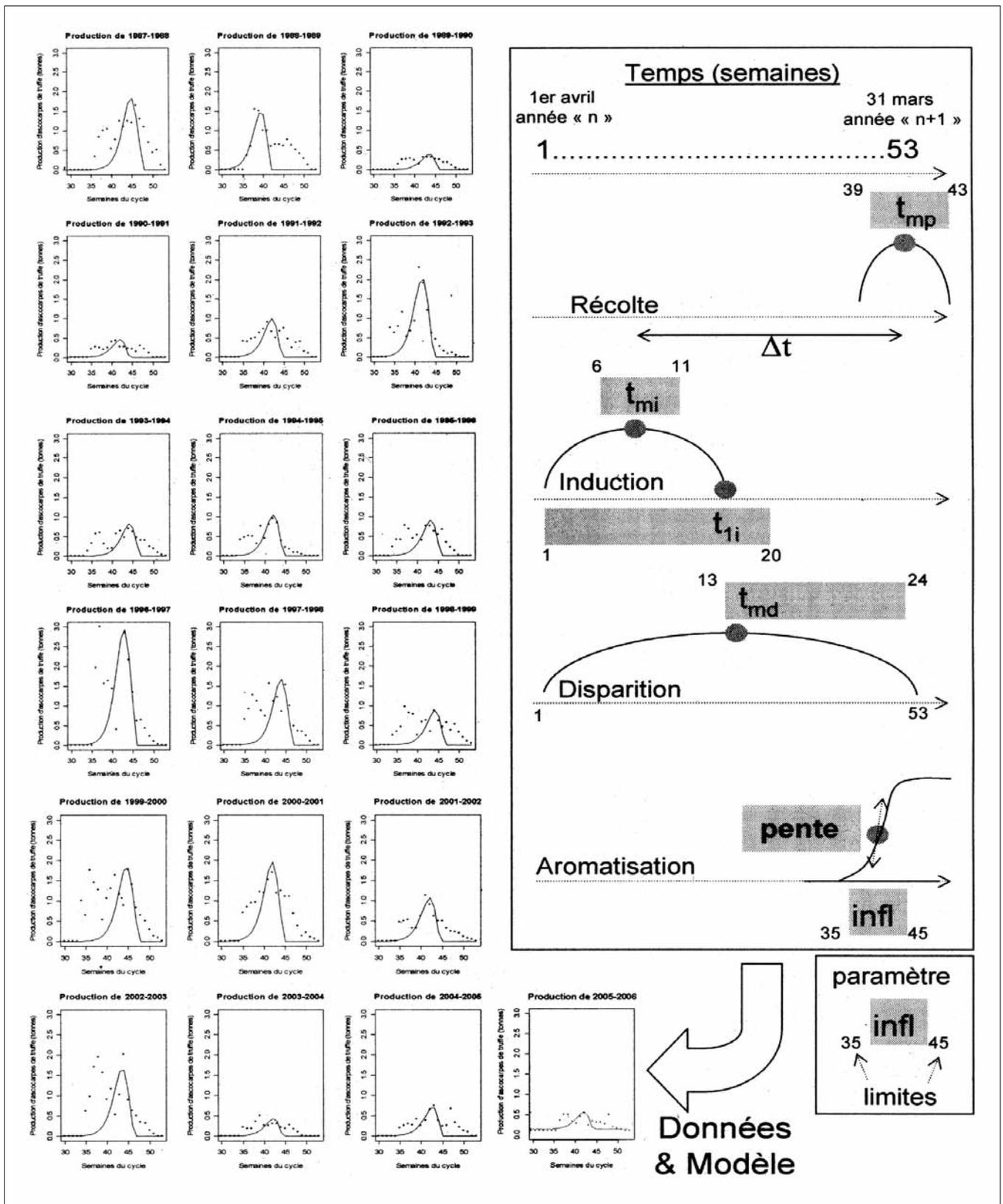


Figure 4 – Modélisation du cycle de vie de *T. melanosporum*. Le modèle se compose des différentes phases de développement (induction, aromatisation) et du processus de disparition. Chaque phase ou processus est déterminé par un ensemble de paramètres. L'ajustement aux données de production observées est basé sur la recherche des valeurs de paramètres optimales dans la gamme de valeurs schématisée en gris. La qualité de l'ajustement pour chaque saison s'apprécie sur les graphes par saison (courbes : données estimées, points : données observées).

Figure 4 – Modelling of the life cycle of *T. melanosporum* life cycle. The model mimics the different stages of development (induction, aromatisation) and the processus of disparition. Each stage or processus is defined by a set of parameters. The fitting to observed production data is based on a search of optimised values in an a priori range (grey zones). The fitting quality is assessed on graphs per season (curve: estimated values, points: observed values).

duction) à  $t_{1i}$  (temps final d'induction). Le pic de cette parabole est noté  $t_{mi}$  et correspond au taux maximum de naissances d'ascocarpes de truffes. L'intégrale de cette parabole correspond au nombre total de truffes nées, noté  $N_{real}$  (pour N réalisé). L'ensemble de ces contraintes permet de définir la fonction d'induction. L'expression de la fonction parabolique en fonction de  $N_{real}$ ,  $t_{0i}$ ,  $t_{mi}$  et  $t_{1i}$  est :

$$dn_b(t) = N_{real} / [(t_{1i}^3 - t_{0i}^3) / 3 + t_{mi} (t_{0i} - t_{1i})^2 + t_{1i}^2 (t_{0i} - t_{1i}) (t^2 - 2t_{mi} t + t_{1i} (2t_{mi} - t_{1i}))]$$

### Processus de disparitions liées aux conditions pédoclimatiques

De même, pour représenter la variation du nombre des disparitions de truffes hebdomadaires on utilise une parabole définie sur  $[t_{0d}; t_{1d}]$ , avec un pic à  $t_{md}$ . L'intégrale de cette courbe correspond à la proportion de truffes ayant disparu, soit  $P_d N_{real}$  avec  $P_d$  le pourcentage de disparitions. L'équation de la courbe des disparitions hebdomadaires en fonction de  $P_d$ ,  $t_{0d}$ ,  $t_{md}$  et  $t_{1d}$  est alors :

$$dn_d(t) = P_d N_{real} / [(t_{1d}^3 - t_{0d}^3) / 3 + t_{md} (t_{0d} - t_{1d})^2 + t_{1d}^2 (t_{0d} - t_{1d}) (t^2 - 2t_{md} t + t_{1d} (2t_{md} - t_{1d}))]$$

### Phase d'aromatisation

Nous supposons que dès le début de la récolte un certain pourcentage des truffes est aromatisé, ce pourcentage ne cessant de croître jusqu'en dernière semaine du cycle. On représente alors la courbe d'aromatisation par une sigmoïde d'équation :

$$n_a(t) = p_{arom} / (1 + \text{pente} (\text{infl} - t))$$

où  $p_{arom}$  est le pourcentage d'aromatisation atteint en fin de cycle, pente est la vitesse d'accroissement de ce pourcentage et infl est le point d'inflexion de la sigmoïde.

### Phase de récolte

Les truffes récoltées sont alors les truffes nées, qui n'ont pas disparu, et qui ont acquis un poids minimal et des propriétés aromatiques, donc qui sont détectables. On peut alors représenter la récolte d'ascocarpes de *T. melanosporum* par une courbe ayant pour équation la fonction « détection » suivante :

$$dn_t(t) = [dn_b(t) - dn_d(t)]. n_a(t)$$

Par ailleurs, la récolte est exprimée en tonnes et concerne toute la zone prospectée. Il nous faut donc incorporer un coefficient de conversion d'un nombre d'ascocarpes en tonnes. hectares noté PS.

### Paramétrage du modèle

Un certain nombre de connaissances *a priori* ont permis de fixer l'ensemble des paramètres liés aux phases successives du cycle biologique de *Tuber melanosporum* :

- pour la phase d'induction, nous avons fixé le nombre de naissances de primordia effectif (noté  $N_{real}$ ) à 100, le temps initial de l'induction ( $t_{0i}$ ) à 1, le temps final ( $t_{1i}$ ) à 14 et le temps du maximum d'inductions ( $t_{mi}$ ) compris entre les semaines 6 et 11. Ce dernier paramètre est à relier par un  $\Delta t$  (fixé à 34 dans un premier temps) au temps du pic de récolte ( $t_{mp}$ ) qui lui est à 39 pour les bonnes saisons, 41 pour les moyennes, 42 pour les mauvaises et 43 pour les très mauvaises ;
- pour le processus de disparition, nous avons fixé le pourcentage de disparitions  $P_d$  à 96 % pour les bonnes saisons, 97 % pour les moyennes, 98 % pour les mauvaises et 99 % pour les très mauvaises, le temps initial ( $t_{0d}$ ) à 1, le temps final ( $t_{1d}$ ) à 53 et le temps du maximum de disparitions ( $t_{md}$ ) à 18 ou 19 selon l'allure des courbes ;
- pour la phase d'aromatisation, le pourcentage de truffes aromatisées en fin de cycle est définitivement fixé à 100, la pente (ou vitesse) d'aromatisation à 0,8 et le point d'inflexion de la sigmoïde est choisi à 40 dans un premier temps.
- le coefficient PS est fixé à 3.

Les paramètres pente et PS ne variant que très peu ont été fixés définitivement, ainsi que  $P_d$ ,  $t_{0i}$ ,  $t_{0d}$  et  $t_{1d}$ .

On obtient ainsi le cycle biologique annuel de l'ascocarpe de *Tuber melanosporum* pour toutes les saisons de production retenues.

## Résultats

### Valeurs optimisées des paramètres du modèle CBTM

D'après les valeurs des paramètres optimisés du modèle CBTM, on peut caractériser chaque phase du cycle de la truffe noire par type d'année (tableau 1). D'après ce tableau, les « bonnes saisons » ont toutes deux une phase d'induction longue avec un pic des naissances précoce. Leur pic de récolte est aussi précoce. Les saisons 1997-1998 et 2002-2003 ont une phase d'induction similaire à celles des bonnes années, mais elles ont moins de nais-

Tableau 1 – Estimation des paramètres du modèle CBTM.

Table 1 – Estimates of CBTM model parameters.

Saison	Type	$t_{li}$	$t_{mp}$	delta_t	$P_d$ (%)	$t_{md}$	penne	infl
1987-1988	Moyenne	14,7	43,5	36,69	96,34	13,0	0,75	45,0
1988-1989	Moyenne	12,3	42,5	34,37	99,07	13,0	0,75	40,2
1989-1990	Très mauvaise	14,0	43,2	34,17	99,21	15,0	0,75	44,7
1990-1991	Très mauvaise	13,4	43,3	34,37	97,44	13,0	0,75	43,2
1991-1992	Mauvaise	14,6	42,9	33,17	97,19	13,0	0,75	42,9
1992-1993	Moyenne	14,3	42,9	33,85	96,85	13,0	0,75	42,1
1993-1994	Mauvaise	14,4	42,7	34,89	99,51	13,0	0,75	45,0
1994-1995	Mauvaise	13,9	42,9	34,21	99,51	13,0	0,75	42,8
1995-1996	Mauvaise	13,2	42,7	34,44	98,99	13,0	0,75	44,0
1996-1997	Bonne	16,0	39,0	33,02	95,32	17,2	0,75	43,0
1997-1998	Moyenne	15,9	43,6	37,29	97,71	13,0	0,75	44,2
1998-1999	Mauvaise	19,3	43,4	33,80	99,90	13,0	0,75	45,0
1999-2000	Bonne	18,2	39,4	33,40	96,83	13,0	0,75	44,9
2000-2001	Moyenne	14,4	43,5	34,05	94,88	13,0	0,75	42,3
2001-2002	Mauvaise	14,1	42,9	33,77	98,86	13,0	0,75	42,8
2002-2003	Moyenne	16,9	41,2	35,18	97,95	13,0	0,75	44,0
2003-2004	Très mauvaise	14,1	43,0	33,73	98,83	13,0	0,75	43,4
2004-2005	Mauvaise	14,2	43,1	33,77	99,74	23,7	0,75	44,0
2005-2006	Très mauvaise	16,4	43,6	32,77	98,62	13,0	0,75	43,2
Écart-type		1,76	1,31	1,14	1,49	2,58	0,00	1,24

sances et plus de disparitions. Les années 1993-1994, 1998-1999 et 1999-2000 ont un pic d'aromatization tardif.

### Évaluation du modèle CBTM

La qualité de l'ajustement peut être évalué sur la base de la figure 4. Nous remarquons des résultats peu réalistes pour les saisons où l'induction est relativement précoce (figure 4). Numériquement, la fonction parabolique représentant l'évolution de truffes induites conviendra d'autant moins que le paramètre  $t_{mi}$  sera proche de  $t_{li}$ . Ceci est expliqué par le fait que cette courbe est entièrement déterminée par deux contraintes (son annulation en  $t_{li}$  et son maximum en  $t_{mi}$ ) et ne peut donc pas intégrer une contrainte supplémentaire liée au fait que le nombre de truffes induites en  $t_{oi}$  est nul. Une évolution future du modèle devrait prendre en compte une fonction plus élaborée que la fonction parabolique.

Cette simulation nous permet cependant d'analyser les conditions d'humidité et de température rencontrées aux dates caractéristiques de la modélisation.

### Caractérisation des bonnes saisons en termes d'humidité et de température du sol

D'après le tableau 2, nous constatons que l'humidité minimale vers la fin de la phase d'induction (semaine 13) est de 13,2 % durant

les bonnes saisons (1996-1997 et 1999-2000) contre 8,5 % sur l'ensemble des saisons. Par ailleurs, la température maximale de la même phase se situe entre 21 et 22,4 % pour les bonnes saisons et entre 20 et 24,2 % pour l'ensemble des saisons. En outre, les températures maximales et minimales au début de l'induction (semaine 1 à  $t_{mi}$ ) sont relativement faibles en ce qui concerne les bonnes saisons : le printemps est donc doux. Sur la première partie de la phase d'induction et toujours durant les bonnes saisons, l'humidité minimale est comprise entre 14,3 et 16,3 % contre 12 à 16,3 % sur l'ensemble des saisons. L'humidité minimale est donc relativement élevée. La température maximale – sur l'année entière – est comprise entre 22,9 à 23 °C contre 22,5 à 27,2 °C sur l'ensemble des saisons. La température maximale est donc relativement faible : ceci confirme que l'été est doux et présente une sécheresse moindre.

Si on conduit le même type de comparaison sur la base de l'humidité et la température cumulées à la fin de l'induction ( $t_{li}$ ) (tableau 3), on constate que les valeurs sont relativement élevées. Au contraire, la même comparaison au temps des inductions maximales ( $t_{mi}$ ) montre que ces indices cumulés sont relativement faibles. L'humidité cumulée à  $t_{md}$  est relativement plus élevée pour les bonnes saisons que pour l'ensemble des saisons, et inversement la température cumulée est plus faible. Les bonnes saisons emmagasinent donc plus l'humidité et moins de degrés Celsius que l'ensemble des saisons. Au

Tableau 2 – Humidité et température max. et min. hebdomadaires du sol à – 10 cm des « bonnes » saisons et pour toutes saisons (quartiles 1 et 3 des distributions).

Table 2 – Weekly max. and min. moisture and temperature (10 cm below ground) of “good seasons” and overall seasons (quartile 1 and 3 of distributions).

	Bonnes saisons								Toutes saisons							
	Hmax (%vol)		Hmin (%vol)		Tmax (°C)		Tmin (°C)		Hmax (%vol)		Hmin (%vol)		Tmax (°C)		Tmin (°C)	
Quartiles	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3
Semaines 1 à 13	17,3	18,2	13,2	14,1	21,0	22,4	7,5	9,6	16,0	20,0	8,5	14,0	20,0	24,2	7,5	11,0
Semaines 1 à $t_{mi}$	17,3	18,1	14,3	16,3	15,0	16,5	7,5	9,5	13,5	19,5	12,0	16,3	14,3	20,8	7,5	11,0
Semaines 1 à 53	17,5	20,1	9,5	12,5	22,9	23,0	2,3	3,5	17,5	19,7	8,5	12,5	22,5	27,2	1,7	4,4

Tableau 3 – Humidité et température hebdomadaires cumulées du sol à – 10 cm des « bonnes » saisons et pour toutes saisons (quartiles 1 et 3 des distributions).

Table 3 – Weekly cumulative moisture and temperature (10 cm below ground) of “good seasons” and overall seasons (quartile 1 and 3 of distributions).

	Bonnes saisons				Toutes saisons			
	Hcum (%Vol)		Tcum (°C)		Hcum (%Vol)		Tcum (°C)	
Quartiles	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3	Q1	Q3
$t_{1i}$	250	260	270	320	180	260	225	320
$t_{mi}$	95	100	75	77	80	140	75	143
$t_{md}$	205 (pour $t_{md} = 13$ )	265 (pour $t_{md} = 17$ )	215 (pour $t_{md} = 13$ )	295 (pour $t_{md} = 17$ )	180 (205 pour $t_{md} = 13$ )	265 (205 pour $t_{md} = 13$ )	200 (230 pour $t_{md} = 13$ )	295 (230 pour $t_{md} = 13$ )

niveau du point d'inflexion de l'aromatisation, l'humidité cumulée est plus élevée et la température cumulée plus faible que pour l'ensemble des saisons.

### Conditions d'humidité et de température du sol durant la phase d'induction

D'après la figure 5, pour les bonnes saisons, la température de la semaine  $t_{0i}$  est comprise entre 7,5 et 11 °C, ce qui correspond aux mêmes conditions que les autres saisons. Son humidité est, en revanche, plus élevée (entre 16,5 et 17 %) que celle des autres années (proche ou inférieure à 15 %). La saison 2001-2002 fait exception, mais son humidité chute à 15 % à  $t_{mi}$ , contrairement à celle des bonnes saisons qui se maintient entre 16 et 20 %. Cependant, à  $t_{mi}$ , d'autres saisons ont la même humidité que celle des meilleures années : 1998-1999, 1995-1996 et 1992-1993, mais leurs températures (proches de 20 °C) sont bien plus élevées que celles des bonnes années (entre 15 et 17 °C) ; 1994-1995, mais son humidité initiale (à  $t_{0i}$ ) était trop basse, en dessous de 15 %. À  $t_{1i}$ , l'humidité des bonnes

saisons est comprise entre 9 et 14 %, et leur température entre 18 et 22 °C. Cependant, la saison 1999-2000 a une phase d'induction très longue, ce qui fait qu'à  $t_{1i}$  on est déjà en été. Pour ne pas biaiser les comparaisons avec les autres saisons, on ne tient pas compte de ses valeurs (14 % et 18 °C). On remarque alors que l'humidité du sol de 1996-1997 est supérieure à celle des mauvaises et très mauvaises saisons, sauf 2001-2002 et 2003-2004, mais leurs températures sont plus élevées (supérieures à 20 °C).

Les conditions pour avoir une bonne saison sont donc une température  $t_{0i}$  du sol comprise entre 7,5 et 11 °C et une humidité du sol en permanence supérieure à 16 % ( $t_{mi} > 16$  %).

### Bilan

Ce travail constitue une étude préliminaire à la mise au point d'une méthodologie pour exploiter les données de récolte de truffes en relation avec des relevés d'humidité et de température d'un sol représentatif de celui d'une truffière. On notera que nous avons

limité cette étude aux aspects quantitatifs ; nous n'avons pas traité des aspects qualitatifs de la récolte bien qu'ils dépendent aussi très fortement des humidités et températures du sol surtout en automne (aromatisation et mélanisation incomplètes) et en hiver (problèmes de gel qui affectent la qualité marchande des truffes). Le modèle qui traduit cette dépendance est physique et biochimique donc d'une autre nature que celui abordé ici.

En effet, ne disposant pas de données relevées sur une truffière et sur une période suffisamment longue, nous avons exploité :

- les publications du SNM sur dix-neuf ans donnant les apports sur les marchés de la vallée du Rhône (Carpentras, Richerenches, Grignan), principale zone de production nationale de truffes,
- les relevés fournis par le CIRAME de Carpentras, pour ce qui est des humidités et températures à - 10 cm dans le sol. Ces relevés effectués dans une zone productrice, nous avons considéré qu'ils étaient représentatifs de ceux d'un terrain truffier.

### Premières constatations

Les apports globaux présentent des fluctuations importantes entre 3,5 et 21,4 tonnes par an. Nous constatons aussi des points singuliers qui donnent l'impression qu'il existe une périodicité de trois ou quatre ans. Ce travail devra être repris sur une période plus longue car cette périodicité est à rapprocher de l'évolution de la capacité productrice du milieu signalée plus haut.

Pris séparément et individuellement les relevés hebdomadaires de l'humidité et de la température ne permettent pas d'établir une relation directe avec les productions constatées. Cela provient certainement en partie de la représentativité des données et du mode de relevé de l'humidité qui est fait ponctuellement chaque semaine, ce qui est différent d'un relevé continu moyen sur la semaine correspondante comme le sont les relevés de température. Pour améliorer la connaissance de l'humidité locale, bien que celle-ci varie assez lentement, il faudra procéder à des enregistrements continus.

Cependant, si l'on regarde les courbes moyennes des années d'une même classe de production, on peut tirer des enseignements assez précis et importants pour la gestion d'une truffière ; ces enseignements sont confirmés et mieux mis en valeur si l'on compare les

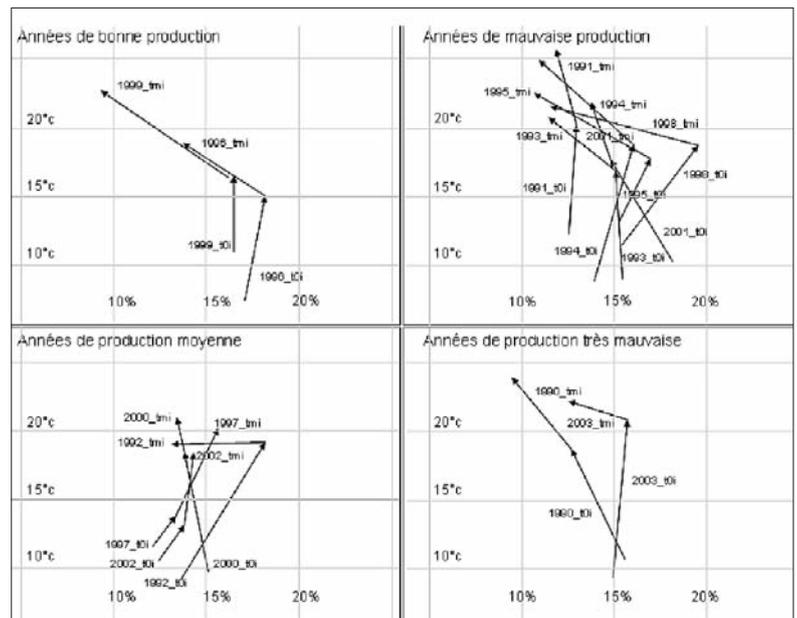


Figure 5 – Humidité et température du sol hebdomadaires de la phase d'induction par niveau de production.

Figure 5 – Weekly soil moisture and temperature of the induction by level of production.

évolutions des humidités et des températures de la meilleure année de production (1996-1997) avec celles de la plus mauvaise (2003-2004), d'autant plus que cette dernière est exceptionnelle par l'intensité et la durée des périodes de canicule et de sécheresse.

### Apports de l'étude

Les paramètres du modèle CBTM développé dans cette étude sont à relier aux variations des conditions du milieu au cours du cycle annuel. Ceux-ci sont indépendants les uns des autres, ce qui implique des actions de gestion de la truffière différentes et adaptées à chaque phase. Nous avons noté que la différence entre les températures printanières des bonnes et des très mauvaises saisons est plutôt faible, ce qui est peut-être la cause des difficultés pour trouver le bon mode opératoire dans la gestion de la truffière. Des relations entre les paramètres du modèle et les humidités et températures mesurées ont été établies. Les acquis de ces relations sont résumés ci-après.

### Phase d'induction

Pour les bonnes années, les températures maximale et minimale du sol au pic d'induction sont faibles, ce qui signifie que le printemps doit être doux. L'humidité du sol minimale de l'année est élevée, et la température maximale est faible : l'été doit donc être clémente et sans sécheresse.

Le début du cycle des bonnes saisons doit avoir une humidité du sol élevée (entre 16,5 et 17 %) et une température du sol entre 7,5 et 11 °C. Cette humidité doit être maintenue jusqu'au pic des naissances, en mai, et la température doit rester clémente (15-17 °C). D'après Kulifaj (1994), le nombre d'inductions diminue si les mois de mars, avril, mai sont pluvieux et froids, et s'il y a des inondations.

### Phase des disparitions

Au pic de disparitions ( $t_{md}$ ), l'humidité cumulée dans le sol est plus forte pour les bonnes saisons. Le système emmagasine donc plus l'humidité. Ce résultat est confirmé par Kulifaj (1994) qui trouve que le développement de l'ascocarpe requiert un taux optimal d'humidité totale du sol (15 %). Les conditions d'humidité de mai à août jouent un rôle primordial sur la quantité de la récolte. Les bonnes années ont tendance à être plus humides que les autres années. La gamme de variation d'humidité du sol, tout type d'année confondu, est entre 10 et 20 %.

Au pic de disparitions ( $t_{md}$ ), la température cumulée dans le sol est plus faible pour les bonnes saisons. Le système emmagasine donc moins d'énergie, ce qui limite la disparition des jeunes truffes. Les conditions de température de mars à août jouent un rôle primordial sur la quantité de la récolte. Les bonnes années présentent des températures clémentes en été et plus hautes que la moyenne en hiver. Les températures du sol de toutes les années étudiées variaient entre 3 et 26 °C. Kulifaj (1994) trouve que l'ascocarpe de truffe est thermosensible : les températures atmosphériques faibles (10-12 °C) au début de sa formation peuvent atteindre des valeurs élevées (de l'ordre de 25 °C) pendant plusieurs jours (si l'on compense le déficit hydrique) au moment du taux maximal de croissance pour, au cours de la maturation, redescendre à un niveau plus faible (5-10 °C). Sauf en été où elles sont inférieures de 2 ou 3 °C, les conditions de température du sol des bonnes saisons ne sont pas si différentes de celles des très mauvaises saisons car elles n'en diffèrent que de l'ordre de 1 °C. Cela est sans doute compensé par un taux d'humidité plus fort, comme le suggère Kulifaj (1994).

Les bonnes saisons présentent un pourcentage de disparitions relativement plus faible que les autres types de saison et une précocité du pic de la récolte. Kulifaj (1994) observe d'ailleurs, en conditions contrôlées, une pré-

cocité de la récolte sans que les qualités organoleptiques ne soient altérées.

### Limites et perspectives de l'étude

Nous avons posé le postulat que les relevés d'humidité et de température étaient significativement représentatifs d'un sol truffier. Nous avons décidé de négliger l'hétérogénéité des sols. Cependant, si nous avons travaillé sur des données météorologiques concernant uniquement la mesure de la température de l'air et la pluviométrie, la marge d'incertitude aurait été plus importante encore.

Le présent travail est une étude préliminaire. Il s'agissait de proposer une méthodologie pour analyser les variations de la production de *Tuber melanosporum* en fonction des conditions du milieu. Il conviendrait de faire des relevés d'humidité et de température dans un sol truffier, et d'étudier la production de ce même sol, ceci durant plusieurs cycles annuels. Par ailleurs, nous avons admis que nous nous trouvions dans des truffières productives, cette propriété est hétérogène et variable dans le temps, l'influence d'autres facteurs est donc à étudier, tels que le pH du sol, le rapport C/N, les échanges gazeux, la microflore, la microfaune et la mésofaune.

En outre, le modèle CBTM que nous avons développé est à améliorer sur le plan de son expression mathématique en développant une formulation plus réaliste pour les inductions et disparitions hebdomadaires. Tout d'abord, il faut entreprendre des études sur les reliquats de la production de truffes laissés dans le sol, sachant que les spores libérées restent viables et disponibles pour réensemencer le milieu et induire de nouvelles fructifications bien au-delà de la seule durée d'un cycle. D'autres études devront ensuite porter sur le nombre potentiel de naissances de truffes, et le nombre réalisé, en relation avec la capacité productrice et le rendement du système, propriétés qui dépendent des conditions du milieu.

### Conclusion

Au cours du dernier siècle, la production de truffes noires (*Tuber melanosporum*) a tellement décliné qu'il est nécessaire de développer une méthodologie plus scientifique de leur culture.

Un des caractères originaux de ce travail a été de prendre en compte non pas les conditions météorologiques mais les conditions pédo-climatiques dans l'étude de la variation du nombre de truffes produites.

Avec le modèle CBTM présenté dans cette étude, et malgré ses imperfections, nous pouvons appréhender le type de récolte de l'année en cours, et ainsi conseiller le trufficulteur qui pourra intervenir pour régulariser l'humidité et la température du sol de ses truffières sur chaque phase du cycle par des méthodes de paillage et d'apport d'eau.

Le modèle a permis de préciser les conditions optimales de température et d'humidité durant les phases d'induction et de disparitions.

Tout d'abord, en ce qui concerne la phase d'induction fructifère, l'humidité du sol à - 10 cm doit être comprise entre 16,5 et 17 % jusqu'en mai et la température du sol à - 10 cm doit rester clémente, c'est-à-dire entre 15 et 17 °C.

Ensuite, le taux des disparitions des ascocarpes de truffes est d'autant plus faible que l'humidité du sol à - 10 cm reste proche de 15 % et que la température du sol à - 10 cm reste au-dessous de 25 °C.

Ces conditions seront maintenues par un travail du sol au printemps qui provoquera un ameublissement de la surface, ce qui limitera l'échauffement du sol et l'évaporation de l'eau qu'il contient. Pour un terrain équilibré et drainant, dès le mois de juin et jusqu'à fin août voire mi-septembre, selon les conditions météorologiques et l'évolution des humidités et températures mesurées dans le sol, les apports d'eau seront limités à 20-25 mm tous les 10 à 12 jours, sans laisser une période supérieure à trois semaines sans apport. Des opérations de paillage des zones productrices pourront être entreprises pour limiter les effets néfastes des périodes de canicule ; elles seront adaptées pour maintenir les conditions énumérées ci-dessus dans les plages indiquées.

Ainsi, c'est tout un travail de suivi qui doit être mis en place. Une connaissance approfondie de l'écologie de *Tuber melanosporum* est alors nécessaire pour la cultiver durablement. Des modèles pour décrire sur le plan physiologique le développement et la maturation des ascocarpes de truffe doivent être mis au point et une expérimentation avec une instrumentation appropriée doit être conduite sur des truffières en production pour valider cet ensemble de modèles qui rendront mieux

compte du cycle de la truffe et relieront plus étroitement la production truffière aux conditions d'humidité et de température qui règnent dans le sol.

Afin de maintenir la production de *T. melanosporum*, il faut éviter son surprélèvement et mettre en œuvre un entretien des truffières à base plus scientifique pour assurer une pérennité des capacités productrices du milieu. On attend des mycologues qui traitent de ces questions qu'ils relèvent ces challenges considérables pour les années à venir. Mais on attend surtout des trufficulteurs une meilleure gestion de leurs truffières car, finalement, les truffes ne sont pas un « don spontané » des dieux mais un produit d'exception qui nécessite un entretien rigoureux de son milieu de développement.

## Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de recherche proposé par le Groupement européen truffe et trufficulture, constitué des fédérations nationales des trufficulteurs d'Espagne, de France, de Hongrie et d'Italie, et coordonnée par le Consortium en réseau européen truffe et trufficulture.

## Références

- Barry D., Callot G., Janex-Favre M. C., Parguey-Leduc A., Pargney J.-C., 1993. Morphologie des hyphes externes observées sur le péridium à écailles : évolution au cours du développement de l'ascocarpe. *Canadian Journal of Botany*, 71, 4, 609-619.
- Bragato G., Gardin L., Lulli L., 1999. Occurrence of *Tuber melanosporum* in relation to soil surface layer properties and soil differentiation. *Plant and Soil*, volume 214, nos 1-2, août 1999, 85-92.
- Bragato G., Castrignanò A., Goovaerts P., Lulli L., 2000. A geostatistical approach to estimate probability of occurrence of *Tuber melanosporum* in relation to some soil properties. *Geoderma*, 98, 95-113.
- Callot G., Bye P., Raymond M., Fernandez D., Pargney J. C., Parguey Leduc A., Janex-Favre M. C., Moussa R., Pages L., 1999a. *La truffe, la terre, la vie*. INRA Ed. 210 p.
- Callot G., Daignières Y., Berthault G., Fernandez D., Raymond M., Salducci X., Andrieux P., Voltz M., 1999b. Effect of soil conditions on the fruiting of the Périgord truffle (*Tuber melanosporum*). *Actes du V<sup>e</sup> Congrès international science et culture de la truffe*, Aix-en-Provence, 4-6 mars 1999, Paris, Fédération française des trufficulteurs. 257-259.

- Chatin A., 1869. *La truffe. Étude des conditions générales de la production truffière*. Paris, Ed. Bouchard-Husard, 202 p.
- Delmas J. et Poitou N., 1973. Contribution à la connaissance de l'écologie de *Tuber melanosporum* : la truffe du Périgord. *C. r. séances Acad. agric. Fr.*, 18: 1486-1493.
- Delmas J., Brian C., Delpech P., Soyer J.-P., 1981. Application de l'analyse en composantes principales à une tentative de caractérisation physico-chimique des sols trufficoles français. *Mushroom Science XI*, 855-867.
- Garcia-Montero L. G., Casermeiro M. A., Hernando J., Hernando I., 2006. Soil factors that influence the fruiting of *Tuber melanosporum* (black truffle). *Australian Journal of Soil Research*, 44(8), 731-738.
- Giovanetti G., Zanini E., Patetta A., 1992. Valutazioni morfologiche e pedochimiche di una possibile fase saprofitica di *Tuber spp.* *Actes du Congrès de l'Aquila*, 5-8 mars 1992, Vol. VII, n°1. 81-94.
- Kulifaj M., 1994. *Tuber melanosporum* Vitt. (truffe noire du Périgord). *Caractérisation des étapes du développement de l'ascocarpe, études des facteurs externes limitants*. Thèse de doctorat, Toulouse, Université Paul Sabatier, 203 p.
- Laberche J.-C., 1999. *Biologie végétale*. Paris, Dunod, 240 p.
- Lange K., 2001. *Numerical Analysis for Statisticians*. Springer, 185 p.
- Olivier J.-M., Savignac J.-C., Sourzat P., 1996. *Truffe et trufficulture*. Périgueux, Ed. Fanlac, 263 p.
- Pacioni G., 1992. Il tartufo: un profumo di centro milioni di anni fa. *Actes du Congrès de l'Aquila*, 5-8 mars 1992, vol. VII, n°1. 3-12.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.

# Biodiversité floristique et gestion sylvicole dans les systèmes forestiers supraméditerranéens et montagnards de la montagne de Lure (sud-est de la France)

Marwan CHEIKH AL BASSATNEH<sup>1</sup>, Bruno FADY<sup>2</sup>,  
Sylvie SIMON-TEISSIER<sup>3</sup>, Thierry TATONI<sup>1</sup>

1. Université Paul-Cézanne, Institut méditerranéen d'écologie  
et de paléoécologie (UMR CNRS 6116),  
Faculté des sciences de Saint-Jérôme,  
13397 Marseille cedex 20, France

2. INRA, UR629, Recherches forestières méditerranéennes,  
Domaine Saint-Paul, Site Agroparc,  
84914 Avignon cedex, France

3. Office national des forêts,  
Agence des Alpes-de-Haute-Provence,  
Les Cordeliers, BP 76, 04200 Sisteron, France

## Résumé

*Dans le contexte actuel d'une forte baisse des activités agro-sylvo-pastorales, la préservation de la biodiversité est devenue l'une des préoccupations principales dans la gestion des peuplements forestiers. L'objet de cette étude est de mettre en évidence les relations entre les interventions sylvicoles et les patrons de biodiversité floristique.*

*La zone d'étude correspond au versant nord de la montagne de Lure (550-1 700 m d'altitude), dans les Alpes du Sud (France). Des relevés floristiques de 400 m<sup>2</sup> ont été réalisés à partir d'un échantillonnage stratifié en fonction de la répartition de trois types de peuplements principaux : pin noir (*Pinus nigra*), hêtre (*Fagus sylvatica*), sapin pectiné (*Abies alba*), et mis en relation avec des informations sur le milieu et la gestion forestière. La richesse floristique en plantes vasculaires a été utilisée comme estimateur de la biodiversité.*

*Les patrons de biodiversité ne sont pas identiques dans les différents peuplements forestiers. Si les peuplements de pin noir ont une biodiversité floristique moyenne plus élevée que les autres peuplements forestiers, c'est dans les sapinières que la richesse en plantes forestières et en plantes de forêts anciennes est la plus grande. De même, selon les peuplements, ce sont différents facteurs du milieu qui influent sur la biodiversité. Ainsi, les modes de gestion favorisant une meilleure diversité en plantes vasculaires doivent être adaptés en fonction des essences dominantes. Pour le pin noir, la richesse spécifique peut être optimisée en pratiquant*

*des éclaircies précoces et régulières, en évitant l'ouverture brusque du milieu et en réalisant plusieurs coupes secondaires. Pour le hêtre, il s'agit de diminuer le recouvrement total en réalisant des éclaircies précoces, des trouées et des coupes secondaires dans les peuplements les plus denses. Enfin, pour le sapin, il suffit de laisser les peuplements se développer naturellement, tout en conservant l'ancienne structure contenant des trouées issues d'arbres morts.*

## Abstract

*Rapidly decreasing agro-sylvi-pastoral activities are one of the most important concerns of forest management in southern Europe regarding biodiversity conservation. The aim of this study is to explain the relationships between sylvicultural activities and plant biodiversity patterns.*

*The study area is located on the northern slopes of the Lure mountain (550-1,700 m a.s.l.) in the Southern French Alps. Plant biodiversity was assessed using 400 m<sup>2</sup> floristic relevés randomly chosen within three major forest stand types: black pine (*Pinus nigra*), beech (*Fagus sylvatica*), and European silver-fir (*Abies alba*). Their distribution was compared to environment and*

---

**Mots clés :** phyto-écologie, biodiversité forestière, aménagement forestier, *Pinus nigra*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, Alpes du Sud.

---

**Keywords:** plant biodiversity, forest management, *Pinus nigra*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, Southern French Alps.

*forest management variables. Vascular plant richness was used as a surrogate of biodiversity. The different stand type had demonstrated different biodiversity patterns. Although black pine stands had the highest mean plant biodiversity, the highest forest plant and ancient forest plant biodiversity was found under the canopy of silver firs. Environmental factors affecting biodiversity were also variable depending on stand type. We thus suggest that the dominant tree elements within each stand should be taken into consideration when management methods aim at achieving the highest vascular plants diversity. For black pine, specific richness can be maximized by making early and regular thinnings avoiding sudden clearing of the forest and by applying several shelterwood cuttings. For beech, total canopy cover should be diminished by making early thinnings, creating openings and shelterwood cuttings within the densest stands. Finally, for silver fir, the current practice of letting stands evolve naturally is sufficient for maximizing plant biodiversity if openings created by old tree mortality are maintained.*

## Introduction

La gestion durable et la préservation de la biodiversité sont devenues l'une des préoccupations principales des gestionnaires des peuplements forestiers (ONF 1993 ; MCPFE 2003), tout particulièrement du côté nord du bassin méditerranéen dans le contexte actuel d'une forte baisse des activités agro-sylvo-pastorales (Blondel & Aronson 1999).

La biodiversité est supposée jouer un rôle majeur dans le fonctionnement de l'écosystème forestier en lui garantissant notamment de bonnes capacités de réaction face aux perturbations (Gosselin *et al.* 2002). En région méditerranéenne, il existe une relation claire entre diversité floristique et productivité forestière (Vilà *et al.* 2007). La diversité des peuplements, en termes de composition en essences, permet de maintenir les potentialités forestières, en préservant la totalité du cycle sylvigénétique (Rameau 1999), à partir du moment où les écosystèmes forestiers contiennent des espèces ayant des exigences écologiques variées et des stratégies de développement différentes. Ainsi, le forestier peut utiliser le potentiel de la dynamique naturelle pour intervenir, dans la gestion courante, en cas de perturbations naturelles ou lors de modifications volontaires de la structure forestière.

La gestion forestière instaure un cycle sylvicultural contrôlé et orienté en vue de répondre

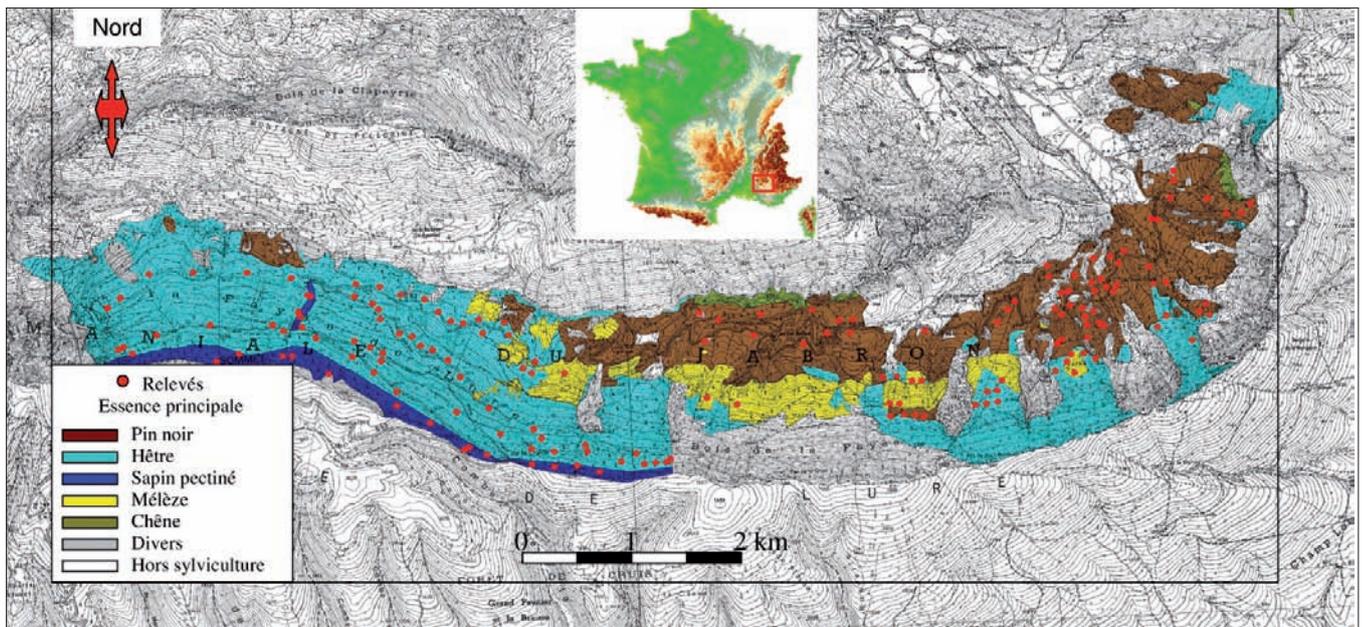
à des objectifs de production de bois, ce qui conduit aussi à favoriser sur le long terme les essences « nobles », plus rentables économiquement (Deconchat 1999). Les coupes modifient les conditions environnementales du peuplement et constituent à ce titre des perturbations écologiques majeures qui vont affecter durablement la biodiversité forestière (Bergès 2004 et références citées). Si le schéma classique de la « perturbation » anthropogène que représente la coupe est celui d'une augmentation rapide de la biodiversité après la coupe, suivie d'une décroissance lente dans les années qui suivent, de nombreuses variations s'observent. Ainsi, c'est non seulement la fréquence des coupes, mais aussi leur taille, le mode de prélèvement et les travaux divers associés qui vont influencer de manière variable sur les divers compartiments de la biodiversité.

L'objet de cette étude est de mettre en évidence les relations qui existent entre les interventions sylvicoles et les patrons de biodiversité floristique, tout en évaluant quels sont les peuplements les plus riches en plantes vasculaires, et les pratiques de gestion qui conduisent à une maximisation de la biodiversité floristique. En se focalisant sur une zone d'étude composée d'écosystèmes forestiers variés, avec des pressions sylvicoles elles aussi variées, nous pensons pouvoir contribuer valablement au débat très actuel de l'influence de l'homme et de ses pratiques sur le maintien de la biodiversité.

## Matériels et méthodes

### Situation géographique

La zone d'étude est située en forêt domaniale du Jabron (entre 550-1 700 m d'altitude), sur le versant nord de la montagne de Lure (figure 1), dans les Alpes du Sud (France). D'un point de vue géographique et géomorphologique, cette montagne s'inscrit dans le domaine provençal. En ce qui concerne le bioclimat, elle se caractérise par la présence d'influences méditerranéennes à basse altitude, progressivement remplacées par des influences de type médio-européen, comme l'atteste la présence du hêtre et du sapin à l'étage montagnard. Dans la partie basse de cette montagne, à la charnière entre influences méditerranéenne et médio-européenne, on trouve des peuplements de pin noir qui sont issus des



reboisements de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle pour lutter contre l'érosion. L'ensemble de la zone d'étude est géré par l'Office national des forêts (ONF).

### Stratégie d'échantillonnage et relevés floristiques

Les inventaires floristiques ont été réalisés à partir d'un échantillonnage stratifié recoupant les trois principaux types de peuplements forestiers : pin noir (*Pinus nigra*), hêtre (*Fagus sylvatica*) et sapin pectiné (*Abies alba*) (figure 1).

Les inventaires floristiques ont été faits sur des placettes carrées de 20 × 20 m (400 m<sup>2</sup>). Cette surface est classiquement utilisée en écologie forestière car cette résolution de mesure est en parfaite adéquation avec la perception des phénomènes écologiques concernant la flore vasculaire dans ce type d'écosystème (Daget & Godron 1982 ; Lepart & Escarré 1993 ; Brakman 1989 ; Deconchat 1999 ; Austin 1999). Les inventaires ont été faits entre juin et septembre au cours de trois campagnes successives entre 2002 et 2003. Chaque relevé consiste en un inventaire des végétaux vasculaires supérieurs (cf. annexe 1). Une classe d'abondance a été attribuée à chaque taxon (coefficients inspirés de Braun-Blanquet 1932).

Au total, ce sont 142 relevés floristiques qui ont été réalisés, dont 53 dans les formations de pin noir, 65 dans celles de hêtre et 24 dans celles de sapin.

À chaque relevé floristique sont associées des variables explicatives de deux types :

- **les variables de milieu** (cf. annexe 2). Elles correspondent aux données mésologiques (état de surface du sol : rochers, blocs, cailloux, terre nue, litière) ; mais aussi aux données dendrométriques (surface terrière m<sup>2</sup>/ha) ; et aux données structurales (stratification de la végétation) (Guinochet 1973). En effet, cinq strates principales ont été distinguées pour décrire la structure verticale de la végétation, à savoir : arbres hauts (> 10 m) ; arbres (4-10 m) ; arbustes hauts (2-4 m), arbustes (0,5-2 m) et herbacées (< 0,5 m) ;
- **les variables de gestion** (cf. annexe 3). Les données sur la gestion forestière ont été extraites du cahier de gestion de l'ONF de Sisteron, gestionnaire du site. Ces données concernent le type de peuplement et les traitements sylvicoles qui y ont été réalisés depuis 22 ans (1980-2002).

### Analyse des données

L'état de la biodiversité a été évalué par la richesse spécifique en plantes vasculaires, exprimée comme le nombre d'espèces différentes par relevé. La richesse spécifique demeure, certes, de façon controversée, une des manières les plus simples de mesurer la biodiversité (Gosselin *et al.* 2004). La richesse floristique en espèces typiquement forestières a été estimée en ne prenant en compte que les espèces appartenant au type dyna-

Figure 1 – Situation géographique de la montagne de Lure, carte des peuplements du versant nord analysés, et localisation des relevés floristiques.

mique forestier, quel que soit ce type de forêt (Sciama 1999). La significativité des répartitions en richesse spécifique d'un type forestier à l'autre a été évaluée par un test de Kruskal-Wallis.

L'influence des conditions environnementales (milieu, gestion) sur la répartition et l'abondance des espèces végétales a été appréhendée grâce à des analyses canoniques redressées (ACR), couplées à des analyses canoniques des correspondances (ACC) (Ter-Braak 1986) ou à des analyses de redondance (Ter-Braak & Smilauer 1998). La pertinence de l'utilisation conjointe de l'ACR et de l'ACC a été décrite par Okland (1990) et Brocard *et al.* (1992). On utilise d'abord l'ACR, qui est une méthode indirecte d'analyse de gradients, afin d'identifier les principaux assemblages végétaux. On affine ensuite le travail grâce à l'ACC pour déterminer la répartition des espèces le long des gradients environnementaux formés de la combinaison linéaire des variables de l'habitat (Ter-Braak 1987 ; Ter-Braak & Prentice 1998). L'ACC réduit la multi-dimensionnalité des données à deux ou trois axes principaux le long desquels la dispersion de l'amplitude écologique des espèces est maximisée (Ter-Braak 1987). Un graphique bidimensionnel illustre la relation qui existe entre la végétation et son environnement : les points représentent les espèces ou les relevés, alors que les vecteurs symbolisent les variables environnementales ; la direction et la longueur des vecteurs révèlent l'importance et la signification des gradients. Lorsque les gradients analysés par l'ACC étaient de faible amplitude, nous avons choisi d'utiliser, au lieu de l'ACC, l'analyse de redondance (ARD), méthode linéaire plus pertinente dans ce cas-là (Ter-Braak & Smilauer 1998), et qui a comme propriété supplémentaire de représenter les espèces comme variables environnementales, sous forme de flèches. Ainsi, les relevés floristiques et les variables environnementales issus des forêts de sapin pectiné et de pin noir ont été analysés par ARD, alors que ceux issus des forêts de hêtre l'ont été par ACC.

Les ordinations ont été réalisées avec le logiciel CANOCO (Ter-Braak & Smilauer 1998). La mise à l'échelle des graphiques bidimensionnels a été effectuée avec l'option « double projection », laquelle convient mieux aux petits gradients (Ter-Braak & Smilauer 1998). La signification statistique de chaque ordina-

tion a été évaluée à l'aide d'un test de permutation de type Monte-Carlo.

Nous avons ensuite utilisé la régression PLS (*Partial Least Squares*, Tenenhaus 1988) pour déterminer quelles étaient les variables du milieu et de gestion influant de manière significative sur la biodiversité floristique (exprimée à nouveau comme la richesse spécifique par relevé). Cette méthode consiste à construire un modèle  $y = f(X)$  à partir d'un tableau de variables explicatives  $X$  (milieu et gestion) et d'une variable à expliquer  $y$  (la richesse spécifique). On cherche à ajuster la variable  $y$  par combinaison linéaire des variables  $x_i$ . La particularité de cette méthode réside dans le fait qu'elle optimise non pas la corrélation mais la covariance entre les variables  $x_i$  et la variable  $y$ . Elle constitue ainsi une solution alternative à la régression multiple dès que le nombre de variables explicatives est grand et/ou supérieur au nombre d'individus. Elle est fortement conseillée lorsque les variables explicatives sont fortement corrélées (Tenenhaus 1988).

La régression PLS est une méthode procédant par itération. L'analyse cherche d'abord une première composante qui est une combinaison linéaire des variables explicatives. Avec ce premier modèle, on détermine la prévision linéaire de la variable à expliquer à l'aide du coefficient de régression. Si le pouvoir explicatif de cette première régression est trop faible, une deuxième composante, non corrélée à la première, est construite. Pour cela, la prévision de la variable à expliquer, ainsi que la combinaison prédictive des variables explicatives, sont enlevées. Ainsi, on obtient une nouvelle variable à prédire, résidu du premier tour, et de nouvelles variables prédictives (explicatives), indépendantes de la combinaison linéaire déjà utilisée. Pour déterminer le nombre d'itérations à utiliser, on emploie un test de permutation consistant à comparer la fréquence des permutations aléatoires, qui donnerait un pourcentage d'explication aussi élevé.

## Résultats

Les trois peuplements montrent une richesse spécifique différente : le pin noir possède la richesse spécifique globale la plus élevée, et le hêtre la plus faible (figure 2). Cependant, les peuplements de pin noir sont surtout

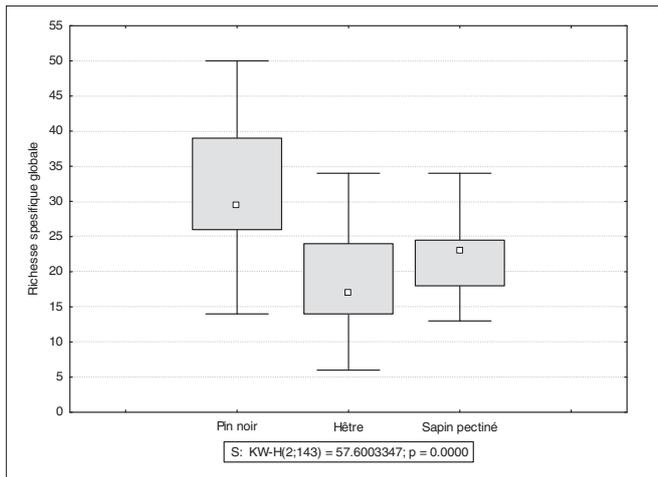


Figure 2 – Richesse spécifique moyenne des trois principaux types de peuplements forestiers de la montagne de Lure. La valeur moyenne est figurée par le petit carré, l'écart type par le rectangle plein et l'intervalle de confiance autour de la moyenne à 5% par les barres.

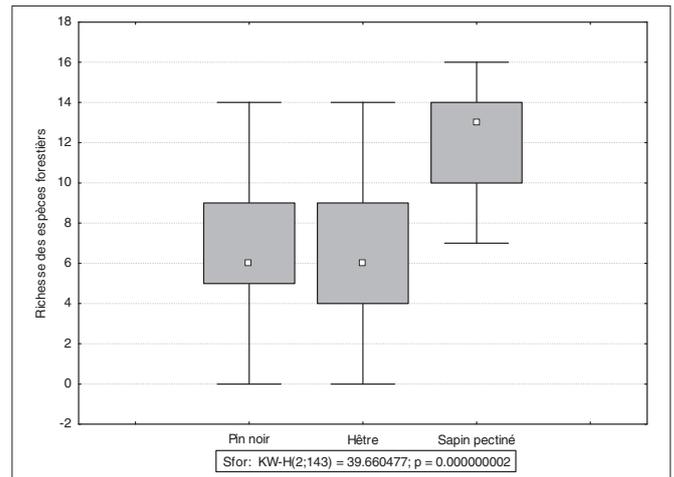


Figure 3 – Richesse spécifique moyenne en espèces forestières dans les trois principaux types de peuplements forestiers de la montagne de Lure. La valeur moyenne est figurée par le petit carré, l'écart type par le rectangle plein et l'intervalle de confiance autour de la moyenne à 5% par les barres.

caractérisés par une abondance significativement plus élevée en espèces de milieux relativement ouverts (espèces de pelouses ou de fruticées, préforestières ou pionnières). Ainsi, lorsque l'on s'intéresse à la biodiversité exprimée par la richesse spécifique en espèces forestières, on constate que les peuplements de pin noir ont, au contraire, la richesse spécifique moyenne la plus basse (mais pas significativement plus basse que celle du hêtre, figure 3).

### Les peuplements de pin noir d'Autriche (*Pinus nigra*)

La méthode d'analyse choisie pour ces peuplements, tous traités en futaie régulière, est l'ARD, qui permet d'expliquer 43,4 % de la variabilité observée (figure 4). Dans le premier quart du graphe, les taxons sont regroupés en fonction de l'altitude comme *Rhamnus alpina*, *Solidago virgaurea*, *Campanula persicifolia*, *Cotoneaster integerrimus*, *Fagus sylvatica*, *Mycelis muralis*. On rencontre aussi des espèces regroupées autour de la pratique du nettoyage manuel, qui est toujours réalisé après coupe, comme : *Epilobium angustifolium*, *Rubus idaeus*, *Lathyrus pratensis*, *Prunus spinosa*, *Tilia cordata*.

Les variables de milieu pente et rochers montrent une relation négative avec la flore. Les plantes xérophiles et héliophiles se regroupent avec la variable d'exposition (sud) et la variable litière aérée, comme : *Leucanthemum*

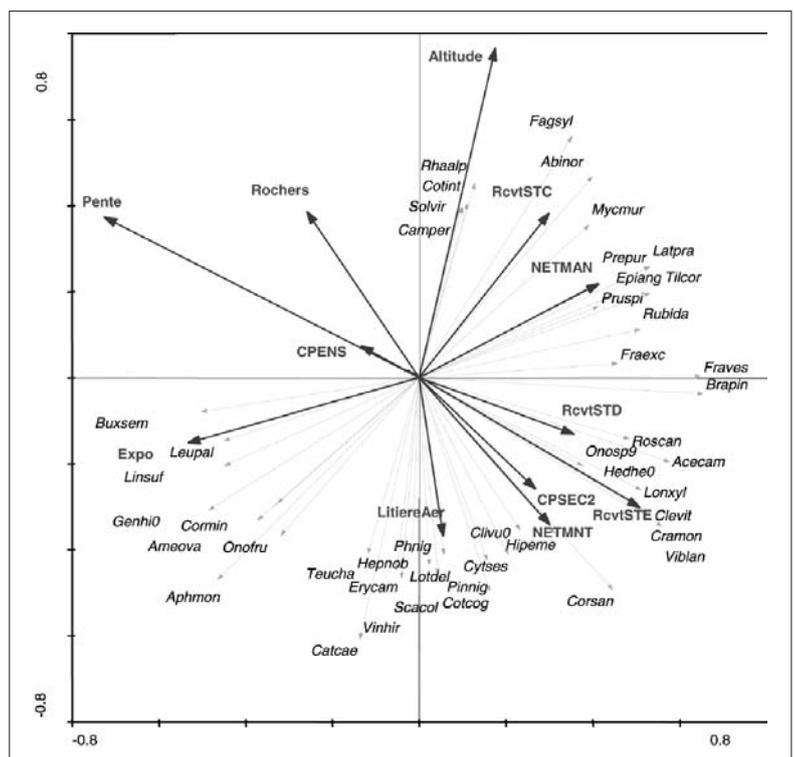


Figure 4 – Graphique bidimensionnel (axes 1 et 2) de l'analyse de redondance (ARD) réalisée sur les peuplements de pin noir ; relation entre les espèces végétales vasculaires (voir annexe 1 pour la signification des codes) et les variables explicatives (milieu et gestion, voir annexe 2 pour la signification des codes).

*pallens*, *Linum suffruticosum*, *Genista hispanica*, *Ononis fruticosa*, *Coronilla minima*, *Teucrium chamaedrys*, *Lotus delortii*, *Scabiosa columbaria*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Catananche caerulea*, *Cotinus coggygria*.

La variable de gestion qui a la plus forte contribution dans ce peuplement est le net-

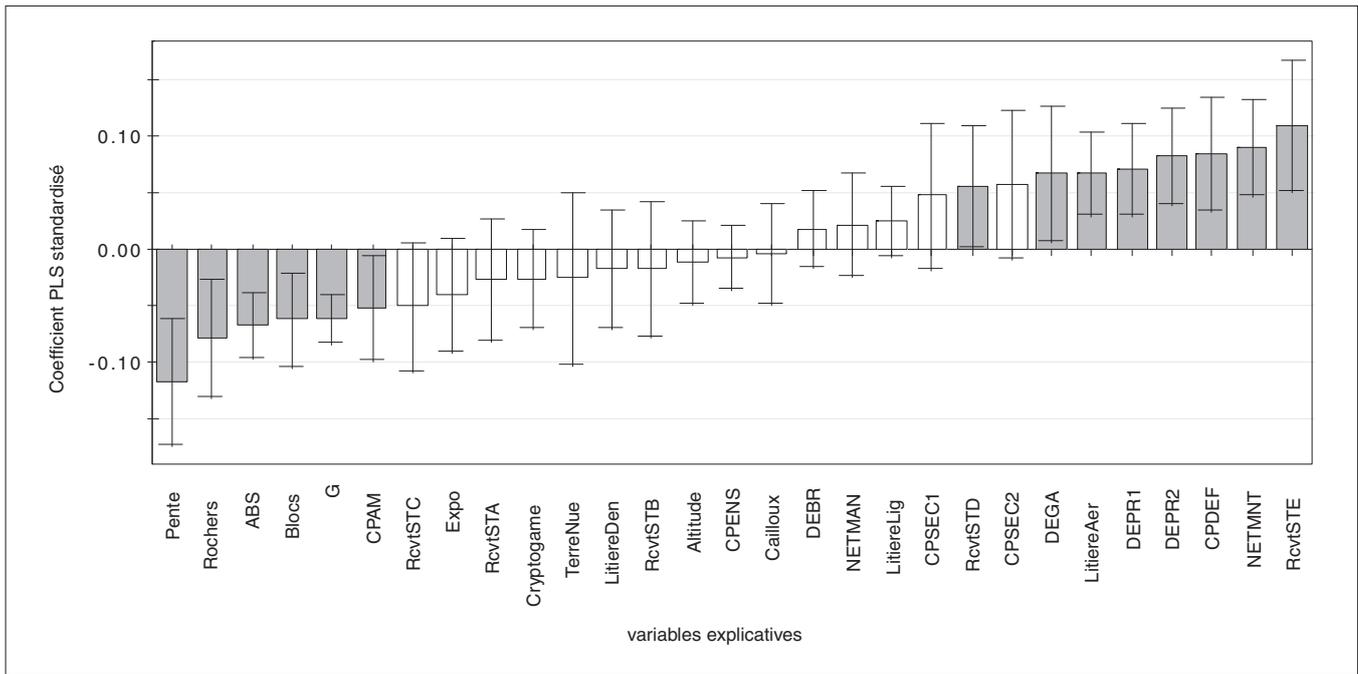


Figure 5 – Histogramme des coefficients standardisés de la régression PLS réalisée sur les peuplements de pin noir, entre la richesse spécifique et les variables explicatives (milieu et gestion). Les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance standardisé ( $p \leq 0,05$ ). Les variables significatives apparaissent en rectangle plein.

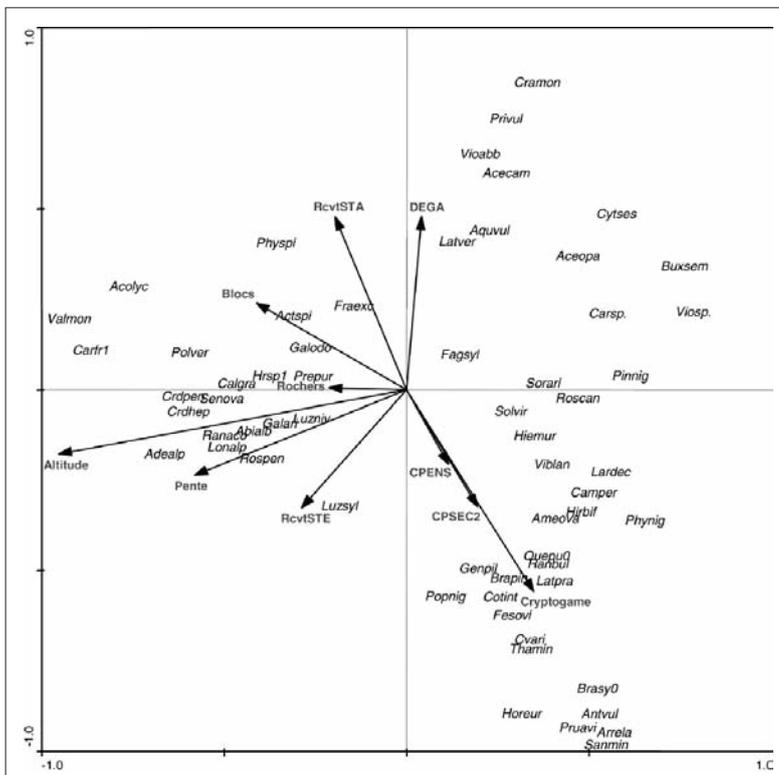


Figure 6 – Graphique bidimensionnel (axes 1 et 2) de l'analyse canonique des correspondances (Acc) réalisée sur les peuplements de hêtre ; relation entre les espèces végétales vasculaires (voir annexe 1 pour la signification des codes) et les variables explicatives (milieu et gestion, voir annexe 2 pour la signification des codes).

toiemment après deuxième coupe secondaire, caractérisée par *Clinopodium vulgare*, *Cytisus sessilifolius*, *Hippocrepis emerus*. En ce qui concerne les strates D et E (cf. annexe 2), on trouve une végétation de fourrés comme : *Ononis spinosa*, *Rosa canina*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum lantana*, *Clematis vitalba*, *Crataegus monogyna*, *Hedera helix*. La coupe d'ensemencement, par contre, ne présente pas de contribution significative.

La régression PLS explique 48 % de la variabilité floristique totale (figure 5). Elle montre une relation positive entre la richesse spécifique et les variables (suivant un gradient décroissant de significativité) : recouvrement de la strate herbacée, nettoyage, coupe définitive, deuxième dépressage, premier dépressage, litière aérée, dégagement et recouvrement de strate arbustive. Les variables environnementales et de gestion qui révèlent une relation négative significative sont : la pente, les rochers, les blocs, la surface terrière et la coupe d'amélioration.

### Les peuplements de hêtre commun (*Fagus sylvatica*)

La méthode choisie pour analyser la diversité de ces peuplements, tous traités en futaie sur souche de hêtre (transformation d'un taillis en futaie en ne laissant qu'une seule tige par souche), est l'ACC (figure 6). Elle explique 28,2 % de la variabilité floristique totale. Elle montre des regroupements floristiques en

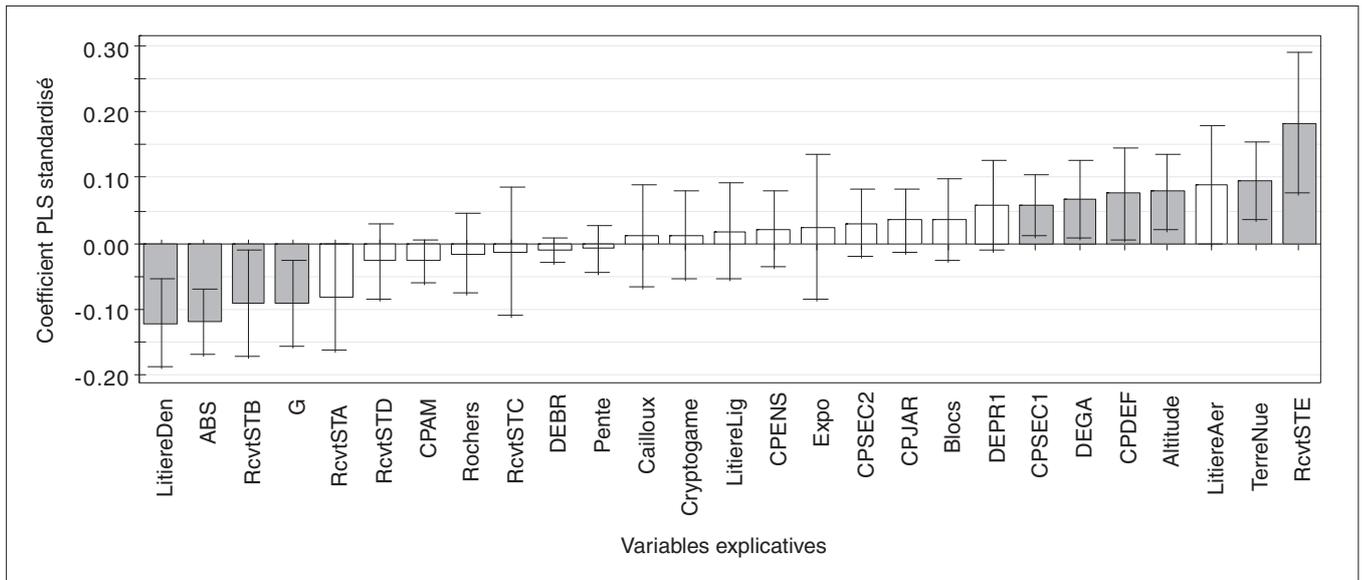


Figure 7 – Histogramme des coefficients standardisés de la régression PLS réalisée sur les peuplements de hêtre, entre la richesse spécifique et les variables explicatives (milieu et gestion). Les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance standardisé ( $p \leq 0,05$ ). Les variables significatives apparaissent en rectangle plein.

fonction de l'altitude et de la pente comme *Adenostyles alpina*, *Rosa pendulina*, *Senecio ovatus*, *Cardamine heptaphylla*, *Cardamine pentaphyllos*, mais aussi en fonction du recouvrement des blocs rocheux (*Carex ferruginea* subsp. *tenax*, *Aconitum lycoctonum*, *Valeriana montana*). En ce qui concerne les variables de gestion, le dégagement explique la présence de *Crataegus monogyna*, *Aquilegia vulgaris*, *Lathyrus vernus*, *Cytisophyllum sessilifolium*, tandis que les coupes secondaires et les coupes d'ensemencement expliquent la présence de cryptogames et de *Sanguisorba minor*, *Arrenatherum elatius*, *Prunus avium*, *Thalictrum minus*, *Anthyllis vulneraria*, *Lathyrus pratensis*.

La régression PLS explique 40 % de la variabilité totale (figure 7) et montre une relation positive entre la richesse spécifique et le recouvrement de la strate herbacée, la litière nue, la litière aérée, l'altitude, la coupe définitive, le dégagement, et la première coupe secondaire. Les variables environnementales qui révèlent une relation négative sont la litière dense, le recouvrement de strate B, la surface terrière, et le recouvrement de strate A.

### Les peuplements de sapin pectiné (*Abies alba*)

La méthode choisie pour analyser ces peuplements, tous traités en futaie jardinée, est l'ARD, qui permet d'expliquer 44 % de la variabilité totale (figure 8). Tout d'abord, on note que la partie supérieure du plan factoriel

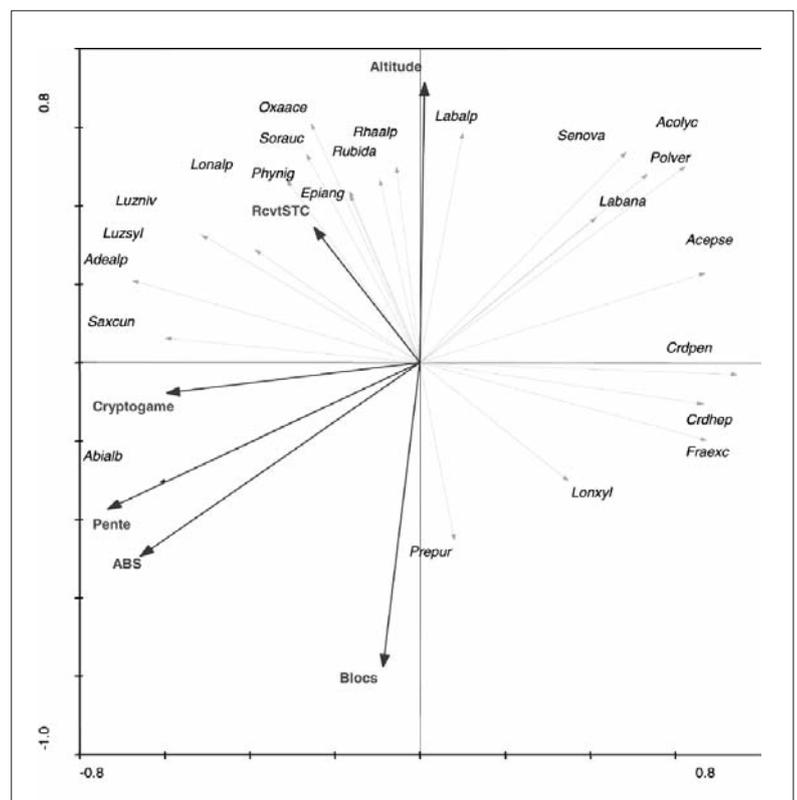


Figure 8 – Graphique bidimensionnel (axes 1 et 2) de l'analyse de redondance (ARD) réalisée sur les peuplements de sapin pectiné ; relation entre les espèces végétales vasculaires (voir annexe 1 pour la signification des codes) et les variables explicatives (milieu et gestion, voir annexe 2 pour la signification des codes).

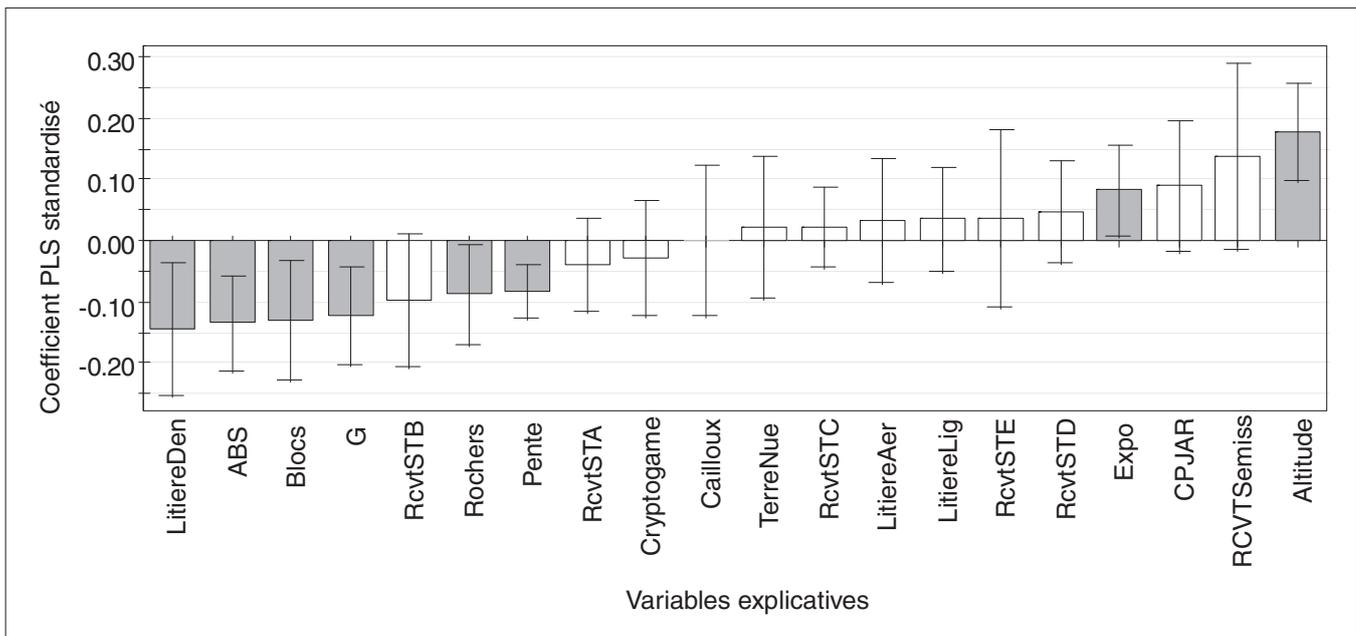


Figure 9 – Histogramme des coefficients standardisés de la régression PLS réalisée sur les peuplements de sapin pectiné, entre la richesse spécifique et les variables explicatives (milieu et gestion). Les barres verticales indiquent l'intervalle de confiance standardisé ( $p \leq 0,05$ ). Les variables significatives apparaissent en rectangle plein.

contient des plantes d'altitude. Ce plan factoriel montre que la strate C (2-4 m) regroupe des espèces de forêts anciennes comme *Adenostyles alpina*, *Luzula sylvatica*, *Saxifraga cuneifolia*, *Oxalis acetosella*, ainsi que quelques espèces tolérantes à la lumière comme *Sorbus aucuparia*, *Epilobium angustifolium*, *Rhamnus alpina*. Le sapin pectiné est dominant sur l'axe factoriel caractérisé par l'absence de traitement et une forte pente. Dans ce secteur du plan factoriel, on trouve des relevés où la pente peut atteindre jusqu'à 90 %.

La régression PLS, qui explique 58 % de la variabilité totale (figure 9), montre que l'altitude et l'exposition sont positivement corrélées avec la richesse spécifique. Les variables environnementales qui révèlent une relation négative sont la litière dense, les blocs, la surface terrière, les rochers et la pente.

## Discussion

Les trois types de peuplements sont structurés à la fois par des facteurs de milieu et les modes de gestion. Le facteur de milieu principal correspond à un gradient altitudinal

remarquable qui divise le versant nord en un étage supraméditerranéen à la base, potentiellement occupé par le chêne pubescent avec une hêtraie éparse (Rameau 1992), puis un étage occupé par une hêtraie multiforme en fonction des conditions hydriques (hêtraies xérophile, méso-xérophile, mésophile, hêtraie-sapinière) et une partie haute occupée par le sapin pectiné.

Le facteur de gestion qui explique le mieux la structuration de la biodiversité floristique forestière est le reboisement. Les peuplements de pin noir, essentiellement introduits au cours du XIX<sup>e</sup> siècle dans la partie basse du versant (suivant des objectifs de restauration des terrains en montagne, reboisements « RTM »), présentent une richesse spécifique globale la plus élevée. Cependant, cette flore est constituée majoritairement par des espèces non forestières, ce qui s'explique par le fait que ces peuplements représentent une série de production, traitée en futaie régulière par des coupes de régénération progressives (cf. annexe 3). Ces coupes, comme le montrent Auclair & Goff (1971), ont un rôle considérable sur l'évolution de la richesse spécifique. Ainsi, après coupe, les peuplements de pin noir sont dominés par des groupes floristiques de milieu semi-ouvert ou d'ourlets préforestiers comme *Cornus sanguinea*, *Viburnum lantana*, *Crataegus monogyna*, *Lonicera xylosteum*. Là où le milieu est plus défavorable pour la croissance et la production du bois, et où l'intensité de l'exploitation forestière décroît, apparaissent des cortèges floristiques

tiques d'espèces xérophiiles comme *Aphyllanthes monspeliensis*, *Amelanchier ovalis*, *Coronilla minima*, *Leucanthemum pallens*, *Linum suffruticosum*. Enfin, lorsque la pente et l'altitude augmentent, l'importance de l'exploitation forestière diminue, le cortège floristique est essentiellement structuré par les conditions stationnelles. Ainsi, on ne retrouve pas les plantes caractéristiques des coupes forestières, comme par exemple celle de l'ordre de l'*Epilobieta angustifolii* (Rameau *et al.* 1994).

La richesse spécifique en espèces forestières des peuplements de hêtre est plus importante que celle des peuplements de pin noir. Là où le peuplement est traité en futaie sur souche, on y trouve des espèces caractéristiques des coupes forestières comme *Brachypodium sylvaticum*, *Arrhenatherum elatius*, *Solidago virgaurea*, et des espèces de milieux ouverts comme *Genista pilosa*, *Amelanchier ovalis*, *Lathyrus pratensis*, *Anthyllis vulneraria*, *Thalictrum minus*. Comme le montrent Brunet *et al.* (1996), la richesse spécifique en espèces forestières augmente de manière significative après l'éclaircie. Lorsque la pente, l'altitude, la présence de rochers et de blocs augmentent fortement, les traitements sylvicoles sont minimes et le cortège floristique devient caractéristique de la hêtraie-sapinière.

Enfin, dans les peuplements de sapin pectiné, nous n'avons pas noté d'influence des facteurs de gestion sur la biodiversité végétale, celle-ci y étant très uniforme. Ces peuplements possèdent la richesse spécifique la plus élevée en espèces forestières. La richesse spécifique totale est influencée positivement par l'exposition et l'altitude. À haute altitude, l'effet de voisinage avec la crête de la montagne permet à une quantité de lumière importante de pénétrer dans le peuplement. Cet effet (Jacquot 1983), en se conjuguant à la présence de bois mort (Gosselin 2002), a sans doute un effet global sur la biodiversité, y compris la biodiversité floristique.

Il est intéressant de constater que l'absence de gestion ne favorise la biodiversité floristique dans aucun des types de peuplement étudiés, à la différence de certains traitements comme les coupes secondaires et les dégagements. Si ces modalités de gestion peuvent parfois conduire à l'apparition d'une flore plutôt banale, ce n'est pas le cas dans les formations autochtones de hêtre et de sapin. Notre travail confirme donc un nombre croissant d'études montrant que l'influence des perturbations

humaines n'est pas forcément synonyme de pauvreté de la flore associée, mais peut au contraire avoir un effet positif sur la biodiversité, particulièrement en région méditerranéenne (voir, par exemple, Gondard *et al.* 2006).

## Recommandations de gestion

Au terme de cette analyse de biodiversité floristique, il nous est apparu pertinent de dresser une liste de recommandations en matière de gestion patrimoniale en faveur de la biodiversité floristique. Ces recommandations s'inspirent à la fois directement des résultats du présent travail, mais aussi des réflexions plus générales de la thèse de doctorat de M. Cheikh al Bassatneh (2006).

Les patrons de biodiversité ne sont pas identiques dans les différents peuplements forestiers de la montagne de Lure. Ainsi, les modes de gestion favorisant une meilleure diversité en plantes vasculaires doivent être considérés en fonction des essences dominantes.

Les peuplements de pin noir d'Autriche sont issus de reboisements réalisés dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle. Ces peuplements ont bien joué leur rôle de protection et de renaturalisation du milieu. Dans ces peuplements, la pratique des éclaircies précoces et régulières, comme le montrent Walker *et al.* (1986) et Chevalier *et al.* (2001) dans d'autres types de milieu, et notamment le dépressage, mais aussi le nettoiement, le dégagement et les coupes de régénération progressives, permettent de conserver une forte biodiversité végétale, mais avec un cortège floristique essentiellement constitué d'espèces généralistes. Ces modes de gestion ont aussi pour effet de ralentir sensiblement la maturation forestière et l'installation de la chênaie ou de la hêtraie.

Dans les peuplements de pin noir qui occupent les stations potentielles de la chênaie pubescente à l'étage supraméditerranéen, nous suggérons que favoriser l'installation d'un peuplement mixte de chêne pubescent et de pin noir d'Autriche dans les stations à sols profonds et de classe de fertilité élevée, serait bénéfique pour la biodiversité floristique. De plus, nous proposons de ne plus effectuer de coupes forestières dans les parcelles qui possèdent une richesse spécifique élevée en espèces typiquement forestières (espèces patrimo-

niales). Par contre, pour les peuplements qui se trouvent sur des sols moins profonds et de plus faible fertilité, il conviendrait de remplacer progressivement les peuplements de pin noir par le chêne pubescent, présentant une forte résilience face aux perturbations, et dont la richesse floristique est plus élevée.

Les peuplements de pin noir, qui poussent sur les stations potentielles de la hêtraie calcicole sèche (hêtraie à buis), à l'étage supraméditerranéen entre 850 et 1 000 m d'altitude, ne sont pas forcément stables sur le long terme, notamment avec l'arrivée, massive par endroits, du hêtre (remontée biologique). Nous suggérons donc de laisser la dynamique naturelle se mettre en place, en l'aidant par des coupes d'éclaircie. Cela permettra d'accélérer la maturation du peuplement vers la hêtraie calcicole médio-européenne en enlevant le pin noir au profit du hêtre. Ce stade de maturation est beaucoup plus riche en espèces forestières que le stade actuel qui est un mélange des stades de pelouses préforestières et de fruticées à buis, conséquence des traitements sylvicoles intensifs et des déboisements passés. Dans ce type de station, il faut éviter de réaliser des coupes sur de trop grandes surfaces qui favorisent le développement du buis et compromettent l'éventuelle régénération des essences d'ombre tout en augmentant la xéricité du milieu, mais favoriser les coupes d'éclaircie en parallèle à la dynamique naturelle.

Dans les peuplements de hêtre, la biodiversité végétale peut être améliorée en diminuant le recouvrement total, en réalisant des éclaircies et des trouées, des coupes secondaires et jardinatoires, ainsi qu'un dégagement des régénérations denses. Cette approche globale est à moduler en fonction des types de hêtraie.

La hêtraie sèche à buis, à l'étage montagnard inférieur entre 1000 et 1200 m d'altitude, est beaucoup moins perturbée que la hêtraie sous pin noir d'Autriche et repose sur un sol superficiel et sur une pente importante. Cette hêtraie est parfois remplacée par des reboisements en mélèze d'Europe, qui joue, à cet étage, le même rôle pour la biodiversité floristique que le pin noir d'Autriche à l'étage du chêne pubescent. Dans cette station, nous proposons d'accélérer la maturation du peuplement vers la hêtraie calcicole médio-européenne et la hêtraie-sapinière sèche en enlevant le mélèze au profit du hêtre. Ce peuplement est beaucoup plus riche en espèces forestières que la végétation actuelle qui est

une mosaïque de fruticées à buis, de gaulis et perchis de hêtre, provenant de la mise en régénération de ces peuplements. Dans ce type de station, il faut aussi éviter de pratiquer des coupes sur de trop grandes surfaces.

La hêtraie neutrophile, à l'étage montagnard moyen entre 1 200 et 1 500 m d'altitude, présente un recouvrement très dense en hêtre. Dans cette hêtraie, de petites trouées (< 0,15 ha) permettraient l'installation des semis et créeraient un microclimat favorable aux espèces forestières, possédant une valeur patrimoniale importante. Ce type de coupe d'éclaircie permettrait aussi d'activer le cycle sylvigénétique, favorisant le retour du sapin pectiné et de la forêt potentielle de cet étage, la hêtraie sapinière.

Dans les peuplements de sapin, à l'étage montagnard supérieur entre 1500 et 1750 m d'altitude, la situation sylvicole (absence de pratiques de gestion récentes) de la montagne de Lure ne permet pas de comparer l'effet de différents modes de gestion sur la biodiversité floristique. Il est cependant admis (Desgranges & Rondeau 1993) que l'évolution naturelle du peuplement, ponctuée de quelques coupes d'exploitation comme des coupes par petites trouées ou des coupes d'amélioration, qui s'apparentent à des dépérissements forestiers ou à la mort naturelle d'un ou quelques arbres permettant de conserver la structure en place, correspond à la situation la plus favorable en termes de biodiversité floristique. Notons aussi que dans cette partie, se trouvent des forêts de ravin qui sont aussi riches en espèces forestières à forte valeur patrimoniale, ainsi que des structures d'âges variés et la présence de nombreux bois morts de gros diamètre. Le choix de faire de cette forêt d'altitude une réserve biologique intégrale nous paraît justifié.

## Références

- Auclair A.-N. & Goff F.-G., 1971. Diversity relation of upland forest in the western Great lakes area. *American Naturalist*, 105: 499-528.
- Austin M.-P., 1999. The potential contribution of vegetation ecology to biodiversity research. *Ecography*, 22: 465-484.
- Bergès L., 2004. Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement dans la conservation de la biodiversité. In Gosselin M., Laroussinie O. (sous la dir. de), *Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver*, Anthony (France), Cemagref, 149-215.
- Blondel J. & Aronson J., 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. New York, Oxford University Press.
- Brakman J., 1989. A critical evaluation of minimum areas concepts. *Vegetatio*, 85: 89-104.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology. The study of plant communities*. New-York/London, McGraw-Hill Book Company.
- Brocard D., Legendre P. & Drapeau P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73: 1045-1055.
- Brunet J.U., Flakengren-Grerup U. & Tyler G., 1996. Herb layer vegetation of South Swedish beech and oak forests. Effect of management and soil acidity during one decade. *Forest Ecology and Management*, 88(3): 259-272.
- Chevalier R., Bergès L., Gilbert J.-M. & Gosselin F., 2001. Station forestière et végétation spontanée d'accompagnement : perspectives pour la diversification des jeunes pineraies de l'Orléanais. *Revue forestière française*, 53(2) : 151-170.
- Cheikh al Bassatneh M., 2006. *Facteurs du milieu, gestion sylvicole et organisation de la biodiversité : les systèmes forestiers de la montagne de Lure (Alpes de Haute-Provence, France)*. Thèse doct. en sciences, université Paul Cézanne (Aix-Marseille III).
- Daget P. & Godron M., 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Paris, Masson.
- Deconchat M., 1999. *Exploitation forestière et biodiversité: exemple dans les forêts fragmentées des coteaux de Gascogne*. Thèse de doctorat, Toulouse, université Paul-Sabatier.
- Desgranges J.-L. & Rondeau G., 1993. Forest bird response to natural perturbations and silvicultural practices: does logging mimic nature? In Kuhunke D. (ed.), *Birds in the Boreal Forest*. Edmonton, Alberta, Forestry Canada Northwest Region, p.80-92.
- Gondard H., Romane F., Regina I.S. & Leonardi S., 2006. Forest management and plant species diversity in chestnut stands of three Mediterranean areas. *Biodiversity and Conservation*, 15 (4): 1129-1142.
- Gosselin F., 2004. Imiter la nature, hâter son œuvre ? Quelques réflexions sur les éléments et stades tronqués par la sylviculture. In Gosselin M., Laroussinie O. (sous la dir. de), *Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver*, Anthony (France), Cemagref, , 217-256.
- Gosselin M., Fady B. & Lefèvre F., 2004. La biodiversité : définitions, enjeux et débats scientifiques. In Gosselin M., Laroussinie O. (sous la dir. de), *Gestion forestière et biodiversité : connaître pour préserver*. Anthony (France), Cemagref, 15-39.
- Gosselin M., Gosselin O. & Laroussinie, 2002. *Biodiversité et gestion forestière: connaître pour préserver. Synthèse bibliographique*. Anthony (France), Cemagref.
- Guinochet M., 1973. *Phytosociologie*. Paris, Masson.
- Jacquot C., 1983. *Écologie appliquée à la sylviculture*. Paris, Gauthiers-Villars.
- Lepart J. & Escarré J., 1993. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14 : 133-178.
- MCPFE, 2003. State of Europe's forests 2003. The MCPFE report on sustainable forest management in Europe. In *Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe*, Liaison Unit Vienna and UNECE/FAO.
- Okland R.H., 1990. A phytosociological study of the mire Northern Kisselbergmosen, SE Norway. II. Identification of gradient by detrended (canonical) correspondence analysis. *Nordic Journal of Botany*, 10: 79-108.
- ONF, 1993. *Prise en compte de la biodiversité biologique dans l'aménagement et de la gestion forestière. Instruction*. Paris, ONF.
- Rameau J.-C., 1992. Dynamique de la végétation à l'étage montagnard des Alpes du Sud. Première approche d'une typologie des hêtraies et hêtraies-sapinières. Les applications possibles au niveau de la gestion. *Revue forestière française*, 44(5): 393-412.
- Rameau J.-C., 1999. Aménagement forestier, importance de l'écologie et prise en compte de la biodiversité. *Revue forestière française*, 51 (numéro spécial) : 87-101.
- Rameau J.-C., Mansion D. & Dumé G., 1994. *Flore forestière française. Tome 2 : Montagnes*. Paris, Institut pour le développement forestier.
- Sciama D., 1999. *Dynamique de la biodiversité dans les terrains en déprise agricole en petite montagne jurassienne*. Thèse de l'ENGREF, Nancy.
- Tenenhaus, M., 1988. *La régression PLS. Théorie et pratique*. Paris, Techip.
- Ter-Braak C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- Ter-Braak C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, 69: 69-77.
- Ter-Braak C.J.F. & Prentice I.C., 1998. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*, 18: 271-317.
- Ter-Braak C. J. F. & P. Smilauer P., 1998. *CANOCO Reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: software for canonical community ordination (version 4)*. Ithaca, Microcomputer power.
- Vilà M., Vayreda J., Comas L., Ibáñez J.J., Mata T. & Obón B., 2007. Species richness and wood production: a positive association in Mediterranean forests. *Ecology Letters*, 10 (3): 241-250.
- Walker J., J.-A. Roberston J.-A. et al., 1986. Herbage response to tree thinning in a *Eucalyptus crebra* woodland. *Australian Journal of Ecology*, 11(2): 135-140.

## ANNEXE 1

## Codes et liste des espèces

Nomenclature suivant la norme de la Flore forestière française (Rameau et al. 1994)

Code	Genre	Espèce	Sous-espèce	Code	Genre	Espèce	Sous-espèce
ABIALB	<i>Abies</i>	<i>alba</i>		CYSFRA	<i>Cystopteris</i>	<i>fragilis</i>	
ABINOR	<i>Abies</i>	<i>nordmanniana</i>		CYTSES	<i>Cytisophyllum</i>	<i>sessilifolium</i>	
ACECAM	<i>Acer</i>	<i>campestre</i>		DACFUC	<i>Dactylorhiza</i>	<i>fuchsii</i>	Gr maculata
ACEMO0	<i>Acer</i>	<i>monspessulanum</i>	monspessulanum	DAPMEZ	<i>Daphne</i>	<i>mezereum</i>	
ACEMO9	<i>Acer</i>	<i>monspessulanum</i>	martinii	DAUCA0	<i>Daucus</i>	<i>carota</i>	carota
ACEOPA	<i>Acer</i>	<i>opalus</i>		DIGLUT	<i>Digitalis</i>	<i>lutea</i>	
ACEPLA	<i>Acer</i>	<i>platanoides</i>		DRYFEL	<i>Dryopteris</i>	<i>felix-mas</i>	
ACEPSE	<i>Acer</i>	<i>pseudoplatanus</i>		DSCFX0	<i>Descampsia</i>	<i>flexuosa</i>	
ACHMIL	<i>Achillea</i>	<i>millefolium</i>		ECHITA	<i>Echium</i>	<i>italicum</i>	
ACOLYC	<i>Aconitum</i>	<i>lycoctonum</i>	vulparia	ECHRIT	<i>Echinops</i>	<i>ritro</i>	
ACTSPI	<i>Actaea</i>	<i>spicata</i>		EPIANG	<i>Epilobium</i>	<i>angustifolium</i>	
ADEALP	<i>Adenostyles</i>	<i>alpina</i>		EPIHE0	<i>Epipactis</i>	<i>helleborine</i>	helleborine
AEGPOD	<i>Aegopodium</i>	<i>podagraria</i>		EPIMON	<i>Epilobium</i>	<i>montanum</i>	
ALCPLI	<i>Alchemilla</i>	<i>plicatula</i>		ERYCAM	<i>Eryngium</i>	<i>campestre</i>	
AMEOVA	<i>Amelanchier</i>	<i>ovalis</i>		EUPCYP	<i>Euphorbia</i>	<i>cyparissias</i>	
ANTVUL	<i>Anthyllis</i>	<i>vulneraria</i>		EUPDUL	<i>Euphorbia</i>	<i>dulcis</i>	
APHMON	<i>Aphyllanthes</i>	<i>monspeleensis</i>		EVOLAT	<i>Evonymus</i>	<i>latifolius</i>	
AQUVUL	<i>Aquilegia</i>	<i>vulgaris</i>		FAGSYL	<i>Fagus</i>	<i>sylvatica</i>	
ARATUR	<i>Arabis</i>	<i>turrita</i>		FESHET	<i>Festuca</i>	<i>heterophylla</i>	
ARRELA	<i>Arrhenatherum</i>	<i>elatius</i>		FES0VI	<i>Festuca</i>	<i>ovina</i>	
ARTABS	<i>Artemisia</i>	<i>absinthium</i>		FILVUS	<i>Filipendula</i>	<i>vulgaris</i>	
ARUDIO	<i>Aruncus</i>	<i>dioicus</i>		FRAEXC	<i>Fraxinus</i>	<i>excelsior</i>	
ASPALB	<i>Asphodelus</i>	<i>albus</i>		FRAVES	<i>Fragaria</i>	<i>vesca</i>	
ASTMON	<i>Astragalus</i>	<i>monspessulanus</i>		GALARI	<i>Galium</i>	<i>aristatum</i>	
ATRBEL	<i>Atropa</i>	<i>belladonna</i>		GALMO0	<i>Galium</i>	<i>mollugo</i>	mollugo
BRAPIN	<i>Brachypodium</i>	<i>pinnatum</i>		GALMOL	<i>Galium</i>	<i>mollugo</i>	
BRASY0	<i>Brachypodium</i>	<i>sylvaticum</i>	sylvaticum	GALODO	<i>Galium</i>	<i>odoratum</i>	
BUXSEM	<i>Buxus</i>	<i>sempervirens</i>		GALSP.	<i>Galium</i>	sp.	
CALGRA	<i>Calamintha</i>	<i>grandiflora</i>		GALVE0	<i>Galium</i>	<i>verum</i>	verum
CAMGLO	<i>Campanula</i>	<i>glomerata</i>		GENCIN	<i>Genista</i>	<i>cinerea</i>	
CAMPER	<i>Campanula</i>	<i>persicifolia</i>		GENHIO	<i>Genista</i>	<i>hispanica</i>	hispanica
CAMROT	<i>Campanula</i>	<i>rotundifolia</i>		GENLUT	<i>Gentiana</i>	<i>lutea</i>	
CAMTRA	<i>Campanula</i>	<i>trachelium</i>		GENPIL	<i>Genista</i>	<i>pilosa</i>	
CARACA	<i>Carlina</i>	<i>acanthifolia</i>		GERRO0	<i>Geranium</i>	<i>robertianum</i>	robertianum
CARACI	<i>Carlina</i>	<i>acaulis</i>		GYMCON	<i>Gymnadenia</i>	<i>conopsea</i>	
CARFR1	<i>Carex</i>	<i>ferruginea</i>	austroalpina	HEDHE0	<i>Hedera</i>	<i>helix</i>	helix
CARHUM	<i>Carex</i>	<i>humilis</i>		HELFOE	<i>Helleborus</i>	<i>foetidus</i>	
CARSP.	<i>Carex</i>	sp.		HEPNOB	<i>Hepatica</i>	<i>nobilis</i>	
CATCAE	<i>Catananche</i>	<i>caerulea</i>		HIEMUR	<i>Hieracium</i>	<i>murorum</i>	gr.
CENSCA	<i>Centaurea</i>	<i>scabiosa</i>		HIEPRE	<i>Hieracium</i>	<i>prenanthoides</i>	
CEPDAM	<i>Cephalanthera</i>	<i>damasonium</i>		HIPEME	<i>Hippocrepis</i>	<i>emerus</i>	
CEPRUB	<i>Cephalanthera</i>	<i>rubra</i>		HIRBIF	<i>Hieracium</i>	<i>bifidum</i>	
CHAHRO	<i>Chaerophyllum</i>	<i>hirsutum</i>		HOREUR	<i>Hordelymus</i>	<i>europaeus</i>	
CIRACA	<i>Cirsium</i>	<i>acaule</i>		HRSP1	<i>Heracleum</i>	<i>sphondylium</i>	elegans
CIRARV	<i>Cirsium</i>	<i>arvense</i>		HYPMON	<i>Hypericum</i>	<i>montanum</i>	
CIRTUB	<i>Cirsium</i>	<i>tuberosum</i>		ILEAQU	<i>Ilex</i>	<i>aquifolium</i>	
CLEVIT	<i>Clematis</i>	<i>vitalba</i>		INUMON	<i>Inula</i>	<i>montana</i>	
CLIVU0	<i>Clinopodium</i>	<i>vulgare</i>	vulgare	JUNCO0	<i>Juniperus</i>	<i>communis</i>	communis
CORAVE	<i>Corylus</i>	<i>avellana</i>		KNAARV	<i>Knautia</i>	<i>arvensis</i>	
CORMIN	<i>Coronilla</i>	<i>minima</i>		LABALP	<i>Laburnum</i>	<i>alpinum</i>	
CORSAN	<i>Cornus</i>	<i>sanguinea</i>		LABANA	<i>Laburnum</i>	<i>anagyroides</i>	
CORVAR	<i>Coronilla</i>	<i>varia</i>		LARDEC	<i>Larix</i>	<i>decidua</i>	
COTCOG	<i>Cotinus</i>	<i>coggygria</i>		LASGAL	<i>Laserpitium</i>	<i>gallicum</i>	
COTINT	<i>Cotoneaster</i>	<i>integerrimus</i>		LASLAT	<i>Laserpitium</i>	<i>latifolium</i>	
COTNEB	<i>Cotoneaster</i>	<i>nebrodensis</i>		LASSIL	<i>Laserpitium</i>	<i>siler</i>	
CRAMON	<i>Crataegus</i>	<i>monogyna</i>		LATPRA	<i>Lathyrus</i>	<i>pratensis</i>	
CRDHEP	<i>Cardamine</i>	<i>heptaphylla</i>		LATSIL	<i>Lathyrus</i>	<i>silvestris</i>	
CRDPEN	<i>Cardamine</i>	<i>pentaphyllos</i>		LATSP.	<i>Lathyrus</i>	sp.	
CVARI	<i>Calamagrostis</i>	<i>varia</i>		LATVER	<i>Lathyrus</i>	<i>vernus</i>	

Code	Genre	Espèce	Sous-espèce	Code	Genre	Espèce	Sous-espèce
LAVANG	<i>Lavandula</i>	<i>angustifolia</i>		RANMTN	<i>Ranunculus</i>	<i>montanus</i>	
LEOHIS	<i>Leontodon</i>	<i>hispidus</i>		RHAALP	<i>Rhamnus</i>	<i>alpina</i>	
LEUPAL	<i>Leucanthemum</i>	<i>pallens</i>		RHASAX	<i>Rhamnus</i>	<i>saxatilis</i>	
LIGVUL	<i>Ligustrum</i>	<i>vulgare</i>		ROSCAN	<i>Rosa</i>	<i>canina</i>	gr
LILMAR	<i>Lilium</i>	<i>martagon</i>		ROSPEN	<i>Rosa</i>	<i>pendulina</i>	
LINREP	<i>Linaria</i>	<i>repens</i>		ROSSP.	<i>Rosa</i>	sp.	
LINSUF	<i>Linum</i>	<i>suffruticosum</i>		RUBIDA	<i>Rubus</i>	<i>idaeus</i>	
LONALP	<i>Lonicera</i>	<i>alpigena</i>		RUBPEO	<i>Rubia</i>	<i>peregrina</i>	peregrina
LONIMP	<i>Lonicera</i>	<i>implexa</i>		RUBPER	<i>Rubia</i>	<i>peregrina</i>	
LONXYL	<i>Lonicera</i>	<i>xylosteum</i>		RUMSCU	<i>Rumex</i>	<i>scutatus</i>	
LOTDEL	<i>Lotus</i>	<i>delortii</i>		SALCAP	<i>Salix</i>	<i>caprea</i>	
LUZNIV	<i>Luzula</i>	<i>nivea</i>		SALPRA	<i>Salvia</i>	<i>pratensis</i>	
LUZSYL	<i>Luzula</i>	<i>sylvtica</i>		SAMEBU	<i>Sambucus</i>	<i>ebulus</i>	
MELOFF	<i>Melilotus</i>	<i>officinalis</i>		SAMNIG	<i>Sambucus</i>	<i>nigra</i>	
MELUNI	<i>Melica</i>	<i>uniflora</i>		SANMIN	<i>Sanguisorba</i>	<i>minor</i>	
MERPER	<i>Mercurialis</i>	<i>perennis</i>		SAXCUN	<i>Saxifraga</i>	<i>cunaefolia</i>	
MLSSLV	<i>Malus</i>	<i>sylvestris</i>		SCACOL	<i>Scabiosa</i>	<i>columbaria</i>	
MYCMUR	<i>Mycelis</i>	<i>muralis</i>		SCRNOD	<i>Scrophularia</i>	<i>nodosa</i>	
ONOFRU	<i>Ononis</i>	<i>fruticosa</i>		SEDSP.	<i>Sedum</i>	sp.	
ONOMIN	<i>Ononis</i>	<i>minutissima</i>		SENOVA	<i>Senecio</i>	<i>ovatus</i>	
ONOSP9	<i>Ononis</i>	<i>spinosa</i>	maritima	SESCAE	<i>Sesleria</i>	<i>caerulea</i>	
ONOVIS	<i>Ononis</i>	<i>viscosa</i>		SESMON	<i>Seseli</i>	<i>montanum</i>	
ORTSEC	<i>Orthilia</i>	<i>secunda</i>		SILDIO	<i>Silene</i>	<i>dioica</i>	
OXAACE	<i>Oxalis</i>	<i>acetosella</i>		SILVUL	<i>Silene</i>	<i>vulgaris</i>	
PARQUA	<i>Paris</i>	<i>quadrifolia</i>		SOLVIR	<i>Solidago</i>	<i>virgaurea</i>	
PHYNIG	<i>Phyteuma</i>	<i>nigrum</i>		SORARI	<i>Sorbus</i>	<i>aria</i>	
PHYORB	<i>Phyteuma</i>	<i>orbiculare</i>		SORAUC	<i>Sorbus</i>	<i>aucuparia</i>	
PHYSPI	<i>Phyteuma</i>	<i>spicatum</i>		SORX-T	<i>Sorbus</i>	<i>x-thuringiaca</i>	
PICABI	<i>Picea</i>	<i>abies</i>		STAOFF	<i>Stachys</i>	<i>officinalis</i>	
PICHIO	<i>Picris</i>	<i>hieracioides</i>	hieracioides	TEUCHA	<i>Teucrium</i>	<i>chamaedrys</i>	
PIMSAX	<i>Pimpinella</i>	<i>saxifraga</i>		TEUPOO	<i>Teucrium</i>	<i>polium</i>	polium
PINNIG	<i>Pinus</i>	<i>nigra</i>		TEUPOL	<i>Teucrium</i>	<i>polium</i>	
PINSYL	<i>Pinus</i>	<i>sylvestris</i>		THAMIN	<i>Thalictrum</i>	<i>minus</i>	
PLALAN	<i>Plantago</i>	<i>lanceolata</i>		THYSER	<i>Thymus</i>	<i>serpyllum</i>	
PLAMED	<i>Plantago</i>	<i>media</i>		TILCOR	<i>Tilia</i>	<i>cordata</i>	
PLSLON	<i>Polystichum</i>	<i>lonchitis</i>		TRIALP	<i>Trifolium</i>	<i>alpestre</i>	
POANEM	<i>Poa</i>	<i>nemoralis</i>		TRIMED	<i>Trifolium</i>	<i>medium</i>	
POLCAL	<i>Polygala</i>	<i>calcareo</i>		TRISP.	<i>Trifolium</i>	sp.	
POLODO	<i>Polygonatum</i>	<i>odoratum</i>		TUSFAR	<i>Tussilago</i>	<i>farfara</i>	
POLVER	<i>Polygonatum</i>	<i>verticillatum</i>		URTDIO	<i>Urtica</i>	<i>dioica</i>	
POPNI	<i>Populus</i>	<i>nigra</i>		VALMON	<i>Valeriana</i>	<i>montana</i>	
POPTRE	<i>Populus</i>	<i>tremula</i>		VIBLAN	<i>Viburnum</i>	<i>lantana</i>	
PREPUR	<i>Prenanthes</i>	<i>purpurea</i>		VICCRO	<i>Vicia</i>	<i>cracca</i>	cracca
PRIVUL	<i>Primula</i>	<i>vulgaris</i>		VICCRA	<i>Vicia</i>	<i>cracca</i>	
PRUAVI	<i>Prunus</i>	<i>avium</i>		VINHIR	<i>Vincetoxicum</i>	<i>hirundinaria</i>	
PRUMAH	<i>Prunus</i>	<i>mahaleb</i>		VIOABB	<i>Viola</i>	<i>alba</i>	alba
PRUSPI	<i>Prunus</i>	<i>spinosa</i>		VIOHIR	<i>Viola</i>	<i>hirta</i>	
QUEPU0	<i>Quercus</i>	<i>pubescens</i>	pubescens	VIOMIR	<i>Viola</i>	<i>mirabilis</i>	
RANACO	<i>Ranunculus</i>	<i>aconitifolius</i>		VIORAI	<i>Viola</i>	<i>reichenbachiana</i>	
RANADU	<i>Ranunculus</i>	<i>aduncus</i>		VIOSP.	<i>Viola</i>	sp.	
RANBUL	<i>Ranunculus</i>	<i>bulbosus</i>					

## ANNEXE 2

## Variables mésologiques

Code	Variable mesurée
Altitude	Altitude (en mètre)
Expo	Exposition (en cinq classes d'ensoleillement : 1 = N ; 2 = NE et NW ; 3 = E et W ; 4 = SE et SW ; 5 = S)
Pente	Pente (en degré)
Rochers	Quantité de rochers
Blocs	Quantité de blocs rocheux (diamètre > 20 cm)
Cailloux	Quantité d'éléments minéraux (diamètre < 20 cm)
TerreNue	Quantité de terre non couverte de végétation, de blocs, de cailloux, de litière...
LitiereAer	Quantité de litière épaisse
LitiereDen	Quantité de litière épaisse
LitiereLig	Quantité de branches et bois morts
Rcvt total	Recouvrement total de la végétation
RcvtSTA	Recouvrement des arbres hauts (hauteur > 10 m)
RcvtSTB	Recouvrement des arbres (hauteur de 4 à 10 m)
RcvtSTC	Recouvrement des arbustes hauts (hauteur de 2 à 4 m)
RcvtSTD	Recouvrement des arbustes (hauteur de 0,5 à 2 m)
RcvtSTE	Recouvrement de la strate herbacée (hauteur < 0,5 m)
Cryptogame	Recouvrement en cryptogames
G	Surface terrière (en hectare)

## ANNEXE 3

## Types d'intervention sylvicole

Traitement	Intervention	Description
ABS	Aucune	Sans traitement.
BRGE	Broyage	Transformer les résidus forestiers en copeaux.
CPAM	Coupe d'amélioration	Coupe conduite dans un peuplement dépassant le stade du gaulis, pour en améliorer la composition et la qualité, par l'enlèvement des sujets les moins intéressants, et pour réduire la compétition entre arbres.
CPDEF	Coupe définitive	La dernière des coupes progressives de régénération en futaie régulière, enlevant les derniers porte-graines.
CPENS	Coupe d'ensemencement	La première des coupes progressives de régénération, en futaie régulière, portant sur un peuplement mûr, où le couvert est en général fermé et continu ; elle provoque en principe l'apparition des semis.
CPJAR	Coupe jardinatoire	Coupe « à tout faire » (élimination des sujets dépérissant, récolte, amélioration, aération des semis) en futaie jardinée.
CPPRO	Coupe progressive	En futaie régulière, coupe ayant la régénération pour objectif, avec des caractéristiques variables selon les essences et les stations.
CPSEC	Coupe secondaire	Coupe progressive faisant en général suite à une coupe d'ensemencement, visant à découvrir progressivement les semis, en enlevant les semenciers. Importance, périodicité et nombre variables selon les essences.
DEBR	Débroussaillage	Action d'enlever, par des moyens mécaniques ou manuellement, la végétation herbacée et ligneuse indésirable.
DEGA	Dégagement de semis	Opération d'amélioration commençant dès que la régénération apparaît, pour favoriser le développement des essences souhaitées. Début, intensité, périodicité et nombre, variables selon les cas.
DEPR	Dépressage	Desserrement des semis pour les essences souhaitées, réalisé au sein de fourrés et de gaulis très denses, pour favoriser leur croissance et éliminer les mal conformés ou malades.
NETMAN	Nettoyage manuel	Enlèvement manuel des résidus.
NETMNT	Nettoisement	Opérations d'amélioration réalisées au sein des gaulis et des perchis bas ; ne donnent en général pas de produits marchands, mais éliminent les sujets de mauvaise forme, ou les essences non souhaitables.

# Arguments fonctionnels pour la conservation de la mixité forestière méditerranéenne

## *Functional arguments for the conservation of mixed Mediterranean forest stands*

René GUENON, Florence RUAUDEL et Raphaël GROS\*

Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie,  
UMR CNRS 6116, Université Paul Cézanne Aix-Marseille 3,  
Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme,  
Laboratoire d'écologie microbienne, Case 452,  
13397 Marseille cedex 20

\*Auteur correspondant : raphael.gros@univ-cezanne.fr,  
tel : 04 91 28 87 68

### Résumé

*En région méditerranéenne, les pratiques sylvicoles et la récurrence des incendies conduisent à l'homogénéisation des peuplements forestiers en faveur du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Dans cette étude, nous avons pour objectif d'analyser le rôle de la composition biochimique des litières dans le contrôle de la dynamique microbienne de peuplements forestiers monospécifiques et mixtes. Nos résultats suggèrent que les traits fonctionnels (composés biochimiques) de chaque essence peuvent s'additionner et augmenter la diversité fonctionnelle microbienne, la dynamique des activités enzymatiques et de la minéralisation de l'azote. Les implications de nos résultats sont discutées en regard de l'aménagement et de la conservation des forêts. En particulier, la conservation de la mixité forestière apparaît comme une alternative sylvicole intéressante pour améliorer le fonctionnement microbien et, à long terme, le potentiel de productivité végétale.*

### Abstract

*In the Mediterranean area, forestry practices and the repetition of fires lead to the homogenisation of the woodland plantings and having favoured the Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). In this study, our goals were I) to analyse the biochemical composition of mixed and singly litters, II) to study the roles of litter quality on inorganic nitrogen availability and on the microbial dynamics. Our results imply that the functional characteristics of each species can*

*add up and control the dynamics of the microbial enzymatic activity, of the nitrogen mineralisation, and of the microbial functional diversity. The preservation of the mixed-pine forest ecosystem appears to be an interesting forestry alternative to improve the long dated microbial functioning and potential productivity of the forest.*

### Version anglaise abrégée

Since the end of the 19th century, the forestry practices and the increasing fire frequency lead, in French Mediterranean basin, to an expansion of the Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) (Quézel 2000). The ecological consequences which result from the homogenisation of the forest landscape are the loss of biological diversity (Médail & Quézel 1999) and a decrease of the dynamic of organic matter cycling and thus of nutrients availability (Prescott 2002). This work aims to understand the role of the biochemical characteristics (*i.e.*

---

**Mots clés :** mixité forestière, polyphénols, COV, diversité catabolique, minéralisation du N.

---

**Keywords:** Mixed litters, Polyphenols, VOC, Catabolic diversity, N-Mineralisation.

secondary metabolites) of pure and mixed-stands forest floors in the dynamics of the microbial activities and nitrogen availability. We hypothesised that the mixed-stands produce a diversified forest floor, in term of biochemical components, which facilitates microbial activities, accelerates the organic matter mineralisation and increases the nitrogen availability. This study was realised in the administrative region named Provence-Alpes-Côte d'Azur (France). Three types of forest stands, both characteristic of the post-fire succession on calcareous substrate, were studied (*i.e.* a pure stand of Aleppo pine, a mixed stand of Aleppo pine with evergreen oak [*Quercus ilex* L.], and a pure stand of evergreen oak). On both 9 studied sites (*i.e.* triplication of the 3 stands types), the litter layer (OLn) and the pooled humified layers (OF + OH) were collected in January 2006 and subsequently analysed. On these samples, the concentrations of the hydrosoluble phenols were quantified and the fingerprints of the volatile organic compounds (VOC) were assessed. Biochemical characteristics were correlated with the levels of microbial activities (Fluoresceine diacetate hydrolase, net nitrogen mineralisation) and the catabolic profiles of the cultivable microbial communities. Our results suggested that the nitrogen availability, through the dynamic of microbial organic matter mineralisation, could be an important limiting factors of the Mediterranean post-fire succession. Microbial communities collected from the mixed-forest stands were showed to be, the highest diversified (*i.e.* microbial functional diversity) and the more actives. Theses levels were correlated with the concentrations of small-size and easily hydrolysable phenols. Moreover, our results showed that the biochemical composition of the mixed forest floor (*i.e.* a VOC combination from the litter of the two pure stands), control the microbial catabolic profiles and diversity, and thus microbial mineralisation efficiency. This study suggest, by using functional arguments, that the preservation of the mixed-pine forest ecosystem is an interesting forestry alternative to improve the long-term microbial functioning and, potentially the forest productivity.

## Introduction

La richesse et la composition spécifique des écosystèmes méditerranéens résultent de la combinaison des processus paléogéographiques, climatiques, et écologiques mais aussi de l'emprise humaine ancienne et omniprésente qui a façonné les paysages et leur diversité (Médail & Quézel 1999). Cependant, depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, les pratiques sylvicoles et les campagnes de reforestation liées à la récurrence grandissante des incendies conduisent à l'homogénéisation des peuplements forestiers en faveur du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) (Quézel 2000). Les conséquences écologiques qui résultent de l'homogénéisation des structures des communautés végétales sont : I) la perte nette de diversité biologique (Médail & Quézel 1999) et II) une régression de la dynamique de décomposition de la matière organique et de la disponibilité en nutriments (Prescott 2002).

La disponibilité de l'azote (N), principal facteur limitant de la productivité de la plupart des écosystèmes forestiers, est déterminante dans la dynamique des successions secondaires méditerranéennes. Sur des substrats calcaires, les parcelles agricoles abandonnées, aux sols profonds et fertiles, vont évoluer d'un stade pionnier de friche herbacée à un stade de maturité dominé par une chênaie à *Quercus pubescens* Willd. (Tatoni 1992). Ces peuplements matures sont précédés d'un stade forestier dominé par le pin d'Alep. La dynamique postincendie, sur sols pauvres, est singularisée par l'établissement, après le stade de pin d'Alep et avant le stade de la chênaie pubescente, d'un peuplement mixte de pin d'Alep et de chêne vert (*Quercus ilex* L.). Le rôle fondamental des microorganismes dans la minéralisation de la matière organique et dans la dynamique du cycle de l'azote implique une contribution importante de la microflore tellurique dans le contrôle de la dynamique des successions secondaires post-incendies et particulièrement dans l'établissement des peuplements mixtes.

Sous des conditions propices, la décomposition de la matière organique par les microorganismes du sol assure la transformation de l'azote organique en ammonium (ammonification) et en nitrate (nitrification), les deux principales formes d'azote assimilables par la végétation. La température du sol, l'humidité du sol et la qualité chimique de la matière organique sont les principales variables qui

affectent le cycle de l'azote (Vitousek & Melillo 1979). La succession végétale postincendie est accompagnée par des changements de composition biochimique des aiguilles et des feuilles de la litière. La composition biochimique des aiguilles et des feuilles de la litière contrôle les activités des communautés microbiennes (White *et al.* 2005) et régule la disponibilité des nutriments dans le sol (Priha & Smolander 1997). Ainsi nous pouvons supposer que l'évolution de la qualité de la matière organique s'accompagne de modifications de la composition et des profils physiologiques des communautés microbiennes du sol (Bending *et al.* 2002).

Les polyphénols et les composés organiques volatils (Cov), comme les terpènes, sont les métabolites secondaires les plus répandus dans le monde végétal (Hättenschwiler & Vitousek 2000), particulièrement chez les plantes des régions méditerranéennes. Les composés polyphénoliques affectent directement la composition et les activités des communautés microbiennes, réduisant alors les taux de décomposition de la matière organique et la minéralisation de l'azote. Kuiters (1990) a montré que les polyphénols, prépondérants chez les essences décidues, répriment le fonctionnement microbien en diminuant l'activité respiratoire. Les polyphénols sont produits en plus grande quantité dans les écosystèmes infertiles. Concernant les Cov, White (1988) a montré une inhibition de la minéralisation et la nitrification par les monoterpènes du pin. Les effets de ces composés dépendent de leurs concentrations et de la fertilité du sol. À faible concentration et dans un milieu déficitaire en azote, le pinène, le carène et le myrcène inhibent la minéralisation et la nitrification nette, tandis qu'à forte concentration, ces mêmes terpènes inhibent la nitrification et stimulent l'immobilisation. Dans cette situation, les terpènes servent de sources de carbone et favorisent l'assimilation de l'azote. Dans un milieu non limité en azote, Bremner & MacCarthy (1988) ont mis en évidence l'absence d'un effet de la concentration sur la minéralisation de l'azote.

Ce travail propose d'étudier le rôle de la composition biochimique de l'épisolum humifère dans la dynamique des activités microbiennes et la disponibilité de l'azote de peuplements monospécifiques et mixtes de la Provence calcaire. Notre hypothèse de travail est que la mixité forestière s'accompagne d'une modification de la composition biochimique des

humus qui, comparativement aux humus des peuplements monospécifiques, facilite le fonctionnement microbien, accélère la minéralisation de la matière organique et augmente la disponibilité de l'azote. La diversification des ressources (polyphénols et Cov) et la dispersion des concentrations de chaque métabolite pourraient alors modérer les effets inhibiteurs des métabolites secondaires sur la flore microbienne et ainsi favoriser les activités microbiennes et la minéralisation de l'azote.

## Matériel et méthodes

### Sites d'étude et échantillonnage

Cette étude a été réalisée en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, dans un rayon de 50 km autour de Marseille (France). Le climat de cette zone est typiquement méditerranéen, avec une sécheresse estivale prononcée et des pluies irrégulièrement réparties sur l'année (2/3 en moyenne des chutes de pluie sont réparties sur 4 mois : septembre, octobre, novembre et avril). La température et les précipitations annuelles moyennes sont respectivement de 13 °C et de 650 mm. Trois types de peuplement forestier, caractéristiques de la Provence calcaire, ont été étudiés. Pour chaque peuplement, 3 sites d'étude d'une surface de 400 m<sup>2</sup> et distants l'un de l'autre de 100 m minimum, ont été délimités. Ainsi, 3 sites caractérisés par un peuplement monospécifique de pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) ont été choisis sur les communes de Septèmes et Calas (Bouches-du-Rhône). Trois sites dominés par un peuplement mixte de pin d'Alep et de chêne vert (*Quercus ilex* L.) ont été sélectionnés sur la commune de Belcodène (Bouches-du-Rhône). Finalement, 3 sites dominés par un peuplement monospécifique de chêne vert ont été choisis à la Guardiole-de-Rians (Var). Tous les sites possèdent des conditions identiques de pente (15-20 %), d'orientation (NW-W), et de densité de la canopée (70-90 %). Pour chaque site, nous avons délimité une parcelle de 16 m<sup>2</sup>.

Les échantillons d'humus (litière et couches humifiées) ont été prélevés en janvier 2006. Sur la surface totale des parcelles, nous avons effectué vingt prélèvements aléatoires de litière (OLn) que nous avons mélangé pour obtenir un échantillon composite représentatif de la parcelle. Puis nous avons réalisé vingt

prélèvements aléatoires des horizons humifiés OF et OH que nous avons également mélangé pour obtenir un échantillon composite OF + OH représentatif de la parcelle. L'horizon OLn correspond à la couche de litière de moins d'un an et non décomposée (Jabiol *et al.* 1995). Les horizons OF et OH se composent d'un mélange de petits fragments végétaux avec de la matière organique fine en proportion comprise entre 5 et 70 % dans l'horizon OF et pouvant dépasser 70 % pour l'horizon OH (Jabiol *et al.* 1995). De retour au laboratoire, les aiguilles et les feuilles composant les échantillons OLn ont été découpées manuellement en petites pièces puis homogénéisées. Les échantillons OF + OH ont été tamisés à 4 mm puis homogénéisés. Tous les échantillons ont été conservés à 4 °C avant leur analyse.

## Activités et diversité microbiennes

### Activité enzymatique FDA hydrolase

Les enzymes responsables de la dégradation de la FDA (3'6'-diacetyl-fluorescéine) (estérases, lipases, protéases) sont impliquées dans la dégradation de nombreux types de tissus végétaux et animaux par les bactéries et les champignons. Cette activité est directement proportionnelle à la taille de la communauté et à l'activité microbienne totale. La quantité de fluorescéine produite par hydrolyse de la FDA absorbe fortement dans les longueurs d'ondes visibles (490 nm). Cette activité est directement proportionnelle à la taille de la communauté (biomasse microbienne et densité de cellules) et à l'activité microbienne totale. L'activité FDase a été déterminée selon la méthode de Schüner & Rosswall (1982) que nous avons adaptée pour un dosage en microplaques de 96 puits. Dans chaque puits, 60 µL d'extrait enzymatique (Criquet *et al.* 1999) ont été incubés (30 min, 37 °C) avec 240 µL de tampon phosphate de potassium (60 mmol. L<sup>-1</sup> à pH 7,6) et 2 µL de FDA (2 mg. mL<sup>-1</sup>). Une gamme étalon a été préparée dans le tampon phosphate à partir d'une solution standard de fluorescéine (20 µg. mL<sup>-1</sup>). La lecture simultanée de la densité optique (DO) des extraits, et de la gamme étalon, a été effectuée à 490 nm, en utilisant un lecteur spectrophotomètre de microplaques type Elisa 960 (Metertech®). Trois répétitions analytiques ont été réalisées par extrait. Les activités sont exprimées en µmole de produit formé par minute (U) et par gramme de matière sèche

(U.g<sup>-1</sup> MS).

### Minéralisation nette de l'azote

La minéralisation nette a été évaluée par la méthode d'incubation aérobie. Deux sous-échantillons de 10 g (équivalent sec) de matière fraîche ont été pesés dans des bocaux en verre de 200 ml. Un sous-échantillon (t<sub>0</sub>) a été immédiatement analysé pour déterminer les concentrations des différentes formes d'azote minéral (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> et NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) après extraction. L'extraction de l'azote minéral a été réalisée avec 100 ml d'une solution de KCl M. Les solutions ont été mélangées pendant une heure sur un agitateur puis filtrées. Les différentes formes inorganiques de l'azote contenues dans les filtrats ont ensuite été analysées par colorimétrie en suivant les protocoles de Bundy & Meisinger (1994). Le second sous-échantillon a été incubé pendant 30 jours à 30 °C (t<sub>30</sub>) puis il a subi une extraction et une analyse comme décrites ci-dessus. L'ammonification nette de l'azote est définie comme étant la différence des concentrations en N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> entre t<sub>30</sub> et t<sub>0</sub>. La nitrification nette est obtenue par différence des concentrations en N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + N-NO<sub>2</sub><sup>-</sup> avant et après incubation (t<sub>30</sub>-t<sub>0</sub>). La différence de toutes les formes inorganiques du N entre t<sub>30</sub> et t<sub>0</sub> [(NH<sub>4</sub><sup>+</sup> + NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + NO<sub>2</sub><sup>-</sup>)t<sub>30</sub> - (NH<sub>4</sub><sup>+</sup> + NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + NO<sub>2</sub><sup>-</sup>)t<sub>0</sub>], permet de calculer la minéralisation nette.

### Diversité des fonctions cataboliques microbiennes

La structure et la diversité des fonctions cataboliques des microorganismes cultivables de nos échantillons ont été étudiées en utilisant la méthode des microplaques BIOLOG® FF (BIOLOG Inc., Hayward, CA). La méthode consiste à mesurer la croissance des microorganismes et le métabolisme résultant de l'utilisation d'une grande variété de substrats carbonés (Garland & Mills 1991). De véritables empreintes métaboliques, sortes de cartes d'identités des fonctions cataboliques des communautés, peuvent alors être établies et comparées. L'utilisation de chaque source de carbone est détectée par la réduction d'un colorant, le nitrobleu de tétrazolium, qui est initialement incolore et devient pourpre lorsque le substrat est oxydé. L'intensité de la coloration, lue par photométrie, est proportionnelle à l'utilisation de la source de carbone par les microorganismes bactériens et fongiques. Une extraction de la communauté

microbienne est préalablement effectuée en agitant (30 min, 120 oscillations.  $\text{min}^{-1}$ ) 5 g (équivalent sec) d'échantillon frais dans 150 ml de pyrophosphate de sodium à 0,1 % stérile. Les suspensions sont ensuite centrifugées à 500 g pendant 6 min à 4 °C. Une aliquote de surnageant a été diluée au 1/100 avec une solution saline (NaCl 0,85 %) stérile. Finalement, les 96 puits des microplaques FF ont été inoculés avec 125  $\mu\text{L}$  de la suspension diluée. Les plaques ont été incubées à 25 °C pendant 7 jours. Trois fois par jour durant le temps complet de l'incubation, la DO des différents puits a été lue à 490 nm en utilisant un spectrophotomètre type Elisa 960. La diversité fonctionnelle (DF) a été calculée en utilisant l'indice de Shannon (Zac *et al.* 1994) :  $DF = - \sum p_i (\ln p_i)$  où  $p_i$  est le ratio de la DO d'un puits sur la somme des DO positives de tous les puits de l'échantillon.

### Caractéristiques biochimiques des horizons de l'épisolum humifère

Les composés phénoliques hydrosolubles ont été obtenus par une extraction aqueuse à froid et dosés par la méthode décrite par Gallet & Lebreton (1995). Une aliquote de 200 mg d'échantillon préalablement lyophilisée, broyée et tamisée à 0,5 mm, a été mélangée à 5 ml d'eau distillée, puis agitée pendant 1 heure. Après l'agitation, les suspensions ont été filtrées. Le dosage des fonctions réductrices extraites a été réalisé par la technique du réactif Folin-Ciocalteu. La conversion des résultats de DO en mg de phénol/g de MS est rendue possible par la préparation d'une gamme étalon. Celle-ci a été préparée dans les conditions identiques à partir d'une solution standard d'acide tannique (100 mg/mL).

Les composés organiques volatils de l'humus ont été extraits par hydro-distillation (Dob *et al.*, 2005). Cinquante grammes (équivalent sec) d'échantillon frais et 500 ml d'eau ont été disposés dans un ballon pyrex de 2 000 mL. Le ballon, relié à une colonne réfrigérante et à un système de récupération, a été porté à ébullition pendant 8 heures, en prenant soin de conserver une température constante. Les COV, entraînés par la vapeur d'eau et refroidis dans la colonne réfrigérante, se déposent dans une colonne annexe pour former une phase à la surface de l'eau. Cette phase contenant les COV a été reprise avec 1,5 ml d'hexane et complètement asséchée par ajout de sulfate de

sodium anhydre ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ). Les extraits sont conservés à 4 °C jusqu'à l'analyse.

L'analyse des COV contenus dans 0,5  $\mu\text{L}$  d'extrait (entre 100 et 150 pics par échantillon) a été effectuée par chromatographie en phase gazeuse (Chrompack CHROM 3-CP 9001). Le chromatographe est équipé d'un détecteur à ionisation de flamme et d'une colonne semi-capillaire à silice fondue de 10 mètres (CP SIL 5CB). Une matrice de données a finalement été construite en prenant le temps de rétention comme référence de séparation des différents composés et en calculant, à partir des aires de chaque pic, le pourcentage relatif des différents composés d'un échantillon. Trente-six terpènes commerciaux ont été analysés dans des conditions identiques et ont permis de définir 3 classes de taille de structures chimiques en fonction de leur temps de rétention.

### Analyses statistiques

Nous avons utilisé une analyse de variance paramétrique (ANOVA) à un facteur pour tester les effets du type de peuplement sur les quantités d'azote *in situ* et sur les différentes variables microbiennes (diversités, activité métabolique globale, ammonification et nitrification nettes). Les différences, au seuil de significativité fixé à  $p < 0,05$ , entre les moyennes des peuplements ont été analysées par le test *post-hoc* de Duncan. Une régression linéaire, suivie d'un test de Pearson, a été utilisée pour mettre en évidence une relation entre deux variables. Pour toutes ces analyses paramétriques, nous avons vérifié les conditions requises de normalité (test de Shapiro) et d'homogénéité de la variance (test de Levene). Toutes les analyses ont été réalisées en utilisant le logiciel Statistica 6.0. Une analyse de redondance nous a permis d'expliquer l'influence des profils de COV dans la structuration fonctionnelle des communautés microbiennes (CANOCO 4.5). Une étape préliminaire nous a permis d'extraire mathématiquement 92 COV dont l'influence individuelle (effet marginal) est supérieure au seuil fixé à la moyenne des pourcentages de la variance totale expliquée. À partir de ces 92 composés, une seconde analyse redondante projette les variables explicatives (COV) de la structure fonctionnelle microbienne dans un espace factoriel. Dans ce diagramme, lorsque deux variables (vecteurs) sont éloignées du centre, soit elles sont proches l'une de l'autre,

alors elles sont significativement et positivement corrélées, soit elles sont orthogonales, donc non corrélées, soit elles sont opposées et donc corrélées négativement.

## Résultats

### Diversité et dynamique des fonctions microbiennes dans les peuplements monospécifiques et mixtes de *Pinus halepensis* Mill. et *Quercus ilex* L.

L'analyse de variance (ANOVA) a mis en évidence un contrôle significatif du type de peuplement forestier sur la diversité fonctionnelle microbienne et sur l'activité enzymatique FDA hydrolase (respectivement  $F_{2,8}$   $P < 0,05$  et  $F_{2,16}$   $P < 0,05$ ). La diversité fonctionnelle microbienne des couches humifiées (OF + OH) du peuplement mixte est significativement plus élevée que celle de la pinède (figure 1a). La technique Biolog® permet également de rechercher d'éventuels changements dans les profils d'utilisation de différentes sources de carbone par les communautés microbiennes cultivables. L'analyse de redondance accompagnée du test de permutation de Monte-Carlo, réalisée sur les profils d'utilisation des substrats carbonés, a mis en évidence un effet significatif du type de peuplement sur les potentialités d'utilisation de différentes sources de carbone par la communauté microbienne des couches OF + OH ( $F_{2,2}$   $P < 0,05$ ). L'activité FDA hydrolase du peuplement mixte est en moyenne 43 fois plus forte que sous les autres peuplements (figure 1b). Malgré l'absence d'effet significatif du peuplement sur la minéralisation nette de l'azote ( $F_{2,0,4}$   $P > 0,05$ ), la figure 1c montre une minéralisation qui tend à être plus élevée sous le peuplement mixte et une immobilisation microbienne de l'azote dans les

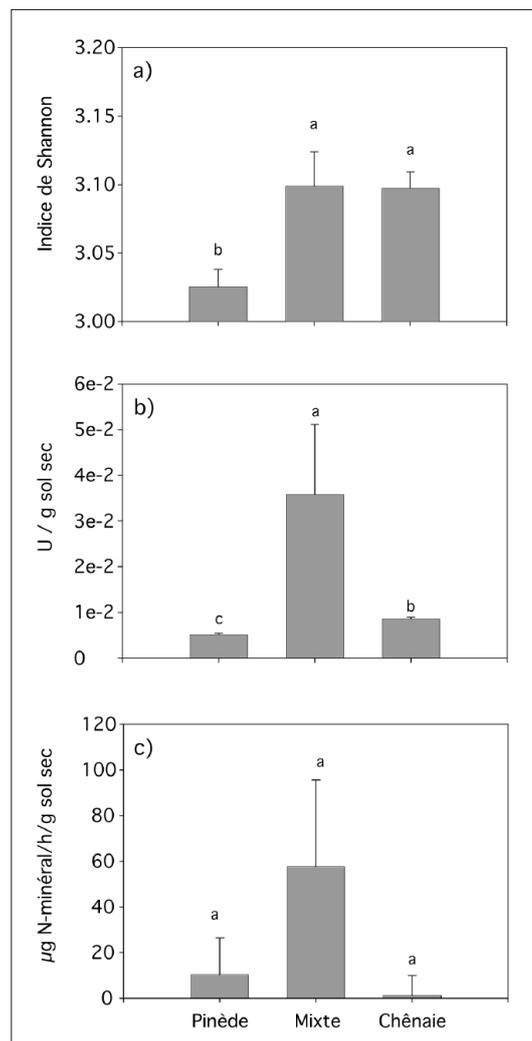
couches humifiées de la chênaie. Pour l'ensemble des horizons de l'humus (OLn et OF + OH), une corrélation positive significative ( $P < 0,01$ ) a pu être mise en évidence entre l'activité FDA hydrolase et la dynamique de minéralisation nette de l'azote (figure 2).

### Relations entre la composition phénolique et les activités microbiennes de l'épisolum humifère

Nos résultats ont révélé l'existence dans la litière (OLn) de relations linéaires positives et significatives entre la quantité de phénols et l'activité enzymatique FDA hydrolase ( $y = 46673x + 884$ ;  $R^2 = 0,58$ ;  $P < 0,05$ ) et entre la quantité de phénols hydrosolubles et la dynamique de minéralisation de l'azote ( $y = 6.85x + 992$ ;  $R^2 = 0,9$ ;  $P < 0,05$ ). Les teneurs moyennes en phénols sont élevées dans la litière de chêne et diminuent dans la litière mixte et dans celle de pin. Des relations positives et significatives s'établissent égale-

Figure 1 – Diversité fonctionnelle microbienne (1a), activité fluorescéine diacétate hydrolase (1b) et minéralisation nette de l'azote (1c) dans les humus des peuplements purs et mixtes de *Pinus halepensis* et *Quercus ilex*. Les lettres minuscules différentes indiquent des moyennes entre les peuplements significativement différentes à  $p < 0,05$  (test post-hoc de Duncan).

Figure 1 – Microbial functional diversity (1a), fluoresceine diacetate hydrolase activity (1b), and net nitrogen mineralisation (1c) measured in the OhF+OhH layer of pure and mixed *Pinus halepensis*-*Quercus ilex* stands. Different lower-case letters indicate significant differences ( $P < 0.05$ ) between means (Duncan post-hoc test).



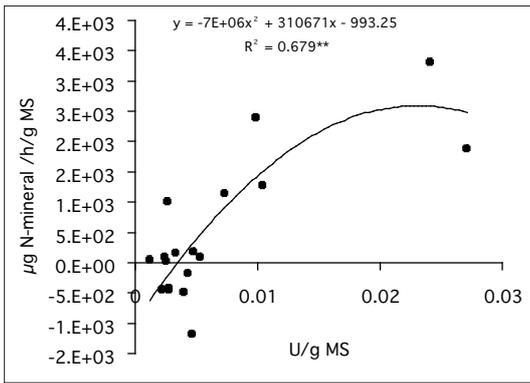


Figure 2 – Régression polynomiale entre l'activité FDA hydrolase et la dynamique de minéralisation nette de l'azote de l'épisolum humifère (\*\* P < 0,01)

Figure 2 – Polynomial regression between FDA hydrolysis activity and net nitrogen mineralisation rate in the forest floors (\*\* P < 0.01).

ment dans les couches humifiées entre d'une part l'activité enzymatique et les teneurs en phénols hydrosolubles plus élevées dans OF-OH mixte ( $y = 14053x + 385,39$ ;  $R^2 = 0,84$ ,  $P < 0,05$ ) et d'autre part entre la dynamique de minéralisation de l'azote et ces mêmes teneurs en phénols hydrosolubles ( $y = 2,45x + 445$ ;  $R^2 = 0,53$ ;  $P < 0,05$ ). Aucune relation significative n'a été cependant relevée entre les teneurs en phénols de la litière et les activités microbiennes des couches humifiées.

### Influence des profils en composés organiques volatils dans la structuration fonctionnelle des communautés microbiennes

Les litières et les couches humifiées sont caractérisées par une signature terpénique spécifique du type de peuplement. En effet, une analyse de redondance réalisée uniquement sur les données des Cov a permis d'observer un effet significatif du type de peuplement forestier sur la structure biochimique des litières OLn ( $F = 2,92$ ;  $p < 0,05$ ) et des couches humifiées OF + OH ( $F = 3,75$ ;  $p < 0,01$ ). Cette signature chimique est capable de contrôler les fonctions cataboliques microbiennes. L'analyse de redondance est la forme contrainte d'ordination en composante principale (ACP). Elle nous a permis de montrer dans un plan factoriel (figure 3), et de tester explicitement, l'influence des composés biochimiques (Cov) dominants dans la structuration fonctionnelle microbienne de l'humus des différents peuplements forestiers.

La variance totale observée des deux premiers axes canoniques est de 52,2 %. Les 2 axes canoniques permettent de séparer la structure fonctionnelle des différents peuplements forestiers. Dans les couches humifiées, constituées de matière organique très évoluée, chaque peuplement semble induire des structures fonctionnelles individualisées et différentes les unes des autres.

La carte factorielle permet de visualiser une plus grande similitude des structures fonctionnelles microbiennes entre le peuplement mixte M1 et les peuplements monospécifiques de pin. La structure fonctionnelle des communautés microbiennes dans la litière (OLn) de chêne est influencée par un grand nombre de composés organiques volatils ( $n = 41$ ) (tableau 1), tous spécifiques de ce peuplement (données non montrées) et possédant des temps de rétention répartis également dans trois classes de tailles de molécules chimiques (e.g.  $t_{3-30}$  = monoterpènes;  $t_{30-60}$  = sesquiterpènes et  $t_{60-85}$  = triterpènes et cires). Quarante-quatre Cov spécifiques de la litière de pin, et appartenant majoritairement aux deux premières classes de temps de rétention, influencent la communauté microbienne de la litière. En revanche, il n'y a que 5 Cov, qui influencent les profils microbiens d'utili-

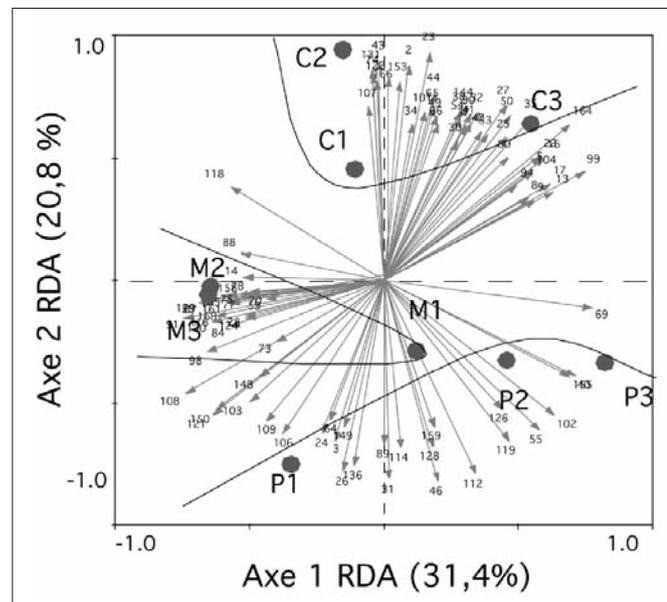


Figure 3 – Diagramme d'analyse redondante illustrant les relations dans l'humus entre les profils biochimiques (vecteurs) et la structure fonctionnelle de la communauté microbienne des peuplements monospécifiques et mixtes (M) de *Pinus halepensis* (P) et *Quercus ilex* (C).

Figure 3 – Factorial plot generated by a redundancy analysis showing the relationships, in the pooled OHF+OHh layers, between the VOC fingerprints and the microbial catabolic profiles of pure and mixed stands (M) of *Pinus halepensis* (P) et *Quercus ilex* (C).

**Tableau 1 – Nature des COV influents dans la structure catabolique microbienne de la litière (OLn) et des couches composites humifiées (OF+OH).**

**Table 1 – Type of the VOC which control the microbial catabolic profiles of the litter (OLn) and humified layers (OF+OH).**

Classe de temps de rétention (minute)	Litière			Humus		
	3 : 30	30 : 60	60 : 85	3 : 30	30 : 60	60 : 85
Nombre de COV influents						
Peuplement de pin	17	18	9	9	8	4
Peuplement mixte	0	1	4	9	15	3
Peuplement de chêne	12	13	16	28	10	3

sation de substrats carbonés. Les Cov, qui sont extraits des couches humifiées (OF + OH) (tableau 1) de la chênaie et qui influencent les fonctions cataboliques microbiennes, sont toujours très spécifiques de ce peuplement (figure 3) et sont majoritairement des petites molécules (28 monoterpènes et 10 sesquiterpènes). Les couches OF + OH de la pinède et du peuplement mixte partagent un nombre important de Cov de type monoterpène (tableau 1) et qui influencent les fonctions microbiennes ( $\alpha$ -terpinène, limonène, acétate de bornyl,  $\beta$ -pinène et tricyclène). Le peuplement mixte est caractérisé par l'influence de 15 Cov de type sesquiterpène.

## Discussion

En région méditerranéenne, et spécifiquement en Provence calcaire, les peuplements mixtes, qui se développent sur des terrains incendiés, sont souvent le résultat d'une succession ancienne. S'il est bien établi que la dynamique des deux arbres dominants (*Pinus halepensis* et *Quercus ilex*) dépend, pour un site donné, de la disponibilité en eau et en lumière (Pausas *et al.* 2004), du régime d'incendie (Hester & Hopps 1991) et de la disponibilité en phosphore et en azote (Sardans *et al.* 2004), la contribution des microorganismes dans la dynamique forestière est cependant encore très peu étudiée. Dans cette étude, nous avons pour objectif d'analyser le rôle de la composition biochimique des litières dans le contrôle de la dynamique microbienne et de la disponibilité en azote minéral sous des peuplements caractéristiques d'une partie de la succession végétale postincendie.

Les deux premiers types de peuplements que nous avons choisis pour cette étude (pinède monospécifique et peuplement mixte) repré-

sentent les deux premières étapes d'une chronoséquence de peuplements forestiers méditerranéens sur sols incendiés. Le peuplement mixte de pin d'Alep et de chêne vert a été spécifiquement choisi pour caractériser l'influence respective de deux essences méditerranéennes typiques et produisant des litières particulièrement récalcitrantes à la dégradation microbienne. Nous avons par conséquent supposé que la mixité forestière devait s'accompagner d'une modification de la composition biochimique des humus qui, comparativement aux humus des peuplements monospécifiques, devait faciliter le fonctionnement microbien, accélérer la minéralisation de la matière organique et augmenter la disponibilité de l'azote. Cette hypothèse a été vérifiée pour l'activité enzymatique FDA hydrolase, la diversité fonctionnelle microbienne et la dynamique de minéralisation de l'azote. En d'autres termes, l'épisolum humifère sous les peuplements mixtes exhibe une combinaison bénéfique de propriétés microbiennes uniques et atypiques, des peuplements monospécifiques. Nos résultats, en accord avec ceux de Lapointe *et al.* (2005) obtenus en forêts boréales mixtes, suggèrent que les traits fonctionnels de chaque essence peuvent s'additionner et contrôler le niveau de certaines fonctions microbiennes.

La qualité de la matière organique semble un facteur tout aussi important que les conditions abiotiques du milieu (par exemple la température, l'humidité, ou la disponibilité de l'azote) dans le contrôle des activités microbiennes minéralisatrices. Plusieurs explications générales ont été proposées pour montrer la faible dynamique de minéralisation de l'azote sous les peuplements purs de résineux, notamment : 1) l'inhibition des ammonifiants et nitrifiants par les composés secondaires végétaux (Paavolainen *et al.* 1998), 2) une faible nitrification due à une faible disponibilité en  $\text{NH}_4^+$  (Likens *et al.* 1970), et 3) des rapports lignine/N et C/N élevés suggérant une faible dégradation de la matière organique (Van Cleve *et al.* 1993). Dans nos travaux, la relation positive entre les teneurs en composés phénoliques extraits à l'eau (phénols hydrolysables) et la minéralisation nette met en évidence un contrôle positif de cette activité par la disponibilité de substrats carbonés. Par ailleurs, nos résultats ont montré que l'activité microbienne globale est fortement corrélée avec la teneur en phénols solubles, facilement métabolisables et qui servent donc de source de carbone. Les résultats d'une étude

précédente (Guénon 2006) nous ont permis d'établir une relation négative entre la quantité de composés faiblement polaires extraits de la litière (monoterpènes cycliques principalement) et la minéralisation de l'azote des humus, et ainsi de valider l'hypothèse d'un effet toxique des composés secondaires, prépondérant dans la litière de pin, sur les processus d'ammonification et de nitrification (White 1988). Nous pouvons donc affirmer que la mixité forestière favorise la minéralisation nette de l'azote dans l'humus, à la fois par une diminution des effets toxiques des terpènes de la litière sur les communautés microbiennes, en particulier sur les bactéries ammonifiantes, et par l'apport, par le chêne, de composés organiques facilement dégradables (phénols hydrolysables).

La diversité végétale conditionne la qualité des ressources en termes de diversité et d'accessibilité aux microorganismes. La valeur de la diversité fonctionnelle sous le peuplement de chêne, identique à celle du peuplement mixte, suggère que les substrats disponibles sont de qualité ou de diversité identiques. La diversité des ressources accessibles aux bactéries dans le peuplement mixte serait donc influencée par la composition biochimique du chêne. Ces observations sont en contradiction avec ceux de Saetre & Baath (1999) qui ont démontré, en forêt boréale mixte, que l'épicéa exerçait une plus forte influence sur la structure des communautés bactériennes que le bouleau. Il faut cependant considérer que la succession secondaire des essences forestières dans cet écosystème est également inversée (succession des essences décidues, de peuplements mixtes et d'essences résineuses) par rapport à celle observée en région méditerranéenne. Nos résultats sont tout à fait cohérents au regard des travaux de Sharma *et al.* (1998). Ces auteurs précisent, en effet, que la qualité de la litière des essences décidues favorise la diversité fonctionnelle microbienne.

Les humus sont caractérisés par une structure biochimique (composés organiques volatils), spécifique du type de peuplement, et capable de contrôler les fonctions cataboliques exercées par les microorganismes. Un nombre de COV important et de structures chimiques variées (monoterpènes, sesquiterpènes, triterpènes et cires) joue ce rôle dans la litière de chêne, tandis que les fonctions cataboliques de la litière de pin sont influencées par des COV majoritairement de type monoterpène et sesquiterpène. Seuls quelques rares COV et de hauts poids moléculaires singularisent la

structure fonctionnelle sous le peuplement mixte. Nous suggérons ainsi que l'humus du peuplement mixte est une combinaison biochimique des composés des deux peuplements monospécifiques. Les terpènes sont produits par les plantes pour lutter contre les différents pathogènes. Nos travaux supportent l'hypothèse qu'ils interviennent également dans le contrôle indirect de la nutrition des plantes. Il est en effet probable que le pin et le chêne produisent des terpènes différents susceptibles d'orienter le fonctionnement microbien en fonction de leurs préférences et de leurs exigences en azote inorganique. Ce contrôle semble se faire à deux niveaux : 1) sur les activités minéralisatrices de l'azote (ammonification et nitrification), en particulier sous la pinède et 2) sur la diversité et la structure des fonctions cataboliques microbiennes de la chênaie. La synthèse des métabolites secondaires semblerait limiter, en début de succession, les pertes d'azote en diminuant la minéralisation, puis orienter le développement d'une communauté microbienne spécifique.

## Conclusion

L'azote est un facteur limitant important de la dynamique de succession secondaire sur des sols incendiés en région méditerranéenne. En effet, sa disponibilité semble réguler le fonctionnement microbien au travers de processus fondamentaux tels que la minéralisation de la matière organique, elle-même réalisée par l'intermédiaire des activités enzymatiques extracellulaires. Le type de peuplement forestier contrôle, par l'intermédiaire de la qualité biochimique de la matière organique (diversité et structure des composés secondaires), la diversité fonctionnelle microbienne des communautés cultivables et la dynamique du cycle de la matière. Cette étude apporte des arguments d'écologie fonctionnelle sur l'intérêt de conservation de la mixité forestière (Pausas *et al.*, 2004). Cette alternative sylvicole permettrait, en région méditerranéenne et probablement en région tempérée, d'améliorer le fonctionnement microbien, la disponibilité de l'azote et, à long terme, la productivité végétale. Les travaux de recherches futurs devraient s'orienter vers la détermination du degré de mixité optimal, c'est-à-dire favorisant un fonctionnement biologique optimal.

## Remerciements

Les auteurs remercient le P<sup>r</sup> J. Lepetit pour son aide dans le choix des parcelles et le D<sup>r</sup> E. Ferré pour son aide dans l'analyse des composés terpéniques.

## Références

- Bending G.D., Turner M.K. & Jones J.E., 2002. Interactions between crop residue and soil organic matter quality and the functional diversity of soil microbial communities. *Soil Biology & Biochemistry*, 34: 1073-1082.
- Bremner J.M. & MacCarthy G.W., 1988. Effects of terpenoids on nitrification in soil. *Soil Science Society of America Journal*, 52: 1630-1633.
- Bundy L.G. & Meisinger J.J., 1994. Nitrogen Availability Indices. In: Weaver R.W., Angle J.S. & Bottomley P.S. (eds). *Methods of soil analysis, Part 2 – Microbiological and biochemical properties*. Wisconsin (USA), SSSA Book series: 5. 951-954.
- Criquet S., Tagger S., Vogt G., Iacazio G. & Le Petit J., 1999. Laccase activity of forest litter. *Soil Biology & Biochemistry*, 31: 1239-1244.
- Dob T., Berramdane T. & Chelgoum C., 2005. Chemical composition of essential oil of *Pinus halepensis* Miller growing in Algeria. *Compte rendus Académies des Sciences chimie*, 8: 1939-1945
- Gallet C. & Lebreton P., 1995. Evolution of phenolic patterns from plants, litters and soils in a mountain bilberry-spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 27: 157-165.
- Garland J.L. & Mills A.L., 1991. Classification and characterisation of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level sole-carbon-source utilisation. *Applied and Environmental Microbiology*, 57: 2351-2359.
- Guénon R., 2006. *Rôle de la mixité forestière dans le contrôle de la diversité microbienne et la dynamique de minéralisation des litières méditerranéennes*. Mémoire master 2 recherche, Marseille, université Paul Cézanne, 31 p.
- Hättenschwiler S. & Vitousek P.M., 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution*, 15: 238-243.
- Hester A.J. & Hobbs R.J., 1991. Influence of fire and soil nutrients on native and non-native annuals at remnant vegetation edges in the Western Australian wheat belt. *Journal of Vegetation Science*, 3: 101-108.
- Jabiol B., Brethes A., Ponge J.-P., Toutain F. & Brun J.J., 1995. *L'humus sous toutes ses formes*. Nancy, ENGREF.
- Kuiters A.T., 1990. Role of phenolic substances from decomposing forest litter in plant-soil interactions. *Acta Botanica Neerlandica*, 39: 329-348.
- Lapointe B., Bradley R.L. & Shipley B., 2005. Mineral nitrogen and microbial dynamics in the forest floor of clearcut or partially harvested successional boreal forest stands. *Plant and Soil*, 271: 27-37.
- Lickens G.E., Bormann F.H., Jonhson N.M., Fisher D.W. & Pierce R.S., 1970. Effects of forest cutting and herbicides treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook Watershed-Ecosystem. *Ecological Monographs*, 40: 23-47.
- Médail F. & Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean basin: Setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13: 1510-1513.
- Paavolainen L., Kitunen V., Smolander A., 1998. Inhibition of nitrification in forest soil by monoterpenes. *Plant and Soil*, 205: 147-154.
- Pausas J.G., Blade C., Valdecantos A., Seva J.P., Fuentes D., Alloza A., Vilagrosa A., Bautista S., Cortina J. & Vallejo R., 2004. Pines and oaks in the restoration of Mediterranean landscapes of Spain: New perspectives for an old practice. *Plant Ecology*, 171: 209-220.
- Prescott C.E., 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 1193-1200.
- Priha O. & Smolander A., 1997. *Microbial biomass and activity in soil and litter under Pinus sylvestris, Picea abies and Betula pendula at originally similar field afforestation sites*. *Biology and Fertility of Soils*, 24: 45-51.
- Quézel P., 2000. Taxonomy and biogeography of Mediterranean pines (*Pinus halepensis* and *P. brutia*). In Trabaud L. (ed) *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Leiden, Backhuys Publishers, 1-12.
- Saetre P. & Baath E., 1999. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. *Soil Biology & Biochemistry*, 32: 909-917.
- Sardans J., Roda F. & Penuelas J., 2004. Phosphorus limitation and competitive capacities of *Pinus halepensis* and *Quercus ilex* subsp *rotundifolia* on different soils. *Plant Ecology*, 174: 305-317.
- Schnurer J. & Rosswall T., 1982. Fluoresceine diacetate hydrolysis as a measure of total microbial activity in soil and litter. *Applied and Environmental Microbiology*, 43: 1256-1261.
- Sharma S., Rangger A., von Lutzow M. & Insam H., 1998. Functional diversity of soil bacterial communities increases after maize litter amendment. *European Journal of Soil Biology*, 34: 53-60.
- Tatoni T., 1992. *Évolution post-culturale des agrosystèmes de terrasses en Provence calcaire*. *Phytoécologie et impact humain*. Thèse doctorale, université de Provence-Aix-Marseille I. 191 p.
- Van Cleve K., Yarie J. & Erickson R., 1993. Nitrogen mineralisation and nitrification in successional ecosystems on the Tanana river floodplain, interior Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 970-978.
- Vitousek P.M. & Melillo J.M., 1979. Nitrate losses from disturbed forests. Patterns and mechanisms. *Forest Science*, 25: 605-619.
- White C., Tardif J.C., Adkins A. & Staniforth R., 2005. Functional diversity of microbial communities in the mixed boreal plain forest of central Canada. *Soil Biology & Biochemistry*, 37: 1359-1372.
- White C.S., 1988. Nitrification inhibition by monoterpenoids. Theoretical mode olfaction based on molecular structure. *Ecology*, 69: 1631-1633.
- Zak J.C., Willig M.R., Moorhead D.L. & Wildman H.G., 1994. Functional diversity of microbial communities. A quantitative approach. *Soil Biology & Biochemistry*, 26: 1101-1108.

# Conséquences de l'arrêt d'un pâturage séculaire sur les communautés de coléoptères terricoles de pelouses sèches

*Consequences of the cessation of 3,000 years of grazing  
on dry Mediterranean grassland ground-active beetle communities*

Sylvain FADDA<sup>1</sup>, Jérôme ORGEAS<sup>1</sup>, Philippe PONEL<sup>1</sup>,  
Frédéric HENRY<sup>1</sup>, Élise BUISSON<sup>1, 2</sup>, Thierry DUTOIT<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP, UMR-CNRS 6116),  
Université Paul Cézanne, Europôle méditerranéen de l'Arbois BP80,  
13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

<sup>2</sup> Université d'Avignon, IUT, Site Agroparc, BP 1207,  
84911 Avignon cedex 09, France

## Résumé

La présence d'un écosystème steppique au sein de la plaine de Crau est le résultat d'une action conjointe de conditions climatiques et édaphiques particulières et de plus de 3 000 ans d'histoire et d'actions humaines : la plaine de Crau est en effet utilisée depuis le Néolithique pour le pâturage ovin itinérant. Du fait de son évolution étroitement liée à ce régime de pâturage récurrent sur le très long terme (plusieurs siècles), la Crau constitue un modèle privilégié pour l'étude du rôle du pâturage sur les communautés de coléoptères dans les écosystèmes, et leurs réponses à l'abandon du pâturage. Les communautés de coléoptères terricoles de quatre exclos, mis en place il y a 4, 5, 16 et 23 ans, et d'une zone pâturée adjacente à chacun ont été étudiées et comparées à l'aide de pièges de type Barber.

Ainsi, 7 533 spécimens, répartis en 221 espèces, ont été récoltés. Les communautés de coléoptères n'enregistrent dans un premier temps (4 ans) qu'une diminution des densités de quelques espèces puis un changement progressif et peu important de la composition. Il s'accompagne cependant d'une modification de la structure des communautés selon un gradient temporel. Après 23 ans d'abandon du pâturage, aucune perte significative de richesse n'est mesurable. En parallèle, les changements opérés sur les communautés végétales s'observent dès 5 ans avec une perte de richesse, de diversité et de modification de composition. Les réponses contrastées des communautés de coléoptères et des communautés végétales à l'arrêt du pâturage soulignent l'intérêt de considérer plusieurs compartiments de la biodiversité lors des études.

---

**Mots clés :** changement d'usage des terres, insectes, plaine de la Crau, régime de perturbation, restauration écologique, steppe.

## Introduction

Les écosystèmes herbacés représentent plus de 25 % en surface des formations végétales au monde (Henwood 1998). Même si leurs origines en Europe sont toujours controversées (Tansley 1939 ; Bush & Flenley 1987 ; Ellenberg 1988), leur persistance est due à leur utilisation pour le pâturage des troupeaux dès le Néolithique (Bradshaw & Mitchell 1999 ; Vera 1996). Le pâturage par les grands mammifères a une action directe sur la végétation, en modifiant la structure et la composition des communautés végétales (Dyksterhuis 1958 ; Van Wieren 1991), et en empêchant ou limitant l'installation des espèces ligneuses (Tansley 1922). Il assure en outre, sous une pression modérée, le maintien d'une grande diversité végétale ; l'abandon de ce régime de perturbations intermédiaire provoque généralement à court ou long terme, une diminution de la richesse spécifique des plantes à fleurs (Huntly 1991 ; Bonet 2004 ; Peco *et al.* 2006). Les effets du pâturage sur les communautés animales associées aux écosystèmes herbacés sont plus difficiles à appréhender, notamment pour les insectes. En effet, les impacts du pâturage sur les communautés d'insectes sont principalement indirects, *via* les modifications de la composition et de la structure de la végétation (Morris 1967 ; Tschardtke & Greiler 1995). Des travaux effectués dans le nord de l'Europe font ainsi apparaître que la richesse spécifique des insectes est maximisée sous des pressions de pâturage modérées (Tschardtke & Greiler 1995 ; Dennis *et al.* 1997) avec des réponses variables selon les groupes trophiques considérés (Woodcock *et al.* 2005). Des effets directs du pâturage ont par ailleurs pu être observés, notamment par le piétinement de larves d'orthoptères (Guéguen 1991).

Dans le bassin méditerranéen, l'action du pâturage sur la végétation est accentuée par des conditions climatiques et édaphiques qui y sont spécifiques (aridité, sécheresse, sols oligotrophes) freinant considérablement la dynamique de succession des communautés végétales (Blondel & Aronson 1999). Il en résulte l'existence de formations herbacées de type steppique, qualifiées de semi-naturelles et souvent riches en espèces végétales (Quézel & Médail 2003). Du fait de leur évolution étroitement liée à ce régime de pâturage récurrent sur le très long terme (plusieurs siècles), les écosystèmes steppiques constituent donc

un modèle privilégié pour l'étude du rôle de ces régimes dans la dynamique de ces écosystèmes et de leur importante biodiversité.

La plaine de Crau (Bouches-du-Rhône) abrite un écosystème de type steppique unique en France (Devaux *et al.* 1983). Sa végétation a été initialement décrite par Molinier et Tallon (1950) comme constituée de pelouses sèches à asphodèles (association phytosociologique de l'*Asphodeletum fistulosi*). L'utilisation de cet espace par l'homme pour le pâturage ovin transhumant est ancienne, avec la présence de traces archéologiques attestées dès le Néolithique, l'Antiquité puis le Moyen Âge (Badan *et al.* 1995). Le pâturage a ainsi permis le maintien d'une végétation rase dominée par deux espèces, le brachypode rameux (*Brachypodium retusum* (Pers.) P. de Bauv.) et le thym (*Thymus vulgaris* L.). Cette végétation est également riche et originale de par l'association d'espèces calcicoles et silicicoles, abritant localement des espèces rares comme *Taeniatherum caput-medusae* (L.) Nevski, *Hyssopus officinalis* L., *Plantago holosteum* Scop. ou *Bufonia tenuifolia* L. (Devaux *et al.* 1983). La plaine de Crau abrite des communautés d'arthropodes terrestres assez riches et caractéristiques des biotopes arides et ouverts de la région méditerranéenne (Bigot *et al.* 1983 ; Fadda *et al.* 2004, 2007), dont deux espèces endémiques, le criquet hérissé, *Priototropis rhodanica* Uvarov (Foucart & Lecoq 1996, 1998 ; Foucart 1997) et l'*Acmaeodrella cyanipennis perroti* (Schaefer) (Coleoptera Buprestidae) (Schaefer 1949). La plaine sert également de zone refuge pour plusieurs espèces animales protégées ou menacées. Bien que cet écosystème soit unique en France, la Crau est représentative, en termes de structure et de processus écologiques, des autres formations végétales dominées par la strate herbacée, comme la Dehesa en Espagne (3 millions d'ha), le Montado au Portugal (700 000 ha), et les steppes d'Afrique du Nord et de la Méditerranée orientale (Buisson & Dutoit 2006). En Crau, les 60 000 ha de steppe ont été fortement dégradés et fragmentés par les activités humaines au cours du xx<sup>e</sup> siècle (cultures, carrières, industries, etc.). Un peu moins de 11 000 ha de steppe subsistent à l'heure actuelle.

Si de nombreuses études ont quantifié l'impact de ces perturbations d'origines anthropiques sur les communautés végétales (Buisson & Dutoit 2004 ; Römermann *et al.* 2005), les oiseaux (Wolff *et al.* 2001, 2002), le *Priototropis* (Foucart & Lecoq 1996, 1998 ; Fou-

cart 1997), et les communautés de coléoptères (Fadda *et al.* 2004, 2007), peu de résultats sont cependant disponibles sur la dynamique des communautés végétales herbacées et de leur entomofaune associée en l'absence de pâturage ovin. En Crau, le groupe dominant l'entomofaune sont les coléoptères, en termes de nombre d'espèces et de biomasse (591,5 g.ha<sup>-1</sup> en moyenne annuelle ; Bigot *et al.* 1983). Les coléoptères contribuent à plus de 40 % de la diversité entomologique mondiale connue (Hammond 1992 ; Wilson 1992), avec une grande proportion d'espèces rares, à haute valeur patrimoniale ou menacées (Stork 1991 ; Wilson 1992 ; Erwin 1997). Ils occupent des niches écologiques diversifiées et sont présents à chaque niveau de la chaîne trophique (Crowson 1981 ; Koch 1989a, 1989b, 1992).

À partir d'une étude diachronique menée sur des exclos d'âge différent, les objectifs de notre travail seront donc (1) d'étudier la composition et la structure des assemblages de coléoptères selon des périodes d'abandon croissantes du pâturage entre 4 et 23 années, et (2), de discuter nos résultats dans le cadre de la gestion et de la conservation future de cet espace.

## Matériel et méthode

### La plaine de Crau

Delta fossile de la Durance, la plaine de Crau (Bouche-du-Rhône) est délimitée par un triangle formé par les villes de Salon-de-Provence, Arles et Fos-sur-Mer. Son climat est de type méditerranéen, avec des étés chauds et des hivers doux (température moyenne annuelle : 15 °C). Le cumul des précipitations n'atteint qu'en moyenne 545 mm/an, dont l'essentiel est produit au printemps et en automne, avec de grandes variations interannuelles. L'ensoleillement annuel moyen est de plus de 3 000 heures, et le vent souffle en moyenne 334 jours/an, avec une prédominance du mistral (nord-ouest-sud-est), soufflant 110 jours/an à plus de 50 km/h (Devaux *et al.* 1983). Le substrat est une couche imperméable de poudingue, fait d'une matrice calcaire et d'un mélange de galets siliceux et calcaires, de 5 à 40 m d'épaisseur rendant la nappe phréatique sous-jacente inaccessible aux végétaux (Devaux *et al.* 1983). La plaine de la Crau est caractérisée par un recouvrement de galets déposés par l'ancien courant

de la Durance qui, en comblant son lit, s'est déplacé vers l'ouest en perdant son intensité entre 600 000 et 12 000 BP. Cela se traduit notamment par une diminution de la taille des galets déposés et de leur recouvrement du nord-ouest au sud-ouest (Devaux *et al.* 1983). Les galets créent un microclimat protégeant le sol des fortes variations de température (60 °C en surface contre 30 °C en dessous en été ; Bourelly *et al.* 1983), réduisent l'évaporation (Fowler 1988), permettent la condensation de l'eau (Lahav & Steinberger 2001), protègent les plantes du pâturage (Noy-Meir 2001) et favorisent les plantes pérennes (Blumler 1992). Les galets jouent un rôle important dans la structure de la végétation et cette variation de densités de recouvrement conduit, dans cet espace pâturé, à des faciès de steppes différents (Devaux *et al.* 1983). Les secteurs où les galets sont clairsemés, protégeant peu du pâturage des moutons, présentent ainsi une végétation rase, dominée par les espèces annuelles, peu de brachypode et des zones de sols nus importantes. Inversement, les secteurs à recouvrement dense de galets présentent une végétation plus haute, dominée par le brachypode, avec pas ou peu de zone de sol nu.

### Sites d'études et exclos

En 2004 et 2005, quatre sites ont été étudiés, disposant d'exclos d'âges différents (figure 1 ; tableau 1) : le domaine du Merle, au nord de la plaine, avec un exclos mis en place en 1982

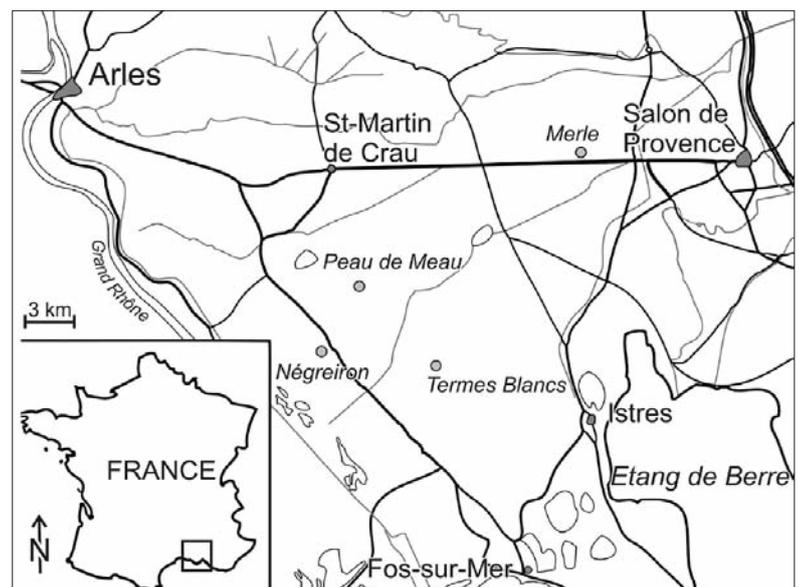


Figure 1 – Localisation de la Crau en France et des quatre sites d'étude.  
Figure 1 – Site location in France and in the plain of La Crau.

Tableau 1 – Caractéristiques des exclos étudiés. / Table 1 – Details on studied exclosures.

Localisation <i>Name</i>	Année d'établissement de l'exclos <i>Year of exclosure establishment</i>	Surface (en ha)	Coordonnées <i>Coordinates</i>	Études antérieures <i>Previous studies</i>
Domaine du Merle	1982	0,20	43° 38' 57.10" N 5° 00' 48.81" E	Bourelly 1984 Molénat <i>et al.</i> 1998
Réserve naturelle de Peau de Meau	1989	0,25	43° 33' 25.41" N 4° 49' 50.37" E	Masip 1991 Borck 1998
Termes Blancs	2000	3,70	43° 32' 04.70" N 4° 52' 06.09" E	Pilard & Brun 2001
Nègreiron	2001	3,00	43° 32' 20.90" N 4° 49' 05.66" E	Pilard & Brun 2001

(échelle temporelle de 23 ans) ; la réserve de Peau de Meau et de Termes Blancs, au centre de la plaine avec des exclos mis en place respectivement en 1989 (16 ans) et 2000 (5 ans) ; Nègreiron, au sud de la plaine, avec un recouvrement clairsemé de petits galets et un exclos mis en place en 2001 (4 ans). Les exclos sélectionnés sont de grande taille (> 0,2 ha) et ont été échantillonnés dans leur partie la plus centrale, à plus de 10 m de part et d'autre des clôtures, afin d'éviter ou de minimiser l'effet lisière (Gourov *et al.* 1999 ; Magura *et al.* 2001 ; Magura 2002) et « l'effet clôture » (Russell *et al.* 2001). Ces exclos sont plus grands que ceux utilisés dans d'autres études sur les interactions pâturage de grands mammifères/arthropodes (Suominen *et al.* 1999a, 1999b, 2003 ; Wardle *et al.* 2001).

### Dispositif expérimental et échantillonnage

Pour chacun des quatre sites étudiés, l'échantillonnage a été effectué dans les exclos (zones non pâturées) et dans les zones pâturées. Les dispositifs d'échantillonnage en zone pâturée et exclos ont été placés à une distance suffisante pour éviter tous biais dus à la présence des clôtures à l'intérieur et à l'extérieur des exclos (Russell *et al.* 2001). Le dispositif d'échantillonnage a été établi en fonction des contraintes spatiales induites par la taille du plus petit exclos (domaine du Merle). Au sein de chaque zone, 6 unités d'échantillonnage (UE) ont été disposées en réseau de 2 × 3 unités (figure 2). Une unité d'échantillonnage est composée de trois pièges de type Barber (pot en plastique de 50 mm × 110 mm, remplis à moitié d'éthylène-glycol, liquide conservateur), disposés au sommet d'un triangle équilatéral de 1 m de côté. Les unités d'échantillonnage sont espacées de telle sorte que chaque piège d'une unité ne soit pas placé à moins de 10 m de l'un des pièges des unités voisines (Ward *et al.* 2001). Au total, 144 pièges sont actifs durant la période d'échantillonnage. L'échantillonnage a été effectué pendant deux années consécutives en 2004 et 2005 pour enregistrer les variations inter-annuelles de manière continue de début avril à fin juin, puis de mi-août à début novembre. Les pièges ont été relevés et remplacés 19 fois au cours de la période d'échantillonnage (2 736 pièges au total). Aucun prélèvement n'a été effectué lors des saisons hivernales et estivales où est observée une très faible richesse de coléoptères en Crau en raison de la faible activité des espèces au cours de ces saisons (Bigot *et al.* 1983 ; Fadda *et al.* 2004).

Les imagos de coléoptères ont été triés sous forme de morpho-espèces (Oliver & Beattie 1996), puis identifiées à l'espèce ou au plus

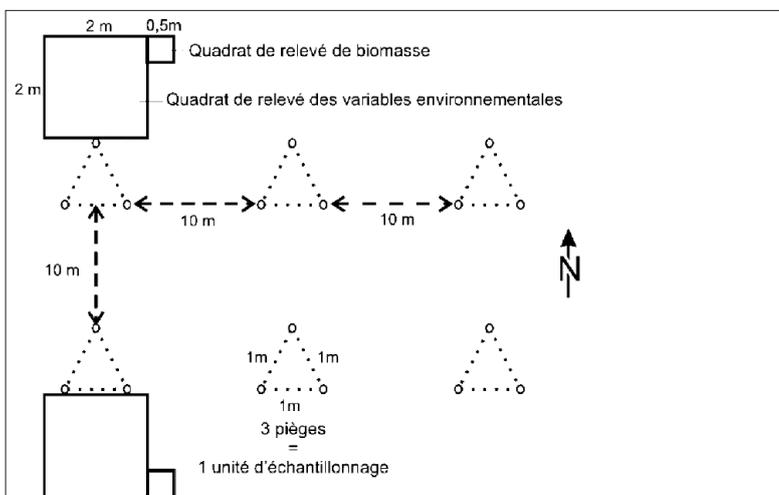


Figure 2 – Schéma du dispositif expérimental installé dans les quatre exclos et leurs zones pâturées environnantes.

Figure 2 – Sampling design set up in each of the four exclosures and in their adjacent grazed areas.

proche niveau taxonomique à l'aide d'une collection de référence. La nomenclature taxonomique utilisée se réfère à *Fauna Europaea* (2004).

Les espèces ont été classées selon quatre groupes fonctionnels simples : phytophages, prédateurs, saprophages (incluant les nécrophages) et coprophages (Blondel 2003). Compte tenu de la méconnaissance de certaines familles ou espèces, seul le régime trophique de l'adulte a été pris en compte.

Des relevés de variables environnementales ont été effectués en mai 2004 au niveau de chaque unité d'échantillonnage au sein de quadrats de 2 m × 2 m (richesse de la végétation, % de recouvrement de galets, % de recouvrement de sol nu, % de recouvrement de végétation de différente hauteur : < 5 cm, entre 5 et 20 cm, > 20 cm), ainsi que des relevés de biomasse en prélevant la végétation à 3 cm dans un quadrat de 50 cm × 50 cm (figure 2). Les échantillons sont ensuite séchés jusqu'à poids constant en étuve à 50 °C.

### Analyses

Les données issues des pièges d'un même point tout au long de la période d'étude sont cumulées, supprimant les variations saisonnières et annuelles. Par ailleurs, les données des 3 pièges issus d'une même unité d'échantillonnage sont regroupées (Fadda *et al.* 2004). La matrice de base est donc de 48 UE : 6 UE × 8 modalités (4 exclos + 4 pâtures).

Une analyse des correspondances détendancées (DCA) a été effectuée sur la matrice [48 UE × espèces] (Canoco 4.5) afin de discriminer les différents sites et les changements consécutifs à l'arrêt du pâturage. Lors de cette analyse, l'inertie des espèces les moins fréquentes a été minorée en utilisant l'option de pondération des espèces rares du logiciel (Leps & Smilauer 2003). Une analyse canonique des correspondances (ACC) a été effectuée sur la matrice [48 UE × espèces] en la confrontant aux données de relevés de variables environnementales (Canoco 4.5), en activant également la pondération des inerties des espèces les moins fréquentes. L'équitabilité (E) a été calculée pour chacune des unités d'échantillonnage à partir de l'indice de Shannon H' en utilisant la formule  $E = H'/H_{\max}$  (Barbault 1992).

Les données d'abondances, de richesses (*i.e.* nombre d'espèces), d'équitabilités, de riches-

ses de chaque groupe trophique, et d'abondance des 30 espèces les plus fréquentes ont été soumises, en l'absence de distribution normale des données, à des tests de U-Mann Whitney (Statistica 6.0) afin de comparer les zones pâturées à leur zone d'exclos respective.

Afin de quantifier les changements induits sur les compositions d'espèces, des indices de similarités de Sørensen (présence/absence des espèces) et de Steinhaus (abondances des espèces) ont été établis entre toutes les modalités (Legendre & Legendre 1998).

Les données d'abondances, de richesses et d'abondances des 3 espèces les plus fréquentes ont été ensuite confrontées aux données environnementales par des tests de rang de Spearman (Statistica 6.0).

## Résultats

Au total, 7 533 spécimens, répartis en 42 familles et 221 espèces, ont été récoltés (tableau 2). Les espèces les plus abondantes sont *Poecilus sericeus* Fisher von Apfelbeck (Carabidae, 2 402 individus, 31,9 % du total), *Asida sericea* (Olivier) (Tenebrionidae, 864 individus, 11,5 %) et *Coniocleonus nigrosuturatus* (Goeze) (Curculionidae, 506 individus, 6,7 %). Les 218 autres espèces contribuent à moins de 50 % de l'abondance totale, dont 70 qui ne sont représentées que par 1 seul spécimen.

Tableau 2 – Répartition du nombre total d'espèces capturées entre les zones pâturées et les exclos.

Table 2 – Total number of captured species in the grazed (G) and ungrazed (X) areas.

		Pâturée G	Exclos X	Total
Espèces	Communes/both		110	221
	Exclusives/either	50	61	
	Total	160	171	

### Communauté

La DCA discrimine les quatre sites ainsi que les deux traitements « pâturés »/« exclos » pour chacun des sites (figure 3). L'axe 1 (variance expliquée 27,3 %) met en évidence un gradient géographique, opposant les relevés de Nègreiron, de Termes Blancs et de Peau de Meau au sud à ceux du domaine du Merle au nord. L'axe 2 (variance expliquée 17,1 %) discrimine les zones d'exclos de leurs zones pâturées environnantes. Par ailleurs, les

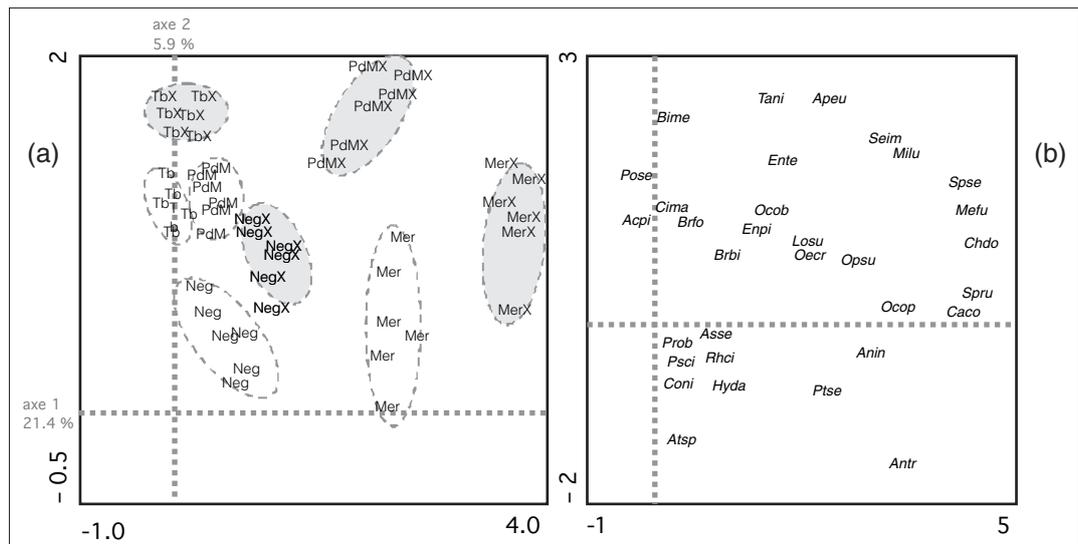


Figure 3 – Plans 1-2 de l’analyse des correspondances détendancées [48 UE × 221 espèces], avec minoration des inerties des espèces les moins fréquentes. En (a) projection des points correspondant aux unités d’échantillonnage (Neg pour Nègreiron, Tb pour Termes Blancs, PdM pour Peau de Meau et Mer pour le domaine du Merle ; le X indique les zones d’exclos). Les ellipses détournent les relevés d’une même zone (blanc pour les zones pâturées, pointillé pour les exclos). En (b), projection des points espèces. Seules les espèces contribuant à plus de 1 % de l’inertie totale (soit 32 espèces) sont représentées. Voir annexe pour les abréviations, p. 66.

Figure 3 – DCA on the [48 SU × 221 species] matrix applying the down-weighting of rare species option. (a) sampling units (Neg = Nègreiron, Tb = Termes Blancs, PdM = Peau de Meau and Mer = le Merle; “X” = exclosure). Ellipses gather sampling units from a same sampling zone (unshaded for grazed areas and shaded for exclosures). (b) species. Only species contributing to more than 1% of the total inertia are shown (32 species).

zones d’exclos s’élignent d’autant plus de leur zone pâturée sur le plan factoriel que le temps d’abandon est grand. Les relevés en zone pâturée de Peau de Meau et de Termes Blancs, situés dans des zones de steppe à faciès similaires, sont regroupés sur ce plan 1-2 de la DCA.

En zones pâturées, c’est à Nègreiron que le plus grand nombre de spécimens ont été capturés (1 289 individus) et c’est au domaine du Merle que le plus grand nombre d’espèces ont été identifiées (104 espèces). Les autres valeurs sont indiquées dans le tableau 3.

La mise en exclos provoque significativement (figure 4 ; tableau 4) :

- à Nègreiron (3-4 ans), une augmentation de la richesse et de l’équitabilité et aucun changement de l’abondance ;
- à Termes Blancs (4-5 ans), une augmentation de l’abondance, aucun changement de richesse et une diminution de l’équitabilité ;

- à Peau de Meau (15-16 ans), une diminution de l’abondance, aucun changement de richesse et une augmentation de l’équitabilité ;
- au domaine du Merle (22-23 ans), aucune modification de l’abondance, de la richesse et de l’équitabilité.

L’augmentation de la richesse mesurée à Nègreiron est due à une augmentation significative du nombre d’espèces prédatrices (figure 5 ; tableau 4). À Termes Blancs, une diminution des espèces phytophages est compensée par une augmentation des prédateurs et des saprophages. Dans les autres sites, une certaine stabilité s’observe sur la contribution en espèces de chaque groupe trophique. Au domaine du Merle, la perte sensible d’espèces après l’arrêt du pâturage n’est due qu’à la perte des espèces coprophages.

Les indices de similarités de Sørensen (présence/absence) et de Steinhaus (abondance), indiquent que la composition de la commu-

Tableau 3 – Abondances, richesses et équitabilités totales des différents sites, en zone pâturée (P) et exclos (X).

Table 3 – Total abundances, richness and evenness at the four sites in the grazed (G) and ungrazed (X) areas.

	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle		Total
	P	X	P	X	P	X	P	X	
Abondances	1 289	1 109	792	1 424	823	572	778	746	<b>7 533</b>
Richesses	71	85	50	53	75	78	104	99	<b>221</b>
Équitabilités	0,58	0,69	0,47	0,34	0,54	0,69	0,74	0,73	

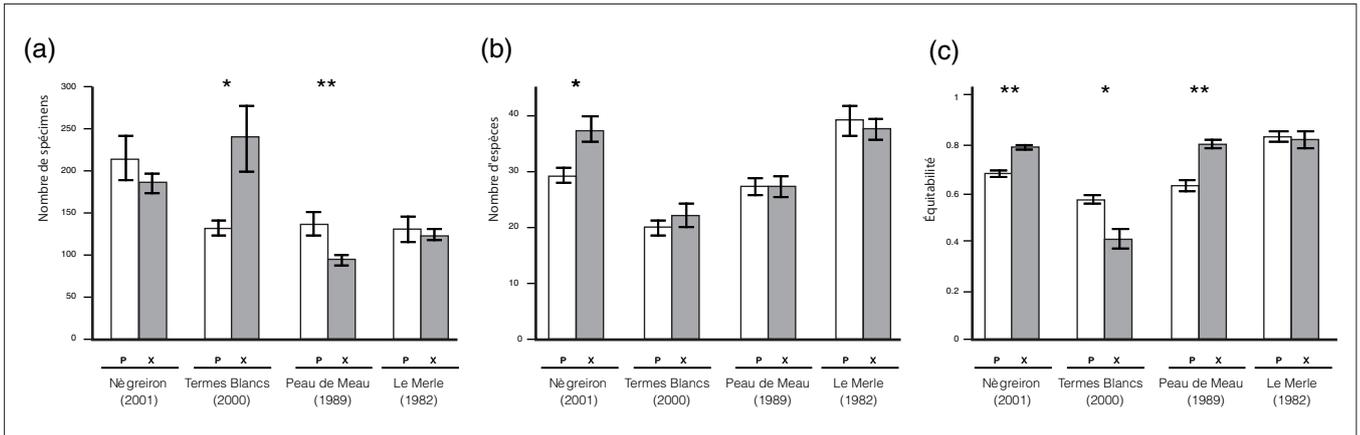


Figure 4 – Abondances (a), richesses (b) et équitabilités (c) moyennes, par unité d'échantillonnage, au sein des quatre sites en zone pâturée (P) et en exclos (X) ( $\pm$  SE). Les astérisques indiquent les différences significatives aux tests U Mann-Whitney entre la zone pâturée et l'exclos. \* $p < 0,05$  ; \*\*  $p < 0,01$ .

Figure 4 – Abundances (a) species richness (b) and evenness (c) mean for each sampling unit at each site for each grazed (G) of ungrazed (X) area ( $\pm$ SE). U-Mann Whitney tests ( $n = 6$ ): \* $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ .

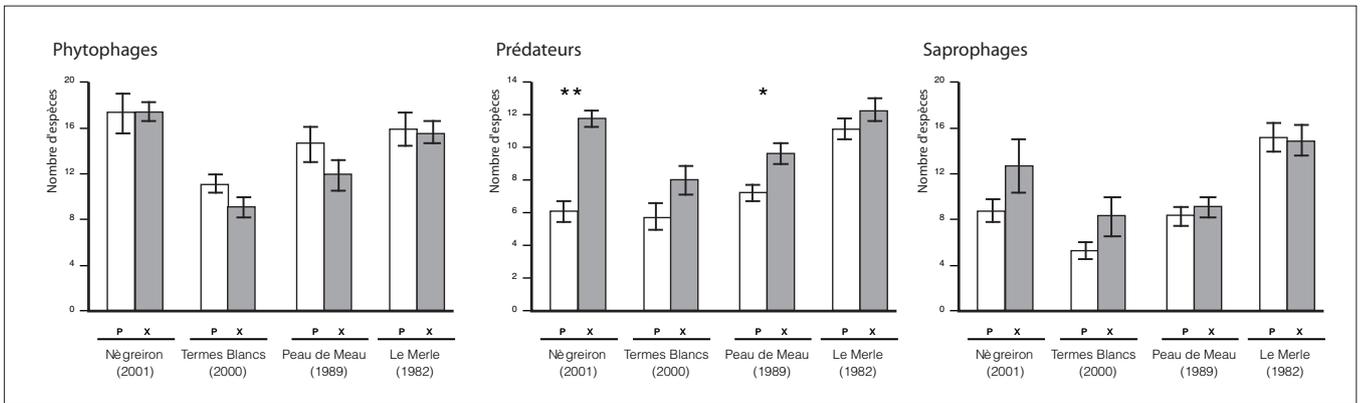


Figure 5 – Richesses moyennes, par unité d'échantillonnage, des phytophages, prédateurs et saprophages au sein des quatre sites en zone pâturée (P) et en exclos (X) ( $\pm$ SE). Les astérisques indiquent les différences significatives aux tests U de Mann-Whitney entre la zone pâturée et l'exclos. \* $p < 0,05$  ; \*\*  $p < 0,01$ .

Figure 5 – Mean species richness per sampling unit of phytophagous, predators and saprophagous at each site for each grazed (P) of ungrazed (X) area ( $\pm$ SE). Mann Whitney U tests ( $n = 6$ ): \* $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ .

nauté est plus similaire à Nègreiron, après 4 ans d'abandon, et se différencie avec le temps au domaine du Merle (figure 6). Les écarts visibles entre les deux indices à Peau de Meau et du domaine du Merle (16 ans et 23 ans) montrent que des espèces peuvent être présentes à la fois dans la zone pâturée et dans l'exclos mais avec des densités variables (figure 7).

Deux espèces, *Asida sericea* et *Coniocleonus nigrosuturatus*, montrent une densité qui diminue significativement dans tous les exclos dès 3-4 ans. Inversement, les densités de *Microlestes luctuosus* (Carabidae) et de *Sepeophilus immaculatus* (Staphylinidae) augmentent significativement dans les exclos. Une tendance identique s'observe pour le Staphylinidae *Ocypus ophthalmicus*, espèce bien plus grande que les précédentes, avec cepen-

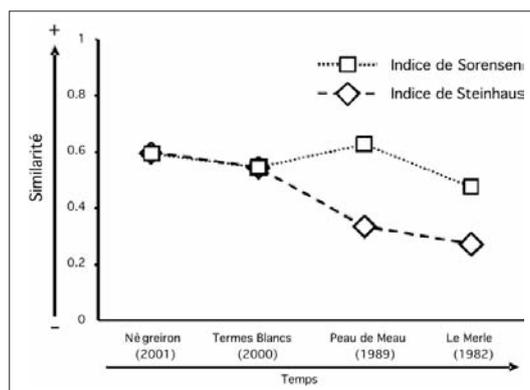


Figure 6 – Évolution des indices de similarité de Sørensen (présence/absence) et de Steinhaus (densité) entre les communautés de coléoptères des zones pâturées et d'exclos pour chacun des sites, en relation avec le temps d'abandon du pâturage (échelle temporelle non proportionnelle).

Figure 6 – Evolution of Sørensen (presence/absence) and Steinhaus (abundance) similarity indexes between beetle assemblages in grazed and ungrazed areas for the four sites, which are related to time of grazing abandonment (non proportional temporal scale).

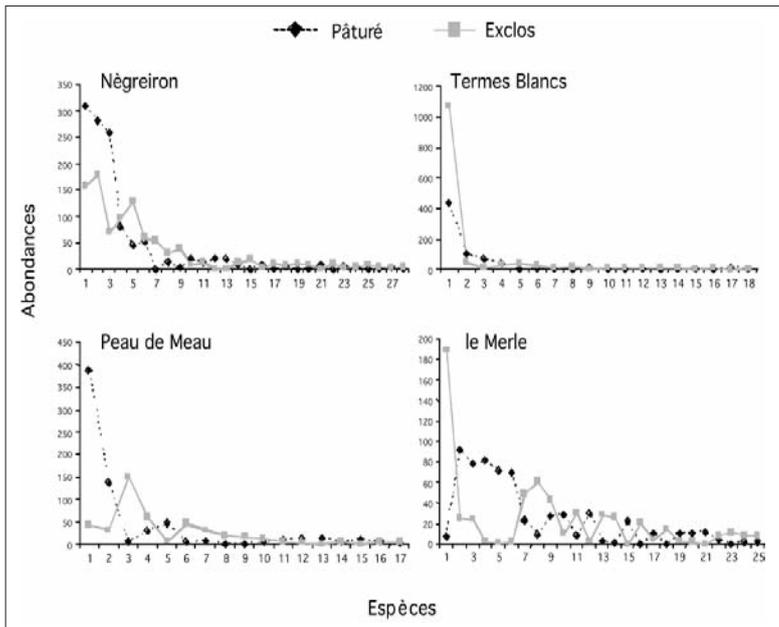


Figure 7 – Abondances comparées des espèces (classées par ordre décroissant) en zone pâturée et en zone d'exclos pour chacun des quatre sites. Seules les espèces dont l'abondance cumulée exclos + pâturée est supérieure ou égale à 10 sont représentées.

Figure 7 – Compared abundance of species (ordered by decreasing order) on grazed (dash line) and ungrazed area for each site. Only species having an abundance of more than 10 individuals (considering grazed + ungrazed) are indicated.

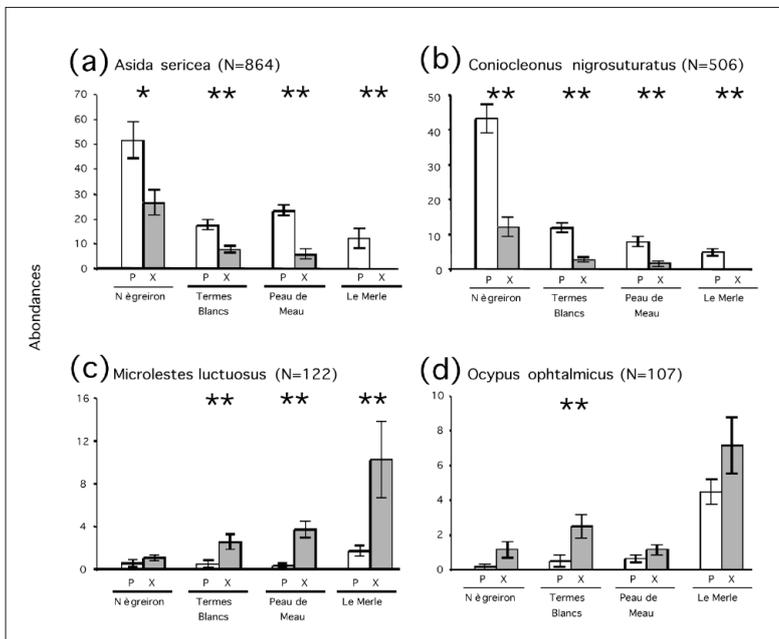


Figure 8 – Abondances (a) d'*Asida sericea*, (b) de *Coniocleonus nigrosuturatus*, (c) de *Microlestes luctuosus* et (d) d'*Ocyopus ophtalmicus* au sein des quatre sites en zone pâturée (P) et en exclos (X) ( $\pm$ SE). Les astérisques indiquent les différences significatives aux tests U de Mann-Whitney entre la zone pâturée et l'exclos. \* $p < 0,05$  ; \*\*  $p < 0,01$ .

Figure 8 – Abundances of (a) *Asida sericea*, (b) *Coniocleonus nigrosuturatus*, (c) *Microlestes luctuosus* and (d) *Ocyopus ophtalmicus* at the four sites in the grazed (P) and ungrazed (X) areas ( $\pm$ SE). Mann Whitney U tests between the grazed and ungrazed areas ( $n = 6$ ): \* $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ .

tant une augmentation significative à Termes Blancs (figure 8 ; tableau 4). Les abondances des autres espèces testées ne montrent pas de tendance particulière. Il convient de noter que l'espèce la plus abondante, *Poecilus sericeus*, est absente du Domaine du Merle. À Termes Blancs, ses effectifs augmentent de manière importante dans l'exclos (de 440 à 1 070 individus), alors qu'à Nègreiron et Peau de Meau, ses effectifs diminuent dans les exclos (Tableau 4).

### Effet des variables environnementales

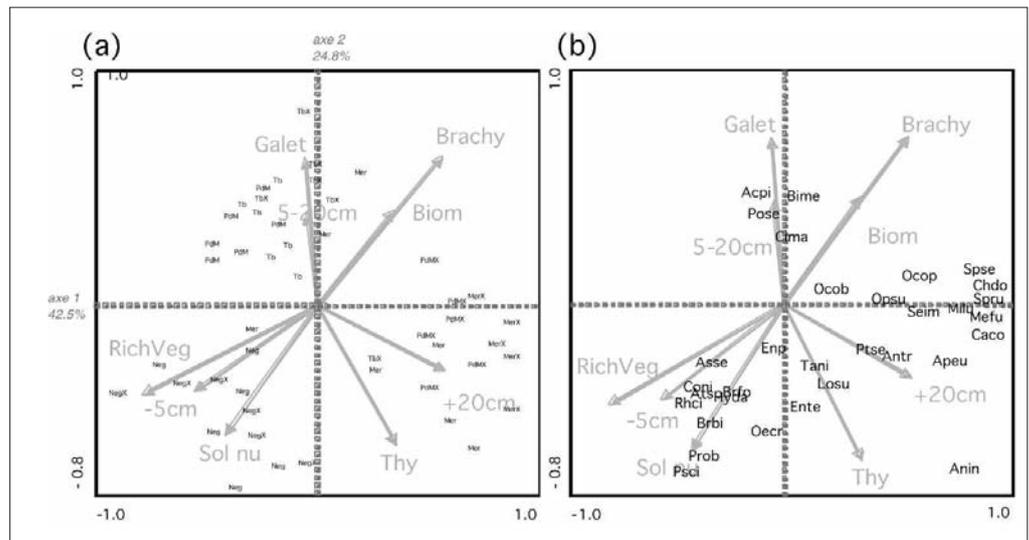
Le plan 1-2 de l'Acc (67,3 % de variance expliquée) discrimine trois groupes de points relevés (figure 9). D'une part on observe le groupe de relevés de Nègreiron, pâturés et exclos (Neg et NegX), corrélés aux variables de « richesse de végétation », « recouvrement de sol nu » et « végétation rase (moins de 5 cm) », avec des espèces comme *Asida sericea* (Asse), *Coniocleonus nigrosuturatus* (Coni), *Pseudocleonus cinereus* (Psci), *Protaecia oblonga* (Prob), *Hypera dauci* (Hyda) et *Oedemera crassipes* (Oocr). D'autre part, on observe le groupe de relevés de Peau de Meau pâturé (PdM) et Termes Blancs, pâturés et exclos (Tb et TbX), corrélés avec les variables « recouvrement de galets » et « végétation de hauteur moyenne (5-20 cm) », avec des espèces comme *Poecilus sericeus* (Pose), *Biopanes meridionalis* (Bime), *Acinopus picipes* (Acpi) et *Cicindela maroccana* (Cima). Enfin, un dernier groupe se distingue avec les relevés de Peau de Meau exclos (PdMX) et domaine du Merle, pâturé et exclos (Mer et MerX), corrélé avec les variables de « végétation haute » (+ 20 cm), de « recouvrement de thym », de « biomasse sèche », avec des espèces comme *Sepedophilus immaculatus* (Seim), *Sphaeroderma rubidium* (Spru) ou *Microlestes luctuosus* (Milu).

Enfin, l'abondance des coléoptères est corrélée positivement à la richesse de la végétation et à la végétation rase (moins de 5 cm), tandis que la richesse est corrélée positivement au recouvrement végétation de plus de 20 cm et négativement au recouvrement de galets. Les abondances d'*Asida sericea* et de *Coniocleonus nigrosuturatus* sont corrélées identiquement de manière positive à la végétation rase et à la richesse de la végétation (tableau 5).

**Tableau 4 – Résultats des tests U de Mann Whitney (n = 6) entre les zones pâturées et en exclos pour chacun des sites sur les abondances totales, les richesses totales, les richesses respectives des phytophages, prédateurs et saprophages, et les abondances d'*Asida sericea*, *Coniocleonus nigrosuturatus*, *Microlestes luctuosus*, *Ocypus ophthalmicus*, *Poecilus sericeus* et *Sepedophilus immaculatus*. \*\*p < 0,01 ; \*p < 0,05 ; ns = non significatif.**

**Table 4 – Results of the Mann Whitney U tests (n = 6) between grazed areas and exclosures for each site on total abundance, total species richness and abundances of *Asida sericea*, *Coniocleonus nigrosuturatus*, *Microlestes luctuosus*, *Ocypus ophthalmicus*, *Poecilus sericeus* and *Sepedophilus immaculatus*. \*\*p < 0.01; \*p < 0.05; ns = non significant.**

	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle	
	U	p	U	p	U	p	U	p
Abondance	12	ns	0	**	3	*	16	ns
Richesse	4	*	14	ns	17	ns	13,5	ns
Equitabilités	0	**	2	*	0	**	17	ns
Richesse Phytophages	16	ns	8,5	ns	10	ns	16	ns
Richesse Prédateurs	0	**	9	ns	3	*	10,5	ns
Richesse Saprophages	8,5	ns	11,5	ns	14	ns	17	ns
<i>Asida sericea</i>	4	*	2	**	0	**	0	**
<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i>	0	**	0	**	0	**	0	**
<i>Microlestes luctuosus</i>	10	ns	5	**	0	**	4	**
<i>Ocypus ophthalmicus</i>	8	ns	4	**	11	ns	9,5	ns
<i>Poecilus sericeus</i>	12,5	ns	0	**	0	**	-	-
<i>Sepedophilus immaculatus</i>	5	*	1	**	1	**	4,5	*



**Figure 9 – Plans 1-2 de l'analyse canonique des correspondances (Acc) sur la matrice [48 UE x 221 espèces] confrontée aux données de variables environnementales (pour 4 m<sup>2</sup>: RichVeg = nombre d'espèces végétales ; Biom = biomasse sèche en g ; Sol nu = % de recouvrement de sol nu ; Thy = % de thym ; Brachy = % de Brachypodium ; Galet = % de galets ; - 5 cm = % de végétation inférieure à 5 cm ; 20-5 cm = % de végétation comprise entre 20 et 5 cm ; + 20 cm = % de végétation supérieure à 20 cm). En (a), projection des points correspondant aux unités d'échantillonnage (Neg pour Nègreiron, Tb pour Termes Blancs, PdM pour Peau de Meau et Mer pour le domaine du Merle ; le X indique les zones d'exclos), en (b), projection des points espèces. Seules les espèces contribuant à plus de 1 % de l'inertie totale (soit 32 espèces) sont représentées. Voir annexe pour les codes employés, p. 66.**

**Figure 9 – ACC on the [48 SU x 221 species] matrix compared with environmental data (for 4 m<sup>2</sup>: RichVeg = plant species richness; Biom = vegetation dry biomass in g; bare ground = % cover; Thy = Thymus% cover; Brachy = Brachypodium% cover; Galet = stone% cover; -5 cm = % cover of vegetation lower than 5 cm; 20-5 cm = % cover of vegetation between 5 and 20 cm; +20 cm = % cover of vegetation higher than 20 cm). (a) sampling units (Neg = Nègreiron, Tb = Termes Blancs, PdM = Peau de Meau and Mer = Merle; "X" = exclosure), (b) species. Only species contributing to more than 1% of the total inertia are shown (32 species). Codes are given in Annex (p. 66).**

## Discussion

### Les communautés de coléoptères de la steppe pâturée de Crau

Au total, 160 espèces de coléoptères ont pu être identifiées en steppe pâturée (222 au total en incluant les zones en exclos). Les précédents travaux de thèses de Chemseddine (1982, *in* Bigot *et al.* 1983) avaient seulement permis d'identifier 50 espèces, dont la plupart ont été retrouvées dans nos échantillonnages. Si une richesse de 160 espèces peut sembler importante, elle paraît relativement faible compte tenu de l'effort d'échantillonnage appliqué (2 736 pièges répartis sur une période d'échantillonnage continue de 6 mois, deux années consécutives). Ceci confirme une étude précédente qui avait montré que la steppe présentait des communautés moins

**Tableau 5 – R et p des tests de rangs de Spearman entre les données d'abondances totales, les richesses totales, et les abondances d'*Asida sericea*, de *Coniocleonus nigrosuturatus*, de *Poecilus sericeus* (comme cette espèce est absente des relevés du Merle, ces 12 relevés n'ont pas été pris en compte dans ces tests) et les données environnementales (pour 4 m<sup>2</sup>: RichVeg = nombre d'espèces végétales; Biom = biomasse sèche en g; Sol nu = % de recouvrement de sol nu; Galet = % de galets; - 5 cm = % de végétation inférieure à 5 cm; 20-5 cm = % de végétation comprise entre 20 et 5 cm; + 20 cm = % de végétation supérieure à 20 cm). N = 48; \*\*\*p < 0,001; \*\*p < 0,01; \*p < 0,05; ns = non significatif.**

**Table 5 – R and p of Spearman rank tests between environmental data (for 4 m<sup>2</sup>: Richveg = plant species richness; Biom = vegetation dry biomass in g; bare ground = % cover; Galet = stone% cover; -5 cm = % cover of vegetation lower than 5 cm; 20-5 cm = % cover of vegetation between 5 and 20 cm; +20 cm = % cover of vegetation higher than 20 cm) and total abundances, total species richness and abundances of *Asida sericea*, *Coniocleonus nigrosuturatus* and *Poecilus sericeus* (as this species is not found on Merle, this site was not taken into account for tests on this species). N = 48; \*\*\*p < 0.001; \*\*p < 0.01; \*p < 0.05; ns = non significant.**

	Abondance		Richesse		<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i>		<i>Asida sericea</i>		<i>Poecilus sericeus</i>	
	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
RichVeg	0,33	*	0,00	ns	0,77	***	0,79	***	0,00	ns
- 5 cm	0,40	**	- 0,03	ns	0,73	***	0,68	***	0,14	ns
5-20 cm	0,05	ns	- 0,12	ns	- 0,01	ns	- 0,06	ns	0,15	ns
+ 20 cm	- 0,12	ns	0,38	**	- 0,61	***	- 0,51	***	- 0,39	*
Sol nu	0,22	ns	0,09	ns	0,79	***	0,73	***	- 0,12	ns
Galet	- 0,21	ns	- 0,39	**	- 0,04	ns	0,05	ns	0,51	**
Biomasse	- 0,12	ns	- 0,03	ns	- 0,58	***	- 0,62	***	0,09	ns

riches que celles de friches postculturales adjacentes (Fadda *et al.* 2007). Malgré leur richesse en espèces végétales, les steppes pâturées de Crau paraissent être des habitats relativement peu riches en espèces de coléoptères, présentant un fort déséquilibre au sein des peuplements du fait de la prédominance de deux espèces. Ce déséquilibre est caractéristique des habitats soumis à des conditions écologiques rigoureuses (*i.e.* un stress hydrique ou climatique), généralement pauvres en ressources, et dans lesquels seules quelques espèces opportunistes sont favorisées (Barbault 1992). Notons par ailleurs l'analogie observée au sein de la végétation de la steppe, avec également deux espèces dominant la communauté, *Brachypodium retusum* et *Thymus vulgaris*.

Il est très probable que le stress hydrique constitue une des explications à cette faible richesse observée. En comparaison, Agtay (1983) dénombrait 191 espèces de coléoptères, dont 89 de *Carabidae*, au sein des zones humides de mares temporaires de Crau en ayant simplement effectué un échantillonnage à vue, sur des relevés périodiques et en ne tenant pas compte de toutes les familles. Au regard de nos résultats, il apparaît que la famille des *Carabidae* contribue peu à cette richesse (25 espèces) alors qu'elle constitue généralement une part importante de la richesse des communautés de coléoptères terrioles de sites ne présentant pas de réel déficit hydrique comme des pelouses du nord de

l'Europe (Gardner *et al.* 1996; Luff 1996; Desender & Bosmans 1998; Eyre *et al.* 2003), ou dans les bordures de mares temporaires de Crau (Atgay 1983).

Un effet site marqué est visible pour les communautés de coléoptères, qui diffèrent en structure et en composition au sein des différentes zones de steppes prospectées, selon le gradient NE-SO. Un effet site similaire a été mis en évidence sur la végétation des quatre sites, ce qui concorde avec les précédentes études effectuées en Crau qui décrivent plusieurs faciès de steppe en fonction du climat, du sol et des pratiques pastorales (Bourelly *et al.* 1983; Römermann *et al.* 2005). En effet, il existe un gradient climatique entre le nord (hivers frais) et le sud (hivers tempérés) dans la plaine (Devaux *et al.* 1983), qui s'ajoute aux gradients de recouvrement de galets (fonction de la dynamique hydraulique passée de la Durance) et du pâturage dont l'impact est lui-même fonction du taux de recouvrement de galets (inaccessibilité des espèces) et du climat (phénologie). Ainsi soumises à des contraintes climatiques et de pâturage moindres, les communautés du domaine du Merle se distinguent des trois autres, par notamment l'absence de *Poecilus sericeus* et les faibles densités d'*Asida sericea* et de *Coniocleonus nigrosuturatus*. C'est aussi la communauté la plus riche et la plus équilibrée car, de fait, la moins stressée et la moins perturbée.

## Conséquences de l'arrêt du pâturage sur les communautés

Dès 5 ans (Termes Blancs), l'arrêt du pâturage entraîne une chute significative de la richesse spécifique de la végétation, et cette richesse diminue encore en fonction du temps (Henry 2005). Ce résultat ne s'observe pas avec les communautés de coléoptères où il n'y a aucune différence significative de richesse entre les zones pâturées et les zones d'exclos même après 23 ans d'abandon. On observe cependant, dans un premier temps, une augmentation significative de la richesse dès 4 ans après l'abandon à Nègreiron où la pression de pâturage est la plus forte. Sous des pressions de pâturages trop importantes, la richesse spécifique des communautés de coléoptères est généralement diminuée (Kruess & Tschamtko 2002 ; Samways 2005) et une relâche de cette pression provoque alors une augmentation de cette richesse (Gardner *et al.* 1996 ; Di Giulio *et al.* 2001), comme cela est observé sur notre site de Nègreiron. Cette augmentation de richesse se traduit par l'apparition de nouvelles espèces prédatrices et saprophages. L'augmentation du nombre d'espèces saprophages dans les exclos s'explique par l'augmentation de production de nécromasse (litière) lorsqu'on retire le pâturage. Les prédateurs (dont les Carabidae et les Staphylinidae), sont quant à eux, plus sensibles aux modifications micro-locales de l'humidité ou de la température induites par le changement de structure de la végétation (Dennis 2003 ; Perner & Malt 2003).

Après 16 ans et 23 ans, compte tenu de la diminution nette de la richesse spécifique de la végétation, le maintien de la richesse spécifique des coléoptères, notamment celle des phytophages, peut sembler surprenante. En effet, d'une manière générale, on observe une relation positive entre la richesse végétale et la richesse d'espèces phytophages (Buse 1988). Cependant, la composition spécifique de la végétation peut dans certains cas maintenir une richesse spécifique des coléoptères plus élevée (Fadda *et al.* 2007). Dans l'exclos du Merle, une espèce végétale bénéficie particulièrement de l'arrêt du pâturage, *Galactites tomentosa* Moench (fréquence d'occurrence moyenne 33 fois plus élevée dans l'exclos ; Henry 2005). La présence exclusive de certaines espèces de coléoptères dans l'exclos peut très probablement être attribuée à cette seule espèce végétale (exemple : le Cerambycidae *Agapanthia cardui*, le Chryso-

melidae *Cassida deflorata*, les Curculionidae *Hadroplontus trimaculatus* et *Lixus filiformis*). Par ailleurs, les espèces végétales des exclos voient leurs inflorescences protégées du pâturage ce qui favorise l'apparition d'espèces de Coléoptères floricoles (exemple : *Tropinota squalida* ou *Meligethes* sp.) contribuant à la richesse spécifique. Ainsi, si une plus grande richesse végétale de la zone pâturée peut contribuer à sa richesse en coléoptères, la diminution de la richesse végétale dans la zone non pâturée est compensée dans notre cas par une modification de sa composition, de sa structure, mais aussi de sa phénologie (floraison) générant un plus grand nombre d'habitats favorables à l'apparition et au maintien d'un plus grand nombre d'espèces de coléoptères phytophages (Morris 1967).

## Conséquences de l'arrêt du pâturage sur les populations

En considérant les espèces les plus abondantes, l'arrêt du pâturage ne semble provoquer aucune apparition ou disparition totale de l'une d'entre elles, même après 23 ans d'abandon. Comme l'indique l'écart entre les indices de similarités de Sørensen (présence/absence) et de Steinhaus (densité), les espèces se retrouvent à la fois dans la zone pâturée et la zone d'exclos, mais voient leurs densités modifiées.

Parmi celles-ci se trouvent deux espèces typiques de la steppe de Crau *Asida sericea* et *Coniocleonus nigrosuturatus* (Fadda *et al.* 2007). Ces deux espèces prédominent la communauté de la zone pâturée de Nègreiron, et voient leurs densités fortement diminuer dans la zone d'exclos, et ce dès 4 ans. Cette tendance, même avec des densités moindres en zones pâturées, se retrouve sur les trois autres sites. Après 23 ans d'abandon, seuls un exemplaire d'*Asida* et trois de *Coniocleonus* ont encore été retrouvés dans l'exclos du Merle. Les abondances de ces deux espèces sont corrélées positivement avec une hauteur de végétation rase et le recouvrement de sol nu, mais aussi à la richesse de la végétation. Toutefois, cette relation est vraisemblablement indirecte et artificielle du fait de la relation positive existant entre ces trois variables environnementales (Henry 2005). Il est évident que ces deux espèces peuvent être considérées comme indicatrices d'habitats très ouverts et, dans notre cas, surpâturés.

Théron (1975, 1976) observait déjà ces deux espèces comme partageant un habitat identique (il les cite toutes deux comme « fréquemment observées sous des touffes de *Stactes* »). Ces espèces ont pourtant des exigences écologiques différentes. *Asida sericea* est décrite comme typique des lieux arides, découverts (Soldati 2006) et toujours sablonneux (Théron 1975). C'est une espèce saprophage pouvant être occasionnellement omnivore, comme la plupart des Tenebrionidae (Dajoz 2002). Sa prédominance dans la zone de Nègreiron peut s'expliquer d'abord par le taux de sable fin dans le sol plus important dans cette zone (Henry 2005), correspondant à un effet site, mais aussi à son opportunisme face au déficit de ressources provoqué par le surpâturage. *Coniocleonus nigrosuturatus*, qui se trouve généralement sur des sols chauds et exposés, est phytophage, mais les mœurs exactes et la ou les plantes hôtes de ce charançon demeurent inconnus (Hoffmann 1950). Sa prédominance à Nègreiron peut s'expliquer par la prédominance et donc l'adaptation de sa plante hôte en zone surpâturée ou alors à une certaine capacité à la polyphagie, et donc également à une meilleure utilisation des ressources.

De ce fait, leurs réponses parallèles à l'arrêt du pâturage est probablement la conséquence identique d'un changement opéré sur des facteurs différents, pour *Asida*, à la diminution de proportion de sable dans le sol des exclos (Henry 2005), pour *Coniocleonus*, à une régression de sa plante hôte, avec surtout dans les deux cas, une mise en compétition avec d'autres espèces due à l'augmentation de l'hétérogénéité des ressources (Kruess & Tscharrntke 2002).

Il est possible d'identifier d'autres espèces phytophages qui vont diminuer dans les exclos, mais de manière moins significative que le *Coniocleonus* (notamment les Curculionidae *Cycloderes guinardi*, *Hypera dauci*, *Pseudocleonus cinereus*, *Trachyphloeus monspeliensis*). Il est très probable que leurs densités suivent les densités de leurs plantes hôtes, comme les *Plantago* ou les *Erodium* (Hoffmann 1950, 1954, 1958), qui tendent à diminuer dans les exclos (Henry 2005). La tendance à l'augmentation de certaines espèces dans les exclos s'explique de la même manière, comme *Sphaeroderma rubidum* qui se trouve souvent sur les divers Asteraceae épineuses comme les *Galactites* (Doguet 1994). Il est également facilement explicable que des espèces floricoles augmentent,

comme *Oedemera crassipes*, *Tropinota squalida* ou *Charopus docilis*.

Enfin, il est possible d'expliquer l'augmentation des densités des espèces prédatrices, comme *Microlestes luctuosus*, ou les *Staphylinidae* *Ocypus ophthalmicus*, *Tachyporus nididulus* et *Sepedophilus immaculatus*, par l'augmentation de litière, associée aux modifications microclimatiques qui favorisent la présence de petits organismes détritiques comme les Collembolés.

## Conclusion : conséquences pour la gestion des steppes

Les réponses contrastées des communautés de coléoptères et des communautés végétales à l'arrêt du pâturage soulignent l'intérêt de considérer plusieurs compartiments de la biodiversité lors des études.

Les changements opérés sur les communautés végétales s'observent en termes de perte de richesse, de diversité et de modification de composition dès 5 ans. Après 23 ans, l'arrêt du pâturage conduirait à une perte importante de diversité et de richesse cependant encore réversible (Henry 2005). Au contraire, pour les coléoptères, cet arrêt ne semble induire dans un premier temps (4 ans) qu'une diminution des densités de quelques espèces. Un changement progressif et peu important de la composition, cependant accompagné de modifications de la structure des communautés, est observable selon un gradient temporel. Ainsi, après 23 ans d'abandon du pâturage, aucune perte significative de richesse n'est mesurable. Ce décalage temporel des réponses de la végétation et des arthropodes au cours de l'évolution de leur communauté avait également été observé par Alard *et al.* (1998) pour des écosystèmes de pelouses calcaires de la vallée de Seine entre la végétation et la mésofaune des sols.

Nos résultats confirment qu'une relâche de la pression de pâturage peut provoquer une augmentation significative de la richesse de la communauté des coléoptères (Gardner *et al.* 1997 ; Di Giulo *et al.* 2001 ; Kruess & Tscharrntke 2002). Cette augmentation s'observe toutefois uniquement sur le court terme (4 ans) et dans un contexte de pression de surpâturage. Ce résultat est identique avec ceux obtenus lors des expériences de restauration où une augmentation de la richesse était

observée sur de petites surfaces d'exclos (4,5 m<sup>2</sup>), à la fois sur de la steppe et sur des friches postculturales, après 4 années également (Fadda 2007). De ce fait, une mesure de gestion conduisant à un pâturage moins intensif en Crau constituerait un intérêt certain pour la diversité des coléoptères.

Cette étude a également permis de mettre en évidence que 30 espèces identifiées pouvaient présenter un intérêt pour la conservation de la plaine de Crau (annexe ; Caillol 1908, 1913, 1914, 1954a, 1954b ; Schaefer 1949 ; Hoffmann 1950, 1954, 1958 ; Théron 1975, 1976 ; Villiers 1978 ; Ponel *et al.* 2006). Ces espèces se retrouvent dans les exclos et dans les zones pâturées avec cependant des densités souvent trop faibles qui ne permettent pas de statuer sur l'importance du pâturage dans leur maintien ou leur apparition. Il convient également de préciser l'importance des troupeaux dans le maintien des espèces coprophages qui, dans nos résultats disparaissent fort logiquement dans les exclos. La raréfaction des pratiques pastorales associée aux traitements antiparasitaires des animaux (Lumaret 1986 ; Lumaret 2001 ; Lumaret & Errouissi 2002), constitue une menace sur la survie de nombreuses espèces.

De manière globale, il est important de souligner la lenteur des processus de succession végétale après l'arrêt du pâturage en plaine de Crau : après 23 ans, aucune espèce ligneuse n'apparaît (Henry 2005), alors qu'il faut entre 10 et 15 ans dans d'autres écosystèmes méditerranéens pour observer leur colonisation (Bonet 2004). Il est cependant difficile de dire si ces processus sont lents également pour les communautés de Coléoptères. En effet, si certaines populations répondent rapidement, la communauté évolue quant à elle progressivement vers des changements de densités d'espèces principalement. Il paraît nécessaire de poursuivre l'étude des communautés dans les exclos pour mieux connaître ces processus et observer si, au cours du temps, des changements plus significatifs s'observent, notamment, comme pour la végétation, une diminution de la richesse spécifique.

## Remerciements

Nous remercions le CEEP-Écomusée de Crau et Jean Boutin pour l'autorisation d'accès à la réserve naturelle de Peau de Meau ; Guillaume Aubin, Olivier Blight, Elsa Bonnaud, Pascal Campagne, Déborah Pardo et Diane

Zaroso-Lacoste, pour leur aide lors de la mise en place des pièges ; Michel Cornet pour l'identification des micro-Staphylinidae.

## Bibliographie

- Alard D., Poudevigne I., Dutoit T. & Decaëns T., 1998. Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecologica*, 19 : 275-284.
- Atgay F., 1983. *La Communauté des arthropodes des bords de mares à niveau variable de la Crau (Bouches-du-Rhône)*. Thèse de troisième cycle, université d'Aix-Marseille III.
- Badan O., Brun J.-P. & Congès G., 1995. Les bergeries romaines de la Crau d'Arles. Les origines de la transhumance en Provence. *Gallia*, 52 : 263-310.
- Barbault R., 1992. *Ecologie générale*. Paris, Masson.
- Bigot L., Chemseddine M. & Delye G., 1983. Contribution à la connaissance de la structure et de la dynamique de la communauté des arthropodes terrestres de la plaine désertifiée (ou coussou) de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 119-144.
- Blondel J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos*, 100: 223-231.
- Blondel J. & Aronson J., 1999. *Biology and Wildlife of the Mediterranean Region*. Oxford, Oxford University press.
- Blumler M.A., 1992. Some myths about California grasslands and grazers. *Fremontia*, 20: 22-27.
- Bonet A., 2004. Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-field in south-eastern Spain : insight for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56: 213-233.
- Borck M., 1998. Évolution de la diversité spécifique sur la végétation de Crau en l'absence de pâturage. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. CEEP-Écomusée de Crau, Saint-Martin-de-Crau : 55-60.
- Bourrelly M., 1984. *Contribution à l'étude écologique de la Crau (Bouches-du-Rhône) : caractéristiques floristique, dynamique annuelle, production primaire de la Crau steppique*. Thèse de troisième cycle, université d'Aix-Marseille III.
- Bourrelly M., Borel L., Devaux J.P., Louis-Palluel J. & Archiloque A., 1983. Dynamique annuelle et production primaire nette de l'écosystème steppique de Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 55-82.
- Bradshaw R. & Mitchell F.J.G., 1999. The palaeoecological approach to reconstructing former grazing-vegetation interactions. *Forest Ecology and Management*, 120: 3-12.
- Buisson E. & Dutoit T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology*, 174: 371-384.
- Buisson E. & Dutoit T., 2006. Creation of the Natural Reserve of La Crau: implications for the creation and management of protected areas. *Journal of Environmental Management*, 80: 318-326.
- Buse A., 1988. Habitat selection and grouping of beetles (Coleoptera). *Holarctic Ecology*, 11: 241-247.

- Bush M.B. & Flenley J.R., 1987. The age of the British chalk grassland. *Nature*, 329: 434-436.
- Caillol H., 1908. *Catalogue des coléoptères de Provence, première partie*. Marseille, Société linnéenne de Provence.
- Caillol H., 1913. *Catalogue des coléoptères de Provence, deuxième partie*. Marseille, Société linnéenne de Provence.
- Caillol H., 1914. *Catalogue des coléoptères de Provence, troisième partie*. Marseille, Société linnéenne de Provence.
- Caillol H., 1954a. *Catalogue des coléoptères de Provence, quatrième partie*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Caillol H., 1954b. *Catalogue des coléoptères de Provence, cinquième partie : additions et correction*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Chemseddine M., 1982. *Contribution à l'écologie de la Crau : structure et fonctionnement du peuplement des arthropodes terrestres du coussou*. Thèse de troisième cycle, université d'Aix-Marseille III.
- Crowson R.A., 1981. *The biology of Coleoptera*. Londres, Academic Press.
- Dajoz R., 2002. *Les coléoptères Carabidés et Ténébrionidés*. Londres, Paris, New-York : Éditions Tec & Doc.
- Dennis P., 2003. Sensitivity of upland arthropod diversity to livestock grazing, vegetation structure and landform. *Food, Agriculture & Environment*, 1: 301-307.
- Dennis P., Young M.R., Howard C. L. & Gordon I.J., 1997. The response of epigeal beetles (Col: Carabidae, Staphylinidae) to varied grazing regimes on upland *Nardus stricta* grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 34: 433-443.
- Desender K. & Bosmans R., 1998. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on set-aside fields in the Campine region and their importance for nature conservation in Flanders (Belgium). *Biodiversity and Conservation*, 7: 1485-1493.
- Devaux J.P., Archiloque A., Borel L., Bourrelly M. & Louis-Palluel J., 1983. Notice de la carte phytosociologique de la Crau (Bouches-du-Rhône). *Biologie-Écologie méditerranéenne*, 10 : 5-54.
- Di Giulio M., Edwards P.J. & Meister E., 2001. Enhancing insect diversity in agricultural grasslands: the roles of management and landscape structure. *Journal of Applied Ecology*, 38: 310-319.
- Doguet S., 1994. *Faune de France – Coléoptères Chrysomelidae – vol II Alticinae*. Paris, Fédération française des sociétés de sciences naturelles.
- Dyksterhuis E.J., 1958. Ecological principles in range management. *Botanical Review*, 24: 253-272.
- Ellenberg H., 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Erwin T.L., 1997. Biodiversity at its utmost: tropical forest beetles. In: *Biodiversity II. Understanding and Protecting Our Biological Resources*, ed. M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson & E.O. Wilson, 27-40. Washington DC, Joseph Henry Press.
- Eyre M.D., Luff M.L. & Woodward J.C., 2003. Beetles (Coleoptera) on a brownfield site in England: An important conservation resource? *Journal of Insect Conservation*, 7: 223-231.
- Fadda S., Orgeas J., Ponel P., Buisson E., Torre F. & Dutoit T., 2007. Past cultivation is a factor driving organization of dry grassland ground-active beetle communities. *Environmental Conservation*, 34: 132-139.
- Fadda S., Orgeas J., Ponel P. & Dutoit T., 2004. Organisation et distribution des communautés de coléoptères dans les interfaces steppe-friches post-culturales en Crau. *Ecologia Mediterranea*, 30 : 85-104.
- Fauna Europaea Web Service, 2004. Fauna Europaea version 1.1 [WWW document] <http://www.faunaeur.org>
- Foucart A., 1997. Inventaire et dynamique annuelle du peuplement acridien de la plaine de Crau sèche (Bouches-du-Rhône, France) (Orthoptera, Acridoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 102 : 77-87.
- Foucart A. & Lecoq M., 1996. Biologie et dynamique de *Prionotropis hystrix rhodanica* Uvarov, 1993, dans la plaine de Crau (France) (Orthoptera, Pamphagidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101 : 75-87.
- Foucart A. & Lecoq M., 1998. Major threats to a protected grasshopper, *Prionotropis hystrix rhodanica* (Orthoptera, Pamphagidae, Akicerinae), endemic to southern France. *Journal of Insect Conservation*, 2: 187-193.
- Fowler N.L., 1988. What is a safe site?: neighbor, litter, germination date and patch effect. *Ecology*, 69: 947-961.
- Gardner S.M., Hartley S.E., Davies A. & Palmer C.F., 1996. Carabid communities on the heather moorlands in northeast Scotland : the consequence of grazing pressure for community diversity. *Biological Conservation*, 81: 275-286.
- Gourov A., Godron M. & Loshchev S., 1999. Overlap in distribution of forest and meadow insect species in mesoecotones. I. Epigeic beetle assemblages (Coleoptera : Carabidae, Silphidae). *Ecologie*, 30: 165-175.
- Guéguen A., 1991. Effet du pâturage ovin sur la dynamique et la biomasse d'une population d'*Aeropus sibiricus* (L.) (Orthoptera, Acrididae) dans les alpages du sud de la France. In Gaston A., Kernick M. & Le Houerou H.N (éd.), *Actes du IV<sup>e</sup> Congrès international des terres de parcours*. Montpellier, CIRAD, p. 467-470.
- Hammond P., 1992. Species inventory. In Groombridge B. (ed.), *Global Biodiversity: Status of the Earth's Living Resources*. Londres, Chapman & Hall, p. 17-39.
- Henry F., 2005. *Succession secondaire après abandon du pâturage dans un écosystème herbacé steppique appliqué à la plaine de la Crau*. Mémoire de master 2 recherche, université Paul Cézanne Aix-Marseille III.
- Henwood, W.D., 1998. An overview of protected areas in the temperate grasslands biome. *Parks*, 8: 3-8.
- Hoffmann A., 1950. *Faune de France : coléoptères Curculionides (première partie)*. Paris, Librairie de la faculté des sciences.
- Hoffmann A., 1954. *Faune de France : coléoptères Curculionides (deuxième partie)*. Paris, Librairie de la faculté des sciences.
- Hoffmann A., 1958. *Faune de France : coléoptères Curculionides (troisième partie)*. Paris, Librairie de la faculté des sciences.
- Huntly, N. 1991. Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 477-503.
- Koch K., 1989a. *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie 1*. Krefeld, Goecke and Evers.
- Koch K., 1989b. *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie 2*. Krefeld, Goecke and Evers.

- Koch K., 1992. *Die Käfer Mitteleuropas, Ökologie 3*. Krefeld, Goecke and Evers.
- Kruess A. & Tschantke T., 2002. Contrasting responses of plant and insect diversity to variation in grazing intensity. *Biological Conservation*, 106: 293-302.
- Lahav I. & Steinberger Y., 2001. The contribution of stone cover to biological activity in the Negev Desert, Israel. *Land Degradation and Development*, 12: 35-43.
- Legendre P. & Legendre L., 1998. *Numerical Ecology, second English version*. Amsterdam, Elsevier.
- Leps J. & Smilauer P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Luff M.L., 1996. Use of carabids as environmental indicators in grasslands and cereals. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 185-195.
- Lumaret J.-P., 1986. Toxicité de certains anthelminthiques vis-à-vis des insectes coprophages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecologica, Oecologica Applicata*, 7: 313-324.
- Lumaret J.-P., 2001. Impacts des produits vétérinaires sur les insectes coprophages : conséquences sur la dégradation des excréments dans les pâturages. *Bulletin de la Société française de parasitologie*, 19.
- Lumaret J.-P. & Errouissi F., 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for non target fauna of pastures. *Veterinary Research*, 33: 547-562.
- Magura T., 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157: 23-37.
- Magura T., Tóthmérész B. & Molnár T., 2001. Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transect. *Biodiversity and Conservation*, 10: 287-300.
- Masip A.C., 1991. *Le peuplement végétal de la réserve de Peau de Meau. Données pour la gestion*. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle. Université de Barcelone.
- Molénat G., Hubert D., Lapeyronie P. & Gouy J., 1998. Utilisation de la végétation du coussoul par le troupeau ovin. *Patrimoine naturel et pratiques pastorales en Crau*. Saint-Martin de Crau, CEEP Ecomusée de Crau, 46-54.
- Molinier R & Tallon G., 1950. La végétation de la Crau (Basse-Provence). *Revue générale de botanique*, 56: 1-111.
- Morris M.G., 1967. Difference between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. *Journal of Applied Ecology*, 4: 459-474.
- Noy-Meir I., 2001. Ecology of wild emmer wheat in Mediterranean grassland in Galilee, Israel. *Journal of Plant Sciences*, 49: S43-S52.
- Oliver I. & Beattie A.J., 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case study. *Conservation Biology*, 10: 99-109.
- Peco B., Sánchez A.M. & Azcárate F.M., 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 13: 284-294.
- Perner J. & Malt S., 2003. Assessment of changing agricultural land use: response of vegetation, ground-dwelling spiders and beetles to the conversion of arable land into grassland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 98: 169-181.
- Pilard P. & Brun L., 2001. *Guide de gestion des milieux en faveur du Faucon crécerellette de la plaine de Crau*. Rapport LIFE Crécerellette, Ligue pour la protection des oiseaux.
- Ponel P., Fadda S., Hébrard J.P., Orgeas J. & Dalmon J., 2006. Observations sur la distribution dans le sud de la France de *Cylindromorphus parallelus* Fairmaire, 1859 (Coleoptera, Buprestidae). *Le Coléoptériste*, 9: 61-63.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Paris, Elsevier.
- Römermann C., Dutoit T., Poschod P. & Buisson E., 2005. Influence of former cultivation on the unique Mediterranean steppe of France and consequences for conservation management. *Biological Conservation*, 121: 21-33.
- Russell F.L., Zippin D.B. & Fowler N.L., 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant population and communities: a review. *American Midland Naturalist*, 146: 1-26.
- Samways M.J., 2005. *Insect Diversity Conservation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Schaefer L., 1949. *Les Buprestides de France*. Paris, Éditions scientifiques du cabinet entomologique E. Le Mout.
- Soldati F., 2006. Les *Asida* Latreille, 1802 de la faune de France. Supplément *Rutilans* -1.
- Stork N.E., 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland forest trees. *Journal of Tropical Ecology*, 7: 161-180.
- Suominen O., Danell K. & Bergström R., 1999a. Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. *Oikos*, 84: 215-226.
- Suominen O., Danell K. & Bryant J.P., 1999b. Indirect effect of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplain. *Ecoscience*, 6: 505-510.
- Suominen O., Niemelä J., Martikainen P., Niemelä P. & Kojola I., 2003. Impact of reindeer grazing on ground-dwelling Carabidae and Curculionidae assemblages in Lapland. *Ecography*, 26: 503-513.
- Tansley A.G., 1922. Studies of the vegetation of the English chalk. II. Early stages of redevelopment of woody vegetation on chalk grassland. *Journal of Ecology*, 10: 168-177.
- Tansley A.G., 1939. *The British islands and their vegetation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Thérond J., 1975. *Catalogue des coléoptères de la Camargue et du Gard, 1<sup>re</sup> partie*. Nîmes, Société d'étude des sciences naturelles de Nîmes.
- Thérond J., 1976. *Catalogue des coléoptères de la Camargue et du Gard, 2<sup>e</sup> partie*. Nîmes, Société d'étude des sciences naturelles de Nîmes.
- Tschantke T. & Greiler H.J., 1995. Insect Communities, grasses, and grasslands. *Annual Review of Entomology*, 40: 535-558.
- Van Wieren S.E., 1991. The management of populations of large mammals. In I.F. Spellerberg, F.B. Goldsmith & M.G. Morris (eds), *The Scientific Management of Temperate Communities for Conservation*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 103-128.
- Vera F.M., 1996. *Grazing Ecology and Forest History*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Villiers A., 1978. *Faune des coléoptères de France, Cerambycidae*, Paris, Lechevallier.
- Ward D.F., New T.R. & Ywen A.L., 2001. Effects of pit-fall trap spacing on the abundance, richness and composition of invertebrate catches. *Journal of Insect Conservation*, 5: 45-53.

- Wardle D.A., Barker G.M., Yeates G.W., Bonner K.I. & Ghani A., 2001. Introduced browsing mammals in New-Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs*, 71: 587-614.
- Wilson E.O., 1992. *The Diversity of Life*. Cambridge, Belknap Press.
- Wolff A., Paul J.P., Martin J.L., & Bretagnolle V., 2001. The benefits of extensive agriculture to birds: the case of the little bustard. *Journal of Applied Ecology*, 38: 963-975.
- Wolff A., Dieuleveut T., Martin J.L. & Bretagnolle V., 2002. Landscape context and little bustard abundance in a fragmented steppe: implications for reserve management in mosaic landscapes. *Biological Conservation*, 107: 211-220.
- Woodcock B.A., Pywell R.F., Roy D.B., Rose R.J. & Bell D., 2005. Grazing management of calcareous grasslands and its implications for conservation of beetle communities. *Biological Conservation*, 125, 193-202.

## ANNEXE

**Liste et abondances des espèces capturées au sein des quatre sites Nègreiron, Termes Blancs, Peau de Meau et le domaine du Merle en 2004 et 2005**

(P = paturée ; X = exclos ; troph = groupe trophique de l'espèce : phy = phytophage, prd = prédateur, sap = saprophage et cop = coprophage ; ° = espèces à valeur biologique élevée)

Familles	Espèces	Code	Total	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle		Troph
				P	X	P	X	P	X	P	X	
Anobiidae	<i>Dignomus</i> sp.	Disp	4	0	0	0	0	0	1	3	0	sap
	<i>Lasioderma</i> sp.	Lasp	2	0	1	0	0	0	1	0	0	sap
	<i>Ptinus bidens</i> Olivier 1790	Ptbi	1	0	0	0	0	0	0	0	1	sap
	<i>Ptinus</i> sp.	Ptsp	1	0	0	0	0	0	1	0	0	sap
Anthicidae	<i>Anthicus tristis</i> W. L. E. Schmidt 1842	Antr	42	0	3	0	0	0	0	28	11	sap
	<i>Endomia tenuicollis</i> (Rossi 1792)	Ente	81	5	41	3	1	3	19	1	8	sap
	<i>Hirticomus hispidus</i> (Rossi 1792)	Hihi	13	0	1	0	0	3	2	3	4	sap
	<i>Microhoria terminata</i> (W. L. E. Schmidt 1842)	Mite	12	0	0	0	0	0	2	2	8	sap
Aphodiidae	<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius 1775)	Aclu	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Ammoecius elevatus</i> (Olivier 1789)	Amel	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Bodilus ictericus ghardimaouensis</i> (Balthasar 1929)	Boic	1	1	0	0	0	0	0	0	0	cop
	<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus 1767)	Cagr	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Eudolus quadriguttatus</i> (Herbst 1783) °	Euqu	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Pleurophorus caesus</i> (Creutzer 1796)	Plca	4	0	1	0	0	0	1	0	2	cop
Apionidae	<i>Protapion difforme</i> (Germar 1818)	Prdi	1	0	1	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Protapion interjectum</i> (Desbrochers 1895)	Prin	10	6	0	1	0	2	1	0	0	phy
Brachyceridae	<i>Brachycerus muricatus</i> Olivier 1790	Brmu	7	0	0	3	0	1	1	0	2	phy
Buprestidae	<i>Anthaxia cyanescens</i> Gory 1841 °	Ancy	2	0	0	1	0	0	0	0	1	phy
	<i>Cylindromorphus parallelus</i> Fairmaire 1859 °	Cypa	3	0	0	0	0	1	2	0	0	phy
	<i>Habroloma triangulare</i> (Lacordaire 1835) °	Hatr	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Sphenoptera gemmata</i> (Olivier 1790) °	Spge	12	1	4	0	0	1	1	3	2	phy
	<i>Trachys goberti</i> Gozis 1889 °	Trgo	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
<i>Trachys troglodytes</i> Gyllenhal 1817	Trtr	3	0	0	0	0	0	0	2	1	phy	
Byrrhidae	<i>Curimopsis maritima</i> (Marsham 1802)	Cuma	11	0	1	0	0	0	2	7	1	sap
Cantharidae	<i>Malthodes</i> sp.	Masp	4	3	0	1	0	0	0	0	0	phy
	<i>Malthodes</i> sp.2	Masp	4	2	0	0	0	1	1	0	0	phy
	<i>Rhagonycha fulva</i> (Scopoli 1763)	Rhfu	1	0	0	0	0	1	0	0	0	phy
Carabidae	<i>Acinopus picipes</i> (Olivier 1795)	Acpi	96	5	6	44	37	1	0	1	2	phy
	<i>Amara equestris</i> (Duftschmid 1812)	Ameq	7	2	2	2	1	0	0	0	0	prd
	<i>Amara eurynota</i> (Panzer 1797)	Ameu	1	0	1	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Brachinus exhalans</i> (P. Rossi 1792)	Brel	1	0	1	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Calathus cinctus</i> Motschulsky 1850	Caci	1	0	1	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze 1777)	Cafu	3	0	0	0	0	0	0	0	3	prd

Familles	Espèces	Code	Total	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle		Troph
				P	X	P	X	P	X	P	X	
	<i>Calosoma maderae</i> (Fabricius 1775) °	Cama	1	0	1	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Carabus coriaceus</i> Linnaeus 1758	Caco	40	0	1	0	0	0	0	8	31	prd
	<i>Carterus cf. fulvipes</i> (Latreille 1817)	Cacf	1	0	0	0	0	0	0	0	1	prd
	<i>Cicindela maroccana</i> Fabricius 1801	Cima	32	1	0	14	4	7	6	0	0	prd
	<i>Dinodes decipens</i> (L. Dufour 1820) °	Dide	2	0	0	0	1	0	0	1	0	prd
	<i>Dixus sphaerocephalus</i> (Olivier 1795)	Disp	3	0	3	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Harpalus affinis</i> (Schrank 1781)	Haaf	1	0	0	0	0	0	1	0	0	prd
	<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid 1812)	Hadi	1	0	0	0	0	0	0	0	1	prd
	<i>Harpalus sulphuripes</i> Germar 1824	Hasu	16	0	0	1	1	11	2	1	0	prd
	<i>Licinus silphoides</i> (P. Rossi 1790)	Lisi	1	0	1	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Microlestes luctuosus</i> Holdhaus in Apfelbeck 1904	Milu	122	3	6	3	15	2	22	10	61	prd
	<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius 1792)	Nebr	1	0	0	0	0	0	0	1	0	prd
	<i>Notiophilus substriatus</i> C.R. Waterhouse 1833	Nosu	3	3	0	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Olisthopus fuscatus</i> Dejean 1828	Olfu	1	0	0	1	0	0	0	0	0	prd
	<i>Ophonus subquadratus</i> (Dejean 1829)	Opsu	27	1	5	7	2	0	0	0	12	prd
	<i>Phyla tethys</i> (Netolitzky 1926)	Phte	1	0	0	0	0	0	1	0	0	prd
	<i>Poecilus sericeus</i> Fischer von Waldheim 1824	Pose	2 402	280	179	440	1 070	387	46	0	0	prd
	<i>Trechus quadristriatus</i> (Schrank 1781)	Trqu	1	0	0	0	0	0	0	0	1	prd
	<i>Zabrus ignavus</i> Csiki 1907 °	Zaig	13	1	12	0	0	0	0	0	0	phy
Cerambycidae	<i>Agapanthia cardui</i> (Linnaeus 1767)	Agca	4	0	1	0	0	0	0	0	3	phy
	<i>Calamobius filum</i> (Rossi 1790)	Cafi	8	0	1	0	0	0	2	0	5	phy
	<i>Stenurella bifasciata</i> (Müller 1776)	Stbi	1	0	0	0	0	0	1	0	0	phy
	<i>Vesperus luridus</i> (Rossi 1794) °	Velu	6	0	2	0	0	1	3	0	0	phy
Cetoniidae	<i>Protaetia morio</i> (Fabricius 1781)	Prmo	13	0	0	3	0	2	0	8	0	phy
	<i>Protaetia oblonga</i> (Gory & Percheron 1833)	Prob	195	81	98	4	0	7	1	4	0	phy
	<i>Tropinota squalida</i> (Scopoli 1783)	Trsq	6	0	0	0	1	1	2	0	2	phy
Chrysomelidae	<i>Aphthona euphorbiae</i> (Schrank 1781)	Apeu	317	3	7	4	27	8	151	92	25	phy
	<i>Aphthona nigriceps</i> (Redtenbacher 1842)	Apni	11	0	3	0	0	0	0	5	4	phy
	<i>Bruchidius bimaculatus</i> (Olivier 1795)	Brbi	212	46	131	4	7	11	8	1	4	phy
	<i>Bruchidius foveolatus</i> (Gyllenhal 1833)	Brfo	73	15	32	0	6	14	5	1	0	phy
	<i>Cassida deflorata</i> Suffrian 1844	Cade	2	0	0	0	0	0	0	0	2	phy
	<i>Chaetocnema hortensis</i> (Geoffroy 1785)	Chho	4	0	0	0	0	0	0	3	1	phy
	<i>Chrysolina femoralis</i> (Olivier 1790)	Chfe	3	2	1	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Chrysolina bankii</i> (Fabricius 1775)	Chba	3	0	0	0	0	0	1	0	2	phy
	<i>Cryptocephalus crassus</i> G. A. Olivier 1791	Crcr	3	0	0	0	0	0	0	1	2	phy
	<i>Cryptocephalus rugicollis</i> G. A. Olivier 1791	Crru	8	0	0	0	0	0	3	5	0	phy
	<i>Dibolia cryptocephala</i> (Koch 1803)	Dicr	16	1	7	0	0	2	1	1	4	phy
	<i>Dibolia cynoglossi</i> (Koch 1803)	Dicy	2	0	0	0	0	1	0	1	0	phy
	<i>Gastrophysa polygoni</i> (Linnaeus 1758)	Gapo	2	0	0	0	0	1	0	0	1	phy
	<i>Hispa atra</i> Linnaeus 1767	Hiat	4	1	1	0	0	0	0	2	0	phy
	<i>Hypocassida subferruginea</i> (Schrank 1776)	Hysu	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Longitarsus obliteratoides</i> Gruev 1973	Loob	17	0	0	0	2	0	0	11	4	phy
	<i>Longitarsus succineus</i> (Foudras 1860)	Losu	327	52	61	5	12	32	63	78	24	phy
	<i>Phyllotreta atra</i> (Fabricius 1775)	Phat	1	0	0	0	0	1	0	0	0	phy
	<i>Psylliodes chrysocephala</i> (Linnaeus 1758)	Psch	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Spermophagus sericeus</i> (Geoffroy 1785)	Spse	32	0	0	0	0	3	2	1	26	phy
	<i>Sphaeroderma rubidum</i> (Graëlls 1858)	Spru	31	0	0	0	0	0	0	3	28	phy
	<i>Timarcha tenebricosa</i> (Fabricius 1775)	Tite	1	0	0	0	0	1	0	0	0	phy
Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus 1758	Cose	24	3	11	0	0	0	2	8	0	prd
	<i>Exochomus nigromaculatus</i> (Goeze 1777)	Exni	2	0	0	0	0	1	0	1	0	prd
	<i>Hyperaspis reppensis</i> (Herbst 1783)	Hyre	1	0	0	0	0	0	0	1	0	prd
	<i>Olibrus affinis</i> (Sturm 1807)	Olaf	2	0	0	0	0	0	2	0	0	prd
	<i>Rhyzobius litura</i> (Fabricius 1787)	Rhli	2	0	0	0	0	0	0	0	2	prd
	<i>Scymnus frontalis</i> (Fabricius 1787)	Scfr	10	2	3	1	0	0	2	2	0	prd
	<i>Scymnus mediterraneus</i> Labllokoff-Khznorian 1972	Scme	9	0	0	0	0	6	0	2	1	prd
	<i>Scymnus</i> sp.	Scsp	3	0	1	0	0	1	0	0	1	sap
Colonidae	<i>Colon</i> sp.	Cosp	1	0	0	0	1	0	0	0	0	sap
Corylophidae	<i>Arthrolips convexuscula</i> (Motschulsky 1849)	Arco	3	3	0	0	0	0	0	0	0	sap
	<i>Arthrolips picea</i> (Comolli 1837)	Arpi	20	1	13	0	0	1	0	3	2	sap
	<i>Sericoderus lateralis</i> (Gyllenhal 1827)	Sela	2	0	2	0	0	0	0	0	0	sap
Cryptophagidae	<i>Hypocoprus latridioides</i> (Motschulsky 1839) °	Hyla	1	0	0	0	0	0	0	1	0	sap
Cucujidae	<i>Oryzaephilus surinamensis</i> (Linnaeus 1758)	Orsu	7	1	0	0	0	1	1	1	3	sap
Curculionidae	<i>Ceutorhynchus leprieuri</i> C. Brisout 1881	Cele	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Cionus olivieri</i> Rosenschöld 1838	Ciol	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Coniocleonus excoriatus</i> (Gyllenhal 1834) °	Coex	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i> (Goeze 1777)	Coni	506	259	72	71	16	47	9	29	3	phy
	<i>Cycloderes canescens</i> (Rossi 1792)	Cyca	6	5	0	0	1	0	0	0	0	phy

Familles	Espèces	Code	Total	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle		Troph
				P	X	P	X	P	X	P	X	
	<i>Cycloderes guinardi</i> (Jacquelin du Val 1852) °	Cygu	22	4	0	0	0	3	3	12	0	phy
	<i>Donus crinitus</i> (Boheman 1834)	Docr	10	3	4	2	0	0	0	1	0	phy
	<i>Entomoderus impressicollis colasi</i> (Roudier 1954) °	Enim	1	1	0	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Gronops lunatus</i> (Fabricius 1775) °	Grlu	1	1	0	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Hadroplontus trimaculatus</i> (Fabricius 1775)	Hatr	4	0	0	0	0	0	0	0	4	phy
	<i>Hypera dauci</i> (Olivier 1807)	Hyda	39	22	3	1	4	3	1	4	1	phy
	<i>Hypera melancholica</i> (Fabricius 1792)	Hyme	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Hypurus bertrandi</i> (Perris 1852)	Hybe	2	0	0	0	0	0	1	1	0	phy
	<i>Larinus ursus</i> (Fabricius 1792)	Laur	2	0	1	1	0	0	0	0	0	phy
	<i>Limobius borealis</i> (Paykull 1792)	Libo	7	0	2	2	0	2	1	0	0	phy
	<i>Lixus filliformis</i> (Fabricius 1781)	Lifi	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Lixus</i> sp.	Lisp	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Lixus vilis</i> (Rossi 1790)	Livi	3	0	0	1	0	0	0	2	0	phy
	<i>Mecinus dorsalis</i> Aubé 1850	Medo	1	0	0	0	0	1	0	0	0	phy
	<i>Mecinus labilis</i> (Herbst 1795)	Mela	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Otiorrhynchus vitellus</i> Gyllenhal 1834	Otvi	23	5	3	7	2	4	1	1	0	phy
	<i>Phridiuchus spilmani</i> Warner 1969 °	Phsp	10	5	5	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Pleurodirus aquisextanus</i> (Abeille 1904) °	Plaq	5	0	0	0	0	2	1	0	2	phy
	<i>Pseudocleonus cinereus</i> (Schränk 1781)	Psci	34	20	11	0	1	1	1	0	0	phy
	<i>Pseudocleonus grammicus</i> (Panzer 1789) °	Psg	17	3	7	1	0	0	2	1	3	phy
	<i>Sitona discoideus</i> Gyllenhal 1834	Sidi	1	0	0	0	1	0	0	0	0	phy
	<i>Sitona cinerascens</i> Fähræus 1840	Sici	1	1	0	0	0	0	0	0	0	phy
	<i>Sitona hispidulus</i> (Fabricius 1776)	Sihi	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Sitona lepidus</i> Gyllenhal 1834	Sile	18	6	9	0	0	2	0	1	0	phy
	<i>Sitophilus oryzae</i> (Linnaeus 1763)	Sior	5	0	0	0	0	0	0	0	5	phy
	<i>Styphlus penicillus</i> Schoenherr 1826 °	Stpe	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Trachyphloeus alternans</i> Gyllenhal 1834	Tral	4	0	1	2	0	1	0	0	0	phy
	<i>Trachyphloeus bifoveolatus</i> (Beck 1817)	Trbi	11	2	0	1	0	1	0	2	5	phy
	<i>Trachyphloeus monspeliensis</i> Hustache 1932	Trmo	16	1	0	11	1	3	0	0	0	phy
	<i>Trichosirocalus horridus</i> Panzer 1801	Trho	7	0	0	0	0	0	0	1	6	phy
	<i>Trichosirocalus troglodytes</i> (Fabricius 1787)	Trtr	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Tychius lineatulus</i> Stephens 1831 °	Tyli	2	0	0	0	0	1	1	0	0	phy
	<i>Tychius pusillus</i> Germar 1842	Typu	11	2	1	1	1	2	2	0	2	phy
	<i>Tychius tibialis</i> Boheman 1843	Tyti	5	2	0	0	1	1	0	1	0	phy
Cybocephalidae	<i>Cybocephalus</i> sp.	Cysp	1	0	0	0	0	0	0	1	0	sap
Dasytidae	<i>Dasytes subaeneus</i> Schönherr 1817	Dasu	3	2	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Dasytes tristiculus</i> Mulsant & Rey 1868	Datr	10	0	1	0	0	4	3	2	0	phy
	<i>Dolichosoma simile</i> (Brullé 1832) °	Dosi	5	0	0	0	0	0	1	0	4	phy
	<i>Enicopus pilosus</i> (Scopoli 1763)	Enpi	66	10	14	8	6	7	14	7	0	phy
	<i>Psilothrix viridicoerulea</i> (Geoffroy 1785)	Psvi	1	0	0	0	0	0	1	0	0	phy
Dermestidae	<i>Dermestes erichsoni</i> Ganglbauer 1904	Deer	2	1	1	0	0	0	0	0	0	sap
	<i>Dermestes mustelinus</i> Erichson 1846	Demu	2	0	0	1	0	0	0	1	0	sap
	<i>Dermestes olivieri</i> Lepesme 1939	Deol	1	0	0	0	0	0	0	1	0	sap
	<i>Dermestes pardalis</i> Billberg 1808	Depa	20	3	1	0	1	0	3	4	8	sap
Elateridae	<i>Agriotes sordidus</i> (Illiger 1807)	Agso	1	0	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Agrypnus murinus</i> (Linnaeus 1758)	Agmu	1	0	0	0	0	0	0	0	1	phy
	<i>Drasterius bimaculatus</i> (Rossi 1790)	Drbi	1	0	0	1	0	0	0	0	0	phy
Endomychidae	<i>Merophysia formicaria</i> Lucas 1852 °	Mefo	12	0	5	0	2	4	0	1	0	sap
Histeridae	<i>Atholus corvinus</i> (Germar 1817)	Atco	1	0	0	0	0	0	0	1	0	sap
	<i>Haeterius ferrugineus</i> (Olivier 1789) °	Hafe	1	0	0	0	0	0	0	0	1	sap
	<i>Saprinus furvus</i> Erichson 1834	Safu	2	1	0	0	0	0	0	0	1	sap
	<i>Saprinus semistriatus</i> (Scriba 1790)	Sase	3	0	0	1	2	0	0	0	0	sap
Lathridiidae	<i>Cholovocera formicaria</i> (Motschulsky 1838) °	Chfo	10	0	3	0	1	2	0	3	1	sap
	<i>Melanophthalma fuscipennis</i> (Mannerheim 1844)	Mefu	25	0	3	0	0	0	1	0	21	sap
	<i>Migneauxia crassiuscula</i> (Aubé 1850)	Micr	1	0	0	0	0	0	1	0	0	sap
Leiodidae	<i>Agathidium haemorrhoum</i> Erichson 1845	Agha	9	0	1	0	1	1	1	0	5	sap
	<i>Ptomaphagus sericatus</i> (Chaudoir 1845)	Ptse	126	11	3	8	11	2	6	82	3	sap
	<i>Ptomaphagus subvillosum</i> (Goeze 1777)	Ptsu	10	0	0	0	1	0	1	6	2	sap
Malachiidae	<i>Charopus docilis</i> Kiesenwetter 1851	Chdo	198	0	0	0	1	0	0	7	190	prd
	<i>Clanoptilus spinosus</i> (Erichson 1840)	Clsp	1	0	0	0	0	0	1	0	0	prd
	<i>Colotes punctatus</i> (Erichson 1840)	Copu	1	0	0	0	0	0	0	0	1	prd
	<i>Cyrtosus cyanipennis</i> (Erichson 1840)	Cycy	4	0	1	0	0	1	1	1	0	prd
	<i>Pelochrus pallidulus</i> (Erichson 1840) °	Pepa	1	0	0	0	0	1	0	0	0	prd
Meloidae	<i>Hycleus duodecimpunctatus</i> (Olivier 1811)	Hydu	11	5	1	1	0	3	1	0	0	phy
	<i>Mylabris quadripunctata</i> (Linnaeus 1767)	Myqu	2	1	0	0	0	0	0	1	0	phy
	<i>Mylabris variabilis</i> (Pallas 1781)	Myva	15	1	0	0	13	0	1	0	0	phy
Melolonthidae	<i>Amphimallon ruficorne</i> (Fabricius 1775) °	Amru	13	2	1	2	2	4	2	0	0	phy

Familles	Espèces	Code	Total	Nègreiron		Termes Blancs		Peau de Meau		Le Merle		Troph
				P	X	P	X	P	X	P	X	
	<i>Rhizotrogus cicatricosus</i> Mulsant 1842 °	Rhci	40	15	14	3	1	4	1	2	0	phy
Mordellidae	<i>Mordellidae</i> (G. sp.)	Mo(G)	19	0	0	1	0	4	1	11	2	phy
	<i>Mordellidae</i> (G. sp.)2	Mo(G)	2	0	1	0	0	0	0	0	1	phy
Mycetophagidae	<i>Typhaea stercorea</i> (Linnaeus 1758)	Tyst	4	0	0	0	3	1	0	0	0	phy
Nitidulinae	<i>Meligethes</i> sp.	Mesp	4	0	2	0	0	0	0	0	2	phy
Oedemeridae	<i>Oedemera flavipes</i> (Fabricius 1792)	Oefl	2	0	0	0	0	0	0	2	0	phy
	<i>Oedemera crassipes</i> Ganglbauer 1881 °	Oocr	26	0	20	0	0	0	0	1	5	phy
Phalacridae	<i>Olibrus bicolor</i> (Fabricius 1792)	Olbi	1	0	1	0	0	0	0	0	0	phy
Pselaphidae	<i>Brachygluta perforata</i> (Aubé 1833)	Brpe	2	0	0	0	1	0	0	0	1	sap
	<i>Brachygluta tibialis</i> (Aubé 1844)	Brti	6	1	0	0	3	0	0	0	2	sap
Scarabaeidae	<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze 1777)	Eufu	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Onthophagus emarginatus</i> Mulsant & Godart 1842	Onem	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Onthophagus furcatus</i> (Fabricius 1781)	Onfu	22	0	0	0	0	0	0	22	0	cop
	<i>Onthophagus maki</i> (Illiger 1803)	Onma	1	0	0	0	0	0	0	1	0	cop
	<i>Onthophagus ruficapillus</i> Brullé 1832	Onru	3	0	0	0	0	0	0	2	1	cop
	<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus 1767)	Onva	9	2	0	0	0	1	0	6	0	cop
	<i>Scarabaeus laticollis</i> Linnaeus 1767	Scla	2	0	0	0	0	2	0	0	0	cop
Scraptidae	<i>Scraptia dubia</i> Olivier 1790	Scdu	9	0	0	0	0	0	0	7	2	sap
Scydmaenidae	<i>Euconnus chrysocomus</i> (Saulcy 1864) °	Euch	3	0	1	0	0	0	0	1	1	sap
	<i>Stenichnus</i> cf. <i>helferi</i> (Schaum 1841)	Stcf	6	0	0	2	0	2	0	2	0	sap
Silphidae	<i>Ablattaria laevigata</i> (Fabricius 1775)	Abla	1	0	0	0	0	0	0	0	1	sap
	<i>Thanatophilus sinuatus</i> (Fabricius 1775)	Thsi	1	0	0	0	0	0	0	0	1	sap
Silvanidae	<i>Ahasverus advena</i> (Waltl 1834)	Ahad	1	0	0	0	1	0	0	0	0	sap
Staphylinidae	<i>Aleochara bipustulata</i> (Linnaeus, 1761)	Albi	3	0	0	0	0	0	0	3	0	prd
	<i>Aleocharinae</i> (G.sp.)1	Alsp1	8	0	0	0	0	0	0	0	8	prd
	<i>Aleocharinae</i> (G.sp.)2	Alsp2	2	0	0	1	0	0	0	1	0	prd
	<i>Aloconota</i> sp.	Alsp3	1	0	0	0	1	0	0	0	0	prd
	<i>Anotylus inustus</i> (Gravenhorst 1806)	Anin	83	5	0	0	3	1	2	70	2	prd
	<i>Astenus anguinus</i> (Baudi 1848)	Asan	18	0	1	0	0	0	3	11	3	prd
	<i>Astrapaesus ulmi</i> (Rossi 1790) °	Asul	2	0	0	0	0	0	0	0	2	prd
	<i>Atheta</i> sp.1	Atsp	30	21	3	3	0	0	0	2	1	prd
	<i>Bolitobius castaneus</i> (Stephens 1832)	Boca	5	0	0	0	0	0	0	1	4	prd
	<i>Ocyopus fortunatarum</i> Wollaston 1871	Ocfo	2	0	0	0	0	0	2	0	0	prd
	<i>Ocyopus obscuraeoneus schatzmayri</i> (J. Müller 1923)	Ocob	49	7	5	4	12	6	7	4	4	prd
	<i>Ocyopus olens</i> (O. Müller 1764)	Ocol	3	1	2	0	0	0	0	0	0	prd
	<i>Ocyopus ophthalmicus</i> (Scopoli 1763)	Ocop	107	1	7	3	15	4	7	27	43	prd
	<i>Oligota pumilio</i> Kiesenwetter 1858	Olpu	7	1	1	0	0	2	2	0	1	prd
	<i>Othius lapidicola</i> Märkel & Kiesenwetter 1848	Otla	2	0	0	0	0	0	0	0	2	prd
	<i>Oxygaster</i> sp.	Oxsp	3	0	1	0	0	0	2	0	0	prd
	<i>Paederus fuscipes</i> Curtis 1826	Pafu	1	0	0	0	0	0	0	0	1	prd
	<i>Quedius semiobscurus</i> (Marshall 1802)	Quse	10	0	3	0	0	0	1	2	4	prd
	<i>Quedius tristis</i> (Gravenhorst 1802)	Qutr	4	0	2	0	0	0	0	0	2	prd
	<i>Sepedophilus immaculatus</i> (Stephens 1832)	Seim	160	2	13	1	18	7	47	23	49	prd
	<i>Stenus elegans</i> Rosenhauer 1856	Stel	1	0	0	0	0	0	0	1	0	prd
	<i>Tachyporus hypnorum</i> (Fabricius 1775)	Tahy	1	0	0	0	0	0	1	0	0	prd
	<i>Tachyporus nitidulus</i> (Fabricius 1781)	Tani	127	1	55	2	15	10	34	2	8	prd
	<i>Tasgius pedator</i> (Gravenhorst 1802)	Tape	18	0	0	0	2	1	0	0	15	prd
	<i>Trogophloeus</i> sp.	Trsp	1	0	0	0	0	1	0	0	0	prd
	<i>Xantholinus elegans</i> (Olivier 1795)	Xael	19	1	10	2	3	1	0	2	0	prd
	<i>Xantholinus linearis</i> (Olivier 1795)	Xali	2	2	0	0	0	0	0	0	0	prd
Tenebrionidae	<i>Asida sericea</i> (Olivier 1795)	Asse	864	310	158	104	46	139	34	72	1	sap
	<i>Biopanes meridionalis</i> Mulsant 1854	Bime	71	2	3	1	41	15	3	5	1	sap
	<i>Omophlus lepturoides</i> (Fabricius 1787)	Omle	4	2	1	0	1	0	0	0	0	sap
	<i>Scaurus atratus</i> Fabricius 1775	Scat	20	11	4	0	1	3	1	0	0	sap
Abondance totale			7 533	1 290	1 110	792	1 424	823	572	782	746	
Richeesse totale			221	71	84	50	53	75	78	104	98	

# Apport des lombriciens à l'estimation des éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) des sols bordant l'oued Rhumel (Constantine)

## *Earthworms' assessment in soils traces metals (Cd, Cu, Pb and Zn) alongside the Rhumel wadi (Constantine)*

OUAHRANI G.<sup>1</sup>

GHERIBI-AOULMI Z.<sup>2</sup>

1. Laboratoire d'écologie. Faculté SNV.  
Université Mentouri Constantine. DZ  
ouahrani@ yahoo.fr

2. Laboratoire de mathématiques appliquées et modélisation.  
Faculté des sciences exactes.  
Université Mentouri Constantine. DZ  
gheribiz@ yahoo.fr

### Résumé

Les lombriciens nous permettent d'observer la biodisponibilité effective de la plupart des substances chimiques. Dans cet article, nous nous proposons donc d'évaluer, grâce aux lombriciens, le biorisque de 4 éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) au niveau des sols bordant l'oued Rhumel (Constantine) où 99 prises cotées (sol) ont été étudiées. L'analyse granulométrique a montré que 43 % des échantillons étudiés sont limono-sableux ; ce sont des sols poreux riches en calcaire, le pH est en moyenne alcalin, le C/N est relativement faible. La densité moyenne des vers de terre est de  $285,85 \pm 37,4$  ind./m<sup>2</sup> et leur biomasse moyenne est de  $228,59 \pm 27,29$  g/m<sup>2</sup>. Les teneurs totales en éléments traces dans le sol sont en moyenne de  $5,71 \pm 0,72$  ;  $8,07 \pm 1,69$  ;  $50,82 \pm 7,53$  et  $101,96 \pm 18,55$  ppm respectivement pour le Cd, Cu, Pb et Zn. Les teneurs dans les vers de terre analysés sont de  $15,38 \pm 1,72$  ;  $1,86 \pm 0,55$  ;  $24,46 \pm 3,57$  et  $565,39 \pm 8,39$  ppm respectivement pour le CdV, CuV, PbV et ZnV. Les équations de régression montrent une corrélation positive et significative entre les éléments traces dans le sol et les vers de terre. Les résultats de l'ANOVA montrent un effet station très significatif pour les 11 stations prospectées.  $Zn > Cd > Pb > Cu$  sont les séquences de bioaccumulation obtenues à travers cette étude. Par ailleurs, une analyse des corrélations canoniques (ACC) effectuée entre les variables (CdS, CuS, PbS, ZnS), caractérisant le sol et les variables (CdV, CuV, PbV et ZnV) caractérisant les vers de terre, a permis de confirmer l'importante bioconcentration des éléments traces par les lombriciens.

### Abstract

The lombricians as a major ecosystemic revolving plate allow observing the effective bioavailability of most chemical substances.

We propose to evaluate through lombricians, the bio-risk of 4 traces elements (Cd, Cu, Pb and Zn) on long of the "oued Rhumel" river banks (Constantine town), where 99 measured out soil samples were studied. The granulometric analysis showed that 43% of the studied samples are silty-sandy; they are porous soils rich in calcareous, with alkaline average pH, a relatively weak C/N.

The earthworm's density averages  $285,85 \pm 37,40$  ind/m<sup>2</sup> and their biomass  $228,59 \pm 27,29$  g/m<sup>2</sup>, on the studied transect. The total trace elements contents in the studied transect is on average  $5,71 \pm 0,72$ ;  $8,07 \pm 1,69$ ;  $50,82 \pm 7,53$  and  $101,96 \pm 18,55$  ppm respectively for Cd, Cu, Pb and Zn. In the analyzed earthworms, the biocontents are  $15,38 \pm 1,72$ ;  $1,86 \pm 0,55$ ;  $24,46 \pm 3,57$  and  $565,39 \pm 8,39$  ppm respectively for CdV, CuV, PbV and ZnV (V = earthworms). The regression equations show a positive and significant correlation between the traces elements in the soil and in the studied earthworms. The ANOVA results show a very significant station

**Mots clés :** lombriciens, Cd, Cu, Pb, Zn, sol, écotoxicologie, échantillonnage systématique, équations de régression, modèle d'ANOVA hiérarchique, analyse des corrélations canoniques (Acc).

**Keywords:** Earthworms, density, biomass, Cd, Cu, Pb, Zn, soil, metal pollution, ecotoxicology, systematic sampling, regression equations, hierarchical model, Canonical Correlation Analysis (CCA).

effect for the 11 prospected stations. The bioaccumulation sequences obtained for this study are as follow:  $Zn > Cd > Pb > Cu$ .

In addition, a canonical correlation analysis applied between the variables (CdS, CuS, PbS, ZnS) characterizing the soil, and the variables (CdV, CuV, PbV and ZnV) characterizing the earthworms, confirmed the important bioconcentration of the trace elements by the lombriciens.

## Introduction

Les lombriciens, en tant que première masse animale des milieux terrestres émergés et en tant que consommateurs de sol, peuvent à de nombreux égards contribuer à la surveillance des sols. Selon Sabine (1983), les lombriciens sont connus depuis longtemps comme des accumulateurs de certaines substances toxiques et en particulier les éléments traces, tels que Cd, Cr, Cu, Hg, Ni, Pb et Zn. Selon Gish et Christenen (1973), Van Hook (1974), Van Rhee (1977), Andersen (1980) et Eisackers (1983), les vers de terre peuvent être utilisés comme sentinelle des éléments traces qui contaminent le sol. Notons que les lombriciens présentent trois propriétés essentielles en écotoxicologie, d'après Bouché (1997) : 1) ils couvrent la gamme des toxiques. Ils incorporent, tous types de contaminant tels que les PCBs, PAHS, et les pesticides (Tarradellas *et al.* 1982). Même les génotoxiques, à effets cancérigènes et tératogènes, ont pu être observés directement comme adduits fixés sur l'ADN des lombriciens par Walsh *et al.* (1995) ; 2) ils permettent une comparaison standardisée. En effet, les lombriciens sont de composition globale et de densité constante. Les résultats qui s'y rapportent sont donc comparables entre eux (Bouché, 1996) et 3) ils indiquent le risque écotoxique. Les lombriciens sont faciles à séparer des substrats. Ils présentent l'avantage d'être à l'interface des échanges plantes, minéraux, micro-organismes et nécromasse, c'est-à-dire de l'essentiel des composants écosystémiques.

Dans le présent article, nous nous proposons donc d'évaluer par les lombriciens, le bio-risque de quatre éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) au niveau des sols des rives de l'oued Rhumel (Constantine). Pour cela, il nous semble intéressant d'étudier la nature des liaisons entre les teneurs en éléments traces dans les vers de terre et celles du sol, de classer les stations étudiées (supposées polluantes) et d'évaluer la bioaccumulation de ces éléments

traces par les vers de terre grâce à la technique de l'analyse des corrélations canoniques.

## Matériels et méthodes

### Choix des stations d'étude

L'étude écotoxicologique a porté sur 11 sites qui ont fourni 99 prises cotées (9 par station). Ces 11 stations sont réparties linéairement le long des bords de l'oued Rhumel d'Ouled Arama jusqu'à Aïn Kerma (figure 1). Ces stations sont réparties du sud-est au nord-est de la wilaya de Constantine le long de l'oued Rhumel. Elles débutent en amont de sa confluence avec l'oued Seguin (Telaghma) et se terminent en aval à Aïn Kerma (à l'entrée de la vallée de Tiddis). La distance prospectée est d'environ 50 km. Ces stations sont présentées en annexe.

### Plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage effectué est de type linéaire. En effet, les sites ou stations d'étude se situent le long des bordures de l'oued Rhumel depuis sa confluence avec l'oued Seguin

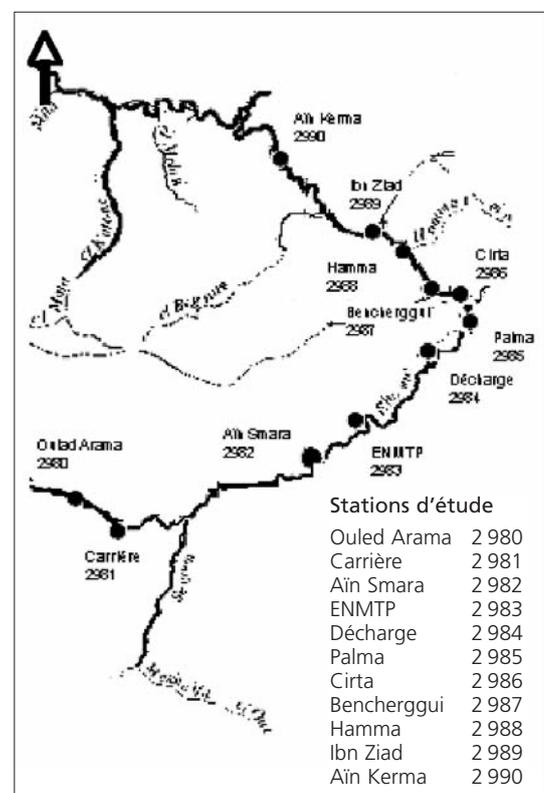


Figure 1 – Localisation des stations d'études (carte topographique de Constantine 1/20 000).

jusqu'à l'entrée de la vallée de Tiddis (Aïn Kerma) (figure 1).

Dans chaque station, nous avons opté pour un échantillonnage systématique. D'une part, nous avons déterminé 3 placettes : en amont de la source de pollution (A), en face de la source de pollution (B) et en aval (C) ; chaque placette est distante de 500 m l'une de l'autre. D'autre part, dans chaque placette (A, B, C), nous avons effectué 3 prises cotées (p001, p002 et p003). Chaque prise est distante de 250 m l'une de l'autre (figure 2). Chaque station, est prospectée sur une longueur de 2,5 km. Cette distance est supposée conserver une homogénéité relative de la zone d'étude.

## Travaux de terrain et de laboratoire

### Prélèvements des sols et des lombriciens

Chaque prise ou échantillon a un volume de  $25 \times 25 \times 25 \text{ cm}^3$ . Les sols sont prélevés à la bêche. Ils sont triés manuellement sur le terrain pour en extraire les lombriciens (Abdul Rida 1992).

### Prélèvement des prises de sols

Pour les analyses pédologiques, environ 1 kg de sol trié par échantillon est ramené au laboratoire. Les sols sont séchés à l'air, tamisés à 2 mm et conservés dans des sacs en polyéthylène étiquetés. Au laboratoire, des analyses ont été réalisées sur la partie dite « terre fine » : la granulométrie a été mesurée selon la méthode décrite par Aubert (1978), le calcaire total (%  $\text{CaCO}_3$ ) avec le calcimètre de Bernard, le pH dans une suspension sol/eau de 1/2,5, la matière organique (% MO) par la méthode Walkley et Black (Nelson *et al.* 1982), l'azote total (% N) par la méthode de Kjeldahl. Par ailleurs la porosité totale (% P) a été déterminée, sur sol non perturbé, par la

méthode de la motte enrobée de paraffine (Lopez-Assad 1987).

### Détermination des vers de terre et biométrie

Les vers de terre collectés sont aussitôt lavés à l'eau distillée, puis plongés quelques minutes dans de l'éthanol à 95 % afin de les tuer. Ils sont ensuite lavés rapidement à l'eau distillée et égouttés sur papier filtre puis mis dans des flacons de verre étiquetés (Abdul Rida 1992). La détermination des espèces a été faite par Qiu (1998) au laboratoire de zooécologie du sol de l'INRA à Montpellier.

L'abondance de chaque espèce a été déterminée par dénombrement des individus dans chaque prise et rapportée au  $\text{m}^2$ . La pesée des vers de terre frais a permis d'obtenir la biomasse vive, rapportée au  $\text{m}^2$  des différents plots.

### Analyse des éléments traces

#### Protocole d'analyse des sols

Nous avons utilisé la méthode à deux acides forts ( $\text{HNO}_3 + \text{HCl}$ ) pour avoir la teneur totale des éléments dans les sols (AFNOR 1984).

La minéralisation totale du sol est faite selon le mode opératoire suivant : dans un tube de minéralisation contenant 1 g de sol tamisé à 0,5 mm et séché à  $105^\circ\text{C}$ , on ajoute 5 ml  $\text{HNO}_3$  et l'ensemble est chauffé à  $160^\circ\text{C}$  pendant 5 heures. Après refroidissement, 5 ml  $\text{HCl}$  et 5 ml  $\text{HNO}_3$  sont alors ajoutés successivement. L'ensemble est à nouveau chauffé à  $160^\circ\text{C}$  pendant 5 heures et ajusté à 100 ml, avec l'eau distillée, après refroidissement. Les échantillons décantés pendant une nuit sont ensuite filtrés sur papier filtre et la solution est stockée pour analyse.

Le dosage est fait par spectrométrie d'absorption atomique (SAA) à flamme air-acétylène à l'aide d'un appareil Varian modèle SAA-600.



Figure 2 – Schéma du plan d'échantillonnage : représentation des placettes (A, B, C) et des 3 points (plots = prise = p) prélevés dans une station d'étude.

Figure 2 – Diagram of the sampling plan: representation of the small places (A, B, C) and of the 3 points (plots = p) taken out in a place.

Tableau 1 – Présentation des vers de terre analysés.

Espèces analysées	Catégorie écologique	Symbole
<i>Heraclescolex moebii moebii</i> (Michaelsen 1895)	anécique	Mm
<i>Heraclescolex moebii michaelsoni</i> (Qiu et Bouché 1998)	anécique	Hm
<i>Nicodrilus caliginosus meridionalis</i> (Bouché 1972)	anécique	Nm
<i>Octodrilus transpadanus transpadanus</i> (Rosa 1884)	anécique	Ot

### Protocole d'analyse des lombriciens

Pour chaque point, deux vers de terre ont été analysés, soit 198 individus au total. Les espèces analysées sont constituées de 92 individus appartenant à *Heraclescolex moebii moebii* (Michaelsen 1895); 14 individus appartenant à *Heraclescolex moebii michaelsoni* (Qiu et Bouché 1998); 29 *Nicodrilus caliginosus meridionalis* (Bouché 1972) et 63 *Octodrilus transpadanus transpadanus* (Rosa 1884). Notons que les quatre espèces appartiennent à la catégorie des anéciques (tableau 1); la plus fréquente est *H. moebii moebii* (tableau 2).

### Préparation des lombriciens

Pour éviter de fausser les résultats, les lombriciens sont débarrassés de la terre contenue dans leur tube digestif (endentère). Ils sont disséqués longitudinalement d'arrière en avant, lavés à l'eau distillée, égouttés sur papier filtre, pesés frais et desséchés à l'étuve pendant au moins 12 heures à 105 °C. Ils sont ensuite repesés légèrement chauds afin d'éviter leur réhydratation (Abdul Rida 1992).

### Minéralisation des lombriciens

La minéralisation est réalisée par addition de 5 ml HNO<sub>3</sub> concentré pour 100 mg de masse sèche de lombriciens (Abdul Rida 1992). Les tubes contenant les lombriciens et l'acide sont bouchés puis placés à l'étuve à 70 °C pendant 24 heures. Après minéralisation, les solutions sont diluées à l'eau distillée dans des fioles jaugées, de telle sorte qu'on obtienne un rapport en acide de 10 %. Les échantillons sont ensuite filtrés sur papier filtre et la solution est stockée pour analyse.

Afin de parler de bioaccumulation des métaux lourds étudiés (Cd, Cu, Pb et Zn) par les lombriciens analysés, nous avons utilisé le « facteur de concentration (Fc) » désigné par Stafford *et al.* (1986 in Sedki *et al.* 1994), comme étant le rapport de l'élément métallique considéré dans le ver de terre (ETM V) et dans le sol (ETM S)

$$Fc = \frac{ETM(V)}{ETM(S)}$$

Tableau 2 – Présence/absence des espèces analysées dans les sites d'échantillonnage.

1 = présence; 0 = absence

Taxons	Hm	Mm	Nm	Ot
<b>Places</b>				
2980	1	1	1	1
2981	1	1	1	1
2982	1	1	0	1
2983	1	1	0	1
2984	0	1	1	1
2985	1	1	0	1
2986	0	1	1	1
2987	0	1	1	1
2988	0	1	1	1
2989	0	1	1	1
2990	0	1	1	0

## Méthodes statistiques

Afin d'étudier l'effet intra et interstation, selon la teneur en Cd, Cu, Pb et Zn, nous avons appliqué les techniques de l'analyse de la variance (ANOVA) aux données recueillies à partir de notre plan d'échantillonnage (figure 2), et qui consistent en particulier à comparer la valeur du rapport  $F_{obs}$  (carré moyen du facteur au carré moyen résiduel) au fractile de la loi de Fischer-Snedecor  $F_{1,1}$ . Le modèle associé est hiérarchique à un facteur fixe. Soit :

$$Y_{spr} = \mu + \alpha_s + \beta_{s/p} + \varepsilon_{spr}$$

où  $\mu$  = effet moyen ; $\alpha_s$  = effet station ; $\beta_{s/p}$  = facteur position hiérarchique par rapport à la station ; $\varepsilon_{spr}$  = erreur résiduelle.

Pour vérifier le comportement des 4 espèces analysées vis-à-vis des éléments traces étudiés, une ANOVA à 1 facteur (espèce) a été réalisée.

$$Y_{er} = \mu + \alpha_e + \varepsilon_{er}$$

où  $\mu$  = effet moyen ; $\alpha_e$  = effet espèce ; $\varepsilon_{er}$  = erreur résiduelle.

Par ailleurs, une analyse des corrélations canonique (ACC) a été effectuée afin de déterminer l'intensité de liaison entre les teneurs

totales dans le sol (CdS, CuS, PbS et ZnS) et les bioteneurs dans les vers de terre analysés (CdV, CuV, PbV et ZnV). En effet, les tests de Wilk's (tests sur les racines résiduelles) permettent de déterminer quelles corrélations canoniques sont significatives.

Les calculs statistiques ont été effectués en utilisant le logiciel Statistica version 6.

## Résultats

Les statistiques élémentaires des variables physico-chimiques (% P, pH, % MO, C/N, et % CaCO<sub>3</sub>, densité et biomasse des vers de terre) pour les 99 prises étudiées sont résumées dans le tableau 3. Ainsi, concernant la porosité totale (% P) la moyenne est de 51,0 ± 2,67 %, le maximum est de 80,0 % (2981) et le minimum est de 27 % (2988). Pour le % CaCO<sub>3</sub>, la moyenne est de 36,43 ± 2,39 %, le maximum est de 63 % (2981) et le minimum de 19 % (2990). La moyenne du pH est de 7,6 ± 0,043, le maximum et le minimum sont respectivement de 8,4 et de 6,78. La moyenne pour % MO est de 2,1 ± 0,16 %, le maximum est de 4,4 % (2986), le minimum est de 0,3 % (2981). En ce qui concerne le rapport C/N, le

tableau 3 montre que la moyenne pour les 99 plots est de 7,15 ± 3,43, le maximum est de 19,82 et le minimum est de 1,20. La densité moyenne est de 286 ± 37 ind./m<sup>2</sup>, le maximum est de 1 408 (2981), le minimum de 32 ind./m<sup>2</sup> (2982). Concernant la biomasse du peuplement lombricien, la moyenne est de 229 ± 30 g/m<sup>2</sup>, le maximum est de 895 g/m<sup>2</sup> (2987) et le minimum de 30 g/m<sup>2</sup> (2990).

La texture des sols a été étudiée en déterminant les fractions granulométriques : argile (% A), limon fin (% Lf), limon grossier (% Lg), sable fin (% Sf) et sable grossier (% Sg). Leur projection sur le triangle textural nous a permis de déterminer sept classes texturales. 43 % des sols étudiés ont une texture limono-sableuse (LS) (figure 3).

Le tableau 4 donne les statistiques élémentaires pour Cd, Cu, Pb et Zn dans les 2 compartiments étudiés et révèle que la bioteneur en ZnV et CdV est plus élevée que la teneur dans les sols ZnS et CdS. Par ailleurs, le tableau 5 indique que la bioteneur en CdV, CuV, PbV et ZnV dans les espèces analysées sont différentes d'une espèce à l'autre. Ainsi le CdV chez *H. moebii moebii* (Mm) est plus élevé que chez *N. caliginosus meridionalis* (Nm) ; il est respectivement de 108,81 ± 35,82

Tableau 3 – Moyenne ± intervalle de confiance à 95 % (% intervalle de confiance) des principales propriétés du sol des stations étudiées et leurs valeurs extrêmes entre parenthèses.

Stations	% P	pH	% MO	C/N	% CaCO <sub>3</sub>	Densité (ind./m <sup>2</sup> )	Biomasse (g/m <sup>2</sup> )
2980	61,9 ± 0,5 [60,1-62,3]	7,6 ± 0,2 [7,3-7,9]	1,5 ± 0,2 [1,1-1,9]	5,1 ± 1,3 [3,2-7,7]	45,0 ± 2,4 [41,0-51,4]	254 ± 104 [96-464]	253 ± 114 [94-499]
2981	64,9 ± 5,5 [60,4-79,6]	7,7 ± 0,2 [7,5-8,4]	1,8 ± 0,6 [0,3-3,1]	8,1 ± 2,9 [1,7-14,0]	56,7 ± 4,0 [48,5-63,0]	398 ± 296 [134-1 408]	215 ± 53 [100-339,77]
2982	61,59 ± 2,48 [57,35-62,64]	7,59 ± 0,19 [7,46-7,84]	1,82 ± 1,11 [0,82-3,32]	9,03 ± 5,46 [6,00-17,55]	39,73 ± 8,80 [25,40-44,60]	334 ± 191 [32-704]	133 ± 78 [43-337]
2983	62,07 ± 0,50 [61,5-63,77]	7,61 ± 0,2 [7,36-8,12]	2,59 ± 0,47 [1,75-3,75]	10,06 ± 0,39 [5,03-19,82]	40,2 ± 3,4 [33,4-49,4]	288 ± 94 [128-480]	229 ± 111 [77-539]
2984	62 ± 0,21 [62,26-61,5]	7,69 ± 0,23 [8,38-7,41]	1,71 ± 0,23 [2,31-1,25]	7,98 ± 3,28 [16,33-1,2]	45,66 ± 3,11 [51,8-39,0]	187 ± 48 [112-288]	162 ± 24 [126-226]
2985	62,43 ± 0,42 [61,66-63,32]	7,38 ± 0,21 [6,98-7,91]	1,25 ± 0,36 [0,62-1,94]	5,7 ± 1,57 [2,12-8,91]	46,87 ± 5,65 [35,4-57,8]	231 ± 105 [80-448]	137 ± 54 [67-268]
2986	37,99 ± 3,26 [33,94-47,17]	7,65 ± 0,14 [7,42-8,02]	2,63 ± 0,73 [1,65-4,43]	6,19 ± 1,98 [3,08-10,63]	27,93 ± 6,17 [20-42,8]	375 ± 59 [224-480]	392 ± 83 [270-552]
2987	37,69 ± 1,73 [34,28-40,04]	7,59 ± 0,09 [7,43-7,76]	2,45 ± 0,63 [1,06-3,61]	7,45 ± 2,49 [3,84-13,07]	25,13 ± 2,5 [19,00-30,2]	320 ± 119 [80-592]	374 ± 158 [201-895]
2988	33,89 ± 6,13 [27,22-53,54]	7,59 ± 0,16 [7,36-7,91]	2,28 ± 0,46 [1,58-3,36]	5,86 ± 1,35 [4,31-10,25]	23,55 ± 2,25 [20,00-28,00]	393 ± 154 [160-800]	234 ± 56 [145-361]
2989	39,98 ± 5,29 [30,75-52,67]	7,59 ± 0,11 [7,36-7,86]	2,48 ± 0,8 [1,38-4,27]	6,62 ± 0,29 [4,73-13,75]	24,31 ± 2,1 [19,00-27,20]	226 ± 44 [144-336]	271 ± 65 [120-377]
2990	36,26 ± 3,59 [28,6-43,4]	7,59 ± 0,09 [7,37-7,73]	2,56 ± 0,62 [1,12-3,73]	6,50 ± 1,62 [4,05-9,94]	25,68 ± 3,45 [19,00-33,00]	139 ± 63 [64-288]	114 ± 39 [30-168]
11 stations	50,97 ± 2,67 [27,22-79,62]	7,59 ± 0,043 [6,98-8,4]	2,10 ± 0,16 [0,25-4,43]	7,15 ± 0,68 [1,2-19,81]	36,43 ± 2,39 [19-63]	286 ± 37 [32-1 408]	229 ± 27 [30-895]

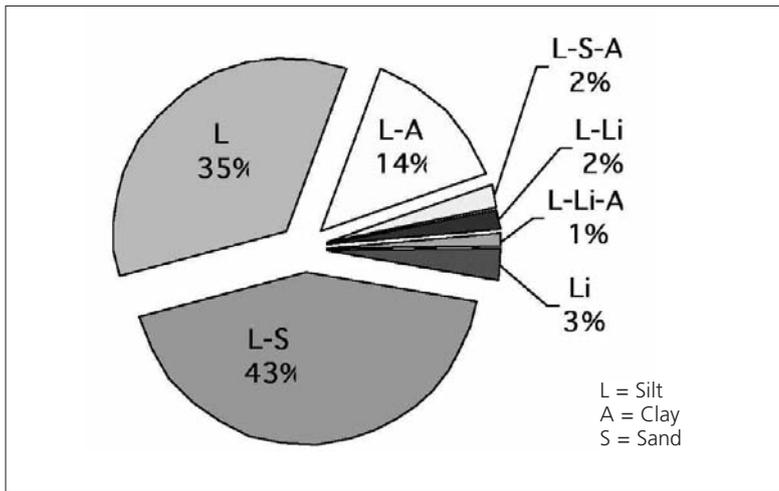


Figure 3 – Répartition des classes texturales (%).  
Figure 3 – The textured class distribution (%).

et de  $72,11 \pm 30,06$  ppm. Il est à noter que la biomasse sèche (g) de *Mm* est moindre que celle de *Nm*. Par ailleurs, les résultats de l'ANOVA à 1 facteur (tableau 6) indiquent un comportement différent des espèces analysées.

En outre, l'étude des relations entre les bioteneurs lombriciens (V) et les teneurs totales dans le sol (S) des 4 éléments traces (figure 4), montre que le CdV est lié linéairement au CdS

$$CdV = 11,90 + 0,67 CdS; r^2 = 0,68, p < 0,05$$

Il en est de même pour PbS/PbV

$$PbV = 6,05 + 0,36 x PbS; r = 0,76, p < 0,01$$

Quant à la relation CuV/CuS, l'étude des résidus a montré que le meilleur ajustement se fait selon le modèle

$$LnCuV = 0,14 x CuS - 1,56; r^2 = 0,66, p < 0,01$$

En outre, concernant la relation entre la bioteneur ZnV/ZnS (figure 4 : d), l'étude du nuage des points, montre que l'ajustement est linéaire avec un point de rupture autour de la teneur totale de 250 ppm ZnS :

- $ZnS \leq 250$ ;  $ZnV = 30,15 + 6,06 x ZnS$ ;  $r^2 = 0,79, p < 0,01$ ;

- $ZnS > 250$ ;  $ZnV = 1492,45 - 1,50 x ZnS$ ;  $r^2 = 0,11, p = 0,39$ .

Les résultats de l'ANOVA sur les variables Cd, Cu, Pb et Zn dans le sol (S) et les vers de terre analysés (V) sont résumés dans le tableau 7. Il en ressort un effet station pour tous les éléments étudiés et quel que soit le compartiment (sol et vers de terre). En revanche pour l'effet intrastation (position = A, B, C), la différence n'est significative que pour CdS CdV, PbS, ZnS et ZnV.

L'examen de la figure 6, représentant les rapports de concentration entre les bioteneurs totales dans les vers de terre analysés (V) et les teneurs totales dans le sol (S), montre que les Fc pour le Cd et le Zn sont supérieurs à 1 ; par contre les Fc pour le Cu et le Pb sont inférieurs à 1.

Les résultats de l'ACC (tableau 8), notamment les tests de Wilk's (tests sur les racines résiduelles), indiquent que les trois premiers couples canoniques sont à retenir et que les

Tableau 4 – Moyenne  $\pm$  intervalle de confiance à 95 % (% intervalle de confiance) des teneurs en éléments traces ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) dans les sols et les vers de terre analysés des 11 stations étudiées et leurs valeurs extrêmes entre parenthèses.

	CdS	CuS	PbS	ZnS	CdV	CuV	PbV	ZnV
11 stations	$5,72 \pm 0,72$ [0,59-14,85]	$8,07 \pm 1,69$ [Nd-36,00]	$50,82 \pm 7,53$ [9,72-166,20]	$101,96 \pm 18,55$ [5,14-538,1]	$15,38 \pm 1,72$ [2,45-40,46]	$1,86 \pm 0,55$ [Nd-18,00]	$24,47 \pm 3,57$ [1-89,00]	$565,39 \pm 8,39$ [39-1303,9]

S = sol ; V = ver de terre ; Cd = cadmium ; Cu = cuivre ; Pb = plomb ; Zn = zinc.

Tableau 5 – Moyennes biomasse sèche (g), bioteneurs ( $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ) du Cd, Cu, Pb et Zn et facteur de bioconcentration (Fc) dans les différentes espèces de vers de terre (V) analysées, avec les limites de confiance à 95 % et les valeurs extrêmes entre parenthèses.

	Ps (g)	CdV	CuV	PbV	ZnV	FcCd	FcZn	FcPb	FcCu
<i>Mm</i>	$0,14 \pm 0,02$ [0,01-0,662]	$108,81 \pm 35,82$ [3,44-1071]	$1,54 \pm 0,5$ [nd-10]	$22,42 \pm 4,27$ [0,7-85]	$457,38 \pm 92,09$ [29,4-1507,7]	$28,87 \pm 9,57$ [0,45-212,5]	$7,73 \pm 0,5$ [2-15]	$0,47 \pm 0,07$ [nd-1,62]	$0,25 \pm 0,05$ [nd-1,25]
<i>Nm</i>	$0,27 \pm 0,1$ [0,06-0,99]	$16,78 \pm 3,62$ [3,85-36,32]	$1,89 \pm 0,98$ [nd-9,00]	$29,22 \pm 11,12$ [2,00-101,00]	$898,4 \pm 164,44$ [33,10-1865,30]	$2,86 \pm 0,84$ [10-1865]	$7,46 \pm 1,13$ [1,9-13,1]	$0,49 \pm 0,14$ [0,1-1,36]	$0,15 \pm 0,07$ [nd-0,5]
<i>Ot</i>	$0,21 \pm 0,043$ [0,01-0,73]	$72,11 \pm 30,06$ [nd-677]	$1,22 \pm 0,57$ [nd-10]	$21,96 \pm 4,85$ [2-109]	$749,18 \pm 149,59$ [25,5-2344,1]	$16,39 \pm 7,43$ [nd-135,4]	$9,34 \pm 1,1$ [1,5-33]	$0,55 \pm 0,07$ [0,03-1,2]	$0,15 \pm 0,05$ [nd-0,71]
<i>Hm</i>	$0,13 \pm 0,03$ [0,034-0,229]	$10,19 \pm 4,65$ [3,55-27,428]	$0,45 \pm 0,53$ [nd-3]	$25,41 \pm 18,04$ [1-100]	$266,92 \pm 185,69$ [23,5-933,7]	$4,00 \pm 2,01$ [0,64-9,68]	$7,95 \pm 2,25$ [2-14]	$0,56 \pm 0,31$ [0,03-1,4]	$0,15 \pm 0,22$ [nd-1,25]

Ps = biomasse sèche (g) ; Fc = facteur de concentration ; *Mm* = *Heraclescolex moebii moebii* ; *Hm* = *Heraclescolex moebii michaelsoni* ; *Nm* = *Nicodrilus caliginosus meridionalis* et *Ot* = *Octodrilus transpadanus transpadanus* ; nd = non détectable.

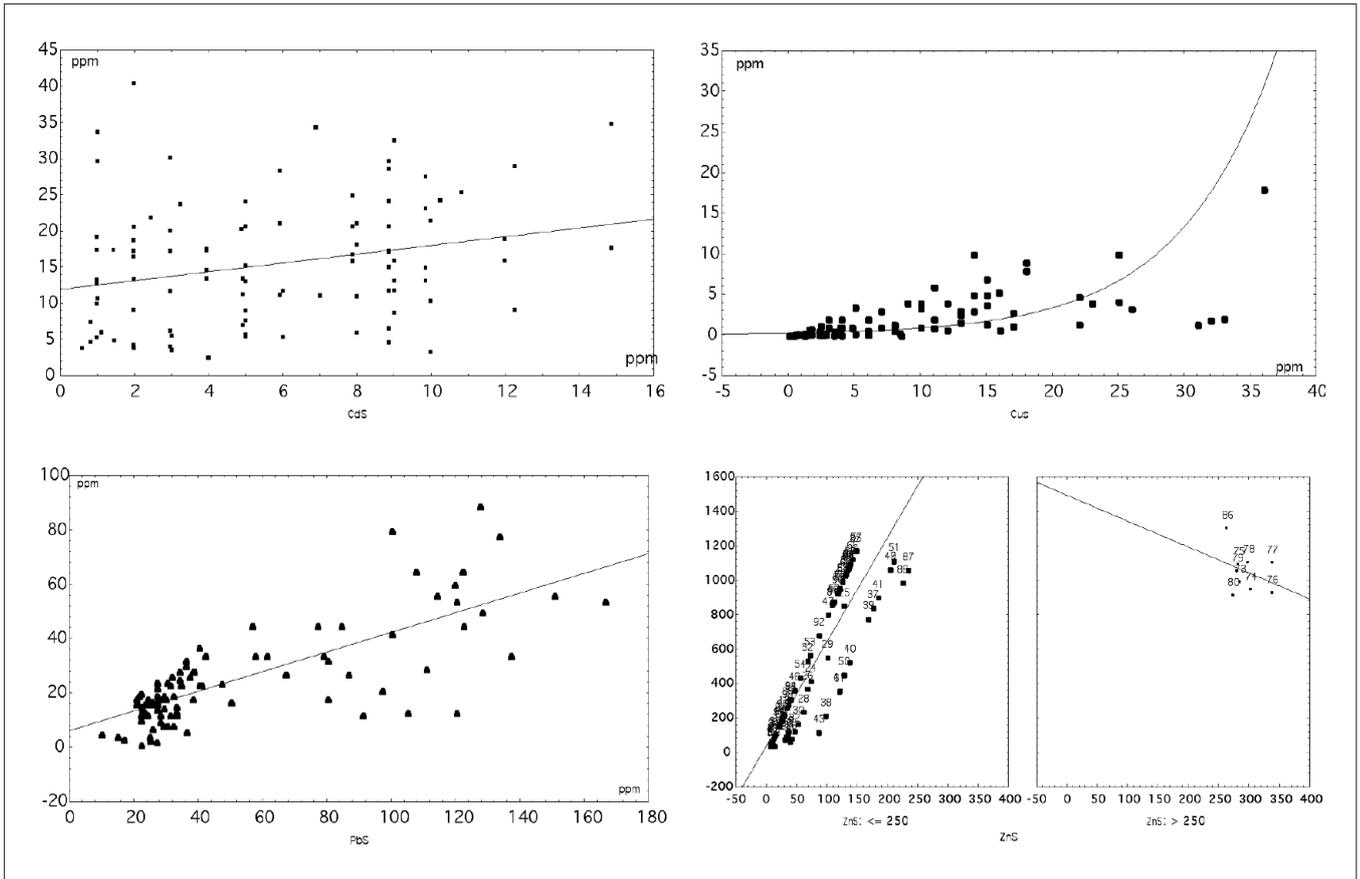


Figure 4 – Évolution des moyennes des teneurs totales dans le sol (S) et bioteneurs dans les lombriciens (V) (ppm) en Cd (a), Cu (b), Pb (c) et Zn (d) dans les 11 stations étudiées.

Figure 4 – Evolution of the averages of the total contents in the soil (S) and biocontent in the lombricians (V) (ppm) of Cd (a), Cu (b), Pb (c) and Zn (d) in the 11 studied stations.

Tableau 6 – Résultats de l'analyse de la variance (1 facteur : espèce) sur les bioteneurs Cd, Pb, Zn et poids sec (g) des espèces analysées.

Table 6 – The variance analysis results (1 factor : species) on Cd, Pb, Zn and dry weight (g) of the species analyzed.

Source de variation	ddl	F <sub>obs</sub>				F <sub>t</sub>
		Cd	Pb	Zn	Ps (g)	
Espèces	3	4,60*	1,60	11,00*	6,50*	F <sub>t</sub> (0,01, 3, 194) ~ 3,89
Erreur	194					
Total	197					

F<sub>obs</sub> = valeur du test de Fisher observée; F<sub>t</sub> = valeur du test tabulé au seuil α = 1 %.  
 \* MANQUE DU TEXTE (explication de «\*» pour certains résultats)

Tableau 7 – Résultats de l'analyse de la variance sur les variables Cd, Cu, Pb et Zn dans le sol (S) et les vers de terre (V).

Table 7 – The variance analysis results on variables Cd, Cu, Pb et Zn in soil (S) and worms (V).

Source de variation	d.d.l	F <sub>obs</sub>								F <sub>t</sub>
		CdS	CuS	PbS	ZnS	CdV	CuV	PbV	ZnV	
Station	10	14,62*	8,51*	3,396*	38,36*	3,365*	3,929*	2,105*	42,03*	F <sub>t</sub> (0,05, 10, 66) ~ 1,96
Position	22	2,38*	1,178	1,706*	3,76*	2,147*	0,881	1,28	3,13*	F <sub>t</sub> (0,05, 22, 66) ~ 1,66
Erreur	66									
Total	98									

F<sub>obs</sub> = valeur du test de Fisher observée; F<sub>t</sub> = valeur du test tabulé au seuil α = 5 %.  
 \* MANQUE DU TEXTE (explication de «\*» pour certains résultats)

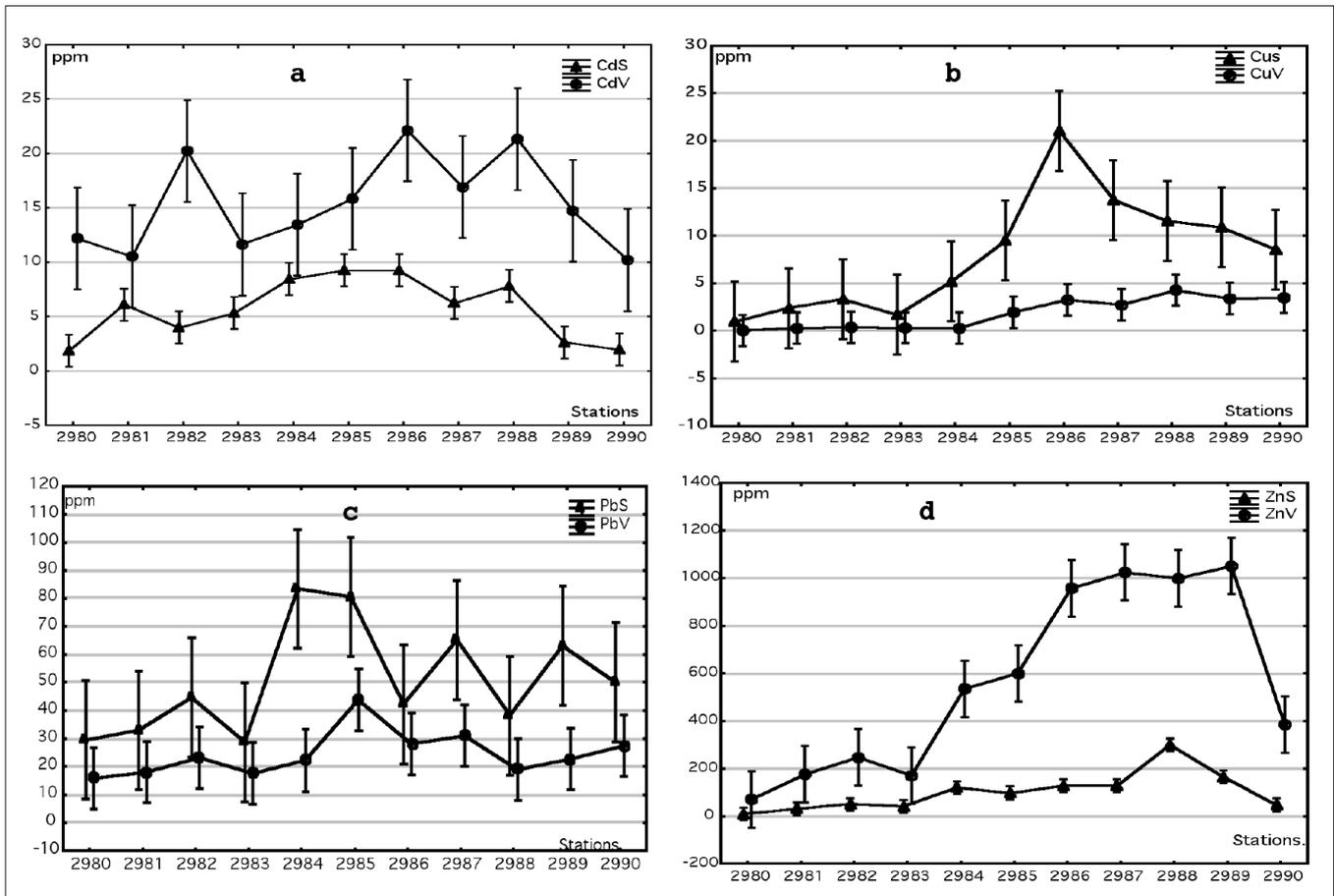


Figure 5 – Courbes de régressions entre les bioteneurs lombriciennes (V) et les teneurs des sols : (a) CdV/CdS ; (b) CuV/CuS ; (c) PbV/PbS ; (d) ZnV/ZnS.

Figure 5 – Curves of regressions between the lombric biocontents (V) and the soils contents : CdV/CdS (a) ; CuV/CuS (b) ; PbV/PbS (c) ; ZnV/ZnS (d).

coefficients de corrélation canoniques sont très significatifs. En effet le premier couple canonique voisin de (CuS + ZnS, CuV + ZnV) est de corrélation canonique maximum (0,88). Le deuxième couple voisin de (PbS, PbV) tend à prouver que le PbS est corrélé significativement avec le PbV. Enfin, le troisième couple canonique de corrélation égale à 0,50, qui lie le CdS et le CdV de manière moindre, représente le Cd.

Tableau 8 – Test Chi (tests des racines résiduelles).  
Table 8 – Test Chi (tests of the residual roots).

	R	R <sup>2</sup>	Chi	dl	p
0	0,88	0,77	244,55	16	0,000000
1	0,74	0,55	105,20	9	0,000000
2	0,50	0,25	29,94	4	0,000005
3	0,17	0,03	2,92	1	0,087378

R = coefficient de corrélation canonique ;  
Chi = test du  $\chi^2$  ; dl = degrés de liberté ; p = la p-value.

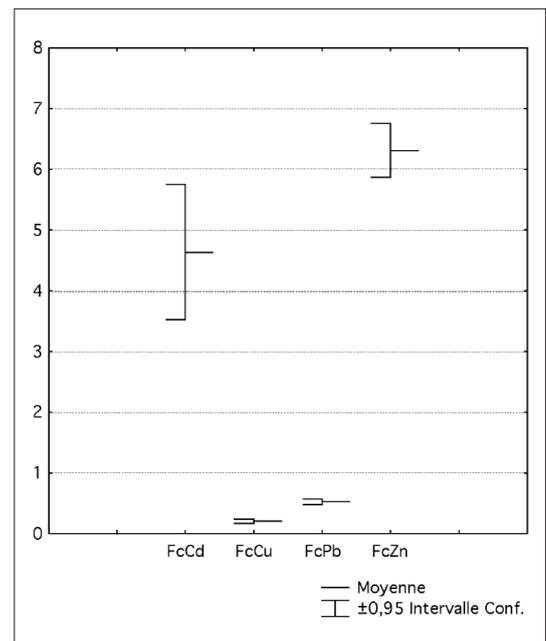


Figure 6 – Moyenne et limite de l'intervalle de confiance à 95 % pour les rapports de concentration bioteneur lombricenne / teneur totale du sol Fc Cd, Cu, Pb et Zn.

## Discussion

### Caractéristiques des variables biophysico-chimiques des sols

La texture des sols étudiés (figure 3) est à 43 % limono-sableuse. En moyenne la porosité totale est élevée (> 60 %) (tableau 3). Ces sols sont classés comme des sols poreux (Baize et Jabiol 1995). Malgré la disparité des taux obtenus au niveau des échantillons ou des stations d'étude (tableau 3), la zone reste calcaire du fait de l'origine calcaire de la roche mère de cette région (Mebarki 1984). Ce taux élevé de calcaire peut expliquer, en outre, le pH légèrement alcalin (Anonyme, 1987) (tableau 3) et la porosité élevée (Duthil, 1971). Nous pouvons considérer (tableau 3) qu'en moyenne les sols sont minéralisés à faible taux de matière organique (Anonyme 1987). En effet, les prises étudiées se localisent à environ 50 cm de l'oued, d'où leurs sols sont souvent lessivés et les détritiques emportés par le flux d'eau.

L'étude de l'état du peuplement lombricien a montré que la densité est moyenne (tableau 3) et la biomasse est estimée à 229 g/m<sup>2</sup> soit 2 t de lombriciens à l'hectare, ce qui représente une masse vive très élevée (Bouché 1975).

La teneur moyenne dans le sol du CdS est de  $5,71 \pm 0,72$  ppm (tableau 4). Ainsi, les sols sont considérés comme intoxiqués et impropres aux cultures. Pour le plomb, la teneur est alarmante (UNEP 1994). Par contre, le Cu et le Zn ne semblent pas contaminants (Cottonie 1983 ; Baize 2001).

Les bioteneurs moyennes de CdV, CuV, PbV et ZnV sont respectivement de  $15,38 \pm 1,72$  ;  $1,86 \pm 0,55$  ;  $24,46 \pm 3,57$  et  $565,39 \pm 8,39$  ppm (tableau 4). Les teneurs sont surtout élevées pour le Cd et le Zn. Les bioteneurs des éléments traces dans les vers de terre donnent une indication de la fraction biologiquement circulante de ces éléments et par conséquent de la quantité qui rentre dans la chaîne alimentaire (Abdul Rida 1992 ; Abdul Rida et Bouché 1995). Les concentrations des vers de terre en éléments métalliques reflètent en partie les teneurs et/ou niveau de contamination des sols en ces éléments. Ainsi, ils peuvent être utilisés comme des indicateurs de la biodisponibilité (Bamgbose 2000). Toutefois une bioteneur faible ne signifie pas un risque écologique négligeable, en effet même si la teneur en plomb dans le sol est élevée (tableau 4), le danger existe mais le risque de

transfert reste faible. Par ailleurs, il apparaît que les taxons étudiés n'ont pas le même comportement vis-à-vis des éléments traces (tableau 5), les résultats de l'ANOVA à 1 facteur (tableau 6) confirment que les espèces accumulent différemment (Gish *et al.* 1973 ; Ireland 1983 ; Ma *et al.* 1983 ; Morgan *et al.* 1991 et 1993 ; Abdul Rida 1992 et 1996a ; Marinussen 1997).

### Interactions entre bioteneurs dans les vers de terre et les teneurs dans le sol

Le fait que les régressions soient effectuées, sur l'ensemble des espèces confondues, limite notre interprétation. Toutefois, l'examen des courbes de régression des éléments traces montre que la bioteneur en cadmium CdV n'est expliquée qu'à 7 % par les teneurs dans les sols CdS (figure 4a), bien que la liaison soit positive et significative entre le CdV et le CdS ( $r = 0,255$ ,  $p < 0,05$ ). Ainsi, plusieurs études ont montré l'influence des facteurs édaphiques sur les teneurs lombriciennes en éléments traces métalliques tels que le calcium et la matière organique (Ma 1982 ; Abdul Rida 1992 ; Marinussen 1997 ; Bamgbose *et al.* 2000). La variation expliquée par la teneur en cuivre dans le sol est de 44 % (figure 4b). Vu la nature de la relation entre CuV/CuS, il semble que les vers de terre assimilent assez bien cet élément, en effet, les bioteneurs en CuV augmentent d'une manière très significative. Par ailleurs, la bioteneur du Pb dans les vers de terre (V) est corrélée linéairement à la présence du Pb dans le sol (S) ; le coefficient de variation est alors de 58 % (figure 4c). Pour ce qui est du zinc, il semble que jusqu'à une certaine teneur (250 ppm), l'ajustement est franchement linéaire ( $r = 0,89$ ,  $p < 0,01$ ). Ainsi, Van Hook (1974) affirme que les lombriciens concentrent le Zn jusqu'à huit fois la teneur dans le sol. Toutefois (figure 4d), au-delà de 250 ppm la tendance décroissante de la droite pourrait être due à la population juvénile analysée.

Concernant le classement des stations d'étude, il en ressort un effet station pour tous les éléments étudiés et quel que soit le compartiment (sol et vers de terre). En revanche, pour l'effet intrastation (position = A, B, C) la différence n'est significative que pour le CdS, CdV, PbS, ZnS et ZnV (tableau 4). Nous pouvons observer que les stations en aval (décharge, Palma, Cirta, Bencheroggi, Ham-

ma et Ibn Ziad) paraissent plus « contaminées » que celles de l'amont, soit O. Arama, Carrière et l'ENMTP à l'exception de Aïn Kerma (figure 5). Ceci peut être expliqué par le fait que certaines stations étudiées soient localisées dans des zones fortement industrialisées telles que Palma et Cirta (zone industrielle de Constantine).

Pour les rapports de bioaccumulation, plusieurs auteurs utilisent un rapport de concentration de ces éléments : bioteneur du ver/teneur du sol (Gish et Christenen 1973 ; Van Hook 1974 ; Ireland 1983 ; Sedki *et al.* 1994). Ce rapport de concentration peut nous renseigner sur la capacité d'un ver de terre à bioconcentrer certains éléments par rapport à d'autres dans un sol donné et par conséquent sur le niveau de contamination. Ainsi pour les stations d'étude de l'oued Rhumel, les lombriciens semblent assimiler les éléments métalliques du sol selon la séquence des rapports d'accumulation suivante :

$$\text{Zn} > \text{Cd} > \text{Pb} > \text{Cu}$$

Cette séquence de bioaccumulation des éléments traces par les vers de terre a été obtenue aussi par de nombreux auteurs (Van Hook 1974 ; Beyer *et al.* 1982 ; Ma 1982 ; Abdul Rida 1992 ; Sedki *et al.* 1994 ; Spurgeon and Hopkins 1996 ; Emmerling *et al.* 1997).

Nous constatons (figure 6) les grandes différences entre les valeurs minimales et maximales du rapport d'accumulation pour les éléments étudiés, en particulier le Cd qui varie de 0,33 à 34. Cette grande variabilité a été constatée dans les sols contaminés ou non (Andersen 1979 ; Ja, 1979 ; Beyer *et al.* 1982 ; Abdul Rida 1992 ; Neuhauser *et al.* 1995 ; Marinussen 1997 ; Sample *et al.* 1998).

En outre, la bioconcentration des éléments traces métalliques varie selon l'espèce lombricienne (tableaux 5 et 6), sa catégorie écologique, la saison, les propriétés physico-chimiques des sols, de l'élément et l'interaction avec les autres métaux (Gish *et al.* 1973 ; Ireland 1983 ; Ma *et al.* 1983 ; Morgan *et al.* 1991 et 1993 ; Abdul Rida 1992 et 1996a ; Marinussen 1997).

La comparaison des Fc montre que les vers de terre semblent réagir différemment vis-à-vis des teneurs totales métalliques dans le sol (tableau 5) ; ce qui donne les séquences suivantes :

<i>O. transpadanus</i>	<b>Cd &gt; Zn &gt; Pb &gt; Cu</b>
<i>H. moebi moebii</i>	<b>Cd &gt; Zn &gt; Pb &gt; Cu</b>
<i>H. michaelseni</i>	<b>Zn &gt; Cd &gt; Pb &gt; Cu</b>
<i>N. meridionalis</i>	<b>Zn &gt; Cd &gt; Pb &gt; Cu</b>

Les résultats de l'analyse canonique (tableau 8) nous permettent de confirmer la bioconcentration des éléments traces par les vers de terre.

## Conclusion

Les résultats obtenus pour les sols des berges de l'oued Rhumel en amont de sa confluence avec l'oued Seguin et se terminant en aval à Aïn Kerma ont montré qu'en moyenne les sols bordant l'oued Rhumel sont classés comme poreux (P % > 30 %). Le pH est légèrement alcalin ( $7,6 \pm 0,22$ ) et la zone d'étude est calcaire ( $6 \pm 12$  %  $\text{CaCO}_3$ ). Les sols ont un taux de matière organique (% MO) normal (compris entre 1,5 et 2,5 %), présentent une richesse en % N ( $0,18 \pm 0,08$  %) et un rapport C/N moyen ( $7 \pm 3$ ). Quant à la texture des sols, elle est de nature limono-sableuse (LS).

Par ailleurs, il en ressort que la densité moyenne des lombriciens est de  $286 \pm 188$  ind./m<sup>2</sup> et la biomasse est de  $229 \pm 137$  g/m<sup>2</sup>, ce qui représente 2 tonnes de lombriciens à l'hectare et indique une biomasse très élevée dans les sols des rives de l'oued Rhumel.

Les résultats obtenus pour les éléments traces montrent l'état critique des stations étudiées, notamment celles qui sont situées près de la ville. Cette situation préoccupante de la contamination relative aux sols des rives de l'oued Rhumel de la région de Constantine a et aura certainement de graves conséquences écologiques.

Les lombriciens ont confirmé encore leur capacité de jouer le rôle de bio-indicateurs des substances dans le sol.

Ainsi, l'apport des lombriciens nous a permis d'établir un premier diagnostic du niveau de contamination de la portion sud de l'oued Rhumel et devrait s'étendre à l'ensemble du bassin versant.

## Bibliographie

- Abdul Rida A.M.M., 1992. Biosurveillance de la contamination du sol : Apport de l'étude des lombriciens à l'évaluation des risques liés aux éléments traces. *Document pédozoologique*, Montpellier, INRA, Laboratoire de zooécologie du sol, 233 p.
- Abdul Rida A.M.M., 1996a. Concentrations et croissance des lombriciens et des plantes dans des sols contaminés ou non par Ca, Cu, Ni, Pb et Zn : Interactions sol-lombricien. *Soil Biol. Biochem.*, 28, 1029-1035.

- Abdul Rida A.M.M. & Bouché M.B., 1995. Earthworm contribution to ecotoxicological assessments. *Acta Zool. Fennica*, 196, 307-310.
- AFNOR, 1984. Sols, sédiments, matières fertilisantes, support de culture. Préparation de l'échantillon pour la détermination d'éléments métalliques traces. Norme X31-150, 1-5.
- Andersen C., 1979. Cadmium, lead and calcium content, number and biomass, in earthworms (*Lumbricidae*) from sewage sludge treated soil. *Pedobiologia*, 19, 309-319.
- Andersen C., 1980. Lead and cadmium content in earthworms (*Lumbricidae*) from sewage sludge amended arable soil. In Dindal D.L. (ed.), *Soil Biology as related to land use practices*. Proc. VII Int. Soil Zool. Coll. of the Int. Soc. Soil Sci., Syracuse (NY), 29 July-3 August, 1979, 148-156.
- Anonyme, 1987. Société auxiliaire pour le développement et l'étude de la fertilité (SADEF), *Interprétation des analyses de terre*. 3<sup>e</sup> édition. Ed. SCPA, 25 p.
- Aubert G., 1978. *Méthodes d'analyses des sols*. Marseille, Centre de documentation pédagogique, 191 p.
- Baize D. & Jabiol B., 1995. *Guide pour la description des sols*. Paris, INRA, 375 p.
- Baize D., 2001. Teneurs totales en « métaux lourds » dans les sols français résultats généraux du programme ASPITET. *Le courrier de l'environnement*, 39, 23-35.
- Bamgbose O., Odukoya O., Moore Arowolo T. O. A., 2000. Earthworms as bio-indicateurs of metal pollution in dump sites of Abeokuta City, Nigeria. *Pedobiologia*, 30, 167-172.
- Beyer W.N., Chaney R.L. & Mulhern B.M., 1982. Heavy metal concentration in earthworms from soil amended with sewage sludge. *J. Environ. Qual.*, 11, 381-385.
- Bouché M.B., 1975. Vers de terre : Un rôle écologique et économique paradoxal. *Encyclopaedia Universalis. Universalis*, 431-434.
- Bouché M. B., 1996. An integrated bioindication system applied to soil pollution assessments: from earthworms to ecosystems. In Van Stralen & D.A. Kriovolutshy (eds), *Bioindication System for Soil Pollution*. Dordrecht, Kluwer Acad. Publ, 141-153.
- Bouché M. B., 1997. *L'évaluation écotoxicologique : logique, concepts, méthode et dysfonctionnement*. Rapport ADEME. 1, 60.
- Cottonie A., 1983. *Trace elements in agriculture and in the environment*. Lab. Anal. Agrochemistry, S.U.G. Ghent, 74 p.
- Duthil J., 1971. *Élément d'écologie et d'agronomie* (tome I). Paris, Ballière et fils, 104-315.
- Eijsackers H., 1983. Soil fauna an soil microflora as possible indicators of soil pollution. *Environ. Monit. assess.*, 3, 307-316.
- Emmerling C., Krause K. & Schroder D., 1997. The use of earthworms in monitoring soil pollution by heavy metals. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 160, 33-39.
- Gish C.D. & Christenen R.E., 1973. Cadmium, nickel, lead and zinc in earthworms from roadside soil. *Environ. Sci. Technol.*, 7, 11, 1060-1062.
- Ireland M.P., 1983. Heavy metal uptake and tissue distribution in earthworms. In J. E. Satchell (ed.), *Earthworm Ecology from Darwin to Vermiculture*. London, Chapman and Hall, 247-265.
- Jay S., 1979. *Étude de l'écotoxicité de quelques métaux lourds sur le chaînon lombricien*. Mémoire de fin d'étude ENITA, 91 p.
- Lasnier-Lachaise L., 1973. *Agronomie nouvelle*. Paris, Flammarion, 347 p.
- Lopez-Assad M., 1987. *Contribution à l'étude de la macroporosité lombricienne de différents types de sols de France*. Thèse de doctorat, université de Montpellier, France, 218 p.
- Ma W.-C., 1982. The influence of soil properties and worm-related factors on the concentration of heavy metals in earthworms. *Pedobiologia*, 24, 109-119.
- Ma W.-C., Edelmam T., Van Beersum I. & Jans T., 1983. Uptake of cadmium, zinc, lead and cooper by earthworms near a zinc-smelting complex: influence of soil pH and organic matter. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 30, 4, 424-427.
- Marinussen M., 1997. *Heavy metal accumulation in earthworms exposed to spatially variable soil contamination*. PhD Thesis of Agricultural University in Wageningen (1997), 117 p.
- Mebarki A., 1984. *Ressources en eau et aménagement en Algérie. Le bassin du Kebir-Rhumel*. Alger, OPU, 302 p.
- Morgan J.E. & Morgan A.J., 1991. Differences in the accumulated metal concentrations in two epigeic earthworms species (*Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus*) living in contaminated soils. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 47, 296-301.
- Morgan J.E. & Morgan A.J., 1993. Seasonal changes in the tissue metal (Cd, Zn and Pb) concentrations in two ecophysiologically dissimilar earthworm species : pollution monitoring implications. *Environ. Pollut.*, 82, 1-7.
- Nelson D.W. & Sommers L.E., 1982. Total Carbon, organic carbon and organic matter. In Page A.L. (ed.), *Methods of soils Analysis. Part 2. Chemical and Microbiological Properties-Agronomy*. Monograph no 9. Soil Science Society of America, Madison (WI). 539-579.
- Neuhauser E.F., Cukic Z.V., Malecki R.C., Loehr J. & Durkin P.R., 1995. Bioconcentration and biokinetics of heavy metals in the earthworms. *Environ. Poll.*, 89, 293-301.
- Qiu J.-P. & Bouché M.-B., 1998d. Révision des taxons supraspécifiques de *Lumbricoidea*. *Doc. pédozool. Intérol.*, 3,6, 179-216.
- Sample B.E., Beauchamp J.J., Efroymson R. A., Suter G.W. & Ashwo T. L., 1998. *Development and Validation of Bioaccumulation Models for Earthworms*. Office of Environmental Management, U.S. Department of Energy, 200 p.
- Sabine J. R., 1983. Earthworms as a source of food and drugs. In J. E. Satchell (ed.), *Earthworm Ecology from Darwin to Vermiculture*. London, Chapman and Hall, 285-296.
- Sedki A., Nejmeddine A., Fars S. & Pihan J.-C., 1994. Les métaux lourds chez les vers de terre vivant dans les sols du champ d'épandage des eaux usées de la ville de Marrakech. *Rev. Fac. Sci. Mar.*, 8, 83-91.
- Spurgeon D.J. & Hopkins S.P., 1996. Risk assessment of the threat of secondary poisoning by metals to predators of earthworms in the vicinity of a primary smelting works. *Sci. Total. Environ.*, 187, 167-183.
- Tarradellas J., Diercxsens P. & Bouché M.B., 1982. Methods of extraction and analysis of PCBs from earthworms. *Intern. J. Environ. Anal. Chem.*, 13, 55-67.
- UNEP (United Nations Environment Program), 1994. *Application of the decision I/19 of the first meeting of the conference of the parties on the technical directives for a management ecologically rational*

*of the dangerous wastes aimed at by the convention of Bale.* Office report.

Van Hook R.I., 1974 – Cadmium, lead and zinc distributions between earthworms and soils : potentials for biological accumulation. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 12, 4, 509-512.

Van Rhee J.A., 1977 – Effect of soil pollution on earthworms. *Pedobiologia*, 17, 3, S., 201-208.

Walsh P., El Adlouni C., Mukhpādhyay M.J., Viel G., Nadeau D. & Poirier G.G., 1995. P-Postlabeling determination of DNA adduct in the Earthworm *Lumbricus terrestris* exposed to PAH – contaminated soils. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 54, 654-661.

## ANNEXE

### Description sommaire des stations d'étude (figure 1)

**Ouled Arama (2980)**, sur la commune de Aïn Smara, se situe à 30 km au sud-ouest de Constantine sur la route vers Teleghma. Elle est localisée en amont de notre transect. C'est la première station de prélèvement et ne reçoit aucun rejet *de visu*. À proximité des rives on trouve des jardins où les bords sont peuplés encore de Tamaris et de Peupliers blancs. L'oued est distant de 4 m. Latitude 36°15'N, longitude 6°25'E, altitude 650 m.

**La carrière (2981)** est située sur la commune de Aïn Smara, sur la route Aïn Smara-Teleghma. La carrière produit des granulats de différents diamètres. Les berges de l'oued Rhumel, distantes de 300 m, reçoivent par voie aérienne les poussières produites par cette carrière. En effet, la direction des vents et celle de l'oued est SW-NE. Latitude 36°14'N, longitude 6°27'E, altitude 660 m.

**Aïn Smara (2982)** est une commune située au sud-ouest de la ville de Constantine sur la RN 5. L'oued Rhumel la traverse et des déchets domestiques y sont déversés. Latitude 36°16'N, longitude 6°30'E, altitude 600 m.

**ENMTP (2983)**, dans la zone industrielle de Aïn Smara, est une entreprise de matériaux de travaux publics. Les rejets de cette entreprise industrielle vont vers l'oued Rhumel qui est distant de l'entreprise de 1 000 m. Latitude 36°17'N, longitude 6°32'E, altitude 602 m.

**Décharge publique (2984)** est située au nord de Aïn Smara et au sud-ouest de la ville de Constantine enclavée entre les deux voies de la RN 5. L'oued Rhumel est distant de 500 m et reçoit les lixiviats de la décharge. Latitude 36°17'N, longitude 6°33'E, altitude 600 m.

**Palma (2985)**, dans la zone industrielle de Constantine, est limitée au nord par la RN5 et au sud par l'oued Rhumel.

La poussée urbaine de la ville de Constantine vers le sud a engendré une co-urbanisation avec la zone industrielle Palma. De ce fait, la zone industrielle se trouve à l'intérieur du tissu urbain de la ville. Divers rejets d'eaux usées industrielles chargées de produits toxiques ou de déchets d'abattoir, d'huiles et autres, sont déversés sans aucun traitement dans l'oued Rhumel. Latitude 36°24' N, longitude 6°34'E, altitude 530 m.

**Cirta (2986)**, zone industrielle de Constantine, à proximité de Palma, se trouve à a confluence de l'oued Rhumel et de son affluent l'oued Boumerzoug. Elle est caractérisée par de faibles pentes. Le lit de l'oued est perturbé par les travaux d'aménagements et de canalisations d'eaux usées. Les eaux de l'oued sont de couleur noirâtre due à leur charge en matières diverses. En aval de la jonction des deux oueds, les sols de bordures sont caillouteux et plus ou moins pierreux. Nous notons la présence de tous types de déchets (carcasses de voitures, pneus, plastiques, etc.). Latitude 36°26'N, longitude 6°35'E, altitude 532 m

**Benchergui (2987)** est à la confluence de l'oued Rhumel et de son affluent l'oued Melah. La pente est très faible. Les eaux de l'oued y sont parfois stagnantes. Les sols des bords, en amont de cette jonction, sont plus ou moins recouverts par des arbustes fruitiers et des arbres, avec une importante couche de litière, tandis que les sols de l'aval sont nus sauf quelques sites recouverts par une végétation herbacée. Latitude 36°28'N, longitude 6°36'E, altitude 368 m.

**Hamma (2988)** est située à la confluence de l'oued Rhumel et de son affluent l'oued Hamma. La pente est très faible. Les eaux de l'oued Hamma sont de couleur sombre de même que celles du Rhumel. Les sols sont plus ou moins recouverts par la végétation parfois herbacée. Divers déchets (carcasses de voitures, pneus, sachets en plastique, etc.) jonchent l'ensemble de la station. Latitude 36°29'N, longitude 6°37'E, altitude 344 m.

**Ibn Ziad (2989)** est le site d'une station d'épuration d'Ibn Ziad. Les eaux usées collectées là sont directement rejetées dans l'oued Rhumel. Ces eaux rejetées sont plus ou moins claires. Les sols en aval de la station d'épuration sont perturbés par des travaux au niveau du lit de l'oued Rhumel. Latitude 36°29'E, longitude 6°36'N, altitude est 332 m.

**Aïn Kerma (2990)** a été choisie loin de toutes sources de pollution. Seul l'oued Rhumel y apporte la matière minérale transportée par ses eaux. Elle est située entre la confluence de l'oued Rhumel avec son affluent l'oued Begrats et l'entrée de la vallée de Tiddis. Les eaux de l'oued étaient moins sombres que pour les stations précédentes. Néanmoins, des déchets en plastique (sachets et bouteilles) sont présents, apportés par les eaux de l'oued. Latitude 36°25'N, longitude 6°30'E, altitude 301 m.

# Évolution floristique des suberaies incendiées dans la région d'El Kala (nord-est Algérie)

Samir OUELMOUHOUB<sup>1</sup>, Salima BENHOUHOU<sup>2</sup>

1. Institut agronomique méditerranéen  
3191, route de Mende, 34093 Montpellier  
ouelmouhoub@yahoo.fr  
Auteur pour correspondance

2. Institut national agronomique  
Département de botanique, 16200 El Harrach, Alger  
s.benhouhou@ina.dz

## Résumé

*Une étude sur la dynamique postincendie dans les suberaies de la région d'El Kala a été entreprise suite aux violents incendies de l'été 1993. La chronoséquence retenue correspond à des sites incendiés en 2000, en 1993, en 1983 et le site témoin (épargné par le feu depuis 50 ans). L'approche synchronique a permis de confirmer l'existence d'un gradient dynamique illustrant l'hypothèse du retour à la composition floristique initiale. L'analyse de la richesse floristique indique l'évolution progressive des suberaies incendiées du stade herbacé vers un maquis arboré puis une formation préforestière pour aboutir à une suberaie mûre sur 50 ans.*

*Ces résultats convergent avec ceux obtenus antérieurement par d'autres auteurs dans le bassin méditerranéen.*

## Abstract

*A study on post-fire dynamics in cork-oak forests in the El Kala region was undertaken after violent fires that occurred during the summer 1993. The chronosequence considered corresponds to sites burnt in 2000, in 1993, in 1983 and those left un-burnt for the last 50 years. The synchronic approach showed that a dynamic gradient is at work, illustrating the hypothesis of a return to the initial floristic composition.*

*Floristic richness analyses and the evolution of the floristic content at each successional stage show that the auto-succession phenomena described for the northern part of the Mediterranean basin is also valid for the cork oak forest of the El Kala region. The time length of each successional stage is however not always similar, as indicated by the emergence coefficient.*

## Introduction

La région méditerranéenne est depuis fort longtemps le théâtre de perturbations diverses. De tous ces bouleversements, le feu joue un rôle prépondérant dans la dynamique et le fonctionnement des communautés végétales méditerranéennes (Naveh 1975 ; Trabaud 1991 ; Pausas & Vallejo 1999 ; Nasi *et al.* 2002 ; Quézel & Médail 2003). Il en résulte des mécanismes d'adaptation fort nombreux et largement discutés dans la littérature (Naveh & Whittaker 1979 ; Lepart & Escarre 1983 ; Bonnet & Taton 2003).

Les études menées sur la rive nord du bassin méditerranéen concernent surtout le Portugal (Esperito-Santo *et al.* 1992), l'Espagne (García-Novo 1977 ; Luis-Calabuig & Tarrega 1992 ; Calvo *et al.* 1992, 1999 ; Pausas 1999), la France (Prodrón *et al.* 1984 ; Trabaud 1987, 1993 ; Bonnet & Taton 2003, Bergaglio *et al.* 2006), l'Italie (De Lilli & Testi 1990 ; Mazzoleni & Pizzolongo 1990 ; Esposito *et al.* 1999) et la Grèce (Margaris 1976 ; Arianoutsou & Margaris 1981 ; Arianoutsou-Faraggi-taki 1984 ; Papavassiliou & Arianoutsou 1992 ; Böhring & Gerold 1995 ; Thanos *et al.* 1996).

---

**Mots clés :** incendie, chêne liège, succession, richesse floristique, résilience, région méditerranéenne, El Kala.

---

**Keywords:** wildfire, cork oak, succession, floristic richness, resilience, mediterranean region, El Kala.

Pour la rive sud du bassin méditerranéen, les études sur les mécanismes des successions végétales après incendie sont peu nombreuses (Et-Tobi *et al.* 1998 ; Meddour 1992). Des études diachroniques et synchroniques sur les suberaies de la région d'El Kala, située dans le nord-est algérien, ont été initiées suite aux incendies particulièrement destructeurs des étés 1983, 1993 et 2000 (Ouelmouhoub 2003).

La recrudescence des incendies, notamment durant les étés 1993 et 2000, a largement contribué à la mise en place de divers stades successionnels de la suberaie où le maquis arboré est la structure dominante du paysage de la région. Par ailleurs, subsistent çà et là, à proximité des lacs et dans les talwegs, des îlots forestiers à l'état naturel qui s'apparenteraient à un stade climacique. Selon les informations recueillies sur le terrain, ces sites ont été épargnés du feu depuis au moins 50 ans.

Concernant le pâturage, une étude menée en 2005 montre que c'est une des activités essentielles pratiquées par les riverains du parc national d'El Kala. Ces derniers pratiquent l'élevage bovin libre où les troupeaux s'éloignent et parcourent des distances importantes à la recherche de l'herbe. Ils fréquentent surtout les sites brûlés qui leur offrent des parcours de choix au printemps (Ouelmouhoub 2005). Notons que le pâturage est une activité normale en suberaie, parfois souhaitée, vu le contrôle exercé par le bétail sur la prolifération des strates arbustives et herbacées, hautement inflammables (Lehouerou 1980). Cependant, le surpâturage, causant un broutage excessif de la végétation et des jeunes semis, empêche toute régénération, épuise les ressources disponibles, dégrade les parcours et les soumet à l'érosion (El Euch 1995).

L'objectif du présent travail, mené sur les suberaies de la région d'El Kala, est de mettre en évidence l'influence du gradient temporel sur l'évolution floristique et les différentes strates végétales des différents sites brûlés et de comparer nos résultats aux différentes études menées sur des formations végétales similaires sur la rive nord du bassin méditerranéen.

### Cadre de l'étude

La présente étude a pour cadre le parc national d'El Kala (PNEK), qui occupe une superficie de 78 438 ha (figure 1). Caractérisé par une grande diversité de paysages, le patri-

moine biologique de la région demeure l'un des plus diversifiés du bassin méditerranéen occidental (Stevenson *et al.* 1988 ; Brahmia *et al.* 2002). Parmi les principales unités végétales de ce parc, les suberaies occupent une part importante, avec près de 40 000 ha de superficie (Ouelmouhoub 2005).

La zone d'étude est sous l'influence d'un climat méditerranéen, caractérisé par une sécheresse estivale et une période pluvieuse allant de septembre à avril. Les précipitations enregistrées au cours des 30 dernières années varient de 710 à 910 mm/an et indiquent que le maximum est atteint au mois de décembre, avec 120 mm. La température moyenne annuelle est de l'ordre de 18 °C. Les mois les plus chauds sont juillet et août, où la température moyenne oscille autour de 25 °C, avec des maxima de l'ordre de 35 °C. Les mois les plus froids sont décembre et janvier, avec des températures moyennes de l'ordre de 12 °C (Ouelmouhoub 2005).

Les vents d'été, du nord-est, sud et sud-est, sont chauds et secs ; ils assèchent l'atmosphère, favorisent l'assèchement de la végétation et contribuent fortement à la propagation de violents incendies (Brahmia *et al.* 2002).

L'essentiel de la superficie occupée par les suberaies caractérise les reliefs, dont l'altitude varie de 50 à 300 m. Le contexte géologique dans lequel évoluent ces forêts est représenté par les argiles et les grès de Numidie datant du Tertiaire. De ce fait, la texture essentiellement sableuse domine les sols de la région et favorise largement l'installation du chêne liège (Stevenson *et al.* 1988 ; Marre 1992).

### Méthodologie

Parmi les deux approches classiques utilisées pour l'étude de la dynamique des successions végétales, l'approche synchronique est retenue. Les modifications de la végétation et du milieu sont étudiées de manière simultanée sur plusieurs stations, qui représentent théoriquement des stades dynamiques différents de la communauté végétale étudiée (Arnaud 1984).

L'application de cette approche implique la vérification de trois conditions essentielles : l'homogénéité relative des facteurs écologiques (climat, sol) pour les différents stades considérés, la similarité du type de perturbations ayant affecté les parcelles (le feu dans

notre cas) et enfin, l'existence de différentes périodes d'incendie. Ces conditions ainsi réunies nous ont permis de retenir quatre sites (figure 1).

- Site 1 : forêt de Djebel El Koursi brûlée en 1993, située au sud-ouest du lac El Mellah.
- Site 2 : adjacent au site précédent, forêt de Bordj Sidi Messaoud, incendiée en 2000.
- Site 3 : situé au sein du site 2, enclave épargnée par le feu en 1993 et dont le dernier incendie remonte à 1983.
- Site 4 : forêt de Boumerchen, brûlée il y a plus de 50 ans, située au nord-est du lac Oubeira.

Un échantillonnage phytosociologique (Géhu 1998) a permis de réaliser 72 relevés floristiques dont 31 pour le site 1, 21 pour le site 2, 9 pour le site 3 et 11 pour le site 4. Le nombre de relevés est lié à la superficie de chaque site. L'intérêt de cet échantillonnage de type subjectif ou préférentiel (Guinochet 1973 ; Orloci & Kenkel 1985) est de pouvoir choisir des relevés en fonction de critères d'homogénéité. Le premier critère d'homogénéité de la surface explorée correspond à une homogénéité géomorphologique représentée par la topographie et la nature du sol. Le second critère correspond à l'homogénéité de la végétation. Cette homogénéité est dépendante de l'échelle et donc de la surface retenue. La surface reconnue pour assurer une homogénéité visuelle et représenter le cortège floristique total de la formation végétale est de 100 m<sup>2</sup>. Elle correspond à l'aire minimale des forêts de chêne liège et des maquis arborés de la partie septentrionale de l'Algérie (Zeraïa 1982).

La campagne d'échantillonnage s'est déroulée au printemps de l'année 2001 (avril-mai), période où la plupart des espèces végétales trouvent leur optimum de développement (floraison-fructification), ce qui facilite la détermination ultérieure des taxons délicats. La nomenclature adoptée suit celle de Quézel & Santa (1962-1963). Un choix consensuel inspiré de Dobignard (en préparation) et de Le Floc'h & Boulos (2007, sous presse) a permis de réactualiser la nomenclature des taxons.

Une méthode d'ordination indirecte, l'analyse des correspondances détendancées (DCA) (Hill & Gauch 1980) a été retenue et réalisée à l'aide du logiciel PC-ORD (McCune & Mefford 1999). La matrice « relevés-espèces » est représentée par des données semi-quantitatives (recouvrement des espèces basé sur l'échelle de Braun-Blanquet, 1932).

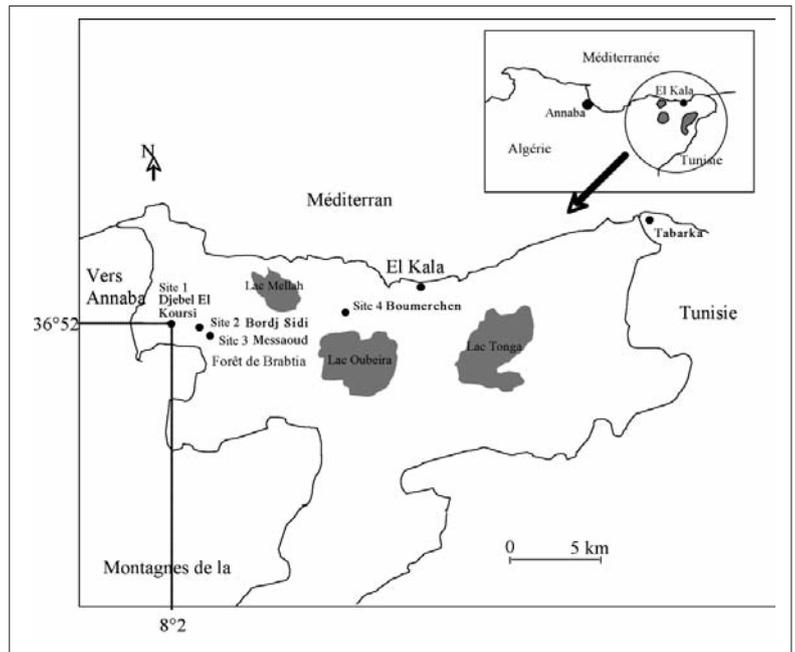


Figure 1 – Limites du Parc National d'El Kala et localisation des quatre sites de la zone d'étude.

Figure 1 – Boundaries of the National Park of El Kala and localisation of the four study sites.

La DCA réalise une ordination simultanée des espèces et des relevés à travers une analyse vectorielle complexe. Cette méthode s'avère efficace lorsque le nombre de gradients écologiques à identifier est petit (McCune & Grace 2002). La DCA est considérée à l'heure actuelle comme étant robuste et la mieux adaptée pour identifier les ensembles floristiques et les gradients écologiques correspondants (Ejrnaes 2000).

## Résultats et discussion

### Description générale des quatre sites

La caractérisation des quatre sites de la succession est décrite à travers le cortège floristique recensé pour chaque stade et le spectre biologique correspondant à une physionomie particulière. Ainsi le site 1 (stade 8 mois après incendie), caractérisé par la strate herbacée, est représenté par 115 espèces, avec 38 % de thérophytes, 28 % d'hémicryptophytes, 32 % de chamaephytes et 2 % de phanérophytes. Le site 2 (stade 8 ans après incendie), caractérisé par la strate arbustive, est représenté par 87 espèces, avec 31 % de thérophytes, 32 % d'hémicryptophytes, 35 % de chamaephytes et 2 % de phanérophytes. Le site 3 (stade 18 ans après incendie), où la strate arbustive

est en mélange avec la strate arborée, est représenté par 72 espèces, avec 27 % de thérophytes, 35 % d'hémicryptophytes, 36 % de chamaephytes et 2 % de phanérophytes. Le site 4, (stade témoin), où la strate arborée domine physionomiquement, est représenté par 59 espèces, avec 17 % de thérophytes, 39 % d'hémicryptophytes, 41 % de chamaephyte et 3 % de phanérophytes.

Les espèces caractéristiques à chaque stade, communes aux stades 1 et 2, communes aux stades 1, 2 et 3, communes aux stades 1, 2, 3 et 4 sont rassemblées au sein du tableau 1. Les espèces sont représentées par leur fréquence de I à V (Géhu 1998).

L'examen du type biologique des taxons recensés montre que les végétaux fugaces, caractéristiques des premiers stades, sont essentiellement des thérophytes et des hémicryptophytes et confirment les observations réalisées dans la partie nord du bassin méditerranéen (Trabaud & Lepart 1980). Parmi les espèces pionnières qui colonisent les milieux récemment incendiés, *Briza minor*; *Lotus*

*ornithopodioides*, *Silene colorata*, *Scorpiurus muricatus*, *Tetragonolobus biflorus* et *Trifolium campestre* sont les plus remarquables de par leur recouvrement élevé. Leur fréquence diminue au fil des années pour disparaître complètement dans la communauté mature. Parallèlement, on observe une germination massive de *Cistus salviaefolius* et des principales espèces du maquis notamment *Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Daphne gnidium*, *Myrtus communis* et *Phillyrea latifolia* ssp. *media*, qui présentent de vigoureux rejets. Par ailleurs, la présence marquée de *Pulicaria odora*, fidèle indicatrice des maquis arborés de chêne liège, traduit la rapide mise en place du cortège floristique de la suberaie. Notons que la structure du maquis arboré n'est pas homogène en tout point et présente des ouvertures favorisant le maintien des espèces héliophiles telles que *Lavandula stoechas*.

Aux fluctuations floristiques observées pour les différents stades, un fond floristique commun aux quatre stades constitue la trame permanente de la suberaie : *Arbutus unedo*,

Tableau 1 – Principales espèces rencontrées dans les différents sites incendiés.

Table1 – Main species encountered in the different burnt sites.

Espèces	8 mois	8 ans	18 ans	50 ans	Espèces	8 mois	8 ans	18 ans	50 ans
<i>Linum numidicum</i>	III				<i>Rubia peregrina</i>	II	II	IV	IV
<i>Trifolium arvense</i>	III				<i>Galium tunetanum</i>	III	II	I	I
<i>Trifolium bocconii</i>	III				<i>Myrtus communis</i>	III	II	III	IV
<i>Aira cupaniana</i>	IV				<i>Smilax aspera</i>	III	V	V	V
<i>Eryngium tricuspdatum</i>	III	I			<i>Anagallis arvensis</i>	IV	II	I	II
<i>Festuca coerulea</i>	III	I			<i>Daphne gnidium</i>	IV	II	IV	I
<i>Cytinus hypocistis</i>	III	III			<i>Lonicera implexa</i>	IV	III	III	I
<i>Briza minor</i>	IV	I			<i>Asphodelus aestivus</i>	IV	III	IV	II
<i>Lotus ornithopodioides</i>	IV	I			<i>Cytisus villosus</i>	IV	IV	V	I
<i>Silene colorata</i>	IV	I			<i>Briza maxima</i>	V	I	II	I
<i>Scorpiurus muricatus</i>	IV	I			<i>Chamaerops humilis</i>	V	IV	V	III
<i>Trifolium campestre</i>	IV	I			<i>Phillyrea latifolia</i> ssp. <i>media</i>	V	V	IV	V
<i>Genista ulicina</i>	III	II	II		<i>Pulicaria odora</i>	V	V	V	I
<i>Lotus edulis</i>	III	II	II		<i>Calicotome villosa</i>	V	V	V	III
<i>Coronilla juncea</i>	III	III	II		<i>Ampelodesmos mauritanicus</i>	V	V	V	IV
<i>Hypochaeris achyrophorus</i>	III	III	II		<i>Erica arborea</i>	V	V	V	V
<i>Arbutus unedo</i>	III	IV	III		<i>Quercus suber</i>	V	V	V	V
<i>Linum usitatissimum</i>	IV	IV	I		<i>Rubus ulmifolius</i>		I	I	IV
<i>Centaurea africana</i>	IV	IV	II		<i>Ruscus hypophyllum</i>		I	II	V
<i>Allium roseum</i>	V	II	I		<i>Tamus communis</i>		I	II	V
<i>Tetragonolobus biflorus</i>	V	II	I		<i>Viburnum tinus</i>		I	III	III
<i>Cistus salviaefolius</i>	V	V	III		<i>Cyclamen africanum</i>		I	V	I
<i>Asparagus acutifolius</i>	I	II	III	V	<i>Anthoxanthum odoratum</i>			I	I
<i>Galium aparine</i>	I	II	III	V	<i>Pteridium aquilinum</i>			I	II
<i>Crataegus monogyna</i>	I	II	V	V	<i>Ranunculus spicatus</i>			II	II
<i>Genista ferax</i>	I	III	I	I	<i>Ranunculus ficaria</i>			III	II
<i>Bellis sylvestris</i>	I	III	II	I	<i>Melica minuta</i>			III	III
<i>Geranium robertianum</i>	II	I	II	IV	<i>Pistacia lentiscus</i>			III	IV

*Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis*, *Crataegus monogyna*, *Cytisus villosus*, *Erica arborea*, *Galium aparine*, *Myrtus communis*, *Phillyrea latifolia* ssp. *media*, *Pulicaria odora*, *Quercus suber*, *Rubia peregrina* et *Smilax aspera*. La dynamique postincendie des suberaies de la région d'El Kala est donc caractérisée par un processus d'autosuccession (régénération directe de la succession perturbée). De plus, ces espèces illustrent l'adaptation de cette végétation qualifiée de résiliente par différents auteurs (Naveh 1975 ; Debussche *et al.* 1996 ; Pausas 1997 ; Et-Tobi *et al.* 1998 ; Vilà & Sardan 1999).

### Mise en évidence du gradient dynamique

L'analyse des données a porté sur une matrice de 72 relevés et 112 espèces. Un total de 145 espèces a été recensé et les espèces ayant une fréquence inférieure ou égale à trois ont été éliminées afin d'obtenir une meilleure lisibilité de la DCA. L'espace factoriel considéré est celui défini par les axes 1 et 2. Ce choix est déterminé par la valeur propre élevée du premier axe et son taux d'inertie correspondant (axe 1 : 0,45 et 40,1 %) et à la chute importante obtenue pour l'axe 2 (0,15 et 10,6 %) et l'axe 3 (0,09 et 1,9 %). La projection des 72 relevés sur le plan factoriel limité par les deux premiers axes fournit d'emblée une représentation significative avec une disjonction spatiale des relevés en quatre ensembles répartis le long de l'axe 1 (figure 2) :

- l'ensemble I, situé à l'extrémité négative de l'axe 1, regroupe les 31 relevés réalisés dans la forêt de Bordj Sidi Messaoud, huit mois après incendie ;
- l'ensemble II, localisé dans la partie médiane de l'axe 1, correspond aux 21 relevés réalisés dans la forêt de Djebel El Koursi, huit ans après incendie ;
- l'ensemble III occupe la partie positive de l'axe 1 et comporte 9 relevés effectués dans une enclave de la forêt de Bordj Sidi Messaoud et qui a été épargnée par les incendies de 1993 et 2000. Il constitue le stade 18 ans après incendie ;
- l'ensemble IV se trouve à l'extrémité positive de l'axe 1 et regroupe les 11 relevés réalisés dans la forêt de Boumerchen et correspond au stade témoin considéré comme « climacique ».

L'écart entre les valeurs propres des axes 1 et 2 est suffisamment élevé pour suggérer l'exis-

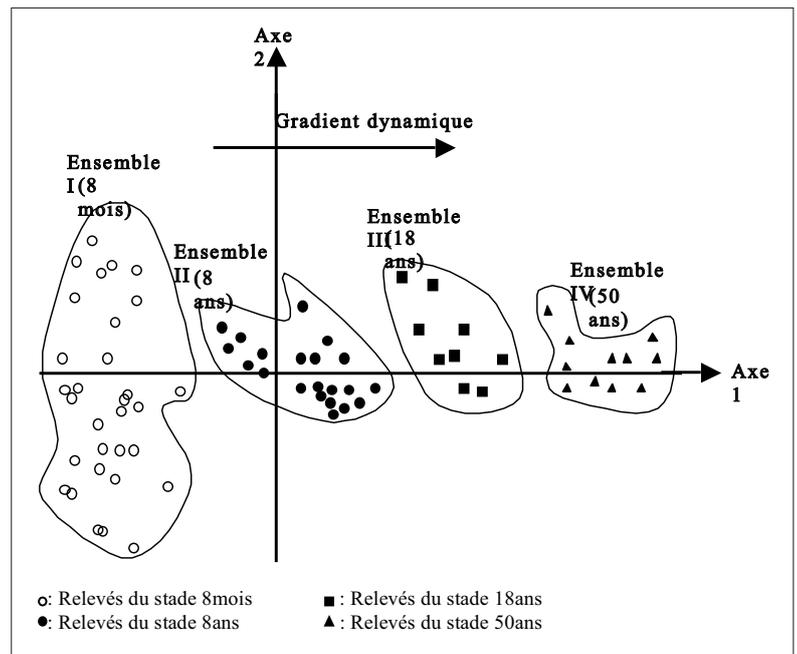


Figure 2 – Projection des 72 relevés de l'analyse des correspondances détendancées sur le plan factoriel 1/2.

Figure. 2 – Projection of the 72 relevés of the detrended correspondence analysis for the first two axes, 1/2.

tence d'un gradient dominant le long de l'axe 1 (Bonin & Tatoni 1990). Ainsi, l'analyse de la répartition des relevés le long de l'axe 1 montre une succession chronologique, où se succèdent les quatre stades retenus (8 mois, 8 ans, 18 ans et plus de 50 ans). En raison de l'homogénéité stationnelle des quatre sites échantillonnés, cette succession des relevés traduit un gradient dynamique bien marqué où seul le facteur « temps après incendie » est considéré comme discriminant.

Le passage d'un stade dynamique à un autre s'exprime également par des variations floristiques importantes. La correspondance entre relevés et espèces réalisée lors de la DCA a permis d'identifier les espèces typiques des quatre stades dynamiques étudiés. Les espèces caractéristiques de la physionomie générale de chaque site étudié sont retenues et présentées dans la figure 3.

**Ensemble I :** *Tuberaria guttata*, *Allium sphaerocephalon*, *Iris juncea*, *Linum numidicum*, *Lotus hispidus*, *Aira cupaniana*, *Anagallis arvensis* sensu lato, *Bunium incrassatum*, *Scorpiurus muricatus*, *Thymus numidicus*, *Lotus ornithopodioides*, *Trifolium bocconii*, *Allium roseum*, *Silene colorata*, *Tetragonolobus biflorus*, *Briza maxima* et *Silene coelirosa*.

Ce groupe d'espèces est représenté par les herbacées pionnières qui s'installent lors du

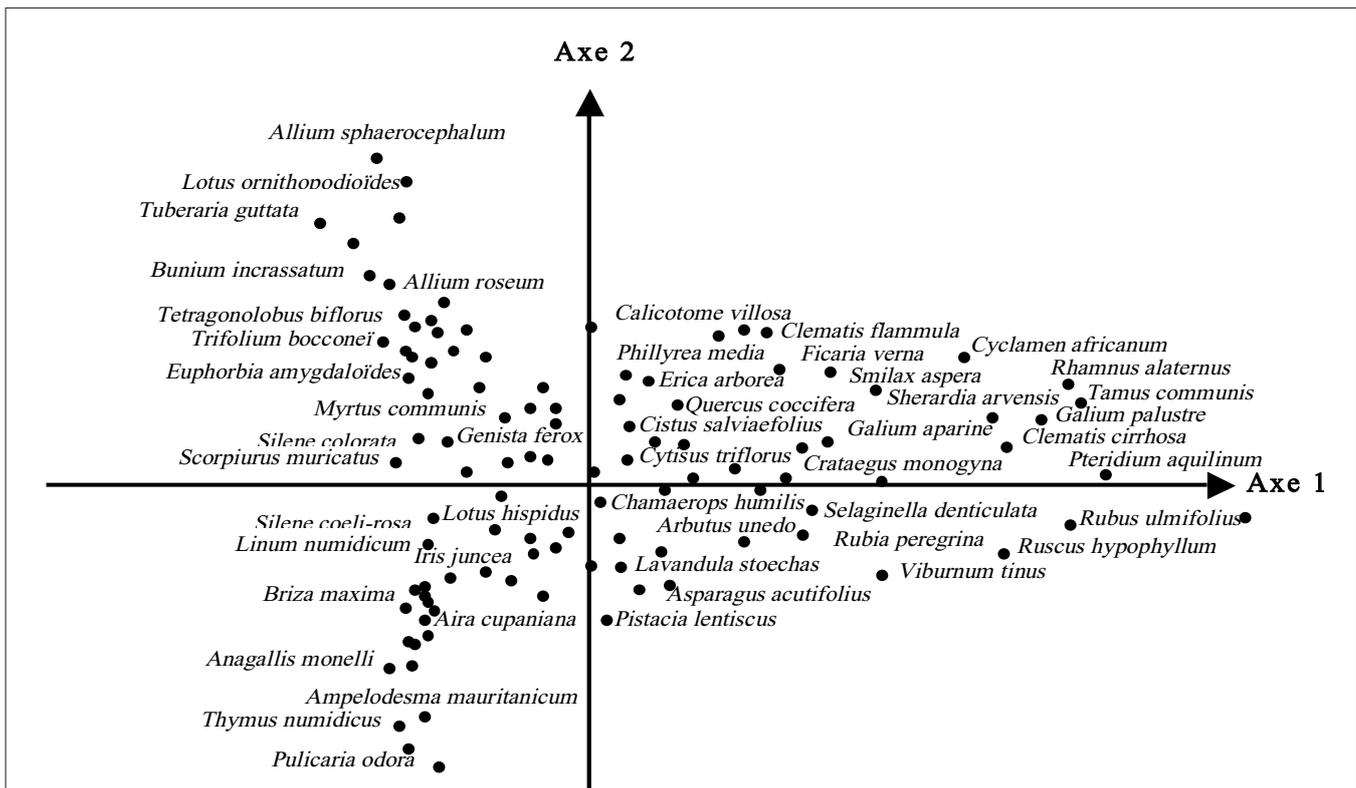


Figure 3 – Projection des espèces à contributions relatives élevées retenues dans l'analyse des correspondances détendancées sur le plan factoriel 1/2.

Figure 3 – Projection of species with high relative contribution in the detrended correspondence analysis for the first two axes, 1/2.

printemps succédant le feu (huit mois après incendie). Les conditions stationnelles étant favorables, ces espèces prospèrent sur un substrat riche en matière organique et dans des conditions de luminosité élevées, suite à l'ouverture du milieu par réduction des strates supérieures (arborée et arbustive). L'apparition spectaculaire des herbacées est en outre liée à l'existence, au niveau du sol, d'une quantité importante de diaspores, qui germent aussitôt et achèvent rapidement leur cycle de reproduction ; c'est le cas des Fabacées qui dominent ce lot d'espèces.

**Ensemble II :** *Phillyrea latifolia* ssp. *media*, *Myrtus communis*, *Erica arborea*, *Lavandula stoechas*, *Ampelodesmos mauritanicus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Genista ferox*, *Cytisus villosus*, *Calicotome villosa*, *Chamaerops humilis*, *Arbutus unedo*, *Pulicaria odora*, *Cistus salviaefolius* et *Quercus coccifera*.

Ces espèces illustrent le redéploiement de la structure « maquis arboré » (stade huit ans) ; ce stade est dominé par les arbustes constituant le cortège floristique classique du chêne liège avec la présence de quelques herbacées

telles que *Ampelodesmos mauritanicus* indiquant la perturbation répétée de la suberaie par le feu. La majorité des annuelles du premier stade ont été éliminées par le développement important de la strate arbustive.

**Ensemble III :** *Ranunculus ficaria*, *Viburnum tinus*, *Asparagus acutifolius*, *Crataegus monogyna*, *Pistacia lentiscus*, *Galium aparine*, *Sherardia arvensis*, *Clematis flammula*, *Cyclamen africanum*, *Rubia peregrina*, *Smilax aspera* et *Selaginella denticulata*.

Parmi ces espèces figurent toujours les principaux arbustes de la suberaie, auxquels se superposent des espèces sciaphiles adaptées à cette nouvelle structure. Cette situation illustre le développement en hauteur des arbres et arbustes, met en évidence les conditions de fraîcheur et d'humidité qui règnent au cours du stade 18 ans après incendie, et traduit une ambiance préforestière.

**Ensemble IV :** *Clematis cirrhosa*, *Ruscus hypophyllum*, *Rhamnus alaternus*, *Tamus communis*, *Pteridium aquilinum* et *Rubus ulmifolius*.

Cette liste floristique est typique de la forêt de chêne liège mature et considérée comme étant le stade final de la succession. Ce dernier est caractérisé par des conditions écologiques particulières (ombre et humidité) favorisant le développement de nombreuses espèces sciaphiles, des lianes et quelques

arbustes qui ne concurrencent que faiblement le chêne liège.

### Évolution floristique de la succession

Le gradient dynamique est illustré à travers l'évolution du contenu floristique des relevés des quatre stades retenus. La richesse floristique correspond au nombre d'espèces rencontrées dans chacun des quatre sites étudiés au printemps 2001 (richesse stationnelle). Les variations observées pour les quatre stades sont présentées dans la figure 4.

La richesse stationnelle est maximale huit mois après incendie (115 espèces), et représente 80 % du cortège floristique total recensé pour les différentes suberaies (145 espèces). Les activités physiologiques des plantes sont accélérées, grâce aux conditions stationnelles favorables (ouverture du milieu, richesse du sol en matière organique et germination d'espèces stimulées par le feu). L'expression maximale des espèces peut également être observée au cours de la deuxième année après le passage du feu (Trabaud 1993).

Cette richesse diminue à 87 espèces huit ans après feu soit 60 % de la richesse totale et 72 espèces au stade 18 ans (50 % de la richesse totale). Au stade mature, plus de 50 ans sans perturbation, on note encore la disparition de 14 espèces pour une richesse stationnelle de 59 espèces (40 % de la richesse totale).

La diminution progressive de la richesse floristique, au cours de la succession, a été rapportée pour la plupart des phytocénoses méditerranéennes quel que soit le facteur de perturbation (feu, pâturage et abandon de cultures) (Tatoni & Roche 1994 ; Noy-Meir 1995 ; Debussche *et al.* 1996). Ce schéma

classique est également observé dans la présente étude, où l'évolution floristique de la suberaie incendiée, d'abord très riche et diversifiée, diminue et devient de plus en plus homogène. L'homogénéisation est rapidement atteinte au cours des stades intermédiaires (8 ans et 18 ans) pour aboutir à un milieu forestier typique après 50 ans d'évolution post-incendie.

### Émergence floristique de la succession

L'évolution du cortège floristique initial observé lors du premier stade, du deuxième stade et du troisième stade vers un cortège floristique typique de la suberaie est illustrée par le calcul de l'indice d'émergence (Trabaud & Lepart 1981). Cet indice exprime le pourcentage d'espèces communes entre les trois stades (herbacé, arbustif et préforestier) de la succession d'une part, et le stade mature ou forestier d'autre part. Cet indice est exprimé par le rapport du nombre d'espèces communes entre deux stades dynamiques sur le nombre total des espèces du site témoin (stade 50 ans). Il est calculé à partir des données du tableau 1 et les résultats exprimés en pourcentage sont illustrés par la figure 5.

Les pourcentages obtenus (67 % à 8 mois, 82 % à 8 ans et 100 % à 18 ans) confirment bien l'hypothèse d'un retour rapide du cortège floristique vers l'état initial avant le passage du feu. Trabaud & Lepart (1981) montrent que cinq ans après le passage du feu dans une cocciféraie, l'indice d'émergence est de 100 %.

Ces résultats permettent de conclure que le processus d'évolution floristique est bien enclenché au sein des différents sites étudiés.

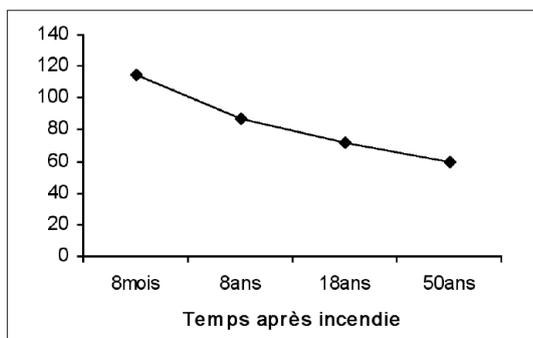


Figure 4 – Richesse floristique des quatre sites d'étude.

Figure 4 – Floristic richness of the four study sites.

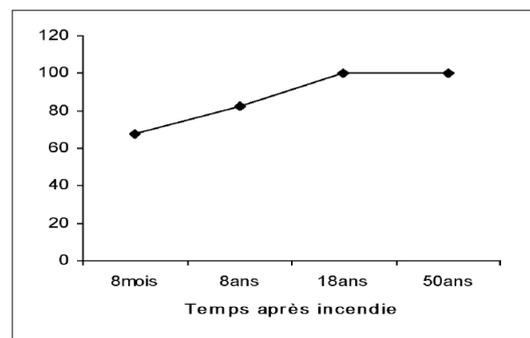


Figure 5 – Émergence floristique des sites brûlés vers la suberaie mature.

Figure 5 – Floristic emergence of the burnt sites towards the mature cork oak forest.

## Conclusion

Les résultats de la présente étude sur les suberaies de la région d'El Kala ont permis d'aboutir aux conclusions suivantes. Le stade 8 mois révèle la dominance des annuelles herbacées avec une richesse et diversité floristique maximales. L'envahissement du milieu par ces espèces pionnières est dû essentiellement au stock de graines dormantes dans le sol, dont la germination est rapidement déclenchée au printemps suivant le traumatisme (Delarze *et al.* 1992 ; Trabaud *et al.* 1997 ; De Lillis *et al.* 1999). De même, la compatibilité entre la biologie des espèces et les conditions écologiques offertes par l'incendie, à savoir la richesse du sol en éléments fertilisants fournis par les cendres ainsi que la lumière fortement disponible, favorisent le développement de la strate herbacée (Dimtrakopoulos *et al.* 2006). Ces espèces profitent de l'espace libéré par l'incendie et forment alors sous le chêne liège de véritables pelouses ouvertes les premières années suivant l'incendie (Prodon *et al.* 1984 ; Trabaud 1987). Grâce à l'apport minéral des cendres (phosphore), l'installation des fabacées est favorisée. Ces dernières contribuent à leur tour à l'enrichissement du sol en azote (Noquet *et al.* 2001 ; Dhont *et al.* 2006). Elles préparent de ce fait un environnement adéquat pour les stades dynamiques ultérieurs.

Huit ans plus tard, la forêt de Djebel El Koursi incendiée devient un maquis arboré dense. Un accroissement notable de la phytomasse est alors observé. Cette augmentation correspond au développement des arbustes qui éliminent progressivement les annuelles héliophiles et qui forment une véritable muraille difficilement franchissable. La régénération de la strate arbustive est liée aux rejets de souches qui permettent l'extension du maquis ou la matorralisation, phénomène d'embroussaillage largement répandu en région méditerranéenne suite aux incendies de forêts (Quézel 1979 ; Trabaud & Galtié 1996).

Au stade préforestier (18 ans), la persistance de la strate arbustive typique du maquis à laquelle se mélange la strate arborée est remarquable. On observe également l'installation d'espèces sciaphiles.

Quant au stade mature, considéré comme le dernier maillon de l'évolution de la suberaie incendiée, les modifications engendrées par la fermeture du milieu induisent une baisse remarquable de la diversité floristique, cette

dernière étant représentée par les espèces imprégnant un cachet forestier à ce site. Ces espèces forment le cortège initial du chêne liège existant avant le feu (Zeraïa 1982). Le chêne liège est doté d'un fort pouvoir dynamique qui lui assure la dominance au niveau de la strate arborée. En effet, clé de voûte de cette formation naturelle, il concurrence toutes les autres espèces ligneuses telles que la bruyère, le myrte, le lentisque et l'alaterne. Cette essence permet alors de concrétiser un état de stabilité maximale et confère à la formation une « naturalité » proche de la notion de « climax » et cela en dehors de l'action anthropique.

De toutes les études menées sur les deux rives de la Méditerranée, une tendance commune se dessine et cela quel que soit le type de formation végétale considérée. Il s'agit du redéploiement progressif des taxons originaires (ligneux) au fur et à mesure que les espèces pionnières (herbacées) disparaissent. Les différents auteurs s'accordent à dire que le phénomène d'autosuccession de la communauté brûlée conduit à une cicatrisation progressive de la végétation et à la fermeture de la voûte forestière. Le retour des formations incendiées à leur état initial révèle la forte résilience (capacité d'autorégénération et de cicatrisation après perturbations) des écosystèmes méditerranéens (Trabaud, 1993 ; Lavorel 1999 ; Bonnet & Taton 2003).

Si les perturbations ne sont pas trop rapprochées dans le temps, le feu possède un impact fugace sur la végétation et permet sa reconstitution normale selon les schémas évolutifs classiques, où la part de la régénération végétative reste majoritaire dans le processus de reconstitution des écosystèmes forestiers méditerranéens perturbés (Trabaud 2000 ; Bond & Midgley 2001). Le modèle successional établi pour la rive nord du bassin méditerranéen, rapporté par la plupart des auteurs ayant étudié les communautés incendiées en région méditerranéenne, est confirmé pour la rive sud au niveau des suberaies de la région d'El Kala.

## Remerciements

Nous tenons à exprimer nos plus vifs remerciements au Pr S. Benyacoub pour avoir mis à notre disposition toute la logistique à la station biologique d'El Mellah et surtout les précieuses orientations sur le protocole d'échantillonnage et au D<sup>r</sup> E. Vela pour la réactualisation de la nomenclature.

## Bibliographie

- Arianoutsou M. & Margaritis N. S., 1981. Early stages of regeneration after fire in a phryganean ecosystem (East Mediterranean). I- Regeneration by seed germination. *Biologie-Écologie méditerranéenne* VIII (3-4): 119-128.
- Arianoutsou-Faraggitaki M., 1984. Post-fire successional recovery of a phryganean (East Mediterranean) ecosystem. *Acta Oecologica*, vol 5 (19) n° 4: 387-394.
- Arnaud M. Th., 1984. Première approche de la dynamique des groupements à châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en région méditerranéenne : proposition d'une méthode d'étude. *Écol. médit.* X (3-4) : 105-118.
- Bergaglio M., Talon B. & Médail F., 2006. Histoire et dynamique des forêts de l'ubac du massif des Maures (Var) au cours des derniers 8 000 ans. *Forêt méditerranéenne*, t. XXVII, n° 1 : 3-16.
- Böhling N. & Gerold G., 1995. Post-fire regeneration patterns and variations of soil properties in Mediterranean phryganean – areas of Naxos/Greece. *Geoökodynamik*. Band XVI: 333-345.
- Bond W. J. & Midgley J. J., 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TREE*, 16: 45-51.
- Bonin G. & Taton H., 1990. Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'analyse des communautés végétales et de leur environnement. Volume jubilaire du professeur P. Quézel. *Écol. médit.* 16 : 403-414.
- Bonnet V. & Taton Th., 2003. Analyse spatiale et fonctionnelle de la réponse de la végétation après incendie en basse Provence calcaire. *Forêt méditerranéenne*, t. XXIV, n° 4 : 385-401.
- Brahmia Z., Dziri H., Benyacoub S. & Chabi Y., 2002. Biology of shrike (*Lanus senator*) in north east of Algeria. *Rev. Ecol. (Terre & Vie)*, 62: 128-134.
- Braun-Blanquet J., 1932. *Plant sociology, the study of plant communities*. New York, McGraw-Hill Book Company, 439 p.
- Calvo L., Tarrega R. & Luis E., 1992. Use of multivariate analysis to detect post-fire main changes in plant composition in forest of *Quercus pyrenaica* in Leon Province (NW. Spain). In L. Trabaud & R. Prodon (eds.), *Fire in Mediterranean Ecosystems* Brussels-Luxemburg, ECSC-EEC-EAEC, p. 55-68.
- Calvo L., Tarrega R. & Luis E., 1999. Post fire succession in two *Quercus pyrenaica* communities with different disturbance histories. *Ann. For. Sci.*, 56: 441-447.
- De Lillis M. & Testi A., 1990. Post-fire dynamics in a disturbed mediterranean community in central Italy. In J.G. Goldammer and M.J. Jenkins (eds), *Fire in Ecosystems Dynamics*. The Hague, SPB Academic Publishing, p. 53-62.
- De Lillis M., Fanelli G., Bedgoni B. & Hodson G. J., 1999. Ecological study of the seed banks of a Mediterranean grassland. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1(2): 109-116.
- Debussche M., Escarré J., Lepart J., Houssard C. & Lavorel S., 1996. Changes in Mediterranean plant succession: Old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, 7: 519-526.
- Delarze R., Caldeleri D. & Hainard P., 1992. Effects of fire on forest dynamics in southern Switzerland. *Journal of Vegetation Science*, 3: 55-60.
- Dhont C., Castonguay Y., Nadeau P., Belaner G., Drapeau R., Laberge S., Avice J.C. & Chalifour F.P., 2006. Nitrogen reserves, spring regrowth, and winter survival of field-grown alfalfa (*Medicago sativa* L.) defoliated in the autumn. *Annals of Botany*, 97: 109-120.
- Dimitrakopoulos P.G., Siamantziouras A.D., Galanidis G., Mprezetou I. & Troumbis A.Y., 2006. The interactive effects of fire and diversity on short-term responses of ecosystem processes in experimental mediterranean grasslands. *Environmental Management*, 37(6): 826-839.
- Dobignard A. (en preparation). Index synonymique et bibliographique de la flore d'Afrique du Nord. In Base de données des plantes à fleurs d'Afrique. Conservatoire et jardin Botaniques de la ville de Genève/South African National Biodiversity Institute,
- Ejrnæs R., 2000. Can we trust gradients extracted by Detrended Correspondance Analysis? *Journal of Vegetation Science*, 11: 565-572.
- El Euch F., 1995. Le sylvopastoralisme en Tunisie. Systèmes sylvopastoraux : pour un environnement, une agriculture et une économie durable. CIHEAM-IAMM. *Cahiers options méditerranéennes*, vol. 12 : 161-164.
- Espirito-Santo M.D., Rego F. & Costa J.C., 1992. Vegetation dynamics in the Serra dos Candeeiros (Central Portugal). In L. Trabaud & R. Prodon (eds.), *Fire in Mediterranean Ecosystems* Brussels-Luxemburg, ECSC-EEC-EAEC, p. 29-46.
- Esposito A., Mazzoleni S. & Strumia S., 1999. Post-fire Bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10: 261-268.
- Et-Tobi M., Ezzahiri M. & Belghazi B., 1998. Apport des techniques d'analyse multivariable à l'évaluation de l'état de végétation des peuplements forestiers. Cas du chêne liège en Maâmora (Maroc atlantique). *Sécheresse*, 9 : 219-226.
- Garcia-Novo F., 1977. The effect of fire on the vegetation of Donana National Park, Spain. In *Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Ecosystems*. USDA Forest Service General Technical Report WO-3: 318-325.
- Géhu J.M., 1998. Concepts et méthodes de la phytosociologie et de la symphytosociologie. In *Réflexion et compilation bibliographique des données existantes sur les stratégies élaborées par les différents pays. Application à l'Algérie*. Annexe n° 3. Alger/Bailleul, FEM/PNUD, 46 p.
- Guinochet M., 1973. *Phytosociologie*. Paris, Masson, 227 p.
- Hill M.O. & Gauch H.G., 1980. Detrended Correspondance Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Lavorel S., 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. *Diversity and distribution*, 5: 3-13.
- Le Floc'h, E. & Boulos, L., 2007. Catalogue synonymique commenté de la Flore de Tunisie (sous-pressé).
- Lehouérou H.N., 1980. L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, tome 2, n° 1 : 31-44.
- Lepart J. & Escarre J., 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.*, 14 (3) : 133-178.
- Luis-Calabuig E. & Tarrega R., 1992. Studies on post fire regeneration in *Quercus pyrenaica* ecosystems in Leon Province (NW. Spain). In L. Trabaud & R.

- Prodon (eds.), *Fire in Mediterranean Ecosystems* Brussels-Luxemburg, ECSC-EEC-EAEC, p. 69-86.
- Margaris N. S., 1976. Structure and dynamics in a phrygic (East Mediterranean) ecosystem. *Journal of Biogeography*, 3: 249-259.
- Marre A., 1992. *Le Tell oriental algérien. De Collo à la frontière tunisienne. Étude géomorphologique*. Alger, OPU, 2 vol., 624 p.
- Mazzoleni S., & Pizzolongo P., 1990. Post-fire regeneration patterns of mediterranean shrubs in the Campania region, southern Italy. In J.G. Goldammer and M.J. Jenkins (eds), *Fire in Ecosystems Dynamics*. The Hague, SPB Academic Publishing, p. 43-51.
- McCune B. & Mefford M.J.M., 1999. PC-ORD version 4. Multivariate Analysis of Ecological Data. Glenden Beach (Oregon), MJM Software Design.
- McCune B. & Grace J.B., 2002. Analysis of ecological communities. Glenden Beach (Oregon), MJM Software Design, 300 p.
- Meddour R., 1992. Régénération naturelle de *Cedrus atlantica* (Man.) et de divers pins après incendie dans l'arboretum de Meurdja (Algérie). *Forêt méditerranéenne*, XIII (4) : 275-287.
- Nasi R., Dennis R., Meijaard E., Applegate G. & Moore P., 2002. Les incendies de forêt et la diversité biologique. *Unasylva*, 209 (53) : 36-40.
- Naveh Z., 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 3: 199-208.
- Naveh Z. & Whittaker R.H., 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in northern Israel and other mediterranean areas. *Vegetatio*, 41: 171-190.
- Noquet C., Avice J.C., Ourry A., Volenec J.J., Cunningham S.M. & Boucaud J. 2001. Effets of environmental factors and endogenous signals on N uptake, N partitioning and taproot vegetative storage protein accumulation in *Medicago sativa* L. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28: 279-287.
- Noy-Meir I., 1995. Interactive effects of fire and grazing on structure and diversity of mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 6: 701-710.
- Orloci L. & Kenkel N.C., 1985. *Statistical Ecology Monograph*. Vol. I: *Introduction to data analysis*. International Cooperative Publishing House, 339 p.
- Ouelmouhoub S., 2003. Contribution à l'étude des suberaies de la région d'El Kala : dynamique post-incendie des successions végétales et leur biodiversité. Thèse Magister INA Alger, 88 p. + annexes.
- Ouelmouhoub S., 2005. *Gestion multi-usage et conservation du patrimoine forestier : cas des suberaies du parc national d'El Kala (Algérie)*. Montpellier, CIHEAM-IAMM, série « Master et Science » n° 78, 129 p.
- Papavassiliou S. & Arianoutsou M., 1992. Regeneration of the leguminous herbaceous vegetation following fire in a *Pinus halepensis* forest of Attica, Greece. In L. Trabaud & R. Prodon (eds.), *Fire in Mediterranean Ecosystems* Brussels-Luxemburg, ECSC-EEC-EAEC, p. 119-125.
- Pausas J.G., 1997. Resprouting of *Quercus suber* in NE SPAIN after fire. *Journal of Vegetation Science*, 8: 703-706.
- Pausas J.G., 1999. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *Journal of Vegetation Science*, 10: 717-722.
- Pausas J.G. & Vallejo V.R., 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. In Chuvieco E. (ed.), *Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean Basin*. New York, Springer-Verlag, p. 3-16
- Prodon R., Fons R. & Peter A.M., 1984. L'impact du feu sur la végétation, les oiseaux et les micro-mammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales : Premiers résultats. *Rev. Ecol. Terre & Vie*, 39 : 129-158.
- Quézel P., 1979. Matorrals méditerranéens et chapparrals californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leur structure et de leur signification écologique. *Ann. Sci. Forest.*, 36(1): 1-12.
- Quézel P. & Santa S., 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Paris, CNRS, 2 tomes, 1 170 p.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Editions scientifiques et médicales Elsevier SAS, 571 p.
- Stevenson A.C., Skinner J., Hollis G.E. & Smart M., 1988. The El Kala Park and environs, Algeria: An ecological evaluation. *Environmental Conservation*, vol 15 (4): 335-348.
- Tatoni Th. & Roche Ph., 1994. Comparison of old-field and forest revegetation dynamics in Provence. *Journal of Vegetation Science*, 5: 295-302.
- Thanos C.A., Daskalakov E.N. & Nikolaidou S., 1996. Early post-fire regeneration of a *Pinus halepensis* forest on Mount Párnis, Greece. *Journal of Vegetation Science*, 7: 273-280.
- Trabaud L., 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin. *Ecologia mediterranea*, XIII (4): 25-37.
- Trabaud L., 1991. Le feu est-il un facteur de changements pour les systèmes écologiques du bassin méditerranéen ? *Sécheresse*, 2 (3) : 163-174.
- Trabaud L., 1993. Reconstitution après incendie de communautés ligneuses des Albères (Pyrénées-Orientales françaises). *Vie & Milieu*, 43 (1) : 43-51.
- Trabaud L., 2000. Réaction du milieu après un incendie. Réflexions d'un écologue. *Forêt méditerranéenne* XXI (3) : 299-300.
- Trabaud L. & Lepart J., 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43: 49-57.
- Trabaud, L. & Lepart J., 1981. Changes in the floristic composition of *Quercus coccifera* L. garrigue in relation to different fire regimes. *Vegetatio*, 46: 105-116.
- Trabaud L. & Galtié J-F., 1996. Effects of fire frequency on plant communities and landscape pattern in the Massif des Aspres (Southern France). *Landscape Ecology*, 11(4): 215-224.
- Trabaud L., Martinez-Sanchez J. J., Ferrandis P., Gonzales-Ochoa A.I. & Herranz J.M., 1997. Végétation épigée et banque de semences du sol : leur contribution à la stabilité cyclique des pinèdes mixtes de *Pinus halepensis* et *Pinus pinaster*. *Canadian Journal Botany*, 75 (6) : 1012-1021.
- Vilà M. & Sardans J., 1999. Plant competition in mediterranean-type vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10: 281-294.
- Zeraïa L., 1982. Le chêne liège : phytosociologie, édaphologie, régénération et productivité. INRF, 159 p.

# Comportement grégaire des cerfs de Barbarie

(*Cervus elaphus barbarus*, Bennett, 1833)  
présents dans la réserve de Mhebès (Tunisie)

*Gregarious behaviour of Barbary deer*  
(*Cervus elaphus barbarus*, Bennett, 1833)  
*in Mhebes reserve (Tunisia)*

A. OUMANI<sup>1</sup>, P. AISSA<sup>2</sup>

1. Faculté des sciences de Bizerte,  
Laboratoire de biosurveillance de l'environnement,  
7021 Zarzouna-Bizerte (Tunisie)

2. Faculté des sciences de Niamey, Département de biologie,  
Laboratoire de biologie animale,  
BP 10662, Niamey-Niger  
a\_oumani@yahoo.fr

## Resumé

La taille et la composition des groupes de cerfs de Barbarie, *Cervus elaphus barbarus*, en semi-captivité au niveau de la grande clairière de la réserve de Mhebès ont été déterminées au moyen d'observations directes d'avril 2004 à mars 2005. Il en ressort que les cerfs vivent dans des groupes de petite taille, composés le plus souvent de 2 à 3 individus et atteignant rarement 5 animaux. Le comportement grégaire varie selon les saisons ; c'est surtout en hiver et au printemps que les cerfs de Barbarie se regroupent. Les hardes femelles sont plus en vue que les groupes des mâles et des mixtes quelle que soit la saison. En été, il se produit un éclatement des groupes (mâles et mixtes) se traduisant par une fréquence accrue des solitaires. Le comportement grégaire du cervidé à Mhebès semble directement lié à l'importance du maquis à l'origine d'une faible disponibilité des plantes herbacées.

## Abstract

From April 2004 to March 2005 the gregarious behaviour of Barbary deer (*Cervus elaphus barbarus*) kept in semi captivity in the Mhebes reserve (Tunisia) has been studied by mean of direct observations. The deer lives in groups of small size, composed frequently of 2 or 3 individuals reaching rarely 5 specimens. The group size varies seasonally; principally in winter and spring the Barbary deer lives in group and matriarchal herds predominate. In summer, the frequency of solitary individuals is high in comparison to the low frequency of groups of males and mixed groups of males and females, whilst the females are grouped in small herds. The gregarious behaviour of Barbary deer in Mhebes results probably of low availability of herbaceous plants typical of the scrub habitat.

---

**Mots clés :** cerf de Barbarie (*Cervus elaphus barbarus*), taille des hardes, composition des groupes, Mhebès, Tunisie.

---

**Keywords:** Barbary deer, *Cervus elaphus barbarus*, herd size, group composition, Mhebes, Tunisia.

## Introduction

Le cerf de Barbarie, seul représentant autochtone des cerfs élaphe (*Cervus elaphus barbarus*) en Afrique, se rencontre en liberté au nord-ouest de la Tunisie, dans les forêts de Kroumirie-Mogods et au nord-est de l'Algérie dans un rectangle délimité par Annaba-Soukhra-Ghardimaou et Tabarka (Kahmann 1959).

Le cerf de Barbarie a une grande ressemblance avec le cerf de Corse (*Cervus elaphus corsicanicus*) (Salez 1954), et ceci a été confirmé par leurs relations phylogéniques étroites selon l'analyse génétique de Pitra *et al.* (2004).

Le territoire du cerf de Barbarie est en constante régression, du fait des diverses activités anthropiques (Burthey et Burthey 1989). Très tôt, la Direction générale des forêts (DGF) a pris des mesures pour sa protection, entre autres l'interdiction de sa chasse depuis 1963, la mise en place de la réserve d'El Feidja (Kroumirie) en 1966 et une vaste campagne de transfert de cerfs dans différentes réserves entre 1978 et 1992, comme Mhebès en 1979. Jusqu'à présent, le cerf figure sur la liste rouge des espèces menacées de l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature – [www.redlist.org](http://www.redlist.org))

Les estimations préliminaires des effectifs du cerf de Barbarie donnent une certaine idée de l'effort louable qu'a fait la Direction générale des forêts dans la sauvegarde de cette espèce. Ainsi, on dénombrait une dizaine d'individus en 1960 (ONC 1991), 2 000 individus en 1994 (DGF 1994) et 3 000 en 1996 (Grossman 1996), alors que les travaux plus récents font cas d'une population de moins de 1 000 individus (Oumani 2006).

Dans le cadre de la conservation de cette espèce, la connaissance de son comportement social est déterminante pour mieux comprendre les relations qui le lient à son environnement, biotique et abiotique, et élaborer des méthodes pratiques de gestion de sa population ; d'autant que ce cervidé n'a fait l'objet d'aucune étude éthologique en Tunisie.

L'objectif de ce présent article est de remédier à cette lacune au moyen d'observations directes, effectuées aux quatre saisons dans la réserve de Mhebès, afin de montrer que la taille et la composition des groupes ne sont pas figées dans le temps.

## Matériel et méthodes

### Site d'étude

La réserve de Mhebès (41° 20' N 7° 50' E), d'une superficie de 382 ha est située à 123 km, au nord-ouest de Tunis. Cette zone se caractérise par des températures moyennes annuelles variant entre 17 et 19 °C et une moyenne pluviométrique annuelle oscillant entre 600 et 800 mm (Mechergui 1999).

La végétation de la réserve est composée essentiellement de quatre types de formations (Mechergui 1999) :

- les subéraies (*Quercus suber*, chêne liège, et plus rarement *Quercus canariensis*, chêne zeen), réparties sur 195 ha et se développant sur des sols argilo-gréseux : le sous-bois de cette formation est dominé par *Smilax aspera* (salsepareille d'Europe), *Viburnum tinus* (viorne), *Pistacia lentiscus* (lentisque), *Arbutus unedo* (arbousier), *Myrtus communis* (myrte), *Erica arborea* (bruyère) ;
- les pinèdes (33,5 ha) où le sous-bois est presque totalement absent avec quelques rares pieds d'*Ampelodesma mauritanica* ;
- un maquis dégradé de 137 ha, composé d'*Arbutus unedo*, *Phillyrea media* (filaire), *Erica arborea*, *Myrtus communis*, *Calycotome villosa* (genêt épineux), *Cistus salvifolius* (ciste à feuille de sauge), *Cistus monspeliensis* (ciste de Montpellier) notamment ;
- enfin, des formations herbacées disséminées dans la réserve et occupant une surface totale d'un peu plus de 16 ha ; la plus vaste de ces formations herbacées est une grande clairière d'environ 10 ha ; on y trouve *Avena sterilis* (avoine stérile), *Cynosurus echinatus* (crételle hérissée), *Festuca elatior* (fétuque), *Lotus palustris* (lotier), *Trifolium alexandria* (trèfle), etc.

### Recueil et traitement des données

Les observations à l'aide de jumelles binoculaires (Pentax 10'42 DCF HRI) et d'une jumelle monoculaire (Nikon 16-48'60 P) sont effectuées durant deux heures à l'aube et au crépuscule, périodes les plus propices à l'observation des ongulés sauvages (Dasmann & Taber 1955 ; Escos & Alados 1988 ; Santosa *et al.* 1990 ; Catullo 1996), au niveau d'un point fixe proche de la grande clairière.

Au total, 68 séances d'observations ont été effectuées d'avril 2004 à mars 2005 à raison de 20 séances au printemps, 24 en été, 12 en

automne et 12 en hiver. Des individus sont considérés appartenir au même groupe quand ils ne sont pas distants de plus de 50 m, comme l'ont considéré Toigo *et al.* (1996) chez le bouquetin des Alpes.

Pour décrire le comportement social du cerf de Barbarie, sont notées la taille et la composition du groupe. Les groupes incluant deux adultes ou plus ont été classés en trois types en fonction du sexe des adultes : les hardes mixtes, composées d'adultes des deux sexes ; les hardes de femelles constituées de femelles adultes et éventuellement suivies de leurs faons ; les hardes des mâles. Pour la taille des groupes, nous avons considéré quatre classes, celle des solitaires, celle des duos, celle des trios et enfin celle composée d'un nombre au moins égal à quatre individus.

Le test Kruskal-Wallis est utilisé pour comparer l'effet de la saison sur la taille des groupes, après avoir transformé la taille des groupes ( $x$ ) en  $\log(x + 1)$  pour homogénéiser les variances. Le khi-deux est utilisé pour tester l'effet de la saison sur les fréquences des différentes tailles.

Les fréquences d'observations des trois types de composition de groupes n'ont pas été testées statistiquement du fait du nombre limité d'observations.

## Résultats

Lors de nos séances d'observations, 144 individus ou groupes d'individus ont été rencontrés. La taille moyenne des groupes rencontrés a été de  $1,90 \pm 1,12$  individus. C'est particulièrement au printemps ( $1,95 \pm 0,67$  individus) que les tailles moyennes des groupes ont été significativement ( $\chi^2 = 10,21$  ; ddl = 3 ;  $p = 0,017$ ) plus grandes (figure 1).

Au printemps, 54 groupes d'individus (solitaires y compris) ont été rencontrés. Les solitaires (34,04 %) et les duos (46,80 %) ont été significativement ( $\chi^2 = 19,468$  ; ddl = 3 ;  $p = 0,000$ ) plus fréquents que les triplés (10,64 %) et les classes d'au moins 4 individus (8,52 %). Avec 82,61 % d'individus vivant dans des groupes de plus de 2 individus, les cerfs ont donc été significativement ( $\chi^2 = 43,612$  ; ddl = 1 ;  $p = 0,000$ ) plus grégaires que solitaires.

En été (figure 1), un total de 40 individus et groupes d'individus ont été observés, soit une moyenne de  $1,53 \pm 0,64$  individus/groupe.

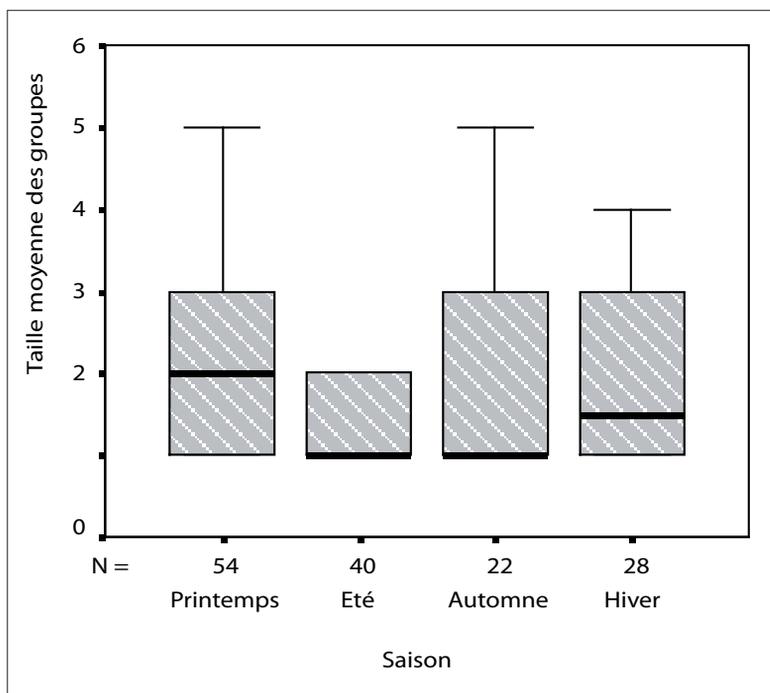


Figure 1 – Variation saisonnière des tailles moyennes des groupes au niveau de la réserve de Mhebes (avril 2004-mars 2005). \* = Taille significativement plus faible à  $p < 5\%$  par rapport au printemps.

Figure 1 – Seasonal variation of the groups sizes average in the Mhebes reserve (april 2004-march 2005). \* = Cut significantly weaker.

Les cerfs ont été significativement ( $\chi^2 = 12,800$  ; ddl = 2 ;  $p = 0,002$ ) plus solitaires (70 %) que grégaire (figure 2).

En automne, 22 contacts seulement ont été réalisés, soit une moyenne de  $1,65 \pm 0,91$  individus/groupe. Les solitaires (63,63 %) ont été significativement ( $\chi^2 = 21,600$  ; ddl = 3 ;  $p = 0,000$ ) plus fréquents que les autres classes de taille (figure 2).

En hiver (figure 1), 28 contacts ont été répertoriés, soit une moyenne de  $1,93 \pm 0,83$  indi-

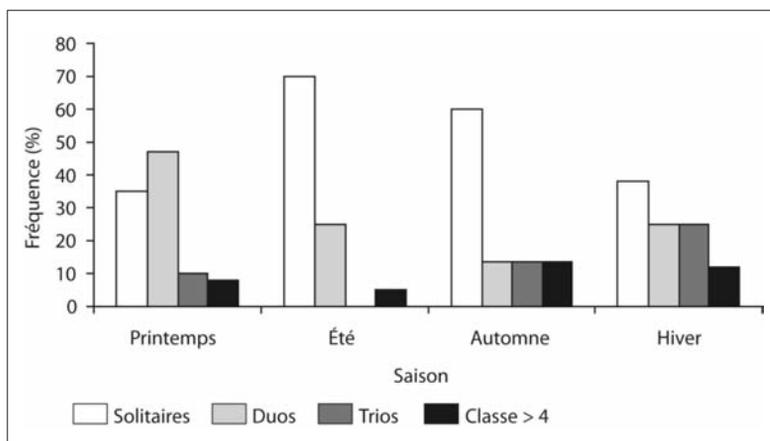


Figure 2 – Variation saisonnière des fréquences d'observation des différentes tailles des hardes à Mhebes (avril 2004-mars 2005).

Figure 2 – Seasonal variation of the observation frequencies of herds various sizes in the Mhebes reserve (april 2004-march 2005).

vidus/contact. La proportion des individus isolés 20,31 % parmi l'ensemble des cerfs observés a été significativement ( $\chi^2 = 22,562$ ; ddl = 1;  $p = 0,000$ ) moins importante (figure 2).

### Composition des groupes

Au cours de nos observations, les groupes mixtes (5 contacts) et les groupes des mâles (5 contacts) ont été très rarement observés ; par contre les groupes des femelles ont été les plus fréquents (36 contacts).

Les proportions des groupes de femelles (figure 3) davantage observés au printemps (18 contacts) ont été faibles en automne (1 contact). Les groupes des mâles (figure 3) ont été vus seulement au printemps (1 contact au mois de mars) et en hiver (4 contacts en janvier).

Les groupes mixtes (figure 3) ont été vus uniquement en automne (4 contacts) et en hiver (1 contact).

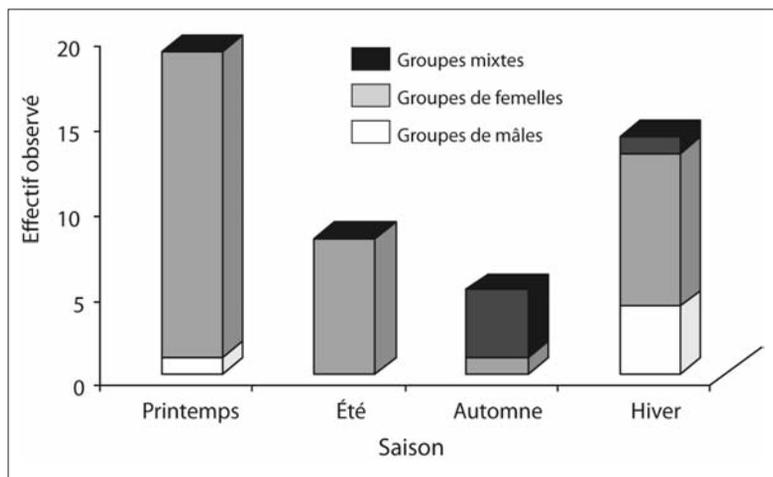


Figure 3 – Variation saisonnière des effectifs des groupes sociaux du cerf observés à Mhebès (avril 2004-mars 2005).

Figure 3 – Seasonal variation of the deer social groups number observed in Mhebès (april 2004-march 2005).

### Discussion

La taille moyenne des groupes (environ 2 individus) dans notre site d'observation est proche de celle trouvée chez les cerfs élaphe d'Europe (légèrement  $> 2$ ; Toigo *et al.* 1996). La taille des groupes pour le cerf de Barbarie a varié entre 2-3 individus au printemps et 1-2 en été. Ces moyennes des groupes sont rela-

tivement plus faibles que celles relevées par Schaal (1985) pour le cerf d'Europe en forêt d'Arc-en-Barrois (7-8 individus en hiver contre 3-5 individus en été). Ce résultat pourrait être lié à la densité du couvert végétal de la forêt dans la réserve de Mhebès. Cette idée est soutenue par Toigo *et al.* (1996), qui soulignent que la structure des habitats joue un rôle important dans la taille des groupes. Selon Barette (1991) et Jarman (1974), la densité de la végétation a également un rôle important sur la cohésion des groupes. La taille très restreinte des clairières dans la réserve de Mhebès (4,19 % de l'ensemble) peut également expliquer le nombre très limité d'individus par harde. Cette taille restreinte des hardes peut également être due à une faible disponibilité des aliments nutritifs, comme l'ont souligné Toigo *et al.* (1996).

D'après Toigo *et al.* (1996), la reproduction peut également influencer la taille des groupes chez des espèces à reproduction saisonnière. La densité peut également être un facteur déterminant dans la taille des groupes, car ce paramètre dépend en partie du taux de survie juvénile (Coulson *et al.* 1996). Cependant, les effectifs des cerfs de Barbarie estimés à environ 60 individus (densité de 20 individus/100 ha) dans la réserve de Mhebès relativement satisfaisants ne peuvent être considérés comme un facteur limitant la taille des groupes.

Globalement, il ressort de notre étude que les groupes de femelles ont été le plus fréquemment observés devant les groupes mixtes et les hardes de mâles. Selon Teillaud *et al.* (1991), chez les cerfs élaphe d'Europe, ce sont les groupes mixtes qui sont les plus fréquemment rencontrés par rapport aux groupes unisexes. D'après ces mêmes auteurs, les groupes des femelles et des mâles sont plus en vue en été. Par contre, chez les cerfs de Barbarie ces deux types de groupes unisexes ont été plus fréquemment observés, le premier au printemps et le second en hiver. Comme chez le cerf d'Europe (Teillaud *et al.* 1991), les groupes mixtes ont été plus en vue en automne, lorsque les mâles dominants s'accaparent un maximum de biches. Dès décembre, les mâles adultes commencent à s'isoler, Ruckstuhl et Neuhaus (2000, 2002) expliquent la séparation des mâles et des femelles par un budget temps différent selon le sexe qui est influencé par la taille corporelle. Ainsi, chez de nombreux mammifères, les mâles ont tendance à se disperser juste

avant leur première reproduction, alors que les femelles ont tendance à être philopatrices (Pusey 1987).

Pour une meilleure gestion des cerfs de Barbarie, il serait important de mettre un accent particulier sur son habitat. Le réaménagement de la réserve par l'extension et la création de nouvelles clairières serait un impératif pour l'épanouissement des cerfs. Ceci favorisera la cohésion des groupes et accroîtra la disponibilité alimentaire.

## Remerciements

Nous remercions le ministère de la Recherche scientifique, de la Technologie et du Développement des compétences et le WWF Tunis pour leur soutien financier au Laboratoire de biosurveillance de l'environnement de la faculté des sciences de Bizerte. Nous remercions cordialement pour les moyens mis à notre disposition Youssef Nelly, chef des forêts de la délégation de Sejnane, Mrai Rabah, chef du triage de Mhebes ainsi que les fonctionnaires de la CRDA Bizerte. Nous remercions Stéphane Aulagnier et J.-F. Gérard de l'INRA de Toulouse pour leur aide scientifique.

## Bibliographie

- Barette C., 1991. The size of Axis deer fluid groups in Wilpattu National Park, Sri Lanka. *Mammalia* 55: 207-220.
- Burthey F. & Burthey A., 1989. La sauvegarde du cerf de barbarie (*Cervus elaphus Barbarus*) en Algérie : Bilan et perspectives : 37-44 (rapport non publié).
- Catullo G., 1996. *Censimenti di ungulati in ambiente montano : valutazione di quattro tecniche*. Fac. Sc. Matematiche, Fisiche e Naturali, Università degli studi di Roma « La Sapienza », 130 p.
- Coulson T., Albon S., Guinness F., Pemberton J. & Clutton-Brock T., 1996. Population substructure, local density, and calf winter survival in red deer (*Cervus elaphus*). *Ecology*, 78: 852-863.
- Dasmann R.F. & Taber R.D., 1955. Comparison of four deer census methods. *Calif. Fish and Game*, 41: 225-228.
- DGF, 1994. *Gestion de la faune sauvage et des parcs nationaux en Tunisie. Réintroduction, gestion et aménagement*. Tunis, Direction générale des forêts, Ministère de l'Agriculture, 305 p.
- Escos J. & Alados C.L., 1988. Estimating mountain ungulate density in Sierras de Caerola y Sergura. *Mammalia* 52: 425-438.
- Jarman P.J., 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-266.
- Kahmann H., 1959. Notes sur le statut actuel de quelques mammifères menacés dans la région méditerranéenne. *Mammalia* 23 : 329-331.
- Mechergui R., 1999. Contribution à l'aménagement cynégétique de la réserve de Mhebes (cas du cerf de Barbarie). Mémoire de fin d'étude à l'ISP Tabarka. 92 p.
- Oumani A., 2006. Écobiologie du cerf de Barbarie, (*Cervus elaphus Barbarus*, Bennet, 1833) en Kroumirie-Mogods. Thèse de doctorat, Fac. Sci. Bizerte, 213 p.
- Ruckstuhl K.E. & Neuhaus P., 2000. Sexual segregation in ungulates: a new approach. *Behaviour* 137: 361-377.
- Ruckstuhl K.E. & Neuhaus P., 2002. Sexual segregation in ungulates: a comparative test of three hypotheses. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 77: 77-96.
- Santosa Y., Mublanc M.L., Cugnasse J.M. & Eychenne D., 1990. Influence des facteurs climatiques sur le rendement d'échantillonnages de mouflons (*ovis ammon musimon*). *Gibier faune sauvage* 7 : 365-375.
- Schaal A., 1985. Écoéthologie du cerf d'Europe en Haute-Marne. Travaux en cours et résultats préliminaires. *Bull. mens. ONC* 97 : 21-24.
- Teillaud P., Bon R., Gonzalez G., Schaal A., Ballon P. & Campan R., 1991. Le Cerf. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, suppl. 6 : 185-217.
- Toigo C., Gaillard J.M. et Michallet J., 1996. La taille des groupes : un bioindicateur de l'effectif des populations des bouquetins des Alpes (*Capra ibex ibex*) *Mammalia* 3 : 463-472.

# Résumés de thèses

Sylvain FADDA

2007

## *Organisation des communautés de coléoptères terricoles en écosystème multi-perturbé : le cas des écosystèmes de pelouses sèches*

155 p.

Thèse d'université soutenue le 26 septembre 2007 à l'Europôle méditerranéen de l'Arbois (Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP, UMR CNRS 6116), Université Paul Cézanne, Europôle méditerranéen de l'Arbois BP80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France).

**Jury** – P<sup>r</sup> Frédéric MÉDAIL (université Paul Cézanne, Marseille), président. P<sup>r</sup> Jean-Pierre LUMARET (université de Montpellier) et Pierre ZAGATTI (directeur de recherche, INRA, Versailles), rapporteurs. Christophe BOUGET (chargé de recherche, CEMAGREF, Nogent-sur-Vernisson) et Élise BUISSON (maître de conférences, IUT, université d'Avignon), examinateurs. P<sup>r</sup> Thierry DUTOIT (IUT, université d'Avignon) et Jérôme ORGEAS (maître de conférences, université Paul Cézanne, Marseille), codirecteurs de thèse.

**Mots clés :** biodiversité, changement d'usage des terres, Insectes, pâturage ovin, perturbation exogène, plaine de la Crau, régime de perturbation, restauration écologique, steppe.

Les objectifs principaux de cette thèse sont de quantifier les modifications engendrées sur les communautés de coléoptères terricoles par des perturbations d'origine anthropique, et plus particulièrement par les changements d'usage des terres provoqués par la transformation des pratiques agricoles apparue au cours du XX<sup>e</sup> siècle. Ces changements sont de deux types contrastés : une mise en culture correspondant à une perturbation exogène (de 1965 à 1985), et l'abandon d'un pâturage ovin multiséculaire (3 000 ans), correspondant à l'arrêt d'un régime de perturbation endogène.

Ces études ont été menées au sein d'un écosystème de pelouses sèches du bassin Méditerranéen : la Plaine de la Crau dans les Bouches-du-Rhône. La Plaine de Crau abrite un écosystème de type steppique unique en France, dont la végétation a été initialement décrite par Molinier et Tallon (1950) comme constituée de pelouses sèches à asphodèles. Le pâturage a ainsi permis le maintien d'une végétation rase dominée par deux espèces, le brachypode rameux

(*Brachypodium retusum* (Pers.) P. de Beauv.) et le thym (*Thymus vulgaris* L.). Cette végétation est cependant riche et originale en raison de la présence simultanée d'espèces calcicoles et silicicoles, abritant localement des espèces animales rares et endémiques.

Les cultures de céréales et de melon furent très destructrices pour ces formations de pelouses sèches. Après leur abandon, des friches postculturales se sont mises en place, présentant une végétation différente, moins riche et moins diversifiée que celle de l'écosystème de référence malgré le rétablissement du système de pâturage ovin traditionnel. Les communautés de coléoptères ont ainsi été comparées entre une parcelle de steppe relictuelle (6 500 ha) et trois friches postculturales, ce qui a permis de mettre en évidence une diversité spécifique significativement supérieure dans les friches par rapport à celle de la steppe. Ce résultat original pourrait s'expliquer par la part plus forte occupée par les plantes rudérales dans les friches. Ces espèces présentent en effet un intérêt nutritionnel important, et abritent une plus grande diversité d'espèces d'insectes phytophages, coléoptères ou autres groupes. De ce fait, les friches offrent aussi une plus grande diversité de proies. La communauté de la steppe présente en revanche un assemblage plus typique des milieux arides, avec une diversité moindre, conditionnée par la prépondérance du brachypode (Fadda *et al.*, *Environmental Conservation*, 34, 2007). Afin d'avoir une meilleure approche spatiale de ces premiers résultats, un échantillonnage a été effectué entre les friches et la steppe afin de détecter un éventuel effet de lisière à partir des morceaux de steppe relictuelle et de mettre en évidence des patrons de recolonisation des espèces de la steppe vers les friches. Cet échantillonnage s'est effectué sur une bande de 10 m correspondant à l'avancée maximale des espèces végétales structurantes de la steppe (*Brachypodium* et *Thymus*) vers les friches. Les résultats n'ont montré aucun pic de richesse ou d'abondance au sein de cette zone. Par ailleurs, seule la friche possédant un écocline net au niveau de la végétation (dû à un gradient de pâturage entre deux parcelles appartenant à des propriétaires différents), présente un changement de composition de la communauté de coléoptères sur 10 m. Certaines espèces abondantes de la steppe se retrouvent cependant dans les friches, ce qui contribue à renforcer la diversité spécifique des parcelles « friches ». Mais leurs densités sont bien moindres que dans la steppe, indiquant que ces parcelles de friches ne possèdent pas la qualité d'habitat correspondant aux conditions optimales nécessaires à ces espèces.

Face à la faible résilience de restauration spontanée des friches à partir des morceaux de steppe relictuelle, une ten-

tative de restauration des friches a été effectuée en reconstituant les 50 % de recouvrement au sol de galets (ceux-ci ayant été retirés au moment de la mise en culture), caractéristiques de la Crau et en excluant ou pas le pâturage. Cette restauration a été effectuée sur des zones nucléus de 2,25 m<sup>2</sup> en 2002. Quatre ans après, la restauration du recouvrement de galet, conjointement à une exclusion de pâturage, apparaît comme une bonne méthode pour recréer la qualité de l'habitat nécessaire à certaines espèces de coléoptères de la steppe, mais aussi pour permettre l'établissement d'une plus grande richesse de végétation.

La deuxième partie de la thèse concerne l'impact de l'abandon des pratiques pastorales traditionnelles sur le long terme. Ces conséquences sur les communautés de coléoptères ont été étudiées au sein d'exclos âgés de 4 à 23 ans, ainsi que dans les zones pâturées adjacentes. Cet abandon conduit dans un premier temps à une augmentation de la richesse totale, principalement due à l'apparition d'espèces prédatrices et saprophages. Par la suite, il n'y a pas eu d'augmentation significative de la richesse et il existe une certaine stabilité dans la répartition des groupes trophiques. La diminution de richesse observée après 23 ans n'est due qu'à la perte des espèces coprophages. Ces résultats sont surprenants car différents de ce qui a été observé sur la végétation supérieure, dont la richesse diminue significativement dès 15 ans. En revanche, la composition en espèces de coléoptères se modifie significativement. Ainsi, l'arrêt du pâturage pourrait entraîner à moyen terme la disparition d'espèces typiques des milieux ouverts.

En conclusion, après plus de 20 ans d'abandon des cultures ou du pâturage, les communautés de coléoptères terricoles semblent plus résilientes que les communautés végétales face à une perturbation exogène. Même si leurs densités sont encore moindres, la majorité des espèces les plus abondantes de la steppe ont pu recoloniser des friches pourtant de structures et de compositions végétales très différentes. Seules quelques espèces plus exigeantes ou inféodées à des espèces végétales propres à la steppe demeurent absentes dans les friches. De ce fait, restaurer le recouvrement de galet au sol et exclure momentanément le pâturage semble un ensemble de méthodes efficaces car il restitue un habitat favorable commun aux espèces végétales structurantes (espèces pérennes) et à certaines espèces de coléoptères de la steppe.

Le pâturage constitue un élément important dans le maintien des communautés de coléoptères de la steppe car certaines espèces y semblent parfaitement adaptées et dépendantes. Même si contrairement à la végétation, une diminution significative de la richesse n'apparaît pas après 25 ans d'abandon, la composition de la communauté évolue vers la perte de cet assemblage typique des milieux ouverts et pâturés.

Sur le long terme, un arrêt total du pâturage pourrait donc être plus préjudiciable aux communautés de Coléoptères que la mise en culture de certaines parcelles qui maintiennent toutefois un écosystème ouvert et des zones relicuelles de steppe à proximité.

**Mona COURT-PICON**

**2007**

*Mise en place du paysage dans un milieu de moyenne et haute montagne du Tardiglaciaire à l'époque actuelle. Analyse du signal palynologique en Champsaur (Hautes-Alpes, France) à l'interface des dynamiques naturelles et des dynamiques sociales*

732 p. + annexes

*Thèse d'université soutenue le 13 décembre 2007 à l'université de Franche-Comté, faculté des sciences et techniques de Besançon (UMR CNRS 6565, laboratoire de chronologie, 16 route de Gray, 25030 Besançon cedex, France).*

**Jury** – P<sup>r</sup> Marie-José GAILLARD (université de Kalmar, Suède), président et rapporteur. Freddy DAMBLON (directeur de recherche, Institut royal des sciences naturelles, Belgique), rapporteur. Josep Maria PALET-MARTINEZ (chercheur, université de Tarragona, Espagne), examinateur. Émilie GAUTHIER (maître de conférences, université de Franche-Comté), examinateur. Valérie ANDRIEU-PONEL (maître de conférences, université Paul Cézanne, Aix-Marseille III), examinateur. P<sup>r</sup> Alexandre BUTLER (université de Franche-Comté), directeur de thèse. Jacques-Louis DE BEAULIEU (directeur de recherche 1<sup>re</sup> classe émérite, université Paul-Cézanne, Aix-Marseille III), codirecteur de thèse.

**Mots clés :** palynologie, relations pollen/végétation/pratiques agropastorales, histoire de la végétation, paléoenvironnements, anthropisation, Holocène, Champsaur, Alpes françaises.

Dans le cadre de nouvelles études multi-proxy entreprises pour préciser comment l'action humaine a pu interférer sur les dynamiques naturelles de végétation, neuf séquences paléolacustres et tourbeuses ont été prélevées dans la vallée du Champsaur selon un transect altitudinal qui traverse différentes structures de végétation. Il s'est agi d'explorer un petit terroir en haute résolution spatiale et temporelle en vue de préciser l'histoire des variations de l'occupation des sols et des usages depuis les premiers défrichements.

Une première étape de calibration de la relation pluie pollinique actuelle/végétation/pratiques sociales selon les approches comparative et indicative a conduit à la détermination d'un ensemble de taxons polliniques indicateurs des différentes utilisations du sol et d'en caractériser la représentativité.

Fort de ce référentiel fin et bien documenté, l'analyse en haute résolution des données polliniques fossiles a permis de reconstruire l'évolution de la végétation dans différents secteurs de la vallée au cours de l'Holocène et de mettre en évidence les dynamiques rythmiques de l'anthropisation à l'échelle locale. Pour chaque site, les étapes de déforestation et de mise en place des systèmes agropastoraux

sont précisées grâce à l'analyse conjointe des microfossiles non polliniques, des macrorestes végétaux et entomologiques, la caractérisation géochimique et géophysique des sédiments, la datation par le radiocarbone et le plomb 210, et enfin par confrontation avec les résultats des approches historique et archéologique.

Les premiers signes d'impact humain sur la végétation sont ressentis dès la transition Mésolithique/Néolithique et le Néolithique ancien, y compris à très haute altitude. L'Âge du bronze et la période médiévale semblent marquer des phases d'occupation majeure, généralisées à l'ensemble du territoire. Les différences et asynchronismes observés entre sites soulignent un degré important d'hétérogénéité spatiale et pourraient suggérer d'abord l'existence de systèmes d'exploitation mobiles, puis un déséquilibre dans l'utilisation de l'espace montagnard depuis les 2 000 dernières années. Les épisodes de détérioration climatique ne paraissent pas avoir eu de répercussions importantes sur les activités anthropiques et la gestion du territoire par les sociétés alpines.

**Jean-François DEBRAS**

2007

***Rôles fonctionnels des haies dans la régulation des ravageurs : le cas du psylle *Cacopsylla pyri* L. dans les vergers du sud-est de la France***

237 p.

INRA.UR 1115 *Plantes et systèmes de culture horticoles, F-84000 Avignon-France. Thèse d'université soutenue le 27 septembre 2007 à l'université d'Avignon et des pays de Vaucluse, IUT d'Avignon.*

**Jury** – P<sup>r</sup> Thierry DUTOIT (IUT, université d'Avignon), président. René RIEUX (chargé de recherche, INRA, Avignon), codirecteur de thèse. P<sup>r</sup> Serge KREITER (SUPAGRO, Montpellier), rapporteur. D<sup>e</sup> Françoise BUREL (CNRS, Rennes), rapporteur. Luc BARBARO (chargé de recherche, INRA, Bordeaux) examinateur.

**Mots Clés** : haie composite, écosystème, lisière, écotone, arboriculture, ravageurs, prédateurs, *Cacopsylla pyri*, *Pyrus communis*, forficules, arthropodes, protection intégrée, mouvements d'arthropodes, biodiversité.

L'agriculture intensive est responsable de changements considérables dans les pratiques agricoles et la structure du paysage, la transformation des habitats, la simplification des systèmes agricoles. Si la lutte chimique à l'aide de pesticides de synthèse a longtemps été considérée comme la plus efficace, du moins dans le cadre d'une agriculture productiviste, les effets secondaires des pesticides sur l'environnement et la santé humaine ne s'avèrent plus compatibles avec une exploitation durable des écosys-

tèmes. Des solutions alternatives sont donc à rechercher. On est ainsi amené à concevoir une stratégie phytosanitaire nouvelle, reposant d'abord sur la gestion agro-écologique des populations et des peuplements avec une remise en cause des pratiques courantes, une adaptation des systèmes de culture et une prise en considération rationnelle des problèmes environnementaux à l'échelle du paysage.

Dans le cadre de cette stratégie, les haies composites jouent un rôle de réservoir de biodiversité pour renforcer le peuplement des auxiliaires des monocultures adjacentes, mais très peu d'études ont été conduites pour identifier le rôle de réservoir d'auxiliaires des essences utilisées. C'est donc sur la base de critères totalement étrangers à cette fin que les végétaux à planter sont habituellement choisis. En outre, les risques dus à l'enrichissement éventuel en ravageurs potentiels sont difficiles à prendre en compte. L'optimisation du rôle des haies comme régulateur biologique naturel fait partie à part entière de cet objectif, pour cela il est nécessaire de connaître leur impact sur la régulation des ravageurs des cultures. La problématique générale de ce travail de thèse s'intègre dans les impératifs de la production fruitière intégrée (PFI) et s'inscrit dans la continuité des recherches sur la relation entre biodiversité et stabilité des agrosystèmes. L'objectif de notre recherche a pour but de mettre en évidence des mécanismes de régulation des populations, inhérents au fonctionnement des agrosystèmes haies/vergers, permettant de réduire la consommation de pesticides. La recherche de ces mécanismes est envisagée principalement au niveau de la parcelle élémentaire, formée d'un verger et de sa haie.

Les travaux sur un rôle éventuel des haies restent encore assez peu nombreux, grâce à une approche multiscalaire notre étude a pour objectif de répondre à 4 questions fondamentales :

1. Quel est l'impact des pratiques culturales sur la composition et la structuration des peuplements d'arthropodes des vergers en système bocager, par rapport aux variables écologiques liées à la distance et à la structure des haies ?
2. Quel est l'impact de la haie sur la distribution des communautés d'arthropodes prédateurs du psylle ? Peut-on identifier un rôle de la haie dans le temps et l'espace ?
3. La distribution du ravageur et de son entomofaune auxiliaire associée dans une parcelle est-elle corrélée à un effet de la haie différent des autres effets de bordure ou de lisière ?
4. Quelles sont les modalités qui régissent les déplacements des auxiliaires de la haie vers le verger et plus particulièrement pour le modèle forficule ?

Le chapitre I présente une étude dont l'objectif est de discriminer l'impact des variables « pratiques agricoles » par rapport aux variables « environnement des parcelles » sur le peuplement en arthropodes des vergers. Par pratiques agricoles, nous entendons essentiellement les différents modes de conduite des parcelles et les traitements phytosanitaires qui y sont associés et pour les variables environnementales, nous avons pris en compte les composantes végétales de l'environnement proches des vergers, « les haies ». Cinq sites avec trois modalités (agriculture conven-

tionnelle, agriculture biologique et verger expérimental) ont été échantillonnés pendant une année. Cette étude, du rôle fonctionnel des haies en milieu cultivé, montre que l'impact des pratiques culturales et notamment les traitements phytosanitaires sont des éléments majeurs affectant le peuplement des vergers. L'impact des haies sur le peuplement des vergers y est particulièrement faible et n'explique que 2 % de la variabilité totale du peuplement. Ce constat est à nuancer car le verger conduit en agriculture biologique est moins affecté par l'incidence des traitements qui pour autant ne sont pas anodins vis-à-vis de la faune auxiliaire. Pour mieux comprendre l'impact d'une haie sur la distribution des populations d'arthropodes auxiliaires, l'étude suivante est réalisée sur une parcelle expérimentale sans traitement chimique. Comme il est difficile de multiplier ce genre de site, l'étude est suivie sur trois années consécutives et doit permettre de mieux cerner le processus de dispersion de la faune auxiliaire par rapport à la distance à la haie.

Les chapitres suivants reposent sur l'étude de l'entomofaune de la parcelle expérimentale. L'objectif est d'étudier : 1) l'impact d'une haie sur la distribution de la diversité des prédateurs du psylle du poirier ; 2) la distribution spatiale de la communauté à l'intérieur du verger afin de discriminer un effet de la haie d'un effet de bordure. La restriction à une parcelle d'étude se justifie par les résultats dégagés au chapitre I, mais aussi par l'effort d'échantillonnage réalisé puisque tous les arbres de la parcelle ont été échantillonnés séparément pendant trois ans pour des périodes allant de deux fois par mois hors période de pullulation du ravageur à une fois par semaine pendant les périodes de pullulation.

Les résultats obtenus (chapitre II) montrent une similitude des populations de prédateurs de psylles dans la haie et dans le verger pendant la période de pullulation du ravageur avec un gradient décroissant de la diversité de ces prédateurs allant de la haie vers l'autre extrémité du verger. Cependant, il pourrait s'agir ici d'un effet climatique induit par la haie, les psylles pouvant s'agréger dans les zones au vent augmenteraient ainsi les densités des populations d'auxiliaires. Il se peut aussi que l'on soit en présence d'un effet de bordure indépendant de la présence de la haie. Afin de mieux appréhender le phénomène, nous avons réalisé une étude spatiale des peuplements d'arthropodes de tous les arbres du verger (chapitre III). Cette étude est réalisée sur une seule parcelle, pour s'affranchir de la difficulté à trouver plusieurs parcelles avec les mêmes caractéristiques, pendant trois années consécutives. Les 210 arbres ont été échantillonnés deux fois par mois hors période de prolifération de *C. pyri* et une fois par semaine pendant la période de prolifération de *C. pyri*. L'objectif de cette étude est de mettre en évidence d'éventuelles distributions spatiales structurées des peuplements et les résultats montrent une influence de l'occupation du sol adjacente à la parcelle sur la structuration spatiale des peuplements de cette dernière. L'effet haie ainsi mis en évidence ouvre la voie à plusieurs hypothèses. L'augmentation des peuplements d'auxiliaires serait-elle due à la haie qui modifie les conditions clima-

tiques de la parcelle, « rôle d'abri », ou est-elle due à la composition végétale de la haie « rôle source » ?

Afin de mieux appréhender le phénomène, nous avons choisi de suivre (chapitre IV) les déplacements de deux prédateurs de psylles, *Forficula auricularia* L. et *Forficula pubescens* Gené, de façon à mettre en évidence un rôle source de la haie. Il s'agit d'une approche expérimentale de la contribution de la haie comme source d'auxiliaires. Cette étude souligne un rôle important de la haie, non seulement celui déjà connu du maintien près du verger de poirier de prédateurs tels que les forficules, mais aussi celui de « source » d'auxiliaires pour le verger. La haie permet aux forficules de « coloniser » le verger lorsqu'il offre des effectifs de proies suffisants, elle peut servir aussi d'abri, si les conditions dans le verger deviennent défavorables.

Ces résultats sont ensuite discutés pour la mise en place de mesures de gestion compatibles avec les objectifs de production agricole. En perspective sont appréhendées :

1. la nécessité de comprendre la chaîne de causalité qui relie les pratiques culturales et les caractères du paysage agricole au fonctionnement des agrosystèmes puis aux performances de ces systèmes (production, santé des plantes et atteintes environnementales) ;
2. l'étude des méthodes qui permettent de réduire le nombre d'applications, ou leur toxicité sur l'entomofaune auxiliaire.

---

**Sandrine CHAUCHARD**

**2007**

### *Dynamique d'une forêt de montagne méditerranéenne dans un monde changeant*

182 p.

Centre de bio-archéologie et d'écologie (UMR 5059) et Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (UMR 6116). Thèse d'université soutenue le 6 décembre 2007 à l'université de Montpellier 2.

**Jury** – P<sup>r</sup> Paolo CHERUBINI (WSL, Birmensdorf, CH), rapporteur. Michel ÉTIENNE (directeur de recherche, INRA, Avignon), rapporteur. Benoît JAILLARD (directeur de recherche, INRA, Montpellier), examinateur. Sandra LAVOREL (directeur de recherche, CNRS, Grenoble), examinateur. Christopher CARCAILLET (directeur d'études, ÉPHE, Montpellier), directeur. Frédéric GUIBAL (chargé de recherche, CNRS, Marseille) codirecteur.

**Mots clés** : déprise agricole, expansion forestière, gestion durable, dynamique forestière, ongulés, dendrochronologie, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*.

**D**epuis le milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, l'histoire de l'activité industrielle en Europe a entraîné de profonds changements socio-économiques dont l'exode rural et les changements des pratiques agricoles sont deux des principales

conséquences. Nous assistons depuis cette époque à une bipolarisation progressive de l'espace rural marquée par une intensification de l'agriculture dans les zones les plus fertiles opposée à un abandon des zones les moins fertiles. À son tour l'abandon des pratiques agropastorales dans les zones marginalisées a pour conséquences majeures une extension des surfaces forestières. Ces transformations environnementales sont souvent diversement perçues, notamment dans les territoires à forte valeur culturelle, où la cessation des activités agricoles, l'uniformisation du paysage et la disparition des espèces animales et végétales inféodées aux milieux ouverts entraînent une perte de diversité et d'identité culturelle. *A contrario* ces nouveaux espaces forestiers peuvent permettre d'augmenter la « naturalité » des écosystèmes, contrecarrer la fragmentation des forêts, participer à la séquestration du carbone ou encore fournir un combustible renouvelable. Face à ses multiples conséquences économiques, sociales et environnementales, de nombreux problèmes de gestion se posent et il apparaît primordial d'étudier ses nouvelles forêts afin de pouvoir les gérer.

Il faut pour cela tenter de préciser les mécanismes à l'origine des expansions forestières et notamment les modalités d'abandon (date, rythme, cinétique), mais également les modifications qu'ont subies les paysages et les peuplements forestiers qui le composent depuis cet abandon afin de comprendre les modalités d'extension et de maturation des peuplements forestiers. Nous devons comprendre plus particulièrement quels sont les effets des pratiques agrosylvo-pastorales passées et actuelles, du climat et des herbivores sur les peuplements forestiers et sur les individus qui les composent pour, à terme, pouvoir proposer des mesures de gestion.

Dans cette perspective, nous nous sommes intéressés à la dynamique d'un paysage forestier des Préalpes françaises (montagne du Malay, camp militaire de Canjuers, Var). Afin de retracer l'histoire de ce paysage, nous avons analysé à la fois (I) l'histoire agricole locale par le biais des données cadastrales et des sources écrites, (II) la composition, la dynamique et la diversité des peuplements forestiers constituant le paysage grâce à une analyse dendro-écologique (chapitre II). Le rôle éventuel des grands herbivores dans la gestion du milieu, notamment à travers le maintien du milieu ouvert, a également été exploré.

L'analyse conjointe de l'histoire agricole de la structure et de la dynamique du paysage forestier nous a permis de montrer que non seulement la dynamique forestière dépend des dates d'abandon mais également que la composition et la diversité des arbres sont fortement dépendantes des anciens usages (chapitres III et IV). En effet, les usages anciens ont conditionné la disponibilité des essences lors

de la colonisation forestière alors que les modalités d'abandon (date, vitesse et localisation) conditionnent fortement le déroulement temporel de la colonisation. Il en résulte que des différences d'utilisation ancienne et d'abandon se traduisent par des dynamiques forestières, des compositions et des biodiversités différentes. Les peuplements actuels pris individuellement sont, certes, peu diversifiés mais ils présentent de fortes différences entre eux ainsi qu'un fort potentiel de maturation du fait de la présence dans leur sous-bois de nombreux jeunes feuillus et de sapins. Le fort potentiel de maturation et de naturalité de ces peuplements et paysages nous pousse à préconiser la préservation et la gestion durable, respectueuse des équilibres écologiques, de certains de ces nouveaux territoires forestiers, en parallèle et au même titre que les actuelles conservation et gestion des milieux ouverts au bénéfice des seules espèces d'habitats herbacés.

Actuellement, la montagne du Malay fait l'objet de mesures de gestion pour préserver les espaces ouverts favorables à la vipère d'Orsini. Dans cette optique, deux coupes forestières ont été réalisées et la pression pastorale a été augmentée depuis les années 1990. En parallèle, les densités d'ongulés sauvages ont significativement augmenté depuis les années 1980 comme dans l'ensemble de la région méditerranéenne française. Cette augmentation récente des ongulés laisse à penser qu'ils pourraient avoir un impact sur le développement actuel et futur des peuplements forestiers du site, notamment en limitant l'expansion forestière. L'analyse de la croissance et de la dynamique du sapin pectiné, espèce très sensible aux herbivores, a montré que les pressions pastorales actuelles ont un impact sur la croissance radiale et apicale des sapins mais ne permettent pas d'enrayer sa dynamique (chapitre V). Ainsi les mesures de gestion et de conservation de l'habitat de la vipère d'Orsini sont actuellement insuffisantes pour restreindre la fermeture du paysage. Une nouvelle augmentation de la pression pastorale pourrait être envisagée. Cependant, cette augmentation pourrait entraîner la reprise du recrutement du pin sylvestre qui ne régénère pratiquement plus aujourd'hui. En effet, ce dernier très sensible à la compétition avec les herbacées ne régénère qu'en présence d'un pastoralisme modéré (chapitre III). Dès lors de nouvelles mesures de gestion doivent être envisagées.

La discussion de la thèse (chapitre VI) aborde non seulement des mesures de conservation comme nous l'avons vu, mais propose également une confrontation des résultats obtenus à la littérature afin d'aborder des questions plus larges : I) comment les résultats de la thèse s'inscrivent dans les schémas connus de dynamique forestière et permettent d'en améliorer notre connaissance, II) compare les différents effets des grands herbivores à ceux observés par ailleurs afin de discuter le rôle des grands ongulés dans les dynamiques forestières.

## Associate editors (UMR CNRS 6116 IRD IMEP)

Dr. Alex Baumeil (Dynamique et génétique des populations), Université Paul Cézanne.

Dr. Brigitte Talon (Pédo-anthracologie, écologie des écosystèmes forestiers), Université Paul Cézanne.

Dr. Bruno Fady (Génétique des populations, écosystèmes forestiers), INRA, Avignon.

Dr. Cécile Claret (Ecologie des invertébrés aquatiques, hydrobiologie), Université Paul Cézanne.

Dr. Elise Buisson (Ecologie de la restauration, interactions biotiques), Université Avignon.

Dr. Eric Vidal (Interactions biotiques faune-flore, ornithologie, mammalogie), Université Paul Cézanne.

Dr. Frédéric Guittet (Palynologie), Université Paul Cézanne.

Pr. Frédéric Médail (Biogéographie, biologie de la conservation), Université Paul Cézanne.

Dr. Isabelle Schwob (Bio-indicateurs, écophysiologie végétale), Université Provence.

Dr. Jérôme Orgeas (Ecologie des invertébrés terrestres), Université Paul Cézanne.

Dr. Philippe Ponel (Paléoécologie, écologie des invertébrés terrestres), CNRS, Université Paul Cézanne.

Dr. Raphaël Gros (Ecologie et microbiologie des sols), Université Paul Cézanne.

Pr. Thierry Dutoit (Ecologie des communautés végétales), Université Avignon.

Pr. Thierry Gauquelin (Dendroécologie, écologie méditerranéenne), Université Provence.

## Review board

Dr. James Aronson, Montpellier, France

Pr. Marcel Barbero, Marseille France

Dr. Margaret Brock, Armidale Australia

Dr. Marc Cheylan, Montpellier, France

Dr. Max Debussche, Montpellier, France

Dr. Glenn A. Goodfriend, Washington, USA

Dr. Patrick Grillas, Arles, France

Dr. Joël Guiot, Marseille, France

Dr. Richard J. Hobbs, Midland, Australia

Pr. Serge Kreiter, Montpellier, France

Pr. Edouard Le Floch, Montpellier, France

Pr. N.S. Margaris, Mytilene, Greece

Dr. Carlos Ovalle, Chillán Chile

Pr. Franco Pedrotti, Camerino, Italy

Dr. Juan M. Pleguezuelos, Granada, Spain

Dr. Philippe Ponel, Marseille, France

Dr. Roger Prodon, Banyuls, France

Pr. Dave M. Richardson, Cape Town, South Africa

Dr. F. Xavier Sans i Serra, Universitat de Barcelona, Spain

Pr. Avi Schmida, Jerusalem, Israel

Dr. Carlo Urbinati, Legnano Italy

ISSN 0153-8756

## Instructions to authors

*ecologia mediterranea* publishes original research reports and syntheses in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except for descriptive articles or articles about systematic. The editors of *ecologia mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, restoration ecology, populations biology, genetic ecology, landscape ecology, community ecology, microbial ecology, vegetal and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology, except marine ecology. Symposium proceedings, review articles, methodological notes, book reviews, Ph. D. thesis abstracts and comments on recent papers in *ecologia mediterranea* are also published.

## Manuscript reviews

Manuscripts are reviewed by appropriate referees, or by members of the Editorial Board, or by the Editors. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the Editors. Please send an electronic copy of your manuscript (doc or rtf files) to our journal (thierry.dutoit@univ-avignon.fr). When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 3 months, an electronic copy of the corrected manuscript (doc or rtf). Pass this delay, the manuscript will be considered as a new submission. Enclose the original illustrations. Corrected proofs must be returned to the journal Editorial Office without delay. Books and monographs to be reviewed must be submitted to the Editor-in-chief.

## Manuscript preparation

### TEXT

Manuscripts (typewritten with double spacing and A4 size for paper) should be preferably written in French, English. If the language is not English, you should join an English short version and English titles of figures and tables. The manuscript must be complete: e.g. French and English titles, author(s) and address(es), French and English abstracts, an English short version (if English is not the language used in the article), key-words, text, references, acknowledgements, figures and tables. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion. In typing the manuscript, please clearly distinguish titles from others paragraphs. Titles and subtitles should not be numbered. Avoid letters to number subtitles. Use lower-case letter type for names. Do not underline any word. In English, there is one blank after any punctuation, never before. Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

### AUTHORS

The email address of the corresponding author should be mentioned on the manuscript. Each author's address should be specified. The first time, please precise the complete address of the correspondent author to which the proofs should be sent.

## ABSTRACTS, KEY-WORDS AND SHORT VERSION

Abstracts should be no longer than 300 words. The English short version should not exceed one page long (1000 words). Do not use more than six key-words. Key-words should not be present in the title.

## REFERENCES

All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The list of references should be arranged alphabetically on author's names, and chronologically for each author. You should abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references (except if you are not sure of it). Check the manuscripts to make sure that all references are cited and that all citations in the text are included in the references. Use following system to write the references:

## Journal article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

## Book

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London. 300 p.

## Book chapters:

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In: Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public. Oxford: 339-363.

## Conference proceedings

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds), Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation". Ghent, 18 November 1992: 121-141.

## CITATIONS IN-TEXT

The words "figures" and "tables" announced in-text should be written in extenso and with lower-case letter type. In the text refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by "et al." (this indication, however, should never be used in the list of references: first author and co-authors should be mentioned in it). Examples: "Since Dupont (1962) has shown that..." or "This is in agreement with previous results (Durand et al. 1990; Dupont & Dupont 1997)..."

## ABBREVIATES, NOMENCLATURE

### AND LATIN WORDS

Explanation of a technical abbreviate is required when the first use. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italic (*et al.*, *a priori*, etc.), particularly for plants or animals' denomination (the first time, please precise author's name: for example, *Olea europaea* L.).

## FIGURES AND TABLES

All illustrations should be submitted separately and they should be preceded by the figures and tables legends on a separate page. Figures and tables should be sent ready to be printed so their size should be 16 x 22 cm or 8 x 22 cm maximum. All the illustrations being in-text should be cited, increasing numbered, and should have a legend. Computerised table columns should not be represented by signs (: or |).

## REPRINTS

Twenty-five reprints and a pdf version will be supplied free of charge. By request, additional reprints can be ordered with charge.

## SUBSCRIPTION

(contact: [ecologia@naturalia-publications.com](mailto:ecologia@naturalia-publications.com))

1 year = 1 issue

	Subscription	Postage	Total
France	20 €	3 €	23 €
Europe	20 €	6 €	26 €
World	20 €	8 €	28 €

Mail this subscription to:

SARL Transfaire  
Immeuble Wanad  
F-04250 TURRIERS

Bank: CA SISTERON

IBAN: FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062

BIC: AGRIFRPP891

**Sommaire – Contents**

---

**Éditorial – Editorial**

***ecologia mediterranea*, nouveau rythme de parution en 2007**

T. DUTOIT (éditeur en chef) ..... 3

**Composition et distribution des assemblages d'invertébrés dans la zone hyporhéique d'une plaine alluviale de la Moyenne-Durance**

C. CLARET, G. LIENHARDT, V. CARTIER, E. FRANQUET, G. MIRALLES ..... 5

**Modélisation de la formation de l'ascocarpe de la truffe noire *Tuber melanosporum* en fonction du couple humidité-température du sol**

A. COQUELIN, F. TORRE, R. DEL-NÉGRÉ ..... 15

**Biodiversité floristique et gestion sylvicole dans les systèmes forestiers supraméditerranéens et montagnards de la montagne de Lure (sud-est France)**

M. CHEIKH AL BASSATNEH, BRUNO FADY, SYLVIE SIMON-TEISSIER, T. TATONI ..... 29

**Arguments fonctionnels pour la conservation de la mixité forestière méditerranéenne**

R. GUENON, F. RUAUDEL, R. GROS ..... 43

**Conséquences de l'arrêt d'un pâturage séculaire sur les communautés de coléoptères terricoles de pelouses sèches**

S. FADDA, J. ORGEAS, P. PONEL, F. HENRY., E. BUISSON, T. DUTOIT ..... 53

**Apport des lombriciens à l'estimation des éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) des sols bordant l'Oued Rhumel (Constantine)**

G. OUAHRANI, Z. GHERIBI-AOULMI ..... 73

**Évolution floristique des suberaies incendiées dans la région d'El Kala (nord-est Algérie)**

S. OUELMOUHOUB, S. BENHOUBOU ..... 85

**Comportement grégaire des cerfs de Barbarie (*Cervus elaphus barbarus*, Bennett, 1833) présents dans la réserve de Mhebès (Tunisie)**

A. OUMANI, P. AISSA ..... 95

**Résumés de thèses – Ph. D summaries**

Sylvain FADDA, Mona COURT-PICON,

Jean-François DEBRAS, Sandrine CHAUCHARD ..... 100

---

Revue indexée dans Pascal-CNRS et Biosis

